

Západočeská univerzita v Plzni
Fakulta aplikovaných věd
Katedra matematiky

Bakalářská práce

**Analytické metody evoluční
dynamiky**

Plzeň, 2012

Zuzana Majdišová

Prohlášení

Prohlašuji, že jsem bakalářskou práci vypracovala samostatně a výhradně s použitím citovaných pramenů.

V Plzni dne 29. května 2012

Zuzana Majdišová

Poděkování

Na tomto místě bych ráda poděkovala vedoucímu mé bakalářské práce panu RNDr. Petru Stehlíkovi, PhD. za odborné vedení, vstřícnost, ochotné poskytnutí cenných rad a připomínek, které zásadním způsobem přispěly k dokončení této práce, poskytnuté konzultace a materiály.

Abstrakt

Tato práce se zabývá analýzou matematických modelů evoluční dynamiky, které popisují populaci víceúrovňového výběru a jeho modifikací. Naším cílem je potvrdit výsledky numerických simulací pomocí analytických metod. Zaměříme se proto na formulaci těchto modelů populace pomocí diferenciálních rovnic a vyřešíme otázky pevných bodů a stability těchto nelineárních dynamických systémů. Celý víceúrovňový výběr lze popsat pomocí mikroskopického a makroskopického modelu. Zjistili jsme, že mikroskopický model, který popisuje výběr uvnitř skupiny, upřednostňuje nespolupracující jedince. Makroskopický model, který popisuje výběr na úrovni skupin, naopak upřednostňuje spolupráci. V poslední části jsou dynamické systémy doplněny o výsledky experimentů provedených pomocí numerických simulací, které nám umožnili určit jemnější detaily ve vývoji populace.

Abstract

This Bachelor thesis deals with the analysis of the mathematical models of the evolutionary dynamics which describe the population of the multilevel selection and its modifications. Our aim is to confirm the results of numerical simulations using analytical methods. Therefore, we focus on the formulation of these population models using differential equations and we evaluate matter of the fixed points and the stability of these non-linear dynamic systems. We use the microscopic model and the macroscopic model to describe the entire multilevel selection. We found that the microscopic model which describe lower level selection within a group, favors defectors. The macroscopic model which describe higher level selection between groups, favors cooperators. Finally, dynamic systems are supplemented by numerical simulations which allow us to determine finer details of population evolution.

Obsah

1	Úvod	1
2	Základní pojmy	3
2.1	Vyšetření stability diferenciálních rovnic	3
2.2	Základní pojmy v teorii her	5
2.3	Evoluční teorie her	6
2.3.1	Moranův proces	6
2.3.2	Replikátorová dynamika	7
2.3.3	Evolučně stabilní strategie - ESS	9
3	Víceúrovňový výběr	10
3.1	Formulace základního modelu	10
3.1.1	Charakteristika modelu	10
3.1.2	Evoluční hra	11
3.2	Vlastnosti	14
4	Modifikované modely	16
4.1	Model využívající logistickou rovnici	16
4.2	Model využívající Poissonovo rozdělení	18
4.3	Model závislý na podílu spolupracujících	19
5	Analytický přístup	20
5.1	Mikroskopický model	20
5.1.1	Společný základ modelů	20
5.1.2	Základní model	22
5.1.3	Model využívající logistickou rovnici	26
5.1.4	Model využívající Poissonovo rozdělení	31
5.1.5	Model závislý na podílu spolupracujících	31
5.2	Makroskopický model	36

5.2.1	Odvození makroskopického modelu	36
5.2.2	Vývoj a složení populace v čase	40
5.3	Shrnutí	41
6	Numerické simulace	43
6.1	Základní model	43
6.2	Model využívající logistickou rovnici	45
6.2.1	Porovnání se základním modelem	46
6.3	Model využívající Poissonovo rozdělení	47
6.3.1	Porovnání se základním modelem	49
6.4	Model závislý na podílu spolupráce	51
6.4.1	Porovnání se základním modelem	53
6.5	Shrnutí	54
7	Závěr	56
	Literatura	58

1 Úvod

Evoluční dynamika se zabývá vývojem a rozmnožováním jedinců v populaci v průběhu času, přičemž každý jedinec se vědomě či nevědomě snaží, co nejvíce se rozmnožovat, tzn. chce docílit co největšího zastoupení svého druhu v populaci. Aby se však jedinec mohl reprodukovat, potřebuje uspět v konkurenčním boji mezi jedinci populace, a tudíž by tomu měl přizpůsobit svoje chování, tj. měl by se chovat sobecky. Nicméně existují biologické systémy, v jejichž rámci se vyskytují druhy, které na úkor svého reprodukčního úspěchu pomáhají ostatním, tzn. zajišťují v populaci vývoj spolupráce. U spolupracujících jedince je poskytnutí pomoci jinému jedinci spojeno s náklady, které musí vynaložit. Jedinec, který nespolupracuje nikomu nic neposkytuje a nemá proto žádné náklady. Poskytnuté přínosy a vynaložené náklady se pak odrážejí do užitku jedince, podle kterého se řídí přirozený výběr, tzn. ve smíšené populaci má spolupracující jedinec menší užitek než nespolupracující jedinec, a tudíž se jedinec, který nespolupracuje, častěji rozmnožuje a spolupracující jedinec z populace vymizí. Existují však způsoby, které zvýhodňují pozici spolupracujících jedinců při rozmnožování a při splnění určitých podmínek vedou k tomu, že populaci získá spolupracující druh. Jedním z nich je víceúrovňový výběr, kterým se budeme v této práci z pohledu evoluční teorie her zabývat.

Teorie her je jednou z disciplín aplikované matematiky, která se zabývá rozhodováním v tzv. konfliktních situacích. Konfliktní situací označujeme stav, ve kterém dochází ke střetu zájmů, a proto na naše rozhodnutí bude okolí reagovat nějakým opatřením, čímž může zcela změnit naše postavení, přičemž základním předpokladem je racionalita všech zúčastněných. Základy této matematické disciplíny byly položeny maďarským matematikem Johnem von Neumannem a rakouským ekonomem Oskarem Morgensternem v první polovině 20. století. Samotný vznik je pak datován rokem 1944, kdy byla uvedenými zakladateli vydána společná publikace *Theory of Games and Economics Behavior*. Dalším významným matematikem, který pracuje v oboru teorie her je John Forbes Nash, který za přínos v tomto oboru obdržel v roce 1994 Cenu Švédské národní banky za rozvoj ekonomické vědy na památku Alfreda Nobela. Teorie her se hojně používá v ekonomii, politologii, sociologii, biologii, psychologii atd.

Jednou z oblastí teorie her, je pak evoluční teorie her, která se zabývá analýzou a

popisem chování dostatečně velké populace živých organismů v biologii, přičemž každý jedinec zastupuje určitý fenotyp chování, se kterým se rodí a který ovlivňuje jeho rozhodování. Úkolem evoluční teorie her je zjistit, zda některý typ chování je pro přežití v populaci vhodnější než ostatní typy. Vznik tohoto oboru teorie her je datován do roku 1973, kdy britský teoretický evoluční biolog a genetik John Maynard Smith publikoval společně s americkým genetikem Georgem Robertem Pricem článek *The Logic of Animal Conflict* v časopisu *Nature* [7].

V této práci se budeme zabývat dynamikou v evoluční teorii her, přičemž budeme využívat populaci, ve které funguje víceúrovňový výběr, konkrétně se v populaci nacházejí dvě úrovně. Principem víceúrovňového výběru je, že jedinci jsou rozděleni do skupin, přičemž dochází k interakci mezi jedinci téže skupiny, kteří mezi sebou hrají evoluční hru. Vedlejším produktem tohoto soupeření a rozmnožování jedinců je vznik přirozeného výběru na vyšší úrovni, tj. na úrovni skupin. První matematický model takové populace byl navržen americkým genetikem Sewallem G. Wrightem.

V následujících kapitolách budeme využívat model víceúrovňového výběru tak, jak byl zaveden v článku [3] a budeme provádět jeho drobné modifikace. Naším cílem je zjistit, zda víceúrovňový výběr, který byl v literatuře prozkoumán na základě numerických simulací, lze popsat pomocí analytických metod a zda populace v rámci tohoto analytického modelu spolupracuje. Dále nás zajímá, jak se analytický model včetně jeho řešení, změní pro námi modifikované verze víceúrovňového výběru. Z toho důvodu sestavíme mikroskopické modely základního modelu i jeho modifikací a provedeme jejich rozbor. Ve finále sestavíme makroskopický model víceúrovňového výběru. Vše budeme zkoumat pro nejhorší případ hry, kterým je hra typu Vězňovo dilema, v níž je optimální strategií nespolupráce. K tomu, abychom mohli mikroskopické modely a makroskopický model sestavit, potřebujeme znát replikátorovou dynamiku a způsob určování stability diferenciálních rovnic, proto budeme věnovat kapitolu definici tohoto aparátu. V poslední části se budeme zabývat numerickými simulacemi základního modelu i jeho modifikací.

2 Základní pojmy

V této kapitole, bude uveden matematický aparát, který je důležitý pro další text. Tento výklad je uveden na základě knih [1], [4] a [8], ve kterých lze také najít podrobnější informace.

2.1 Vyšetření stability diferenciálních rovnic

Budeme uvažovat nelineární autonomní systém:

$$\begin{aligned}\dot{x}_1(t) &= f_1(x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)), \\ \dot{x}_2(t) &= f_2(x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)), \\ &\vdots \\ \dot{x}_n(t) &= f_n(x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t)),\end{aligned}\tag{2.1}$$

kde $\dot{x}_i(t) = \frac{dx_i}{dt}$ a f_1, f_2, \dots, f_n jsou funkce definované na neprázdné otevřené množině $D \subset \mathbb{R}^n$. Tento systém lze též popsat vektorovou rovnicí, která má tvar:

$$\dot{\mathbf{x}}(t) = \mathbf{f}(\mathbf{x}(t)),\tag{2.2}$$

kde $\mathbf{x}(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_n(t))$ a $\mathbf{f} = (f_1(x_1(t), \dots, x_n(t)), \dots, f_n(x_1(t), \dots, x_n(t)))$.

Dále budeme předpokládat, že \mathbf{f} je spojitá funkce a má spojitě parciální derivace prvního řádu, tzn. složky f_1, f_2, \dots, f_n zobrazení \mathbf{f} jsou třídy C^1 na D .

Definice 2.1 (O pevném bodu): Řekneme, že $\mathbf{x}_0 \in D$ je pevný (stacionární) bod rovnice (2.2), pokud platí:

$$\mathbf{f}(\mathbf{x}_0) = \mathbf{o},\tag{2.3}$$

kde \mathbf{o} je nulový vektor. Tzn. rovnice (2.2) má konstantní řešení.

Definice 2.2: Necht' $\mathbf{x}_0 \in D \subset \mathbb{R}^n$ je pevný bod rovnice (2.2). Pak řekneme, že bod \mathbf{x}_0 je:

(i) **stabilní**, pokud

$$\forall \varepsilon > 0, \exists \delta > 0 : \|\mathbf{x}(0) - \mathbf{x}_0\| < \delta \Rightarrow \|\mathbf{x}(t) - \mathbf{x}_0\| < \varepsilon \quad \forall t \in [0, +\infty),\tag{2.4}$$

kde $\mathbf{x}(t)$ je řešení soustavy (2.2) s počáteční podmínkou \mathbf{x}_0 v čase $t = 0$,

(ii) **asymptoticky stabilní**, pokud je stabilní a navíc

$$\exists \Delta > 0 : \|\mathbf{x}(0) - \mathbf{x}_0\| < \Delta \Rightarrow \lim_{t \rightarrow +\infty} \mathbf{x}(t) = \mathbf{x}_0, \quad (2.5)$$

(iii) **nestabilní**, pokud není stabilní.

Stabilitu autonomního (explicitně nezávislého na čase t) nelineárního systému lze také určit pomocí linearizace. Budeme předpokládat, že $\mathbf{f}(\mathbf{x}(t))$ je ve tvaru:

$$\mathbf{f}(\mathbf{x}(t)) = \mathbf{A}(\mathbf{x}(t) - \mathbf{x}_0) + \mathbf{g}(\mathbf{x}(t)), \quad (2.6)$$

kde \mathbf{A} je čtvercová matice řádu n a $\mathbf{g}(\mathbf{x}(t))$ splňuje vztah:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} \frac{\|\mathbf{g}(\mathbf{x}(t))\|}{\|\mathbf{x}(t) - \mathbf{x}_0\|} = 0. \quad (2.7)$$

Podmínky (2.6) a (2.7) jsou ekvivalentní požadavku diferencovatelnosti funkce \mathbf{f} v bodě \mathbf{x}_0 . Matice \mathbf{A} je Jacobiho matice a její tvar je:

$$\mathbf{A} = \left(\frac{\partial f_i}{\partial x_j}(\mathbf{x}_0) \right)_{i=1..n, j=1..n}, \quad (2.8)$$

kde f_1, f_2, \dots, f_n jsou jednotlivé složky vektorové funkce $\mathbf{f}(\mathbf{x}(t))$.

Pokud všechny vlastní čísla matice \mathbf{A} mají nenulovou reálnou část, pak se nelineární systém (2.2) v okolí pevného bodu \mathbf{x}_0 chová podobně jako linearizovaný systém

$$\dot{\mathbf{x}}(t) = \mathbf{A}\mathbf{x}(t) \quad (2.9)$$

blízko počátku. Tudíž lze stabilitu nelineárního autonomního systému určit pomocí následující věty.

Věta 2.1: *Nechť \mathbf{f} je definováno vztahem (2.6), \mathbf{g} splňuje podmínku (2.7) a \mathbf{x}_0 je pevný bod rovnice (2.2), pak platí:*

- (i) *Pokud všechny vlastní čísla matice \mathbf{A} mají zápornou reálnou část, pak je \mathbf{x}_0 **asymptoticky stabilní**.*
- (ii) *Pokud některé z vlastních čísel matice \mathbf{A} má kladnou reálnou část, pak je \mathbf{x}_0 **nestabilní**.*

Důkaz. Viz [4] str. 114. □

Důsledek 2.1: *Pro autonomní nelineární systém, který je popsán pouze jednou diferenciální rovnicí:*

$$\dot{x}(t) = f(x(t)),$$

s pevným bodem x_0 platí:

- (i) pokud $\frac{df}{dx}(x_0) < 0$, pak je x_0 **asymptoticky stabilní**.
- (ii) pokud $\frac{df}{dx}(x_0) > 0$, pak je x_0 **nestabilní**.

2.2 Základní pojmy v teorii her

Definice 2.3 (Hra): Necht' $n \in \mathbb{N}, n \geq 2$ je počet všech hráčů z množiny $I = \{1, 2, \dots, n\}$, S je množina všech strategií, $S_i \in S, i = 1, \dots, n$ je množina strategií i -tého hráče a funkce $\pi_i : S_1 \times S_2 \times \dots \times S_n \rightarrow \mathbb{R}$ udává přínosovou funkci každého hráče $i \in I$, pak uspořádanou trojici:

$$G = \{I, \{S_i\}_{i \in \mathbb{N}}, \{\pi_i\}_{i \in \mathbb{N}}\}$$

nazýváme hrou n hráčů v normální formě nebo také strategickou hrou.

Definice 2.4 (Čistá strategie): Čistá strategie určuje akci, kterou bude i -tý hráč používat v každém kroku hry, tzn. nedochází k náhodnému výběru strategie. Množinu všech čistých strategií označujeme S .

Definice 2.5 (Smíšená strategie): Smíšená strategie i -tého hráče $\sigma_i = (p_1, p_2, \dots, p_{|S_i|})$ je vektor pravděpodobností, jehož každý prvek určuje pravděpodobnost použití příslušné strategie z množiny čistých strategií S_i . Množinu smíšených strategií označujeme Σ_i .

Definice 2.6 (Dominantní a dominující strategie): Budeme uvažovat hru dvou hráčů, ve které první hráč vybírá ze dvou strategií σ_1, σ'_1 . Strategii σ_1 nazýváme striktně resp. slabě dominantní pokud platí:

$$\forall \sigma_2 \in \Sigma_2 : \pi_1(\sigma_1, \sigma_2) > \pi_1(\sigma'_1, \sigma_2) \quad \text{resp.} \quad \forall \sigma_2 \in \Sigma_2 : \pi_1(\sigma_1, \sigma_2) \geq \pi_1(\sigma'_1, \sigma_2). \quad (2.10)$$

Strategie σ'_1 je pro tento případ striktně resp. slabě dominována strategií σ_1 .

Definice 2.7 (Užitek): Užitek neboli zdatnost je výsledek hry jednotlivých hráčů, který je závislý na strategii, kterou zvolili. Cílem každého hráče je vybrat strategii, která jim zajistí co nejvyšší užitek při hře s ostatními hráči.

Definice 2.8 (Nashovo ekvilibrium): Necht' máme danu hru dvou hráčů, Nashovým ekvibiem (rovnovážným stavem) označíme dvojici strategií (σ_1^*, σ_2^*) , pro které platí:

$$\pi_1(\sigma_1^*, \sigma_2^*) \geq \pi_1(\sigma_1, \sigma_2^*) \quad \forall \sigma_1 \in \Sigma_1$$

a současně

$$\pi_2(\sigma_1^*, \sigma_2^*) \geq \pi_2(\sigma_1^*, \sigma_2) \quad \forall \sigma_2 \in \Sigma_2,$$

tzn. žádný hráč si nemůže svojí vlastní akcí vylepšit užitek.

2.3 Evoluční teorie her

Jedná se o hojně používaný přístup v evoluční biologii, ve kterém máme dostatečně velkou množinu jedinců stejného druhu, kteří se rozmnožují asexuálně, přičemž každý jedinec zastupuje určitý fenotyp chování, který je po celý život jedince neměnný a je předáván jeho potomkům. Tento fenotyp chování je v evolučních hrách označován jako (čistá) strategie. Navíc dochází ke zjednodušení strategické interakce pouze na posloupnost her dvou hráčů, tzn. v každém časovém okamžiku proti sobě hrají dva náhodně vybraní jedinci, přičemž výběr je proveden proporcionálně k jejich užitkům. Užítky hráčů nejsou konstantní, ale jsou závislé na složení populace, tj. na zastoupení strategií v populaci, jelikož jsou ovlivňovány velikostí výhry při interakci jedinců. Další výklad je podán na základě knih [1] a [8].

2.3.1 Moranův proces

Moranův proces je jednoduchý stochastický model, který se využívá v biologii a popisuje konečnou populaci konstantní velikosti n , přičemž je populace složena ze dvou druhů jedinců, které označíme druh A a druh B . Konkrétně pomocí Moranova procesu může být popsán přirozený výběr, mutace, dynamika pravděpodobností atd. v konečné populaci.

Princip tohoto modelu je, že v každém časovém kroku je jednomu jedinci povolena reprodukce, při které vznikne jedinec, jenž patří ke stejnému druhu jako jeho rodič. Aby byla navíc zachována konstantní velikost skupiny, musí být ve stejném časovém okamžiku vybrán jeden jedinec, který bude eliminován. Výběr jedince určeného k rozmnožování a jedince určeného k eliminaci probíhá náhodně. Pokud se jedná o stejného jedince, pak je nahrazen svým identickým potomkem a populace zůstane nezměněna.

Oborem hodnot Moranova procesu je stavový prostor $n_A = 0, 1, \dots, n$. Označíme-li si n_A počet jedinců příslušných k druhu A , pak druh B zastupuje v populaci $n - n_A$ jedinců. Pravděpodobnost výběru zástupce druhu A je tedy n_A/n a zástupce druhu B je vybrán s pravděpodobností $(n - n_A)/n$. V každém časovém okamžiku, pak může v populaci nastat jeden z následujících čtyř stavů:

- A vybrán pro reprodukci a B pro eliminaci \Rightarrow počet jedinců typu A bude $n_A + 1$,

- B vybrán pro reprodukci a A pro eliminaci \Rightarrow počet zástupců typu A bude $n_A - 1$,
- A vybrán pro reprodukci i eliminaci \Rightarrow počet jedinců typu A zůstane zachován,
- B vybrán pro reprodukci i eliminaci \Rightarrow počet jedinců typu A zůstane opět zachován.

Tyto události lze vyjádřit následujícími pravděpodobnostmi:

$$\begin{aligned}
 p_{n_A, n_A-1} &= \frac{n_A \cdot (n - n_A)}{n^2}, \\
 p_{n_A, n_A+1} &= \frac{n_A \cdot (n - n_A)}{n^2}, \\
 p_{n_A, n_A} &= 1 - p_{n_A, n_A-1} - p_{n_A, n_A+1},
 \end{aligned} \tag{2.11}$$

přičemž platí $p_{0,0} = 1$, $p_{0, n_A} = 0$, $p_{n, n} = 1$ a $p_{n, n_A} = 0$. Stav $n_A = 0$ a $n_A = n$ nazýváme absorpční, jelikož pokud se proces dostane do tohoto stavu, nemůže již dojít ke změně v populaci. V této populaci není možné soužití obou druhů, vždy bude jeden druh nahrazen druhým. Pravděpodobnost, že populace, ve které se vyskytuje n_A jedinců druhu A , přejde v konečném čase do absorpčního stavu n , je dána vztahem:

$$x_A = \frac{n_A}{n}. \tag{2.12}$$

2.3.2 Replikátorová dynamika

Replikátorová dynamika je speciálním případem evoluční dynamiky. Máme evoluční hru (model vzájemných strategických interakcí v průběhu času), která je hrána mezi jedinci velké populace, přičemž každý jedinec volí jednu z k čistých strategií $s_i \in S$, $i = 1, \dots, k$. Přínos hráče se strategií s_i , který hraje proti náhodně vybranému oponentovi se strategií s_j , je dán hodnotou a_{ij} . Tyto hodnoty jsou uspořádané do čtvercové matice $\mathbf{A} = [a_{ij}]$ řádu k , která se nazývá maticí přínosů. Hra je opakována v každém časovém okamžiku $t = 1, 2, \dots, \infty$.

