MASARYKOVA UNIVERZITA
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
ÚSTAV MATEMATIKY A STATISTIKY

Diplomová práce

BRNO 2013 **JIŘÍ KALINA**

MASARYKOVA UNIVERZITA
PŘÍRODOVĚDECKÁ FAKULTA
ÚSTAV MATEMATIKY A STATISTIKY

Adaptivní dynamika

Diplomová práce

Jiří Kalina

Vedoucí práce: doc. RNDr. Zdeněk Pospíšil, Dr. **Brno 2013**

Bibliografický záznam

Autor:	Jiří Kalina Přírodovědecká fakulta, Masarykova univerzita Ústav matematiky a statistiky
Název práce:	Adaptivní dynamika
Studijní program:	Matematika
Studijní obor:	Algebra a diskrétní matematika
Vedoucí práce:	doc. RNDr. Zdeněk Pospíšil, Dr.
Akademický rok:	2012/2013
Počet stran:	$49 + 13$
Klíčová slova:	adaptivní dynamika; singulární bod; párový invazní graf; evolučně stabilní strategie; konvergenčně stabilní strategie

Bibliographic Entry

Author:	Jiří Kalina Faculty of Science, Masaryk University Department of Mathematics and Statistics

Title of Thesis:	Adaptive dynamics
Degree Programme:	Mathematics
Field of Study:	Algebra and Discrete Mathematics
Supervisor:	doc. RNDr. Zdeněk Pospíšil, Dr.
Academic Year:	2012/2013
Number of Pages:	$49 + 13$
Keywords:	adaptive dynamics, singular point, pairwise invasibility plot, evolutionarily stable strategy, convergence stable strategy.

Abstrakt

Diplomová práce **Adaptivní dynamika** se zabývá mechanizmy vlivů charakteristických znaků biologických druhů na velikosti jejich populací. Na rozdíl od běžné populační dynamiky adaptivní dynamika dovoluje zahrnout do modelu vliv náhodných mutací a určit tak pro každý druh směr, kterým se bude vyvíjet pod tlakem evoluce ovlivněné jak prostředím, tak ostatními druhy v rámci populace. Vzhledem ke svému rozsahu práce přináší základní vhled do adaptivně dynamické problematiky, dosud v českém jazyce opomíjeném, definuje elementární pojmy (invazní exponent, selekční gradient aj.) a na několika příkladech demonstruje základní postupy vyšetřování biologických modelů z hlediska adaptivní dynamiky.

Abstract

This diploma thesis called **Adaptive dnymics** deals with influence mechanisms of characteristics traits of biological species on the size of their populations. Unlike of the classical population dynamics, the adaptive dynamics allows to include the influence of random mutation in the model and thus determine for each species the direction in which it will develop under the evolutionary pressure influenced both by the environment and other species within the population. Due to its scope, the thesis provides only fundamental insights into adaptive dynamic problematics, yet neglected in the Czech language, defines the basic concepts (the invasion exponent, selection gradient, etc.), and on several examples demonstrates elementary procedures for an investigation of biological models in terms of adaptive dynamics.

Téma/varianta: **Adaptivní dynamika**

Název v TeXu: Adaptivní dynamika
Název anglicky: Adaptive dynamics
Název anglicky v TeXu: Adaptive dynamics

Vedení:
doc. RNDr. Zdeněk Pospíšil, Dr., učo 707 (vedoucí) Změněno: 24. 6. 2009 17:44, doc. RNDr. Zdeněk Pospíšil, Dr.

Student(i):
Mgr. Jiří Kalina, učo 150824, **PřF** N-MA ALG [sem 8, roč 4]
Přihlášeno: 5. 10. 2009 16:40.21, Mgr. Jiří Kalina
práce ohodnocena/uzavřena:

Maximální počet studentů, kteří si mohou vybrat tuto variantu: 1
Prerekvizity/předpoklady pro výběr:
```
!program(B-MA) && !program(B-BI)
&& !program(B-BA) && !program(B-FY) && !program(B-GE)
&& !program(B-GK) && !program(B-CH) && !program(B-IO)
&& !program(B-AM)
```

Oficiální zadání:
Cílem práce je studium matematických modelů evolučního procesu - vývoj systému adaptujícího se na měnící se podmínky a současně tyto podmínky ovlivňujícího. Typicky se jedná o spojení dvou základních oblastí teoretické biologie, tj. ekologie a evoluční teorie. Uplatnění adaptivní dynamiky však může být širší, např. v ekonomiii nebo sociologii.
Nejprve shrňte základní charakteristiky systémů diferenciálních rovnic popisujících procesy ekologické (Lotkovy-Volterrovy systémy, modely populační dynamiky) a evoluční (replikátorové rovnice). Poté studujte modely adaptivní dynamiky z hlediska jejich kvalitativních vlastností, zejména existenci evolučně stabilních strategií.
Diskutujte aplikabilitu nějakého vybraného modelu.

Literatura:

- DIEKMAN, Odo. *A beginner's guide to adaptive dynamics*. 2002.
  Změněno: 24. 6. 2009 17:46, doc. RNDr. Zdeněk Pospíšil, Dr.
- BRITTON, Nicholas F. *Essential mathematical biology*. London: Springer, 2003. xv, 335 s. ISBN 1-85233-536-.
  Změněno: 7. 10. 2009 10:43, doc. RNDr. Zdeněk Pospíšil, Dr.

Poznámka: Další literatura bude doplňována během práce na diplomovém úkolu. U vybraného modelu by bylo vhodné provést i počítačové simulace.
Změněno: 7. 10. 2009 10:43.16, doc. RNDr. Zdeněk Pospíšil, Dr.

Archiv závěrečných prací:
Kalina, Jiří **PřF** N-MA ALG [sem 8, roč 4]: Adaptivní dynamika

Poděkování

Rád bych poděkoval vedoucímu diplomové práce RNDr. Zdeňku Pospíšilovi, Dr. za dlouhodobou podporu při vytváření koncepce práce i její tvorbě a za poskytnutí podnětných materiálů, na nichž je práce z velké části založena.

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem svoji diplomovou práci vypracoval samostatně s využitím informačních zdrojů, které jsou v práci citovány.

Brno 13. května 2013 .....

Jiří Kalina

Obsah

Úvod ..... **ix**

Kapitola 1. Základní pojmy **1**
1.1 Několik definic 1
1.1.1 Typ 1
1.1.2 Populace a subpopulace 1
1.1.3 Zdatnost 2
1.1.4 Znak 2
1.1.5 Strategie 3
1.1.6 Mutace 3
1.2 Teorie her 3
1.2.1 Úvod do teorie her 3
1.2.2 Strategie 4
1.2.3 Nashova rovnováha 5
1.2.4 Spojitost a generace 6
1.3 Populační dynamika 6
1.4 Replikátorová dynamika 7
1.4.1 Singulární body 9
1.4.2 Evolučně stabilní strategie 9
1.5 Adaptivní dynamika 10
1.5.1 Párový invazní graf 10

Kapitola 2. Adaptivně dynamické modely **14**
2.1 Model monomorfní populace 14
2.1.1 Model s lineární zdatností 14
2.1.2 Monomorfní model s nelineární zdatností 15
2.2 Klasifikace singulárních bodů 18
2.2.1 Evolučně stabilní strategie 20
2.2.2 Asymptoticky stabilní strategie 21
2.2.3 Singulární strategie dosažitelná jedinou mutací 21
2.2.4 Podmínka vzniku dimorfní populace 22
2.3 Polymorfní modely 25

Kapitola 3. Závěr **32**

Kapitola 4. Literatura **33**

Příloha 1: Evoluční sebevražda **37**

Příloha 2: Model s vícepočetnými mutacemi **41**

Příloha 3: Řešení rovnice z přílohy 2 ..... **48**

Úvod

Jakkoliv bylo vybudování teorie přirozeného výběru a evoluce Charlesem Darwinem ve své době (1859) převratným novým pohledem na proces vzniku a vývoje rostlinných a živočišných druhů, odstartovalo nové vnímání přírodních dějů mezi populacemi (a potažmo jedinci) těchto druhů řadu odvozených přístupů a postupů, v jejichž světle se může původní vysoce objevná myšlenka jevit jen jako poněkud naivní, či spíše fundamentální princip, který je však pouhým zjednodušením reality – a to zjednodušením dosti výrazným.

Základním rozdílem oproti Darwinovým původním východiskům, který je nejčastěji zmiňován, pokud se jedná o překonanost myšlenky přirozeného výběru, je skutečnost, že v přírodním prostředí nedochází pouze ke vzájemné interakci jedinců daného druhu (nemusí jít pouze o druhy rostlinné a živočišné, jak byly vnímány v době Darwinových objevů, v závislosti na uznávané klasifikaci živých organizmů je obvykle rozlišován vyšší počet říší, resp. domén (Laurin, 2010) s prostředím chápaným především jako neživá složka přírody determinovaná v čase konstantními nebo proměnnými podmínkami, ale také k interakcím mezi (sub)populacemi navzájem. Podmínky pro existenci daného druhu tak reprezentují nejen neustále se měnící a komplikovaný systém, často spíše chaotický než deterministický, ale obvykle také ukrývají celá kvanta zpětných vazeb daného druhu na sebe sama, které jsou původní myšlence přirozeného výběru docela cizí.

Fundamentální myšlenka evoluce, že přežije spíše ten druh, který se lépe adaptuje na jasně dané místní podmínky a tedy lépe obstojí v konkurenci ostatních druhů, se tak kvalitativně posouvá do situace, v níž přežívá takový druh, jehož strategie je schopna nejlépe reagovat na změny vyvolané jednak strategiemi ostatních druhů, jednak touto strategií samou.

Z matematického hlediska se tak od prosté populační dynamiky, rozšířené o fenotypický popis jednotlivých druhů, dostáváme díky požadavku na určení strategií jednotlivých druhů spíše do oblasti teorie her, která je s populační dynamikou úzce spjatá. V některých případech (např. organizmy žijící v cyklech) lze adaptivní dynamiku s teorií her víceméně ztotožnit, obvykle je ale rozdíl mezi oběma disciplínami chápán především ve spojitosti adaptivně dynamických procesů, zatímco teorie her se častěji zabývá diskrétně rozfázovanými ději.

Stejně jako populační dynamika sama o sobě, rovněž teorie her a potažmo adaptivní dynamika se zabývají pouze projevy určitých zděděných znaků případně samotnou přítom-

ností a popisem mutací, aniž by umožňovaly hlouběji analyzovat příčiny, které k projevům a mutacím vedou. Celý následující text tedy pojednává o vývoji druhů na základě jejich předem daných parametrů (hodnoty jejich charakteristických znaků a pravidla, podle kterých se tyto hodnoty mohou měnit) – tedy na základě fenotypického popisu, avšak nebude zacházet do popisu genotypického, osvětlujícího pravidla, podle nichž dochází k dědění těchto hodnot včetně mechanizmů mutací a veškeré komplexity, kterou přináší jak mutace, tak pohlavní rozmnožování – od hledání a nalezení partnerů, přes možné vnější genetické vlivy po samotné komplikované zákony dědičnosti. V tomto ohledu bude adaptivní dynamika v rámci této práce chápána spíše jako obecný matematický nástroj pro popis spojitých strategií (které by se v podobné formě mohly objevit i mimo typické biologické systémy) než jako podrobný popis přírodní reality.

Základním paradigmatem adaptivní dynamiky je invaze mutantů do rezidentní populace v určeném prostředí. Pro popis tohoto děje využívá běžné nástroje populační dynamiky, jako jsou velikost (tj. počty jedinců) populací, rychlost jejich růstu nebo zdatnost (fitness) (sub)populací (tj. reprodukční koeficient udávající průměrný počet potomků jedince).

Vzhledem k tomu, že úspěšnost mutantů napadajících rezidentní populaci je závislá na jejich fenotypu, tj. specifických hodnotách jejich znaků, je zapotřebí do modelů zahrnout rovněž kvantitativní charakteristiku těchto znaků, mezi nástroje adaptivní dynamiky tak patří ohodnocení znaků a na jeho základě potom výpočet invazního exponentu, selekčního gradientu a na vyšší úrovni pak rovněž dynamiky změn v hodnotě tohoto znaku v čase.

Pro svůj omezený rozsah přináší tato diplomová práce pouze základní vhled do adaptivně dynamické problematiky – počínaje odvozením výpočetních metod (populační a replikátorová dynamika, teorie her), přes definice základních pojmů až po ukázky specifických příkladů, na kterých je možné demonstrovat popsané metody. Těžištěm práce je klasifikace singulárních bodů soustav diferenciálních rovnic, které popisují dynamiku subpopulací druhů, na jejímž základě je možné rozhodnout o konečném stavu systému – dynamika procesů, kterými systém do takového stavu dospěje je nicméně již nad rámec práce, a proto je na ni v práci pouze heslovitě odkázáno včetně případných dalších zdrojů informací. Mimo souvislý výkladový proud je rovněž na několika místech naznačena polemika s některými výsledky citovaných prací, již však v žádném případě nelze považovat za kompletní diskuzi ve smyslu matematické logiky a která pouze předjímá možné další pokračování v otevřené tématice.

Nezbytnou součástí práce je pětice řešených příkladů od nejjednoduššího lineárního modelu přes jednoduchý demonstrativní kvadratický model, ukázku „evoluční sebevraždy“, komplexnější model kanibalizmu až po ve dvou variantách podrobně rozpracovaný model založený na původní myšlence vývoje kolonií v chemostatu, ale v rámci autorovy předešlé práce (Kalina, 2012) zobecněný a nyní řešený komplexně a doplněný grafy výsledných populačních procesů za pomocí modelovacího nástroje Maple.

Zřejmě práce nemá ambici ani jen popsat celý rozsah problematiky stále populárnější adaptivní dynamiky jako moderního a dosud se vyvíjejícího odvětví matematiky, nicméně

vzhledem k bezmála úplné neznámosti termínu „adaptivní dynamika“ v českojazyčném odborném i neodborném prostředí[1] lze usuzovat, že hodnota invazního exponentu adaptivně dynamické problematiky je v tomto prostředí přinejmenším příznivá a text by tak mohl představovat mezi diplomovými pracemi jeden z prvních malých krůčků vstříc evolučně stabilnímu cíli, kterým bude úplné zdomácnění znalosti adaptivní dynamiky mezi českým publikem.

[1] Populární vyhledávač Google na počátku roku 2013 vyhledá oproti 237 tisícům výsledků k anglickému „adaptive dynamics“ na dotaz „adaptivní dynamika“ pouze 108 výsledků, z nichž více než 50 % je věnováno zkvalitňování jízdních vlastností motorových vozidel a ze zbývající části je rovněž přes 50 % věnováno neuronovým sítím. Vyhledávač seznam nachází podobných výsledků pouze 22 a na odborném vyhledávači Web of Knowledge není možné s českým heslem uspět vůbec.

Kapitola 1

Základní pojmy

Adaptivně dynamické modely vyplňují široké rozpětí od nejjednodušších příkladů až po velmi komplexní systémy, nicméně základní část aparátu, se kterým pracují, je pro všechny totožná. Následující definice a označení mají obecnou platnost a budou dodržována v celém textu práce:

1.1 Několik definic

1.1.1 Typ

Základní taxonomickou kategorií, se kterou bude v dalším textu operováno, je typ. Použití termínu typ je motivováno snahou předejít rozporům s některými (ne zcela ustálenými) biologickými výklady běžně používaného slova druh. V této práce tedy bude typ chápán jako charakteristika jedinců určité populace daná souborem hodnot charakteristických rysů – znaků. V souladu s obecně přijímanou definicí pro druh bude nicméně až na výjimky předpokládáno, že typy jsou reprodukčně izolované, tedy, že potomci jedinců určitého typu jsou stejného typu, tj. vykazují stejné hodnoty znaků. Vznik nového typu tak bude možný pouze procesem mutace.

1.1.2 Populace a subpopulace

Termínem populace bude označován souhrn všech jedinců různých typů, kteří jsou součástí modelu, tj. vyskytují se ve stejném okamžiku na území, ve kterém mohou navzájem nějakým způsobem (i nepřímo) interagovat. Velikostí populace je označován počet všech žijících jedinců v populaci. Protože bude zřejmě velmi užitečné rozlišit navzájem jedince různých typů v populaci, bude soubor všech jedinců stejného typu označován termínem subpopulace.

Standardně bude velikost populace označována písmenem N a velikost jednotlivých subpopulací bude odlišena písmenným nebo číselným indexem N_i. Nebude-li uvedeno jinak, bude počet různých subpopulací označován n. Každý jedinec může být obsažen

pouze v jediné subpopulaci a tedy platí, že

$$\sum_{i=1}^{n} N_i = N. \tag{1.1}$$

Vzhledem k tomu, že velikost subpopulací a populace je ve většině případů funkcí času, bude rovněž užitečné zavést označení $N(t)$ a $N_i(t)$.

Relativní velikost subpopulace x_i pak bude definována zřejmým vztahem $x_i = \frac{N_i}{N}$.

Pro zjednodušení zápisu lze definovat sloupcový vektor relativního zastoupení subpopulací **x** následovně:

$$\mathbf{x} = (x_i, \ldots, x_n)^T. \tag{1.2}$$

1.1.3 Zdatnost

Za zdatnost (fitness) jedince, resp. průměrnou zdatnost i-té subpopulace je považován index f_i, který vyjadřuje schopnost plození jedinců včetně všech souvisejících procesů (přežití, dospívání, sexuální zdatnost). Hodnota zdatnosti se vztahuje k jedné generaci, zjednodušeně tedy může být definována jako průměrný počet potomků první generace jednoho jedince.

Mimo individuální zdatnosti jednotlivých subpopulací je praktické definovat také průměrnou zdatnost f celé populace, jako vážený průměr zdatností všech druhů vztahem:

$$f = \sum_{i=1}^{n} x_i f_1 \tag{1.3}$$

jak je podrobněji popsáno v odstavci věnovanému replikátorové dynamice.

1.1.4 Znak

Prvek, který nám umožní zjednodušeně popsat podstatné fenotypické znaky jednotlivých jedinců a jejich subpopulací, bude nazýván znak (charakteristický znak). Každému znaku musí být možné přiřadit buď konkrétní fyzikální veličinu (např. velikost paroží nebo hmotnost zkonzumované potravy) nebo míru preference jedince (např. pravděpodobnost určitého rozhodnutí nebo počet partnerů) tak, aby bylo možno definovat zobrazení z množiny možných hodnot znaku do množiny reálných čísel $\mathbb{R}$.

