



Universiteit
Leiden
The Netherlands

Dormancy in stochastic interacting systems

Nandan, S.

Citation

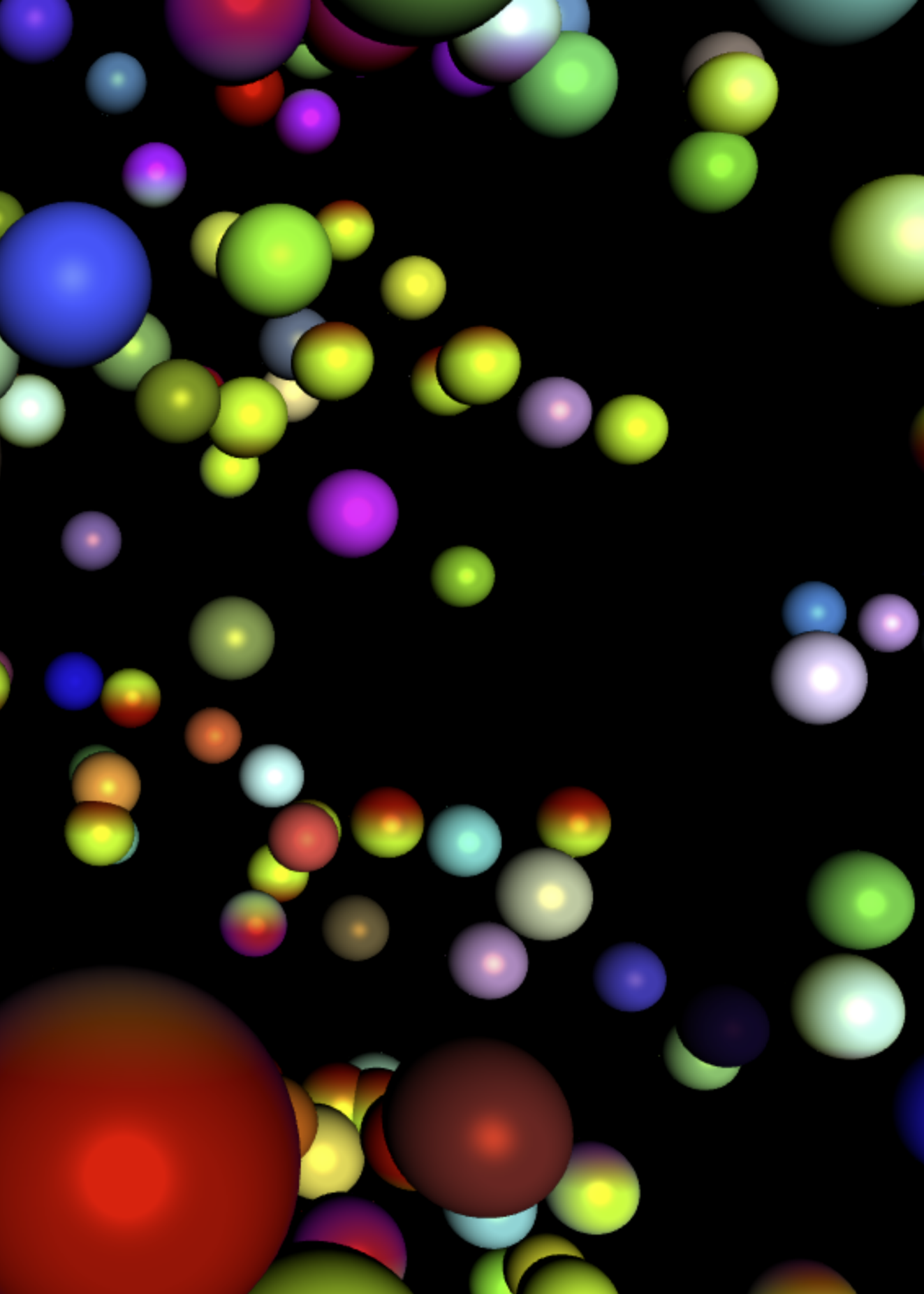
Nandan, S. (2023, May 11). *Dormancy in stochastic interacting systems*. Retrieved from <https://hdl.handle.net/1887/3608202>

Version: Publisher's Version

License: [Licence agreement concerning inclusion of doctoral thesis in the Institutional Repository of the University of Leiden](#)

Downloaded from: <https://hdl.handle.net/1887/3608202>

Note: To cite this publication please use the final published version (if applicable).



Samenvatting

Een winterslaap houden, heb jij dat wel eens overwogen? Al was het maar om de immer regenachtige, ijskoude, winderige Nederlandse winter te ontvluchten? Helaas is er nog steeds geen bevredigend antwoord op de vraag of wij mensen überhaupt een winterslaap kunnen houden. Toch hebben verschillende onderzoeken aangetoond dat veel zoogdieren inderdaad de winter door kunnen slapen om energie en voedsel te besparen met het oog op de toekomst. Microben bezitten vergelijkbare eigenschappen, waarbij organismen in een staat van lage metabolische activiteit komen als reactie op ongunstige omgevingsomstandigheden.

