

---

## Samenvatting

Biologische evolutie heeft geleid tot een grote verscheidenheid aan organismen welke een hoge mate van complexiteit vertonen. Ofschoon evolutie al lange tijd bestudeerd wordt hebben we nog geen verklaring voor het ontstaan van deze verscheidenheid en complexiteit of hoe ze in stand worden gehouden. Een mogelijke oorzaak hiervoor is dat in veel studies evolutie nog steeds wordt beschouwd als een selectie proces dat zich afspeelt op een enkel niveau. Daarbij wordt de relatie tussen het genotype en het resulterende gedrag van het individu meestal op zeer eenvoudige wijze gemodelleerd. En als laatste, 'fitness evaluatie', d.w.z. de evaluatie van het succes van individueel gedrag, wordt meestal als volledig veronderstelt: individuele fitness wordt uniek bepaald door het genotype van het individu.

Meer recente studies van evolutie nemen sommige van dergelijke aspecten van biologische evolutie wel in acht, zoals de meerlagigheid van biotische systemen, het optreden van zelf-structurering in dergelijke systemen, de niet-lineaire relaties tussen genotypen en fenotypen, en het voorkomen van neutraliteit in deze relatie. In dit proefschrift bestuderen we een aspect van evolutie, *informatie integratie*: op welke manieren wordt informatie, die aanwezig is in de (a-)biotische omgeving, geïntegreerd in evoluerende systemen en welke gevolgen heeft dit voor het gehele systeem. We onderzoeken dit aan de hand van drie verschillende thema's.

Ten eerste kijken we naar het effect van (zeer) beperkte, i.p.v. complete, fitness evaluatie per individu. Ofschoon meestal verondersteld wordt dat het (reproductieve) succes van een individu, ofwel de *fitness*, uniek bepaald wordt door het genotype van het desbetreffende individu zal het in werkelijkheid vaak gebeuren dat een individu slechts een (klein) deel van alle mogelijke omstandigheden, waarin het succes moet blijken, 'ziet'. Als een individu maar ten opzichte van een klein deel van alle mogelijke omstandigheden wordt geëvalueerd is het mogelijk dat het individu slechte eigenschappen behoudt en goede eigenschappen verliest, in beide gevallen door een 'incomplete' fitness evaluatie.

Het onderzoek dat is beschreven in dit proefschrift toont aan dat dit laatste niet altijd optreedt. Het blijkt dat informatie over verschillende *fitness evaluaties*, en over meerdere generaties geïntegreerd kan worden op een zodanige wijze dat individuen evolueren die succesvol zijn in veel meer omstandigheden dan alleen maar diegene waarop ze kort geleden (in evolutionaire tijd) geëvalueerd zijn.

Het tweede thema waar we in dit proefschrift naar kijken is de vrijheid van een evoluerend systeem om informatie op verschillende manieren op te slaan. Traditioneel wordt verondersteld dat informatie wordt opgeslagen in de genotypen van individuen, maar informatie kan ook worden 'opgeslagen' op, bijvoorbeeld, het niveau van de populatie.

Het laatste thema dat we behandelen zijn zogenaamde neveneffecten van informatie integratie in evoluerende systemen. Hierbij moeten we denken aan verschillen in gevoeligheid van individuen voor mutaties van het genotype of aan verschillen in gevolgen van invasies van een populatie door individuen met nieuwe eigenschappen.

In hoofdstuk twee bekijken we specifiek het effect van zeer beperkte fitness evaluatie op de evolutionaire dynamica. We modelleren het evolutionaire proces zodanig dat de

---

fitness van individuen bepaald wordt aan de hand van een expliciete fitness functie die vooraf is gedefinieerd. Deze fitness functie is bepaald met betrekking tot een vast aantal 'fitness-cases'. We vergelijken de evolutionaire dynamica die optreedt als individuen altijd geëvalueerd worden met betrekking tot de volledige verzameling van fitness-cases, met de evolutionaire dynamica die optreedt als individuen per tijdstap op slechts een klein aantal van de fitness-cases wordt geëvalueerd. In het laatste geval onderscheiden we twee mogelijkheden; de fitness-cases waarop een individu wordt geëvalueerd worden willekeurig getrokken, of deze fitness-cases zijn co-evoluerende 'parasieten'.

In alle drie de gevallen, complete fitness evaluatie, beperkte fitness evaluatie op willekeurig bepaalde fitness-cases, en beperkte fitness evaluatie op co-evoluerende fitness-cases, vergelijken we het gedrag van de individuen ten opzichte van de complete fitness functie, d.w.z. de complete verzameling van fitness-cases. Ofschoon de individuen die evolueren onder beperkte evaluatie nooit alle fitness-cases 'zien' tijdens hun leven blijkt uit dit onderzoek dat desondanks individuen kunnen evolueren die het complete 'probleem' oplossen, hier zelfs beter dan individuen die evolueren onder complete evaluatie. Blijkbaar wordt er tijdens het evolutionaire proces informatie geïntegreerd over verschillende fitness evaluaties.

Als de fitness-functie complexer wordt zien we dat beperkte evaluatie alleen leidt tot individuen met een complete oplossing in het co-evoluerende geval, willekeurige evaluatie is dan onvoldoende. We vinden ook dat als gevolg van de verschillende evaluatie procedures, d.w.z. complete versus beperkte, genotypen evolueren die consistent verschillen in eigenschappen waarop ze niet direct geselecteerd worden. We vinden bijvoorbeeld dat individuen die evolueren onder complete fitness evaluatie relatief minder gevoelig zijn voor enkele mutaties van hun genotype en meer gevoelig zijn voor kleine veranderingen in de verzameling van fitness-cases waarop ze worden geëvalueerd.