Znaky uvažované v modelu musí splňovat předpoklad, že hodnota znaku dvou jedinců je stejná právě tehdy, když oba jedinci náleží ke stejnému typu (a tedy jsou členy téže subpopulace). Znaky budou obecně označovány malými řeckými písmeny s indexy odpovídajícími příslušnosti jejich hodnoty k dané subpopulaci.

1.1.5 Strategie

Termín známý z teorie her označuje prvek množiny strategií, která obsahuje všechny možnosti, které může hráč využít po celou dobu průběhu hry. Strategie hráče tak definuje jeho rozhodnutí v každém okamžiku hry – ve chvíli, kdy je strategie hráče pevně dána, lze ze znalosti strategií ostatních hráčů zjistit výsledek hry. V případě adaptivně dynamických jevů bude strategie jednoznačně určena hodnotami znaků, které jsou zahrnuty do modelu. V případě, že bude fenotyp jedinců v populaci popsán jediným znakem, lze strategii ztotožnit s hodnotou tohoto znaku. Strategie jedinců i-té populace bude označována s_i, případně přímo hodnotou rozhodujícího znaku.

1.1.6 Mutace

Přestože v původním významu je mutace změnou genotypu, není ambicí práce se pouštět do jeho zkoumání, a proto bude mutace chápána odvozeně jako fenotypická změna hodnot příslušných znaků mezi rodičem a potomkem. Následkem mutace tedy bude zařazení potomka do subpopulace odlišné od subpopulace jeho rodiče – buď již v modelu existující nebo nově vzniklé. Mutanty budou obecně nazývání jedinci odlišného druhu napadající rezidentní populace, přestože v reálu nemusí takoví jedinci vzniknout mutací, ale mohou např. proniknout do popisovaného systému zvenčí.

1.2 Teorie her

1.2.1 Úvod do teorie her

Teorie her byla vyvinuta ve 40. letech 20. století matematikem Johnem von Neumannem současně s Oskarem Morgensternem za účelem vyšetřování ekonomického chování ve společnosti, kdy jeden člověk může získat peníze nebo o ně přijít při interakci s druhým (Britton, 2003). Předpokladem bylo, že jedinci jednají v osobním zájmu racionálně na základě určitých kritérií. V roce 1967 publikoval evoluční biolog Bill Hamilton článek o neporazitelných strategiích pro rozdělení poměru pohlaví na základě teorie her. Kritérium racionálního jednání bylo nahrazeno populační dynamikou a stabilitou a osobní zájem darwinovskou zdatností populace. Tuto myšlenku rozšířil v 70. letech 20. století John Maynard Smith, který se zabýval nalezením evolučně stabilní strategie pro interakce mezi zvířaty, kde výplata po uplatnění určité strategie ve smyslu teorie her závisela na strategiích uplatněných protivníky. To je jedno ze základních východisek teorie her, jež však není jednoduché zahrnout do modelů populační genetiky. Základní úvahou je, že jedinci s nejlepší strategií plodí více potomků, kteří po nich dědí uplatňované strategie, takže nejlepší strategie je evolučně protěžována. V tomto smyslu jde o model fenotypické evoluce, který se zaměřuje na to, proč je určitá strategie evolucí zvýhodňována spíše než na otázku jakým způsobem by určitý fenotyp měl být zahrnut do populace. Z tohoto pohledu byla v minulosti teorie podrobena kritice, nicméně ve většině případů si výsledky teorie her zachovávají platnost i po zahrnutí genetiky a teorie her je často nejjednodušším způsobem jak s nimi pracovat. Navíc jsou v mnoha případech genetická východiska zkoumaných znaků dosud neznámá.

Příklad - Jestřáb a holubice

Příkladem uplatnění teorie her v biologii jsou zvířecí turnaje (Britton, 2003). Jako ilustraci lze uvažovat vzájemné soupeření jelenů o laně, přestože účelem modelu není popis konkrétního případu, ale průzkum a popis logických možnosti takových turnajů. Uvažujme v takovém vzájemném soupeření o zdroje dvě alternativní strategie: „jestřáb“ (označená χ) bojující až do okamžiku výhry nebo prohry a „holubice“ (označená δ) vstupující do soubojů, ale ustupující v případě urputného boje ze strany protivníka. Budeme uvažovat také smíšenou strategii π, při které hráč uplatňuje s pravděpodobností p jestřábí a s pravděpodobností $(1–p)$ holubičí strategii. Zřejmě je taková množina strategií velmi naivním pojetím skutečnosti, nicméně bude dostatečná pro účely modelu. Nyní uvažme, že výplaty hráčům uplatňujícím uvedené strategie jsou popsány jakožto změny darwinovské zdatnosti níže uvedenou maticí:

Tabulka 1: Výplatní matice hry Jestřáb a holubice

	při konfliktu se strategií	
	ι	χ
Výplata pro strategii ι	$\frac{1}{2}(G-C)$	G
χ	0	$\frac{1}{2}G$

Zisk zdroje je považován za příspěvek ke zdatnosti o velikosti G. Střet strategií jestřáb-holubice vyústí ke zisku zdroje jestřábem, zatímco v případě dvou holubic dojde buď k rozdělení zdroje mezi oba hráče nebo ke zisku zdroje jedním z nich s pravděpodobností $frac12$. Pokud dojde ke střetu dvou jestřábů, získá vítěz celý zdroj, zatímco poražený utrpí ztrátu ve výši C, obecně je tedy výplata rovna $\frac{1}{2}(G-C)$.

Na základě konkrétních hodnot zisků pak záleží, jak se která strategie uplatní. Bude-li platit, že $G > C$, zřejmě $\frac{1}{2}(G-C) > 0$ a tedy výplata pro jestřábí strategii vždy převýší výplatu strategie holubičí a za všech okolností se vyplatí být jestřábem. Naopak pokud $G < C$, vyplatí se v některých případech spíše holubičí strategie – tentokrát však bude záležet na vzájemném poměru potenciálních odměn a na podílu holubic a jestřábů v populaci, neboť vždy (pro kladné G) platí, že $\frac{1}{2} < G$ a tedy při střetu s holubicí je vždy lepší být jestřábem.

1.2.2 Strategie

Při modelování evolučních procesů reprezentují čisté strategie (ι nebo χ), případně smíšené (π) strategie charakteristické znaky jedinců stejné napříč subpopulací. Jedinci ve vzájemném střetu sčítají příslušné výplaty vzešlé ze vzájemných konfliktů. Následně produkují sobě identické potomky v počtech rovných své počáteční zdatnosti zvětšené o součet těchto

výplat. Strategii pak nazveme evolučně stabilní (ESS), pokud je odolná proti napadení mutantními strategiemi. Jinými slovy, populace jedinců, kteří rovnocenně uplatňují stejnou ESS, se pod tlakem přirozeného výběru neuchýlí k uplatňování žádné jiné strategie.

Vrátíme-li se k předchozímu případu, bude za splnění první podmínky ($G > C$) vždy výhodnější strategie být jestřábem a tedy bude tato strategie evolučně stabilní, neboť žádná holubice ji nemůže úspěšně napadnout. Naopak strategie být holubicí nebude evolučně stabilní nikdy, protože v populaci samých holubic může jestřáb vždy zahájit úspěšnou invazi svého typu ($G > frac12G$). Existuje ještě další strategie, která je evolučně stabilní?

Uvážíme-li takovou smíšenou strategii π, pro níž je stejně výhodné osvojení jestřábí i holubičí strategie, bude rovněž evolučně stabilní – nikomu se nevyplatí ze strategie vybočit. Předpokládejme tedy, že strategie π je s pravděpodobností p jestřábí a s pravděpodobností $1-p$ holubičí. Budou-li všichni hráči uplatňovat π, s pravděpodobností p se tedy hráč střetne s jestřábem a s pravděpodobností $1-p$ s holubicí. Aby byla zachována podmínka stejného zisku, musí pak platit:

$$p \cdot \frac{1}{2}(G-C) + (1-p)G = p \cdot 0 + (1-p) \cdot \frac{1}{2}G \tag{1.4}$$

Snadno se přesvědčíme, že $p = \frac{G}{C}$ a tedy pro $0 < G < C$ existuje ještě jedna evolučně stabilní (smíšená) strategie.

Nyní je možné teorii poněkud zobecnit. Uvažujme normální hru s n čistými strategiemi, tj. takovou hru, kdy jsou výplaty hráčů popsány výplatní maticí. Nechť $\mathbf{A} = (a_{i,j})$ je čtvercová výplatní matice o rozměru $n \times n$ pro takovou hru, takže $a_{i,j}$ je výplata hráče uplatňujícího i-tou strategii proti hráči s j-tou strategií, kde $i, j = 1, \ldots, n$. Smíšené strategie jsou popsány pravděpodobnostními (sloupcovými) vektory $p = (p_i)$, kde p_i je pravděpodobnost uplatnění i-té strategie hráčem. i-tá čistá strategie je tedy reprezentována jednotkovým vektorem e_i. Výplata hráče uplatňujícího i-tou strategii proti hráči uplatňujícímu q-tou strategii je potom rovna $(\mathbf{A}q)_i = e_i^T \mathbf{A}q$, kde exponent T značí transpozici matice.

1.2.3 Nashova rovnováha

Nashovou rovnováhou se nazývá kombinace strategií $\bar{s} = (\bar{s}_1, \ldots, \bar{s}_n)$ taková, že pro $\forall$ výplatní funkce $p_i(s_1, \ldots, s_n), i \in 1, \ldots, n$ platí:

$$\text{pro } \forall i \in \{1, \ldots, n\} : p_i(\bar{s}_1, \ldots, \bar{s}_{i-1}, \bar{s}_i, \bar{s}_{i+1}, \bar{s}_n) > (\bar{s}_1, \ldots, \bar{s}_{i-1}, s_i, \bar{s}_{i+1}, \bar{s}_n) \tag{1.5}$$

Tj. jde o takovou kombinaci strategií jednotlivých hráčů, že žádný z nich nemůže jednostrannou změnou svojí strategie při zachování strategií ostatních dosáhnout vyšší výplatní funkce. Lze ukázat, že v každé hře existuje alespoň jedna kombinace strategií, která je Nashovou rovnováhou.

Nashova rovnováha je tedy ekvivalentem evolučně stabilní strategie.

1.2.4 Spojitost a generace

Základním „nedostatkem“ teorie her je z biologického pohledu její diskrétní charakter. Hra se odehrává v předem jasně daných kolech, pro která lze zvolit optimální strategii, vyčíslit výplatní funkce a případně do dalšího kola strategii změnit. Takový postup je ještě možný u organizmů žijících v cyklech (např. hmyz), pro většinu populací je ovšem nevyhovující. Nezbývá tedy, než nahlédnout do oblasti populační dynamiky.

1.3 Populační dynamika

V nejobecnějším smyslu je populační dynamika chápána jako obor studující veškeré děje vedoucí ke změně velikosti populací a v tomto významu tedy zahrnuje všechny dílčí obory, které se v této kapitole vyskytují (teorie her, replikátorová a adaptivní dynamika). Ve zúženém slova smyslu lze populační dynamiku chápat jako proces změny velikosti (sub)populace, k němuž dochází bez ovlivnění jedinci jiných (sub)populací zvenčí, tedy pouze interakcí s prostředím (nebo v prvním přiblížení úplně bez interakce).

Základním přirozeným modelem populační dynamiky je model exponenciálního růstu vycházející z předpokladu neomezené úživnosti prostředí, v němž je počet jedinců (sub)populace určen pouze počtem jedinců v předchozí generaci a jejich schopností reprodukce vyjádřené pomocí reprodukčního koeficientu (koeficientu růstu, biotického potenciálu) r, který je dán rozdílem narozených, zemřelých a neplodných jedinců:

$$\frac{dN(t)}{dt} = N(t) \cdot r \tag{1.6}$$

$$N(t) = N(0)e^{rt} \tag{1.7}$$

Jak bylo uvedeno výše, hodnotu reprodukčního koeficientu budeme ve složitějších modelech ztotožňovat s hodnotou zdatnosti (sub)populace f_i, která bude funkcí charakteristického znaku daného fenotypu. Rovnice 1.7 pak nabude podoby:

$$\frac{dN_i}{dt} = N_i f_i \tag{1.8}$$

Nerealistický exponenciální růst velikosti populace lze korigovat zahrnutím úživnosti prostředí do modelu. Nejrealističtějším (a současně výpočetně dobře uchopitelným) způsobem je z více možných výběr logistické křivky (Hřebíček, 2010), (Šálek, 2005), kdy je přírůstek omezován koeficientem udávajícím míru dosažení maximálního počtu jedinců, které je schopno prostředí uživit (úživnost) K:

$$\frac{dN(t)}{dt} = N(t) \cdot r \cdot \frac{K-N}{K} \tag{1.9}$$

$$N(t) = \frac{K}{1+N(0)e^{rt}K}. \tag{1.10}$$

V přirozených podmínkách dosahuje reprodukční koeficient hodnot $0,05\ rok^{-1}$ až $1,5\ rok^{-1}$ u velkých savců a ptáků, $0,3\ rok^{-1}$ až $1,5\ rok^{-1}$ u drobných savců, $4\ rok^{-1}$ až $50\ rok^{-1}$ u hmyzu, $30\ rok^{-1}$ až $800\ rok^{-1}$ u prvoků a u bakterií až $20\,000\ rok^{-1}$. Úživnost prostředí je samozřejmě dána jeho specifickými podmínkami (Šálek, 2005).

Příklad z populační dynamiky

Při laboratorní kultivaci vířníka vakovenky rybniční (Stemberger, 1985) byl zjištěn maximální reprodukční koeficient ve výši $0,57\ den^{-1}$. Za nastolení ideálních podmínek tedy z původního počtu 8 jedinců během čtrnáctidenního experimentu vzniklo celkem $N(14) = 8 \cdot e^{0,57 \cdot 14} = 23\ 375$ jedinců.

1.4 Replikátorová dynamika

Na rozdíl od jednoduché populační dynamiky, kde je zdatnost jedinců a jejich subpopulací považována za konstantní, umožňuje replikátorová dynamika učinit ze zdatnosti funkci podílů ostatních subpopulací na celkové populaci.

Základním nástrojem replikátorové dynamiky je replikátorová rovnice, která vyjadřuje časovou změnu velikosti subpopulace v závislosti na aktuální distribuci subpopulací pomocí proměnlivé zdatnosti. Replikátorovou rovnici lze chápat ve smyslu teorie her tak, že počet potomků je roven výplatě závisející na úspěšnosti strategie jedinců dané subpopulace ve střetu se strategiemi ostatních subpopulací. Typ s úspěšnější strategií zaujme díky masivnější replikaci sebe sama do následující generace vyšší podíl v celkové populaci a tak v ní z dlouhodobého hlediska postupně převáží.

Replikátorová rovnice tak, coby nástroj replikátorové dynamiky, odráží různou úspěšnost strategií závislou na hodnotách charakteristických znaků jedinců a postihuje tedy základní principy evoluce. Sama o sobě nicméně není schopna zahrnout vliv mutací a je proto využita v rámci adaptivní dynamiky spíše jako nástroj pro výpočet úspěšnosti invaze mutantů do rezidentní (stabilní) populace. Odvodit ji lze ze základního vztahu pro zdatnost 1.3 a rovnice 1.10 následujícím způsobem:

$$\dot{x}_i = \frac{dx_i}{dt} = \frac{d\frac{N_i}{N}}{dt} = \frac{\frac{dN_i \cdot N - dN \cdot N_i}{N^2}}{dt} \tag{1.11}$$

$$\dot{x}_i = \frac{N_i f_i N - (\sum_{i=1}^{n} N_i f_i) N_i}{N^2} \tag{1.12}$$

a z definice průměrné zdatnosti populace:

$$f = \sum_{i=1}^{n} x_i f_i \tag{1.13}$$

získáváme:

$$\dot{x}_i = \frac{N_i f_i N - f N N_i}{N^2} \tag{1.14}$$

$$\dot{x}_i = \frac{(f_i - f) N N_i}{N^2} \tag{1.15}$$

$$\dot{x}_i = (f_i - f)\frac{N_i}{N} = (f_i - f)x_i. \tag{1.16}$$

Replikátorová rovnice je tedy tvaru:

$$\dot{x}_i = (f_i - f)x_i = x_i(f_i - \sum_{j=1}^{n} x_j f_j) \tag{1.17}$$

kde $\dot{x}_i$ označuje časovou změnu relativního zastoupení i-té subpopulace a $f_i = f_i(x_1, \ldots, x_n) = f_1(\mathbf{x})$ odpovídá zdatnosti i-té subpopulace jako funkce relativního zastoupení ostatních populací.

Zpočátku budeme v souladu s obvyklými zvyklostmi uvažovat rovněž lineární závislost zdatnosti f_i ve všech jejích parametrech, tj. zdatnosti budou dány soustavou rovnic:

$$f_i = f_i(x_1, \ldots, x_n) = f_1(\mathbf{x}) = \sum_{j=1}^{n} a_{i,j} x j \tag{1.18}$$

přičemž koeficienty $a_{i,j}$ vyjadřují vliv j-té subpopulace na zdatnost subpopulace i-té. Zřejmě kladné hodnoty koeficientů vyjadřují komensalizmus (Hřebíček, 2010) a naopak záporné hodnoty amensalizmus. Nulová hodnota koeficientu značí nulový vliv j-té subpopulace na zdatnost i-té.