In de literatuur refereren begrippen als zaadbankeffecten, kiemrust, winterslaap, etcetera, allemaal aan een en hetzelfde fenomeen, zoals hierboven beschreven, waarbij de keuze afhangt van de context. Als het gaat over plantenpopulaties is ‘zaadbank effect’ passender bij gebeurtenissen zoals de ontkieming van naar schatting 30.000 jaar oude uit de ijstijd daterende zaden uit het Siberische permafrost [155]. Het mag een wonder heten dat bepaalde planten het potentieel hebben om levensvatbaar te blijven over zo’n uitgestrekte tijdsperiode. Dit geeft ons te denken over de evolutionaire effecten van zulke zeldzame gebeurtenissen. Het thema van dit proefschrift, bestaande uit Deel I-II, is kiemrust (in het vervolg ook wel slaap of slaaptoestand genoemd). We putten motivatie uit biologische populaties die gekenmerkt worden door deze eigenschap, en onderzoeken haar effect in een probabilistisch raamwerk. In het bijzonder introduceren we een wiskundige notie van kiemrust in diverse bekende stochastische interacterende systemen. We onderzoeken hoe dit veranderingen in de kwalitatieve en kwantitatieve eigenschappen van dit soort systemen teweegbrengt, door hun gedrag op de lange termijn te karakteriseren.

In Deel I construeren we een nieuw systeem van interacterende deeltjes dat de genetische evolutie beschrijft van ruimtelijk gestructureerde populaties onder invloed van kiemrust, reproductie (ook wel hertrekking genoemd) en migratie. We nemen aan dat de populatiegrootten begrensd zijn en verschillen van kolonie tot kolonie. De kolonies zijn gelabeld door rasterpunten van het d -dimensionale raster met gehele getallen, \mathbb{Z}^d . Individuen dragen een van de twee genotypen: \heartsuit and \spadesuit . Er is nog een andere categorisering, namelijk die van twee categorieën individuen in elke populatie: actief of slapend. Slapende individuen in een kolonie bevinden zich in wat we een zaadbank noemen. Actieve individuen kunnen zich voortplanten, en ook migreren naar andere kolonies, terwijl slapende individuen inactief zijn. Verder fungeren actieve individuen als een stimulans voor het wakker worden van slapende individuen: ze kunnen een willekeurig slapendindividu, gekozen uit hun eigen kolonie, overtuigen om actief te worden, om daarna zelf de zaadbank binnen te gaan door in te slapen op random tijd intervallen. Omdat de slapende individuen niet opnieuw gekozen worden totdat ze weer actief worden, kunnen zij de genetische diversiteit van een populatie

lang behouden.

Deel I bestaat uit hoofdstukken 2-5 en is gewijd aan het bestuderen van het hierboven omschreven stochastische systeem. Hieronder vatten we de inhoud van de drie hoofdstukken samen.

Interacterende deeltjessystemen zijn een specifieke klasse van Markov processen met lokaal interacterende componenten die gewoonlijk evolueren in een hele grote toestandsruimte. Ze kunnen een grote hoeveelheid informatie bevatten en kunnen gebruikt worden voor het accuraat modelleren van diverse natuurkundige of biologische systemen. In Hoofdstuk 2 behandelen we de rigoureuze constructie van een nieuw interacterende deeltjessysteem dat overeenkomt met de intuïtieve beschrijving van het bovenstaande biologische systeem. De constructie bouwt voort op een welbekend stochastisch proces in wiskundige populatiegenetica, genaamd het Moran model. Het Moran model beschrijft de genetische evolutie van een enkele, voortplantingsactieve, begrensde populatie zonder zaadbank. We modificeren het model dusdanig, dat het de slaaptoestand bevat, en breiden het uit naar de context van ruimtelijk gestructureerde populaties van verschillende grootten.

