

میانگین زمان تثبیت در گراف‌های تکاملی با برازش ثابت

مرضیه عسکری^۱، زینب مرادی میرآقایی^۱، کیوان آقابابایی سامانی^۱

^۱ دانشکده فیزیک، دانشگاه صنعتی اصفهان، اصفهان.

چکیده

در این کار، دینامیک تکاملی همکاری در یک جمعیت مخلوط را مطالعه می‌کنیم و میانگین زمان تثبیت همکاری (خیانت) را در ساختارهای مختلفی همچون گراف چرخه، شبکه‌ی تصادفی و شبکه‌ی بی‌مقیاس مورد بررسی قرار می‌دهیم. این بررسی را می‌توان در دو حالت انجام داد در یکی برازش نسبی عددی ثابت و در دیگری متغیر است. در این کار ما فقط برازش ثابت در نظر گرفته‌ایم و ابتدا حل تحلیلی میانگین زمان تثبیت را برای گراف چرخه به دست آورده‌ایم و سپس با استفاده از رهیافت عددی به مطالعه‌ی این گراف و سایر ساختارها پرداخته‌ایم.

برای بررسی دینامیک تکاملی و مطالعه‌ی اثر ساختار جمعیت بر تکامل از ابزار قدرتمند و کارآمدی به نام نظریه‌ی گراف تکاملی استفاده می‌شود. برای استفاده از این نظریه هر یک از گونه‌های جمعیت را با یک رأس و ارتباط بین آن‌ها را با یک یال نمایش می‌دهیم [۱]. این مبحث اولین بار توسط لیبرمن [۲] و برای محاسبه‌ی احتمال تثبیت در ساختاری با جمعیت محدود معرفی شد.

اگر جمعیتی شامل N عضو را در نظر بگیریم که ساختار مشخصی ندارد و عضوی از آن به صورت تصادفی برای جهش یافتن انتخاب شده است، احتمال اینکه این عضو جهش یافته، بر کل جمعیت مسلط شود را احتمال تثبیت می‌گویند. مدلی که برای محاسبه احتمال تثبیت به کار می‌رود فرآیند موران است که فرآیندی تصادفی بوده و توسط موران در سال ۱۹۵۸ معرفی شد [۳]. در این فرآیند در هر گام زمانی، یک فرآیند مرگ و تولد همزمان صورت می‌گیرد، به طوری که جمعیت کل ثابت می‌ماند.

ساختار یک گراف در روند تثبیت تأثیرگذار است. این تأثیر در احتمال تثبیت و زمان رسیدن به تثبیت دیده می‌شود. بررسی‌ها در برازش نسبی (آهنگ تولد گونه‌ی جهش یافته به آهنگ تولد گونه‌ی مقیم) ثابت و متغیر (برازشی که وابسته به نتیجه‌ی یک بازی دو نفره باشد) صورت می‌گیرد. نمونه‌ای از این تلاش‌ها کار دیک و ویگمن [۴] است که متوجه تسریع تثبیت در گراف ستاره و هم‌چنین کاهش زمان تثبیت در آن برای برازش ثابت شدند. آنتال و اسپچیرینگ [۵] رهیافتی را برای مشخص کردن میانگین زمان تثبیت (میانگین زمان انقراض) در جمعیت‌های مخلوط معرفی کردند که بعداً توسط نی و زانگ [۶] برای برازش ثابت و بروم [۷] برای برازش متغیر اتخاذ شد. تمامی این نتایج بر پایه‌ی احتمال گذار به دست آمده است.

در این مقاله در پی یافتن بستگی رفتار میانگین زمان تثبیت، نسبت به تعداد اعضای جمعیت در چند گراف مختلف هستیم. برای رسیدن به این مقصود ابتدا حل تحلیلی آن را، به کمک رهیافت معرفی شده توسط آنتال و اسپچیرینگ، بیان خواهیم کرد و در ادامه حل عددی آن را ارائه می‌دهیم.

