

# Multiagentový model evolúcie výberu životného prostredia

Peter Tóth<sup>1</sup>, Daniel Frynta<sup>2</sup>, Cyril Brom<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Matematicko-fyzikálna fakulta, Univerzita Karlova v Praze

Ke Karlovu 3, 121 16 Praha 2

peter.gabriel.toth@gmail.com, brom@ksvi.mff.cuni.cz

<sup>2</sup>Přírodovědecká fakulta, Univerzita Karlova v Praze

Albertov 6, 128 43 Praha 2

frynta@centrum.cz

## Abstrakt

Podľa istej teórie (Storch a Frynta, 1999) si niektoré živočíšne druhy vyberajú svoje životné prostredie podľa jeho znakov, ktoré len nepriamo určujú vhodnosť prostredia pre daný druh. Jedinci dedia schopnosť rozlišovania určitého súboru znakov prostredia (vysoké stromy, skaly), môžu však rozšíriť/zúžiť tento súbor o nejaký náhodný prvok. Predpokladá sa, že v procese evolúcie získali niektoré druhy schopnosť vyberať si prostredie s vysokou hodnotou vhodnosti práve na základe prítomnosti určitých znakov prostredia. Pokiaľ vieme, táto teória zatiaľ nebola testovaná pomocou výpočtového modelu pracujúceho s autonómnymi agentmi. V našej práci predkladáme takýto model popisujúci životný cyklus autonómnych jedincov umiestnených v ich životnom prostredí na študovanie evolúcie výberu životného prostredia podľa zmienenej teórie. Výsledky simulácie ukazujú schopnosť jedincov adaptovať sa na dané životné prostredie prostredníctvom výberu vhodných skupín rozpoznávacích znakov prostredia a vznik separovaných skupín jedincov v rámci jedného druhu. Teória by tak mohla pomôcť vysvetliť evolúciu nových druhov bez toho, aby dochádzalo k priestorovej separácii z dôvodu zmeny prostredia.

## 1 Úvod

Požiadavky niektorých druhov na životné prostredie sa zdajú byť založené na jednoduchých povrchových vlastnostiach prostredia, ako je vzhľad vegetácie alebo charakter krajiny. Napríklad, žltouchvosť domový uprednostňuje "skalnaté" povrchy, bez ohľadu na ostatné prvky prostredia – osídľuje holé vrcholce hôr, malé skaly, rovnako tak ľudské stavby (Storch a Frynta, 1999). To vedie k predpokladu, že niektoré živočíšne druhy si vyberajú svoje životné prostredie na základe prítomnosti povrchových vlastností – znakov prostredia, ako sú napríklad vysoké stromy, skaly alebo sedlové strechy. Tieto znaky slúžia jedincovi ako akýsi kľúč k rozpoznaní čo najvhodnejšej krajiny pre jeho usídlenie a rozmnožovanie, pričom tieto znaky môžu s vhodnosťou pre život súvisieť priamo, nepriamo alebo vôbec

nesúvisieť. Storch a Frynta (1999) predpokladajú, že schopnosť vyberať si prostredie s vysokou hodnotou vhodnosti na základe prítomnosti určitých znakov prostredia získali druhy v procese evolúcie – jedinci dedia preferencie určitého súboru znakov prostredia, môžu však mutáciou rozšíriť tento súbor o nejaký náhodný prvok. Rozšírenie súboru preferovaných znakov prostredia takto môže viesť k výberu rozličného životného prostredia zo strany jedincov toho istého druhu a v konečnom dôsledku k postupnej speciacii.

Storch a Frynta predstavili jednoduchý model, na ktorom testovali túto teóriu. V ich modeli bol živočíšny druh reprezentovaný súborom preferovaných znakov. Tento súbor znakov si mohol druh v jednom kroku evolúcie rozšíriť/zúžiť o ľubovoľný znak, pričom ak táto zmena bola pre druh prospešná (umožňovala osídliť prostredie s väčšou vhodnosťou pre život), zafixovala sa, v opačnom prípade sa druh vrátil k pôvodnému súboru preferovaných znakov. Skúmalo sa priestorové rozloženie a prekrytie životného prostredia dvoch druhov. Životné prostredie bolo reprezentované dvomi tisícmi diskretných oblastí, pričom každá z nich bola charakterizovaná náhodne vygenerovanou hodnotou vhodnosti a desiatimi znakmi prostredia. V závere Storch a Frynta uvádzajú, že v každej simulácii sa dvojica druhov rýchlo špecifikovala na rôzne typy životného prostredia a počet oblastí, o ktoré by mali oba druhy spoločný záujem, bol minimálny až nulový.

Autori v článku pripúšťajú, že ich model je kvôli jednoduchosti návrhu príliš nerealistický. Ako príklady nedostatkov uvádzajú, že jednotlivé znaky prostredia vzájomne nesúvisia a to, že každý z dvojice druhov môže svoje životné prostredie obmedziť na ľubovoľnú veľkosť. Priznávajú, že ak by znaky prostredia spolu aspoň čiastočne súviseli a druhy by nemohli zúžiť svoj životný priestor pod určitú minimálnu veľkosť, výsledky simulácií by sa mohli odlišovať.

Rozhodli sme sa vypracovať multiagentový model umožňujúci simuláciu správania sa živočíšnych druhov

na základe predstavenej teórie. V modeli by ako entity nevystupovali živočíšne druhy, ale jedince prislúchajúce jednotlivým druhom. Model by používal rozsiahlejšiu mapu životného prostredia, kde by znaky prostredia súviseli medzi sebou, ako aj s vhodnosťou jednotlivých oblastí pre život jedincov. Navyše, kolonizácia jednotlivých oblastí by bola despotická, t.j. každá oblasť by mohla byť osídlená len jedným jedincom.

Predpokladáme, že multiagentový model umožní simulovať evolúciu výberu životného prostredia omnoho detailnejšie ako predchádzajúci model. Väčšina javov umelo pridaných do predchádzajúceho modelu sa pri dobre navrhnutom multiagentovom modeli bude diať implicitne, napríklad spomenutá fixácia výhodných preferencií alebo rozpad druhu na viacero skupín preferujúcich rozličné životné prostredie. Zavedením korelácie medzi znakmi prostredia navzájom a medzi znakmi prostredia a vhodnosťou danej oblasti pre život sa odstráni spomenuté nedostatky pôvodného modelu.