Necht' $n_i(t)$ označuje počet jedinců hrajících strategií s_i v čase t , pak lze velikost celé populace vyjádřit vztahem:

$$N(t) = \sum_{i=1}^k n_i. \tag{2.13}$$

Podíl jedinců, kteří využívají strategii s_i v čase t v rámci celé populace tudíž bude:

$$x_i(t) = \frac{n_i(t)}{N(t)} \tag{2.14}$$

a očekávaný užitek strategie s_i , pak můžeme popsat vztahem:

$$f_i(\mathbf{x}(t)) = \sum_{j=1}^k x_j(t) \cdot a_{ij}, \tag{2.15}$$

kde $\mathbf{x}(t) = (x_1(t), x_2(t), \dots, x_k(t))$. Rychlost změny počtu jedinců se strategií s_i v čase lze tudíž popsat diferenciální rovnicí:

$$\dot{n}_i(t) = n_i(t) \cdot (k_n - k_z + f_i(\mathbf{x}(t))), \quad (2.16)$$

kde k_n je koeficient narození a k_z je koeficient úmrtí jedince. Rychlost změny velikosti celé populace v čase pak lze vyjádřit vztahem:

$$\begin{aligned} \dot{N}(t) &= \sum_{i=1}^k \dot{n}_i \\ &= \sum_{i=1}^k n_i(t) \cdot (k_n - k_z + f_i(\mathbf{x}(t))) \\ &= N(t) \cdot (k_n - k_z) + N(t) \sum_{i=1}^k x_i(t) \cdot f_i(\mathbf{x}(t)) \\ &= N(t) \cdot (k_n - k_z + \bar{f}(\mathbf{x}(t))), \end{aligned} \quad (2.17)$$

kde $\bar{f}(\mathbf{x}(t)) = \sum_{i=1}^k x_i(t) \cdot f_i(\mathbf{x}(t))$ je průměrný užitek populace. Rovnost (2.17) popisuje globální dynamiku populace.

Nyní si odvodíme replikátorovou rovnici. Víme, že pro počet jedinců hrající strategii s_i , platí:

$$n_i(t) = x_i(t) \cdot N, \quad (2.18)$$

po zderivování tohoto vztahu dostaneme:

$$\dot{n}_i(t) = \dot{x}_i(t) \cdot N(t) + x_i(t) \cdot \dot{N}(t), \quad (2.19)$$

přičemž si z této rovnice vyjádříme derivaci podílu jedinců $x_i(t)$ hrající strategii s_i podle času t :

$$\dot{x}_i(t) = \frac{1}{N(t)} \cdot \dot{n}_i(t) - \frac{x_i(t)}{N(t)} \cdot \dot{N}(t) \quad (2.20)$$

a po dosazení do rovnosti (2.20) ze vztahů (2.16) a (2.17) a úpravě, dostaneme konečnou podobu replikátorové rovnice:

$$\dot{x}_i(t) = x_i(t) \cdot (f_i(t) - \bar{f}(\mathbf{x}(t))), \quad (2.21)$$

kterou budeme využívat v dalším textu. Tato rovnice vyjadřuje, že podíl jedinců hrajících strategii s_i roste, jestliže jejich užitek je větší než průměrný užitek populace.

Definice 2.9: Pevný bod replikátorové dynamiky je asymptoticky stabilní, pokud v čase $t \rightarrow +\infty$ dochází k eliminaci každé malé odchylky od tohoto stavu.

2.3.3 Evolučně stabilní strategie - ESS

ESS je strategie, která způsobí, že populace, jejíž jedinci přijmou tuto strategii, je odolná vůči mutantům, tzn. neexistuje strategie s vyšším ziskem. Evolučně stabilní strategie je tudíž zjemněním Nashova ekvilibría.

Definice 2.10: Necht' hráči v nekonečně velké populaci hrají evoluční hru, ve které se hráči střetávají po dvojicích. Navíc budeme uvažovat, že je tato hra symetrická. Pak strategie σ^E je ESS pokud pro každou strategii $\sigma \in \Sigma, \sigma \neq \sigma^E$ platí:

$$\begin{aligned} \pi(\sigma^E, \sigma^E) &> \pi(\sigma, \sigma^E) \quad \text{nebo} \\ \pi(\sigma^E, \sigma^E) &= \pi(\sigma, \sigma^E) \quad \wedge \quad \pi(\sigma^E, \sigma) > \pi(\sigma, \sigma). \end{aligned}$$

První podmínka Definice 2.10 říká, že pokud hráč dosáhne většího zisku, když proti protihráčově strategii σ^E hraje strategii σ^E , než kdyby hrál strategii σ , pak je strategie σ^E ESS. Druhá podmínka říká, že pokud by platilo, že hráči vyjde stejně dobře, jestli hraje strategii σ^E nebo σ proti oponentově σ^E , pak je strategie σ^E evolučně stabilní jen tehdy, když je lepší proti protihráčově strategii σ hrát striktně strategii σ^E .

Věta 2.2: Necht' máme symetrickou evoluční hru dvou hráčů, pak platí následující implikace:

$$\sigma^E \text{ je ESS} \quad \Rightarrow \quad (\sigma^E, \sigma^E) \text{ je Nashovou rovnováhou.}$$

Poznámka 2.1: Opačná implikace k implikaci uvedené ve Větě 2.2 neplatí.

Definice 2.11: Strategie σ^E je ESS, pokud pro každou strategii $\sigma \in \Sigma, \sigma \neq \sigma^E$ platí:

$$(1 - \varepsilon) \cdot \pi(\sigma^E, \sigma^E) + \varepsilon \cdot \pi(\sigma^E, \sigma) > (1 - \varepsilon) \cdot \pi(\sigma, \sigma^E) + \varepsilon \cdot \pi(\sigma, \sigma), \quad (2.22)$$

kde $\varepsilon \ll 1$.

Věta 2.3: Necht' hráči v populaci hrají evoluční hru, která má dvě strategie, přičemž hráči do hry vstupují po dvojicích, pak platí, že strategie hry je evolučně stabilní právě tehdy, když odpovídající stacionární řešení replikátorové rovnice je asymptoticky stabilní.

Důkaz. Viz kniha [8] str. 172. □

3 Víceúrovňový výběr

V této kapitole se zaměříme na výklad a popis modelu, ve kterém výběr probíhá ve více úrovních, přičemž je pro nás stěžejní model založený na dvouúrovňovém výběru, kterému se také někdy říká skupinový výběr. Zdefinujeme si vlastnosti a chování tohoto modelu, přičemž na něj v další kapitole navážeme stanovením vlastních modifikací víceúrovňového výběru. Dále si v této kapitole popíšeme i vlastnosti hry, kterou budou jedinci v rámci víceúrovňového výběru hrát. Výklad základního modelu bude proveden na základě [2] a [3].

3.1 Formulace základního modelu

Víceúrovňový výběr je model stochastické evoluční dynamiky, ve kterém je populace rozdělena do m skupin a maximální kapacita každé skupiny, která je po celou dobu konstantní, je n jedinců. Pro každého jedince populace je vypočten užitek na základě přínosů z evoluční hry, přičemž k interakcím dochází mezi členy stejné skupiny. V každém čase $t \in [0, +\infty)$, dojde k výběru jednoho jedince z celé populace, který se rozmnoží a potomek bude přidán do stejné skupiny, ve které se nachází jeho rodič. Pravděpodobnost výběru jedince, který se bude reprodukovat, je na rozdíl od předchozích modelů úměrná jeho užítku. Pokud skupina přesáhne, v důsledku rozmnožování, svoji maximální kapacitu n , dojde s pravděpodobností q k rozdělení skupiny na dvě, přičemž členové této skupiny budou rozděleni náhodně do nových dvou skupin, a navíc bude eliminována náhodně vybraná skupina, aby byl celkový počet skupin po celou dobu konstantní. S pravděpodobností $1 - q$ nedojde k rozdělení skupiny, ale náhodně vybraný jedinec ze skupiny bude eliminován. Z popsaných předpokladů modelu plyne, že celková velikost populace se bude pohybovat v rozmezí od m do nm jedinců.

3.1.1 Charakteristika modelu

Z výše uvedených předpokladů jsou patrná následující tvrzení o charakteristice modelu.

- Celá evoluční dynamika je založena pouze na užitečných jedinců, jelikož jenom ti jsou označeny přínosy.
- V modelu se rozmnožují pouze jedinci a výběr na úrovni skupin (vyšší úrovni) je jen vedlejším produktem jejich reprodukce, který vznikne důsledkem rychlejšího růstu některých skupin, což má za následek častější dělení těchto skupin.
- Skupiny se mohou rozdělit nebo zůstat pohromadě, když dosáhnou určité velikosti.
- Skupina obsahující zdatnější jedince se dělí častěji, jelikož rychleji dosáhne maximální kapacity.

3.1.2 Evoluční hra

Evoluční hra je model vzájemných strategických interakcí v průběhu času, přičemž strategie s vyšším užitekem nahrazuje strategii s užitekem nižším. V rámci tohoto modelu může být hrána jakákoliv evoluční hra. My se ale zaměříme na hru typu Vězňovo dilema s následující užitkovou maticí:

$$\begin{array}{c} C \quad D \\ C \begin{pmatrix} R & S \end{pmatrix} \\ D \begin{pmatrix} T & P \end{pmatrix} \end{array}, \quad (3.1)$$

kde C označuje spolupracujícího hráče (označení odvozeno z anglické terminologie cooperator), D nespolupracujícího hráče (označení stanoveno z anglického termínu defector) a platí $T > R > P > S$. Budeme-li dále předpokládat, že spolupracující zaplatí náklady c , aby ostatním členům stejné skupiny poskytl přínos b a nespolupracující hráči nemají žádné výdaje a neposkytují přínosy ostatním členům ve skupině, pak nám užitková matice přejde do tvaru:

$$\begin{array}{c} C \quad D \\ C \begin{pmatrix} b - c & -c \end{pmatrix} \\ D \begin{pmatrix} b & 0 \end{pmatrix} \end{array}, \quad (3.2)$$

kde $c > 0$ a $b > 0$, navíc, aby byla splněna podmínka $R > P$, musí platit $b > c$. Z přínosové matice (3.2) je zřejmé, že ve smíšených skupinách budou mít nespolupracující hráči větší přínos než spolupracující. Nicméně v plně spolupracující skupině dosáhne hráč většího přínosu než ve zcela nespolupracující skupině, proto také čistě spolupracující skupiny rostou rychleji než čistě nespolupracující skupiny.

Hru typu Vězňovo dilema jsme zvolili z toho důvodu, že tato hra, jak bude ukázáno dále, upřednostňuje strategii nespolupracovat, a tudíž se jedná o nejhorší případ hry, který mohl být použit v případě, kdy chceme ukázat, že víceúrovňový výběr dokáže v populaci

rozvíjet spolupráci. Jinými slovy, pokud se nám povede ukázat vývoj spolupráce pro tuto hru, pak bude fungovat i v ostatních hrách.

Hra typu Vězňovo dilema mezi dvěma hráči

Budeme uvažovat hru typu Vězňovo dilema, která bude hrána mezi dvěma hráči, přičemž užítky budou dány maticí (3.2). Tzn. budou platit následující vztahy:

- Pokud budou oba hráči hrát strategii C , pak oba získají přínos $b - c$.
- Pokud budou oba hráči hrát strategii D , pak oba dostanou přínos 0 .
- Pokud bude jeden hráč hrát strategii C a druhý strategii D , pak ten, který hrál C dostane přínos $-c$ a ten, který hrál D , dostane přínos b .

Naší snahou je zjistit, jakou strategii je lepší v takovém případě hrát. Pro přehlednost si hru danou užítkovou maticí (3.2) popíšeme následující Tabulkou 3.1, ve které mají uspořádané dvojice tvar (1. hráč, 2. hráč):

1.hráč/2.hráč	C	D
C	$(b - c, b - c)$	$(-c, b)$
D	$(b, -c)$	$(0, 0)$

Tabulka 3.1: Hra typu Vězňovo dilema (3.2) pro 2 hráče.

Nyní si odvodíme, jakou strategii zvolí první hráč, pokud se bude chovat čistě racionálně. Tento hráč o protihráči ví, že se může zachovat pouze dvojím různým způsobem, a to buď hrát strategii C nebo strategii D . Proto nyní tyto možnosti prodiskutujeme:

- 2. hráč spolupracuje:** V tomto případě se budeme rozhodovat podle hodnot v druhém sloupci Tabulky 3.1. Jelikož platí $b > b - c$, tak vidíme, že je pro prvního hráče výhodnější zvolit strategii D a získat tím vyšší přínos b .
- 2. hráč nespupracuje:** V tomto případě budeme o výhodnější strategii rozhodovat podle třetího sloupce Tabulky 3.1. I v této situaci je výhodnější volit strategii D , neboť v takovém případě získáme přínos 0 , pro který platí $0 > -c$, přičemž přínos $-c$ bychom získali, pokud bychom hráli strategii C .

Z této úvahy tudíž plyne, že ať se druhý hráč rozhodne jakkoli, první hráč bude vždy hrát strategii D , tzn. strategie D je pro prvního hráče striktně dominantní, což plyne i z Definice 2.6. Pro druhého hráče by jsme touto úvahou došli ke stejnému závěru, jelikož hodnoty v Tabulce 3.1 jsou symetrické. Nashovým ekvilibriem pro tuto hru je podle Definice 2.8 dvojice strategií (D, D) , tzn. stav, kdy oba hráči nespupracují. Toto je zajímavý výsledek, jelikož kdyby hráči jednali iracionálně a oba se rozhodli spolupracovat, byl by pro oba hráče přínos vyšší.

Hra typu Vězňovo dilema mezi n hráči

Pokud bude hra typu Vězňovo dilema hrána mezi n hráči, přičemž bude platit, že spolupracující hráč zaplatí náklady c , aby poskytl ostatním hráčům přínos $b > c$, a nespolupracující hráč nemá žádné výdaje a neposkytuje žádný přínos, pak budou platit následující vztahy:

- Pokud budou všichni hráči hrát strategii C , pak každý hráč získá přínos $(n-1)(b-c)$.
- Pokud budou všichni hráči hrát strategii D , pak každý hráč získá přínos 0 .
- Pokud bude jeden hráč hrát strategii C a zbylých $(n-1)$ hráčů bude hrát strategii D , pak pro hráče hrajícího C bude přínos $(1-n) \cdot c$ a hráči hrající strategii D budou mít přínos b .
- Pokud bude jeden hráč hrát strategii D a zbylých $(n-1)$ hráčů bude hrát strategii C , pak pro hráče hrajícího D bude přínos $(n-1) \cdot b$ a hráči hrající strategii C budou mít přínos $(n-2) \cdot b - (n-1) \cdot c$.
- Pokud obecně bude v populaci i hráčů hrát strategii C a zbylých $(n-i)$ hráčů bude hrát strategii D , pak hráč hrající strategii C bude mít přínos $(i-1)(b-c) - (n-i) \cdot c$ a hráč hrající strategii D bude mít přínos $i \cdot b$.

Tyto hodnoty si pro přehlednost uspořádáme do následující Tabulky 3.2, ve které nám každý sloupec udává přínos pro spolupracujícího a nespolupracujícího hráče, pokud je v populaci daný počet spolupracujících hráčů:

hráč	$n \times C$	$(n-1) \times C$	$i \times C$	$1 \times C$	$0 \times C$
C	$(n-1)(b-c)$	$(n-2)b - (n-1)c$	$(i-1)b - (n-1)c$	$(n-1)c$	-
D	-	$(n-1)b$	ib	b	0

Tabulka 3.2: Přínosy pro hráče ve hře typu Vězňovo dilema, pokud velikost populace je n .

Naším cílem je zjistit, kterou strategií je výhodnější hrát, tj. ze které strategie má hráč větší přínos. Porovnáme-li v Tabulce 3.2 hodnoty v řádcích pro hráče hrajícího C a hráče hrajícího D , pak zjistíme, že ať je populace mezi spolupracující a nespolupracující hráče rozdělena jakkoliv, vždy je pro hráče výhodnější zvolit strategii D , jelikož tím získá vyšší přínos. Z této úvahy tudíž plyne, že strategie D je opět dominantní.

Celkově jsme tudíž dostali, že hra typu Vězňovo dilema mezi n hráči upřednostňuje nespolupráci.

3.2 Vlastnosti

Nyní si popíšeme vlastnosti víceúrovňového výběru, který je zadefinován v Kapitole 3.1. Odvození těchto vlastností lze nalézt v literatuře [2] a [3].

Začneme se vztahy pro fixní pravděpodobnosti. Pokud je přidán jeden spolupracující jedinec do populace nespolepracujících, pak fixní pravděpodobnost, že tento spolupracující člen přebere celou populaci je dána vztahem:

$$\rho_C = \phi_C \cdot \Phi_C, \quad (3.3)$$

kde ϕ_C je fixní pravděpodobnost jednoho spolupracujícího jedince ve skupině $n - 1$ nespolepracujících jedinců a Φ_C je fixní pravděpodobnost jedné spolupracující skupiny v populaci s $m - 1$ nespolepracujícími skupinami, přičemž pro tyto fixní pravděpodobnosti platí při použití užtkové matice ve tvaru (3.1) následující vztahy:

$$\phi_C = \frac{1}{n} \cdot \left(1 - \frac{w}{6} \cdot \left((T - R + 2P - 2S) \cdot n + (T + 2R - 4P + S) \right) \right), \quad (3.4a)$$

$$\Phi_C = \frac{1}{m} \cdot \left(1 + \frac{w}{2} (m - 1) \cdot (R - P) \right), \quad (3.4b)$$

kde w je intenzita výběru. Pro užtkovou matici (3.2), pak tyto pravděpodobnosti přejdou na tvar:

$$\phi_C = \frac{1}{n} \cdot \left(1 - \frac{w}{2} \cdot (b + cn - c) \right), \quad (3.5a)$$

$$\Phi_C = \frac{1}{m} \cdot \left(1 + \frac{w}{2} (m - 1) \cdot (b - c) \right). \quad (3.5b)$$

Vztahy (3.4) a (3.5) jsou však platné pouze pro malou pravděpodobnost dělení skupin $q \ll 1$ a slabý výběr $w \ll 1$.

Podobné vztahy platí i pro jednoho nespolepracujícího jedince v populaci spolupracujících jedinců. Fixní pravděpodobnost toho nespolepracujícího jedince je dána vztahem:

$$\rho_D = \phi_D \cdot \Phi_D, \quad (3.6)$$

kde ϕ_D je fixní pravděpodobnost jednoho nespolepracujícího jedince ve skupině spolupracujících jedinců a Φ_D je fixní pravděpodobnost jedné nespolepracující skupiny v populaci spolupracujících skupin. Při použití užtkové matice ve tvaru (3.1) platí pro tyto fixní pravděpodobnosti následující vztahy:

$$\phi_D = \frac{1}{n} \cdot \left(1 + \frac{w}{6} \cdot \left((2T - 2R + P - S) \cdot n - (T - 4R + 2P + S) \right) \right), \quad (3.7a)$$

$$\Phi_D = \frac{1}{m} \cdot \left(1 - \frac{w}{2} (m - 1) \cdot (R - P) \right), \quad (3.7b)$$

kde w je intenzita výběru. Pro užitkovou matici (3.2), pak tyto pravděpodobnosti přejdou na tvar:

$$\phi_D = \frac{1}{n} \cdot \left(1 + \frac{w}{2} \cdot (b + cn - c) \right), \quad (3.8a)$$

$$\Phi_D = \frac{1}{m} \cdot \left(1 - \frac{w}{2} (m - 1) \cdot (b - c) \right). \quad (3.8b)$$

Vztahy jsou opět platné pouze pro malou pravděpodobnost dělení skupin $q \ll 1$ a pro slabou intenzitu výběru $w \ll 1$. Poznamenejme, že výběr na nižší úrovni (tj. frekvenční výběr uvnitř skupiny) upřednostňuje nespolupráci, zatímco výběr na vyšší úrovni (tzn. výběr mezi skupinami) upřednostňuje spolupráci.

Víceúrovňový výběr, ve kterém je malá pravděpodobnost dělení skupin $q \ll 1$ a slabá intenzita výběru $w \ll 1$, upřednostňuje spolupráci, pokud platí následující nerovnost:

$$\rho_C > \frac{1}{nm} > \rho_D, \quad (3.9)$$

což vede ke vzniku nerovnosti:

$$\frac{b}{c} > 1 + \frac{n}{m-2}. \quad (3.10)$$

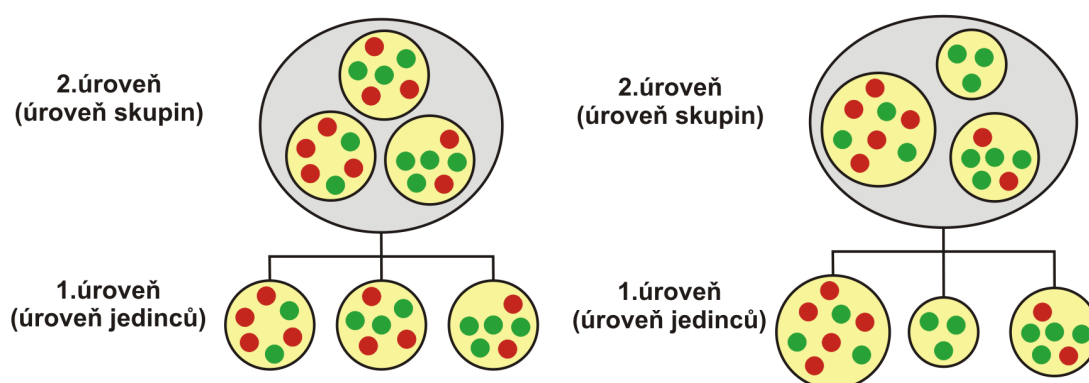
Pokud pro počet skupin platí $m \gg 1$, pak se nám rovnice (3.10) zjednoduší na vztah:

$$\frac{b}{c} > 1 + \frac{n}{m}. \quad (3.11)$$

Z obou těchto vztahů je patrné, že pro menší velikosti skupin a větší počet skupin je spolupráce lépe upřednostňována. V limitě pro $m \gg n$, pak pro podporování spolupráce stačí platnost $b > c$, což je základní požadavek pro hru typu Věžňovo dilema.