Zapíšeme-li koeficienty $a_{i,j}$ maticově jako $\mathbf{A} = (a_{i,j})$, lze psát (ekvivalentně ke stejnému uspořádání v teorii her:

$$f_i(\mathbf{x}) = (\mathbf{A}\mathbf{x})_i \tag{1.19}$$

a tedy rovněž:

$$f(\mathbf{x}) = \mathbf{x}^T \mathbf{A}\mathbf{x}. \tag{1.20}$$

Lze ukázat (Ježková, 2010), že pro replikátorovou rovnici platí následující tvrzení:

Pokud pro relativní velikosti subpopulací v čase $t = 0$ platí:

$$x_1(0) + x_2(0) \ldots + x_n(0) = 1, \tag{1.21}$$

pak rovnost platí také v libovolném čase t:

$$x_1(t) + x_2(t) \ldots + x_n(t) = 1. \tag{1.22}$$

Navíc pokud:

$$\exists i, t_0 : x_i(t_0) = 0, \tag{1.23}$$

platí pro $\forall t > t_0$ rovnost:

$$x_i(t) = 0. \tag{1.24}$$

Tj. pokud klesne počet jedinců daného typu k nule, subpopulace vyhyne a dále v modelu nevystupuje.

1.4.1 Singulární body

Singulárním (stacionárním) bodem autonomní diferenciální rovnice

$$\dot{\mathbf{x}} = F(\mathbf{x}) \tag{1.25}$$

se nazývá bod $\mathbf{z}$ takový, že platí:

$$F(\mathbf{z}) = 0 \tag{1.26}$$

Jde tedy o bod, ve kterém jsou všechny parciální derivace $\mathbf{x}$ nulové. V případě, kdy vektor $\mathbf{x}$ odpovídá distribuci jednotlivých subpopulací v populaci, odpovídá singulární bod řešení rovnice stavu, ve kterém se nemění podíl těchto subpopulací v čase.

Na základě chování trajektorií řešení (tj. křivek odpovídajících řešením v prostoru daném složkami $\mathbf{x}$ a jejich derivacemi) v okolí singulárních bodů lze singulární body klasifikovat jako střed sedlo, ohnisko či uzel (Kalas, 2001).

1.4.2 Evolučně stabilní strategie

Ekvivalentem Nashovy rovnováhy z teorie her je v replikátorové dynamice rovnovážná strategie, tj. taková kombinace fenotypů (určených hodnotami příslušných znaků) všech subpopulací, že žádná změna fenotypu (tj. vznik nového typu díky mutaci) nevede ke zvýšení zdatnosti a tedy počtu potomků.

Omezíme-li se opět na případ lineární závislosti zdatnosti na velikosti ostatních populací 1.18 lze takový stav charakterizovat rovněž podmínkou, že příspěvek ke zdatnosti libovolné subpopulace způsobený některou ze subpopulací je buď nulový, nebo stejný jako ostatní nenulové příspěvky:

$$x_i > 0 \Rightarrow (\mathbf{Ax})_i = \mathbf{x}^T\mathbf{Ax}. \tag{1.27}$$

V opačném případě by zřejmě vyšší resp. nižší hodnota $(\mathbf{Ax})_i$ vedla ke znevýhodnění dané kombinace fenotypů oproti alternativní kombinaci, v níž by byla velikost i-té populace vyšší resp. nižší. Postupně by tak došlo k opuštění dané kombinace a přechodu k jiné, stabilnější.

Z platnosti 1.27 pak plyne následující:

$$x_i((\mathbf{Ax})_i - \mathbf{x}^T\mathbf{Ax}) = 0 \text{pro } \forall i \in \{1,\ldots,n\}. \tag{1.28}$$

a tedy po přechodu k lineární replikátorové rovnici:

$$\bar{x}_i = x_i((\mathbf{Ax})_i - \mathbf{x}^T\mathbf{Ax}) = 0. \tag{1.29}$$

Lze tedy zřejmě tvrdit, že Nashova rovnováha odpovídá singulárnímu řešení lineární replikátorové rovnice.

1.5 Adaptivní dynamika

Umožněme nyní přechod od diskrétního pohledu zprostředkovaného teorií her a lineárních závislostí určených replikátorovou dynamikou k obecnějšímu stavu, kdy může být vzájemný vliv velikosti subpopulací na zdatnost ostatních subpopulací nabývat víceméně libovolného funkčního tvaru. Požadavkem budiž ve všech následujících úvahách pouze spojitost a diferencovatelnost funkcí změny velikosti populace (potažmo invazního exponentu) podle velikosti ostatních populací.

Pod pojmem adaptivní dynamika je obvykle chápán soubor postupů a metod rozšiřujících standardní nástroje replikátorové dynamiky o vývoj a vliv mutacemi nově vzniklých typů. Přístup adaptivní dynamiky tak spojuje populační a evoluční dynamiku s teorií her.

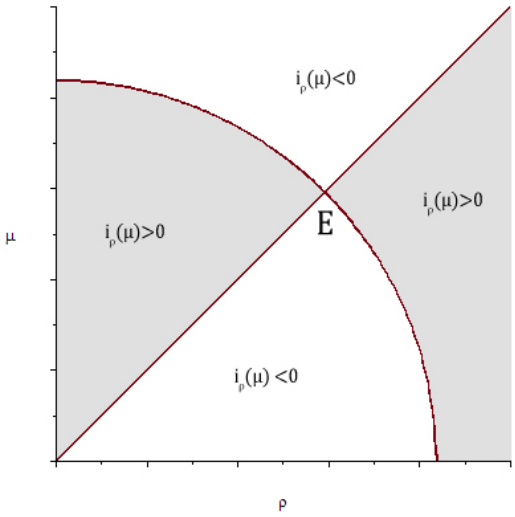
Základním paradigmatem adaptivní dynamiky je invaze mutantů do existující populace, která se nachází v dynamické rovnováze odpovídající nějakému singulárnímu bodu řešení rovnice 1.17. Za takového stavu závisí přežití a rozšíření (tj. úspěch invaze) nové subpopulace na tempu jejího počátečního růstu v době, kdy reprezentuje převážnou menšinu celkové populace. Veličina, která charakterizuje toto tempo, je nejčastěji nazývána invazní exponent nebo reprodukční koeficient a vyjadřuje počet potomků připadajících na jednoho jedince mutantní subpopulace. Podle dříve uvedené definice tak lze invazní exponent ztotožnit se zdatností subpopulace mutanta. Invazní koeficient mutanta s hodnotou charakteristického znaku μ v populaci s hodnotou ρ budeme značit $i_\rho(\mu)$.

1.5.1 Párový invazní graf

Názorným nástrojem pro vizualizaci vztahu znaků mutantní a rezidentní subpopulace je párový invazní graf (pairwise invasibility plot). V případě vztahu velikosti jednoho znaku mezi jedním rezidentním a jedním mutantním typem jde o rovinný graf s osami odpovídajícími velikosti zkoumaného znaku, resp. rovinný průmět hyperplochy reprezentující závislost invazního koeficientu na hodnotě znaku rezidenta ρ a mutanta μ. Svým uspořádáním párové invazní grafy nápadně připomínají výplatní matici mutanta (tj. 2. hráče) ve střetu s rezidentem (tj. prvním hráčem) známou z teorie her. Výběr strategie je nyní ovšem spojitý (namísto sloupce a řádku reprezentují strategie hráčů kolmé přímky, v jejichž průniku se nachází hodnota invazního exponentu (tj. výplata)).

Křivky v grafu odpovídají vzájemným kombinacím znaků rezidenta a mutanta, při kterých je invazní koeficient roven nule, tj. poměr mutantní a rezidentní subpopulace se bez působení vnějších vlivů dále nemění. Plochy mezi křivkami pak vymezují oblasti, ve kterých je invazní exponent kladný, resp. záporný, tj. dochází ke zvětšování resp. zmenšování velikosti mutantní subpopulace.

Hlavní úhlopříčka jako množina nulových řešení replikátorové rovnice reprezentuje situace, ve kterých je hodnota znaků rezidentů i mutantů stejná $\rho = \mu$ a tedy vlastně k žádné mutaci a následné invazi nedochází. Body nad nebo pod hlavní úhlopříčkou pak reprezentují situace, kdy jsou hodnoty znaků odlišné a podle znaménka invazního koeficientu v dané



Obrázek 1.1: Párový invazní graf.

oblasti (na obrázcích je oblast s kladným invazním koeficientem vybarvena šedě) lze snadno určit, zda bude invaze úspěšná a hodnota znaku mutanta se tak stane novou rezidentní hodnotou nebo nikoliv.

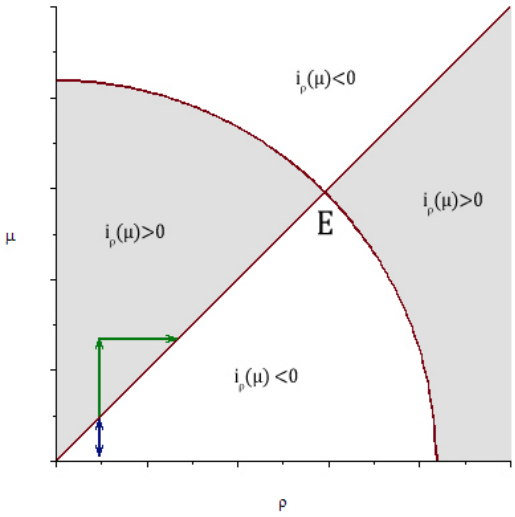
Graficky je vliv postupných mutací znázorněn na obr. 1.2:

Zeleně je na obrázku vyznačena mutace, při které došlo ke zvýšení znaku μ mutanta oproti rezidentnímu znaku ρ (svislá čára) a následně k vytlačení rezidenta úspěšnějším mutantem a nastavení nové, vyšší hodnoty rezidentní populace (vodorovná čára). Po podobných schodech by vlivem postupných náhodných mutací dospěla populace až do bodu E. Naopak modře je vyznačena mutace, při níž došlo ke snížení μ pod hodnotu ρ a tedy invaze nebyla úspěšná a rezidentní hodnota znaku se nezměnila.

Přímo z párového invazního grafu lze rozhodnout o asymptotické stabilitě daného systému, tj. jeho schopnosti vzniknout v důsledku evolučních dějů a rovněž o jeho evoluční stabilitě, tj. jeho schopnosti dále se neměnit a udržet se v konkurenčním prostředí dalších vznikajících mutantů.

Podle návrhů Brännströma a Festenberga (2005) je možné sestavit jednoduchou grafickou klasifikaci (obr. 1.3):

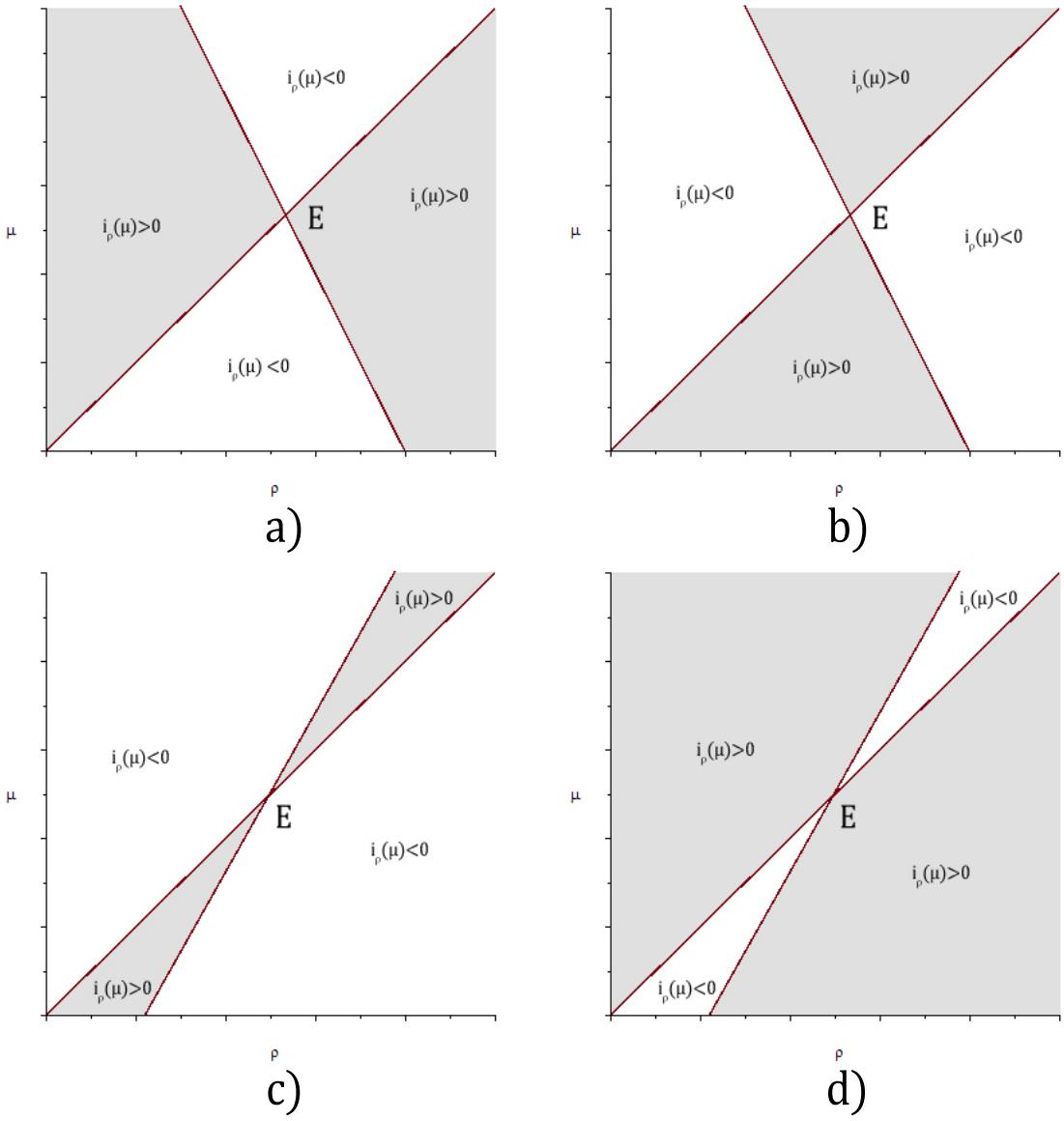
- systém v grafu a) je asymptoticky stabilní – z libovolného bodu na přímkách odpovídajících stacionárním řešením se postupnými mutacemi postupně posune do bodu E a rovněž je evolučně evolučně stabilní – tj. pokud se nachází v bodě E, žádná mutace jej z tohoto bodu nevychýlí, bod E zde působí jako atraktor;
- naproti tomu v grafu b) je znázorněna situace, ve které bod E vystupuje jako repelor, tj. systém není ani asymptoticky ani evolučně stabilní a při první vhodné odchylce se začne z bodu E nenávratně vzdalovat;



Obrázek 1.2: Kladný a záporný invazní koeficient.

- systém v grafu c) je evolučně stabilní – mutace v bodě E nezpůsobí změnu zastoupení subpopulací, nicméně neexistuje cesta, kterou by se systém mohl do bodu E dostat, pokud by byla rezidentní hodnota od E odlišná, tedy systém není asymptoticky stabilní;

- konečně graf d) znázorňuje situaci, kdy asymptoticky stabilní systém sice může dospět do bodu E, nicméně není v něm evolučně stabilní a mutanti s vyšší i nižší hodnotou znaku ρ mohou systém úspěšně napadnout. Taková situace může vést až k ustálení dimorfního stavu, kdy spolu v populaci dlouhodobě koexistují dva různé typy.



Obrázek 1.3: Klasifikace systémů podle párových invazních grafů.

Kapitola 2

Adaptivně dynamické modely

Tato kapitola se zabývá různými typy adaptivně dynamických problémů a jejich řešeními od nejjednodušších vzorových příkladů až po reálné a poměrně komplikované případy. Nepředestírá vyčerpávající klasifikaci, která je vzhledem k různorodosti problematiky velmi obtížná, nicméně pokouší se o demonstraci šíře problémů, kterými se adaptivní dynamika zabývá a často podstatných rozdílů mezi nimi.

2.1 Model monomorfní populace

Jako monomorfní se označuje populace tvořená jediným typem. Z pohledu adaptivní dynamiky proto půjde o zkoumání úspěšnosti invaze mutanta, který bude jedinou alternativou k rezidentnímu typu. Jednoduchost modelu však může být pouze zdánlivá, a to i v případě, kdy je fenotyp určen pouze jediným znakem. V případě, kdy se vyskytne významná nelinearita v závislosti zdatnosti na tomto znaku, lze obdržet poměrně zajímavé systémy.

2.1.1 Model s lineární zdatností

V nejjednodušším případě budeme předpokládat, že fenotyp typu je plně charakterizován jediným znakem, jehož hodnota bude rozdílná pro rezidenta a invadujícího mutanta. Na následujících modelech, lišících se linearitou závislosti zdatnosti na charakteristickém znaku, předvedeme analýzu řešení a jeho vizualizaci pomocí párových invazních grafů.

Vyjdeme-li nyní ze zjednodušené lineární podoby replikátorové rovnice 1.17, bude pro rezidentní populaci x_r platit:

$$\dot{x}_r = x_r \cdot (f_r - f) = x_r \cdot (f_i - \sum_{j=1}^{n} x_j f_j) = x_r \cdot (\sum_{j=1}^{n} a_{i,j} x_j - \sum_{i=1}^{n} x_i \sum_{j=1}^{n} a_{i,j} x_j) \tag{2.1}$$

a tedy zjevně protože $n = 1$ a proto $f = f_r$:

$$\dot{x}_r = x_r \cdot (f_r - f) = x_r \cdot (a_{1,1} x_r - a_{1,1} x_r^2) = x_r \cdot 0 = 0. \tag{2.2}$$

Podíl rezidenta jakožto jediného typu v monomorfní populaci je totiž konstantní, nezávislý na hodnotě znaku $a_{1,1}$ a roven 1.

Aniž bychom se na tomto místě zabývali vyjádřením celkové velikosti rezidentní populace, budeme předpokládat, že populace se nachází v rovnováze a počet jedinců N se dlouhodobě nemění. To nám umožní přepsat invazní koeficient jako:

$$i_\rho(\mu) = \frac{dN_m}{dt} = N \cdot \frac{dx_m}{dt}. \tag{2.3}$$

Předpokladem tedy je, že podmínka úspěšné invaze, tj. kladná hodnota zdatnosti je ekvivalentní růstu podílu x_m na celkové populaci., neboť velikost rezidentní subpopulace se nemění. Tento předpoklad je samozřejmě možné činit jen v počáteční fázi invaze, dříve než se velikosti subpopulací i celé populace začnou měnit s větším rozšířením mutantů.