جمعیتی شامل N عضو که i تا از آن گونه‌ی A و $N-i$ تا از گونه‌ی B است را بر روی یک گراف منتظم در نظر می‌گیریم. برای سهولت در انجام محاسبات تنها گراف‌هایی را مد نظر قرار می‌دهیم که رشد جمعیت در آن‌ها به صورت خوشه‌ای باشد (گراف چرخه). احتمال کاهش، افزایش و یا عدم تغییر در جمعیت به صورت زیر به دست می‌آید:

$$P(i \rightarrow i+1) = \lambda_i = \frac{r}{(N-i)+ri},$$

$$P(i \rightarrow i-1) = \mu_i = \frac{1}{(N-i)+ri},$$

$$P(i \rightarrow i) = 1 - (\lambda_i + \mu_i).$$

با استفاده از این احتمالات می‌توان به محاسبه‌ی میانگین زمان رسیدن به تثبیت پرداخت:

$$q_n = \prod_{i=1}^n \frac{\mu_i}{\lambda_i} = \frac{1}{r^n}, \quad \varepsilon_1^+ = \frac{1-\frac{1}{r}}{1-\frac{1}{r^N}}, \quad \tau_1^+ = (1 - \varepsilon_1^+)R_0 - R_1,$$

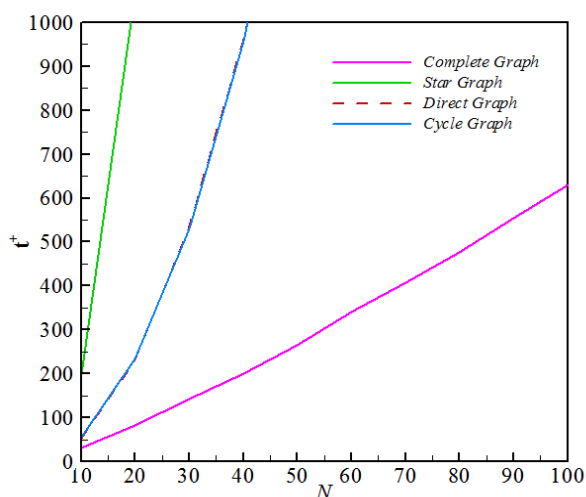
$$R_1 = \sum_{n=i+1}^{N-1} q_{n-1} \sum_{k=n}^{N-1} \frac{\varepsilon_k^+}{\lambda_k q_k}.$$

$$t_1^+ = -\frac{N(r+1)^2}{2(r-1)^2} + \frac{N^2(r+1)(r^N+1)}{2(r-1)(r^N-1)}.$$

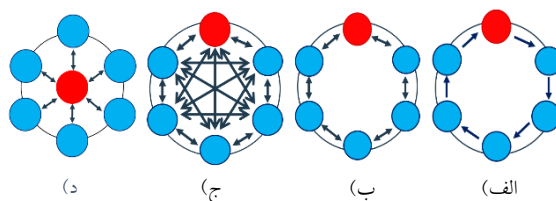
که در آن ε_1^+ ، احتمال تثبیت گونه‌ی A در جمعیتی شامل N-1 تا گونه‌ی B است و t_1^+ میانگین زمان تثبیت می‌باشد. در حد جمعیت‌های زیاد، جمله‌ی اول قابل صرف نظر کردن است و می‌توان از ۱ در مقابل r^N در جمله‌ی دوم نیز چشم‌پوشی کرد. در نتیجه خواهیم داشت:

