



EPÄSUORAN AUTTAMISEN MALLINTAMINEN
REAKTIOYHTÄLÖITÄ KÄYTTÄEN

Pekka Silanterä

Pro gradu -tutkielma
Huhtikuu 2008

MATEMATIIKAN LAITOS
TURUN YLIOPISTO

TURUN YLIOPISTO

Matematiikan laitos

SILANTERÄ, PEKKA: Epäsuoran auttamisen mallintaminen reaktioyhtälöitä käyttäen

Pro gradu -tutkielma, 86 s., 22 liites.

Sovellettu matematiikka

Huhtikuu 2008

Jos populaatiossa yksilöt auttavat toisiaan hyötymättä siitä suoraan, vaan odottavat jonkun auttavan heitä tulevaisuudessa, puhutaan epäsuorasta auttamisesta. Yleinen periaate on jakaa mainetta potentiaaliselle auttajalle: hyvää tai huonoa riippuen siitä, auttaako hän vai ei. Mainetta voi laskea kahdella tavalla: binäärisesti, jolloin muistetaan ainoastaan edellinen teko, tai monimaineisesti, jolloin maine kerääntyy vähitellen.

Tyypillisesti epäsuoraa auttamista tutkitaan peliteoreettisesti. Tässä tutkielmassa tarkastellaan epäsuoraa auttamista kuitenkin reaktioyhtälöiden avulla monimaineisessa tapauksessa. Tutkimus on suoritettu pääsääntöisesti Mathematica-ohjelmistolla simuloiden, pääpainon ollessa kahden eri auttamisparametrin evoluutiossa: ensinnäkin on tutkittu auttamishalukkuuden evoluutiota ja toisaalta on etsitty evolutiivisesti attrahoivaa auttamisstrategiaa. Evoluutiota on tutkittu adaptiivisen dynamiikan keinoin.

Aluksi työssä on selvitetty auttamisen evoluutiota yhdessä populaatiossa. Siinä huomataan, että maineen jakaminen on välttämätöntä, jottei auttaminen häviäisi populaatiosta. Lisäksi nähdään, että lopputilassa on kaksi stabiilia auttamistilaa: joko ketään ei auteta, tai sitten apua annetaan hieman yli 50 prosentin todennäköisyydellä.

Lisäksi tutkielmassa on tarkasteltu auttamisen evoluutiota metapopulaatiossa. Tästäkin tapauksessa löydetään kaksi stabiilia auttamistilaa, missä epätriviaali tasapainotila on suurempi kuin yhden populaation tapauksessa. Toisaalta huomataan, että samalla joutuminen nollatilaan tapahtuu helpommin.

Asiasanat: adaptiivinen dynamiikka, epäsuora auttaminen, metapopulaatio.

Sisältö

1	Johdanto	1
1.1	Suora auttaminen	1
1.1.1	Toistettu vangin ongelma -peli	2
1.1.2	Ensi askelia kohti epäsuoraa auttamista	3
1.2	Epäsuora auttaminen	4
1.2.1	Binäärisen maineen NS-malli	4
1.2.2	Monimaineinen NS-malli	6
1.2.3	NS-mallien tutkimista	7
1.2.4	Peritytyvän maineen malli	8
2	Epäsuoran auttamisen malli	11
2.1	Populaatiomallin esittely	11
2.1.1	Mallin rakenne	11
2.1.2	Mallin matemaattinen muotoilu	13
2.2	Riisuttu malli	14
2.2.1	Logistinen malli	16
2.3	Malli ja 101 maineen arvoa	18
2.3.1	Auttamishalukkuuden β vaikutus	19
2.3.2	Auttamisinnon r vaikutus	21
2.3.3	Hengissäpysymiskertoimen q vaikutus	23
2.3.4	Lisääntymiskertoimen a vaikutus	25
2.3.5	Strategian (k, l) vaikutus	27
3	Auttaminen ja evoluutio	33
3.1	Adaptiivinen dynamiikka	33
3.2	Auttamishalukkuuden r evoluutio	35
3.2.1	Riisuttu malli	35

3.2.2	Maine ja auttamisen r evoluutio, kun $l = k$	36
3.2.3	Maine ja auttamisen r evoluutio, kun $l < k$	41
3.2.4	Maine ja auttamisen r evoluutio, kun $l > k$	43
3.2.5	Yhteenveto r -mutaatioista	45
3.3	Strategian l evoluutio	46
3.3.1	Kun populaatio on hyvämaineinen	47
3.3.2	Kun populaatio on huonomaineinen tai kun $r = 1$	48
3.4	Yhteenveto	50
4	Metapopulaatio	51
4.1	Rakenteinen metapopulaatio	52
4.1.1	Teoriaa	52
4.1.2	Muuttoparametrin d rajoitukset	54
4.2	Epäsuora auttaminen ja rakenteinen metapopulaatio	55
4.2.1	Riisuttu malli	55
4.2.2	Riisuttu malli, metapopulaatio ja auttamisen r evoluutio	57
4.3	Maine, metapopulaatio ja auttaminen	59
4.3.1	Auttamisen r evoluutio metapopulaatiossa	60
4.3.2	Metapopulaation parametrien vaikutus auttamiseen r	62
4.3.3	Metapopulaatio ja strategian l evoluutio	65
5	Kirjallisuusvertailu	67
5.1	Kirjallisuus ja periytyvän maineen malli, binäärinen tapaus	67
5.1.1	Suzuki & Akiyama (2006)	68
5.1.2	Panchanathan & Boyd (2003)	69
5.1.3	Ohtsuki (2003)	70
5.2	Kirjallisuus ja periytyvän maineen malli, monimainetapaus	71
5.2.1	Nowak & Sigmund (1998a)	72
5.2.2	Suzuki & Akiyama (2005)	72
5.2.3	Mohtashemi & Mui (2003)	73
5.2.4	Cheng & Ouyang (2002)	73
5.2.5	Vertailu	73
6	Lopetelma	75
6.1	Yhteenveto	75
6.2	Mallin kritisointi	77

A	Koodinurkka	i
A.1	Luvussa 2 käytetyt koodit	i
A.2	Luvussa 3 käytetyt koodit	iv
	A.2.1 Auttamishalukkuuden r evoluutiokoodi	iv
	A.2.2 Auttamisstrategian l evoluutiokoodi	vii
A.3	Luvussa 4 käytetyt koodit	xi
	A.3.1 Auttamishalukkuuden r evoluutiokoodi	xi
	A.3.2 Auttamisstrategian l evoluutiokoodi	xi
B	Taulukot	xiii
B.1	Taulukoita lukuun 2	xiii
	B.1.1 Suhteen Θ_l/Θ_k tutkimista	xiii
B.2	Taulukoita lukuun 3	xiv
	B.2.1 Auttamisinnon r adaptiivinen dynamiikka	xiv
B.3	Taulukoita lukuun 4	xix
	B.3.1 Auttamisen r evoluutio tapauksessa $d = 2$	xix
	B.3.2 Metapopulaation parametrien vaikutus auttamiseen r	xx
	Kirjallisuutta	xxiii

1 Johdanto

Epäsuora auttaminen on nuori tutkimusala muutenkin nuorekkaassa biomatematiikassa. Sen varsinaiset alkutahdit lyötiin 1998 kun Nowak & Sigmund (1998a, b) esittivät epäsuoraan vastavuoroisuuteen perustuvan mallinsa. Tässä luvussa esitellään epäsuoran auttamisen historiaa ja näytetään peruslinjat Nowakin & Sigmundin malleista.

Myöhemmissä luvuissa tullaan rakentamaan reaktioyhtälöillä epäsuoran auttamisen malli. Sen evoluutiota auttamisen suhteen tullaan tutkimaan ensin yhden populaation tapauksessa, sitten metapopulaatiomaailmassa. Lopuksi vertaillaan tutkielman mallia kirjallisuudesta löytyviin epäsuoran auttamisen malleihin.

1.1 Suora auttaminen

Populaatiossa tapahtuvan auttamisen – tai sanatarkasti vastavuoroisuuden¹ – tutkimisen juuret löytyvät 1960-luvulta. Tuolloin Hamilton (1964) julkaisi artikkelin, jossa hän tarkasteli sukulaisten auttamista².

Hamiltonin työtä yleistettiin 70-luvulle tultaessa koskemaan myös yksilöitä, jotka eivät olleet sukua. Trivers (1971) esitti suoran vastavuoroisuuden mallin, jossa apua antava yksilö saa suoran vastauksen toiminnalleen vastapelaajalta. Tämänlainen yksilöiden välinen suora vastavuoroisuus oli tutkimuksen aiheena 70- ja 80-luvun. Esimerkiksi Axelrod (1984) tutki toistettua vangin ongelma -peliä.

¹Engl. *reciprocity*.

²Engl. *kin selection*.

1.1.1 Toistettu vangin ongelma -peli

Tarkastellaan kahden yksilön kohtaamista, jossa molemmilla on mahdollisuus tehdä yhteistyötä tai kieltäytyä yhteistyöstä (torjunta). Jos molemmat suostuvat yhteistyöhön, palkintona on molemmille pelaajille R pistettä. Jos molemmat torjuvat, saavat molemmat pelaajat P pistettä. Jos toinen pelaaja torjuu toisen tehdessä yhteistyötä, saa torjuja T pistettä ja auttaja S pistettä. Kun hyödyt T, R, P, S valitaan sellaisiksi, että $T > R > P > S$ ja $2R > T + S$, niin kyseessä on *vangin ongelma -peli*.

Taulukossa 1.1 on taulukoitu tämän pelin kelpoisuuspisteet.

		Pelaaja A	
		Yhteistyö	Torjunta
Pelaaja B	Yhteistyö	R, R	S, T
	Torjunta	T, S	P, P

Taulukko 1.1: Vangin ongelma -pelin kelpoisuustaulukko.

Axelrodin toistetussa vangin ongelma -pelissä yksilöt pelaavat edellä esitettyä peliä kumppaninsa kanssa useamman erän, yleensä satunnaisen monta. Tämänlainen toistettu vangin ongelma -peli on suoraa vastavuoroisuutta, sillä samat yksilöt pelaavat koko ajan toistensa kanssa.

Axelrod (1984) yhdisti toistetun vangin ongelma -pelin populaatioon siten, että yksilöt pelasivat satunnaisen monta kierrosta valitun pelaajan kanssa, ja pelien jälkeen tapahtui lisääntyminen ansaittujen kelpoisuuspisteiden suhteiden mukaisesti.³ Axelrod tutki minkälainen strategia pystyy tekemään tällaisessa populaatiossa invaasion totaalitorjujapopulaatioon, ja minkälainen strategia pystyy vastustamaan invaasioita. Hän huomasi, että ainainen torjuminen oli joka tilanteessa *evoluutiivisesti voittamaton strategia* siinä mielessä, että yksinäinen mutantti ei kyennyt invaasioon sitä vastaan.