## 2 Model

Multiagentové modely („agent-based models“, v etológii sa používa termín „individual-based models“ (Grimm a Railsback, 2005)) sa za posledné dve desaťročia stali široko používanými nástrojmi nielen v ekológii a evolučnej biológii (Grimm, 1999). Všeobecná definícia tohto pojmu sa v každej oblasti líši, avšak v podstate tieto modely simulujú množiny diskretných agentov (jedincov) vzájomne pôsobiacich medzi sebou a prostredím, v ktorom sa nachádzajú. Tým, že multiagentové modely pracujú s jednotlivými jedincami, umožňujú explicitné zahrnutie variácií jedincov vo väčšej miere, ako umožňujú klasické modely založené na diferenciálnych rovniciach (DeAngelis a Mooij, 2005). Práve zahrnutie variácií jedincov je dôležité pre niektoré koncepty evolučnej teórie, ako mutácie a genetický drift.

Na nereplikované simulačné modely a ich výsledky sa nemožno spoľahnúť – tak ako s ostatnými druhmi experimentov, k ich vierohodnosti je potrebné, aby simulácie boli nezávisle zopakované. S cieľom uľahčiť pochopenie a následné replikovanie nášho modelu sme sa rozhodli použiť protokol ODD, ktorý bol navrhnutý so zámerom štandardizovať popis multiagentových modelov (Grimm et al., 2006).

Protokol ODD člení popis modelu na sedem častí, ktoré sú organizované do troch blokov:

1. *Prehľad* (Účel, Stavové premenné a mierky, Prehľad priebehu a rozvrhovanie)
2. *Návrhové koncepty* (Návrhové koncepty)

## 3. *Detaily* (Inicializácia, Vstup, Podmodely)

Logické poradie jednotlivých častí odôvodňujú autori tým, že v bloku *Prehľad* sa poskytuje kontext a všeobecné informácie, nasledované strategickými úvahami v druhej časti *Návrhové koncepty*, a napokon technickými detailami v poslednom bloku *Detaily*.

Rozhodli sme sa však z bloku *Detaily* vynechať časti *Inicializácia* a *Vstup* a zahrnúť ich v kapitole o simuláciách a túto kapitolu venovať návrhu modelu.

### 2.1 Účel

Účelom nášho modelu je ukázať, že druh, v ktorom si jedinci vyberajú svoje životné prostredie na základe evolučne získaných preferencií určitých znakov prostredia, sa dokáže úspešne adaptovať na dané životné prostredie. Takisto očakávame, že budeme pozorovať rozpad druhu na viacero poddruhov zapríčinený získaním rozličných preferencií.

### 2.2 Stavové premenné

Model tvoria dve hlavné časti – *prostredie* a *populácia*. Každá z týchto častí je zložená z diskretných jednotiek – prostredie sa skladá z *oblastí* a populácia z *jedincov* (agentov).

Asi najdôležitejším pojmom celej teórie sú *znaky*. Znak je akýkoľvek prvok krajiny, ktorý jedinec dokáže rozpoznať. V modeli je definovaná konečná množina všetkých znakov, ktoré sa v prostredí môžu nachádzať a zároveň sú jedincami rozpoznatelné.

Oblasť je charakterizovaná množinou znakov a vhodnosťou k životu jedinca. Veľkosť množiny znakov nie je zhora ohraničená, v jednej oblasti teoreticky môžu byť prítomné všetky jedincami rozpoznávané znaky prostredia. Vhodnosť oblasti k životu jedinca (*fitness*) je veličina vyjadrujúca kvalitu oblasti pre život jedincov. Je to reálna hodnota v rozsahu od 0 (nehostinná oblasť) po 1 (ideálne životné prostredie pre jedinca).

Oblasti sú usporiadané do mriežky. Susedné oblasti obsahujúce ten istý znak alebo skupinu znakov nazývame *povrchový celok* (napríklad les, jazero).

Najdôležitejšia vlastnosť jedinca je súbor preferencií znakov prostredia. Veľkosť tohto súboru je zhora ohraničená premennou udávajúcou maximálny počet preferovaných znakov. U jedinca sú ďalej definované premenné určujúce jeho aktuálnu polohu (súradnice oblasti v ktorej sa aktuálne nachádza pri prieskume

prostredia), vek a príznak, či sa usídlil alebo nie. Všeobecné konštanty spoločné pre všetkých jedincov sú pravdepodobnosť mutácie (pravdepodobnosť získania, respektíve straty preferencie ku znaku pri vzniku jedinca) a stredná hodnota počtu potomkov (ovplyvňuje počet potomkov pri úspešnom osídlení).

### 2.3 Návrhové koncepty

Očakávame, že v dôsledku vlastností jednotlivcov budeme pozorovať javy na úrovni druhu, ako je adaptácia na dané prostredie a štiepenie druhu na skupiny preferujúce rozdielne typy krajiny.

Adaptáciou na prostredie myslíme vnútorné zmeny jedincov, ktoré im zabezpečia v danom prostredí vyššie šance na prežitie a úspešné rozmnožovanie. V našom modeli sa vnútorné zmeny budú týkať len súboru preferencií znakov životného prostredia a budú sa diať výhradne pri vzniku nového jedinca a budú náhodné. Keďže jedinec sa usídlil len v oblasti, kde sú prítomné všetky ním preferované znaky, vhodné zmeny v tomto súbore umožnia jedincom výber oblastí s fitness postačujúcou na to, aby dal vzniknúť toľkým novým jedincom, aby druh nevyhynul. To nazývame úspešná adaptácia. Podľa evolučnej teórie by sa mali tieto výhodné zmeny medzi jedincami rozšíriť a tým umožniť druhu ako celku vyberať si vhodné oblasti pre život.

Prečo sa potom jedinci neriadia podľa hodnôt fitness jednotlivých oblastí, ale zložitým spôsobom podľa znakov prostredia, ktoré navyše s hodnotou fitness nemusia vôbec súvisieť? Problém je v tom, že jedincom je fitness neznáma. V princípe, táto hodnota v čase usídľovania neexistuje, ale prejaví sa až pri dospievaní potomkov (napríklad prítomnosť predátora). Ďalší problém je v súvisi pozorovateľných znakov a fitness, ktoré môžu, ale nemusia spolu súvisieť, a tieto vzájomne väzby takisto nie sú známe. Navyše pri existencii viacerých znakov môžu byť zložité. Jedinci v tomto modeli riešia tieto problémy evolučným prispôbením preferencií znakov prostredia. Storch a Frynta (1999) uvádzajú, že k takémuto mechanizmu riešenia problému s adaptáciou sú potrebné isté podmienky: relatívne nízka cena prehľadávania prostredia a žiaden vplyv hustoty osídlenia v oblasti na fitness oblasti. Prvá podmienka je vyriešená implicitne, jedincov prehľadávanie prostredia nič nestojí. Druhá podmienka je vyriešená zavedením despotickeho spôsobu osídľovania oblastí – jedinec po osídlení oblasti aktívne zabraňuje osídleniu ostatnými jedincami, teda v konečnom dôsledku sa v každej oblasti môže usídlit' maximálne jeden jedinec.