4 Modifikované modely

V této kapitole si uvedeme modely, které jsme navrhli, přičemž jsme vycházeli z formulace základního modelu víceúrovňového výběru. Jelikož většina předpokladů a vlastností modifikovaných modelů zůstane totožná se základním modelem, uvedeme si v dalším textu pouze odlišnosti od formulace modelu uvedené v Kapitole 3. Na Obrázku 4.1 vidíme jaká je hierarchie uvedeného základního modelu i jeho modifikací.



Obrázek 4.1: Znáznornění hierarchie populace ve víceúrovňovém modelu. Na obrázku vlevo je model znázorněn pro případ shodných velikostí všech skupin, tato vlastnost platí pro základní model a model využívající logistickou rovnici, a na obrázku vpravo pro případ různých velikostí skupin, tím se vyznačuje model využívající Poissonovo rozdělení a model závislý na podílu spolupracujících.

4.1 Model využívající logistickou rovnici

Tento model se od základního modelu víceúrovňového výběru odlišuje v definici velikosti maximální kapacity skupiny. Jak bylo popsáno v Kapitole 3, je tato kapacita konstantní a shodná pro všechny skupiny. Náš modifikovaný model sice zachovává předpoklad, že maximální kapacita všech skupin je totožná, nicméně již nebude konstantní, ale bude časově závislá. Tato časová závislost bude popsána logistickou rovnicí, jejíž diferenciální tvar je:

$$\frac{d}{dt}n(t) = r \cdot n(t) \cdot \left(1 - \frac{n(t)}{K}\right), \quad (4.1)$$

kde r je maximální rychlost růstu, K je nosná kapacita prostředí a $n(t)$ značí kapacitu skupiny v závislosti na čase t . Člen rn v rovnici (4.1) modeluje růst populace za jednotku času úměrně k rychlosti r , zatímco člen rn^2/K popisuje soutěž jedinců o kritické zdroje.

Nyní určíme řešení této diferenciální rovnice. Nejdříve obě strany rovnice (4.1) vydělíme nosnou kapacitou K :

$$\frac{d}{dt} \frac{n(t)}{K} = r \cdot \frac{n(t)}{K} \cdot \left(1 - \frac{n(t)}{K}\right). \quad (4.2)$$

Nyní provedeme substituci $x(t) = n(t)/K$, čímž dostaneme následující diferenciální rovnici:

$$\frac{d}{dt} x(t) = r \cdot x(t) \cdot (1 - x(t)). \quad (4.3)$$

Vyřešením rovnice (4.3) dostaneme řešení ve tvaru:

$$x(t) = \frac{C \cdot e^{rt}}{1 + C \cdot e^{rt}}, \quad (4.4)$$

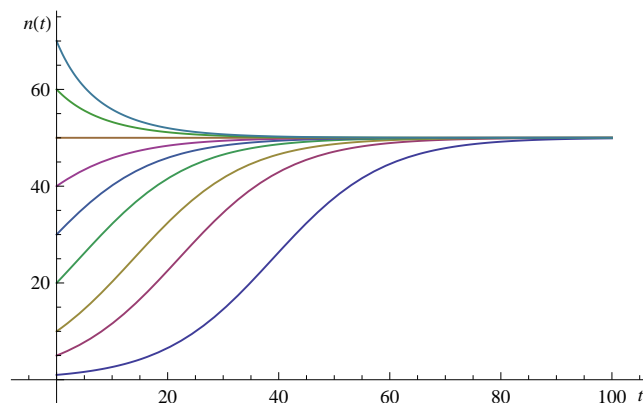
kde C je libovolná konstanta. Provedeme zpětnou substituci a určíme konkrétní řešení rovnice (4.1) pro počáteční podmínku $n(0) = n_0$. Toto řešení je popsáno následující funkcí:

$$n(t) = \frac{Kn_0 e^{rt}}{K + n_0(e^{rt} - 1)}, \quad (4.5)$$

kde n_0 je maximální kapacita skupiny v čase $t = 0$ a platí:

$$\lim_{t \rightarrow +\infty} n(t) = K, \quad (4.6)$$

což znamená, že K je nejvyšší hodnota, které může maximální kapacita skupiny dosáhnout pro $t \rightarrow +\infty$, přičemž je tato vlastnost nezávislá na počáteční úloze $n(0) > 0$ a platí i pro $n(0) > K$. Průběh kapacity skupiny $n(t)$ v závislosti na čase pro různé počáteční



Obrázek 4.2: Graf logistické rovnice podle níž se řídí kapacita skupin pro $K = 50$ a různé počáteční podmínky n_0 .

podmínky n_0 je zobrazen na Obrázku 4.2. Na závěr jen poznamenejme, že pro naše účely budeme uvažovat pouze případy, kdy $n(0) \in (0, K]$.

4.2 Model využívající Poissonovo rozdělení

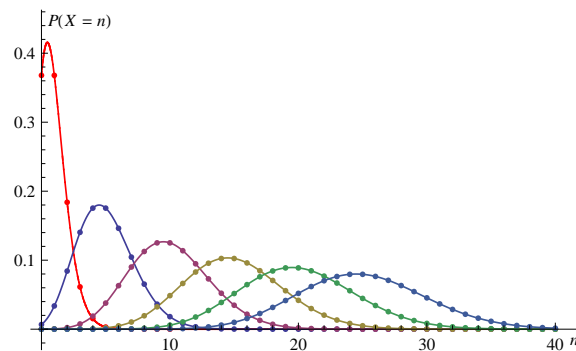
Tento model se bude opět od základního modelu lišit pouze v definici maximální kapacity skupiny. Zatímco však v předchozím modifikovaném modelu uvedeném v odstavci 4.1, byl změněn předpoklad konstantní hodnoty maximální kapacity n v závislosti na čase t , bude v tomto modelu uvedený předpoklad zachován, ale bude pozměněn předpoklad, že je maximální kapacita shodná pro všechny skupiny. Maximální kapacita skupin se bude řídit pravděpodobnostním rozdělením, konkrétně bude k jejímu určení použito Poissonovo rozdělení, jehož pravděpodobnostní funkce je:

$$P(X = k) = e^{-\lambda} \cdot \frac{\lambda^k}{k!} \quad \text{pro } k = 0, 1, 2, 3, \dots, \quad (4.7)$$

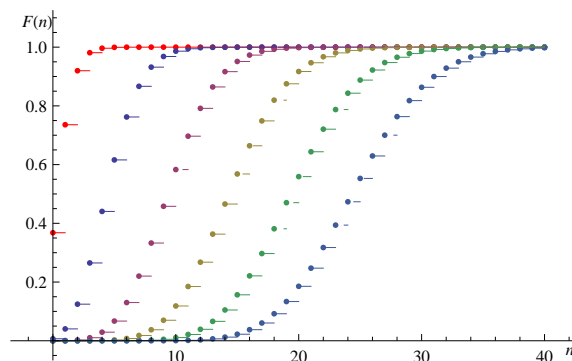
kde $\lambda > 0$ je parametr tohoto rozdělení. Distribuční funkce Poissonova rozdělení je určena vztahem:

$$F(x) = \sum_{k=0}^{\lfloor x \rfloor} e^{-\lambda} \cdot \frac{\lambda^k}{k!}, \quad (4.8)$$

kde $\lfloor x \rfloor$ je celá část čísla x .



Obrázek 4.3: Pravděpodobnostní funkce Poissonova rozdělení pro různé parametry λ .



Obrázek 4.4: Distribuční funkce Poissonova rozdělení pro různé parametry λ .

Pravděpodobností funkce Poissonova rozdělení pro různé hodnoty λ je zobrazena na Obrázku 4.3 a distribuční funkce na Obrázku 4.4.

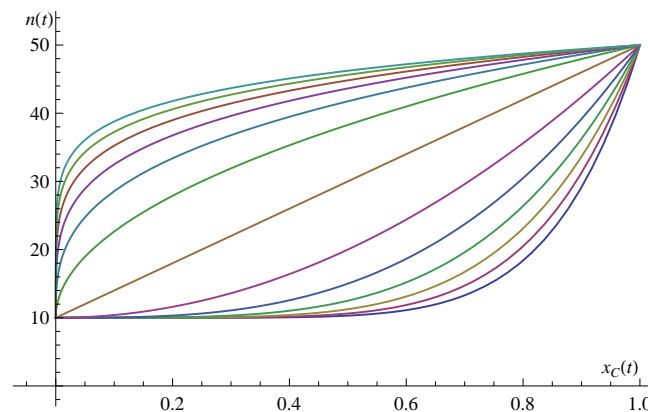
4.3 Model závislý na podílu spolupracujících

I poslední modifikovaný model, který si uvedeme bude od základního modelu rozdílný pouze v definici maximální kapacity skupin. Tento model změní oba předpoklady pro hodnotu tohoto parametru. Hodnota maximální kapacity se bude řídit předpisem lineární resp. konvexní resp. konkávní funkce, která bude závislá na podílu spolupracujících jedinců ve skupině, tím dojde ke změně předpokladu, že kapacita je pro všechny skupiny stejná. A jelikož podíl spolupracujících jedinců je závislý na čase t (při reprodukci dojde ke změně poměru spolupracujících a nespolečujících jedinců ve skupině), nebude již maximální kapacita skupiny konstantní v závislosti na čase t .

Předpokládáme-li, že hodnota maximální kapacity pro zcela nespolečující skupiny je K_1 a kapacita pro plně spolupracující skupinu je K_2 , pak mocninná funkce popisující hodnotu maximální kapacity i -té skupiny má následující tvar:

$$n_i = (K_2 - K_1) x_i^p + K_1, \quad (4.9)$$

kde x_i je podíl spolupracujících jedinců ve skupině a $p > 0$ je exponent mocninné funkce. Na Obrázku 4.5 je znázorněno, jak mohou takové funkce vypadat pro různé parametry p .



Obrázek 4.5: Grafy možných funkcí popisujících kapacitu skupin vykreslené pro parametry $K_1 = 10$, $K_2 = 50$ a $p_i \in \{\frac{1}{7}, \frac{1}{6}, \frac{1}{5}, \dots, 1, 2, 3, \dots, 7\}$.

5 Analytický přístup

V této kapitole se budeme zabývat sestavením matematických modelů, které popisují simulační modely uvedené v Kapitole 3 a Kapitole 4, a jejich analýzou. Nejdříve se budeme zabývat sestavením mikroskopického modelu, který popisuje populaci v rámci jedné skupiny (nižší úroveň), poté vytvoříme model makroskopický, který bude popisovat vývoj populace a vztahy mezi skupinami (vyšší úroveň). Naší snahou je, popsat model, jehož vlastnosti a stabilita jsou v literatuře odvozené pouze pomocí numerických simulací, pomocí analytických metod a to konkrétně s využitím diferenciálních rovnic.

5.1 Mikroskopický model

V této části textu postupně odvodíme a vyšetříme mikroskopický model, tzn. matematický popis na úrovni jedinců, pro základní model i pro jeho modifikace.

5.1.1 Společný základ modelů

Jak již bylo uvedeno v odstavci 3.1.2, budeme uvažovat hru typu Věžňovo dilema se dvěma strategiemi, kterými jsou spolupráce (značíme C) a nespoupráce (značíme D). Užitečná matice této hry poté bude odpovídat matici uvedené ve vztahu (3.1) nebo její konkrétnější podobě (3.2).

Celková velikost populace v mikroskopickém modelu, odpovídá velikosti skupiny víceúrovňového výběru¹ uvedeného v Kapitole 3 a budeme jí značit n . Navíc platí, že se populace skládá z n_C jedinců hrajících strategii C a z n_D hráčů používající strategii D . Musí tudíž platit rovnost:

$$n(t) = n_C(t) + n_D(t), \quad (5.1)$$

z čehož plyne, že pro počet jedinců hrajících strategii D platí:

$$n_D(t) = n(t) - n_C(t). \quad (5.2)$$

¹Po celou dobu, kdy budeme provádět analýzu mikroskopických modelů, je tudíž pod označením velikost populace myšlena velikost skupiny víceúrovňového výběru.

Pro jedince, který je vybrán pak platí, že může být v interakci s dalšími $n-1$ jedinci. Pokud jedinec zastává strategii C , pak je zde ještě dalších $n_C - 1$ jedinců, kteří využívají strategii C , s nimiž může být vybrán jedinec v interakci. Z toho plyne, že pravděpodobnost, že jedinec se strategií C hraje s jedincem se stejnou strategií, je dána hodnotou:

$$p_{CC}(n_C(t), n(t)) = \frac{n_C(t) - 1}{n(t) - 1}, \quad (5.3)$$

zatímco pravděpodobnost, že hraje s jedincem s jinou strategií, je:

$$\begin{aligned} p_{CD}(n_C(t), n(t)) &= 1 - p_{CC}(n_C(t), n(t)) \\ &= \frac{n(t) - n_C(t)}{n(t) - 1}. \end{aligned} \quad (5.4)$$

Používá-li jedinec strategii D , pak je v populaci obsaženo dalších $n - n_C - 1$ jedinců, využívajících totožnou strategii, čímž dostáváme, že pravděpodobnost interakce dvou jedinců se strategií D je dána vztahem:

$$p_{DD}(n_C(t), n(t)) = \frac{n(t) - n_C(t) - 1}{n(t) - 1} \quad (5.5)$$

a pravděpodobnost, že bude jedinec se strategií D v interakci s jedincem se strategií C , pak je:

$$\begin{aligned} p_{DC}(n_C(t), n(t)) &= 1 - p_{DD}(n_C(t), n(t)) \\ &= \frac{n_C(t)}{n(t) - 1}. \end{aligned} \quad (5.6)$$

Nyní můžeme určit očekávané přínosy spolupracujících a nespolupracujících hráčů. Budeme-li nejprve uvažovat obecnější přínosovou matici, která je určena vztahem (3.1), pak očekávaný přínos spolupracujících jedinců je:

$$\begin{aligned} P_C(n_C(t), n(t)) &= p_{CC}(n_C(t), n(t)) \cdot R + p_{CD}(n_C(t), n(t)) \cdot S \\ &= \frac{R \cdot (n_C(t) - 1) + S \cdot (n(t) - n_C(t))}{n(t) - 1} \end{aligned} \quad (5.7)$$

a očekávaný přínos jedinců hrajících strategii D je vyjádřen vztahem:

$$\begin{aligned} P_D(n_C(t), n(t)) &= p_{DC}(n_C(t), n(t)) \cdot T + p_{DD}(n_C(t), n(t)) \cdot P \\ &= \frac{T \cdot n_C(t) + P \cdot (n(t) - n_C(t) - 1)}{n(t) - 1}. \end{aligned} \quad (5.8)$$

Tyto obecnější vztahy (5.7) a (5.8), pak upravíme na rovnosti platící pro konkrétnější

přínosovou matici (3.2):

$$\begin{aligned} P_C(n_C(t), n(t)) &= \frac{(b-c) \cdot (n_C(t) - 1) - c \cdot (n(t) - n_C(t))}{n(t) - 1} \\ &= \frac{b \cdot (n_C(t) - 1)}{n(t) - 1} - c, \end{aligned} \quad (5.9)$$

$$P_D(n_C(t), n(t)) = \frac{b \cdot n_C(t)}{n(t) - 1}. \quad (5.10)$$

V evoluční dynamice poté pomocí očekávaného přínosu vyjadřujeme užitek, který potřebujeme znát pro další výpočty. Užitek spolupracujících jedinců je:

$$\begin{aligned} f_C(n_C(t), n(t)) &= 1 - w + w \cdot P_C(n_C(t), n(t)) \\ &= 1 - w + w \cdot \left(\frac{b \cdot (n_C(t) - 1)}{n(t) - 1} - c \right) \end{aligned} \quad (5.11)$$

a užitek nespolutracujících hráčů je:

$$\begin{aligned} f_D(n_C(t), n(t)) &= 1 - w + w \cdot P_D(n_C(t), n(t)) \\ &= 1 - w + w \cdot \frac{b \cdot n_C(t)}{n(t) - 1}, \end{aligned} \quad (5.12)$$

$$(5.13)$$

kde parametr $w \in [0, 1]$ udává intenzitu výběru, tzn. určuje, jak moc je užitek jedinců závislý na jejich očekávaném přínosu. Pokud $w = 0$, pak očekávaný přínos získaný ze hry nepřispívá do užitku, pokud $w = 1$, pak je užitek zcela určen očekávaným přínosem.

5.1.2 Základní model

Podíváme-li se na vlastnosti základního modelu uvedeného v Kapitole 3 na úrovni jedinců a porovnáme je s replikátorovou dynamikou uvedenou v odstavci 2.3.2, pak vidíme, že jí náš model svými vlastnostmi odpovídá, a tudíž jej můžeme popsat replikátorovou rovnicí (2.21). Abychom tak mohli učinit, musíme si ještě zavést následující značení:

x_C - podíl spolupracujících jedinců ve skupině,

x_D - podíl nespolutracujících jedinců ve skupině.

Nyní za použití vztahu pro replikátorovou rovnici (2.21), získáme dvě diferenciální rovnice popisující model:

$$\dot{x}_C(t) = x_C(t) \cdot \left(f_C(n_C(t), n(t)) - \bar{f}(n_C(t), n(t)) \right), \quad (5.14a)$$

$$\dot{x}_D(t) = x_D(t) \cdot \left(f_D(n_C(t), n(t)) - \bar{f}(n_C(t), n(t)) \right), \quad (5.14b)$$

kde $f_C(n_C(t), n(t))$ je užitek spolupracujících jedinců, $f_D(n_C(t), n(t))$ je užitek jedinců hrajících strategii D a $\bar{f}(n_C(t), n(t))$ je průměrný užitek popsáný vztahem:

$$\bar{f}(n_C(t), n(t)) = x_C(t) \cdot f_C(n_C(t), n(t)) + x_D(t) \cdot f_D(n_C(t), n(t)). \quad (5.15)$$

Jelikož pro podíly jedinců x_C a x_D platí:

$$x_C(t) + x_D(t) = 1, \quad (5.16)$$

můžeme provést substituci:

$$x_C(t) = x(t) \quad x_D(t) = 1 - x(t), \quad (5.17)$$

kterou využijeme na rovnici (5.14a) a dostaneme:

$$\begin{aligned} \dot{x}(t) &= x(t) \cdot (f_C(n_C(t), n(t)) - x(t) \cdot f_C(n_C(t), n(t)) - (1 - x(t)) \cdot f_D(n_C(t), n(t))) \\ &= x(t) \cdot ((1 - x(t)) \cdot f_C(n_C(t), n(t)) - (1 - x(t)) \cdot f_D(n_C(t), n(t))) \\ &= x(t) \cdot (1 - x(t)) \cdot (f_C(n_C(t), n(t)) - f_D(n_C(t), n(t))), \end{aligned} \quad (5.18)$$

pokud navíc do tohoto vztahu dosadíme za užitky z rovností (5.11) a (5.12), bude mít rovnice následující tvar:

$$\begin{aligned} \dot{x}(t) &= x(t) \cdot (1 - x(t)) \cdot \left(1 - w + w \cdot \left(\frac{b \cdot (n_C(t) - 1)}{n(t) - 1} - c \right) - 1 + w - w \cdot \frac{b \cdot n_C(t)}{n(t) - 1} \right) \\ &= -x(t) \cdot (1 - x(t)) \cdot w \cdot \left(-\frac{b}{n(t) - 1} - c \right). \end{aligned} \quad (5.19)$$

A jelikož z rovnosti (5.16) plyne platnost vztahu $\dot{x}_D(t) = -\dot{x}_C(t)$, bude nám místo dvou diferenciálních rovnic (5.14a) a (5.14b) stačit pro popis systému pouze rovnice (5.19). K této rovnici ještě přidáme vztah popisující vývoj velikosti populace mikroskopického modelu n , která je pro základní formulaci konstantní a neměnná v čase, tudíž je popsána primitivní diferenciální rovnicí ve tvaru:

$$\dot{n}(t) = 0. \quad (5.20)$$

Model 5.1: Mikroskopický model pro základní formulaci víceúrovňového výběru je popsán soustavou diferenciálních rovnic:

$$\dot{x}(t) = x(t) \cdot (1 - x(t)) \cdot w \cdot \left(-\frac{b}{n(t) - 1} - c \right), \quad (5.21a)$$

$$\dot{n}(t) = 0, \quad (5.21b)$$

kde $t \in [0, +\infty)$, $w > 0$ je intenzita výběru, $b > 0$ určuje přínos poskytnutý jedincům v populaci od člena se strategií C, jemuž tím vyvstane náklad $c > 0$, přičemž platí $b > c$, a počáteční podmínkou:

$$n(0) = n_0, \quad x(0) = x_0. \quad (5.22)$$

Věta 5.1: *Pro mikroskopický model základní formulace víceúrovňového výběru existují dvě stacionární řešení:*

$$x(t) \equiv 0, \quad n(t) \equiv n_0,$$

$$x(t) \equiv 1, \quad n(t) \equiv n_0,$$

přičemž řešení $(x, n) = (0, n_0)$ je evolučně asymptoticky stabilní strategie a řešení $(x, n) = (1, n_0)$ je nestabilní.