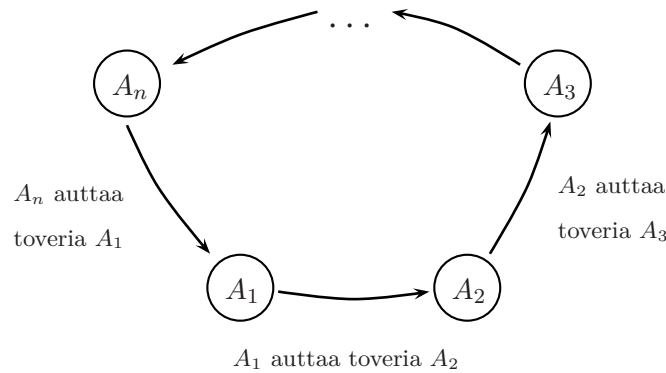
Pieni ryhmittymä auttajastrategisteja kylläkin kykeni invaasioon, kuten vaikkapa Tit for Tat -strategia, joka auttaa ensimmäisellä vuorolla ja tekee sen jälkeen sitä mitä vastustaja teki edellisellä vuorolla. Tämä Tit for tat on itse asiassa evoluutiivisesti vahvempi kuin ainaiset torjujat, jotka eivät

³Eräs tapa lisääntyä kelpoisuuspisteiden mukaan on $x_i^{n+1} = x^n p_i^n / P^n$, missä x_i^n on strategiaa i käyttävien yksilöiden määrä sukupolvessa $n + 1$, p_i^n strategiaa i käyttävien yksilöiden sukupolvessa n ansaitsemat kelpoisuuspisteet ja $P^n = \sum_i p_i^n$.

kykene pienenä ryhmänäkin Tit for Tat -strategiaa voittamaan.

1.1.2 Ensi askelia kohti epäsuoraa auttamista

Epäsuoran vastavuoroisuuden — jota tässä tutkielmassa kutsutaan epäsuoraksi auttamiseksi — idean esitti ensimmäisten joukossa Alexander (1979). Hän esitti, että auttava yksilö ei välttämättä vastaaotakaan apua juuri autetulta, vaan joltain yhdyskunnan toiselta jäseneltä. Eräs esimerkki tällaisesta mallista on Boydin & Richersonin (1989) tutkimus, kuvan 1.1 mukainen, $n:n$ yksilön staattinen auttajaringi.



Kuva 1.1: Boydin & Richersonin (1989) tapa laajentaa suora vuorovaikutus epäsuoraksi.

Tässä auttamisringissä jokainen yksilö auttaa tai ei auta edellä olevaa yksilöä. Auttavan yksilön kelpoisuus vähenee c pistettä, kun taas autetun yksilön kelpoisuus kasvaa b pistettä (oletuksena, että $b > c$). Tässä ei epäsuora auttaminen esiinny sellaisena kuin se nykyään ymmärretään, sillä kun auttamisringi on muodostettu, se on kiinteä koko sukupolven ajan.⁴ Yksi sukupolvi pelaa satunnaisen monta kierrosta N , ja pelien jälkeen tapahtuu lisääntyminen ansaittujen kelpoisuuspisteiden suhteiden mukaisesti. Huomattavaa kuitenkin on, että tässä mallissa apua antava ei saa apua suoraan autettavalta, vaan joltain muulta kunhan $n > 2$.

Boyd & Richerson (1989) tarkastelivat kolmea eri strategiaa: ainaisia torjuntajia; strategiaa, jossa autetaan niin kauan, kun itse saadaan apua (ylävir-

⁴Tällaisesta auttamisringistä on muodostettu myös aito epäsuoran auttamisen malli (Suzuki & Akiyama, 2006), jossa auttamisringi vaihtuu aina yhden pelin jälkeen. Tämä on esitetty tarkemmin luvussa 5.

tapelaajat) sekä strategiaa, jossa autetaan niin kauan, kun autettava yksilö auttaa toisia (alavirtapelaajat). He tutkivat kuinka hyvin auttajat pystyvät pitämään pintansa ainaisia torjujia vastaan ja miten populaation (eli muodostuneen ringin) koko vaikuttaa asiaan. Kävi ilmi, että populaatioon kasvaessa auttajapelaajien mahdollisuus invaasioon vaikeutuu. Toisekseen alavirtapelaajat pystyvät ylävirtapelaajia paremmin pitämään puoliaan torjujamutataatiota vastaan.⁵

Epäsuoran vuorovaikutuksen kohdalla useimmiten tutkimuksen perustana -80-90-luvulla oli juurikin jonkinlainen toistettu vangin ongelma -peli (esimerkiksi Boyd & Lorberbaum 1987; Nowak & Sigmund 1994; Leimar 1997). Varsinaiseen epäsuoraan auttamiseen päästiin käsiksi, kun Nowak & Sigmund (1998a,b) esittivät uudenlaisen lähetymistavan.

1.2 Epäsuora auttaminen

Nowak & Sigmundin (1998a,b) töitä voidaan pitää alan vedenjakana. Suurin osa niiden jälkeen ilmestyneistä tutkimuksista käyttää jompaa kumpaa Nowakin ja Sigmundin mallia (NS-malli) (esimerkiksi Leimar & Hammerstein 2001; Cheng & Ouang 2002; Takahashi & Mashima 2003; Ohtsuki 2004; Ohtsuki & Iwasa 2004, 2006; Suzuki & Akiyama 2007). Niinpä tässä kapaleessa esitellään pääperiaatteet noista paljon puhetta herättäneistä NS-malleista.

1.2.1 Binäärisen maineen NS-malli

Binäärisen maineen malli on Nowakin & Sigmundin (1998b) artikkelin peruja.

Binäärisen maineen tapauksessa yksilöllä on joko hyvä maine (G) tai huono maine (B). Jokaisessa sukupolvessa tapahtuu N auttamiskierrosta, missä N voi olla satunnainen tai kiinteänä annettu luku. Jokaisella kierroksella jokainen yksilö joutuu joko auttajan tai autettavan rooliin satunnaisen kanssapelaajan kanssa. Populaation koko oletetaan niin suureksi, että kahden yksilön uudelleen kohtaamista voidaan pitää mahdottomana tapauksena jolloin kyseessä on aito epäsuora auttaminen.

⁵Saadaan tosielämäänkin helposti sovellettavissa oleva tulos: on parempi auttaa niitä, jotka auttavat muita kuin auttaa vain jos itseään autetaan.

Auttajana ollessaan yksilö voi auttaa tai torjua avun antamisen. Jos päätös auttaa on myönteinen, autetun yksilön kelpoisuus nousee hyödyn b verran ja auttajan kelpoisuus tippuu arvon c verran (oletetaan $b > c > 0$).

a) Sääntötaulukko

		Pelaajien maine				
		<i>GG</i>	<i>GB</i>	<i>BG</i>	<i>BB</i>	
A	<i>G</i>	<i>G</i>	<i>G</i>	<i>G</i>	<i>G</i>	Pisteytys
T	<i>B</i>	<i>B</i>	<i>B</i>	<i>B</i>	<i>B</i>	(Scoring)
A	<i>G</i>	<i>G</i>	<i>G</i>	<i>G</i>	<i>G</i>	Hyväksyvä
T	<i>B</i>	<i>G</i>	<i>B</i>	<i>B</i>	<i>B</i>	(Standing)
A	<i>G</i>	<i>B</i>	<i>G</i>	<i>B</i>	<i>B</i>	Tuomitseva
T	<i>B</i>	<i>G</i>	<i>B</i>	<i>B</i>	<i>B</i>	(Judging)
A	<i>G</i>	<i>B</i>	<i>G</i>	<i>B</i>	<i>B</i>	Välttely
T	<i>B</i>	<i>B</i>	<i>B</i>	<i>B</i>	<i>B</i>	(Shunning)

b) Strategiataulukko

<i>GG</i>	<i>GB</i>	<i>BG</i>	<i>BB</i>	Nimi
A	T	A	T	Yhteistyö
T	T	A	A	Itsekäs
T	T	A	T	Ja-strategia
A	T	A	A	Tai-strategia
A	A	A	A	Auttaminen
T	T	T	T	Torjuminen

Taulukko 1.2: a) Sääntötaulukko. Ylärivissä auttajan/autettavan maine. A kertoo auttamisesta, T torjumisesta. Taulukko kertoo, millä säännöllä auttajan maine muuttuu hänen auttaessaan tai torjuessaan autettavaa yksilöä. Oikealla sääntöjen nimet suomeksi ja englanniksi.

b) Strategiataulukko kuudesta eri strategiasta. Ylärivillä auttajan/autettavan maine. Vaakarivi kertoo miten strategian mukaan kohdellaan autettavaa. Oikeanpuoleisin sarake kertoo strategian nimen.

Auttaminen tapahtuu maineeseen perustuvan strategian mukaan. Maine taas perustuu ainoastaan edellisen kierroksen pelaamiseen. Erilaisia tapoja jakaa hyvä tai huono maine on 256 kappaletta, joista taulukkoon 1.2a) on koottu neljä erilaista mahdollista maineenjakamissääntöä. Lisäksi jokaista

sääntöä kohden on olemassa 16 erilaista käyttäytymisstrategiaa, joista 6 on esitelty taulukossa 1.2b).

Kun kaikki N kierrosta on pelattu, yksilöt lisääntyvät suhteellisten kelpoisuuspisteidensä mukaisesti ja kuolevat. Syntyvät poikaset perivät vanhempiensa käyttämän strategian. Populaatiossa käytetty sääntö taasen on yleensä sama jokaisella yksilöllä. Erilaisista säännöistä suurinta huomiota on saanut pisteytys sekä hyväksyvä. Strategioista tutkituimpia ovat auttaminen, torjuminen ja yhteistyö. Eräs keskeinen tutkimus alalla onkin ollut selvittää, elättääkö hyväksyvä sääntö auttajia paremmin kuin pisteytys (esimerkiksi Leimar & Hammerstein 2001; Panchanathan & Boyd 2003; Ohtsuki & Iwasa 2004). Yleisesti ollaan sitä mieltä, että hyväksyvä sääntö on parempi.

Ohtsuki & Iwasa (2004) kävivät läpi kaikki mahdolliset $16 \cdot 256 = 4096$ eri tapausta ja löysivät kahdeksan kaikkein vahvinta sääntö- ja strategiaparia.⁶ Tuo johtava kahdeksikko on esitelty taulukossa 1.3.