$$t_1^+ \cong \frac{N^2(r+1)}{2(r-1)}$$

همان‌طور که در عبارت بالا می‌بینیم، میانگین زمان تثبیت با مربع تعداد اعضای گراف متناسب است. در ادامه به بررسی میانگین زمان تثبیت به صورت عددی می‌پردازیم. نتایج عددی به دست آمده برای گراف‌های چرخه و چرخه‌ی جهت‌دار را در جدول (۱) و شکل (۱) می‌بینیم. علاوه بر انطباق نمودارهای آن‌ها بر یکدیگر، نتیجه با حل تحلیلی نیز تطابق کامل دارد. بنابراین از آنجائی که حل تحلیلی برای سایر گراف‌ها و شبکه‌ها به نتایج بسیار پیچیده‌ای منجر می‌شود، می‌توانیم به درستی حل عددی آن‌ها اعتماد کنیم و رابطه‌ی بین زمان تثبیت و تعداد اعضا را از روی نمودارهای به دست آمده از این رهگذر، مورد توجه قرار دهیم.



شکل ۱: میانگین زمان تثبیت بر حسب تعداد گونه‌ها. برازش نسبی گونه‌ی جهش یافته در تمام گراف‌ها را ۹ در نظر گرفته‌ایم.

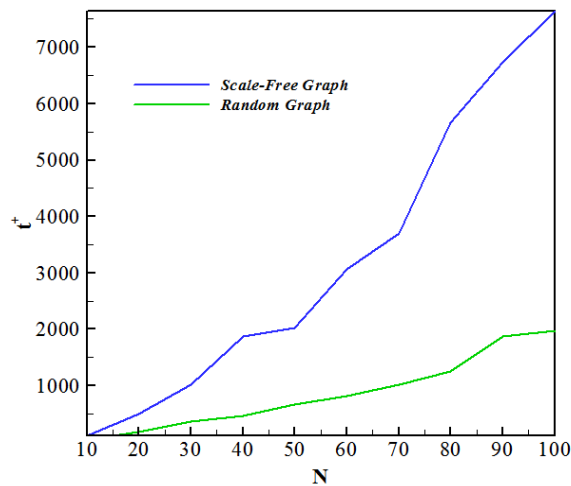


شکل ۲: (الف) چرخه‌ی جهت‌دار، (ب) چرخه، (ج) گراف کامل و (د) ستاره.

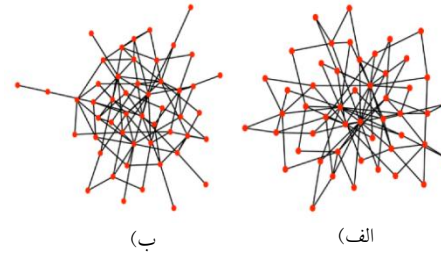
جدول ۱: رابطه‌ی میانگین زمان تثبیت بر حسب تعداد گونه‌ها در گراف‌های متفاوت که از برازش داده‌های نمودارهای شکل ۱ به دست آمده است.

نوع گراف	رابطه‌ی میانگین زمان تثبیت
چرخه	$t_1^+ = 0.545 N^{2.02}$
چرخه‌ی جهت‌دار	$t_1^+ = 0.505 N^{2.04}$
ستاره	$t_1^+ = 1.039 N^{2.31}$
کامل	$t_1^+ = 2.06 N^{1.23}$

همان‌طور که از نمودارهای فوق پیداست ارتباط بین میانگین زمان تثبیت و تعداد اعضای گراف‌ها با یکدیگر متفاوت هستند. این اختلاف ناشی از تأثیر ساختار گراف بر میانگین زمان تثبیت است؛ به عنوان مثال، در گراف کامل هر عضو گراف با تمامی اعضا ارتباط دارد، بنابراین در هر گام زمانی که تولدی برای یک عضو تصادفی رخ می‌دهد، امکان‌های زیادی برای جایگزینی فرزندش دارد در حالی که در گراف چرخه تعداد امکان‌های موجود کمتر و در گراف ستاره به مراتب کمتر از بقیه است. بنابراین پرواضح است که زمان متوسط تثبیت در گراف کامل کمتر از گراف‌های دیگر باشد. همان‌گونه که در جدول (۱) نیز دیده می‌شود، در گراف کامل میانگین زمان تثبیت با تعداد اعضای گراف رابطه‌ی تقریباً خطی دارد، در حالی که در گراف چرخه با مربع تعداد اعضا در ارتباط است.