Důkaz. Nejdříve určíme pevné body soustavy diferenciálních rovnic (5.21) uvedené v Modelu 5.1. Podle Definice 2.1 určíme pevné body tak, že všechny rovnice systému (5.21) položíme rovny 0, tzn. pro pevné body musí platit:

$$\begin{aligned} \dot{x}(t) &= 0 \\ \dot{n}(t) &= 0, \end{aligned} \quad (5.23)$$

přičemž druhá rovnice je splněna explicitně pro $\forall n \in \{1, 2, 3, \dots\}$, tj. i pro bod daný počáteční podmínkou $n = n_0$. O pevných bodech bude tudíž rozhodovat pouze první rovnice modelu, tedy:

$$x(t) \cdot (1 - x(t)) \cdot w \cdot \left(-\frac{b}{n(t) - 1} - c \right) = 0. \quad (5.24)$$

Rovnost (5.24) má řešení, pokud je alespoň jeden z činitelů nulový. Z toho plyne, že pro tuto rovnici dostaneme dva pevné body:

$$x(t) \equiv 0, \quad (5.25)$$

$$x(t) \equiv 1, \quad (5.26)$$

jejichž stabilitu budeme nyní vyšetřovat.

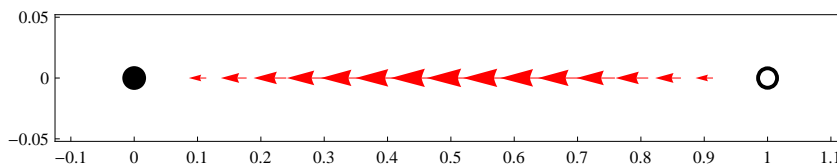
K vyšetření stability využijeme principu linearizace autonomního systému, přičemž nám o stabilitě bude rozhodovat pouze rovnice (5.21a), a tudíž využijeme Důsledek 2.1. Jako první si určíme derivaci rovnice (5.21a) podle proměnné x , která je:

$$\frac{df}{dx}(x) = (1 - 2x) \cdot w \cdot \left(-c - \frac{b}{n - 1} \right), \quad (5.27)$$

kde $f(x(t)) = \dot{x}(t)$ a $n = n_0$ a dosadíme do ní první pevný bod $x = 0$, jehož interpretace je, že se populace skládá ze samých jedinců využívající strategii D :

$$\frac{df}{dx}(0) = w \cdot \left(-c - \frac{b}{n_0 - 1} \right). \quad (5.28)$$

Z rovnice (5.28) je zřejmé, že první činitel je kladný a druhý záporný, tudíž platí $\frac{df}{dx}(0) < 0$, což podle Důsledku 2.1 znamená, že pevný bod $x = 0$ je asymptoticky stabilní. To lze pozorovat i na fázovém portrétu zobrazeném na Obrázku 5.1. Zároveň na základě Věty 2.3 platí, že řešení $x = 0$ je ESS.



Obrázek 5.1: Fázový portrét mikroskopického modelu pro základní formulaci.

Nyní provedeme totéž pro pevný bod $x = 1$, který vypovídá, že populace se skládá ze samých jedinců hrajících strategii C . Rovnice (5.27) bude mít pro tento bod tvar:

$$\frac{df}{dx}(1) = -w \cdot \left(-c - \frac{b}{n_0 - 1} \right), \quad (5.29)$$

který má oba činitele záporné, tzn. platí $\frac{df}{dx}(1) > 0$ a z Důsledku 2.1 nám plyne, že bod $x = 1$ je nestabilní. To je opět patrné z fázového portréту na Obrázku 5.1. \square

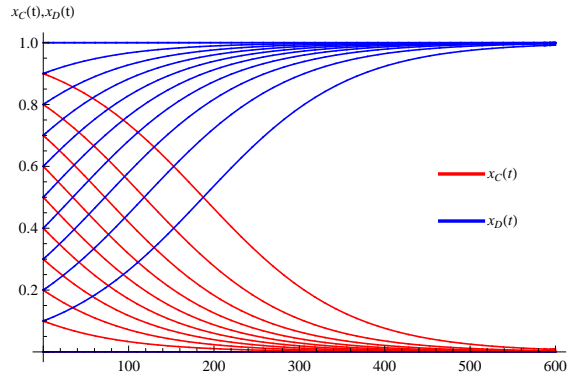
Poznámka 5.1: Z Věty 5.1 přímo plyne, že mikroskopický model víceúrovňového výběru v základní formulaci upřednostňuje strategii nespolupracovat.

Vývoj složení populace v čase

Nyní budeme řešit soustavu diferenciálních rovnic (5.21) pro počáteční podmínku (5.22). Pokud její řešení dosadíme do vztahu (5.17), dostaneme řešení ve tvaru:

$$\begin{aligned} n(t) &= n_0, \\ x_C(t) &= \frac{x_0 \cdot e^{-w \cdot \left(\frac{b}{n_0 - 1} + c \right) t}}{1 + x_0 \cdot \left(e^{-w \cdot \left(\frac{b}{n_0 - 1} + c \right) t} - 1 \right)}, \\ x_D(t) &= \frac{1 - x_0}{1 + x_0 \cdot \left(e^{-w \cdot \left(\frac{b}{n_0 - 1} + c \right) t} - 1 \right)}, \end{aligned} \quad (5.30)$$

kde $t \in [0, +\infty)$, n_0 je velikost populace a x_0 je podíl spolupracujících jedinců v populaci v čase $t = 0$. Rovnice (5.30) nám popisují vývoj podílu spolupracujících a nespolepracujících jedinců v populaci konstantní velikosti v průběhu času. Tento vývoj je znázorněn pro různé počáteční hodnoty x_0 na Obrázku 5.2. Řešení tohoto matematického modelu je konzistentní s výsledky, které bychom získali z numerických simulací.



Obrázek 5.2: Vývoj podílu spolupracujících x_C a nespolepracujících jedinců x_D v průběhu času pro parametry $b = 5$, $c = 1$, $w = \frac{1}{10}$, $n_0 = 50$ a různé počáteční podmínky x_0 .

5.1.3 Model využívající logistickou rovnici

Pro tento model, stejně jako pro základní model, platí, že jej na úrovni jedinců lze popsat pomocí replikátorové rovnice (2.21). Pokud si opět označíme x_C podíl spolupracujících jedinců ve skupině a x_D podíl nespolepracujících jedinců ve skupině, zůstávají pro něj v platnosti vztahy (5.14) - (5.19) uvedené pro základní model v Kapitole 5.1.2, přičemž rovnice (5.19) bude plně popisovat změnu podílů jednotlivých druhů jedinců za jednotku času. Abychom mohli zcela popsat mikroskopický model víceúrovňového výběru využívajícího logistickou rovnici, musíme k rovnici (5.19) přidat vztah popisující vývoj velikosti populace v čase, kterým je v tomto případě logistická rovnice ve znění (4.1).

Model 5.2: Mikroskopický model pro víceúrovňový výběr využívající logistickou rovnici je popsán následujícím systémem rovnic:

$$\dot{x}(t) = x(t) \cdot (1 - x(t)) \cdot w \cdot \left(-\frac{b}{n(t) - 1} - c \right), \quad (5.31a)$$

$$\dot{n}(t) = r \cdot n(t) \cdot \left(1 - \frac{n(t)}{K} \right), \quad (5.31b)$$

kde $t \in [0, +\infty)$, $w > 0$ je intenzita výběru, $r > 0$ je rychlost růstu, $K \in \{2, 3, 4, \dots\}$ je nosná kapacita velikost populace a $b > 0$ určuje přínos poskytnutý jedincům v populaci

od člena se strategií C , jemuž tím vyvstane náklad $c > 0$, přičemž platí $b > c$. Počáteční podmínky tohoto modelu jsou:

$$n(0) = n_0 \qquad x(0) = x_0. \qquad (5.32)$$

Věta 5.2: Pro mikroskopický model víceúrovňového výběru využívajícího logistickou rovnici existují dvě stacionární řešení:

$$x(t) \equiv 0, \quad n(t) \equiv K,$$

$$x(t) \equiv 1, \quad n(t) \equiv K,$$

přičemž první řešení $(x, n) = (0, K)$ je asymptoticky evolučně stabilní strategie a druhé řešení $(x, n) = (1, K)$ je nestabilní.

Důkaz. Pro mikroskopický model, jehož velikost populace je popsána logistickou rovnicí, nejprve určíme pevné body soustavy diferenciálních rovnic (5.31), a pak vyšetříme jejich stabilitu. K určení pevných bodů využijeme Definici 2.1, tzn. musí platit:

$$\dot{x}(t) = 0, \qquad (5.33)$$

$$\dot{n}(t) = 0,$$

z čehož dostáváme soustavu rovnic:

$$\begin{aligned} x(t) \cdot (1 - x(t)) \cdot w \cdot \left(-\frac{b}{n(t) - 1} - c \right) &= 0, \\ r \cdot n(t) \cdot \left(1 - \frac{n(t)}{K} \right) &= 0, \end{aligned} \qquad (5.34)$$

po jejímž vyřešení dostaneme dva stacionární body:

$$x(t) \equiv 0, \quad n(t) \equiv K, \qquad (5.35)$$

$$x(t) \equiv 1, \quad n(t) \equiv K. \qquad (5.36)$$

Nyní se podíváme na stabilitu těchto bodů, přičemž k určení stability využijeme lineárnízace autonomního systému (5.31) a Věty 2.1. Nejprve tedy určíme Jacobiho matici ve tvaru (2.8) pro tento systém:

$$\mathbf{J}(x, n) = \begin{pmatrix} -w \cdot (1 - 2x) \cdot \left(\frac{b}{n-1} + c \right) & x \cdot (1 - x) \cdot \frac{w \cdot b}{(n-1)^2} \\ 0 & r \cdot \left(1 - \frac{2n}{K} \right) \end{pmatrix}. \qquad (5.37)$$

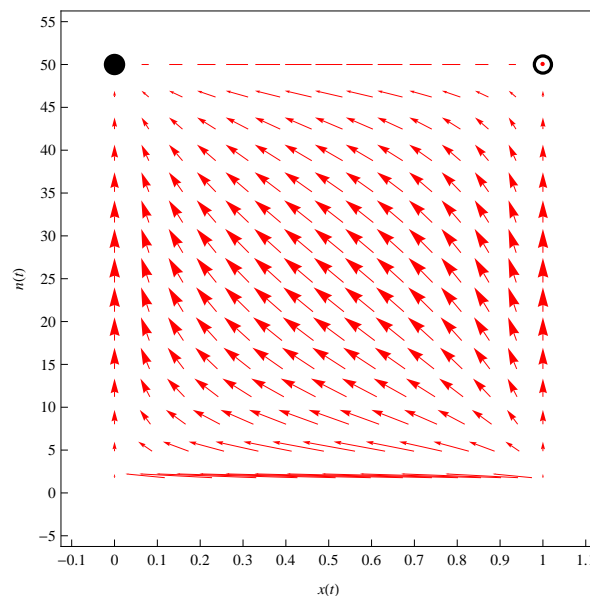
Dále do Jacobiho matice (5.37) dosadíme první pevný bod $(x, n) = (0, K)$:

$$J(0, K) = \begin{pmatrix} -w \cdot \left(\frac{b}{K-1} + c \right) & 0 \\ 0 & -r \end{pmatrix} \quad (5.38)$$

a určíme vlastní čísla této matice:

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= -r, \\ \lambda_2 &= -w \cdot \left(\frac{b}{K-1} + c \right). \end{aligned} \quad (5.39)$$

Je zřejmé, že vlastní čísla (5.39) Jacobiho matice (5.38) jsou záporné, a tudíž podle Věty 2.1 je pevný bod $(x, n) = (0, K)$ asymptoticky stabilní, tzn. podíl jedinců hrající strategii C klesá dokud nedojde k jejich vymizení z populace, zatímco podíl nespolupracujících hráčů roste, dokud neobsadí celou populaci, jejíž kapacita dosahuje nosné kapacity prostředí. Asymptotickou stabilitu tohoto stacionárního bodu, lze pozorovat i na fázovém portrétu znázorněném na Obrázku 5.3. Zároveň podle Věty 2.3 platí, že řešení $(x, n) = (0, K)$ je ESS.



Obrázek 5.3: Fázový portrét mikroskopického modelu modifikované verze víceúrovňového výběru - velikost skupiny je dána logistickou rovnicí (pro $K = 50$).

Stejným způsobem vyšetříme stabilitu druhého pevného bodu $(x, n) = (1, K)$, který opět dosadíme do Jacobiho matice (5.37), tedy:

$$J(1, K) = \begin{pmatrix} w \cdot \left(\frac{b}{K-1} + c \right) & 0 \\ 0 & -r \end{pmatrix} \quad (5.40)$$

a pro tuto matici určíme vlastní čísla:

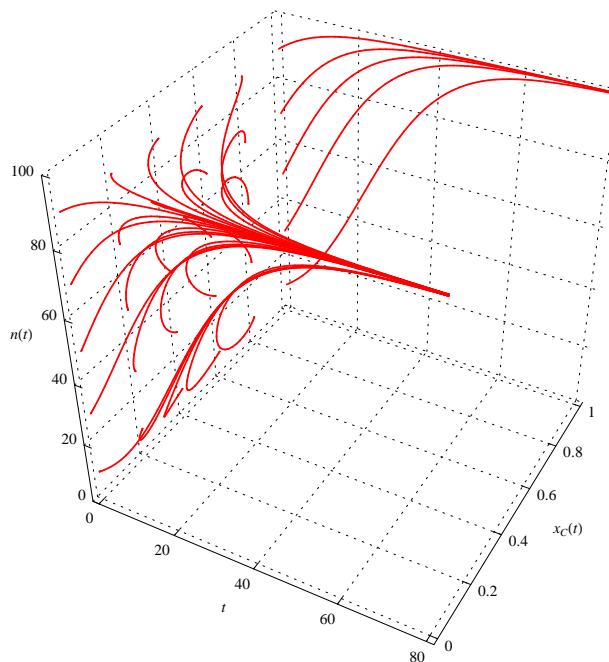
$$\begin{aligned}\lambda_1 &= -r, \\ \lambda_2 &= w \cdot \left(\frac{b}{K-1} + c \right).\end{aligned}\tag{5.41}$$

Je patrné, že pro výrazy (5.41) platí $\lambda_1 < 0 \wedge \lambda_2 > 0$, čehož podle Věty 2.1 plyne, že pevný bod $(x, n) = (1, K)$ je nestabilní. Opět je to patrné i z fázového portréту na Obrázku 5.3. \square

Poznámka 5.2: V rámci mikromodelu pro víceúrovňový výběr, ve kterém je kapacita populace popsána logistickou rovnicí, platí, že jsou v populaci upřednostňováni nespolupracující jedinci a svou velikostí dosahuje populace nosné kapacity. Toto tvrzení přímo vyplývá z Věty 5.2.

Vývoj složení populace v čase

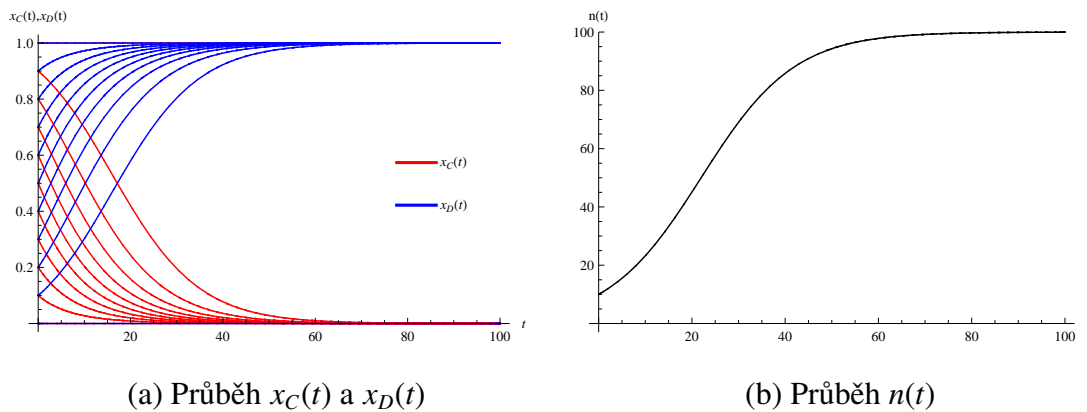
Řešení soustavy diferenciálních rovnic (5.31) pro počáteční podmínky (5.32) je zobrazeno na Obrázku 5.4.



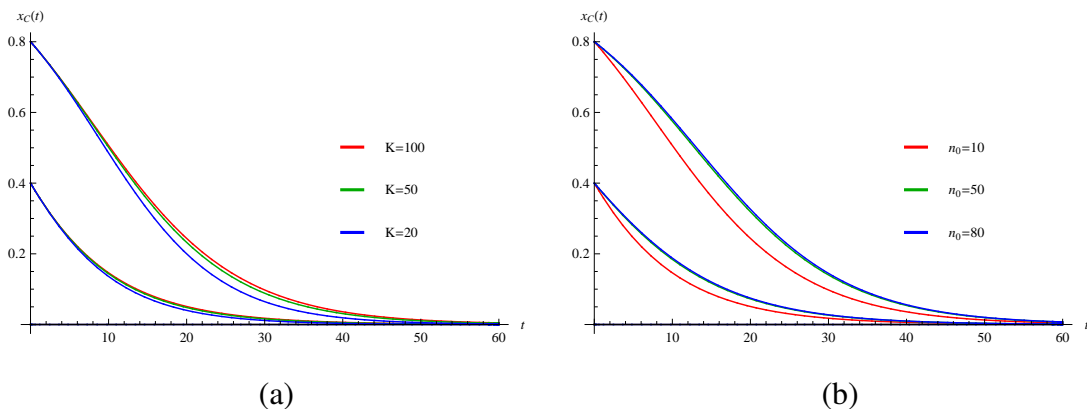
Obrázek 5.4: Grafické řešení soustavy diferenciálních rovnic (5.31) v závislosti na čase pro parametry $b = 5$, $c = 1$, $w = \frac{1}{10}$ a různé počáteční podmínky x_0 a n_0 .

Na Obrázku 5.5 je znázorněn vývoj podílu spolupracujících a nespolupracujících jedinců a vývoj velikosti populace v mikroskopickém modelu v průběhu času pro různé

počáteční hodnoty x_0 a jednu konkrétní hodnotu n_0 , který potvrzuje, že řešení $x_C = 0$ a $x_D = 1$ je asymptoticky stabilní. Na Obrázku 5.6 (a) je zobrazen vliv různých nosných kapacit prostředí K na vývoj podílu spolupracujících jedinců v populaci. Je patrné, že se zvyšující se nosnou kapacitou prostředí je snižování podílu spolupracujících jedinců x_C v průběhu času pozvolnější, tzn. nespolečující jedincům bude přebrání celé populace mikroskopického modelu trvat déle. Obrázek 5.6 (b) pro změnu znázorňuje vliv velikosti populace mikroskopického modelu v čase 0 na vývoj podílu spolupracujících jedinců. Zde je patrné, že úbytek spolupracujících hráčů se zpomaluje se zvyšující se počáteční velikostí n_0 .

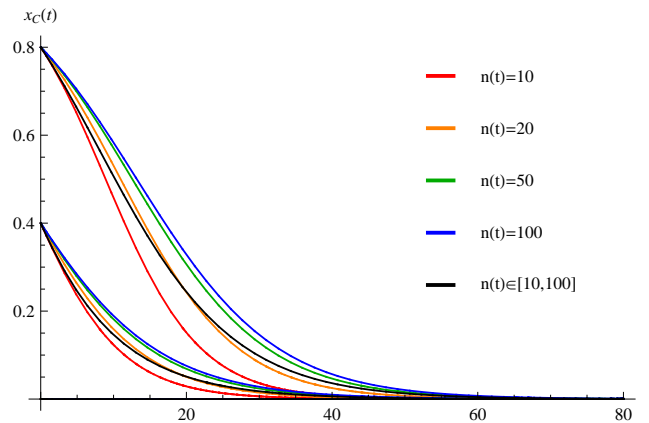


Obrázek 5.5: Vývoj podílu spolupracujících x_C a nespolečující x_D jedinců a velikosti populace n mikroskopického modelu v průběhu času pro parametry $b = 5$, $c = 1$, $w = \frac{1}{10}$, $r = \frac{1}{10}$, $K = 100$, $n_0 = 10$ a různé počáteční podmínky x_0 .



Obrázek 5.6: Vliv (a) nosné kapacity prostředí K (znázorněno pro $K \in \{20, 50, 100\}$ a $n_0 = 10$) nebo (b) počáteční velikosti populace mikroskopického modelu n_0 (vykresleno pro $n_0 \in \{10, 50, 80\}$ a $K = 100$) na vývoj podílu spolupracujících jedinců x_C v průběhu času, přičemž pro zbylé parametry byly zvoleny hodnoty $b = 5$, $c = 1$, $w = \frac{1}{10}$, $r = \frac{1}{10}$ a $x_0 \in \left\{ \frac{4}{10}, \frac{8}{10} \right\}$.

Nakonec jsme ještě srovnali vývoj podílu spolupracujících jedinců v tomto modelu s jejich vývojem v klasickém víceúrovňovém výběru. Toto srovnání je zobrazeno na Obrázku 5.7 a je z něj vidět, že v mikromodelu, který má velikost populace řízenou podle logistické rovnice, se udržuje spolupráce déle než v modelu, který má velikost populace konstantní a shodnou s počáteční podmínkou pro logistickou rovnici, ale na druhou stranu podíl spolupracujících jedinců klesá rychleji než pro mikroskopický model, jehož velikost populace je po celou dobu rovna nosné kapacitě prostředí v logistické rovnici.