	<i>GG</i>	<i>GB</i>	<i>BG</i>	<i>BB</i>	
A	G	*	G	*	Maineen
T	B	G	B	*	jakamissääntö
	A	T	A	A/T	Toiminta

Taulukko 1.3: Johtava kahdeksan strategiaparia. Kohtaan * voi laittaa kumman tahansa: B tai G . Huomattavaa on, että strategiat itsessään ovat hyvinkin määrättyjä: ainoastaan kahden huonomaineisen kohdatessa on varaa valita joko auttaminen **A** tai torjuminen **T**. Toinen huomion arvoinen seikka on, että maineen jakamissäännössä hyvän kohdatessa huonomaineisen, torjumisesta saa hyvän maineen. Lisäksi tässä johtavassa kahdeksassa kaikki strategiat torjuvat hyvämaineisena huonomaineiselta avun.

1.2.2 Monimaineinen NS-malli

Tämä malli esiteltiin artikkelissa Nowak & Sigmund (1998a).

Monimainetapauksessa perusidea on sama kuin edellä, mutta tällä kertaa populaation jäsenillä voi olla kokonaislukumaine välillä $[-5, +5]$. Joka kerta, kun yksilö auttaa, sen maine kasvaa yhdellä ja vastaavasti torjumalla avun-

⁶Takahashi & Mashima (2006) tosin kritisoivat Ohtsuki & Iwasan (2004) saamia tuloksia.

antamisen maine tippuu yhden pykälän. Avunantajan kelpoisuus pienenee c pistettä auttaessa ja avunsaajan kelpoisuus nousee b pistettä auttamisen seurauksena.

Yksi sukupolvi pelaa jälleen N (satunnaisluku tai kiinteänä annettu) auttamiskierrosta, ja joka kierros jokainen yksilö joutuu joko auttajan tai autettavan rooliin satunnaisen kanssapelaajan kanssa. Tällä kertaa tarkasteltavana strategiana on kokonaisluku l väliltä $[-5, +6]$. Yksilö auttaa, jos apua tarvitsevan maine on vähintään l . Tällöin $l = -5$ edustaa epätsekkäitä kaikkien auttajia ja $l = 6$ ainaisia torjujia.

Voidaan ajatella, että jos maine on jo korkea, ei ole järkeä investoida vielä parempaan maineeseen. Niinpä voidaan ottaa lisäksi tarkasteluun strategia h , jolloin yksilö ei auta ketään, jos hänen oma maineensa on suurempi kuin h .

Kun yksi sukupolvi on pelinsä pelannut, jaetaan kokonaiskelpoisuudet, joiden mukaan yksilöt lisääntyvät. Poikaset perivät vanhempiansa käyttämän strategian, jos eivät koe mutaatiota. Maine sitä vastoin ei periydy: jokaisen sukupolven alussa kaikilla on maine 0.

1.2.3 NS-mallien tutkimista

Molempiin edellä esitettyjen mallien tarkasteluihin voi ottaa mukaan rajoittavina tekijöinä tunnettavuuden sekä virheet. Virheitä on olemassa kahta tyyppiä: havaintovirhe sekä toteutusvirhe. Havaintovirheessä auttajalle annetaan väärä maine (hyvä kun pitäisi antaa huono ja toisinpäin) tietyllä todennäköisyydellä (esimerkiksi Leimar & Hammerstein 2001; Ohtsuki & Iwasa 2004, 2006; Takahashi & Mashima 2003, 2006) ja jälkimmäisessä auttaja toimii tietyllä todennäköisyydellä toisin kuin strategian mukaan kuuluisi (esimerkiksi Leimar & Hammerstein 2001, Panchanathan & Boyd 2003; Suzuki & Akiyama 2003).

Havainto- ja toteutusvirheillä pyritään seulomaan kaikkien erilaisten strategioiden joukosta evolutiivisesti stabiileimmat. Ilman virheitä ei monien strategioiden välillä havaita mitään eroa, jolloin virheet erottelevat tällaiset strategiat toisistaan.

Tunnettavuus kertoo jollain tapaa, miten hyvin mahdollinen auttaja tuntee autettavan yksilön maineen. Yksinkertaisimmillaan se on todennäköisyyskerroin: todennäköisyydellä p auttaja tietää autettavan maineen (esi-

merkiksi Nowak & Sigmund 1998a,b; Cheng & Ouang 2002; Ohtsuki & Iwasa 2004, 2006). Myös monimutkaisempia rakennelmia on kehitelty. Mohtashemi & Mui (2003) asettivat tunnettavuuden leviämään tuttavapiirin välityksellä pitäen simulaatioissaan muistissa yksilöiden mielipiteet toisten maineista.

1.2.4 Peritytyvän maineen malli

Tutkielman rakenne

Ensimmäisessä luvussa on pääpiirteittäin esitelty epäsuoran auttamisen historiaa ja poimittu muutamia valottavia esimerkkejä.

Toisessa luvussa esitellään tutkielmassa käytetty monimaineinen malli ja katsotaan Mathematica -simulaatioilla miten sen parametrit vaikuttavat lopputilaan. Malli perustuu reaktioyhtälöiden teoriaan, jota ei tutkielmassa esitetä. Niinpä lukijan on tunnettava reaktioyhtälöiden teorian perusteet täydellisen ymmärryksen saavuttamiseksi.

Kolmannessa luvussa tarkastellaan adaptiivisen dynamiikan keinoin kahden auttamisparametrin muutosta evoluution kuluessa. Ensinnäkin tutkitaan edellä mainitun ”toteutusvirheen” evoluutiota sekä analyttisesti että simulaatioiden avulla erilaisissa tilanteissa. Toisekseen tarkastellaan auttamisstrategian evoluutiota simulaatioiden avulla. Luvussa nähdään, että maineen olemassaolo on elintärkeää auttamisen hengissäpysymisen kannalta. Kolmannen luvun täydelliseen ymmärtämiseen tarvitaan adaptiivisen dynamiikan perustiedot.

Neljäs luku on pyhitetty metapopulaatiolle. Luvussa seurataan tutkielman mallin menoa Gyllenbergin & Hanskin kehittämän rakenteellisen metapopulaatiomallin pyörteissä (Hanski (1991), Gyllenberg & Hanski (1992)). Metapopulaatioiden selittely on jätetty vähemmälle, joten lukijan oletetaan tuntevan hieman metapopulaatiomaailmaa. Luvussa nähdään kuinka evoluutio pyyhkäisee auttamisen metapopulaatioympäristössä herkemmin ole-mattomiin.

Tutkielman malli eroaa huomattavan paljon kirjallisuudessa tarkastelluista malleista. Niinpä viidennessä luvussa esitetään lyhykäisyydessään muutamia kirjallisuuden tuloksia ja verrataan tutkielman mallia niihin. Osoitetaan miten tutkielman malli on monella tavalla samankaltainen hyväksyvää sääntöä käyttävän binäärisen maineen NS-mallin kanssa.

Tutkielman mallin ero NS-monimainemalliin

Tutkielman malli on monimainemalli. Kuitenkin malli eroaa monella tavalla edellisessä kappaleessa esitetystä, kirjallisuudessa paljon esiintyvistä monimaineisesta NS-mallista.

Tämän tutkielman mallissa on mukana edellä esitelty niin sanottu *toteutusvirhe*. Tässä mallissa sitä ei ole kuitenkaan pidetty virheenä, vaan tietoisena valintana; sitä pidetään kertoimena, joka kertoo millä todennäköisyydellä auttajaksi joutuva tulee auttamaan apua tarvitsevaa, kun käytettävän strategian mukaan kuuluisi auttaa.⁷

Toinen huomattava ero on käytettävässä strategiassa. Kun monimaineisessa NS-mallissa tarkastellaan kahta strategiaa l ja h , on tutkielman mallissa otettu tarkasteluun l ja k , jossa k edustaa maineenarvoa, jota pienempiä ei tarvitse auttaa: maine ei tule laskemaan, jos jättää auttamatta maineeltaan pienempää kuin k . Kirjallisuudessa tällaisen strategian tarkastelua ei juurikaan esiinny.

Kolmas eroavaisuus on mallin perusta. Kirjallisuudessa esiintyy yksinomaan peliteoriaan perustuvia malleja. Tutkielmassa otetaan mallin perustaksi kuitenkin reaktioyhtälöt.

Neljäs eroavaisuus on syntyvien poikasten maine. Kirjallisuudessa poikasten maine monimainemalleissa on aina neutraali 0. Tutkielman mallissa kaikki poikaset perivät vanhempiensa maineen. Tämän vuoksi tutkielman mallia kutsutaan *periytyvän maineen malliksi*.

⁷Esimerkki: Ihminen on menossa aamulla töihin, ja kaksi pikkupoikaa pyytää häntä ottamaan sekuntikellollaan aikaa, kun he juoksevat korttelin ympäri. Monien mielestä tilanteessa kuuluisi auttaa. Sitä ettei tämä töihin kiiruhtava ihminen autakaan poikia aamukiireessään voidaan pitää enemmänkin tietoisena valintana — oman edun ajamisena — kuin marginaalisena virheenä.

2 Epäsuoran auttamisen malli

Tässä luvussa esitellään käytetty malli ja tarkastellaan miten sen parametrit vaikuttavat populaation dynamiikkaan. Luvun teoria perustuu reaktioyhtälöihin, joihin voi tutustua esimerkiksi opintomonisteessa Geritz & Parvinen (2005).

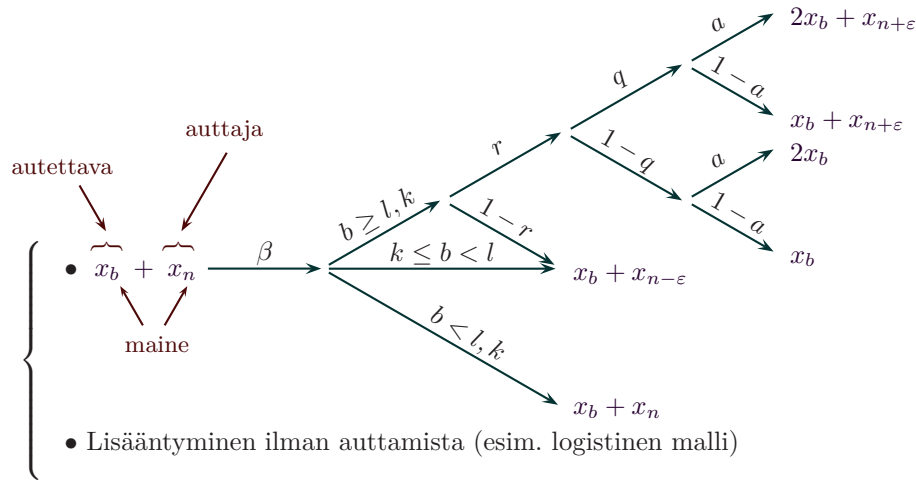
2.1 Populaatiomallin esittely

2.1.1 Mallin rakenne

Olkoon M luonnollinen luku. Ajatellaan populaatiota, jonka yksilöiden maine on kokonaisluku välillä $[-M, +M]$. Intensiteetillä β populaation jäsenille tulee eteen auttamistilanteita. Toinen osapuoli toimii auttajan roolissa ja toinen avunsaajan. Periaatteena on, että riittävän hyvämaineisia auttaessa oma maine kasvaa yhdellä ja vastaavasti hyvämaineista auttamatta jättäminen vähentää auttajan mainetta yhdellä. Luonnollisestikaan maine ei voi kasvaa suuremmaksi kuin $+M$ eikä pienemmäksi kuin $-M$. Avun vastaanottanut yksilö kokee auttamisen parempana lisääntymisenä. Haittatekijänä auttamistilanteessa on apua antavan yksilön mahdollinen menehtyminen apua antaessa.