Ak sa medzi jedincami rozšíria dve rozličné výhodné mutácie, môže dôjsť k tomu, že tieto dve skupiny začnú okupovať rozličné oblasti, ktoré sa neprekrývajú. Takéto skupiny môžeme označiť za poddruhy (v reálnom svete by časom získali aj morfológické odlišnosti).

### 2.4 Prehľad priebehu a rozvrhovanie

Simulácia pozostáva z opakovania krokov, ktoré reprezentujú ročné cykly. V jednom kroku sú simulované deje v nasledujúcom poradí: vznik nových jedincov, zánik starých jedincov, opustenie domovských oblastí, hľadanie vhodných oblastí na osídlenie a následné osídlenie alebo zánik. Pri hľadaní oblastí na osídlenie prebieha simulácia v podkrokoch, pričom v každom podkroku každý jedinec preskúma jednu oblasť.

V každom kroku simulácie je zoznam jedincov náhodne premiešaný, aby nedochádzalo k uprednostňovaniu jedincov na začiatku zoznamu.

### 2.5 Podmodely

V tejto časti podrobne popíšeme jednotlivé deje z predchádzajúcej kapitoly.

*Vznik nových jedincov.* Na začiatku ročného cyklu dochádza u každého úspešne usídleného jedinca k asexuálnemu rozmnožovaniu. Počet odchovaných jedincov závisí na strednej hodnote počtu potomkov (ďalej len *shpp*) a na hodnote fitness oblasti, v ktorej jedinec sídli.

Tento podmodel je založený na predstave, že jedinec dá vzniknúť istému počtu zárodokov, ktorý v princípe nie je ovplyvnený hodnotou fitness danej oblasti, a tento počet je náhodná veličina z poissonového rozdelenia s pevnou strednou hodnotou.

Každý zárodok má šancu na dosiahnutie dospelosti závislú na hodnote fitness oblasti, v ktorej sa nachádza. Čím väčšia fitness, tým má zárodok vyššiu šancu, že dosiahne dospelosť.

Vyššie uvedený výpočet potomkov jedinca skladá rovnomerné a poissonove rozdelenie, čo je ekvivalentné poissonovmu rozdeleniu so strednou hodnotou rovnajúcou sa súčinu strednej hodnoty počtu zárodokov a pravdepodobnosti, že sa zárodok dožije dospelosti.

Aby sme mohli regulovať vplyv fitness na počet dospelých potomkov, bol zavedený parameter *shpp*, ktorým sa reguluje fitness a zahŕňa v sebe aj strednú hodnotu počtu zárodokov. Celý výpočet počtu potomkov

jedinca sa týmto obmedzí na vygenerovanie náhodnej veličiny z poissonového rozdelenia so strednou hodnotou rovnou hodnote súčinu  $shpp * fitness$ .

```
počet_potomkov = poiss(shpp * fitness)
(1)
```

Týmto sme odvodili výpočet novovzniknutých jedincov použitý v našom modeli, ako aj parameter  $shpp$ , ktorý určuje vzťah fitness oblasti a počtu potomkov jedinca.

Jedinec pri vzniku zdedí od svojho predka súbor preferencií daných znakov, pričom môže dôjsť k náhodnej zmene tohto súboru, mutácii. Počas mutácie môže dôjsť ku zmene príslušnosti v súbore preferencií u ľubovoľného počtu znakov, pričom každý znak prostredia má rovnakú pravdepodobnosť, že bude do súboru pridaný/odobraný. Táto pravdepodobnosť je jedným z parametrov modelu. Keďže veľkosť súboru je ohraničená, znaky sa môžu pridávať iba po dosiahnutí maximálnej veľkosti súboru.

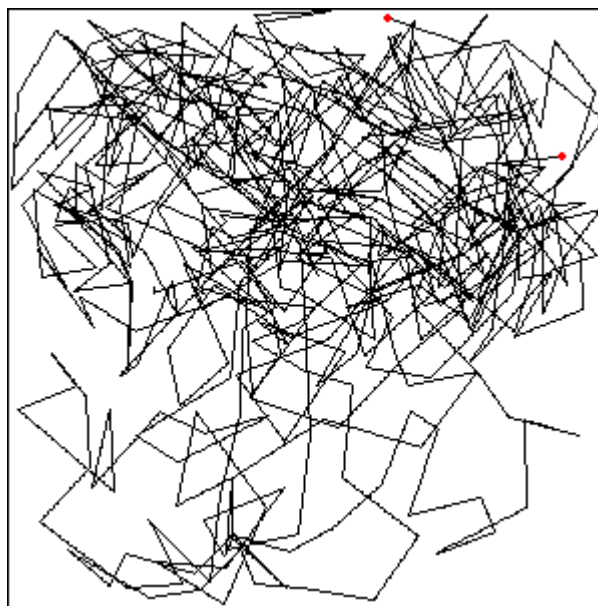
*Úmrtie starých jedincov.* Jedinci po dosiahnutí určitého veku podliehajú úmrtiu. V simuláciách sme pracovali výhradne s jedincami s dĺžkou života jeden rok, preto sme do modelu nezahrnuli možnosť náhodnej predčasnej smrti jedinca.

*Opustenie domovských oblastí.* V tejto fáze ročného cyklu sa všetky oblasti stanú neosídlené. Jedinci sa náhodne rozmiestnia v prostredí, pričom si neuchovávajú informáciu o polohe domovskej oblasti.

*Hľadanie vhodných oblastí na osídlenie a následné osídlenie alebo smrť.* Jedinci sa náhodne pohybujú v prostredí (Fig. 1) a pritom skúmajú prechádzané oblasti. Snažia sa nájsť neosídlenú oblasť, v ktorej sú prítomné všetky znaky, ktoré preferujú, a ak ju nájdú, osídli ju. Ak je prehľadaná oblasť nevyhovujúca, presunú sa na ďalšiu oblasť.

Táto fáza kroku simulácie prebieha v konečnom počte podkrokov, pričom v podkroku každý jedinec preskúma jednu oblasť. Tým sa dosahuje istá miera paralelizmu pri prehľadávaní prostredia. Počet podkrokov je parametrizovateľný a určuje, koľko oblastí môže jedinec maximálne prehľadať.

Jedinec, ktorý ani po maximálnom počte podkrokov nenašiel vhodnú oblasť na osídlenie, zaniká.



**Fig. 1.** Trajektória pohybu jedinca prostredím. Jedinec prehľadáva všetky prechádzané oblasti, červenou je vyznačený počiatočný a konečný bod.