Nyní označme hodnotu znaku rezidenta $\rho = a_{1,1} = a_r$ a uvažme výskyt mutanta s odlišnou hodnotou znaku $\mu = a_m$. Vzhledem k tomu, že v počáteční fázi, kdy se objeví velmi nízký počet jedinců mutanta, lze uvažovat $x_r \approx 1$, podle definice bude jeho zdatnost:

$$f_m = a_m x_r \tag{2.4}$$

a tedy také $f \approx f_r$ a invazní koeficient lze snadno vyjádřit jako:

$$i_\rho(\mu) = N \cdot \frac{\dot{x}_m}{x_m} = (f_m - f_r) = (a_m x_r - a_r x_r^2) = a_m - a_r. \tag{2.5}$$

Z uvedených zjednodušení jasně vyplývá, že invazní koeficient lze použít jako kritérium úspěšnosti mutanta pouze v prvotní fázi invaze, kdy je možné snadno zaměnit podíl subpopulace rezidenta s celou populací, zdatnost rezidenta s průměrnou zdatností a rovněž uvažovat konstantní počet jedinců v populaci. V případě, kdy je invaze úspěšná, tj. pokud:

$$i_\rho(\mu) > 0 \Leftrightarrow a_m > a_r, \tag{2.6}$$

dojde brzy ke zvýšení průměrné zdatnosti a poklesu podílu rezidenta na celkové populaci, který pokračuje až do jeho úplného vymizení a přechodu k novým rezidentním hodnotám. Příslušný párový invazní graf je nejjednodušší lineární dvojrozměrný graf, kde dochází k opakovanému ustanovování nových hodnot vždy, pokud je hodnota znaku mutanta vyšší než hodnota znaku rezidenta. Nesmyslnost takového uspořádání je zjevná – každé zdokonalování znaku (schopnosti, efektivity, velikosti) probíhá v přírodě na úkor ostatních znaků a je tak vyváženo poklesem jiné charakteristiky – tuto vlastnost demonstruje následující příklad.

Diekmann (2004) nicméně ukazuje, že ani modely s lineární závislostí invazního exponentu nemusí být zdaleka fádní. Analýza modelu vedoucího až k „evoluční sebevraždě“ populace je součástí přílohy č. 1.

2.1.2 Monomorfní model s nelineární zdatností

Setrvejme ještě chvíli v situaci, kdy se nebudeme zabývat všemi vlivy působícími na populaci, jako jsou úživnost prostředí, úmrtnost nebo predace a předpokládejme, že v době

invaze je populace v rovnovážném stavu, kdy se počet jedinců nemění a lze zaměnit invazní koeficient s jeho relativní variantou [1].

Na rozdíl od předchozího případu nyní budeme posuzovat nelineární variantu závislosti zdatnosti na charakteristickém znaku. Přestože je často za základ adaptivně dynamických procesů považována právě nelinearita systému, ukážeme, že sám fakt, že závislost zdatnosti na charakteristickém znaku populace je nelineární, nemusí vést ke kvalitativně odlišným systémům ve srovnání s předchozí lineární variantou. Teprve odchylka od monotónnosti $f_i(\mu)$ vyvolá singularity, kterými se budeme zabývat v dalším textu.

V souladu s rovnicí 1.8 předpokládejme jednoduchý vztah:

$$\frac{dN_r}{dt} = N_r \cdot f(\rho), \tag{2.7}$$

kde $f_r(\rho)$ představuje funkci zdatnosti na charakteristickém znaku ρ. Stejně jako v předchozím příkladu vzhledem k monomorfitě populace a předpokladu rovnováhy platí:

$$i_\rho = i_\rho(\mu) = N \cdot (f(\mu) - f(\rho)). \tag{2.8}$$

Protože N je konstantní a kladné, závisí úspěch počáteční fáze invaze vyjádřený hodnotou invazního exponentu na rozdílu zdatností rezidenta a mutanta. V případě shodně monotónně rostoucí (klesající) funkce zdatností je pak jednoduchým řešením porovnání samotných hodnot charakteristického znaku – pokud bude $\mu > \rho$, je invazní exponent kladný a subpopulace mutanta se začne šířit na úkor rezidenta.

Komplikovanější situace nastává v případě, kdy funkce f není monotónní. V takové situaci je zapotřebí řešit nerovnici:

$$f(\mu) - f(\rho) > 0 \tag{2.9}$$

která určí podmnožinu $\{(\mu, \rho)\} \in \mathbb{R}^2$ hodnot znaků, pro které bude invaze mutanta úspěšná. Odvozená rovnice

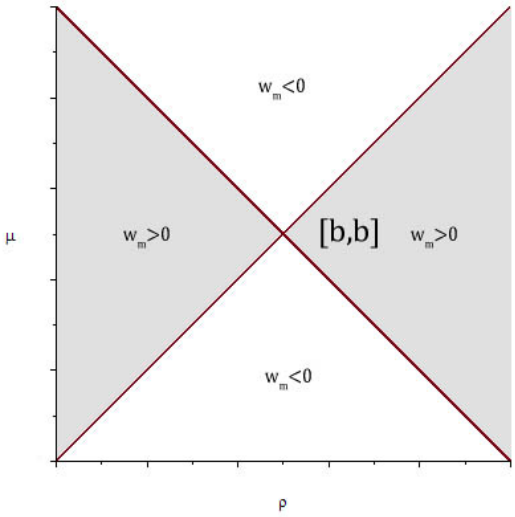
$$f(\mu) - f(\rho) = 0 \tag{2.10}$$

pak vymezuje jednu nebo více dalších hranic v párovém invazním grafu, na nichž se bude měnit znaménko invazního koeficientu.

Příklad: kvadratická závislost

Uvažujme jednu z nejjednodušších – kvadratickou závislost zdatnosti na charakteristickém znaku. Budeme předpokládat, že se zvyšující se hodnotou znaku zdatnost roste až po určitou kritickou mez, za níž se další investice do zvyšování hodnoty znaku stane neefektivní a bude naopak klesat. Naivním příkladem může být např. poloměr přibližně kruhového teritoria -

[1] Zatímco invazní koeficient je definován jako změna velikosti subpopulace (tempo růstu, zdatnost), pracujeme s relativní variantou odpovídající změně podílu subpopulace na celkové populaci (rozdíl zdatnosti mutanta oproti zdatnosti průměrné).



Obrázek 2.1: Párový invazní graf kvadratického modelu.

loviště, které šelma brání před vniknutím jedinců stejného typu. Čím větší je poloměr, tím větší množství kořisti se v teritoriu nachází a jeho lovem lze získat více energie pro vlastní reprodukci, nicméně po překročení určité hranice se stává loviště natolik rozsáhlým, že samotná jeho obrana spotřebuje více energie, než kolik je možné získat lovem uvnitř jeho hranic.

Definujme funkci zdatnosti následovně:

$$f(\mu) = a - (b - \mu)^2,$$

přičemž a a b jsou konstanty. Pak zjevně řešení rovnice 2.10 odpovídají množiny definované vztahy:

$$\mu = \rho$$
$$\mu = 2b - \rho$$

a párový invazní graf má následující podobu:

Obecně tedy je v obdobných případech, kdy je funkce zdatnosti jasně definována, možné získat řešení nerovnice 2.9 a související rovnice 2.10 jako

$$\mu = f^{-1}(f(\rho)),$$

a pro dvojice bodů $[\rho, \mu]$ sestrojit párový invazní graf.

V reálných situacích je však problém často zkomplikován tím, že není známa explicitní podoba funkce zdatnosti f a je třeba řešit soustavu diferenciálních rovnic popisujících vztahy prostředí a jednotlivých veličin zahrnutých do modelu.

2.2 Klasifikace singulárních bodů

Nadefinujeme nyní selekční gradient $s_\mu(\mu)$ mutanta v prostředí rezidentní monomorfní populace jako směrnici tečny k $s_\rho(\mu)$:

$$s_\mu(\mu) = \frac{di_\rho(\mu)}{d\mu} = N \cdot \frac{df(\mu) - f(\rho)}{d\mu} \tag{2.11}$$

$$s_\mu(\mu) = N \cdot \frac{df(\mu)}{d\mu}. \tag{2.12}$$

Selekční gradient v této podobě udává, zda s rostoucí hodnotou znaku dochází k růstu nebo poklesu zdatnosti[2]. Je li hodnota $s_\mu(\mu) > 0$, roste zdatnost společně s hodnotou znaku μ a tedy uspějí mutanti s vyšší hodnotou znaku $\mu > \rho$, kteří budou postupně zvyšovat rezidentní hodnotu znaku. Naopak je-li $s_\mu(\mu) < 0$, budou úspěšnější mutanti s $\mu < \rho$ a rezidentní hodnota bude klesat. V okamžiku, kdy $s_\mu(\mu) = 0$, dostává se systém do singulárního bodu, v němž není další vývoj evoluce z hodnoty $s_\mu(\mu)$ zřejmý. Jak bylo již naznačeno v kapitole věnované párovým invazním grafům, lze tyto singulární body (singulární hodnoty znaku, singulární fenotypy, singulární strategie) klasifikovat podle jejich asymptotické a evoluční stability.

Protože bude praktické zkoumat také vliv změny rezidentní populace na případný invazní koeficient, který je definován částečně symetricky jako selekční gradient $s_\mu(\mu)$:

$$s_\rho(\mu) = N \cdot \frac{di_\rho(\mu)}{d\mu}. \tag{2.13}$$

V párových invazních grafech lze využít hodnoty selekčních gradientů $s_\rho(\mu)$ a $s_\mu(\mu)$ elegantně k vizualizaci směru, kterým se budou v průběhu evoluce ubírat hodnoty znaků rezidenta a mutanta. Tyto směry lze vyznačit podobně jako ve fázových diagramech diferenciálních rovnic pomocí šipek odpovídajících svým směrem poměru$s_\rho(\mu)$ a $s_\mu(\mu)$.

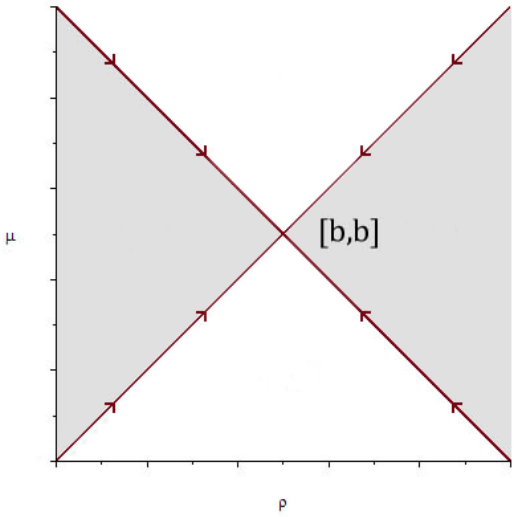
Vrátíme-li se nyní na okamžik k příkladu s kvadratickou závislostí, můžeme snadno provést analýzu:

$$s_\mu(\mu) = N \cdot \frac{df(\mu)}{d\mu}$$
$$s_\mu(\mu) = 2N(b - \mu)$$

[2]Název selekční gradient odpovídá faktu, že rychlost změny charakteristického znaku vlivem mutací v průběhu času je mimo jiné lineárně závislá na velikosti selekčního gradientu. Přesněji tento vztah popisuje kanonická rovnice, která je cestou k významnému rozšíření problematiky, žel nad rámec této práce (Dieckmann and Law, 1996):

$$\frac{d\rho}{dt} = \frac{\pi\sigma^2}{2} N s_\rho(\mu)$$

kde π je pravděpodobnost mutace jedince a σ^2 je rozptyl hodnoty mutace.



Obrázek 2.2: Evoluční směry vývoje znaku.

tedy nad přímkou $\mu = b$ bude s rostoucí hodnotou μ zdatnost f_m klesat a naopak. Obdobným způsobem pak:

$$s_\rho(\mu) = 2N(b-\rho) \tag{2.14}$$

a tedy pro směrnice šipek k v grafu platí:

$$k = \frac{2N(b-\mu)}{2N(b-\rho)} = \frac{b-\mu}{b-\rho}. \tag{2.15}$$

Párový invazní graf pro uvedený příklad reprezentuje obr. 2.2:

Singulární strategie je definována jako bod $[\bar{\rho}, \bar{\mu}]$, ve kterém platí pro oba selekční gradienty:

$$s_\mu(\mu) = s_\rho(\mu) = 0 \tag{2.16}$$

a tedy není možné, aby se systém prostřednictvím malých mutací z tohoto bodu pohyboval nějakým směrem – kombinace znaků $\bar{\rho}, \bar{\mu}$ je lokálně nejvýhodnější.

Selekční gradient je definován jako derivace invazního koeficientu, proto lze singulární body považovat za lokální maxima či minima invazního koeficientu (v úvahu připadají rovněž degenerované případy, v nichž je derivace nulová, ale nejedná se o lokální extrém – viz dále). Rozhodnout o typu extrému lze tedy pomocí druhé derivace. Pro formalizaci klasifikace singulárních bodů z kapitoly 1.5 proto definujeme derivace (Diekmann, 2004):

$$c_{1,1} = \frac{ds_\rho(\mu)}{d\rho} = \frac{d^2 i_\rho(\mu)}{d\rho^2} \tag{2.17}$$

$$c_{2,2} = \frac{ds_\mu(\mu)}{d\mu} = \frac{d^2 i_\rho(\mu)}{d\mu^2}. \tag{2.18}$$

Zřejmě je pro klasifikaci singulárních bodů, nastíněnou v kapitole věnované invazním párovým grafům, zapotřebí zabývat se vlastnostmi tečny v singulárním bodě ke křivce (křivkám) $\mu = \phi(\rho)$ splňující podmínku $i_\rho(\phi(\rho)) = 0$, která představuje nulovou vrstevnici hyperplochy v párovém invazním grafu. Zřejmě požadavek $i_\rho(\phi(\rho)) = 0$ splňuje také hlavní diagonála $\phi(\rho) = \rho$, v dalším textu však budeme značkou ϕ z důvodu jednoznačnosti označovat pouze nediagonální křivku.

Směrnice vodorovné tečny k vrstevnici je obecně určena poměrem strmostí hyperplochy v kolmých směrech v daném bodě, tedy v našem případě následujícím poměrem selekčních gradientů:

$$\frac{d\phi(\rho)}{d\rho} = \frac{\frac{di_\rho(\mu)}{d\rho}}{\frac{di_\rho(\mu)}{d\mu}} = \frac{s_\rho(\mu)}{s_\mu(\mu)} \tag{2.19}$$

nicméně v případě singulárních bodů jsou oba selekční gradienty nulové a tedy je nutné použít L'Hôpitalovo pravidlo (Bartsch, 2002), jež umožňuje nahradit oba selekční gradienty o řád vyššími derivacemi, tj. nadefinovanými hodnotami $c_{1,1}$ a $c_{2,2}$. Použití L'Hôpitalova pravidla je možné i v případě, kdy jsou spojitě diferencovatelné funkce ve zlomku derivovány v různých směrech. Zjevně totiž platí:

$$\frac{\frac{di_{\bar\rho}(\bar\mu)}{d\rho}}{\frac{di_{\bar\rho}(\bar\mu)}{d\mu}} = \lim_{\delta\to 0} \frac{\frac{di_{\bar\rho+\delta}(\bar\mu+\delta)}{d\rho}}{\frac{di_{\bar\rho+\delta}(\bar\mu+\delta)}{d\mu}} = \lim_{\delta\to 0} \frac{\frac{di_{\bar\rho+\delta}(\bar\mu+\delta)}{d\rho} - \frac{di_{\bar\rho}(\bar\mu)}{d\rho}}{\frac{di_{\bar\rho+\delta}(\bar\mu+\delta)}{d\mu} - \frac{di_{\bar\rho}(\bar\mu)}{d\mu}} = \lim_{\delta\to 0} \frac{\frac{\frac{di_{\bar\rho+\delta}(\bar\mu+\delta)}{d\rho} - \frac{di_{\bar\rho}(\bar\mu)}{d\rho}}{\delta}}{\frac{\frac{di_{\bar\rho+\delta}(\bar\mu+\delta)}{d\mu} - \frac{di_{\bar\rho}(\bar\mu)}{d\mu}}{\delta}} = \frac{\frac{d^2 i_{\bar\rho}(\bar\mu)}{d\rho^2}}{\frac{d^2 i_{\bar\rho}(\bar\mu)}{d\mu^2}} \tag{2.20}$$

A proto:

$$\frac{d\phi(\rho}{d\rho} = \frac{c_{1,1}}{c_{2,2}} \tag{2.21}$$

Obdobným způsobem pak lze pokračovat i ve výše zmíněných degenerovaných případech, kdy jsou nulové rovněž derivace vyšších řádů.

K úplně klasifikaci je pak ještě zapotřebí znát orientaci tečny (tj. směr sklonu hyperplochy na křivce $\phi(\rho)$, kterou lze snadno zjistit z polarity $c_{1,1}$, resp. $c_{2,2}$. Nyní lze přistoupit k vlastní klasifikaci singulárních bodů, jejíž výsledky se přes odlišné odvození podmínek pro $c_{1,1}$ a $c_{2,2}$ shodují se závěry v (Diekmann, 2004).

2.2.1 Evolučně stabilní strategie

Evolučně stabilní strategie je definována jako singulární bod systému, ze kterého se prostřednictvím (dostatečně malých) mutací systém nemůže přesunout k jiné hodnotě rezidentního znaku. Zjednodušeně lze u většiny přírodních systémů předpokládat, že postupným vývojem dospěly do stavu evolučně stabilní strategie, která je z hlediska mutantů „nedobytná". Takový systém nemusí být sám o sobě evolučním atraktorem a dokonce systémy s velice blízkou hodnotou charakteristického znaku se mohou na základě evolučních principů vyvíjet odlišnými směry, nicméně pokud je jednou systém v evolučně stabilním stavu,

mutant s nižší nebo vyšší hodnotou znaku nebude při invazi úspěšný, tj. invazní koeficient nad i pod singulárním bodem je záporný.