Olkoot $k, l \in [-M, M + 1]$ kokonaislukuja. Populaatio käyttää strategiaa (k, l) , missä k on sääntö maineen muutokselle ja l auttamissstrategia. Parametri k ilmaisee maineen arvon, jota suurempien tai yhtäsuurten arvojen auttamisesta maine muuttuu. Jos autettavan maine on pienempi kuin k , ei maine muutu auttamisesta tai auttamatta jättämisestä ja jos autetta-

van maine on vähintään k , niin yksilön auttaessa (torjuessa avun) auttajan maine kasvaa (vähenee) yhdellä. Parametri l ilmaisee populaatiossa käytettävän strategian, jonka mukaan auttaminen tapahtuu. Jos autettavan maine on vähintään l , päätös auttamisesta on myönteinen.



Kuva 2.1: Epäsuoran auttamisen mallin reaktioyhtälöt. Kuviossa β on auttamistapahtuman esiintymisen intensiteetti; r todennäköisyys, että auttaja suostuu auttamaan; q todennäköisyys, että auttaja selviytyy hengissä auttamisesta ja a todennäköisyys, että auttamista seuraa lisääntyminen. Parametri k on sääntö jonka mukaan maine muuttuu: jos apua kaipaavan maine $\geq k$, auttajan maine muuttuu. Parametri l on käytetty auttamisstrategia: yksilöä autetaan, jos hänen maineensa on vähintään l .

Vaikka auttamistilanteessa autettavan yksilön maine on vähintään l , voi silti tulla eteen tilanne, ettei auttava yksilö syystä tai toisesta suostu antamaan apua. Merkitään parametrilla r todennäköisyyttä, että tällaisessa tilanteessa auttaja tahtoo (ja voi) auttaa. Jos auttaja on päättänyt auttaa, voi eteen tulla vielä tilanne, jossa avunantaja menehtyy auttaessaan. Merkitään tämän tapahtuman todennäköisyyttä parametrilla $1 - q$. Tällöin siis auttava yksilö auttaa ja pysyy hengissä todennäköisyydellä rq .

Auttamisesta saatava hyöty ilmenee autettavan parempana lisääntymisenä. Kun yksilöä autetaan, saa hän (samantien lisääntymiskykyisen) poikasen keskimäärin $\frac{1}{a}$ auttamiskerran jälkeen. Toisin sanoen apua saanut yksilö lisääntyy todennäköisyydellä a . Syntyvät poikaset perivät vanhempiansa maineen. Kaiken tämän päälle yksilöt lisääntyvät ilman auttamista jonkin

kasvumallin (esimerkiksi logistisen mallin) mukaisesti. Tämä reaktioyhtälöihin perustuva malli on kokonaisuudessaan kaavioitu kuvassa 2.1.

2.1.2 Mallin matemaattinen muotoilu

Olkoon M annettu luonnollinen luku. Tällöin populaation jäsenillä on maine välillä $[-M, +M]$. Olkoot strategiapari $(k, l) \in [-M, M + 1] \times [-M, M + 1]$ kokonaislukupari. Suurin arvo $M + 1$ tarkoittaa strategialla l , ettei ketään auteta ja strategialla k , ettei maine muutu mistään auttamisesta.

Olkoon $x_m(t)$ maineen m omaavien yksilöiden lukumäärä hetkellä t . Maineen arvoa m vastaava differentiaaliyhtälö on

$$\frac{dx_m}{dt} = v(x_m, k, l) - \delta(x_m, l) + \lambda(x_m, l) + F(x_m), \quad (2.1)$$

jossa

$$v(x_m, k, l) = \begin{cases} \left[\frac{1}{2}\beta(1-r)x_{(-M+1)} \sum_{n=l}^M x_n + \frac{1}{2}\beta x_{(-M+1)} \sum_{n=k}^{l-1} x_n \right] - \frac{1}{2}\beta r q x_M \sum_{n=l}^M x_n, & \text{jos } m = -M \\ \left[\frac{1}{2}\beta(1-r)x_{m+1} \sum_{n=l}^M x_n + \frac{1}{2}\beta x_{m+1} \sum_{n=k}^{l-1} x_n + \frac{1}{2}\beta r q x_{m-1} \sum_{n=l}^M x_n \right] \\ - \left[\frac{1}{2}\beta r q x_m \sum_{n=l}^M x_n + \frac{1}{2}\beta x_m \sum_{n=k}^{l-1} x_n + \frac{1}{2}\beta(1-r)x_m \sum_{n=l}^M x_n \right], & \text{jos } m \neq -M, M \\ \frac{1}{2}\beta r q x_{M-1} \sum_{n=l}^M x_n - \left[\frac{1}{2}\beta(1-r)x_M \sum_{n=l}^M x_n + \frac{1}{2}\beta x_M \sum_{n=k}^{l-1} x_n \right], & \text{jos } m = M \end{cases}$$

on maineen virtaamista mainelokerosta toiseen kuvaava termi. Ensimmäinen osa kuvaa viereisistä mainelokeroista saapuvien määrää ja jälkimmäinen osa tarkasteltavan mainelokeron yksilöitä, jotka ovat olleet auttamistilanteessa, pysyneet hengissä ja kokeneet maineen muutoksen. Yhtälössä oleva summa $\sum_{n=k}^{l-1} x_n$ tulkitaan nolllaksi, jos $k \geq l - 1$.

Termi

$$\delta(x_m, l) = \frac{1}{2}\beta r (1-q)x_m \sum_{n=l}^M x_n$$

on auttamisesta johtuva kuolleisuustermi ja

$$\lambda(x_m, l) = \begin{cases} 0 & \text{jos } m < l \\ \frac{1}{2} \beta r a x_m \sum_{n=-M}^M x_n & \text{jos } m \geq l \end{cases}$$

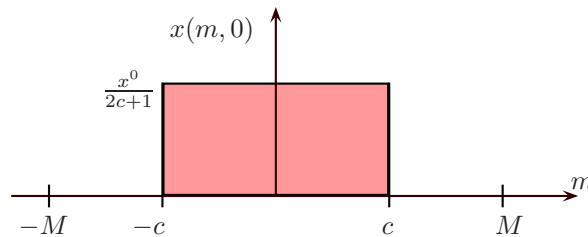
on auttamisesta johtuva lisääntymistermi.

Viimeinen termi

$$F(x_m) = f(X) \frac{x_m}{X}$$

on maineen m omaavien yksilöiden lisääntyminen ilman auttamista. Termisä $X = \sum_{n=-M}^M x_n$ ja $f(x)$ on populaation noudattama kasvufunktio ilman auttamista (esimerkiksi logistinen malli).

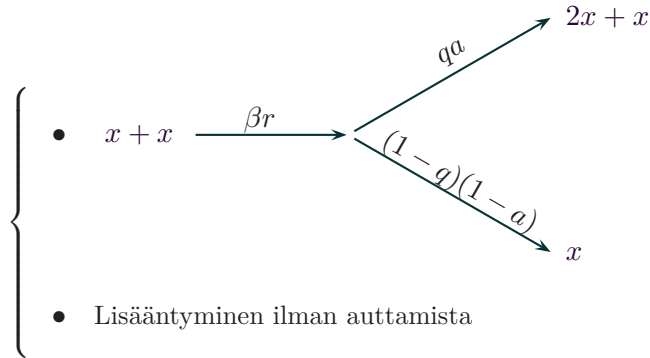
Oletetaan, että alkutilassa populaation koko on x^0 ja se on tasaisesti levittäytynyt maineen välillä $[-c, c]$, missä $c \in [0, M]$ on kokonaisluku. Toisin sanoen, $x(m, 0) = \frac{x^0}{2c+1}$, jos $m \leq |c|$ ja $x(m, 0) = 0$, jos $m > |c|$.



Kuva 2.2: Populaatio hetkellä $t = 0$.

2.2 Riisuttu malli

Oletetaan mahdollisimman yksinkertainen malli: malli, jossa ei ole mainetta. Toisin sanoen valitaan $M = 0$, jolloin populaatiota jää kuvaamaan ainoastaan yksi differentiaaliyhtälö. Kun $M = 0$ on valittavana kaksi erilaista auttamisstrategiaa l : joko kaikkia autetaan ($l = 0$) tai ketään ei auteta ($l = 1$). Jälkimmäinen ei toisi valaistusta auttamistarkasteluun, joten valitaan strategiaksi kaikkien auttaminen. Tällä valinnalla yleisen mallin reaktioyhtälöt (kuva 2.1) saadaan yksinkertaistettua kuvassa 2.3 nähtäväksi reaktioyhtälöksi.



Kuva 2.3: Yksinkertaistetun mallin reaktioyhtälö.

Populaatiota kuvaavaksi differentiaaliyhtälöksi saadaan

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \frac{1}{2}\beta r q a x^2 - \frac{1}{2}\beta r (1-q)(1-a)x^2 + f(x) \\ &= \frac{1}{2}\beta r (q+a-1)x^2 + f(x). \end{aligned} \quad (2.2)$$

Yleisesti populaatiomalleissa oletetaan, että ilman auttamista tapahtuva lisääntyminen $f(x)$ toteuttaa kolme ehtoa:

- 1° $f(0) = 0$;
- 2° $f'(0) > 0$;
- 3° jotta malli olisi järkevä eikä kasvaisi loputtomiin, oletetaan että on olemassa luku $\tilde{x} \in (0, \infty)$, jolla $f(\tilde{x}) = 0$ ja $f'(x) < 0$ kaikilla $x > \tilde{x}$.

Kun $f(x)$ toteuttaa edellä esitellyt ehdot, riisutulle mallille muodostettu yhtälö $\frac{1}{2}\beta r (q+a-1)x^2 + f(x)$ toteuttaa edellä mainituista kolmesta ehdosta kaksi ensimmäistä ilman ylimääräisiä olettamuksia. Nimittäin origossa yhtälöstä (2.2) saadaan $\frac{1}{2}\beta r (q+a-1)0^2 + f(0) = 0$ ja ehto 1° täyttyy. Yhtälön (2.2) oikean puolen derivaatta origossa on $(\beta r (q+a-1)x + f'(x))|_{x=0} = f'(0) > 0$, joten ehto 2° tulee täytettyä. Kolmas ehto vaatii olettamaan, että on olemassa jokin luku $\tilde{x} \in (0, \infty)$, jolle $\frac{1}{2}\beta r (q+a-1)\tilde{x}^2 + f(\tilde{x}) = 0$ ja $\beta r (q+a-1)x + f'(x) < 0$, kun $x > \tilde{x}$. Jälkimmäinen ehto on ekvivalenttia sen kanssa, että

$$f'(x) < -\beta r (q+a-1)x, \quad \text{aina kun } x > \tilde{x}. \quad (2.3)$$

Tästä saadaan joitain rajoituksia mallin parametreille, kun $f(x)$ on tunnettu.