### 3 Simulácie

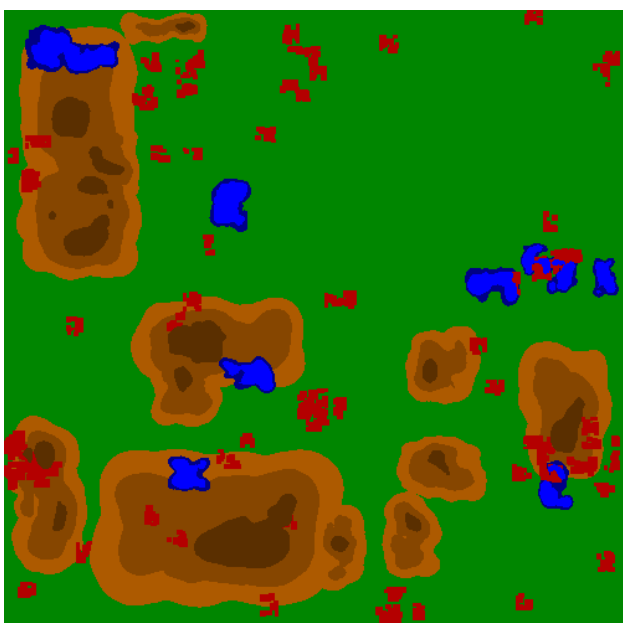
#### 3.1 Vstup a inicializácia

*Prostredie.* Pri simuláciách bolo použité prostredie pozostávajúce z 1 000 x 1 000 oblastí (Fig. 2). Definovali sme 37 rozpoznateľných znakov prostredia, ich vzájomné priestorové väzby, veľkosť a tvar celkov (súvislých skupín oblastí) obsahujúcich tieto znaky. Vzájomne priestorové väzby boli troch typov: (1) znak A môže byť v oblasti prítomný iba ak je tam prítomný aj znak B, (2) prítomnosť znaku A a znaku B sa navzájom vylučujú a (3) znaky A a B sa navzájom neovplyvňujú. Ako príklady uvedme (1) „panelové domy“ a „mesto“, (2) „les“ a „jazero“, (3) „nížina“ a „dom so sedlovou strechou“. Veľkosť jednotlivých celkov obsahujúcich daný znak sa líšila, od znakov zaberajúcich jednu oblasť („veža“) až po celky zaberajúce tisíce oblastí, ako napríklad „pohorie“ alebo „les“.

*Fitness.* Definovať rozsah možných hodnôt fitness pre každú kombináciu znakov vyskytujúcu sa v prostredí by si vyžadovalo enormné úsilie, preto sme sa rozhodli pre menej zložitú alternatívu. Definovali sme pre každý znak a vybrané dvojice/trojice znakov ich vplyv na fitness. V prípade prítomnosti viacerých znakov v jednej oblasti sa ich vplyv sčítal. Následne sme pre každú oblasť vygenerovali fitness z rovnomerného rozdelenia v rozsahu 0–1 a upravili podľa vplyvu prítomných znakov.

*Parametre jedincov.* Schopnosť adaptácie jedincov sme pozorovali pri rôznych nastaveniach dvoch parametrov (rýchlosť mutácie a stredná hodnota počtu potomkov – *shpp*). Ostatné parametre ostali konštantné pre každý beh simulácie. Veľkosť súboru preferencií znakov u jedincov bola zvolená tak, aby nebola obmedzujúca pre získanie preferencií a spôsob prehľadávania tak, aby jedinci mali možnosť preskúmať približne jedno percento oblastí – teda počet podkrokov sme stanovili na 10 000.

*Inicializácia.* Inicializačnú populáciu tvorilo 100 000 náhodne rozmiestnených jedincov s prázdny súborom preferencií.



**Fig. 2.** Mapa prostredia so zobrazenými základnými celkami. Zobrazené sú výškové stupne (zelená, hnedá), mestské oblasti (červená) a jazerá (modrá).

### 3.2 Pozorovanie

V tejto časti najprv všeobecne zhrnieme pozorovania zo simulácií, neskôr uvedieme niektoré významné simulácie. V prvých dvoch podrobne popíšeme pozorované javy.

V niekoľkých sériách simulácií s rôznymi nastaveniami parametrov sme mali možnosť pozorovať, že populácia jedincov sa dokáže úspešne adaptovať na životné prostredie. Spôsob, akým to dosahuje, často vedie k rozpadu druhov na poddruhy osídľujúce rozdielne oblasti.

Na rozdiel od nášho predpokladu, evolúcia jedincov nesmerovala k výberu oblastí s najvyššou fitness. V niektorých prípadoch sa jedinci adaptovali na oblasti s

vysokou fitness, ale ďalší krok evolúcie smeroval k oblastiam s nižšou fitness.

*1. simulácia.* Prvá uvedená simulácia (Fig. 5, 6) s parametrom *shpp* = 1,38 a frekvenciou mutácií  $3 \cdot 10^{-6}$  mala nasledujúci priebeh:

V prvej časti simulácie vymiera inicializačná populácia, pričom sa objavuje nový poddruh špecializovaný na znak „starý park“ a jeho populácia rastie, až kým sa nestabilizuje. Zároveň sa objavuje poddruh špecializovaný na znak „duby“. Oblasť o ktoré majú tieto dva poddruhy vtákov záujem sa neprekrývajú a poddruhy majú stabilizované populácie a vzájomne si nekonkurujú.

V druhej časti sa poddruh preferujúci „starý park“ špecializuje na „starý park, mesto“. Poddruh preferujúci „duby“ si vyvinul dve špecializácie – „duby, les“ a „duby, les, nížina“. Tieto dva poddruhy mali stabilizované populácie, aj keď oblasti ktoré vyhľadával jeden poddruh boli podmnožinou oblastí vyhľadávaných iným druhom.

V tretej časti sa objavujú jedince preferujúce znaky „nížina, les“, ktoré vznikli z poddruhu preferujúceho „duby, les, nížina“ stratou záujmu o „duby“. V tomto prípade priniesla generalizácia preferovaných oblastí možnosť prudkej expanzie tohto poddruhu, ktorý úplne vytlačil poddruh materský poddruh preferujúci „duby, les, nížina“ a takisto novovzniknutý druh preferujúci „buky, les, nížina“.

Priemerná fitness obsadených políček v prvej časti prudko stúpila objavením výhodného znaku „starý park“. Objavením trochu menej výhodného, ale na prežitie postačujúceho znaku „duby“ sice priemerná fitness klesla, zato stúpol počet prežívajúcich jedincov. Špecializácie v druhej časti priniesli zvýšenie priemernej fitness a takisto aj zvýšenie počtu jedincov v populácii. V tretej časti generalizácia uprednostňovaných oblastí sice priniesla zníženie priemernej fitness, ale aj prudké zvýšenie populácie.