Je tedy jasný požadavek, aby invazní exponent $i_\rho(\mu)$ měl ve vyšetřovaném singulárním bodě lokální maximum vzhledem k μ, tj. druhá derivace $i_\rho(\mu)$ je záporná:

$$c_{2,2} < 0. \tag{2.22}$$

2.2.2 Asymptoticky stabilní strategie

Na rozdíl od evolučně stabilní strategie je asymptoticky stabilní strategie definována vzhledem k procesu, kterým se systém do singulárního bodu dostává. Podmínkou proto není setrvání v singulárním bodě navzdory mutacím, ale takové uspořádání, že se systém do singulárního bodu díky evoluci dostane z (dostatečně malého) okolí tohoto bodu (tj. mutanti s hodnotou znaku bližší k singulárnímu bodu než rezident jsou vždy úspěšní). Jinými slovy, je zapotřebí, aby pro $\rho < \bar{\rho}$ byl selekční gradient $s_\mu(\mu)$ na diagonále kladný (mutanti s $\mu > \rho$ budou úspěšní) a pro $\rho > \bar{\rho}$ byl $s_\rho(\mu) > 0$.

Tento požadavek je splněn, pokud je nad hlavní diagonálou vlevo od singulárního bodu invazní exponent $i_\rho(\mu) > 0$, tj. pokud je strmost ϕ větší než hlavní diagonála pro $c_{2,2} > 0$ a menší pro $c_{2,2} < 0$.

Splněním ekvivalencí:

$$\frac{c_{1,1}}{c_{2,2}} > 1 \Leftrightarrow c_{2,2} > 0 \tag{2.23}$$

$$\frac{c_{1,1}}{c_{2,2}} < 1 \Leftrightarrow c_{2,2} < 0 \tag{2.24}$$

je zřejmě podmínka asymptoticky stabilní strategie:

$$c_{1,1} > c_{2,2}. \tag{2.25}$$

Jak již bylo ukázáno v kapitole věnované párovým invazním grafům, kategorie evoluční a asymptotické stability jsou na sobě nezávislé a lze nalézt uspořádání odpovídající všem čtyřem prvkům kartézského součinu obou variant.

Přestože uvedená dvě kritéria obvykle postačují k charakterizaci systému, přidává Diekmann (2004) ještě další dvě symetrická kritéria, která je vhodné zmínit pro úplný obraz o možnostech systému.

2.2.3 Singulární strategie dosažitelná jedinou mutací

Pokud má být singulární bod dosažitelný jediným „skokem“, je nutné, aby mutant s přesnou hodnotou znaku odpovídající bodu dosáhl v (dostatečně malém) okolí singulárního bodu kladné hodnoty invazního exponentu nezávisle na rezidentní hodnotě znaku. Takovou

situaci reprezentuje párový invazní graf, kde je doleva i doprava od singulárního bodu $i_\rho(\mu) > 0$, tj. singulární bod odpovídá minimu $i_\rho(\mu)$, což je ekvivalentní kritériu:

$$c_{1,1} > 0. \tag{2.26}$$

2.2.4 Podmínka vzniku dimorfní populace

Monomorfní populace se může proměnit v dimorfní, pokud je invazní exponent $i_\rho(\mu)$ mutantní subpopulace kladný, nicméně kladná je i „zrcadlová" varianta invazního exponentu $i_\rho(\mu)$ – tj. mutant nevytlačí rezidenta, protože subpopulace s rezidentní hodnotou je schopna růstu i v prostředí s hodnotou mutantní. Požadavek symetrie odpovídá kladné hodnotě invazního koeficientu $i_\rho(\mu)$ v oblasti okolo vedlejší diagonály, tak aby při záměně os ρ a μ, tj. zrcadlení okolo hlavní diagonály zůstal v této oblasti $i_\rho(\mu) > 0$; taková oblast se potom nazývá regionem koexistence.

Obdobně jako v případě asymptoticky stabilní strategie je oblast koexistence vymezena hlavní diagonálou a křivkou *phi* splňující následující předpoklady:

$$\frac{c_{1,1}}{c_{2,2}} > -1 \Leftrightarrow c_{2,2} > 0 \tag{2.27}$$

$$\frac{c_{1,1}}{c_{2,2}} < -1 \Leftrightarrow c_{2,2} < 0 \tag{2.28}$$

Podmínka umožňující přeměnu monomorfního systému na dimorfní je tedy dána nerovnicí:

$$c_{1,1} > -c_{2,2}. \tag{2.29}$$

Klasifikaci[3] graficky shrnuje obr. 2.3

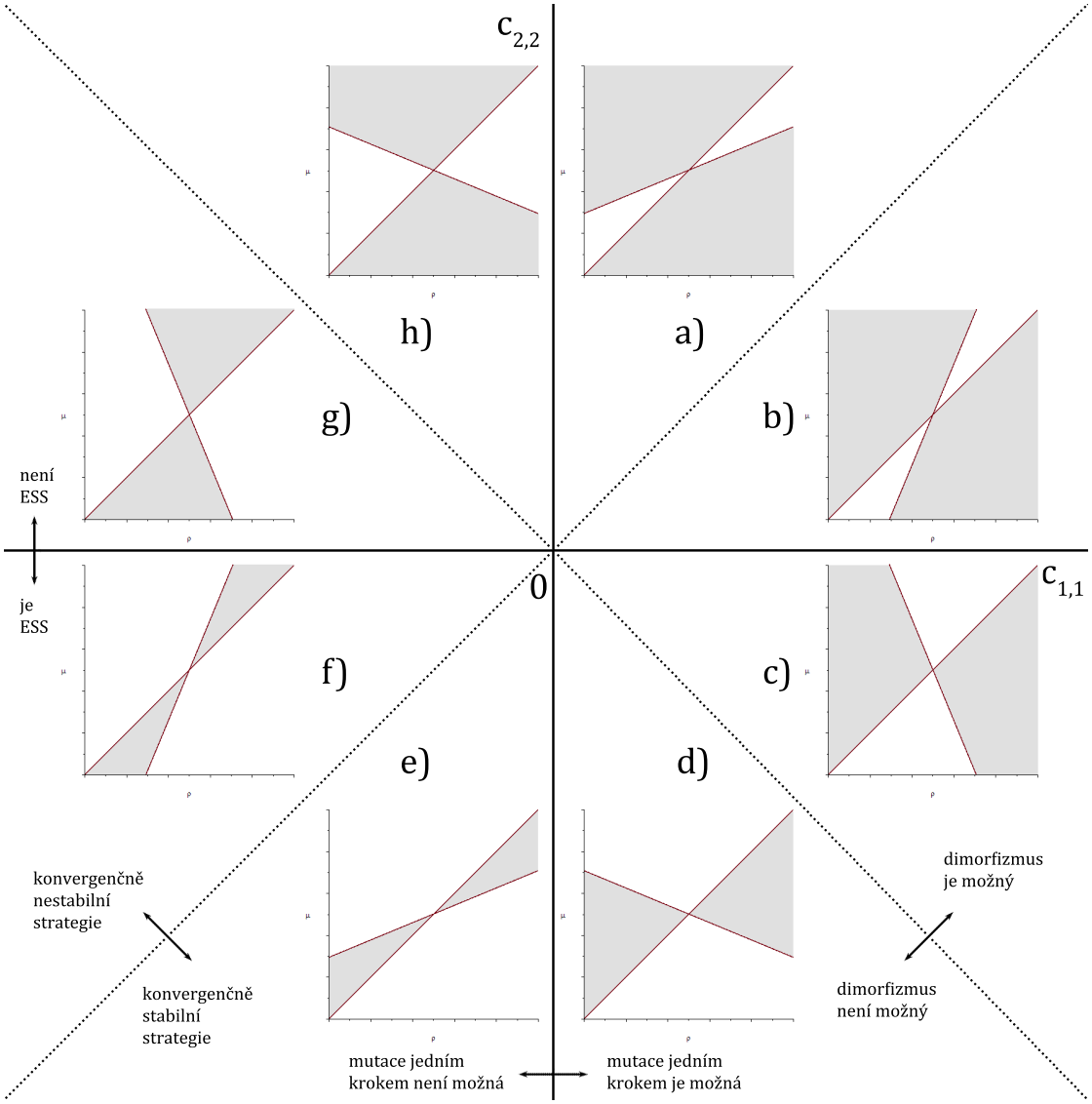
Model kanibalizmu

Skutečná podoba párových invazních grafů bývá podstatně rozmanitější, než v dosavadních případech. Jako ilustraci uveďme realitě výrazně bližší model kanibalizmu (Geritz, 2010), který je v souladu s obecnými závěry, že kanibalizmu se dopouštějí především subpopulace dravců. Monomorfní model zahrnující subpopulaci kořisti S (označení S jako substrát) a jednu subpopulaci (kanibalistického) dravce R (rezident) je určený dvojicí diferenciálních rovnic:

$$\frac{N_S}{dt} = N_S \cdot (r - \frac{rN_S}{K} - a(1-\rho)N_S) \tag{2.30}$$

$$\frac{N_R}{dt} = N_R \cdot (ea(1-\rho)S - d + cB(\rho)\rho(1-\rho)N_S - B(\rho)\rho(1-\rho)N_S), \tag{2.31}$$

[3] Klasifikace v této podobě byla převzata z (Diekmann, 2004) a rozšířena pomocí (Geritz, 1998), v závěru kapitoly je však v rámci příkladu provedena diskuze obecné platnosti klasifikace pro polynomiální zdatnosti řádů vyšších než 2.



Obrázek 2.3: Klasifikace singulárních bodů podle derivací $c_{1,1}$ a $c_{2,2}$.

kde pro funkci $B(\rho)$ platí:

$$B(\rho) = T - h(d+\rho)^p(1-\rho)^q \tag{2.32}$$

a ρ je charakteristický znak vypovídající o podílu populace schopném vyvinout kanibalistickou aktivitu (může např. odpovídat věku, do něhož jsou jedinci dostatečně malí a slabí, aby mohli být kanibalizováni a od něhož jsou naopak sami schopni této aktivity), a podíl kořisti ulovený dravcem, e resp. c jsou koeficienty efektivity přeměny kořisti resp. jedinců vlastního typu na jedince dravčí subpopulace, K je úživnost prostředí pro kořist, r reprodukční koeficient kořisti a konstanty T, c_1, d_1, p a q upřesňují prostřednictvím funkce $B(\rho)$ vliv znaku ρ na vlastní intenzitu kanibalizace (tvar rovnice odpovídá empirickým závěrům), nakonec d odpovídá poměrné úmrtnosti dravce.

Kanibalismus je v přírodě poměrně rozšířeným jevem a v krajním případě může jeho míra dosahovat až 80 % všech jedinců subpopulace zkonzumovaných jedinci stejného typu (Geritz, 2010). Na první pohled nemá kanibalizmus žádný pozitivní efekt, nicméně tento jev může umožňovat typu přežít období nedostatku potravin, zatímco nekanibalistické typy jednoduše vyhynou. Diekmann (1986) ukazuje, že kanibalismus vejcí může vést k významným oscilacím ve velikosti populace, obecně může být účinek kanibalizmu jak destabilizující, tak rovněž stabilizující v závislosti na hodnotách parametrů modelu.

Najděme nyní rovnovážné řešení:

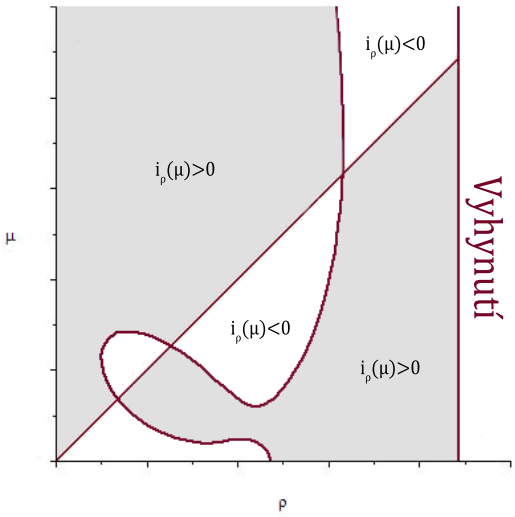
$$\bar{N_S} = \frac{k(ad - r\rho(c-1)B(\rho)}{k(\rho-1)a^2e + r\rho(c-1)B(\rho)}$$
$$\bar{N_R} = \frac{r(d+k(\rho-1)ae}{(\rho-1)(k(\rho-1)a^2e + r\rho(c-1)B(\rho))}$$

a tedy podoba invazního exponentu je:

$$\begin{aligned} i_\rho(\mu) = ea(1-\mu)\frac{k(ad - r\rho(c-1)(T-h(d+\rho)^p(1-\rho)^q)}{k(\rho-1)a^2e + r\rho(c-1)(T-h(d+\rho)^p(1-\rho)^q} \\ -d + c(T-h(d+\mu)^p(1-\rho)^q)\mu(1-\rho)\cdot \\ \cdot\frac{r(d+k(\rho-1)ae)}{(\rho-1)(k(\rho-1)a^2e + r\rho(c-1)(T-h(d+\rho)^p(1-\rho)^q))} \\ -(1-\mu)(T-h(d+\rho)^p(1-\rho)^q)\rho\cdot \\ \cdot\frac{r(d+k(\rho-1)ae)}{(\rho-1)(k(\rho-1)a^2e + r\rho(c-1)(T-h(d+\rho)^p(1-\rho)^q))} \end{aligned} \tag{2.33}$$

a tedy položivše $i_\rho(\mu) = 0$ získáváme párový invazní graf následující podoby (2.4):

Oblast označená jako „vyhynutí“ je důsledkem oscilací, které mohou v některých případech v rovnovážném bodě nastat. Pro podrobnější analýzu a rozvedení tohoto jevu doporučujeme zájemcům věnovat pozornost příkladu „evoluční sebevraždy“ v příloze 1 této práce.



Obrázek 2.4: Párový invazní graf pro model kanibalizace.

2.3 Polymorfní modely

Jak bylo ukázáno v kapitole 2.2.4, v případě kdy mutant s $i_\rho(\mu) > 0$ úspěšně napadne populaci, nemusí dojít k úplnému vytlačení rezidenta, pokud současně $i_\mu(\rho) > 0$; v takové situaci se populace stává dimorfní se zastoupením obou hodnot charakteristického znaku ρ, μ v okolí singulárního bodu $\bar{\rho}$. Nadále však může docházet k výskytu mutantů a proto je třeba redefinovat invazní exponent mutanta s hodnotou znaku ω jako počáteční zdatnost malé subpopulace mutanta v prostředí rezidentů ρ, μ a označit jej $i_{\rho,\mu}(\omega)$.

Dříve, než se budeme zabývat dalším vývojem po rozvětvení populace na dvě odlišné subpopulace, závisejícím na klasifikaci singulárního bodu $\bar{\rho}$, je ale zapotřebí ukázat, že v případě evolučně stabilních singulárních bodů je podmínkou úspěchu mutanta ω nerovnost:

$$(\omega - \rho) \cdot (\omega - \mu) < 0 \tag{2.34}$$

a naopak v případě, kdy singulární bod není evolučně stabilní, platí:

$$(\omega - \rho) \cdot (\omega - \mu) > 0 \tag{2.35}$$

tj. hodnota znaku ω se nachází (v případě ESS), resp. nenachází (v případě, kdy singulární bod není ESS) mezi hodnotami ρ a μ.

(Geritz, 1998) využívá pro důkaz tvrzení kvadratickou aproximaci[4] $i_{\rho,\mu}(\omega)$ v okolí $\bar{\rho}$ pomocí prvních tří členů Taylorova polynomu. Invazní exponent přepisuje jako:

$$\begin{aligned} i_{\rho,\mu}(\omega) = a + s_\rho(\omega)(\rho - \bar{\rho}) + s_\mu(\omega)(\mu - \bar{\rho}) + s_\omega(\omega)(\omega - \bar{\rho}) + \\ \frac{c_{1,1}}{2}(\rho - \bar{\rho})^2 + \frac{c_{2,2}}{2}(\mu - \bar{\rho})^2 + \frac{c_{3,3}}{2}(\omega - \bar{\rho})^2 + \\ c_{1,2}(\rho - \bar{\rho})(\mu - \bar{\rho}) + c_{1,3}(\rho - \bar{\rho})(\omega - \bar{\rho}) + c_{2,3}(\mu - \bar{\rho})(\omega - \bar{\rho}) \end{aligned} \tag{2.36}$$

[4] Viz diskuzi v příkladu s kubickou zdatností na konci kapitoly 2.3.

kde a je konstanta a proměnné $c_{i,i}$ odpovídají druhým derivacím invazního exponentu $i_{\rho,\mu}(\omega)$ tak, jak bylo definováno v kapitole 2.2.

Ze vzájemné invazibility subpopulací ρ a μ pak přímo plyne zaměnitelnost $i_{\rho,\mu}(\omega) = i_{\mu,\rho}(\omega)$ a tedy rovněž $s_\rho(\omega) = s_\mu(\omega)$ a proto $c_{1,1} = c_{2,2}$ a stejně tak $c_{1,3} = c_{2,3}$. Navíc vzhledem k dimorfii víme, že platí:

$$i_{\rho,\mu}(\rho) = i_{\rho,\mu}(\mu) = 0 \tag{2.37}$$

a tedy po dosazení do rovnice 2.36 dostáváme:

$$\begin{aligned} a &= 0 \\ s_\rho(\omega) = s_\mu(\omega) &= s_\omega(\omega) = 0 \\ c_{1,1} = c_{2,2} = 0 c_{1,3} + \frac{c_{3,3}}{2} &= c_{2,3} + \frac{c_{3,3}}{2} c_{1,2} + c_{1,3} = c_{1,2} + c_{2,3} = 0 \end{aligned}$$

Protože množina všech potenciálně dimorfních strategií se protíná s hlavní diagonálou právě v singulárním bodě $\bar{\rho}$, získáváme navíc v tomto bodě rovnost:

$$i_(\bar{\rho}, \bar{\rho})(\omega) = i_{\bar{\rho}}(\omega) \tag{2.38}$$

a za opakovaného použití Taylorova rozvoje v bodě $\bar{\rho}$:

$$i_{\bar{\rho}}(\omega) = i_{\bar{\rho}}(\bar{\rho}) + (\bar{s}_\omega(\omega)(\omega - \bar{\rho}) + \frac{\bar{c}_{3,3}}{2}(\omega - \bar{\rho})^2 \tag{2.39}$$

kde $\bar{s}_\omega(\omega)$ značí invazní gradient a $\bar{c}_{3,3}$ jeho derivaci podle ω v bodě $\bar{\rho}$.