Yhtälöstä (2.2) saadaan myös ehto sille, koska auttaminen on hyödyllistä populaatiolle. Auttaminen toi differentiaaliyhtälöön ainoastaan termin $\frac{1}{2}\beta r(q+a-1)x^2$. Se on positiivinen, kun $q+a > 1$ ja tällöin populaation tasapainopisteet ovat suurempia kuin ilman auttamista. Vastaavasti kun $q+a < 1$, on auttamistermi negatiivinen ja populaation tasapainopisteet ovat pienempiä kuin ilman auttamista.

2.2.1 Logistinen malli

Tarkastellaan esimerkkinä tapausta, jossa populaation kasvu noudattaa logistista kasvua, eli $f(x) = ux(1 - \frac{x}{K})$, missä $u, K \in \mathbb{R}_+$. Tällöin riisutulle mallille saadaan:

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{2}\beta r(q+a-1)x^2 + ux\left(1 - \frac{x}{K}\right). \quad (2.4)$$

Jotta malli olisi järkevä, oletetaan, että toisen asteen polynomi

$$\frac{1}{2}\beta r(q+a-1)x^2 + ux\left(1 - \frac{x}{K}\right) = ux + \left(\frac{1}{2}\beta r(q+a-1) - \frac{u}{K}\right)x^2$$

on alaspäin aukeneva (jotta se ei kasva rajatta). Tämä on ekvivalenttia sen kanssa, että toisen asteen termin kerroin on negatiivinen. Ehdoksi saadaan, että $\frac{1}{2}\beta r(q+a-1) - \frac{u}{K} < 0$, joka voidaan kirjoittaa muodossa

$$\beta r(q+a-1) < \frac{2u}{K}. \quad (2.5)$$

Tämä tulos olisi saatu myös epäyhtälöstä (2.3), joka logistisen mallin tilanteessa on

$$\beta r(q+a-1) < \frac{2u}{K} - \frac{u}{x}.$$

Jotta tämä olisi voimassa kaikilla x , on oltava $\beta r(q+a-1) \leq \frac{2u}{K}$.

Jos $q+a < 1$, ehto on aina voimassa. Tosin tällöin auttamisesta olisi populaatiolle ainoastaan haittaa, kuten edellisen jakson lopussa osoitettiin.

Oletetaan siis, että $q+a > 1$, jolloin ehto (2.5) ei ole triviaalisti voimassa. Parametri K kertoo populaation kantokyvyn ja u kasvunopeuden. Tyypillisesti $u < K$, vieläpä $2u < K$, joten epäyhtälön (2.5) oikea puoli < 1 . Vasemmanpuoleisessa termissä kertoimet a, q ja r ovat todennäköisyyksinä

rajoitettuja välille $[0, 1]$, jolloin mallin tarkastelussa on otettava huomioon auttamisintensiteetin β suuruus.¹

Nämä oletukset mielessä voidaan malli kirjoittaa muotoon

$$\frac{dx}{dt} = ux \left(1 - \left(\frac{1}{K} - \frac{\beta r(q+a-1)}{2u} \right) x \right).$$

Nähdään, että saatiin logistinen malli parametreilla u ja $\left(\frac{2u - \beta r(q+a-1)K}{2uK} \right)^{-1} = \frac{2uK}{2u - \beta r(q+a-1)K}$. Näin ollen voidaan heti sanoa, että mallin tasapainopisteet ovat 0 ja

$$\frac{2uK}{2u - \beta r(q+a-1)K} = \frac{2u}{\frac{2u}{K} - \beta r(q+a-1)}. \quad (2.6)$$

Koska edellä on oletettu $\beta r(q+a-1) < \frac{2u}{K}$, on jälkimmäinen tasapainotila positiivinen.

Voidaan vielä verrata nyt saatua lopputilaa ilman auttamista saavutettavaan tasapainotilaan K laskemalla niiden suhde:

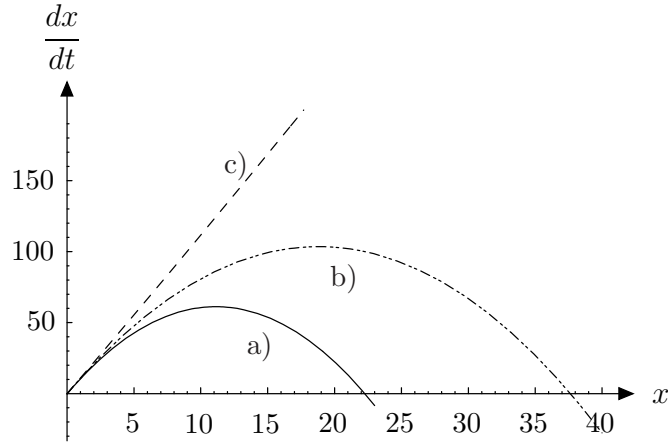
$$\frac{\frac{2uK}{2u - \beta r(q+a-1)K}}{K} = \frac{2u}{2u - \beta r(q+a-1)K} \begin{cases} < 1, & \text{jos } q+a < 1 \\ = 0, & \text{jos } q+a = 1 \\ > 1, & \text{jos } q+a > 1. \end{cases}$$

Toisin sanoen nyt saatu lopputila on suurempi kuin alkuperäinen K , jos $q+a > 1$ ja vastaavasti pienempi, jos $q+a < 1$.

Ehto $q+a > 1$ voidaan kirjoittaa myös muodossa $a > 1 - q$, joka sanoo, että auttamista seuraava lisääntyminen a tulisi olla voimakkaampaa kuin auttamisesta johtuva kuolleisuus $1 - q$. Tarkastellaan tästä eteenpäin ainoastaan tilannetta, jossa auttamisesta on hyötyä populaatiolle. Toisin sanoen oletetaan jatkossa, että $a > 1 - q$.

Lopuksi kuvassa 2.4 on annettu muutama numeerinen esimerkki tilanteesta.

¹Numeerinen esimerkki: jos valitaan $u = 11$, $K = 30$, ja approksimoidaan $r(q+a-1) = 1(0,95 + 0,10 - 1) = 0,05$, niin saadaan, että $\beta < 14\frac{2}{3}$.



Kuva 2.4: Numeerisia ratkaisuja yhtälön (2.4) mallista. Kuvassa $r = 0,85$; $q = 0,95$; $u = 11$, $K = 30$. Lisäksi kohdassa a) $\beta = 10$; $a = 0,02$ ($q + a < 1$), b) $\beta = 3,5$; $a = 0,1$ ($q + a > 1$) ja c) $\beta = 18$; $a = 0,1$ ($q + a > 1$). Ilman auttamista populaation tasapainotila olisi $\tilde{x} = 30$. Auttamisen myötä se on muuttunut arvoon a) $\tilde{x} = 22,26$ ja b) $\tilde{x} = 37,63$. Kohdassa c) on $\beta r(q + a - 1) = 0.765 \not\leq 0.7333 \dots = \frac{2u}{K}$, eikä se siis täytä ehtoa (2.5), ja käyrä c lähteekin kasvamaan äärettömyyksiin.²

2.3 Malli ja 101 maineen arvoa

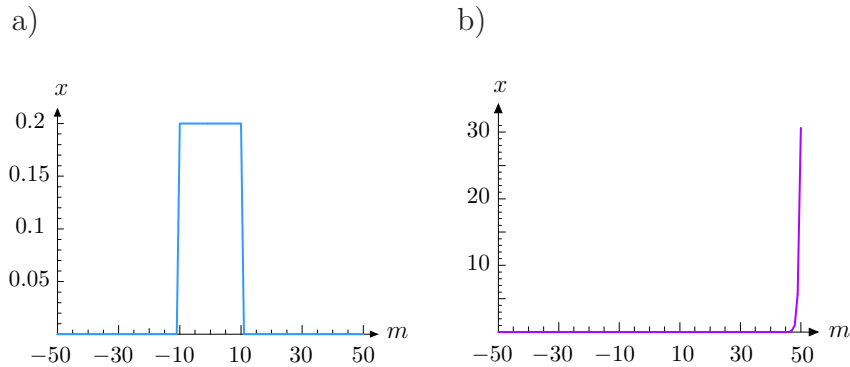
Tarkastellaan seuraavaksi mallia numeerisesti, kun valitaan $M = 50$, jolloin maineen arvoja saadaan 101 kappaletta. Valitaan ilman auttamista tapahtuvaksi lisääntymiseksi logistinen malli, eli asetetaan $f(x) = ux(1 - \frac{x}{K})$, missä valitaan $K = 30$, $u = 11$. Tarkasteltavan mallin parametrit valitaan seuraavasti: auttamispäätöksen todennäköisyys $r = 0,85$, auttamisesta hengissä selviytymisen todennäköisyys $q = 0,95$, auttamistilaisuuksien esiintymisintensiteetti $\beta = 3,5$, auttamisesta seuraavan lisääntymisen todennäköisyys $a = 0,10$ ja käytetty strategia $(k, l) = (0, 0)$. (Erityisesti siis $q + a = 1,05 > 1$.) Alkutilaksi valitaan $x^0 = 2$, $c = 10$.

Tässä kappaleessa on otettu käyttöön kaksi uutta parametriä, α ja Σ , missä α on kulunut aika alkutilasta stabiiliin lopputilaan³ ja Σ populaation koko lopputilassa. Otetaan lisäksi käyttöön ilmaisu *hyvä maine* tarkoittamaan rajaa $l(= 0)$ suurempia tai yhtäsuuria maineen arvoja. Vastaavasti *huonomaineisilla* yksilöillä maine on pienempi kuin $l(= 0)$.

²Ei sitä tosin kuvasta voi aukottomasti päätellä, mutta allekirjoittanut vakuuttaa näin tapahtuvan.

³Saadun ajan virhe on riippuvainen valitusta askelpituudesta. Asiaa on selvitetty tarkemmin liitteessä A.

Tarkasteluun on käytetty Mathematica-ohjelmistoa ja käytetty koodi löytyy liitteestä A. Jos muuta ei mainita, stabiiliin tilaan on katsottu pääseen, kun yksittäisen maineen arvon lukumäärässä ei tapahdu 10^{-6} suurempaa muutosta. Numeerisessa tarkastelussa on käytetty differenssimenetelmää $0,0001 - 0,02$ aikayksikön kerta-askeleella.