*2.simulácia:* Druhá uvedená simulácia (Fig. 7, 8) s parametrom *shpp* = 1,54 a frekvenciou mutácií  $3 \cdot 10^{-6}$  mala nasledujúci priebeh:

Inicializačná populácia sa udržiavala stabilná. Onedlho sa vytvorilo viacero poddruhov, ktorých populácie začali rásť. Z týchto poddruhov bol najúspešnejší poddruh preferujúci „les“, ktorý eliminoval jedince preferujúce ostatné znaky v silnej korelácii s „les“, aj keď ostatné oblasti mali vyššiu priemernú fitness ako oblasti s „les“. Neskôr sa objavil poddruh preferujúci „sedlové strechy“,

ktorý si navzájom s druhom preferujúcim „les“ nekonkuroval. Inicializačná populácia vplyvom objavenia nových poddruhov stratila istý počet jedincov, no ustálila sa na novej hodnote počtu jedincov.

Priemerná fitness obsadených oblastí vplyvom mutácií vedúcim k obsadzovaniu výhodných oblastí stúpala. Neskôr však klesla kvôli rozšíreniu preferencií znaku „les“. Veľkosť populácie vytvorila krivku v tvare písmena „s“.

3. a 4. simulácia. Simulácie spustené s parametrom *shpp* nastaveným na 1,25 a frekvenciou mutácií  $3 \cdot 10^{-6}$ , respektíve  $3 \cdot 10^{-3}$  nevedli ani v jednom prípade k úspešnej adaptácii.

5. a 6. simulácia. Simulácie spustené s parametrom *shpp* nastaveným na 1,25 a frekvenciou mutácií  $3 \cdot 10^{-3}$ , respektíve  $3 \cdot 10^{-4}$  viedli k úspešnej adaptácii na oblasti obsahujúce rozličné dvojice znakov.

### 3.3 Analýza

Pre vysvetlenie niektorých javov, ktoré sa vyskytli v pozorovaní, je potrebná analýza prostredia. Zavádzame štyri pojmy, *fitness skupiny znakov*, *dostupnosť skupiny znakov*, *atraktivitu skupiny znakov* a *náročnosť skupiny znakov*.

Fitness skupiny znakov je priemerná fitness všetkých oblastí obsahujúcich danú skupinu znakov.

Dostupnosť skupiny znakov je veličina popisujúca pravdepodobnosť, že jedinec preferujúci túto skupinu znakov nájde vhodnú neobsadenú oblasť za daný počet podkrokov pri momentálnej konkurencii ostatných jedincov. Je zrejmé, že dostupnosť znaku je v závislosti na počte konkurujúcich jedincov klesajúca hodnota, pretože konkurujúci jedinci môžu obsadiť preferované oblasti skôr. Maximálnou dostupnosťou znaku rozumieme jeho dostupnosť pri nulovej konkurencii.

Veličina atraktivita skupiny znakov je súčin fitness skupiny znakov a momentálnej dostupnosti skupiny znakov. Atraktivita vystihuje lepšie ako fitness záujem jedinca o danú oblasť. Pri niektorých skupinách znakov vysokú fitness kompenzuje práve nízka dostupnosť znaku, a preto je pre jedinca v konečnom dôsledku nevýhodné orientovať sa na vyhľadávanie oblastí s danou skupinou znakov.

$$\text{atraktivita} = \text{fitness} * \text{dostupnosť} \quad (2)$$

Náročnosť skupiny znakov je prevrátená hodnota atraktivity skupiny znakov a vyjadruje náročnosť oblastí na parameter *shpp*. Náročnosť skupiny znakov určuje hodnotu parameteru *shpp*, pri ktorej by bola populácia poddruhu preferujúceho danú skupinu znakov stabilná.

$$\text{náročnosť} = 1 / (\text{fitness} * \text{dostupnosť}) \quad (3)$$

Odvodenie veličiny náročnosť vyplýva z úvahy, koľko priemerne úspešných potomkov bude mať jeden jedinec, teda v konečnom dôsledku či jeho druh bude vymierať, stagnovať alebo prosperovať. Ako sme uviedli v predchádzajúcej kapitole, počet dospelých potomkov je určený náhodnou veličinou z poissonovho rozdelenia so strednou hodnotou rovnajúcou sa súčinu *shpp* \* *fitness*. Priemerný počet potomkov je rovný strednej hodnote rozdelenia. Z tohto počtu bude úspešných práve toľko percent, koľko určuje dostupnosť nimi preferovanej skupiny znakov. Teda, pre priemerný počet úspešných potomkov (*ppúp*) platí vzťah:

$$\text{ppúp} = \text{shpp} * \text{fitness} * \text{dostupnosť} \quad (4)$$

Nás zaujíma to, kedy je populácia druhu stabilná, respektíve hranica medzi tým, kedy druh vymiera a kedy prosperuje. Chceme určiť hodnotu *shpp*, pri ktorej má jedinec priemerne jedného úspešného potomka.

$$\begin{aligned} 1 &= \text{shpp} * \text{fitness} * \text{dostupnosť} \\ \text{shpp} &= 1 / (\text{fitness} * \text{dostupnosť}) \\ \text{shpp} &= \text{náročnosť} \end{aligned} \quad (5)$$

To znamená, že ak je *shpp* rovnaká ako náročnosť skupiny znakov, jedince preferujúce túto skupinu majú priemerne jedného úspešného potomka. Ďalej zo vzťahu vyplýva, že ak je *shpp* nižšia, resp. vyššia ako náročnosť, jedince majú priemerne menej, resp. viac ako jedného úspešného potomka a druh vymiera, resp. prosperuje. V skutočnosti je potrebná *shpp* o niečo vyššia ako náročnosť, ak sa zahrnie aj vplyv mutácií. Minimálna náročnosť skupiny znakov stanovuje dolnú hranicu pre parameter *shpp* pre prežitie v oblastiach určených danou skupinou znakov.

Keď jedinci začnú preferovať skupinu znakov s vysokou atraktivitou, t.j. s náročnosťou nižšou ako *shpp*, jedinec bude mať priemerne viac ako jedného potomka a populácia takého poddruhu sa začne zväčšovať. To má za následok, že viac jedincov začne okupovať oblasti určené daným súborom preferencií a dostupnosť oblastí začne klesať. Tým pádom stúpa aj náročnosť danej skupiny znakov, až kým sa pri istom počte jedincov nevyrovná *shpp* a populácia sa stabilizuje, aj keď nedošlo ku

saturácii oblastí (Fig. 3). Jedinci tu vytvárajú charakteristický vzor „usadzovania od okrajov“.

Zníženie atraktivity skupiny znakov môže nastať aj iným spôsobom, a to jedincami preferujúcimi oblasti s výskytom iných znakov, ak sa tieto dve skupiny oblastí navzájom prekrývajú. Na veľkosť zníženia atraktivity tu má vplyv hlavne pomer prekrytých a neprekrytých oblastí. Dve konkurenčné populácie si navzájom znížia atraktivitu (zvyšia náročnosť), čím si posúvajú ekvilibrium (Fig. 4). Obe populácie sa takto môžu stabilizovať a pretrvávajú vedľa seba na konkurenčnom území. V krajnom prípade, ak je jedna skupina oblastí podmnožinou druhej skupiny oblastí a väčšia oblasť je natoľko veľká, že aj s nižšou fitness vyprodukuje viac populácie, môže dôjsť k vyhynutiu poddruhu uprednostňujúceho menšiu oblasť napriek tomu, že preferuje oblasti s väčšou fitness.