Obrázek 5.7: Srovnání vývoje podílu spolupracujících jedinců v populaci mikroskopického modelu využívajícího logistickou rovnici, která má počáteční podmínku $n(0) = 10$ a nosnou kapacitu prostředí $K = 100$, s modely s konstantní velikostí populace v průběhu času, kde jsme zvolili hodnoty $n_0 \in \{10, 20, 50, 100\}$, přičemž zbylé parametry byly nastaveny na následující hodnoty: $b = 5$, $c = 1$, $w = \frac{1}{10}$, $r = \frac{1}{10}$ a $x_0 \in \left\{\frac{4}{10}, \frac{8}{10}\right\}$.

5.1.4 Model využívající Poissonovo rozdělení

Mikroskopický model této modifikované verze je shodný s mikroskopickým modelem základní formulace víceúrovňového výběru, který je uveden v Kapitole 5.1.2. Z toho plyne, že veškeré vlastnosti a řešení tohoto mikroskopického modelu budou zcela totožné s vlastnostmi a řešením uvedeným v Kapitole 5.1.2.

5.1.5 Model závislý na podílu spolupracujících

I pro tuto modifikaci platí, že jí na úrovni jedinců popíšeme pomocí replikátorové rovnice (2.21) a opět zavedeme označení x_C jako podíl spolupracujících jedinců a x_D jako podíl nespolečujících jedinců, čímž nám i pro tento model zůstanou v platnosti vztahy (5.14) - (5.19) uvedené pro mikroskopický model základní formulace víceúrovňového výběru, který je popsán v Kapitole 5.1.2. Abychom měli mikroskopický model jednoznačně

popsaný, musíme přidat k rovnici (5.19) vztah popisující vývoj velikosti populace v čase, tzn. výraz popisující velikost skupiny n , který v tomto případě odpovídá rovnosti uvedené ve vztahu (4.9).

Systém tudíž popíšeme následující soustavou rovnic:

$$\dot{x}(t) = x(t) \cdot (1 - x(t)) \cdot w \cdot \left(-\frac{b}{n(t) - 1} - c \right), \quad (5.42a)$$

$$n(t) = (K_2 - K_1) \cdot x^p(t) + K_1, \quad (5.42b)$$

Pokud nyní dosadíme do diferenciální rovnice (5.42a) za n z rovnice (5.42b), budeme mít model popsán pouze jednou diferenciální rovnicí.

Model 5.3: Mikroskopický model modifikovaného víceúrovňového výběru, pro který platí, že velikost populace je závislá na podílu spolupracujících jedinců, je popsán následující diferenciální rovnicí:

$$\dot{x}(t) = x(t) \cdot (1 - x(t)) \cdot w \cdot \left(-\frac{b}{(K_2 - K_1) \cdot x^p(t) + K_1 - 1} - c \right), \quad (5.43)$$

kde $t \in [0, +\infty)$, $p > 0$, $w > 0$ je intenzita výběru, $K_1 \in \{2, 3, 4, \dots\}$ je minimální velikost populace, $K_2 \in \{2, 3, 4, \dots\}$ je maximální velikost populace a $b > 0$ určuje přínos poskytnutý jedincům v populaci od spolupracujícího jedince, jemuž tím vyvstane náklad $c > 0$, přičemž platí $b > c$. Počáteční podmínky tohoto modelu jsou:

$$n(0) = n_0, \quad x(0) = x_0. \quad (5.44)$$

Věta 5.3: Pro mikroskopický model víceúrovňového výběru, ve kterém je velikost populace závislá na podílu spolupracujících jedinců, existují dvě stacionární řešení:

$$x(t) \equiv 0,$$

$$x(t) \equiv 1,$$

přičemž řešení $x = 0$ je asymptoticky evolučně stabilní strategie a řešení $x = 1$ je nestabilní.

Důkaz. Nejdříve určíme pevné body rovnice (5.43) podle Definice 2.1, tzn. musí platit:

$$\dot{x}(t) = 0, \quad (5.45)$$

z čehož dostáváme rovnici:

$$x(t) \cdot (1 - x(t)) \cdot w \cdot \left(-\frac{b}{(K_2 - K_1) \cdot x^p(t) + K_1 - 1} - c \right) = 0. \quad (5.46)$$

Řešením této rovnice jsou dva stacionární body:

$$x(t) \equiv 0, \quad (5.47)$$

$$x(t) \equiv 1, \quad (5.48)$$

jejichž stabilitu budeme nyní vyšetřovat.

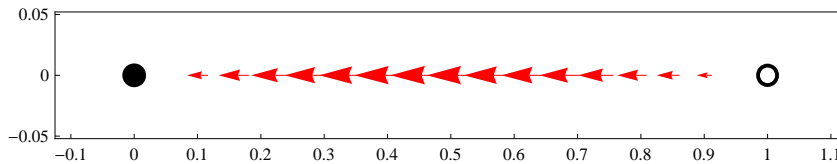
Abychom mohli k určení stability využít Důsledek 2.1, musíme nejdříve určit derivaci rovnice (5.43) podle proměnné x :

$$\begin{aligned} \frac{df}{dx}(x) = & (1 - 2x) \cdot w \cdot \left(-c - \frac{b}{(K_2 - K_1) \cdot x^p + K_1 - 1} \right) \\ & + x \cdot (1 - x) \cdot w \cdot \frac{b \cdot p \cdot (K_2 - K_1) \cdot x^{p-1}}{(K_2 - K_1) \cdot x^p + K_1 - 1)^2}, \end{aligned} \quad (5.49)$$

kde $f(x(t)) = \dot{x}(t)$. Nyní do rovnice (5.49) dosadíme stacionární bod $x = 0$, tj. stav, kdy se populace skládá ze samých nespolutracujících jedinců, a dostaneme rovnici:

$$\frac{df}{dx}(0) = w \cdot \left(-c - \frac{b}{K_1 - 1} \right), \quad (5.50)$$

ze které je zřejmé, že první člen je kladný a druhý záporný, tudíž $\frac{df}{dx}(0) < 0$ a podle Důsledku 2.1 tedy platí, že stacionární bod $x = 0$ splňuje podmínku asymptotické stability. To je patrné i z fázového portréту na Obrázku 5.8. Zároveň podle Věty 2.3 platí, že $x = 0$ je i ESS.



Obrázek 5.8: Fázový portrét mikroskopického modelu modifikované verze víceúrovňového výběru - velikost skupiny je určena v závislosti na podílu spolupracovníků.

Nyní vyšetříme stabilitu pro pevný bod $x = 1$, tzn. rovnice (5.49) nám přejde na tvar:

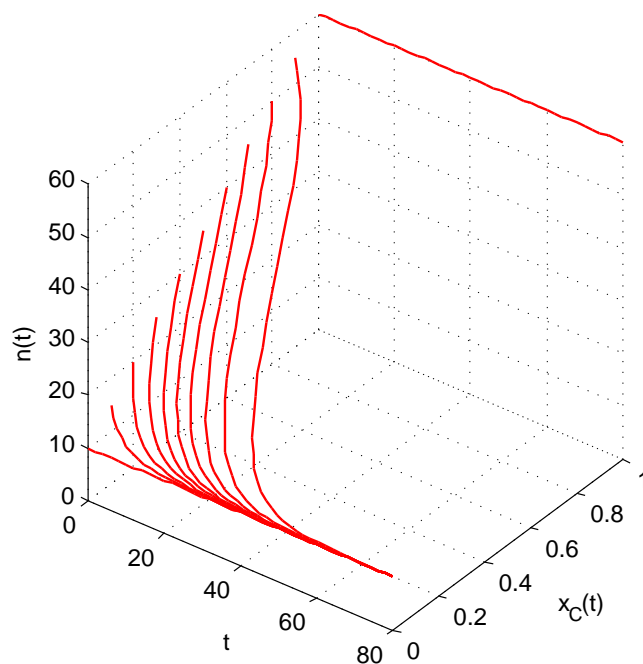
$$\frac{df}{dx}(1) = -w \cdot \left(-c - \frac{b}{K_2 - 1} \right). \quad (5.51)$$

Je patrné, že pravá strana rovnice (5.51) je kladná, a tudíž podle Důsledku 2.1 dostaneme, že stacionární řešení $x = 1$ není stabilní. To je opět patrné i z fázového portrétu znázorněného na Obrázku 5.8. \square

Poznámka 5.3: Z Věty 5.3 přímo vyplývá, že mikroskopický model, jehož kapacita se řídí podílem spolupracujících jedinců, bude potlačovat spolupracující jedince a upřednostňovat jedince nespolutracující.

Vývoj složení populace v čase

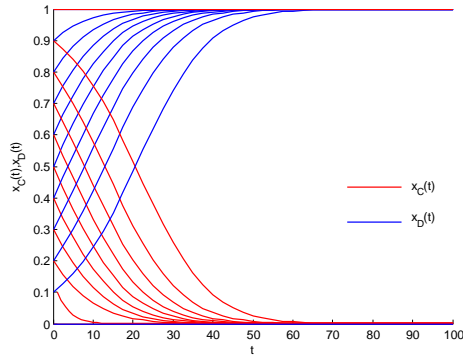
Provedeme vyřešení diferenciální rovnice (5.43) pro počáteční podmínku (5.44). Na Obrázku 5.9 je zobrazeno řešení soustavy rovnic (5.42). Obrázek 5.10 znázorňuje průběh podílu spolupracujících x_C a nespolečujících x_D jedinců v populaci a vývoj velikosti populace mikroskopického modelu, která je závislá na podílu spolupracujících hráčů, pro různé počáteční podmínky x_0 . I pro tuto modifikaci grafy potvrzují, že stacionární řešení $x_C = 0$ a $x_D = 1$ je asymptoticky stabilní, a jelikož tento model upřednostňuje nespolečování, musí kapacita populace mikroskopického modelu konvergovat k minimální kapacitě K_1 , což je grafickým řešením taktéž potvrzené.



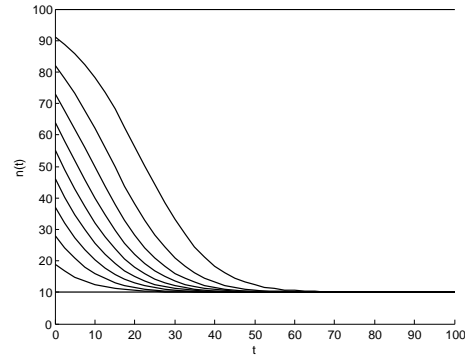
Obrázek 5.9: Grafické řešení soustavy (5.42) v závislosti na čase pro parametry $b = 5$, $c = 1$, $w = \frac{1}{10}$, $K_1 = 10$, $K_2 = 60$, $p = 1$ a různé počáteční podmínky x_0 .

Dále je v grafu zobrazeném na Obrázku 5.11 provedené srovnání, jaký vliv má exponent p mocninné funkce popisující průběh velikosti populace mikroskopického modelu na vývoj podílu spolupracujících jedinců v populaci. Závěrem tohoto srovnání je, že se snižující se hodnotou exponentu, je úbytek spolupracujících jedinců pozvolnější, tzn. hráči hrající strategii D budou potřebovat na převzetí celé populace více času.

Nakonec jsme opět provedli srovnání tohoto modifikovaného modelu s mikroskopickým modelem klasického víceúrovňového výběru, to je zachyceno na Obrázku 5.12. Zde

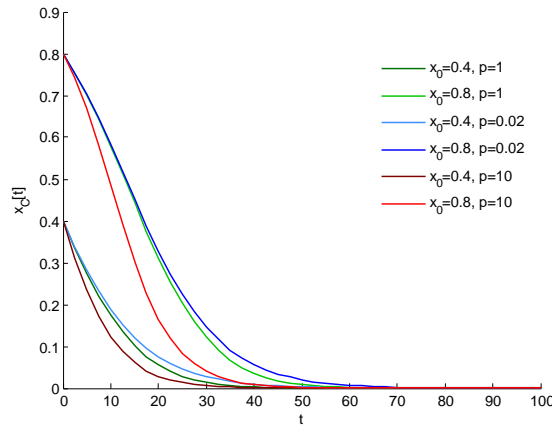


(a) Průběh $x_C(t)$ a $x_D(t)$



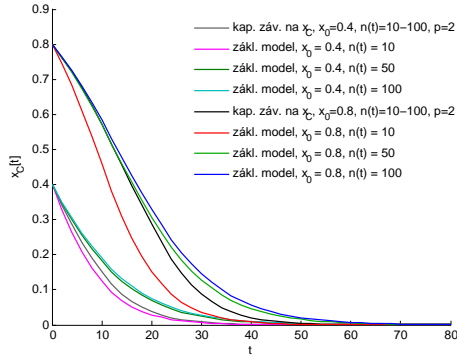
(b) Průběh $n(t)$

Obrázek 5.10: Vývoj podílu spolupracujících x_C a nespolupracujících x_D jedinců a velikosti populace n mikroskopického modelu v průběhu času pro parametry $b = 5$, $c = 1$, $w = \frac{1}{10}$, $K_1 = 10$, $K_2 = 100$, $p = 1$ a různé počáteční podmínky x_0 .

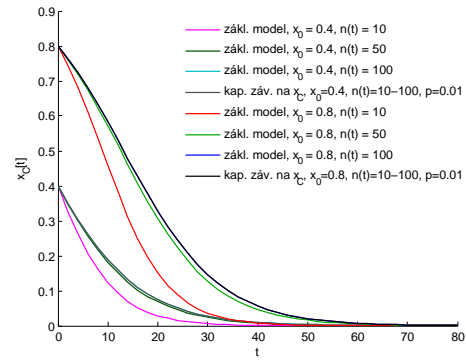


Obrázek 5.11: Vliv exponentu p mocninné funkce popisující průběh velikosti populace (znázorněno pro $p \in \{\frac{2}{100}, 1, 10\}$) na vývoj podílu spolupracujících jedinců x_C v průběhu času, přičemž parametry byly nastaveny na hodnoty $b = 5$, $c = 1$, $w = \frac{1}{10}$, $K_1 = 10$, $K_2 = 100$ a počáteční podmínka $x_0 \in \{\frac{4}{10}, \frac{8}{10}\}$.

jsme došli k závěru, že v populaci, kde pro exponent mocninné funkce, která popisuje velikost populace n , platí $p \ll 1$, je průběh podílu spolupracujících jedinců téměř totožný s jejich průběhem v populaci s konstantní velikostí odpovídající maximální kapacitě K_2 , tomu odpovídá i Obrázek 5.12 (b). Pro ostatní exponenty se udržuje v modelu spolupráce déle než pro mikromodel klasické formulace víceúrovňového výběru s kapacitou odpovídající minimální kapacitě K_1 , ale snižuje se rychleji než pro model, jehož velikost populace je konstantní a rovna maximální kapacitě K_2 , to znázorňuje Obrázek 5.12 (a).



(a) $p = 2$



(b) $p = \frac{1}{100}$

Obrázek 5.12: Srovnání vývoje podílu spolupracujících jedinců v populaci mikroskopického modelu, jehož velikost je popsána mocninnou funkcí, přičemž minimální velikost je $K_1 = 10$ a maximální je $K_2 = 100$, s modely s konstantní velikostí populace v průběhu času, kde jsme zvolili hodnoty $n_0 \in \{10, 50, 100\}$, přičemž zbylé parametry byly nastaveny na následující hodnoty: $b = 5$, $c = 1$, $w = \frac{1}{10}$ a $x_0 \in \left\{\frac{4}{10}, \frac{8}{10}\right\}$.

5.2 Makroskopický model

Pro makroskopický model jsou bohužel modely populace uvedené v Kapitole 3 příliš komplikované, a tudíž nepovolují přesný popis, musíme tedy provést zjednodušení. Zavedeme tudíž předpoklad, že dělení skupiny nastane velmi vzácně, tzn. q je velmi malé. To vede k situaci, že počet jedinců ve většině skupin dosahuje maximální kapacity skupiny a složení skupin je pouze ze spolupracujících nebo jen z nespoupracujících jedinců, když dochází k dělení skupiny. Toto omezení nám poté převádí model na hierarchii dvou Moranových procesů (jeden pro jedince a jeden pro skupiny).

5.2.1 Odvození makroskopického modelu

Jak již bylo řečeno výše, budeme předpokládat zjednodušený model, ve kterém hlavním předpokladem je, že obsahuje skupiny, které jsou buď zcela spolupracující nebo plně nespoupracující. Dále si zavedeme následující značení:

- q - pravděpodobnost rozdělení skupiny,
- m - počet skupin (konstantní),
- m_C - počet zcela spolupracujících skupin,
- m_D - počet zcela nespoupracujících skupin,
- y_C - podíl plně spolupracujících skupin v populaci,
- y_D - podíl plně nespoupracujících skupin v populaci.

Mezi těmito proměnnými, pak platí následující vztahy:

$$y_C(t) = \frac{m_C(t)}{m}, \quad (5.52a)$$

$$y_D(t) = \frac{m_D(t)}{m}, \quad (5.52b)$$

$$m_C(t) + m_D(t) = m, \quad (5.52c)$$

$$y_C(t) + y_D(t) = 1. \quad (5.52d)$$

Dále jsme již výše řekli, že makroskopický model je Moranovým procesem, přičemž výběr na úrovni skupin je pouze vedlejším produktem reprodukce jedinců v rámci skupiny, a tudíž bude užitek spolupracující resp. nespolupracující skupiny odvozen ze vztahu (5.11) resp. (5.12). Pro plně spolupracující skupinu bude tedy platit, že její užitek je:

$$\begin{aligned} f_{CG} &= f_C(n(t), n(t)) \\ &= 1 - w + w(b - c), \end{aligned} \quad (5.53)$$

kde $b > c > 0$ a $w \in [0, 1]$. Užitek nespolupracující skupiny je:

$$\begin{aligned} f_{DG} &= f_D(0, n(t)) \\ &= 1 - w. \end{aligned} \quad (5.54)$$

Nyní si určíme jaká je pravděpodobnost, že se počet spolupracujících skupin m_C zvýší na $m_C + 1$, což v našem makromodelu nastane, když dojde k rozdělení spolupracující skupiny. Tato pravděpodobnost je dána vztahem:

$$\begin{aligned} g_C(m_C(t)) &= q \cdot \frac{f_{CG} \cdot m_C(t)}{f_{CG} \cdot m_C(t) + f_{DG} \cdot \underbrace{(m - m_C(t))}_{m_D(t)}} \cdot \frac{(1 - y_C(t))}{\frac{m - m_C(t)}{m}} \\ &= q \cdot \frac{m_C(t) \cdot (1 - w + w \cdot (b - c))}{w \cdot (b - c) \cdot m_C(t) + (1 - w) \cdot m} \cdot (1 - y_C(t)). \end{aligned} \quad (5.55)$$

Dále určíme pravděpodobnost, že se počet spolupracujících skupin m_C sníží na $m_C - 1$, tzn. zvýší se počet nespolupracujících skupin. Tato pravděpodobnost je popsána následujícím

výrazem:

$$\begin{aligned}
 g_D(m_C(t)) &= q \cdot \frac{f_{DG} \cdot \overbrace{(m - m_C(t))}^{m_D(t)}}{f_{CG} \cdot m_C(t) + f_{DG} \cdot \underbrace{(m - m_C(t))}_{m_D(t)}} \cdot \underbrace{\frac{y_C(t)}{m_C(t)}}_{\frac{m}{m}} \\
 &= q \cdot \frac{(m - m_C(t)) \cdot (1 - w)}{w \cdot (b - c) \cdot m_C(t) + (1 - w) \cdot m} \cdot y_C(t).
 \end{aligned} \tag{5.56}$$

Nyní již máme určené všechny potřebné hodnoty, a tak můžeme sestavit systém rovnic, které popisují makroskopický model, přičemž využijeme replikátorové rovnice (2.21), čímž získáme dvě diferenciální rovnice:

$$y'_C(t) = y_C(t) \cdot (g_C(m_C(t)) - \bar{g}(m_C(t))), \tag{5.57a}$$

$$y'_D(t) = y_D(t) \cdot (g_D(m_C(t)) - \bar{g}(m_C(t))), \tag{5.57b}$$

kde $\bar{g}(m_C(t))$ je průměrná pravděpodobnost změny strategie skupiny a je posána vztahem:

$$\bar{g}(m_C(t)) = y_C(t) \cdot g_C(m_C(t)) + y_D(t) \cdot g_D(m_C(t)). \tag{5.58}$$

Dále využijeme platnosti vztahu (5.52d) a provedeme substituci:

$$y_C(t) = y(t), \quad y_D(t) = 1 - y(t), \tag{5.59}$$

kteřou použijeme při úpravě rovnice (5.57a) a dostaneme:

$$\begin{aligned}
 \dot{y}(t) &= y(t) \cdot (g_C(m_C(t)) - y(t) \cdot g_C(m_C(t)) - (1 - y(t)) \cdot g_D(m_C(t))) \\
 &= y(t) \cdot ((1 - y(t)) \cdot g_C(m_C(t)) - (1 - y(t)) \cdot g_D(m_C(t))) \\
 &= y(t) \cdot (1 - y(t)) \cdot (g_C(m_C(t)) - g_D(m_C(t))).
 \end{aligned} \tag{5.60}$$

Poznamenejme, že úpravou rovnice (5.57b) bychom dostali stejné řešení. Nyní do rovnice (5.60) dosadíme za pravděpodobnosti ze vztahů (5.55) a (5.56), upravíme a získáme výslednou rovnici.