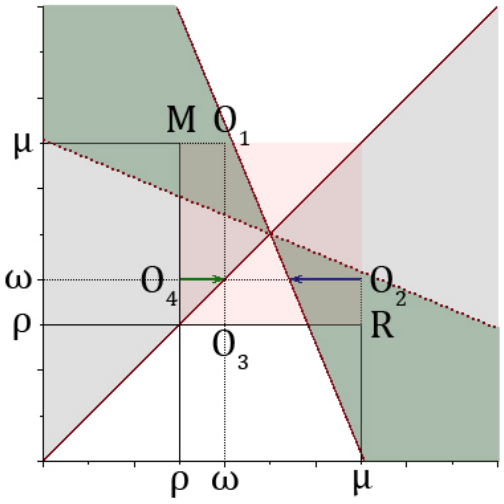
Dosazením výše uvedených rovností do rovnice 2.36 tedy získáváme hledaný vztah:

$$i_{\rho,\mu}(\omega) = \bar{c}_{3,3}(\omega - \rho)(\omega - \mu). \tag{2.40}$$

Z požadavku $i_{\rho,\mu}(\omega) > 0$ na úspěšnou invazi a hodnoty $c_{3,3}$ v bodě $\bar{\rho}$ (tj. informace, zda $\bar{\rho}$ je nebo není evolučně stabilní) pak odtud již rovnou získáváme vztahy 2.34 a 2.35.

Známe nyní polohu hodnoty specifického znaku ω úspěšného mutanta ve vztahu k rezidentním hodnotám znaků ρ a μ, podlé níž lze dimorfizmy rozdělit na konvergentní a divergentní. Předpokládejme nyní (Brännström, 2005), že mutantní subpopulace vždy vytlačí jednu ze dvou rezidentních populací a stane se novým rezidentem.

Konvergentním dimorfizmem nazveme takový stav, kde prostřednictvím evoluce bude docházet k vzájemnému sbližování hodnot obou postupně se ustalujících rezidentů. Z podmínky 2.34 vidíme, že konvergentní dimorfizmy se vyskytují v okolí evolučně stabilních singulárních bodů. Lze ukázat (Geritz, 1998), že výslednou hodnotou takového postupného sbližování bude původní vyšetřovaný singulární bod $\bar{\rho}$; z tohoto pohledu tak vlastně dimorfizmus sehrává pouze roli určitého „přechodného stavu“ na cestě za dosažením výsledného řešení. Vrátíme-li se k obr. 1.3, vidíme, že jde o jediný případ uspořádání c).

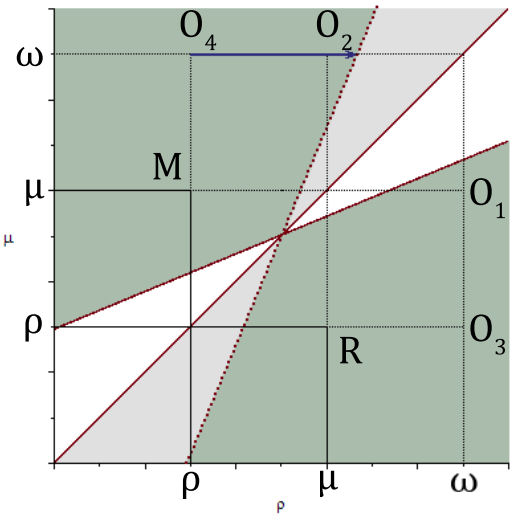


Obrázek 2.5: Invaze mutanta do konvergentně dimorfní populace.

Naopak v případě divergentního dimorfizmu je $\bar{\rho}$ repelor a tedy se s každou další mutací hodnoty charakteristických znaků obou rezidentů navzájem vzdalují, což vede v důsledku ke vzniku dvou odlišných živočišných typů. Podle klasifikace z obr. 1.3 jde v tomto případě o uspořádání a), b) a h).

Konvergentní dimorfizmus je znázorněn na obr. 2.5 rozšiřujícím variantu uspořádání c) z obr. 1.3. V klasickém párovém invazním grafu je region koexistence zvýrazněn zelenou barvou (vznikne zrcadlením křivky ϕ podle hlavní diagonály – zrcadlový obraz je vyznačen tečkovaně). Vzhledem k tomu, že obecně nelze spočítat „středovou hodnotu znaku“ dimorfní populace, je dimorfizmus zachycen jako dvojice bodů M,R ohraničujících růžový čtverec, v němž se „středová hodnota znaku“ nachází. Strany čtverce vymezují oblast, ve které se na osách může nacházet hodnota ω, aby byla invaze mutanta úspěšná – skutečně je vidět, že pokud $\omega < \rho$, bod O_4 se dostane pod diagonálu do oblasti záporného exponentu, kde není úspěšná invaze možná (stejně v případě $\omega > \mu$ bod O_4). Poloha ω rovněž rozhodne o tom, kterého z obou rezidentů mutant vytlačí – v souladu s výše uvedeným důkazem z (Geritz, 1998) lze aproximovat v případě environmentálně stabilní strategie $i_{\rho,\mu}(\omega)$ kvadratickou funkcí v parametru ω (tj. konkávní parabolu vybíhající nad nulovou rovinu z hlavní diagonály pod bodem M a v bodě M) – vytlačen pak bude ten rezident, na jehož „straně“ paraboly se nachází hodnota znaku mutanta) – tj. vzhledem k symetrii lze tvrdit, že vytlačen bude ten z rezidentů, který má k hodnotě mutanta blíže. V případě, že je hodnota znaku mutanta průměrem obou rezidentních hodnot, dojde během jednoho kroku k vytlačení obou rezidentů a nastolení evolučně stabilní strategie v singulárním bodě uprostřed.

Tomu odpovídá také klasický pohled na invazi popsaný v kapitole 2.1. Zatímco bod O_4 odpovídající střetu mutanta ω s rezidentem ρ leží v oblasti s $i_{\rho,\mu}(\omega) > 0$, jemu po zrcadlení odpovídající bod O_3 nikoliv a tedy je jednostranná invaze a vytlačení rezidenta ρ možná (označeno zelenou šipkou), oba zrcadlené body O_1 a O_2 odpovídající vzájemnému



Obrázek 2.6: Invaze mutanta do divergentně dimorfní populace.

střetu ω a μ se nachází v regionu koexistence, tedy mutant ω nemůže vytlačit rezidenta μ (odpovídající modré šipce stojí v cestě k diagonále oblast záporného invazního koeficientu) a dimorfizmus bude zachován, toliko se zmenšenou vzdáleností (namísto čtverce definovaného body M a R se nyní „středová hodnota znaku“ populace nachází ve čtverci definovaném body O_1 a O_2).

Uvedeným mechanizmem nemůže z konvergentně dimorfní populace vzniknout populace trimorfní, nicméně v případě divergentního dimorfizmu při správně zvoleném ω může dojít k situaci, kdy jsou navzájem všechny čtyři body O_i v regionu koexistence a dojde tak k dalšímu zvýšení počtu subpopulací (viz obr. 2.6).

Přestože jsme ukázali, že v případě evolučně stabilního singulárního bodu nemůže dojít k polymorfnímu uspořádání stupně vyššího 2, budeme nyní předpokládat, že taková populace může vzniknout jiným způsobem (např. migrace, zásahy zvně systému apod.). Mějme nyní polymorfní populaci stupně $k-1$ typů $\rho_1, \ldots, \rho_{k-1}$.

Pokud dojde k rozšíření $(k-1)$-morfní populace na populaci k-morfní[5], lze podle (Geritz, 1998) stejným způsobem odvodit z Taylorovy aproximace 2. stupně vztah pro invazní exponent mutanta μ v takto rozšířené populaci z původního invazního exponentu:

$$i_{\rho_1,\ldots,\rho_k}(\mu) = i_{\rho_1,\ldots,\rho_{k-1}}(\mu)(\mu-\rho_{k-1})(\mu-\rho_k). \tag{2.41}$$

Příklad: Kubická zdatnost

Přestože kvadratická aproximace je užitečným nástrojem pro analýzu lokálně perturbovaného systému v případě dimorfizmu, nelze obecně předpokládat, že invazní exponent

[5](Geritz, 1998) zde předpokládá, že mutant ρ_k je potomkem jednice ze subpopulace ρ_{k-1}. Autor práce se nicméně domnívá, že tato podmínka není nutná, namísto toho by bylo vhodnější předpokládat na pravé straně jako ρ_k a ρ_{k-1} dva nejbližší druhy (hodnotou znaku) k μ.

má jako funkce hodnoty znaku mutanta jediný extrém. Zřejmě lze nalézt případ, kdy kvadratická aproximace povede k mylnému závěru o požadavku ohledně hodnoty mutanta napadajícího dimorfní populaci (tj. aby (ne)ležela mezi oběma hodnotami znaků současných rezidentů).

Jako příklad polynomického invazního exponentu vyššího stupně uveďme kubickou zdatnost, ukázku porušení pak již pouze graficky (při zachování principu, ale omezení zdlouhavějších výpočtů) demonstrujme na bikvadratickém uspořádání.

Přestože se autoru v literatuře nepodařilo nalézt popis kubického modelu, který by byl ověřen závěry z environmentální praxe, je užití kubických (a vyšších) polynomů běžné přinejmenším v oblasti genetických algoritmů (Kazarlis, 1998),(Yokoyama, 1983). Uvažujme proto model, v němž je zdatnost rezidentní populace popsána kubickou rovnicí:

$$f_\rho = N_\rho(\rho - aN_\rho)(\rho - bN_\rho)(\rho - cN_\rho) \qquad a,b,c > 0 \tag{2.42}$$

Zjevně je toto uspořádání nejjednodušší možné s vlastností, že zvyšující se počet jedinců populace vyvolává zpětnou vazbu působící proti směru dalšího růstu N_ρ. Penalizační členy na pravé rovnice můžeme považovat např. za projev postupného vyčerpávání kapacity tří různých zdrojů v prostředí (skutečný tvar závislosti by byl patrně složitější, např. logistický jako v předchozích případech, ale pro demonstraci polynomiální zdatnosti stupně 3 bohatě postačuje toto jednoduché uspořádání).

Budeme-li předpokládat postupný růst populace v prostředí od nuly, dospěje v určitém časovém okamžiku populace do stavu, kdy $f_\rho = 0$ a další růst se zastaví. Bude tedy platit:

$$\rho - qN_\rho = 0 \text{ kde } q = \max(a,b,c) \tag{2.43}$$

Dosazením 2.43 do 2.42 potom pro invazní exponent mutanta μ získáváme vztah:

$$i_\rho(\mu) = (\mu - a\frac{\rho}{q})(\mu - b\frac{\rho}{q})(\mu - c\frac{\rho}{q}) \tag{2.44}$$

kterému odpovídají následující selekční gradienty:

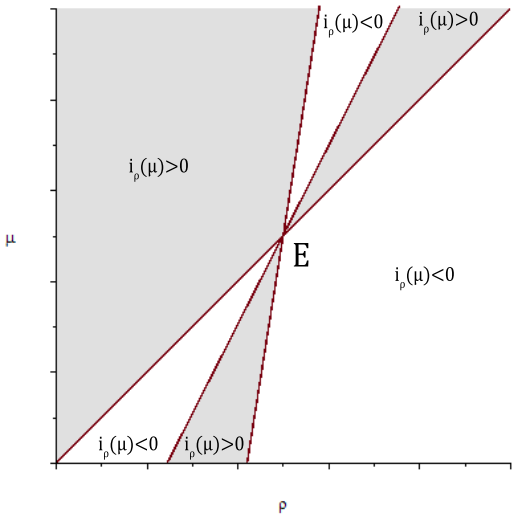
$$s_\rho(\mu) = \frac{3\rho^2abc - 2\mu\rho q(ab+bc+ca) + \mu^2q^2(a+b+c)}{q^3} \tag{2.45}$$

$$s_\mu(\mu) = \frac{3\mu^2q^2 - 2\mu\rho q(a+b+c) + \rho^2(ab+bc+ca)}{q^2} \tag{2.46}$$

a derivacemi:

$$c_{1,1} = \frac{-6abc\rho + 2\mu q(ab+bc+ca)}{q^3} \tag{2.47}$$

$$c_{2,2} = \frac{6\mu q - 2\rho(a+b+c)}{q} \tag{2.48}$$



Obrázek 2.7: Párový invazní graf pro kubickou zdatnost.

Protože q bylo minimální, platí:

$$3q < a+b+c \tag{2.49}$$

a tedy zjevně v situaci, kdy $\mu = \rho$, tj. na diagonále platí:

$$c_{1,1}, c_{2,2} < 0 \Leftrightarrow \mu = \rho > 0 \tag{2.50}$$

$$c_{1,1}, c_{2,2} > 0 \Leftrightarrow \mu = \rho < 0; \tag{2.51}$$

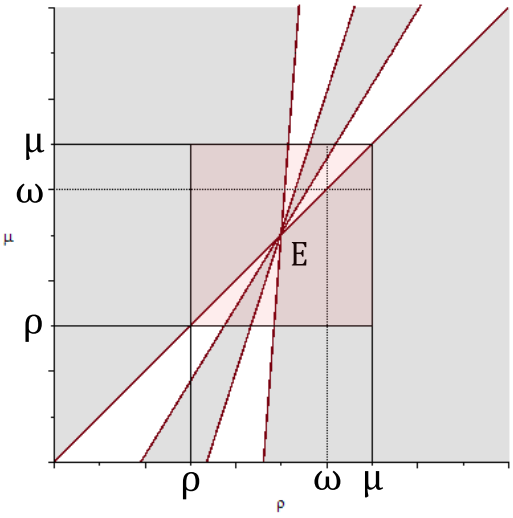
v singulárním bodě $\mu = \rho = 0$ pak platí $c_{1,1} = c_{2,2} = 0$, neboť $i_\rho(\mu)$ zde v obou kolmých směrech přechází z konvexní do konkávní fáze. Nelze tedy rozhodnout o polaritě $c_{1,1}$ a $c_{2,2}$, což odpovídá naší představě, kdy se shora/zespoda a zleva/zprava singulární bod chová střídavě jako evolučně nestabilní (shora) a stabilní (zdola) a dosažitelný (zleva) či nedosažitelný (zprava) během jedné mutace.

Pomocí L'Hôpitalova pravidla umíme určit poměr obou derivací v singulárním bodě:

$$\frac{c_{1,1}}{c_{2,2}} = \frac{\frac{dc_{1,1}}{d\rho}}{\frac{dc_{2,2}}{dymu}} = \frac{-abc}{q^3} \tag{2.52}$$

a známe tedy směrnici nejvyššího gradientu invazního exponentu, jejíž smysl je však v tomto případě pro vyšetření chování systému pramalý. Rovněž lze určit region koexistence, který nicméně v tomto případě není symetrický podle vedlejší diagonály. Kubický systém se jakožto degenerovaný případ systémů předchozích splňuje lokálně různé podmínky, globálně však není možné jej jednoduše klasifikovat.

Na závěr příkladu uveďme na příkladu bikvadratického systému ilustrativně porušení pravidla z kapitoly 2.3, že v případě dimorfního evolučně nestabilního systému musí ležet hodnota znaku ω úspěšného mutanta mimo rozpětí hodnot ρ a μ obou rezidentů. Podrobná analýza situace by vypadala podobně jako v předchozích uvedených případech:



Obrázek 2.8: Porušení pravidla $(\omega - \rho) \cdot (\omega - \mu) > 0$ v evolučně nestabilním systému.

Pro jiný příklad zabývající se větším množstvím současně působících subpopulací v populaci (zde jde ovšem pouze o polymorfii dočasnou) prosím věnujte pozornost příkladu v příloze č. 2 této práce.

Kapitola 3

Závěr

pdfbookmarkZávěr Uvedli jsme fundamenty adaptivní dynamiky ve smyslu nalezení rovnováhy a klasifikace singulárních bodů a naznačili směr dalšího vývoje od vyšetřování monomorfních k polymorfním modelům. Uvažovány byly modely biologických systémů popsaných soustavami diferenciálních rovnic určujících vývoj velikosti jednotlivých subpopulací populace na základě jejich charakteristických znaků, přičemž jedním ze základních principů byl předpoklad náhodně se vyskytujících mutací v hodnotě tohoto znaku

Práce ovšem již neobsáhla kvantitativní charakteristiku těchto mutací – a to ani z pohledu pravděpodobnostního (jak často a jak velké mutace se budou v systému vyskytovat) tak ani z pohledu časového (jak rychle bude vlivem mutací ke změně hodnoty znaku docházet). Obě tyto otázky jsou klíčové pro další rozvinutí problematiky a rozšíření odpovědi o tom, jak bude systém ve výsledku pod tlakem evoluce vypadat, na informaci o tom, kdy se tak stane.

Adaptivní dynamika samozřejmě v současnosti zahrnuje mnohem širší paletu nástrojů a jevů, které je schopna popsat a vysvětlit, přesto (a právě proto) je vzhledem k absenci českých prací na toto téma jejím cílem alespoň vzbudit zájem a upozornit na zajímavou a snad dosud částečně opomíjenou oblast matematiky.

Kapitola 4

Literatura

1. Bartsch, H. J., *Matematické vzorce*. Mladá Fronta: Praha, 2002; Vol. 3, p 832.

2. Brännström, Å.; Festenberg, N. v., The hitchhiker's guide to Adaptive Dynamics. 2005; p 14.

3. Britton, N. F., Essential Mathematical Biology. Springer: 2003; p 335.

4. Chvoj, M., *Pokročilá teorie her ve světě kolem nás*. Grada Publishing: Praha, 2013; p 232.

5. Dieckmann, U.; Law, R., The dynamical theory of coevolution: A derivation from stochastic ecological processes. *Journal of Mathematical Biology* **1996**, 34 (5-6), 579-612.

6. Diekmann, O., A Beginner's Guide to Adaptive Dynamics. Institute of Mathematics of Polish Academy of Sciences, Banach Centre Publications: Warszawa, 2004; Vol. 63, p 40.

7. Geritz, S.; Kisdi, E.; Meszena, G.; Metz, J., Evolutionarily singular strategies and the adaptive growth and branching of the evolutionary tree. *Evolutionary Ecology* **1998**, 12 (1), 35-57.