Samozrejme, aj v predchádzajúcom prípade musí byť splnená podmienka, že väčšia oblasť musí mať minimálnu náročnosť dostatočne nižšiu ako *shpp*. Teda *shpp* môžeme chápať ako istý druh selekčného tlaku – určuje hornú hranicu pre minimálnu náročnosť skupín znakov pre život vhodných oblastí. Jedinci si musia vyberať medzi menej náročnými prostrediami ako určuje *shpp*, aby prežili. V rámci „povolených“ oblastí závisí ich výber na ďalších faktoroch, ako je rozloha oblastí a priestorová štruktúra prostredia.

Podstatný faktor, ktorý rozhoduje o úspešnosti adaptácie, je frekvencia mutácií. Čím je vyššia frekvencia, tým viac sa druh zameriava na prehľadávanie nových kombinácií znakov, čím je nižšia, tým viac druh využíva už objavené výhodné kombinácie. Príliš vysokú frekvenciu mutácií môžeme chápať aj ako zníženie atraktivity (zvýšenie náročnosti) všetkým oblastiam o toľko percent, koľko je pravdepodobnosť, že sa jedinec zmení.<sup>1</sup>

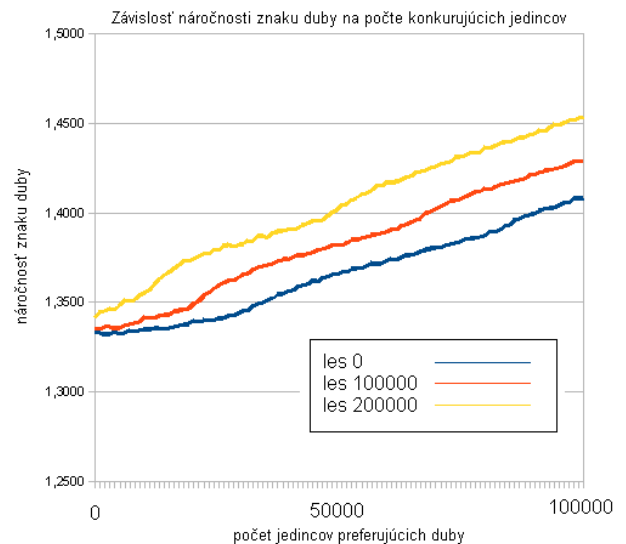
## 4 Diskusia

Aplikovaním záverov analýzy na výsledky simulácie sa vysvetľujú mnohé javy opísané v simuláciách. Za najdôležitejší fakt považujeme to, že jedinci si v našom modeli nevyberajú prostredie podľa najvyššej fitness, ale zohľadňujú okrem fitness aj dostupnosť prostredia, plynúcu z priestorovej štruktúry znakov a vzájomnej konkurencie jedincov, a silu selekčného tlaku.

<sup>1</sup>Hodnoty pravdepodobností zachovania súboru znakov pri rozličných frekvenciách mutácie (v zátvorke): 89,50% (0,003); 98,90% (0,0003); 99,90% (0,00003) a 99,99% (0,000003).



**Fig. 3.** Závislosť náročnosti znaku „starý park“ od počtu jedincov vyhľadávajúcich tento znak a bez konkurencie iných druhov (pri počte podkrokov je 10 000 a fitness znaku 79,74). Priemer zo sto meraní



**Fig. 4.** Závislosť náročnosti znaku „duby“ od počtu jedincov preferujúcich tento znak a s rôzne silnou konkurenciou poddruhu pref. „les“ (pri počte podkrokov je 10 000 a fitness znaku 79,74). Pri stúpaní počtu jedincov konkurenčného poddruhu sa posúva ekvilibrium poddruhu smerom k nule. Priemer z desiatich meraní.

Vo všetkých simuláciách sme mali možnosť pozorovať, že jedince sa nesnažia optimalizovať kvalitu, ale kvantitu. Vzhľadom na selekčný tlak si vyberú z oblastí pre život tú, ktorá im v konečnom dôsledku pomôže maximalizovať počet jedincov v populácii. Väčšinou sa pri tom zohľadňuje aj počet oblastí daného typu prostredia a priestorová štruktúra, preto, na rozdiel od predpokladu, často dochádzalo ku získaniu znakov umožňujúcich osídľovanie veľkých plôch krajiny, a nie ku špecializácii.

Významnú úlohu zohrala konkurencia zo strany ostatných jedincov jednak príslušného poddruhu (boj o obsadenie rovnako preferovaných oblastí), a jednak zo strany poddruhov, s ktorými sa preferované oblasti prekrývajú. Táto konkurencia má pri despoticom obsadzovaní za následok znižovanie dostupnosti oblastí a v konečnom dôsledku stabilizáciu populácie na istom počte jedincov. Zároveň sa tu vynára predpoklad pre silný evolučný tlak na spôsob a rýchlosť prehľadávania a obsadzovania vhodných oblastí (jedince schopné prehľadať prostredie skôr ako konkurencia by skôr obsadili vhodné oblasti), čo v našom modeli nie je implementované.

Celý proces adaptácie závisí na mutáciách preferencií znakov. Pri pokusoch s veľmi nízkou  $shpp = 1,25^{-2}$  sa ukázalo, že príliš nízka frekvencia mutácií ( $3 \cdot 10^{-6}$ ) nedokáže objaviť kombináciu znakov zaručujúcu prežitie, príliš vysoká frekvencia mutácií ( $3 \cdot 10^{-3}$ ) je pre populáciu „drahá“ – obetuje veľa jedincov na preskúvanie oblastí, čo viedlo k neúspechu adaptácie. Pre frekvencie mutácií  $3 \cdot 10^{-4}$  a  $3 \cdot 10^{-5}$  sa jedinci dokázali úspešne adaptovať na prostredie. Tu je takisto priestor pre evolučný tlak na optimalizáciu frekvencie mutácií súboru preferencií.

## 5 Záver

Multiagentový model nám umožnil odstrániť niektoré nedostatky predchádzajúceho modelu a zahrnúť priestorovú štruktúru znakov a rozmiestnenia jedincov. Vďaka tomu sme mali možnosť pozorovať javy, ktoré nebolo možné v predchádzajúcom modeli pozorovať.