Model 5.4 (Makroskopický model): Makroskopický model víceúrovňového výběru, je popsán následující diferenciální rovnicí:

$$\dot{y}(t) = y^2(t) \cdot (1 - y(t))^2 \cdot \frac{q \cdot w \cdot (b - c)}{1 - w + w \cdot y(t) \cdot (b - c)}, \tag{5.61}$$

kde $t \in [0, +\infty)$, $q > 0$ je pravděpodobnost, že se skupina rozdělí, $w > 0$ je intenzita výběru a $b > 0$ určuje přínos poskytnutý jedincům ve skupině od spolupracujícího jedince

z téže skupiny, jemuž tím vyvstane náklad $c > 0$, přičemž platí $b > c$. Počáteční podmínka tohoto modelu je:

$$y(0) = y_0. \quad (5.62)$$

Věta 5.4: *Pro makroskopický model víceúrovňového výběru, existují dvě stacionární řešení:*

$$y(t) \equiv 0,$$

$$y(t) \equiv 1,$$

přičemž řešení $y = 0$ je nestabilní a řešení $y = 1$ je evolučně asymptoticky stabilní strategie.

Důkaz. Určíme stacionární body diferenciální rovnice (5.61) popisující makroskopický model. K tomu využijeme Definici 2.1, podle které musí pro pevné body platit:

$$\dot{y}(t) = 0, \quad (5.63)$$

tzn. musíme vyřešit rovnici:

$$y^2(t) \cdot (1 - y(t))^2 \cdot \frac{q \cdot w \cdot (b - c)}{1 - w + w \cdot y(t) \cdot (b - c)} = 0, \quad (5.64)$$

která má dvě řešení:

$$y(t) \equiv 0, \quad (5.65)$$

$$y(t) \equiv 1 \quad (5.66)$$

a tato řešení jsou pevnými body, jejichž stabilitu budeme nyní vyšetřovat.

Určíme si derivaci rovnice (5.61) podle proměnné y , tedy dostaneme:

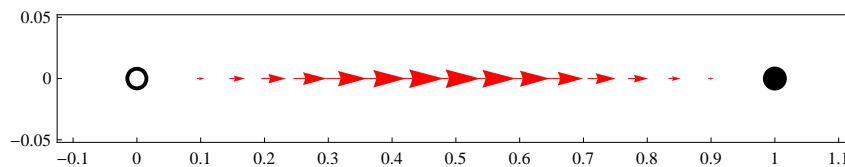
$$\begin{aligned} \frac{df}{dy}(y) &= 2y \cdot (1 - y)^2 \cdot \frac{q \cdot w \cdot (b - c)}{1 - w + w \cdot y \cdot (b - c)} \\ &\quad - 2y^2 \cdot (1 - y) \cdot \frac{q \cdot w \cdot (b - c)}{1 - w + w \cdot y \cdot (b - c)} \\ &\quad - y^2 \cdot (1 - y)^2 \cdot \frac{q \cdot w^2 \cdot (b - c)^2}{(1 - w + w \cdot y \cdot (b - c))^2}, \end{aligned} \quad (5.67)$$

kde $f(y(t)) = \dot{y}(t)$. Jelikož je ale rovnice (5.67) nulová pro obě stacionární řešení, nemůžeme o jejich stabilitě rozhodnout pomocí Důsledku 2.1, proto musíme stabilitu vyšetřovat pomocí jiného pravidla.

Nejprve vyšetříme stabilitu pro stacionární řešení $y = 0$, což znamená, že budeme vyšetřovat stav, kdy jsou všechny skupiny v populaci nespolupracující. A budeme zjišťovat, jak tento stav ovlivní případ, kdy do populace vstoupí spolupracující skupina, tzn. podíl spolupracujících skupin bude $y = \varepsilon$, tudíž nám rovnice (5.61) přejde na tvar:

$$\dot{y} = \varepsilon^2 \cdot (1 - \varepsilon)^2 \cdot \frac{q \cdot w \cdot (b - c)}{1 - w + w \cdot \varepsilon \cdot (b - c)}. \quad (5.68)$$

Aby byl bod $y = 0$ asymptoticky stabilní, musí platit $\dot{y} < 0$, tzn. podíl spolupracujících skupin musí klesat, dokud nedojde k vymizení všech spolupracujících skupin z populace. Z rovnice (5.68) je patrné, že všechny činitele jsou kladné, tudíž pro naši rovnici platí $\dot{y} > 0$, což znamená, že pevný bod $y = 0$ není stabilní. To je patrné i z fázového portréту, který je zobrazen na Obrázku 5.13.



Obrázek 5.13: Fázový portrét makroskopického modelu víceúrovňového výběru.

Dále budeme vyšetřovat stabilitu pro druhý pevný bod $y = 1$, což je případ, kdy se populace skládá ze samých spolupracujících skupin. Pokud do této populace vstoupí nespolupracující skupina, změní se podíl spolupracujících skupin na hodnotu $y = 1 - \varepsilon$, čímž přejde rovnice (5.61) na tvar:

$$\dot{y} = (1 - \varepsilon)^2 \cdot \varepsilon^2 \cdot \frac{q \cdot w \cdot (b - c)}{1 - w + w \cdot (1 - \varepsilon) \cdot (b - c)}. \quad (5.69)$$

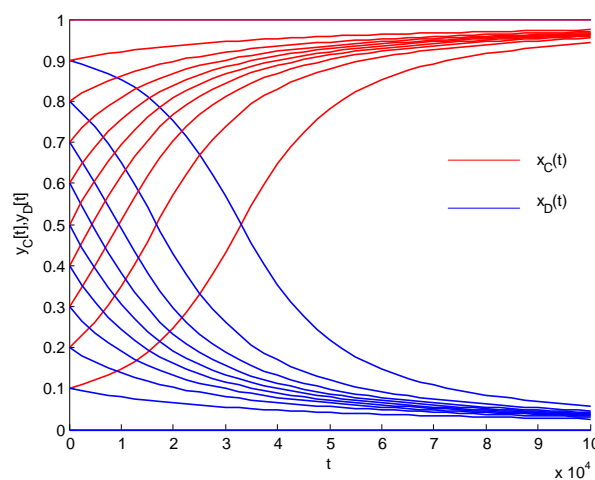
Pokud je pevný bod $y = 1$ asymptoticky stabilní, pak pro něj platí $\dot{y} > 0$, tzn. podíl spolupracujících skupin musí růst, dokud neobsáhnou celou populaci. Z rovnosti (5.69) je zřejmé, že všechny členy jsou kladné, což znamená, že podmínka asymptotické stability pevného bodu $y = 1$ je splněna. To můžeme pozorovat i z fázového portrétu zobrazeného na Obrázku 5.13. Zároveň na základě Věty 2.3 platí, že řešení $y = 1$ je evolučně stabilní strategie. \square

Poznámka 5.4: Z Věty 5.4 přímo plyne, že makroskopický model (tj. model na úrovni skupin) víceúrovňového výběru upřednostňuje spolupráci.

5.2.2 Vývoj a složení populace v čase

Vyřešením diferenciální rovnice (5.61) pro počáteční podmínku (5.62) dostaneme řešení, jehož grafické znázornění je vykresleno na Obrázku 5.14. Červené grafy znázorňují vývoj

podílu spolupracujících skupin y_C a modré vývoj podílu nespolpracujících skupin y_D pro různé počáteční podmínky y_0 . Navíc grafické znázornění potvrzuje platnost Věty 5.4, že stacionární řešení $y_C = 1$ a $y_D = 0$ je asymptoticky stabilní. Podíváme-li se na rozsah osy t a průběh řešení, vidíme, že populace na úrovni skupin konverguje ke stacionárnímu řešení pomalu. To je zaprvé způsobeno druhou mocninou prvního a druhého členu v rovnici (5.61) a předpokladem, že pravděpodobnost dělení skupin $q \ll 1$. Navíc pomalá konvergence ke stacionárnímu řešení způsobuje, že je derivace rovnice (5.61) podle proměnné y pro pevné body nulová, a proto jsme nebyli schopni vyšetřit stabilitu stacionárních řešení pomocí Důsledku 2.1.



Obrázek 5.14: Vývoj podílu spolupracujících y_C a nespolpracujících skupin y_D v průběhu času pro parametry $b = 5$, $c = 1$, $w = \frac{1}{10}$, $q = \frac{1}{1000}$ a různé počáteční podmínky y_0 .

5.3 Shrnutí

V této kapitole byly sestaveny mikroskopické modely pro víceúrovňový výběr a jeho modifikace. Mikroskopický model popisuje chování populace na úrovni jedinců, tj. řeší vývoj jedinců uvnitř skupiny. Pro všechny mikroskopické modely se ukázalo, že v rámci modelu existují dvě stacionární řešení. Prvním stacionárním řešením je případ, kdy všichni jedinci v populaci spolupracují. Toto řešení je, jak bylo pro všechny mikromodely ukázáno, nestabilním řešením modelu. Druhým stacionárním řešením je případ, kdy všichni jedinci v populaci nespolpracují. Toto řešení je pro všechny mikroskopické modely asymptoticky stabilní, a tudíž se jedná i o evolučně stabilní strategii. Celkově jsme tudíž dostali, že mikroskopický model jakékoliv verze víceúrovňového výběru upřednostňuje strategii

nespolupracovat. Přestože v našich modelech existují pouze tyto dva stacionární body, musíme si uvědomit, že ne vždy musí řešení dokonvergovat do námi určeného stacionárního bodu, jelikož ve skutečné populaci je složitější diskrétní dynamika, kterou se nám nepovede popsat pomocí diferenciálních rovnic prvního řádu. Tzn. ve skutečné populaci se může vyskytovat i jiné stacionární řešení, které umožňuje soužití obou druhů jedinců.

Dále jsme stanovili předpoklady, které zjednodušily model víceúrovňového výběru na hierarchii dvou Moranových procesů, a tudíž jsme mohli sestavit makroskopický model víceúrovňového výběru. Ten popisuje chování populace na úrovni skupin. I v rámci tohoto modelu existují dvě stacionární řešení. Prvním stacionárním řešením je případ, kdy všechny skupiny v populaci nespolupracují, přičemž bylo ukázáno, že toto řešení je nestabilní. Druhým stacionárním řešením je stav, kdy všechny skupiny v populaci spolupracují. Pro tento případ jsme ukázali, že se jedná o asymptoticky stabilní řešení, a tudíž je toto řešení i evolučně stabilní strategie. Celkově tedy můžeme říci, že makroskopický model víceúrovňového výběru upřednostňuje spolupráci.

6 Numerické simulace

V předchozí Kapitole 5 jsme prováděli popis základní formulace víceúrovňového výběru z Kapitoly 3 a jeho modifikací z Kapitoly 4 pomocí idealizovaných modelů, které používají spojitý popis. V této kapitole ukážeme chování populace celého víceúrovňového modelu pomocí diskrétního popisu, který je proveden na základě numerických simulací. Ve všech případech zjišťujeme kritický poměr b/c , přičemž parametry b a c jsou myšleny ve smyslu (3.2), tj. zjišťujeme jaký musí být nejmenší poměr přínosu, který poskytuje spolupracující jedinec ostatním, a nákladu, který musí tento hráč vynaložit, aby začala populace upřednostňovat spolupráci.

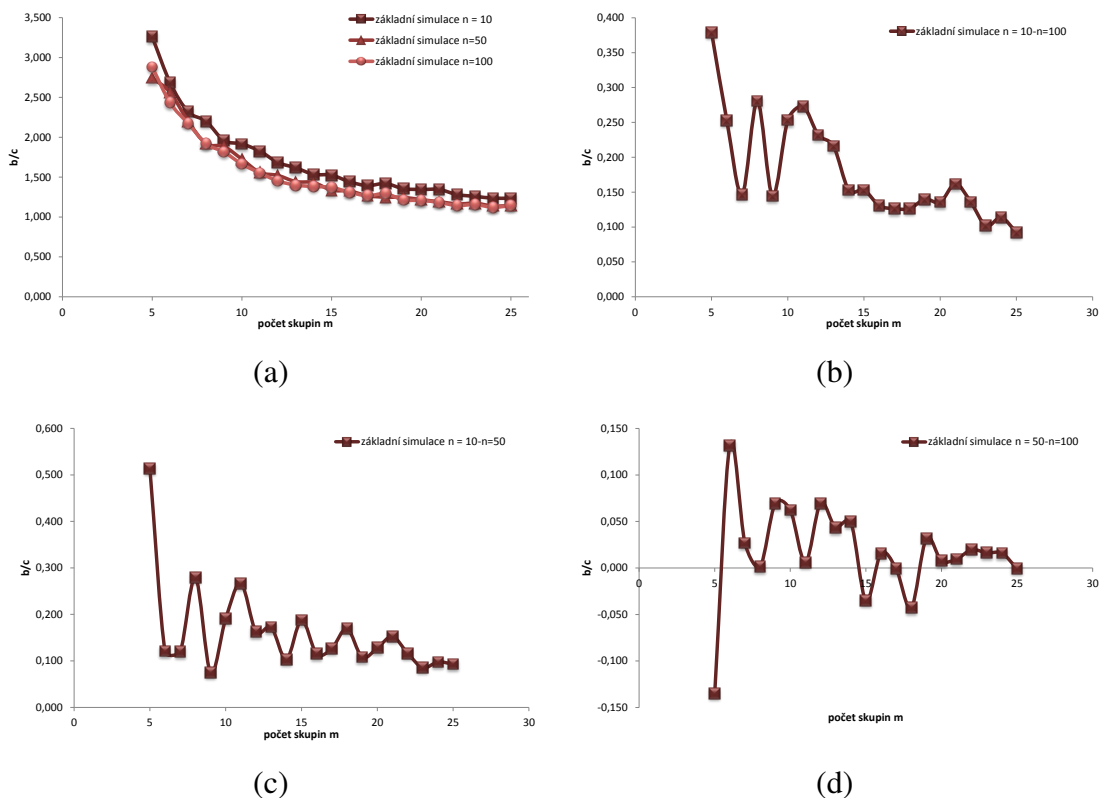
Pro všechny simulace jsme nastavili parametry na stejné hodnoty. Zvolené hodnoty jsou následující:

- Pravděpodobnost dělení skupin jsme zvolili malou, konkrétně $q = 10^{-3} \ll 1$. Tuto volbu jsme provedli z důvodu, abychom měli parametry simulace konzistentní s předpoklady z analytického modelu.
- Intenzitu výběru jsme nastavili na hodnotu $w = \frac{1}{10} \ll 1$, která značí slabou intenzitu výběru. Tato hodnota byla opět zvolena z důvodu konzistence simulace s analytickým modelem.
- Populace se na počátku každé simulace (tj. v čase $t = 0$) skládá z 50% spolupracujících a z 50% nespolečujících jedinců.
- Pro každou počáteční konfiguraci je provedeno 300 simulací. Výsledky z těchto simulací jsou poté zprůměrovány, a tím je získána výsledná hodnota simulace pro danou počáteční konfiguraci.

6.1 Základní model

Nejprve jsme provedli simulaci modelu uvedeného v Kapitole 3, se kterou budeme porovnávat výsledky numerických simulací pro modifikované modely. V této simulaci bylo naší snahou ukázat, jak je kritický poměr b/c závislý na počtu skupin m . Počet skupin jsme měnili v rozmezí hodnot $m = 5$ až $m = 25$. Maximální kapacita skupiny n byla po celou dobu konstantní, přičemž jsme ji postupně nastavili na hodnoty $n = 10$, $n = 50$ a $n = 100$. Velikost každé skupiny v čase $t = 0$ byla v rozmezí od 1 do 10 jedinců.

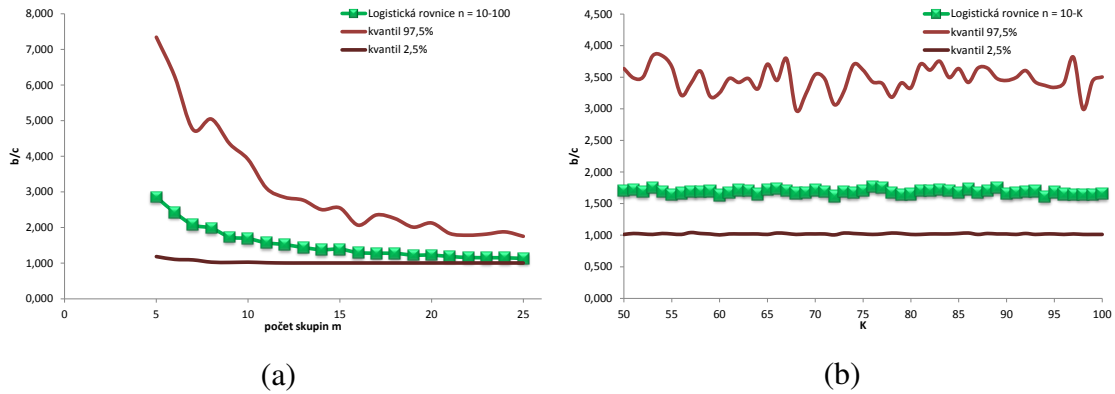
Na Obrázku 6.1 (a) je znázorněn graf závislosti kritického poměru b/c na počtu skupin m . V tomto grafu jsou vykresleny průběhy kritických poměrů pro všechny tři maximální kapacity skupin, které jsme si zvolili. Zdá se, že rozdíly mezi simulacemi pro různé maximální kapacity skupin n nejsou až tak zásadní, jedním z důvodů, který tuto skutečnost může způsobit, je, že má na výsledek velký vliv počet jedinců, který se nachází ve skupinách v čase $t = 0$. Dále se zdá, že se zvyšujícím se počtem skupin m kritický poměr klesá, tzn. pro větší počet skupin je spolupráce více podporována. Z Obrázků 6.1 (b) - (d) pak můžeme usoudit, že se zvyšující se maximální kapacitou skupiny n kritický poměr taktéž klesá. Pokud bychom však provedli simulace, ve kterých bude naplnění skupin v čase $t = 0$ z intervalu od 1 do n , tj. do maximální kapacity, mohli bychom dostat úplně odlišné výsledky.



Obrázek 6.1: (a) Srovnání výsledků simulací pro základní model. (b) Rozdíl v kritických poměrech b/c mezi simulacemi základního modelu, ve které má maximální kapacita skupiny hodnotu $n = 10$, a simulací, ve které je maximální kapacita skupiny nastavena na hodnotu $n = 100$. (c) Rozdíl v kritických poměrech b/c mezi simulacemi základního modelu, ve které má maximální kapacita skupiny hodnotu $n = 10$, a simulací, ve které je maximální kapacita skupiny nastavena na hodnotu $n = 50$. (d) Rozdíl v kritických poměrech b/c mezi simulacemi základního modelu, ve které má maximální kapacita skupiny hodnotu $n = 50$, a simulací, ve které je maximální kapacita skupiny nastavena na hodnotu $n = 100$.

6.2 Model využívající logistickou rovnici

V této sekci se budeme zabývat numerickou simulací modifikovaného modelu, ve kterém je maximální kapacita skupiny proměnná v čase t a řídí se logistickou rovnicí (podrobnější popis viz Kapitola 4.1).



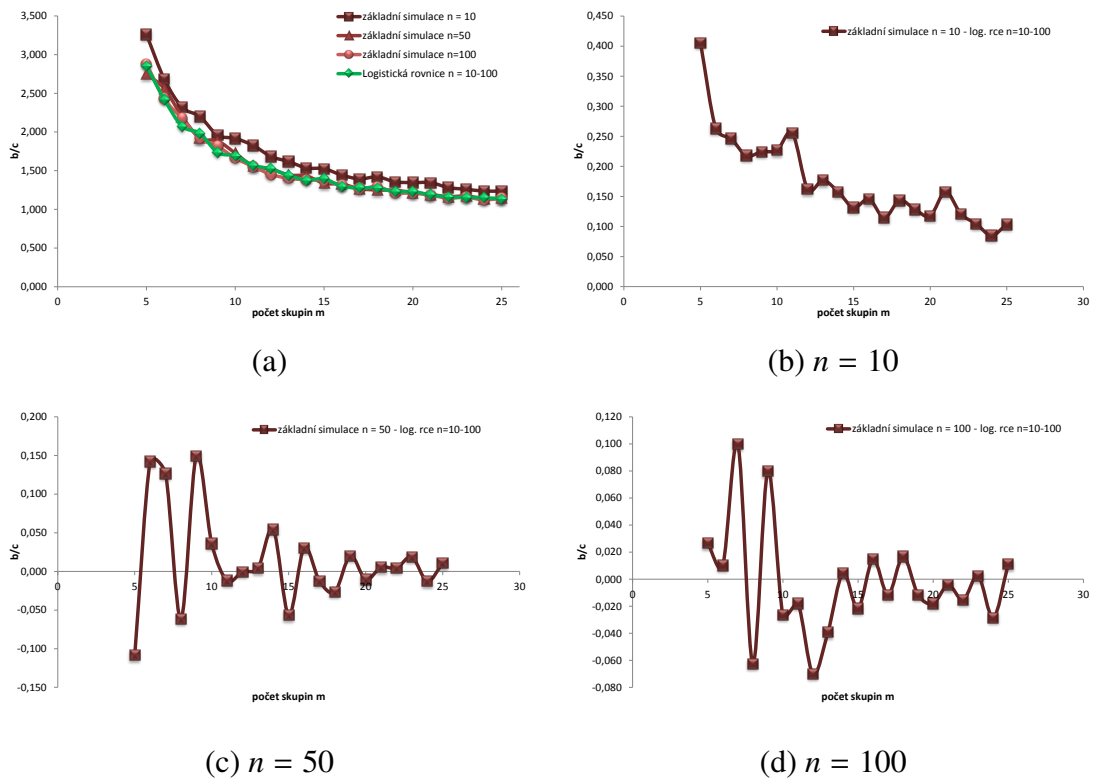
Obrázek 6.2: Simulace pro model využívající logistickou rovnici: (a) znázornění hodnot kritického poměru b/c v závislosti na počtu skupin m , (b) hodnoty kritického poměru b/c v závislosti na nosné kapacitě logistické rovnice K .