Kuva 2.5: a) Numeerisen tarkastelun alkutilanne. b) Lopputila parametrein $(\beta, r, q, a, u, K) = (3,5; 0,85; 0,95; 0,1; 11; 30)$, strategia $(k, l) = (0, 0)$. Kuvassa b) $\alpha = 3,6 \pm 0,1$ ja populaation koko $\Sigma = 37,63$.

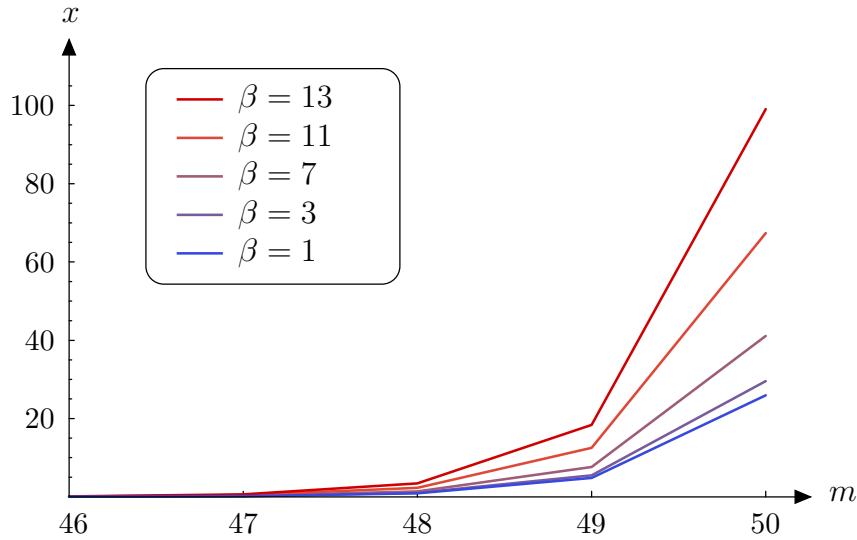
Kuvassa 2.5 on numeerisen tarkastelun alkutila ja edellä mainituin parametrein saatu lopputila. Lopputilassa on ainoastaan hyvämaineisia yksilöitä (jokaisen maine $\geq l$), joten lopputilassa populaation koko Σ tulisi olla yhtä suuri kuin tapauksessa, jossa mainetta ei oteta lainkaan huomioon. Mainetoman tapauksen lopputilassa populaation koko on yhtälöstä (2.6) laskettuna $\tilde{x} = 37,63$, ja myös numeerisessa tarkastelussa lopputilan kooksi saadaan $\Sigma = 37,63$. Tämä vahvistaa uskoa numerikaan toimivuuteen.

Seuraavissa jaksoissa on tarkasteltu jokaisen parametrin muutosta numeerisesti muuttamalla tarkasteltavaa parametria pitäen loput parametrit edellä kerotun suuruisina, jos ei muuta mainita.

2.3.1 Auttamishalukkuuden β vaikutus

Parametri β on auttamisintensiteetti. Näin ollen olisi luontevaa odottaa, että mitä suuremmaksi intensiteetti β asetetaan, sitä enemmän populaatiossa tapahtuu auttamisesta johtuvaa lisääntymistä, kun $q + a > 1$. Kuten kuvasta 2.6 voi todeta, näin todella tapahtuu.

Nähdään, että auttamistilanteiden esiintymistiheyden β kasvattaminen



Kuva 2.6: Parametrin β vaikutus populaatioon. Kuvan ulkopuolella olevat arvot ovat kaikki nollan suuruisia. Seuraavassa on talukoita eri parametrein populaation loppukoko ja lopputilaan pääsyyn tarvittava aika. Ajan virhe on $\pm 0,1$.

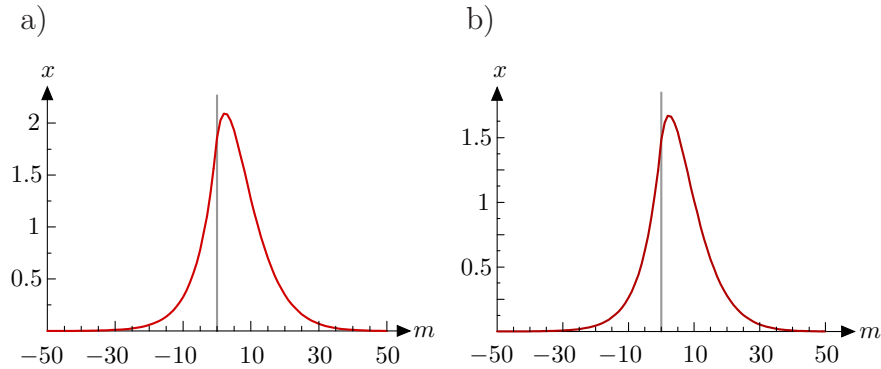
β	1	3	7	11	13
Σ	31,8	36,3	50,5	82,8	121,7
α	12,0	3,8	2,1	2,2	2,3

nostaa huomattavasti populaation kokoa ja lyhentää suppenemisaikaa. Kuitenkaan se ei vaikuta populaation rakenteeseen. Jaksossa 2.1.2 nähtiin, että jokaisessa auttamistermissä — virtauksessa $v(x_m, k, l)$, auttamiskuoletteisudessa $\delta(x_m, l)$ sekä auttamislisääntymisessä $\lambda(x_m, l)$ — on kertoimena $\frac{1}{2}\beta$. Niinpä auttamisintensiteetti β vaikuttaa ainoastaan skaalavana tekijänä.

Tätä on havainnollistettu kuvassa 2.7. Siinä on valittu $r = 0,43$. Kuvassa a) $\beta = 10$ ja kuvassa b) $\beta = 1$. Nähdään, että populaation jakauma maineakselilla pysyy tyystin muuttumattomana,⁴ ainoastaan populaation koko Σ ja suppenemisaika α ovat erilaiset.

Pääsääntönä voisi siis sanoa, että pienellä intensiteetillä populaatiokoko on pieni ja se saavutetaan hitaasti, kun taas suurilla arvoilla populaation koko on paitsi suuri, se myös saavutetaan nopeasti. Populaation rakenteeseen ei auttamisintensiteetin β muuntamisella voi vaikuttaa.

⁴Eihän sitä kuvasta varmaksi voi sanoa, mutta allekirjoittanut vakuuttaa, että $\beta = 10$ -populaatiota on jokaisella maineen arvolla tasan 25,132% enemmän kuin $\beta = 1$ -populaatiota.



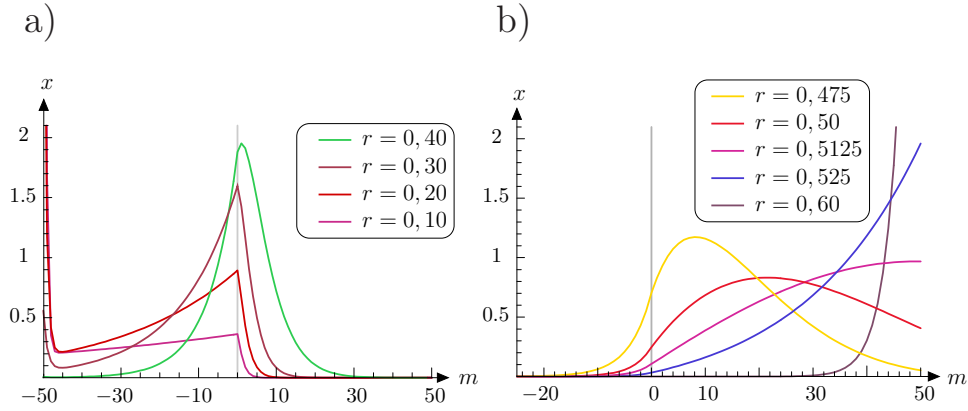
Kuva 2.7: Populaation jakauma eri arvoilla β , kun $r = 0,43$. Kuvassa a) $\beta = 10$ ($\Sigma = 38,4$; $\alpha = 23,8 \pm 1,4$); b) $\beta = 1$ ($\Sigma = 30,7$; $\alpha = 230 \pm 10$). Muut parametrit ovat kuten kappaleen alussa on kerrottu. Harmaalla viivalla on piirretty maineen arvo $m = l = 0$.

2.3.2 Auttamisinnon r vaikutus

Parametri r kuvaa auttamisintoa; todennäköisyyttä, että auttamistapahtumassa auttajaksi päätyvä tekee positiivisen auttamispäätöksen kun vastapuolta pitäisi strategian mukaan auttaa. Syy miksi auttaja jättäisi auttamatta voisi olla vaikka oman edun ajaminen, välinpitämättömyys tai vihanpito autettavaksi joutunutta kohtaan. Nämä kaikki syyt on koottu yhteen todennäköisyyskertoiimeen. Kuten johdantoluvussa 1 mainittiin, tässä tutkielmassa tämä parametri on valittu tietoisesti auttamatta jättämiseksi. Kirjallisuudessa se esiintyy yleensä marginaalisena virheenä, kun yksilö ei auta, vaikka pitäisi (esimerkiksi Ohtsuki & Iwasa (2004), Leimar & Hammerstein (2001), Suzuki & Akiyama (2007), Panchanatha & Boyd (2003)).

Kuvaan 2.8 on koottu parametrin r muuttumisen aiheuttamat vaikutukset. Kuvasta voidaan erottaa kolme erilaista vaihetta parametrin r muuttuessa. Ensimmäisessä vaiheessa populaatio on keskittynyt huonon maineen alueelle ($r \leq 0,2$). Toisessa vaiheessa populaation pääpaino on keskellä $0,3 \leq r \leq 0,475$). Kolmannessa vaiheessa populaatio on selvästi painottunut hyvämaineiseksi ($r \geq 0,50$).

Odotetusti pienillä auttamisinnon arvoilla ($r < 0,30$) populaatio on keskittynyt matalille maineen arvoille. Tällöin strategian $l(=0)$ kohdalle syntyy havaittava piikki. Tämä on sikäli luonnollista, että populaatiossa maineen $m = l = 0$ omaavia autetaan — joskin vähäisessä määrin — jolloin ne li-



Kuva 2.8: Parametrin r vaikutus populaatioon. Kuvaan a) on keskitetty pienet auttamisinnon arvot, kun taas kuvassa b) näkyvät suuret ($> 0,45$) auttamisen arvot. Harmaalla viivalla on merkitty strategia $l = 0$. Kuvassa b) kuvan ulkopuolella olevat arvot ovat nolliä. Seuraavassa on lueteltuina eri parametreilla saadut populaation lopullinen koko sekä stabiiliin tilaan tarvittava aika. Ajan virhe on tapauksessa a) ± 14 , ja b) ± 4

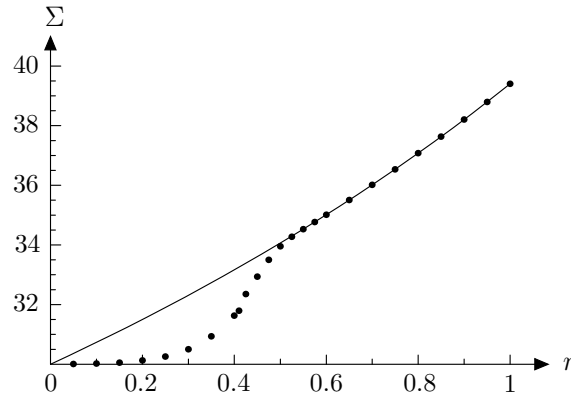
r	0,10	0,20	0,30	0,40	0,475	0,50	0,5125	0,525	0,60
Σ	30,02	30,12	30,5	31,8	33,5	34,0	34,1	34,3	35,0
α	882	350	154	84	68	68	72	72	22

sääntyvät hieman enemmän kuin viereisessä mainelokerossa $m = -1$ olevat, ja piikki on syntynyt.