We presenteren nieuwe resultaten over het gedrag van het resulterende proces als er evenwicht is. We doen dat door een dichotomie te identificeren tussen clustering (= het bestaan van een monotype evenwicht) versus co-existentie (= het bestaan van een evenwicht met verschillende typen). In het clustering regime gaat genetische diversiteit uiteindelijk verloren. In het co-existentie regime, daarentegen, behouden de populaties een niet-triviale genetische diversiteit. De sleutel tot het bewijs van deze dichotomie is een wiskundig gereedschap genaamd stochastische dualiteit. Stochastische dualiteit is een gereedschap dat het mogelijk maakt een complex Markov proces te bestuderen met behulp van een simpeler proces wat we het duale proces noemen. Door een Lie-algebraïsche aanpak te volgen, identificeren we een duaal Markov proces voor het proces geassocieerd met ruimtelijke populaties. Intuïtief kan het duale proces geïnterpreteerd worden als een mathematische codering van hoe de genealogische relatie tussen individuele voorouders zich ontwikkeld heeft over de verstreken tijd. Ons voornaamste resultaat in dit hoofdstuk relateert de dichotomie van clustering vs. co-existentie aan het duale proces. Kort gezegd stelt het dat alle individuen in de ruimtelijke populaties uiteindelijk hetzelfde genotype erven, dat wil zeggen, het originele systeem vertoont clustering, dan en slechts dan als zij met kans 1 allemaal eenzelfde gezamenlijke voorouder delen in het verleden.

Hoofdstuk 3 is een voortzetting van de studie van het ruimtelijke proces in Hoofdstuk 2. Het heeft als doel om fijnere en makkelijker te verifiëren condities voor clustering te identificeren. We ontwikkelen een nieuwe vergelijkingsmethode om het lange termijn gedrag van het duale proces te onderzoeken. Om precies te zijn, vinden we een extra duaal proces dat lijkt op het originele duale proces, maar eenvoudiger te analyseren is. Door het extra duale proces te vergelijken met het originele proces, laten we zien dat, wanneer de actieve populatiegrootten geen arbitrair grote waarden aannemen in begrensde gebieden van de geografische ruimte \mathbb{Z}^d en de relatieve sterkte van de zaadbanken (= ratio van de grootten van actieve en slapende populaties) in verschillende kolonies van dezelfde orde van grootte zijn, het criterium voor clustering enkel en alleen bepaald door het migratiemechanisme. In dit parameterregime introduceren de

inhomogene grootten van de zaadbanken geen nieuwe kwalitatieve verandering in het lange termijn gedrag van de ruimtelijke populaties. Naar verwachting is de situatie echter drastisch anders wanneer de zaadbanken en de actieve populaties niet langer van een vergelijkbare grootte zijn in verschillende kolonies.

In Hoofdstuk 4 breiden we het ruimtelijke systeem van populaties uit naar de context van een statische door willekeur bepaalde omgeving. Om precies te zijn spelen de populatiegrootten de rol van een statisch door willekeur gekozen omgeving voor het ruimtelijke proces. We nemen aan dat een typische realisatie van de omgeving van een translatie-invariant en ergodisch stochastische veld komt. In het clustering regime gaat de genetische diversiteit uiteindelijk verloren met kans 1, en na verloop van tijd erven alle individuen ofwel het genotype ♡, ofwel het genotype ♠. Het doel van dit hoofdstuk is om nauwgezet te kwantificeren hoe de initiële genfrequenties over de tijd propageren in de populaties, om zo het uiteindelijke overlevende genotype te bepalen. Het voordeel van het uitbreiden van ons model naar de context van een door willekeur bepaalde omgeving is dat we in deze uitbreiding precies kunnen uitrekenen wat de overlevingskans van het genotype ♡ is. In het bijzonder leiden we een expliciete formule af voor deze overlevingskans (ook wel de fixatiekans genoemd), die een gemiddelde, genomen over alle realisaties van de omgeving, is van de genotype-♡ dichtheid in een doelkolonie, gewogen door de verhouding van haar slapende en actieve populatiegrootten.

Deel II, bestaande uit Hoofdstuk 5, sluit dit proefschrift af met een studie van “zaadbank effecten” in drie welbekende systemen van interacterende deeltjes, namelijk het systeem van onafhankelijke deeltjes, het exclusieproces en het inclusieproces. Deze drie systemen beschrijven hoe een collectie van microscopische deeltjes zich ontwikkelt op een discreet raster onder de invloed van, respectievelijk, geen interactie, een excluderende (afstotende) interactie, en een inkluderende (aantrekkende) interactie. We modificeren deze systemen door toe te staan dat de deeltjes een milde (pure) slapende toestand aannemen, waarbinnen zij alleen kunnen bewegen met een langzamere (nul) vaart. We laten zien dat, in de aanwezigheid van een slaaptoestand, het macroscopische gedrag van de systemen niet langer beschreven kan worden door de warmtevergelijking, maar door een reactie-diffusie vergelijking. We bewijzen ook dat er, onder aanwezigheid van grensreservoirs, een parameterregime bestaat waarvoor opwaartse diffusie mogelijk wordt. Dit laatste is een interessant fenomeen waar macroscopische totale stroming van deeltjes plaatsvindt van een regio met een lagere deeltjesdichtheid naar een regio met een hogere deeltjesdichtheid. Dit betekent een schending van de klassieke diffusiewet van Fick.