Simulaci jsme provedli konkrétně pro případ, kdy maximální kapacita skupiny v čase $t = 0$ je $n(0) = 10$. Tato kapacita v závislosti na čase narůstá podle logistické rovnice. Pro logistickou rovnici jsme zvolili nosnou kapacitu $K = 100$ a rychlost růstu $r = 0,1$. Každou skupinu jsme v čase $t = 0$ naplnili jedinci, jejichž počet se pohyboval v rozmezí 1 až 10 jedinců. Prováděli jsme simulaci závislosti kritického poměru b/c na počtu skupin m . Počet skupin v populaci se pohyboval v rozmezí $m = 5$ až $m = 25$. Výsledky jsme zaznamenali do grafu, který je zobrazen na Obrázku 6.2 (a). Jak již bylo uvedeno v úvodu této kapitoly, prováděli jsme pro každou počáteční konfiguraci 300 simulací a výslednou hodnotu určili zpřůměrováním výsledků. Proto jsme museli stanovit, zda je hodnota v grafu statisticky významná. O statistické významnosti jsme rozhodli na základě 2,5%-ního a 97,5%-ního kvantilu, které jsme vypočetli a zaznamenali společně s výsledky simulací do grafu na Obrázku 6.2 (a). Z výsledků se zdá, že hodnoty kritického poměru b/c získané numerickou simulací jsou statisticky významné, tzn. můžeme je považovat za směrodatné. Dále lze z grafu usoudit, že hodnota kritického poměru s rostoucím počtem skupin klesá, tzn. v populaci s větším počtem skupin je více rozšířena spolupráce než v populaci s počtem skupin menším.

Dále jsme provedli simulaci, ve které jsme uvažovali konstantní počet skupin, který jsme nastavili na hodnotu $m = 10$ a měnili jsme nosnou kapacitu logistické rovnice. Tato

hodnota se pohybovala v rozmezí od $K = 50$ do $K = 100$. Rychlost růstu logistické rovnice byla opět $r = 0,1$. Velikost každé skupiny v čase $t = 0$ byla v rozmezí od 1 do 10 jedinců. Touto simulací jsme získali průběh kritického poměru b/c v závislosti na nosné kapacitě K logistické rovnice, pomocí které je určována maximální kapacita skupin n . Tento průběh je zaznamenán v grafu na Obrázku 6.2 (b) a je opět doplněn o 2,5%-ní a 97,5%-ní kvantil. Z grafu se zdá, že zvyšující se nosná kapacita logistické rovnice nemá vliv na kritický poměr b/c .

6.2.1 Porovnání se základním modelem



Obrázek 6.3: (a) Srovnání výsledků simulací pro základní model a pro model využívající logistickou rovnici. (b) - (d) Rozdíl v kritických poměrech b/c mezi simulací základního modelu, ve které je maximální kapacita skupiny n , a simulací pro modifikovaný víceúrovňový výběr využívající logistickou rovnici.

Výsledky simulace, které jsme získali pro modifikovaný víceúrovňový výběr využívající logistickou rovnici, jsme porovnali s výsledky uvedenými v Kapitole 6.1, které jsme dostali při simulaci základního modelu. Toto porovnání je znázorněno v grafu na Obrázku 6.3 (a). Na Obrázcích 6.3 (b) - (d) je pak znázorněn rozdíl výsledků pro základní model a pro model využívající logistickou rovnici. Z těchto grafů lze usoudit, že pro mo-

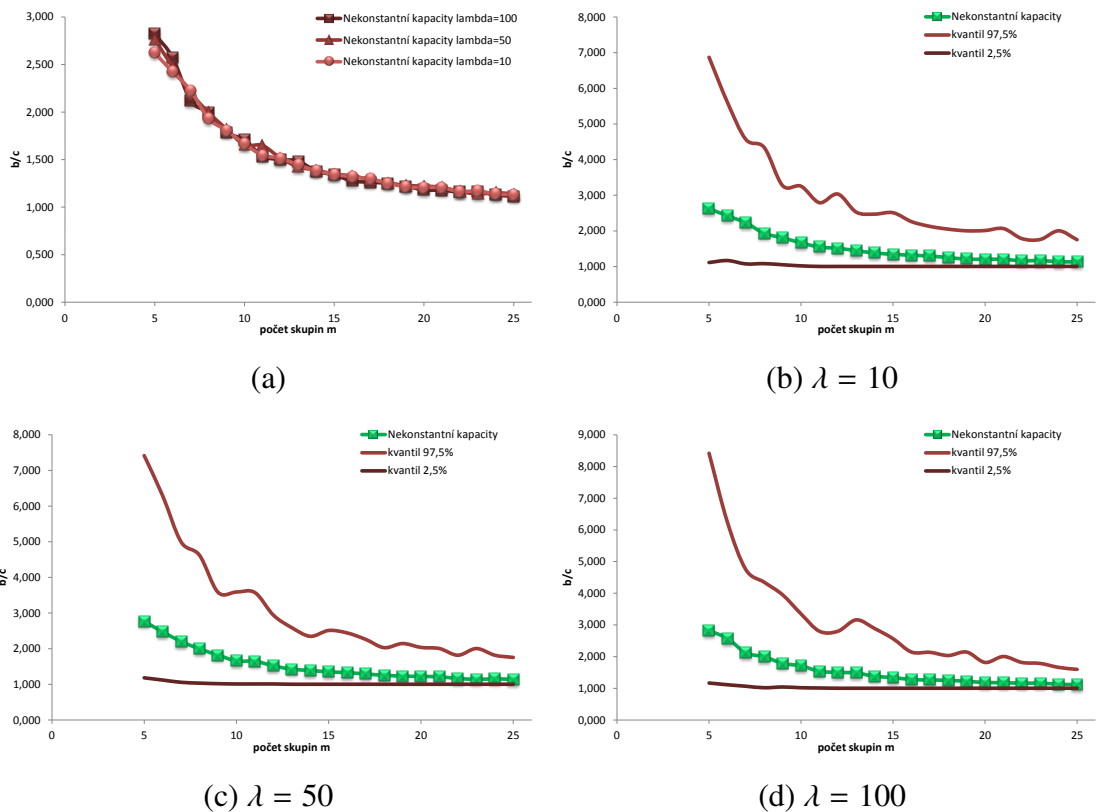
del využívající logistickou rovnici je kritický poměr menší, než pro základní model, který má maximální kapacitu konstantní a shodnou s počáteční hodnotou maximální kapacity pro logistickou rovnici, tzn. v tomto případě upřednostňuje lépe spolupráci model využívající logistickou rovnici. Na druhou stranu je ale kritický poměr pro tento model vyšší než pro model, který má maximální kapacitu skupiny konstantní a rovnou nosné kapacitě modelu využívajícího logistickou rovnici, tj. spolupráci lépe upřednostňuje základní model.

6.3 Model využívající Poissonovo rozdělení

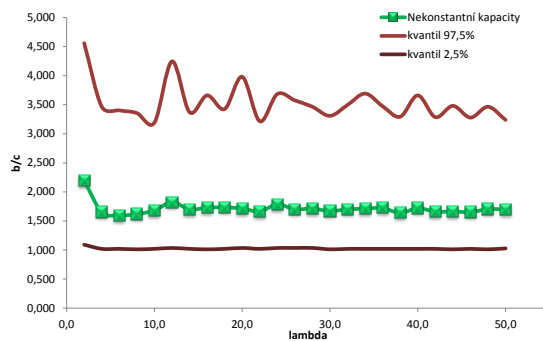
V této části se budeme zabývat numerickými simulacemi modifikovaného modelu, ve kterém nemají všechny skupiny stejnou maximální kapacitu, ale jejich kapacita se řídí podle Poissonova pravděpodobnostního rozdělení. Tento model je podrobněji popsán v Kapitole 4.2.

Nejprve jsme pomocí numerické simulace zjišťovali hodnoty kritického poměru b/c v závislosti na počtu skupin v populaci. Počet skupin se pohyboval v rozmezí hodnot $m = 5$ až $m = 25$. Parametr Poissonova rozdělení byl po celou dobu simulace konstantní. Celkem jsme provedli simulaci pro tři různé parametry λ , přičemž jsme volili hodnoty $\lambda = 10$, $\lambda = 50$ a $\lambda = 100$. Velikost každé skupiny v čase $t = 0$ jsme nastavili na hodnotu z intervalu 1 až 10 jedinců. Průběh kritického poměru b/c v závislosti na počtu skupin m pro všechny tři parametry λ je vykreslen v grafu znázorněném na Obrázku 6.4 (a). Z tohoto grafu lze usoudit, že rozdíl mezi výsledky pro různé hodnoty λ není nijak zásadní. Dále se z tohoto grafu zdá, že s klesající hodnotou λ klesá i hodnota kritického poměru b/c , tzn. v populacích s malou střední hodnotou pro maximální kapacitu skupiny se více spolupracuje než v populacích, které mají vyšší střední hodnotu maximální kapacity skupiny. Na Obrázcích 6.4 (b) - (d) jsou pak vykresleny grafy závislosti kritického poměru na počtu skupin v populaci pro každý parametr λ zvlášť. Navíc jsou tyto grafy doplněny o průběh 2,5%-ního a 97,5%-ního kvantilu. Kvantily jsme stanovili, abychom mohli určit statistickou významnost výsledků simulací, jelikož tyto výsledky, jak již bylo řečeno v úvodu této kapitoly, jsou získány zprůměrováním určitého počtu hodnot, tzn. potřebujeme potvrdit, že se jedná o směrodatné hodnoty. Z výsledků se zdá, že se zvyšujícím se počtem skupin m klesá hodnota kritického poměru, tzn. v populaci s více skupinami se lépe spolupracuje.

Dále jsme určovali hodnoty kritického poměru b/c v závislosti na parametru Poissonova rozdělení λ . Simulaci jsme provedli pro konstantní počet skupin $m = 10$ a pro



Obrázek 6.4: Simulace pro model, ve kterém jsou velikosti skupiny určeny pomocí Poissonova rozdělení



Obrázek 6.5: Simulace pro model, ve kterém jsou velikosti skupiny určeny pomocí Poissonova rozdělení, přičemž kritická hodnota je vykreslena v závislosti na parametru λ .

mění se parametr Poissonova pravděpodobnostního rozdělení λ , kterým se řídí maximální kapacita skupin v populaci. Hodnoty tohoto parametru jsme měnili v rozmezí od $\lambda = 1$ do $\lambda = 50$. Velikost každé skupiny v čase $t = 0$ byla z intervalu od 1 do 10 jedinců. Výsledky získané touto simulací jsou vykresleny do grafu, který je znázorněn na Obrázku 6.5 a jsou opět doplněny o průběh 2,5%-ního a 97,5%-ního kvantilu. Z výsledků lze usoudit, že do hodnoty $\lambda = 4$ kritický poměr klesá, tzn. v populaci se lépe spolupra-

cuje. Od hodnoty $\lambda = 4$ však začíná průběh mírně růst, proto se budeme snažit výsledky od této hodnoty parametru proložit přímkou (provedeme jednoduchou regresi) a budeme určovat její statistickou významnost, tzn. budeme provádět regresní analýzu, jejíž princip včetně potřebných vztahů je popsán v knize [5] na str. 88 - 99. Nejdříve si určíme rovnici regresní přímky, jejíž tvar je:

$$y = \beta_1 \cdot \lambda + \beta_0, \quad (6.1)$$

přičemž $y = b/c$ a hodnoty koeficientů jsou $\beta_1 = 0,000685$ a $\beta_0 = 1,675598$. Dále stanovíme standardní chyby koeficientů. Tyto chyby pro náš příklad nabývají hodnot $SE(b_0) = 0,009137$ a $SE(b_1) = 0,000303$.

Nyní budeme provádět t-test hypotézy $\beta_1 = 0$, tzn. proměnná λ nemá vliv na hodnotu y , na hladině významnosti $\alpha = 0,05$ při oboustranné alternativě $\beta_1 \neq 0$. Tuto hypotézu zamítneme, pokud bude platit:

$$|t_1| > t_{1-\frac{\alpha}{2}}(n-2), \quad (6.2)$$

kde t_1 je hodnota t-statistiky koeficientu β_1 a pro náš příklad vyšla $t_1 = 2,261583$, a $n-2$ je počet stupňů volnosti, v našem případě platí $n-2 = 27898$. Jelikož nerovnost (6.2) je pro náš případ splněna, zamítli jsme hypotézu $\beta_1 = 0$ na hladině významnosti $\alpha = 0,05$, z čehož plyne, že parametr Poissonova rozdělení λ je při odhadu hodnoty kritického poměru b/c statisticky významný.

Dále určíme standardní chybu odhadu y , která je $SE(y) = 0,679412$ a provedeme test významnosti regrese, tzn. bude nás zajímat, zda souhrnný vliv proměnných je významný. Provedeme tudíž F-test hypotézy H_0 , že všechny koeficienty kromě absolutního členu jsou nulové, na hladině významnosti $\alpha = 0,05$. Tuto hypotézu zamítneme, pokud bude platit nerovnost:

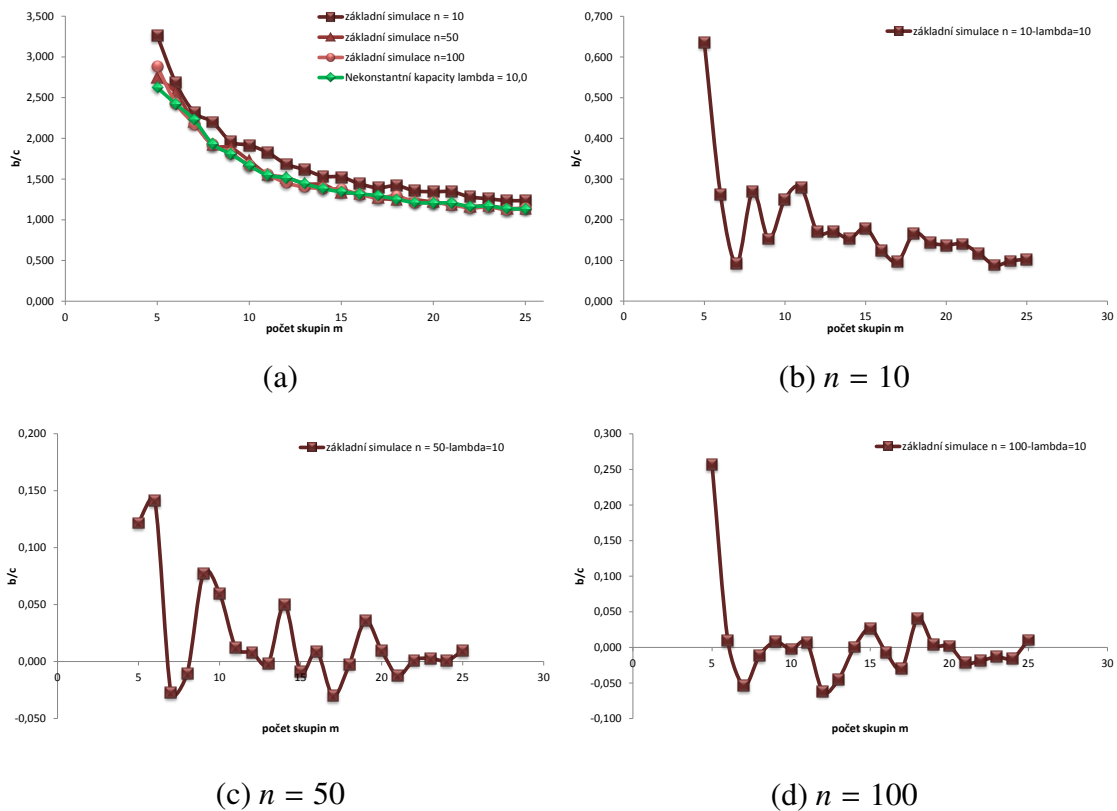
$$F > F_{1-\alpha}(p-1, n-p), \quad (6.3)$$

kde F je F-statistika, jejíž hodnota pro naší simulaci vyšla $F = 5,144758$. Zjistili jsme, že nerovnost (6.3) je pro naši simulaci splněna, tzn. hypotézu H_0 jsme zamítli na hladině významnosti $\alpha = 0,05$, z čehož nám vyplývá, že mezi hodnotami parametru λ a hodnotami kritického poměru b/c , které jsme získali pomocí numerických simulací, je statisticky významný vztah, tzn. regrese je statisticky významná.

6.3.1 Porovnání se základním modelem

Opět jsme provedli porovnání výsledků získaných pro tento model s výsledky získanými pro základní model, které jsou uvedeny v Kapitole 6.1, toto srovnání máme pro parametr

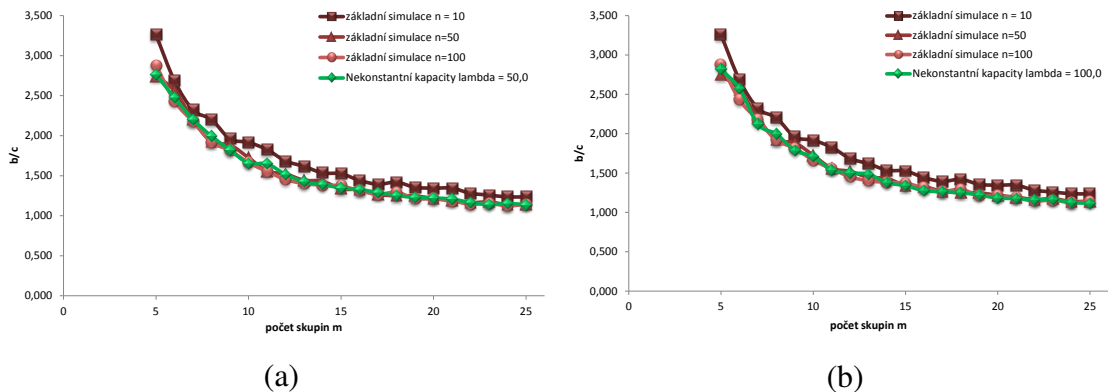
Poissonova rozdělení $\lambda = 10$ vykresleno do grafu na Obrázku 6.6 (a). Pro hodnoty parametru $\lambda = 50$ a $\lambda = 100$ je pak srovnání se simulacemi základního modelu vykresleno v grafech na Obrázku 6.7.



Obrázek 6.6: (a) Srovnání výsledků simulací pro základní model a pro model, ve kterém je maximální kapacita skupin určena podle Poissonova rozdělení. (b) - (d) Rozdíl v kritických poměrech b/c mezi simulací základního modelu, ve které je maximální kapacita skupiny n , a simulací pro modifikovaný víceúrovňový výběr, ve kterém se kapacita skupin řídí Poissonovým pravděpodobnostním rozdělením, přičemž $\lambda = 10$.

Na Obrázcích 6.6 (b) - (d) jsou vykresleny grafy znázorňující rozdíl výsledků pro základní model a pro model využívající Poissonovo pravděpodobnostní rozdělení, jehož parametr má hodnotu $\lambda = 10$. Lze z nich usoudit, že pro model využívající Poissonovo rozdělení s parametrem $\lambda = 10$ je kritický poměr menší než pro základní model, jehož maximální kapacita skupin odpovídá parametru λ Poissonova rozdělení, tzn. model využívající Poissonovo rozdělení lépe podporuje spolupráci. Pokud však tento model porovnáme se základním modelem, jehož maximální kapacita skupin n je vyšší než parametr λ , dojde od určité hodnoty n k tomu, že kritický poměr modelu využívajícího Poissonovo rozdělení bude vyšší než pro model základní, tzn. v základním modelu bude lépe upřednostněna spolupráce. Stejně vlastnosti mají i výsledky simulací modifikovaných modelů využíva-

jících Poissonovo rozdělení, ve kterých byl parametr λ nastaven na hodnotu $\lambda = 50$ a $\lambda = 100$.



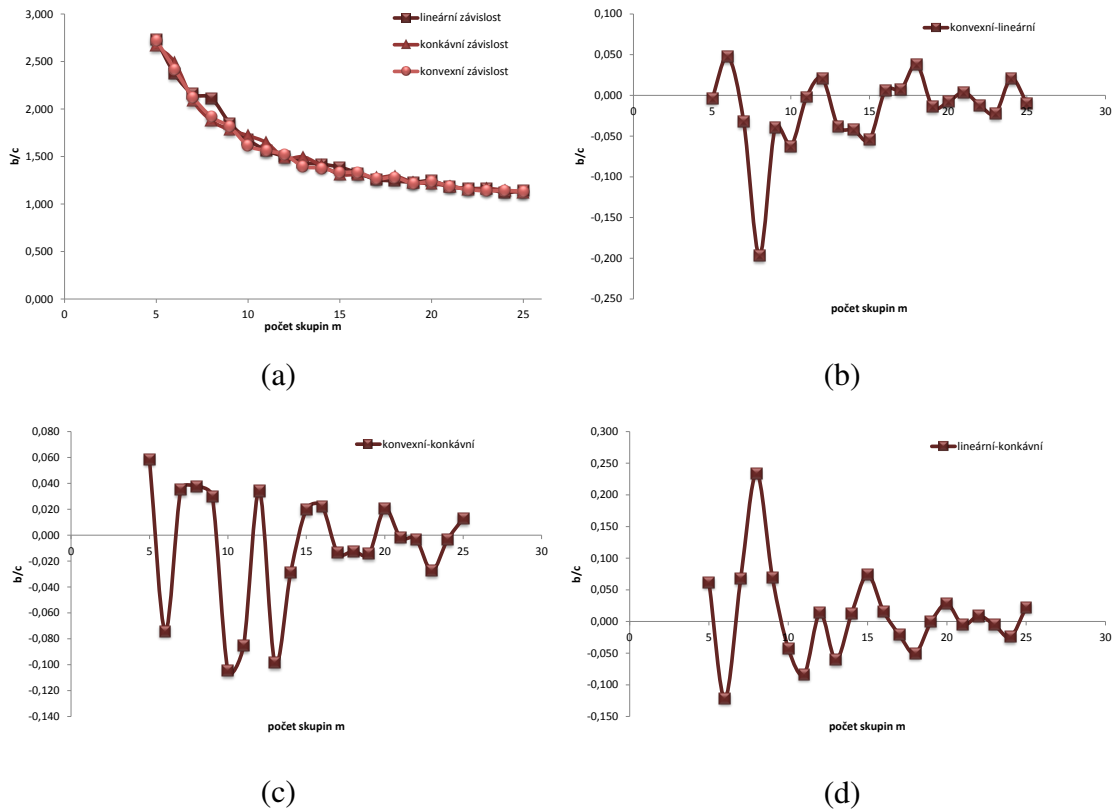
Obrázek 6.7: Srovnání výsledků simulací pro základní model a pro model, ve kterém je maximální kapacita skupin určena pomocí Poissonova rozdělení.