Z uskutočnených simulácií nám vyplynulo, že za určitých podmienok sa jedinci dokážu úspešne adaptovať na prostredie a bolo pozorované rozdelenie druhu na poddruhy. V modeli sme pozorovali, že jedinci nekonvergujú k tomu, aby si vybrali oblasti s čo najvyššou fitness, ale výber oblastí závisí na priestorovej štruktúre prostredia, na sile selekčného tlaku, na fitness oblastí a na vzájomnej konkurencii druhov. Obzvlášť dôležitý parameter pre úspešnú adaptáciu je frekvencia mutácií.

Predpokladáme, že pri takomto spôsobe výberu životného prostredia jedincami by vznikol veľký evolučný tlak na (1) spôsob a rýchlosť prehľadávania a obsadzovania vhodných oblastí a (2) dosiahnutie vhodnej frekvencie

mutácií. Tieto faktory ale v tomto modeli nie sú zahrnuté, čo dáva priestor pre ďalší výskum.

## Pod'akovanie

Vznik tohto článku bol podporený projektom CZ.2.17/3.1.00/31162, ktorý je financovaný Európskym Sociálnym Fondom, rozpočtom Českej Republiky a rozpočtom hl. m. Prahy. Výskum prevádzaný v rámci práce prezentovanej v tomto článku bol čiastočne podporený grantom "Information Society" pod číslom projektu IET100300517 a výskumným zámerom MŠMT MSM0021620838.

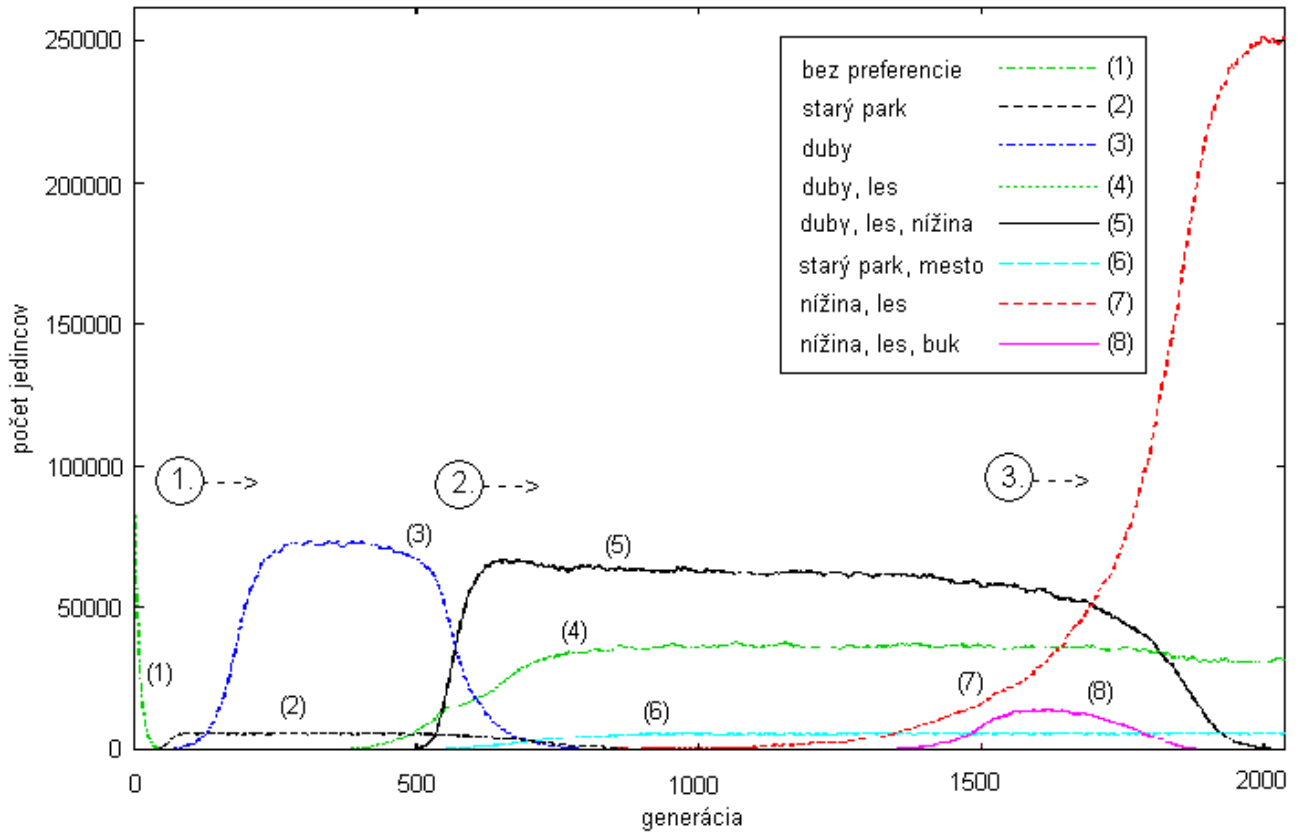
## Literatúra

- [1] DeAngelis, D. L., Mooij, W. M.: Individual-Based Modeling of Ecological and Evolutionary Processes. In: *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 36 (2005) 147 – 168
- [2] Edmonds, B., Hales, D.: Replication, Replication and Replication: Some Hard Lessons from Model Alignment. In: *Journal of Artificial Societies and Social Simulation* 6 (4) (2003)
- [3] Grimm, V.: Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future? *Ecological Modelling* 115 (1999) 129–148
- [4] Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F. *et al.*: A standart protocol for describing individual-based and agent-based models. In: *Ecological Modelling* 198 (2006) 115 – 126
- [5] Grimm, V., Railsback, S. F.: *Individual-based modeling and ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 2005
- [6] Kokko, H.: *Modelling for Field Biologists and Other Interesting People*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2007.
- [7] Storch, D., Frynta, D.: Evolution of habitat selection: stochastic acquisition of cognitive clues? In: *Evolutionary Ecology* 13 (1999) 591 – 600

<sup>2</sup>Takáto  $shpp$  je nižšia ako náročnosť akéhokoľvek samotného znaku, avšak niektoré dvojice znakov majú náročnosť nižšiu.