شکل ۳: زمان متوسط تثبیت بر حسب تعداد گونه‌ها. برازش نسبی گونه‌ی جهش یافته در تمام گراف‌ها را ۹ در نظر گرفته‌ایم.



شکل ۴: نمایی از شبکه‌ی (الف) بی‌مقیاس، (ب) تصادفی [۸].

جدول ۲: رابطه‌ی زمان متوسط تثبیت بر حسب تعداد گونه‌ها. متوسط درجه برای شبکه‌ها را ۲ در نظر گرفته‌ایم.

رابطه‌ی زمان متوسط تثبیت	نوع شبکه
$t_1^+ = 1.62 N^{1.53}$	تصادفی
$t_1^+ = 2.471 N^{1.74}$	بی‌مقیاس

می‌توان نتیجه را از لحاظ همگنی و ناهمگنی گراف‌ها نیز بررسی کرد. گراف کامل، گرافی کاملاً همگن است، هر رأس با احتمال‌های برابر (یکنواخت) با سایر رؤوس در ارتباط است. همان‌طور که دیده شد، میانگین زمان تثبیت با تعداد رؤوس نسبت مستقیم دارد؛ بدین ترتیب می‌توان انتظار داشت هر گرافی که همگن باشد و یا به همگنی نزدیک باشد، دارای چنین تشابهی بین میانگین زمان تثبیت و تعداد رأس‌هایش است. همان‌طور که در شکل (۳) می‌بینیم، گراف شبکه‌ی تصادفی به دلیل داشتن میانگین درجات رؤوس برابر به گراف همگن نزدیک می‌باشد، و انتظار ما از ارتباطی خطی بین میانگین زمان تثبیت و تعداد رؤوس نیز برآورده شده‌است. با دنبال کردن این دیدگاه به گراف ستاره توجه می‌کنیم که کاملاً ناهمگن است، پس میانگین زمان تثبیت در این گراف‌ها بایستی خیلی زیاد باشد. از طرفی گراف شبکه‌ی بی‌مقیاس هرچند به اندازه‌ی ستاره ناهمگن نیست اما از گراف شبکه‌ی تصادفی ناهمگن‌تر است و بنابراین نمای آن از شبکه‌ی تصادفی بیشتر است. با این تعابیر میزان همگنی و ناهمگنی را در میانگین زمان تثبیت می‌توان دید.

نتیجه‌گیری

همان‌طور که دیدیم ساختار گراف تأثیر مستقیمی بر میانگین زمان تثبیت دارد و این تأثیرگذاری از لحاظ تعداد ارتباط‌های اعضا و میزان همگنی گراف‌هاست که موجب رابطه‌ای خطی یا مربعی با تعداد اعضای گراف می‌شود. می‌توان مطالعات مشابهی را در برازش متغیر انجام داد که در ادامه روند کار قرار دارد.

مرجع‌ها

1. M. A. Nowak, *Evolutionary Dynamics*, Harvard College Press, (2006).
2. E. Lieberman, Ch. Hauert, M. A. Nowak, *Nature* **433**, 312-316(2005)
3. P. A. P. Moran, *Mathematical Proceedings of the Cambridge Philosophical Society* **54**, 60-71(1958).
4. P. A. Whigham, G. Dick, *Genetic Programming and Evolvable Machines* **9**(2), 57-170 (2008).
5. T. Antal, I. Scheuring, *Bulletin of Mathematical Biology* **68**, 1923-1944(2006).
6. P. Zhang, P. Nie, D. Hu, *Systems Biology, IET* **4**(1), 33-38 (2010).
7. M. Broom, C. Hadjichrysanthou, J. Rychtar, *Proceedings of the Royal Society A*, **466**, 1327-1346 (2010a).
8. H. Ohtsuki, C. Hauert, E. Lieberman, M. Nowak, *Nature* **441**, 502-505 (2006).