Kun $r = 0,40$, populaatiossa on jo niin paljon auttajia, että piikki on siirtynyt kohdasta $m = l$ hieman oikealle kohti parempaa mainetta. Lisäksi nähdään, että populaatiosta vaaditaan auttajiksi noin puolet ($r \approx 0,50$) jotta se siirtyisi kokonaisuudessaan hyvämaineiseksi. Hieman puolikkaan yläpuolella ($r \approx 0,52$) populaation huippu on jo siirtynyt suurimman maineen $m = 50$ kohdalle.

Yllättävintä on, että ensimmäinen ja toinen vaihe tapahtuu niin matalilla auttamisinnon arvoilla. Vaikka vain vajaa kolmannes populaatiosta auttaa ($r = 0,3$), populaation huippu siirtyy maineakselin keskelle. Tämä ei tosin näy populaation koossa. Kuvaan 2.9 on piirretty populaation loppukoko Σ parametrin r funktiona. Kuvaan on piirretty vertailun vuoksi ilman mainetta oleva tapaus käyttäen yhtälöä (2.6).

Nähdään, että populaatiokoko alkaa hiljalleen kasvaa, kun $r > 0,30$, jolloin populaation mainehuippu on siis jo siirtynyt keskelle. Kunnan kasvupyrähdys alkaa kuitenkin vasta kohdassa $r = 0,4$ — toisen vaiheen lop-



Kuva 2.9: Populaation loppukoko Σ auttamisinnostusparametrin r funktiona. Jatkuvalle viivalla on vertailun vuoksi piirretty analyttinen ratkaisu ilman mainetta olevassa tapauksessa käyttäen tasapainotilan yhtälöä (2.6).

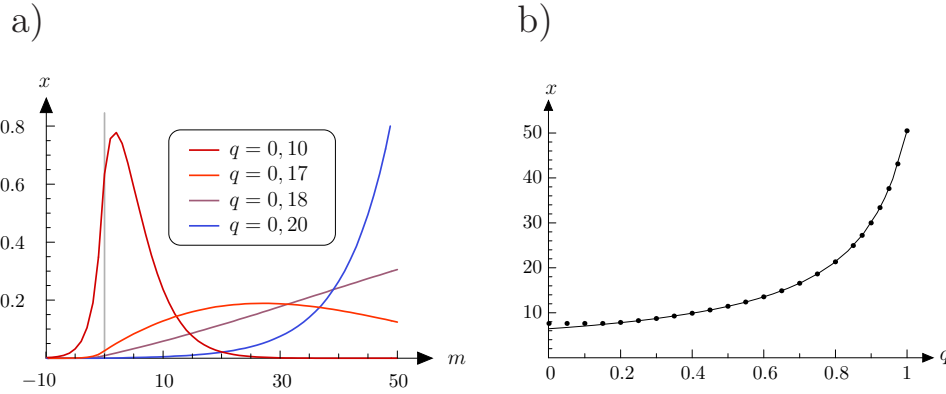
pupuolella, kun suurin osa populaatiosta on hyvämaineisia. Tämän jälkeen populaatiokoko kasvaa voimakkaasti, kunnes koko populaatio on siirtynyt hyvämaineiseksi ($r \approx 0,5$), jonka jälkeen Σ kasvaa jotakuinkin lineaarisesti aina arvoon $r = 1$ asti. Kun tätä verrataan ilman mainetta olevaan tilanteeseen, huomataan, että odotetusti kun populaatio on kokonaisuudessaan hyvämaineinen, tulokset yhtyvät.

Tiivistettynä parametri r jakaa populaation kolmeen erilaiseen vaiheeseen: pienillä arvoilla populaatio on huonomaineinen, suurilla arvoilla hyvämaineinen ja keskisuurilla sillä välillä. Auttaminen voi vaikuttaa populaation kokoon ainoastaan positiivisesti, toisin sanoen riippumatta auttamisinnosta r , populaatiokoko ei alita ilman auttamista olevaa kantokykyä $K = 30$.

2.3.3 Hengissäpysymiskertoimen q vaikutus

Parametri q kuvaa todennäköisyyttä jäädä eloon auttamisen jälkeen, jolloin luonnollisesti $1 - q$ on avunantajan menehtymistodennäköisyys auttamistilanteessa. Kuvasta 2.10 nähdään tämän parametrin vaikutus populaatioon.

Pienillä hengissäpysymisarvoilla populaation jakaumasta tulee kohdan $m = l = 0$ läheisyyteen keskittynyt hyvämaineiseen päin kallistuva keskittymä. Tämä on sinänsä järkevää, että yksilöt, joiden maine $m < l$ eivät juurikaan pysy hengissä heidän kuollessaan auttamistapahtumiin. Toisaalta näitä huonomaineisia yksilöitä ei auteta, joten heillä ei ole auttamisen



Kuva 2.10: Parametrin q vaikutus populaatioon. a) Pienten arvojen vaikutus populaation rakenteeseen. Harmaalla viivalla on piirretty strategia $l = 0$. b) Parametrin q vaikutus populaation kokoon Σ . Pisteillä on merkitty simulaatioilla saadut tulokset. Viivalla on piirretty ilman mainetta oleva tapaus käyttäen tasapainotilaa (2.6). Seuraavaan taulukkoon on koottu kuvan a) populaatioiden koot Σ , sekä suppenemisajat α . Ajan α virhe on ± 2 .

q	0,1	0,17	0,18	0,20
Σ	7,7	7,6	7,7	7,8
α	618	632	662	530.

tuomaa ylimääräistä syntyvyyttä.

Syntynyt piikki alkaa nopeasti laantua ja kohtaa $q = 0,18$ voidaan pitää kriittisenä arvona, jolloin populaatio on jakaantunut jotakuinkin lineaarisesti kasvavaksi välille $m \in [0, +50]$. Huomion arvoista on, että jo arvolla $q = 0,20$ populaatio on selvästi hyvämaineinen kasaantuneena tiiviisti maineen arvon $m = 50$ ympärille. Kun parametria q tästä kasvatetaan, ei populaation rakenteessa tapahdu enää huomattavaa muutosta; se alkaa vain keskittyä yhä enenevässä määrin mainelokeroon $m = 50$.

Rakenteellinen mullistus saadaan siis aikaan hyvin pienellä elossapysymistodennäköisyydellä. Populaation koko Σ toisaalta pysyy alamaissa kovin pitkään, kuten kuvasta 2.10b) voidaan todeta. Populaation koko nousee hiljalleen välillä $q \in [0, \frac{1}{2}]$. Tämän jälkeen populaatiokoko alkaa nousta voimakkaasti. Tosin vasta arvolla $q = 0,90$ saavutetaan koko $\Sigma = K = 30$ — mikä ei ole yllätys; tuolloinhan $q + a = 1^5$. Populaation koko Σ noudattaa jotakuinkin ilman mainetta olevaa analyyttistä ratkaisua, mikä on ymmärrettävää, koska populaatiossa on lähes yksinomaan hyvämaineisia.

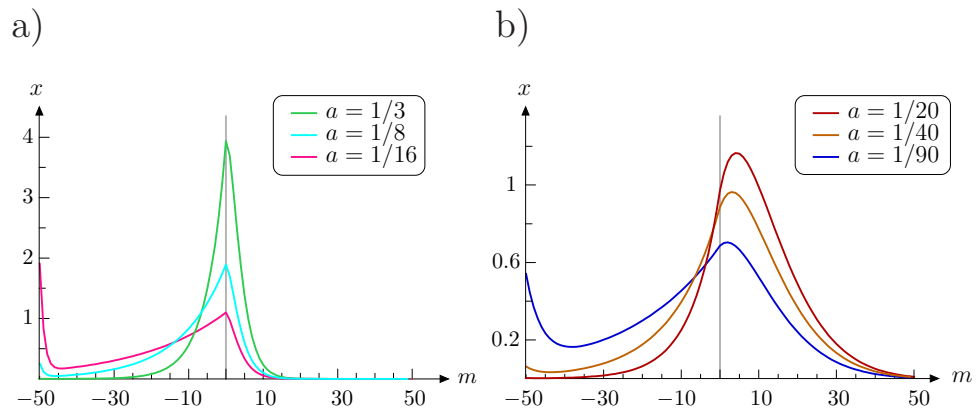
Yhteenvetona voisi siis sanoa, että parametrin q muuntelu ei heilauttele

⁵Katso kappale 2.2.

populaation rakennetta kovinkaan rajusti. Jos $q > 0,30$, vaikuttaa se lähinnä vain populaation kokoon. Sitä pienemmillä arvoilla hengissäpysymisparametri heivaa populaatiota hiljalleen kohti huonompaan mainetta. Käytännön elämässä tosin parametri q ei voi olla niin pieni kuin $0,30$ harvoja poikkeustapauksia lukuunottamatta. Onhan absurdia olettaa, että auttaja kuolee $\frac{2}{3}$ todennäisyydellä auttamistilanteissa. Niinpä parametri q onkin oleellinen lähinnä populaatiokokoa ajatellen, sillä jos $q + a < 1$, tulee populaatiokooksi Σ pienempi kuin ilman auttamista oleva populaatiokoko.

2.3.4 Lisääntymiskertoimen a vaikutus

Parametri a kertoo todennäköisyyden, jolla apua tarvitseva lisääntyy saatuaan apua. Kuvassa 2.11 nähdään parametrin vaikutus populaatioon. Parametrin muutos populaation rakenteeseen saadaan paremmin selville, kun valitaan auttamisintoa kuvaava r pienemmäksi. Kuvassa 2.11a) on valittu $r = 0,30$ ja kuvassa 2.11b) $r = 0,46$.