In hoofdstuk drie en vier bestuderen we twee modellen van specifieke biologische systemen. Bacteriën kunnen makkelijk genetisch materiaal uitwisselen, bijvoorbeeld in de vorm van plasmiden. Uit experimenteel onderzoek blijkt dat een veel groter aantal verschillende colicin-complexen worden gecodeerd op plasmiden (hoofdstuk 3), en ook een veel groter aantal restrictie-modificatie systemen (hoofdstuk 4) dan op a priori gronden zou worden verwacht.

Een colicin-complex codeert zowel voor een eiwit dat giftig is voor bacteriën als voor een eiwit dat het giftige eiwit onschadelijk maakt zodat de bacterie zichzelf niet vergiftigd. Verschillende colicinen coderen voor verschillende gif-antigif paren. Bacteriën kunnen colicin-complexen 'gebruiken' om andere bacteriën te doden en zodanig meer ruimte of voedsel voor eigen groei te verkrijgen.

Restrictie-modificatie (RM) systemen zijn enigszins vergelijkbaar; zij coderen voor eiwitten die genetisch materiaal dat een bacterie-cel binnen dringt kapot knipt, en eiwitten die het genetisch materiaal dat de bacterie zelf draagt beschermt tegen het knip eiwit. Verschillende RM systemen knippen en beschermen genetisch materiaal op verschillende plaatsen. RM systemen worden geacht met name van belang te zijn voor bacteriën als bescherming tegen virus infecties. In dit model (hoofdstuk vier) hebben we dan ook twee populaties; de bacteriën en de virussen. Virussen kunnen overigens ook ongevoelig raken voor de RM systemen met als gevolg dat zij, naast de bacteriën, een tweede niveau van potentiële informatie integratie vormen.

---

In beide modellen vinden we dat een hoge diversiteit aan colicinen, respectievelijk RM systemen, makkelijk ontstaat door lokale competitie tussen individuele bacteriën. Veel verrassender is het dat in beide modellen deze diversiteit ‘opgeslagen’ wordt op twee verschillende manieren: op het individuele niveau, of op het niveau van de populatie. In beide gevallen zijn er evenveel verschillende typen colicinen of RM systemen aanwezig in de populatie, maar in het eerste geval draagt ieder individu alle verschillende typen terwijl in het tweede geval individuele bacteriën geen, of slechts één plasmide dragen.

In het eerste model blijkt dat de bacterie populatie altijd een van beide toestanden aanneemt, afhankelijk van de kosten per plasmide. In het tweede model zien we dat, onafhankelijk van deze kosten, beide toestanden kunnen voorkomen; het systeem vertoont bi-stabiliteit. Blijkbaar komt dit doordat in het tweede model een extra niveau van organisatie aanwezig is: de virussen.

De resultaten die we in deze modellen vinden tonen ook dat optimalisatie van individuele bescherming tegen infecties niet altijd gunstig is op het niveau van de populatie: een optimaal beschermd individu dwingt andere individuen tot eenzelfde optimalisatie of zij worden weggeconcentreerd. In beide gevallen leidt dit tot een homogene populatie wat een makkelijk doelwit kan zijn voor een evoluerend virus.

In hoofdstuk vijf, tenslotte, bestuderen we een model van co-evolutie van twee populaties. De populaties hebben een antagonistische relatie. Het gedrag van de individuen uit beide populaties wordt bepaald aan de hand van een extern gedefinieerde, artificiële functie: het lange termijn spatio-temporele gedrag van cellulaire automaten (de eerste populatie) beginnende vanuit een bepaalde initiële conditie (de tweede populatie).

In dit hoofdstuk ligt de focus van de studie op de mate waarin verschillende vormen van evolutionaire dynamica optreden in één en het zelfde proces. Specifiek kijken we naar: evolutie van algemene gedrag-strategieën, soortsvorming leidend tot meerdere soorten, en voortdurende evolutionaire verandering.

Alle drie de vormen zien we in het model, afhankelijk van kleine veranderingen in de model-structuur. Als we individuen in de ruimte laten bestaan, zodat er ruimtelijke patroon-vorming optreedt, zien we dat er algemene strategieën evolueren. Als we individuen van beide populaties elke tijdstap mixen in de ruimte zien we voortdurende evolutionaire verandering optreden: beide populaties tonen blijvende oscillaties tussen twee simpele strategieën. Als we het vormen van algemene oplossingen moeilijker maken dan zien we in het eerste geval soortsvorming optreden in beide populaties terwijl in het tweede geval eenzelfde soort voortdurende evolutionaire verandering optreedt als eerder. In dat laatste geval is de tijd-schaal van verandering echter veel sneller; individuen lijken hun vermogen tot verandering geoptimaliseerd te hebben.

Concluderend kunnen we zeggen dat informatie integratie in evolutie veel meer behelst dan het probleem van het vinden van optimale individuen. In dit proefschrift hebben we laten zien dat informatie niet alleen op het niveau van het individu wordt geïntegreerd maar ook, bijvoorbeeld, op het niveau van de populatie. Daarnaast hebben we laten zien dat informatie integratie ook kan optreden, en soms zelfs tot meer optimale individuen leidt, onder omstandigheden waarbij informatie betreffende ‘optimaal gedrag’ slechts beperkt wordt aangeboden. Tenslotte hebben we laten zien dat neveneffecten van verschillende vormen van informatie integratie kunnen leiden tot individuele eigenschappen die geen direct selectie voordeel hebben. Gegeven dat natuurlijke evolu-

---

tie voort bouwt op datgene wat er al eerder geëvolueerd is kunnen verschillen in neven-effecten die op dit moment optreden de latere eco-evolutionaire dynamica beïnvloeden.