8. Geritz, S. Adaptive dynamics, fall 2010. https://wiki.helsinki.fi/display/mathstatKurssit/Adaptive+dy (accessed 2013-05-10).

9. Hairer, E.; Nørsett, S. P.; Wanner, G., *Solving Ordinary Differential Equations I: Nonstiff Problems*. Springer: 2008; Vol. 3, p 527.

10. Hale, J. K.; Koçak, H., *Dynamics and Bifurcations*. Springer-Verlag: New York, 1991; p 568.

11. Hřebíček, Jiří; Pospíšil, Zdeněk; Urbánek, Jaroslav, *Úvod do matematického modelování s využitím Maple*. Brno, 2010; Vol. 1, p 118.

12. Ježková, M. Replikátorová rovnice. Masarykova univerzita, Brno, 2010.

13. Kalas, J.; Pospíšil, Zdeněk, *Spojité modely v biologii*. Masarykova univerzita: Brno, 2001; Vol. 1, p 256.

14. Kalina, Jiří. Evoluční model pesimizace prostředí v Maple. In *9th Summer School of Applied Informatics*, Hřebíček, J. í.; Ministr, J.; Pitner, T., Eds. Masarykova univerzita: Bedřichov, 2012; pp 30-37.

15. Kazarlis, S.; Petridis, V.; Eiben, A.; Back, T.; Schoenauer, M.; Schwefel, H., Varying fitness functions in genetic algorithms: Studying the rate of increase of the dynamic penalty terms. *Parallel Problem Solving From Nature - Ppsn V* **1998**, 1498, 211-220.

16. Laurin, M., The subjective nature of Linnaean categories and its impact in evolutionary biology and biodiversity studies. *Contributions To Zoology* **2010**, 79 (4), 131-146.

17. Libelli, S. M.; Alba, P., Adaptive mutation in genetic algorithms. *Soft Computing* **2000**, 2000 (4), 5.

18. Muñoz-Alicea, R. *Introduction to Bifurcations and The Hopf Bifurcation Theorem for Planar Systems*; Denver, 2011; p 11.

19. Pais, D.; Caicedo-Nunez, C.; Leonard, N., Hopf Bifurcations and Limit Cycles in Evolutionary Network Dynamics. *Siam Journal on Applied Dynamical Systems* **2012**, 11 (4), 1754-1784.

20. .Šálek, M.; Růžička, J.; Mandák, B., *Ekologie*. Česká zemědělská univerzita v Praze: Praha, 2005; p 121.

21. Shi, Y.; Eberhart, R.; Chen, Y., Implementation of evolutionary fuzzy systems. *Ieee Transactions on Fuzzy Systems* **1999**, 7 (2), 109-119.

22. Stemberger, R. S.; Gilbert, J. J., Body Size, Food Concentration, and Poupulation-Growth in Planktonic Rotifers. *Ecology* **1985**, 66 (4), 1151-1159.

23. Yokoyama, S., Social Selection in Human-Populations - Fitness Interaction Among Sibs. *American Naturalist* **1983**, 122 (4), 433-443.

Přehled použitého značení

$\mathbf{A}$	výplatní matice (teorie her)
N	velikost populace (počet jedinců populace)
N_i	velikost subpopulace (počet jedinců subpopulace)
x_i	podíl i-té subpopulace na populaci
$\mathbf{x}$	vektor podílů x_i všech subpopulací
f_i	zdatnost i-té subpopulace
ρ	charakteristický znak rezidenta
μ	charakteristický znak mutanta
ω	charakteristický znak dalšího mutanta
r	reprodukční koeficient
$i_\rho(\mu)$	invazní exponent mutanta μ v rezidentní populaci ρ
$s_\rho(\mu)$	selekční gradient mutanta μ v rezidentní populaci ρ ve směru změny ρ
$s_\mu(\mu)$	selekční gradient mutanta μ v rezidentní populaci ρ ve směru změny μ
t	čas
K	úživnost prostředí

Příloha 1: Evoluční sebevražda

Mějme model populace složené ze dvou subpopulací: S, jejíž velikost se v čase mění podle vztahu:

$$\frac{dN_S}{dt} = N_S(\frac{aN_S}{1+N_S} - b - cN_S) - \rho N_R N_S$$

kde t představuje čas, a, b, c jsou konstanty a N_R je velikost druhé subpopulace R (rezident), živící se jedinci subpopulace S coby kořistí (odtud označení S jako substrát). Její velikost pak sleduje předpis:

$$\frac{dN_R(t)}{dt} = N_R dt \rho N_S - N_R m,$$

kde d, m jsou konstanty a ρ je hodnota charakteristického znaku.

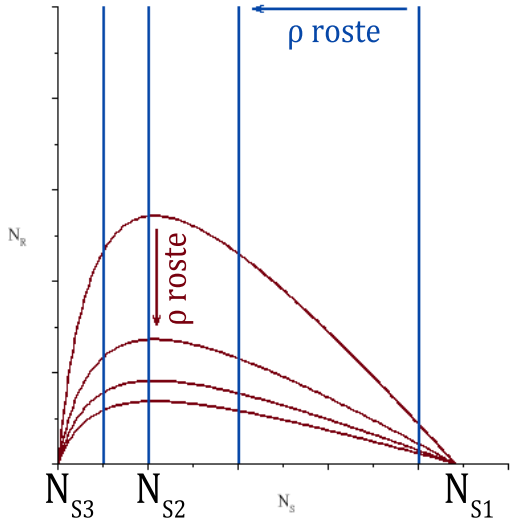
Explicitní vyjádření velikostí obou populací lze získat řešením soustavy obou diferenciálních rovnic, jež je však relativně náročné. Pro následující analýzu postačuje si uvědomit, že hodnota invazního koeficientu

$$i_\rho(\mu) = m(\frac{\mu}{\rho} - 1)$$

je lineárně závislá na hodnotě znaku mutanta μ, tudíž systém neobsahuje singulární bod (vzhledem k ρ) a opět platí, že pod tlakem evoluce poroste vlivem náhodných mutací hodnota znaku neomezeně.

Tato analýza z pohledu adaptivní dynamiky však nijak nevypovídá o velikosti populace dravce a kořisti. Vyjádříme-li si isokliny jako množiny bodů, ve kterých nedochází ke změně velikosti subpopulace S resp. R, nalezneme v jejich průsečíku pro pevné ρ rovnovážný stav (tj. $\dot{N}_X = \dot{N}_S = 0$). Se změnou ρ pak zřejmě dochází k pohybu obou isoklin a změně bodu rovnováhy. Pro pochopení vykresleme pro různá ρ isokliny v následujícím grafu (obr. 4.1:

Zřejmě s rostoucím ρ nejprve neexistuje pro $N_R > 0$ rovnováha (ρ je příliš nízké pro udržení populace), posléze se objevuje rovnovážný bod (S_1) a velikost populace roste společně s ρ až k bodu (S_2). Od tohoto okamžiku další růst hodnoty znaku ρ vede ke spotřebě S natolik velké, že populace R není schopna dalšího růstu – naopak dochází ke zmenšení populace a tedy opětovnému zvýšení množství substrátu S. Amplituda vznikajících oscilací s rostoucím ρ roste až do kritického okamžiku, kdy výkyvy N_R dosáhnou natolik nízkých hodnot, které vedou až k poklesu minimálního počtu jedinců nutného pro udržení subpopulace R a dojde k jejímu vyhynutí.



Obrázek 4.1: Isokliny pro S a R.

Specifický typ oscilací se nazývá Hopfova bifurkace (Pais, 2012) a lze jej pozorovat i ve výrazně jednodušších systémech (Muñoz-Alicea, 2011). Diekmann (2004) se omezuje na pouhé konstatování faktu, že po průchodu maximem isokliny pro N_X dochází k bifurkaci, nicméně autor práce považuje za vhodné tuto skutečnost ověřit.

Využijme tedy tvrzení z (Hale, Koçak, 1991), že k Poincaré-Andronově–Hopfově bifurkaci dojde, pokud reálný člen všech (komplexních) vlastních hodnot jakobiánu soustavy diferenciálních rovnic definujících systém v rovnovážném bodě je záporný, vyjma jednoho páru vlastních hodnot, které jsou ryze imaginární. V našem případě má jakobián pouze dva řádky a tedy ověřujeme právě tento pár ryze imaginárních hodnot. Navíc derivace reálné částí tohoto páru podle znaku ρ musí být v rovnovážném bodě nenulová (transverzalita).

Hairer et al. (2008) uvádí metodu ověření této podmínky pomocí Routh–Hurwitzova kritéria pro charakteristický polynom jakobiánu: Je-li

$$p_0, p_1, \dots$$

Sturmova řada[1] charakteristického polynomu jakobiánu soustavy diferenciálních rovnic, pak pokud definujeme Hurwitzovy diskriminanty $c_{i,j}$ pro $i = 1, 2, \dots$ předpisem:

$$p_i(\lambda) = \sum_{j=0}^{k-i-2j\geq 0} c_{i,j}\lambda^{k-i-2j}, \tag{4.1}$$

musí platit:

$$c_{k-1,0} = 0 \tag{4.2}$$

[1] Sturmova řada charakteristického polynomu je řada polynomů vznikajících jako zbytky při postupném dělení polynomů $p_0(x)$ a $p_1(x)$, přičemž $p_0(x)$ vznikne zachováním pouze sudých členů původního polynomu (včetně 0. nomu s nejvyšší mocninou λ) a dosazením $xi = \sqrt{-1}$ namísto λ a obdobně $p_1(x)$ vznikne zachováním pouze lichých členů původního polynomu a dosazením $xi = \sqrt{-1}$ namísto λ.

pro ostatní $c_{i,0}$, kde $i < k-1$:

$$\begin{aligned} c_{i,0} &> 0 \\ c_{k-2,1} &< 0. \end{aligned} \tag{4.3}$$

V případě dvouřádkového jakobiánu je tedy nejvyšší stupeň charakteristického polynomu roven 2 a stačí ověřit, že platí:

$$\begin{aligned} a_0 &> 0 \\ a_1 &= 0 \\ -a_2 &< 0 \end{aligned} \tag{4.4}$$

kde a_0, a_1, a_2 jsou koeficienty charakteristického polynomu jakobiánu.

Spočtěme tedy jakobián soustavy:

$$\begin{pmatrix} \frac{aN_S}{1+N_S} - b - 2cNS + \frac{aN_S}{1+N_S^2} - \rho N_X & -\rho N_S \\ \rho N_X d & \rho N_S d - m \end{pmatrix} \tag{4.5}$$

V rovnovážném bodě je roven:

$$\begin{pmatrix} -cNS + \frac{aN_S}{1+N_S^2} & -\frac{m}{d} \\ \hat{\rho} N_X d & 0 \end{pmatrix} \tag{4.6}$$

Zřejmě tedy charakteristický polynom je tvaru:

$$\lambda^2 + (cN_S - \frac{aN_S}{(1+N_S)^2})\lambda + \hat{\rho} N_X m \tag{4.7}$$

a tedy zjevně:

$$\begin{aligned} a_0 &= 1 > 0 \\ -a_2 &= \rho N_X m < 0. \end{aligned} \tag{4.8}$$

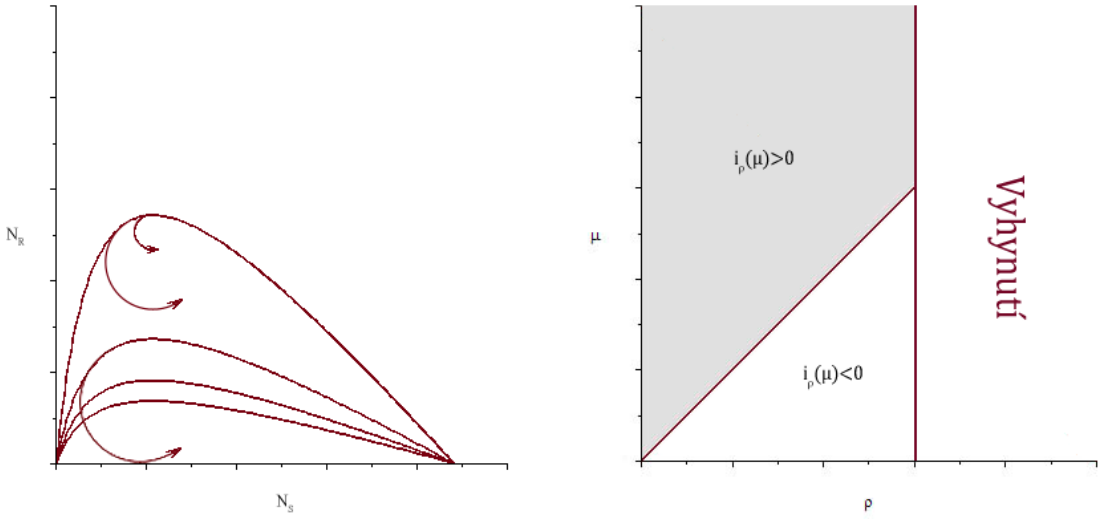
Zbývá proto vyšetřit jen podmínku $a_1 = 0$.

Předpokládáme-li tuto rovnost, máme:

$$\begin{aligned} a_1 = cN_S - \frac{aN_S}{(1+N_S)^2} &= 0 \\ 1 + \frac{m}{d\hat{\rho}} &= \sqrt{\frac{a}{c}} \end{aligned} \tag{4.9}$$

a tedy konečně:

$$d\hat{\rho} = \frac{m}{d(\sqrt{\frac{a}{c}} - 1)} \tag{4.10}$$



Obrázek 4.2: Evoluční sebevražda skrze Hopfovy bifurkace ve velikosti populací. Graf velikostí populací N_S a N_R.

Nyní, pokud spočteme hodnotu N_{S2} (viz obr. 4.1), tj. bod, v němž kulminuje N_R, dostáváme tutéž hodnotu, a proto můžeme tvrdit, že opravdu v maximu isokliny, tj. pro hodnotu znaku $\hat{\rho}$ dochází k Hopfově bifurkaci, vedoucí v důsledku až k evoluční sebevraždě typu, který vyhyne, přestože se hodnota jeho znaku ρ úspěšně zvyšuje. Graficky lze nebezpečí bifurkace znázornit následovně (obr. 4.2):

Příloha 2: Model s vícepočetnými mutacemi

Varianta 1: Evolučně nestabilní systém

Následující model je rozšířením modelu růstu v chemostatu z (Diekmann, 2004) a vychází z dříve publikovaných rozšíření (Kalina, 2012). Předpokládá současně k subpopulací a jednotnou hodnotu pro vyplavování substrátu nahrazuje rozdílnými koeficienty úmrtnosti a zmařeného substrátu. Účelem modelu je při vhodně nastavených parametrech demonstrovat postupný posun hodnoty charakteristického znaku nejprve v evolučně nestabilním systému bez singulárního bodu (varianta 1) a posléze v systému s evolučně stabilním singulárním bodem (varianta 2). Model je doplněný vizualizací, která předpokládá nízké hodnoty selekčních gradientů a tedy pouze pozvolné vytlačování typů navzájem, ovšem poměrně vysokou frekvenci mutací vedoucí ke stavu „zdánlivé polymorfie“, kdy je populace tvořena větším počtem subpopulací, z nichž některé jsou sice již odsouzeny k postupnému vyhynutí, to však může ještě trvat poměrně dlouho. Omezené zdroje pro přežití a reprodukci jedinců představuje úživnost prostředí S (zjednodušeně ji lze považovat za množství potravy (obecněji substrátu, nejobecněji energie), které je k dispozici společně pro všechny populace v prostředí); S budeme považovat za funkci času $S(t)$. Přírůstek substrátu v prostředí za jednotku času (růst, resp. transport energie do systému) považujme za konstantní a označme jej d.

Vzhledem k předpokladu, že populace v modelu spolu přímo neinteragují, omezuje se jejich vzájemné ovlivnění na soupeření o dostupné množství potravy a jde tedy o ryze kompetitivní vztah (Hřebíček, 2010). Charakteristický znak, který typy odlišuje, ρ, se projeví na schopnosti jejich jedinců spotřebovávat společnou potravu a takto přijatý substrát využít k vlastnímu přežití a reprodukci. Konkrétně v první variantě modelu hodnota ρ_i označuje efektivitu přeměny substrátu na živé jedince i-tého typu jako poměr spotřebovaného substrátu vůči počtu nově narozených jedinců. Dále q představuje množství substrátu přijaté jedním jedincem populace za jednotku času. Tuto charakteristiku budeme považovat za funkci množství dostupného substrátu $q(S)$, stejnou pro všechny subpopulace v modelu. Nakonec budeme předpokládat konstantní úmrtnost m, rovněž stejnou pro všechny subpopulace, jako podíl jedinců daného typu uhynulých za jednotku času a zbytkový podíl nespotřebovaného substrátu z, který podlehne zkáze, aniž by byl spotřebován některou z uvažovaných populací.

Na počátku modelovaného období budeme předpokládat jednu (nebo větší konstantní počet) populaci v prostředí, která spotřebovává dostupný substrát pro vlastní reprodukci. Snadno lze ukázat, že po určité době dojde k ustálení počtu jedinců populace (uvědomme si, že jde o silně zjednodušený idealizovaný model) na hodnotě odpovídající úživnosti prostředí (po odečtení konstantního podílu zmařeného substrátu), která se v dalším průběhu času již nebude měnit. Je nutno poznamenat, že pro jednoduchost model opomíjí veškeré nuance pohlavního rozmnožování jako je samo pohlaví, hledání partnera či nestejný počet potomků každého jedince. Budeme proto nadále přepokládat, že dostatečným požadavkem pro další rozmnožování populace je přítomnost alespoň jednoho jedince daného typu v systému, že potomkem jedince určitého typu je (kromě mutací) jedinec téhož typu a že křížení mezi jedinci různých typů není možné.

Časovou změnu množství substrátu dostupného v systému je na základě uvedených předpokladů možné vyjádřit následujícím vztahem:

$$\frac{dS(t)}{dt} = d - zS(t) - \sum_{i=1}^{n} q(S)N_i,$$

kde $S(t)$ je dostupné množství substrátu v čase t, d je přírůstek substrátu za jednotku času, z je podíl nevyužitého substrátu za jednotku času, n je počet populací přítomných v systému, $q(S)$ je spotřeba substrátu jedním jedincem i-tého typu za jednotku času a N_i je počet jedinců i-té populace.