6.4 Model závislý na podílu spolupráce

Poslední simulace jsme prováděli pro třetí modifikaci základního modelu, ve kterém je maximální kapacita skupin závislá na podílu spolupracujících jedinců v populaci. Podrobnější popis je uveden v Kapitole 4.3. Poznamenejme k této simulaci, že z technických důvodů se kapacita pouze navyšuje. Pokud vyjde v závislosti na podílu spolupracujících jedinců maximální kapacita skupiny menší než je současná hodnota, pak zůstane kapacita nezměněna.

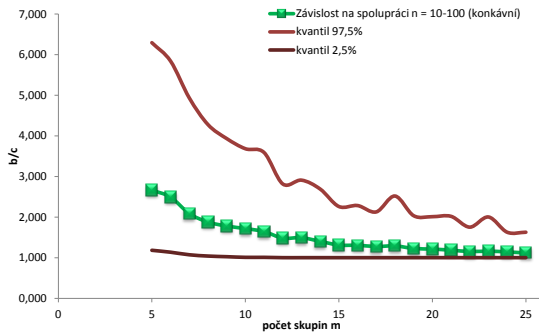
V této simulaci jsme opět zjišťovali, jak je kritický poměr b/c závislý na počtu skupin m . Počet skupin jsme měnili v rozmezí od $m = 5$ do $m = 25$. Maximální kapacita skupin byla závislá na podílu spolupracujících jedinců ve skupinách, přičemž plně nespoluupracující skupina měla kapacitu nastavenou na hodnotu $K_1 = 10$ a plně spolupracující skupina na hodnotu $K_2 = 100$. Pro smíšené skupiny se hodnota maximální kapacity řídila mocninnou funkcí, jejíž exponent p postupně nabýval hodnot $p = 0,5$ (konkávní funkce), $p = 1$ (lineární funkce) a $p = 2$ (konvexní funkce). Velikost každé skupiny v čase $t = 0$ byla v rozmezí od 1 do 10 jedinců.

Na Obrázku 6.8 (a) je znázorněn graf závislosti kritického poměru b/c na počtu skupin m . V tomto grafu jsou vykresleny průběhy kritických hodnot poměrů pro všechny tři funkce, které popisují velikost maximální kapacity skupiny v závislosti na podílu spolupracujících jedinců ve skupině. Zdá se, že rozdíly mezi simulacemi pro různé popisy maximální kapacity skupiny nejsou až tak zásadní. V grafech na Obrázku 6.9 je pak prů-

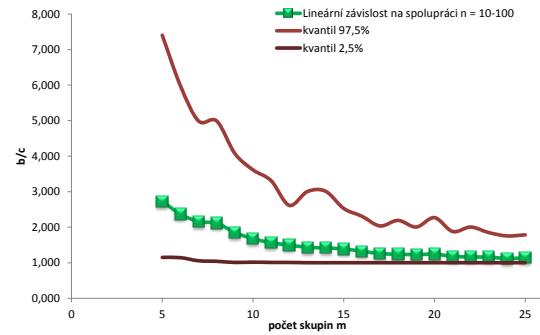


Obrázek 6.8: (a) Srovnání výsledků simulací pro modifikovaný model, ve kterém je maximální kapacita skupin závislá na podílu spolupráce ve skupině. (b) Rozdíl v kritických poměrech b/c mezi simulací modifikovaného modelu s konvexním průběhem závislosti na spolupráci a simulací s lineárním průběhem závislosti. (c) Rozdíl v kritických poměrech b/c mezi simulací modifikovaného modelu s konvexním průběhem závislosti na spolupráci a simulací s konkávním průběhem závislosti. (d) Rozdíl v kritických poměrech b/c mezi simulací modifikovaného modelu s lineárním průběhem závislosti na spolupráci a simulací s konkávním průběhem závislosti.

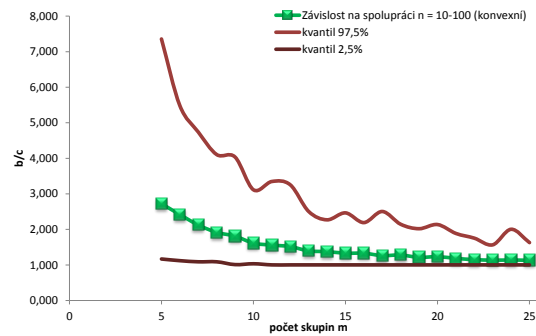
běh závislosti kritického poměru b/c na počtu skupin v populaci m vykreslen zvlášť pro každou funkci popisující maximální kapacitu skupiny. Tyto grafy jsou navíc doplněny o průběh 2,5%-ního a 97,5%-ního kvantilu. Kvantily jsme určovali, abychom mohli rozhodnout o statistické významnosti dat získaných numerickou simulací. Z grafů lze usoudit, že se zvyšujícím se počtem skupin m kritický poměr klesá, tzn. v populaci s větším počtem skupin je lépe podporována spolupráce. Z grafů na Obrázcích 6.8 (b) - (d) pak můžeme usoudit, že s klesajícím exponentem mocninné funkce popisující maximální kapacitu skupiny, klesá kritický poměr b/c , tzn. v těchto populacích se více spolupracuje.



(a) Konkávní průběh funkce



(b) Lineární průběh funkce

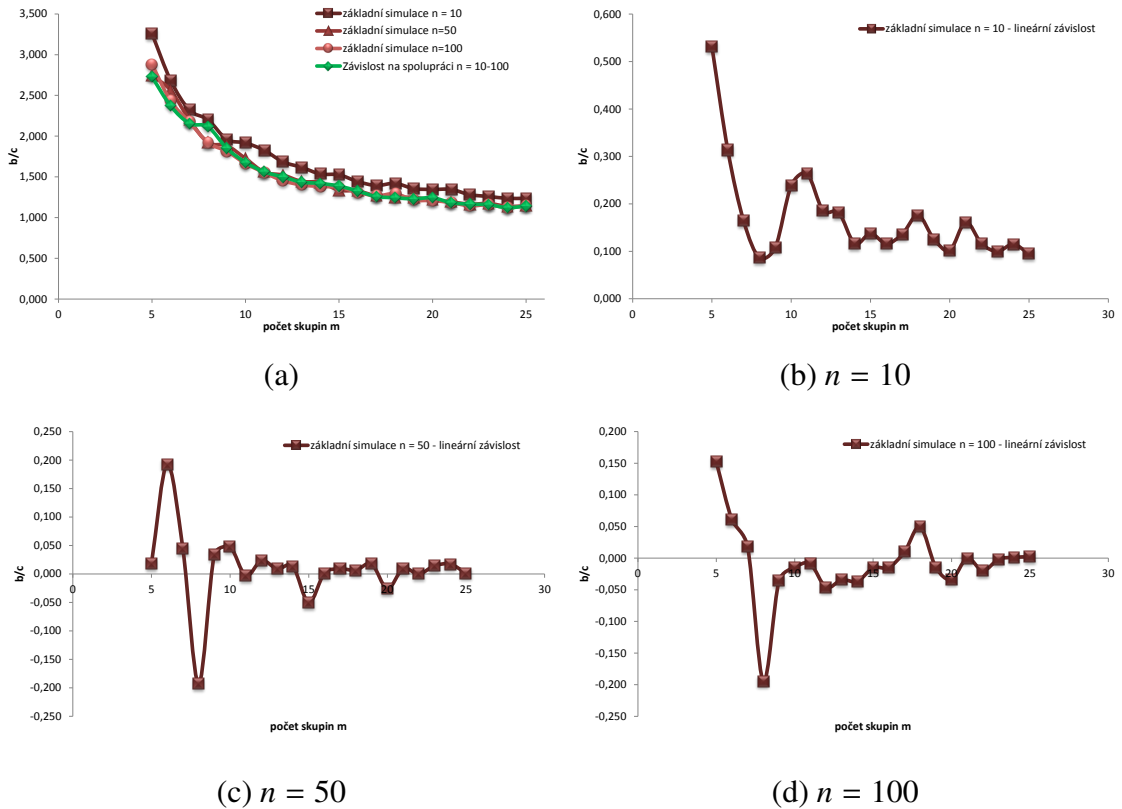


(c) Konvexní průběh funkce

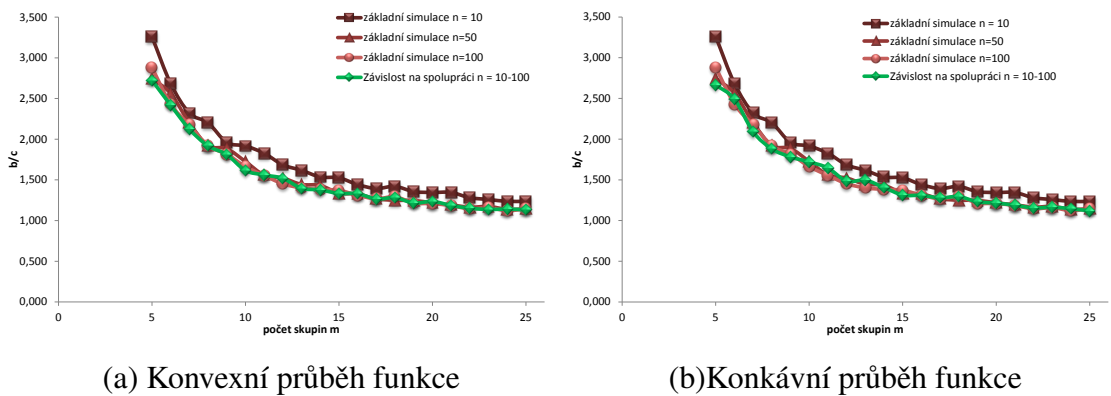
Obrázek 6.9: Simulace pro model, ve kterém je velikost skupiny závislá na podílu spolupráce ve skupině.

6.4.1 Porovnání se základním modelem

Nakonec jsme výsledky těchto simulací srovnali s výsledky simulací základní verze více-úrovňového výběru, které byly popsány v Kapitole 6.1. Toto porovnání je pro model, ve kterém je maximální kapacita skupiny lineárně závislá na podílu spolupráce, znázorněno v grafu na Obrázku 6.10 (a). Pro konvexní a konkávní průběh této závislosti je srovnání znázorněno v grafech na Obrázku 6.11. Na Obrázcích 6.10 (b) - (d) je pak znázorněn rozdíl výsledků pro základní model a pro modifikovaný model, který využívá lineární závislost maximální kapacity skupiny na podílu spolupracujících jedinců. Z těchto grafů lze usoudit, že se v populaci modifikované verze lépe spolupracuje než v populaci základní verze, kde je maximální kapacita skupiny malá, tzn. hodnoty kritického poměru jsou pro modifikovanou verzi menší, avšak se zvyšující se maximální kapacitou skupiny základního modelu, se kritický poměr b/c čím dál více přibližuje hodnotám modifikované verze. Stejný závěr jsme usoudili i pro případ, kdy je průběh funkce popisující závislost maximální kapacity skupiny na podílu spolupracujících jedinců konkávní či konvexní.



Obrázek 6.10: (a) Srovnání výsledků simulací pro základní model a pro modifikovaný model, ve kterém je maximální kapacita skupin určena podle podílu spolupráce v dané skupině. (b) - (d) Rozdíl v kritických poměrech b/c mezi simulací základního modelu, ve které je maximální kapacita skupiny n , a simulací pro modifikovaný víceúrovňový výběr, ve kterém je kapacita skupin lineárně závislá na podílu spolupracujících jedinců v populaci.



Obrázek 6.11: Srovnání výsledků simulací pro základní model a pro model, ve kterém je maximální kapacita skupin určena podle podílu spolupráce v dané skupině.

6.5 Shrnutí

V této kapitole jsme se zabývali numerickými simulacemi víceúrovňového výběru v základní formulaci a jeho modifikací, pomocí kterých se nám povedlo získat detailnější

popis vývoje populace než pomocí analytických modelů uvedených v Kapitole 5. Pomocí těchto simulací jsme se snažili určit kritickou hodnotu poměru b/c , která udává hraniční hodnotu mezi stavem, kdy model podporuje nespolupráci (pro poměr menší než kritická hodnota), a stavem, kdy je v modelu podporována spolupráce (pro poměr větší než kritická hodnota). Tuto hodnotu se nám podařilo nalézt pro všechny námi nadefinované konfigurace, tudíž můžeme říct, že při vhodně zvolených parametrech docílíme toho, že víceúrovňový výběr či jeho modifikace upřednostňuje spolupráci. Navíc po porovnání s výsledky z Kapitoly 5 můžeme říci, že ve víceúrovňovém výběru i jeho modifikacích převažuje pro poměr b/c , který je vyšší než kritická hodnota, vliv makroskopického modelu a pro poměr nižší převažuje vliv mikroskopického modelu. Dále jsme zjistili, že ve všech verzích víceúrovňového výběru platí, že při zvyšujícím se počtu skupin, klesá hodnota kritického poměru, tzn. čím více skupin, tím lépe je podporována spolupráce, a dochází ke snížení vlivu parametrů b a c na výsledek.

Jako další jsme se snažili ukázat závislost kritického poměru b/c na parametru, který má vliv na maximální kapacitu skupiny. Pro víceúrovňový výběr využívající logistickou rovnici byla tímto parametrem nosná kapacita logistické rovnice K , pro kterou jsme zjistili, že nemá zásadní vliv na hodnotu kritického poměru. Pro model využívající Poissonovo pravděpodobnostní rozdělení byla zkoumána závislost na parametru λ tohoto rozdělení, zde jsme zjistili, že do určité hodnoty parametru λ kritická hodnota klesá, pak však dojde ke zlomu a kritická hodnota poměru b/c začne pro zvyšující se hodnotu parametru λ mírně růst. Tento růst se zdá být lineární a pomocí regresní analýzy jsme zjistili, že je statisticky významný. Z toho můžeme tudíž usoudit, že pro zvyšující se hodnotu parametru λ se v populaci mírně zhoršují podmínky pro spolupráci.

Nakonec jsme provedli srovnání výsledků simulací pro modifikované verze víceúrovňového výběru s výsledky simulací pro základní model víceúrovňového výběru. V tomto případě jsme usoudili, že pokud si budou odpovídat maximální kapacita skupiny základní verze s parametrem λ modifikované verze využívající Poissonovo rozdělení, pak budou v modifikované verzi podmínky pro spolupráci lepší než v základní verzi. Totéž se zdá být platné i pokud maximální kapacita skupiny základní formulace bude odpovídat hodnotě $n(0)$ modifikované verze využívající logistickou rovnici či hodnotě K_1 modifikované verze závislé na podílu spolupracovníků. Pokud se však bude hodnota maximální kapacity skupiny v základním víceúrovňovém modelu zvyšovat dojde od určité hodnoty ke zlomu a v základní formulaci budou lepší podmínky pro spolupráci než v kterékoliv modifikované verzi.

7 Závěr

Úkolem této bakalářské práce bylo sestavit a provést analýzu matematických modelů z evoluční dynamiky, přičemž jsme se zaměřili na vývoj populace pro víceúrovňový výběr a jeho možné modifikace.

V první kapitole jsme si zavedli základní pojmy z oblasti diferenciálních rovnic, teorie her a evoluční teorie her, abychom měli dostatečný teoretický základ pro další práci. V druhé části byla zadefinována přesná formulace víceúrovňového výběru a jeho modifikací, přičemž byla použita evoluční hra typu Věžňovo dilema. Ta byla zvolena proto, že její dominantní strategií je strategie nespolupracovat, tzn. pokud chceme ukázat, že víceúrovňový výběr podporuje spolupráci, pak hra typu Věžňovo dilema je nejhorší možný případ, který jsme si mohli zvolit. Modifikované verze, které jsme si zadefinovali, se od základní formulace lišili v definici maximální kapacity skupin.

Hlavní část práce se poté zabývá sestavením mikroskopických modelů a makroskopického modelu námi zadefinovaných skupinových výběrů. Pro mikroskopické modely, které se zabývají chováním populace na úrovni jedinců, byly nalezeny pevné body a prošetřena jejich stabilita. Zjistili jsme, že pro mikromodely všech námi zformulovaných víceúrovňových výběrů platí, že mají dvě stacionární řešení, a to asymptoticky stabilní stav, ve kterém všichni jedinci v rámci populace v mikromodelu nespolupracují, a nestabilní stav, kdy všichni spolupracují, tzn. všechny mikroskopické modely upřednostňují nespolupracující strategii. Přestože neexistují jiné pevné body než tyto dva, měli bychom si uvědomit, že ve skutečné populaci následkem složitější diskrétní dynamiky ne vždy musí řešení dokonvergovat do pevného bodu, avšak stav, kdy dojdeme k jinému řešení, nedokážeme v našem zjednodušeném modelu matematicky popsat. Zároveň bylo pro tyto modely prozkoumáno jejich řešení, vliv volby parametrů na jeho průběh a bylo provedeno vzájemné porovnání. Zjistili jsme, že naše modifikované verze mírně zpomalují rychlost konvergence k pevnému bodu.

Dále jsme stanovili předpoklady, které zjednodušili náš model na hierarchii dvou Moranových procesů, což nám umožnilo sestavit matematický popis makroskopického modelu, který se zabývá vývojem populace na úrovni skupin. I pro tento model jsme určili pevné body a jejich stabilitu. Opět jsme dostali dvě stacionární řešení, přičemž v tomto

případě byl asymptoticky stabilní stav ten, ve kterém celá populace (tj. všechny skupiny) spolupracuje, a nestabilním stavem byla nespolupráce celé populace, tzn. v makroskopickém modelu je podporována spolupráce. I zde jsme se zabývali průběhem řešení tohoto modelu, který nám potvrdil asymptotickou stabilitu stavu, že všichni jedinci spolupracují.

V poslední části jsme provedli numerické simulace, které doplnily naše modely o výsledky, které vzniknou vzájemnou kombinací obou úrovní, přičemž nejsou zavedena žádná zjednodušení. Pomocí numerických simulací jsme dokázali získat detailnější popis chování populace než pomocí analytických modelů. Pro všechny simulace, které jsme provedli, se nám podařilo najít kritickou hodnotu poměru b/c , přičemž pro hodnoty poměru menší než tato kritická hodnota platí, že vývoj populace je více ovlivněn mikroskopickým modelem, a tudíž je podporována nespolupráce. Pro hodnoty poměru b/c vyšší než kritická hodnota je vývoj populace více ovlivněn makroskopickým modelem, což znamená, že jsou v populaci podporováni spolupracující jedinci. Zjistili jsme, že pro všechny verze víceúrovňového modelu lze usoudit, že pro zvyšující se počet skupin jsou v populaci lepší podmínky pro spolupráci, tzn. hodnota kritického poměru klesá. Dále jsme zjistili, že pro verzi využívající Poissonovo rozdělení se zdá, že s rostoucí hodnotou parametru λ dochází v populaci k mírnému zhoršení podmínek pro spolupráci, tj. hodnota kritického poměru roste. V modifikované verzi víceúrovňového modelu využívajícího logistickou rovnici, nám pomocí simulací vyšlo, že nosná kapacita logistické rovnice nemá zásadní vliv na hodnotu kritického poměru.

Literatura

- [1] **M. A. Nowak:** *Evolutionary Dynamics: Exploring the Equations of Life*. Harvard University Press, Cambridge, 2006. ISBN 0-674-02338-2.
- [2] **M. A. Nowak:** *Five Rules for the Evolution of Cooperation*. Science, vol. 314, no. 5805, p. 1560-1563 (2006). ISSN 1095-9203.
- [3] **A. Trauslen, M. A. Nowak:** *Evolution of cooperation by multilevel selection*. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, vol. 103, no. 29, p. 10952-10955 (2006). ISSN 1091-6490.
- [4] **W. G. Kelley, A. C. Peterson:** *The Theory of Differential Equations: Classical and Qualitative*. Second edition. Springer, 2010. ISBN 978-1-4419-5782-5.
- [5] **J. Reif:** *Metody matematické statistiky*. 1. vydání - dotisk. Západočeská univerzita v Plzni, 2002. ISBN 80-7082-593-6.
- [6] **J. Reif, Z. Kobeda:** *Úvod do pravděpodobnosti a spolehlivosti*. 2. vydání - dotisk. Západočeská univerzita v Plzni, 2002. ISBN 80-7043-333-7.
- [7] **J. M. Smith, G. R. Price:** *The Logic of Animal Conflict*. Nature, vol. 246, no. 5427, p. 15-18 (1973). ISSN 0028-0836.
- [8] **J. N. Webb:** *Game Theory: Decisions, Interaction and Evolution*. Springer, London, 2007. ISBN 1-84628-423-6.