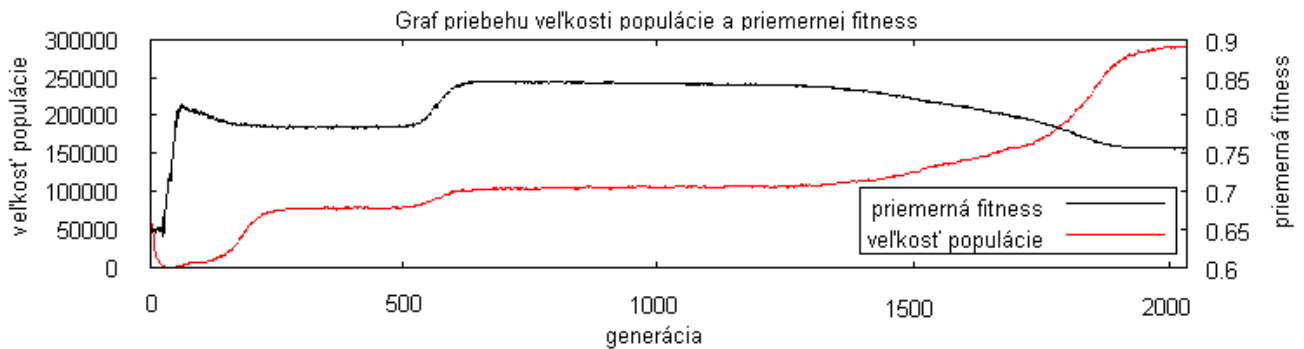
Graf priebehu počtu jedincov jednotlivých poddruhov



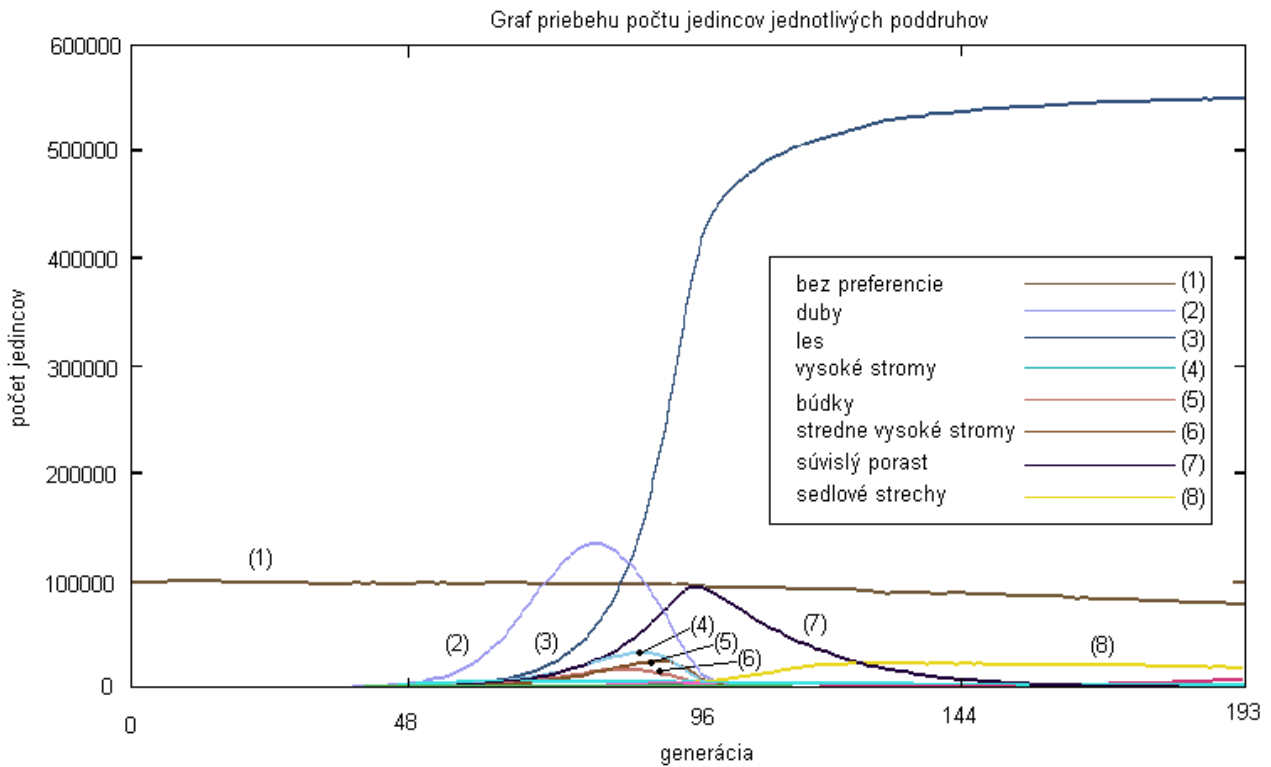
**Fig. 5.** Graf priebehu počtu jedincov simulácie č. 1.

Číslami v krúžkoch sú vyznačené jednotlivé fázy priebehu simulácie. Rozšírené boli nasledujúce poddruhy (v zátvorkách uvádzame priemernú fitness oblastí v percentách a ich počet):

bez preferencie (64,84%; 1 000 000); starý park (79,74%; 9 231); duby (76,82%; 230 770); duby, les (78,40%; 226 138); duby, les, nížina (87,45%; 149 442); starý park, mesto (82,30%; 8 611); nížina, les (75,77%; 372 238); nížina, les, buk (75,37%; 83 488).

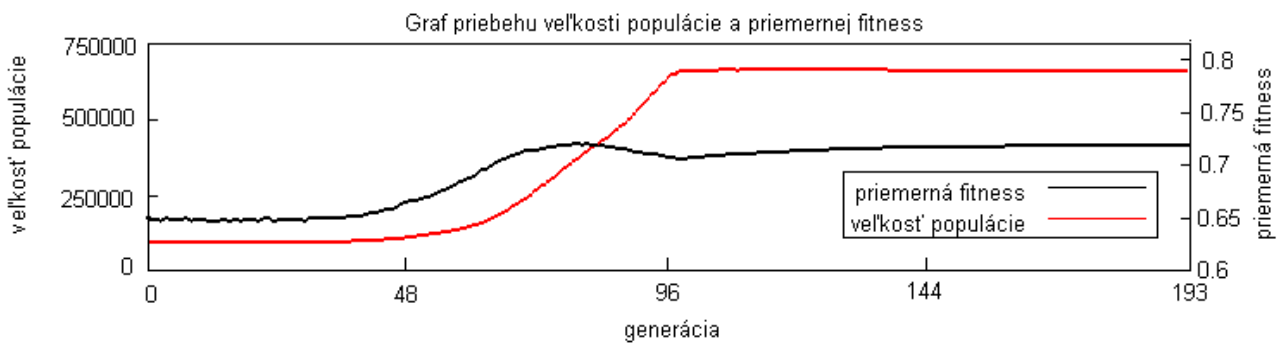


**Fig. 6.** Priebeh veľkosti populácie a priemernej fitness simulácie č. 1.



**Fig. 7.** Graf priebehu počtu jedincov simulácie č. 2.

Rozšírené boli nasledujúce poddruhy (v zátvorkách uvádzame priemernú fitness oblastí v percentách a ich počet): bez preferencie (64,84%; 1 000 000); duby (76,82%; 230 770); les (72,98%; 596 782); vysoké stromy (67,93%; 186 481); búdky (71,42%; 48 883); stredne vysoké stromy (75,56%; 164 890); súvislý porast (71,14%; 574 272); sedlové strechy (71,37%; 31 451).



**Fig. 8.** Priebeh veľkosti populácie a priemernej fitness simulácie č. 2.