Popišme nyní tvar závislosti $q(S)$ množství substrátu spotřebovaného jedincem i-té populace za jednotku času. Opět zjednodušeně předpokládejme, že dostupnost substrátu v prostředí je stejná pro všechny jedince všech populací a její vyhledávání proto nehraje v modelu žádnou roli. V případě, že bude množství dostupného substrátu nulové, $S = 0$, bude přirozeně rovněž $q = 0$. Jakmile začne v prostředí narůstat množství dostupné potravy, poroste přímo úměrně také množství zkonzumované jedinci všech populací. Vzhledem k fyziologickým možnostem organizmů je maximální množství potravy přijaté za jednotku času shora omezené, proto se bude s narůstajícím množstvím substrátu v prostředí křivka funkce q oddělovat od přímky přímé úměry, až plynule konverguje ke konstantní funkci. Uvedený předpoklad dokonale splňuje v biologii a příbuzných oborech hojně využívaná logistická křivka následujícího tvaru:

$$q(S) = \frac{aS}{1 + baS},$$

kde parametr a určuje strmost počáteční části křivky a rovněž rychlost dosažení následující asymptotické fáze, zatímco parametr b její výšku. V první, jednodušší, variantě modelu budeme předpokládat, že parametry a i b jsou totožné pro všechny populace, konstantní a nezávislé na ostatních parametrech modelu.

Přejděme nyní k rovnici popisující zdatnost i-té populace. Časová změna počtu jedinců N_i bude vyjádřena jako množství substrátu zkonzumovaného jedinci populace, vynásobeného

efektivitou přeměny substrátu na živé jedince, minus počet uhynulých jedinců:

$$\frac{dN_i(t)}{dt} = f_i = q(S)\rho_i N_i(t) - mN_i(t)$$

Jak bylo zmíněno výše, spadá tento model do množiny modelů, pro něž je velmi obtížné nebo nemožné nalezení explicitního vyjádření zdatnosti pro všechny subpopulace – uvedený postup poskytuje soustavu $n+1$ diferenciálních rovnic, jejíž řešení je závislé na konkrétních parametrech modelu, včetně náhodné složky reprezentující mutaci a bylo by proto poměrně náročné. Nicméně v případě, že se v systému nevyskytne mutant, lze ukázat, že v dlouhodobém horizontu se v závislosti na hodnotách konstantních parametrů d, z, a a b a na počátečních podmínkách $S(0)$ a $N_i(0)$ v systému ustálí stav, ve kterém je množství dostupného substrátu v prostředí konstantní a navíc počet jedinců nejvýše jedné populace nekonverguje k nule.

Sečtením rovnice výše uvedených rovnic pro $i = 1, \ldots, k$ totiž získáváme výraz pro součet volného dostupného substrátu a živé hmoty:

$$\frac{S + \sum_{i=1}^{k} \frac{N_i}{\rho_i}}{dt} = d - zS - m\sum_{i=1}^{n} \frac{N_i}{\rho_i}$$

a tedy po integraci podle t potom:

$$\begin{aligned} S + \sum_{i=1}^{k} \frac{N_i}{\rho_i} &= \int d \cdot e^{zt} dt \cdot e^{-zt} + \int d \cdot e^{mt} dt \cdot e^{-mt} \\ &- \int \frac{d\sum_{i=1}^{k} \frac{N_i}{\rho_i}}{dt} \cdot e^{zt} dt \cdot e^{-zt} - \int \frac{dS}{dt} \cdot e^{mt} dt \cdot e^{-mt} \\ &+ \int m \sum_{i=1}^{k} \frac{N_i}{\rho_i} \cdot e^{zt} dt \cdot e^{-zt} + \int zS \cdot e^{mt} dt \cdot e^{-mt} \end{aligned}$$

Řešíme-li rovnici[2] získáme vztah:

$$zS + m\sum_{i=1}^{n} \frac{N_i}{\rho_i} = d + c_1 e^{-zt} + c_2 e^{-mt}$$

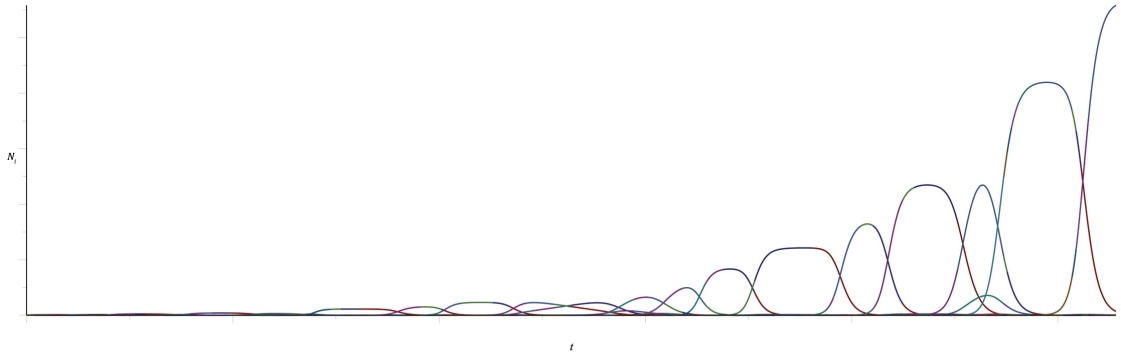
a tedy zřejmě pro $t \to \infty$ dojde k ustálení váženého součtu substrátu a živé hmoty na konstantní hodnotě. Potom z lze určit rovnovážnou koncentraci $\bar{S}$ vztahem:

$$\sum_{i=1}^{n} q(\bar{S})\rho_i N_i = \sum_{i=1}^{n} mN_i$$

a tedy

$$q(\bar{S}) = \frac{m}{\sum_{i=1}^{n} x_i \rho_i}.$$

[2] Viz přílohu č. 3.



Obrázek 4.3: Evolučně nestabilní model s vysokou četností mutací.

Vzhledem k lineární závislosti zdatnosti na ρ_i, zvítězí v souladu s očekáváním v kompetici o omezený zdroj potravy v uzavřeném systému pouze jediný typ, zatímco ostatní postupně vyhynou. Zřejmě (Diekmann, 2004) půjde o typ s nejvyšší hodnotou ρ_i, tj. ten, který je schopen nejefektivněji zpracovávat stravu ve prospěch přírůstku vlastních jedinců.

Invazní koeficient:

$$i_\rho(\mu) = q(q^{-1}(\frac{m}{\sum_{i=1}^{n} x_i \rho_i}))\mu - m$$

potom nabývá hodnoty:

$$i_\rho(\mu) = m(\frac{\mu}{\rho} - 1)$$

Zjevně je již z podoby invazního koeficientu zřejmé, že v této formě model nemůže reprezentovat evolučně stabilní systém – čím vyšší bude hodnota μ, tím vyšší bude úspěšnost mutanta. Dříve než model doplníme o nelineární brzdu tohoto rozletu, nahlédneme na chování první varianty systému tentokrát nikoliv ve formě párového invazního grafu, nýbrž jako na změnu velikostí jednotlivých subpopulací v čase. Předpokladem následující vizualizace byla poměrně vysoká a konstantní (Shi, 1999), (Libelli, 2000) pravděpodobnost výskytu mutace pro každého narozeného jedince a současně relativně nízké hodnoty selekčního gradientu. Specifikaci konstant pro model shrnuje tabulka 2. Vykreslení bylo provedeno pomocí numerického řešiče soustav diferenciálních rovnic ODEplot v software Maple 16.

Svislá osa na obr. 4.3 představuje velikost populace N_i, vodorovná osa čas; každá barevná křivka pak zřejmě odpovídá jednomu mutantovi, který úspěšně napadl rezidentní populaci a zahájil růst své subpopulace. Vlivem nastavené vysoké četnosti mutací lze pozorovat situace, kdy mutant úspěšně zahájil invazi, ale ještě předtím než se vůbec stal nejpočetnějším typem, vyskytl se v populaci úspěšnější typ, který jej v růstu předstihl. Z grafu je rovněž dobře patrné, že systém nemá singulární bod a současně s hodnotou znaku ρ se neomezeně zvyšuje velikost nejúspěšnější subpopulace.

Tabulka 2: Specifikace konstant pro model s vícepočetnými mutacemi		
Počáteční velikost populace	N_1	$1,00$
Počáteční hodnota znaku (efektivita)	ρ	$1,00$
První konstanta logistické křivky $q(S)$	a	$2,50$
Druhá konstanta logistické křivky $q(S)$	b	$1,20$
Přírůstek substrátu za jednotku času	d	$12,00$
Relativní úmrtnost za jednotku času	m	$0,10$
Podíl nespotřebovaného zmařeného za jednotku času	z	$0,10$
Pravděpodobnost mutace	p	$0,01$
Relativní velikost mutace vůči hodnotě znaku rodiče	μ	$-0,50-0,50$

Varianta 2: Evolučně stabilní singulární bod

Dosud jsme předpokládali závislost množství přijaté potravy q pouze na množství substrátu S v prostředí, zbývající parametry a a b jsme považovali za konstantní pro všechny populace. Definujme nyní vztah mezi efektivitou přeměny substrátu na živou hmotu ρ_i a množstvím potravy, kterou je jedinec schopen přijmout za jednotku času q_i, který bude reprezentovat strategii typu ve smyslu rozhodování mezi investicí energie do většího množství získané potravy nebo lepším využitím potravy pro vlastní růst a reprodukci.

Nahradíme tedy v rovnici logistické křivky (Diekmann, 2004) konstantu b funkcí b_i kvadratickou v znaku ρ_i takto:

$$b_i = \rho_i^2 + c$$

tj. s rostoucí efektivitou $\rho_i > 0$ bude klesat množství substrátu q_i, které je jedinec daného typu schopen zkonzumovat. Tato vazba zamezí nekontrolovanému růstu ρ_i a přiblíží model realitě.

Vzhledem k tomu, že q_i je nyní funkcí ρ_i, nadobude invazní exponent podoby

$$i_\rho(\mu) = q_\mu(q_\rho^{-1}(\frac{m}{\sum_{i=1}^n x_i\rho_i}))\mu - m$$

a tedy

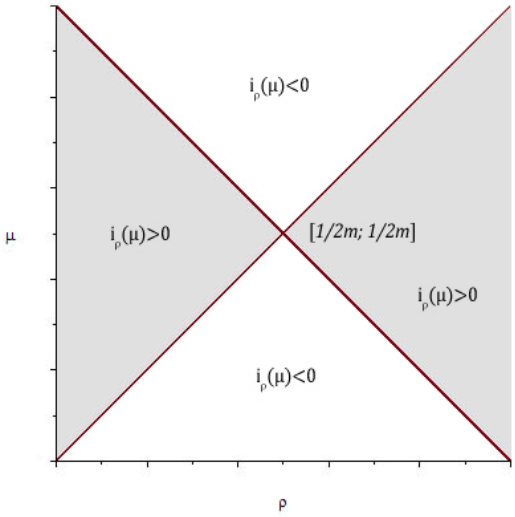
$$i_\rho(\mu) = m(\frac{\mu}{\sum_{i=1}^n x_i\rho_i + (\mu^2 - (\frac{m}{\sum_{i=1}^n x_i\rho_i})^2)m} - 1)$$

a v případě jediné subpopulace zjednodušeně

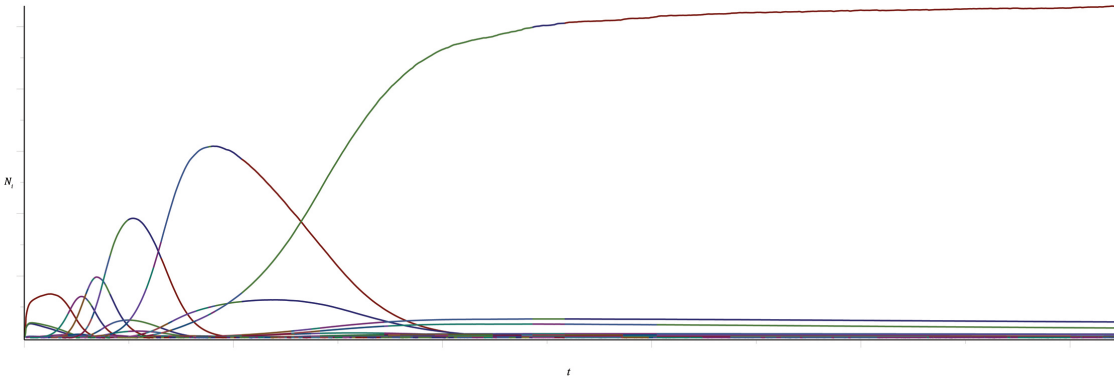
$$i_\rho(\mu) = m(\frac{\mu}{\rho + (\mu^2 - \rho^2)m} - 1)$$

V tomto případě získáváme evolučně stabilní singulární bod o souřadnicích $[\frac{1}{2m}; \frac{1}{2m}]$:

Podle očekávání je po vykreslení grafu závislosti velikosti populací na čase jasně patrný nárůst celkového N_i momentálně nejúspěšnějšího typu, který však zpomaluje až ke konstantní hodnotě odpovídající úživnosti prostředí pro populaci s hodnotou blízkou $\bar{\rho}$, což odpovídá klesající hodnotě selekčního gradientu. Z dlouhodobého hlediska by za neměnných podmínek v systému opravdu po řadě mutací převládla jediná populace s $\rho_i = \bar{\rho}$.



Obrázek 4.4: Evolučně stabilní model s vysokou četností mutací.



Obrázek 4.5: Evolučně stabilní model s vysokou četností mutací.

Ve variantě modelu, kdy není efektivita přeměny substrátu na živou hmotu ρ shora omezena, dochází vlivem prostředí za vzniku náhodných mutací k postupnému zvyšování ρ přibližně exponenciálním tempem[3], přičemž každá populace po určité době vyhyne, protože úživnost prostředí bude snížena populací s vyšší efektivitou ρ pod přípustnou mez.

Pokud je do modelu vložena zpětná vazba omezující růst efektivity ρ jeho klesající úměrností vůči množství zkonzumovaného substrátu q, objevuje se evolučně stabilní singulární bod $\bar{\rho}$ a postupnými mutacemi dochází k přibližování znaku ρ k tomuto bodu. Zatímco v prvním (teoretickém) případě může být v populaci neustále přítomno několik různých typů, neboť nové typy stále úspěšně napadají typy rezidentní, ve druhém případě platí odvozené vztahy dokazující, že nejvýše jedna populace v dlouhodobém měřítku nevyhyne a obsadí celý systém. Pro tuto populaci platí podmínka $\rho_i = \bar{\rho}$, tj. není ohrožena žádným mutantem.

Vlivem evolučních změn vedoucích k postupnému hynutí populací s nižší hodnotou ρ než mají jejich konkurenční mutanti, dochází k tzv. pesimizaci prostředí, tj. snížení úživnosti na nejmenší přístupnou mez. V krajním případě může tento jev vést až k úplnému vyhynutí všech populací (Diekmann, 2004).

[3]Podle (Diekman a Law, 1998) je rychlost změny hodnot znaku kromě selekčního gradientu rovněž lineárně závislá na velikosti subpopulace.

Příloha 3: Řešení rovnice z přílohy 2

Máme-li řešit rovnici

$$S+\sum_{i=1}^{k}\frac{N_i}{\rho_i}=\int d\cdot e^{zt}dt\cdot e^{-zt}+\int d\cdot e^{mt}dt\cdot e^{-mt}$$
$$-\int\frac{d\sum_{i=1}^{k}\frac{N_i}{\rho_i}}{dt}\cdot e^{zt}dt\cdot e^{-zt}-\int\frac{dS}{dt}\cdot e^{mt}dt\cdot e^{-mt}$$
$$+\int m\sum_{i=1}^{k}\frac{N_i}{\rho_i}\cdot e^{zt}dt\cdot e^{-zt}+\int zS\cdot e^{mt}dt\cdot e^{-mt}$$

využijeme toho, že (dle metody per partes) platí:

$$z\int Se^{mt}dt=\frac{z}{m}Se^{mt}-z\int\frac{dS}{dt}e^{mt}$$
$$\int\frac{dS}{dt}e^{mt}dt=Se^{mt}-m\int Se^{mt}.$$

Nekonečným opakováním metody potom získáváme:

$$z\int Se^{mt}dt-\int\frac{dS}{dt}e^{mt}dt=\lim_{k\to\infty}((-\frac{z}{m}\pm m^k)Se^{mt}\pm m^k(z\int Se^{mt}dt-\int\frac{dS}{dt}e^{mt}dt))$$

a vzhledem k tomu, že $m,z<1$ pak můžeme upravit:

$$z\int Se^{mt}dt-\int\frac{dS}{dt}e^{mt}dt=\lim_{k\to\infty}(\frac{-\frac{z}{m}Se^{mt}}{1\mp m^k})\cdot e^{-mt}$$
$$z\int Se^{mt}dt-\int\frac{dS}{dt}e^{mt}dt=-\frac{z}{m}S$$

Zcela totožným způsobem aplikujeme na:

$$m\int\sum_{i=1}^{k}\frac{N_i}{\rho_i}\cdot e^{zt}dt\cdot e^{-zt}-\int\frac{d\sum_{i=1}^{k}\frac{N_i}{\rho_i}}{dt}\cdot e^{zt}dt\cdot e^{-zt}$$

Dále vzhledem k tomu, že pro první dva sčítance platí:

$$\int d\cdot e^{zt}dte^{-zt}=\frac{d}{z}$$
$$\int d\cdot e^{mt}dte^{-mt}=\frac{d}{m}$$

můžeme psát:

$$S+\sum_{i=1}^{n}\frac{N_i}{\rho_i}=\frac{d}{z}+\frac{d}{m}-\frac{z}{m}S-\frac{m}{z}\sum_{i=1}^{n}\frac{N_i}{\rho_i}+c_1e^{-zt}+c_2e^{-mt}$$

a proto:

$$zS+m\sum_{i=1}^{n}\frac{N_i}{\rho_i}=d+c_1e^{-zt}+c_2e^{-mt}.$$