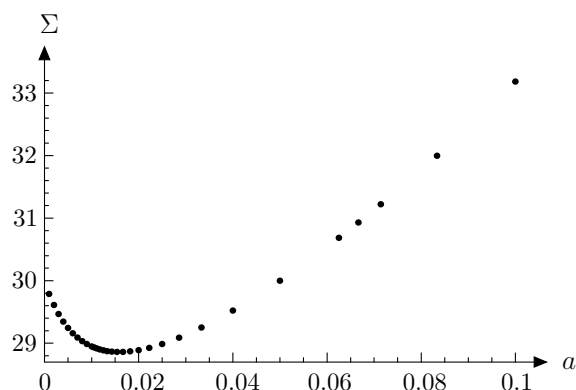


Kuva 2.11: Parametrin a vaikutus populaatioon. Kuvassa a) $r = 0,30$, ja kuvassa b) $r = 0,46$. Harmaalla viivalla on merkitty strategia $l = 0$. Ajan α virhe on ± 2 .

a	$\frac{1}{3} \approx 0,33$	$\frac{1}{8} = 0,125$	$\frac{1}{16} = 0,0625$	$\frac{1}{20} = 0,05$	$\frac{1}{40} = 0,025$	$\frac{1}{90} \approx 0,011$
Σ	38,0	31,0	30,1	30,0	29,0	28,9
α	88	134	208	82	100	154.

Suurilla parametrin a arvoilla populaatio on pakkautunut enemmän hyvän maineen puolella. Tämä onkin odotettua, sillä suuremmasta lisääntymistodennäköisyydestä hyötyvät juurikin hyvämaineiset. Kuvassa 2.11a) tulee hyvin ilmi, miten populaation huippu siirtyy huonomaineiselle puolelle, kun a muuttuu arvosta $0,33$ arvoon $0,0625$. Maineen arvon $m = l = 0$ kohtaan

syntyy jälleen piikki; ilmiö, joka huomattiin jo aikaisemmin parametrin r yhteydessä. Myös kuvassa 2.11b) populaatio hiljalleen siirtyy hyvämaineisesta huonomaineiseen suuntaan, kun parametria a pienennetään. Kun valitaan $a = 0,05$, saadaan $\Sigma = 30,0$. Tämä oli tosin ennustettavissakin, sillä tällöin $q + a = 1$.



Kuva 2.12: Populaation koko Σ syntyvyysparametrin a funktiona. Kuvassa populaatio, jossa $r = 0,46$. Muut parametrit valittu kuten kappaleen alussa on kerrottu.

Paitsi että a vaikuttaa populaation rakenteeseen, se vaikuttaa myös populaatiokokoon. Kuvassa 2.12 on esitetty populaation loppukoko Σ parametrin a arvoilla $0,001 - 0,1$. Kun a on lähes nolla, Σ on lähellä arvoa 30. Tämän jälkeen nähdään mielenkiintoinen seikka: kun a kasvaa $0 \rightarrow 0,015$, populaatiokokoo Σ pienenee. Vasta kun $a > 0,015$, alkaa Σ kasvaa.

Tällekin ilmiölle löytyy selitys. Kun $a = 0$, populaatio siirtyy huonomaineiseksi ($r = 0,43 < 0,50$) ja loppukoko $\Sigma \approx K = 30$. Kun a tästä kasvaa, on populaatiossa mukana hyvämaineisiakin. Näitä hyvämaineisiä yksilöitä on strategian mukaan autettava ja tällöin niin kauan kuin $q + a < 1$, on $\Sigma < 30$.

Yhteenvetona parametrin a voisi sanoa, että se vaikuttaa hyvin vahvasti populaatioon. Ensinnäkin se vaikuttaa populaation rakenteeseen suoraviivaisesti: jos a on pieni, populaatiosta tulee herkemmin huonomaineinen. Vastaavasti suuri syntyvyysparametrin arvo edesauttaa populaation hyvämaineiseksi siirtymistä. Lisäksi a vaikuttaa populaatiokokoon huomattavasti.

2.3.5 Strategian (k, l) vaikutus

Strategialla (k, l) on ainoastaan populaation rakennetta muuttava vaikutus, toisin kuin edellä käsitellyillä parametreilla, jotka heiluttivat myös populaation kokoa. Niinpä tämän jakson tarkasteluissa lopputila on joko hyvämaineinen, jolloin $\Sigma = 37,63$, tai huonomaineinen ja $\Sigma = 30$. Trendi kumpaankin lopputilaan päädytään nähdään vähämmillä iteraatioilla kuin aikaisemmissa jaksoissa, ja siksi tässä jaksossa on käytetty pysäytysehtona lausetta: joko minkään maineen arvon lukumäärässä ei tapahdu itseisarvoltaan 10^{-6} suurempaa muutosta tai on suoritettu 1500 iteraatiota.

Toinen muutos tarkasteluihin on poistaa pienet arvot. Jokaisen 50 iteraation jälkeen mainelistasta muutetaan nolliksi ne kohdat, joissa populaation määrä on pienempi kuin 10^{-4} . Muuten nämä olemattoman pienet luvut alkavat pidemmän päälle aiheuttaa epätarkkuuksia populaation lopputilaan. Aikaisemmissa tarkasteluissa nämä olemattoman pienet populaatoripheet eivät häirinneet tarkastelua.

Tavallinen alkutila

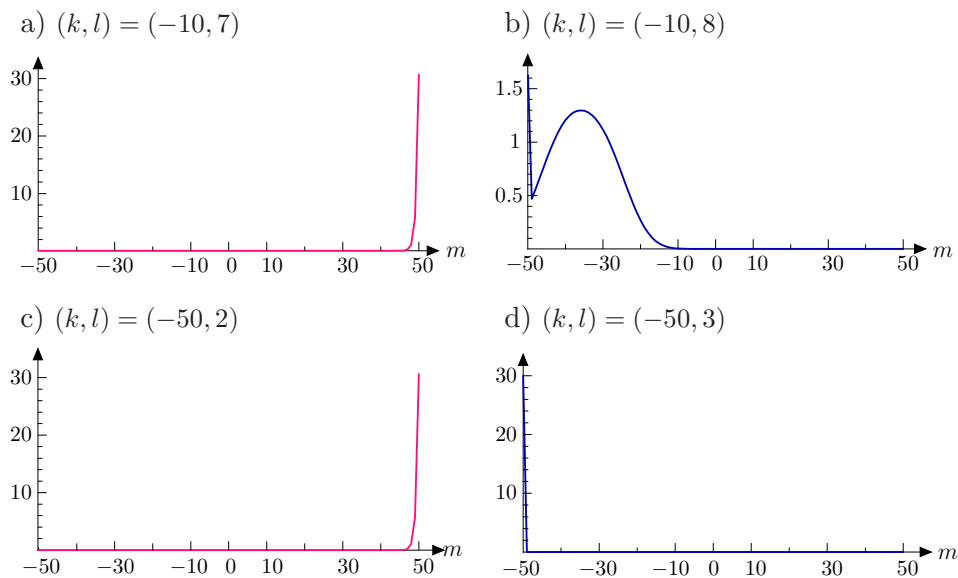
Valitaan ensin alkutila kuvan 2.5a) mukaiseksi: maineen arvoilla $[-10, +10]$ on populaatiota 0,20 verran ja muualla ei ollenkaan.

Kiinnostavimpia tässä tarkastelussa ovat sellaiset strategiat (k, l) , joissa $k < l$. Tilanteessa $k \geq l$ populaatio liikkuu aina hyvämaineiseksi, jos alkutilassa kaikkien yksilöiden maine ei ole suurempaa k pienempiä.

Kuten kuvasta 2.13 nähdään, populaation liikkuu maineakselilla joko ihan oikealle tai sitten mahdollisimman vasemmalle.⁶ Siinä on keskitytty etsimään kriittinen strategian l arvo, missä tapahtuu ratkaiseva käänne huonomaineisen ja hyvämaineisen populaation välillä. Kuvissa 2.13 a) ja b) kiinnitetään $k = -10$ ja katsotaan mikä on kriittinen arvo l . Kuvissa 2.13 c) ja d) tehdään vastaava, kun kiinnitetään $k = -50$.

Kun $k = -10$ riittää, että alkutilassa $\frac{4}{21} \approx 20\%$ populaatiosta on hyvämaineisia ja silti populaatio lopulta päätyy hyvämaineiseksi. Valittaessa $k = -50$ asianlaita on hieman toinen. Nyt huonomaineisemmaksi kulkeu-

⁶Tässä yhteydessä sananparsi ”mahdollisimman vasemmalle” viittaa strategian k arvoon: populaatio liikkuu maineakselilla vasempaan niin kauan, että jokaisen maine $< k$. Tämän jälkeen ei koko populaatiossa ole enää jäljellä yhtään autettavaa, jonka auttamatta jättäminen/auttaminen muuttaisi mainetta.



Kuva 2.13: Populaatio eri strategioiden (k, l) kanssa. Kuvassa a) $(k, l) = (-10, 7)$; b) $(k, l) = (-10, 8)$; c) $(k, l) = (-50, 2)$; d) $(k, l) = (-50, 3)$.

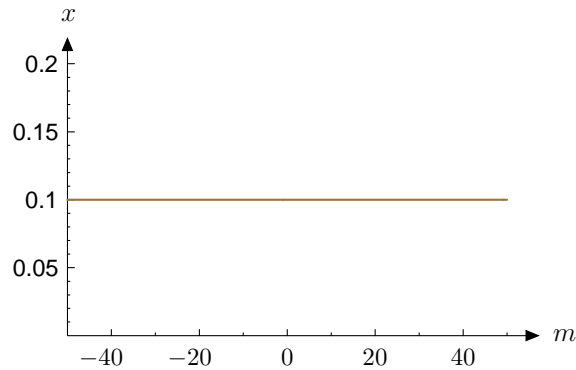
tuvat yksilöt tuottavat jatkuvasti lisää huonoa mainetta (ovat välillä $[k, l)$) ja strategian l on oltava pienempi kuin edellä, jotta auttaminen pääsisi lopulta valloilleen. Vaan tällöinkin riittää, että hyvämaineisia on $\frac{9}{21} \approx 43\%$ populaatiosta. Tämä kertoo paljon auttamisen vahvuudesta: tällaisessakaan hieman hankalammassa tilanteessa ei haittaa vaikka yli puolet populaatiosta tuottaa huonoa mainetta.

Homogeeninen alkutila

Luonnollisesti alkutila vaikuttaa lopputilaan. Tarkastellaan seuraavaksi homogeenista alkutilaa. Valitaan populaatiolle kuvan 2.14 mukainen täysin homogeeninen alkutila, jossa populaatio on jakautunut tasaisesti arvolle $x = 0,10$.

Määritelmä 2.1. Olkoon joko k tai l kiinnitetty strategian arvo. Sanotaan, että strategia (k, l) on *maksimaalinen strategia*, jos $l > k$ ja erotus $l - k$ on maksimaalinen siinä mielessä, että populaatio siirtyy vielä hyvämaineiseksi.

Esimerkiksi kuvissa 2.13b) ja d) on strategioina juurikin maksimaaliset

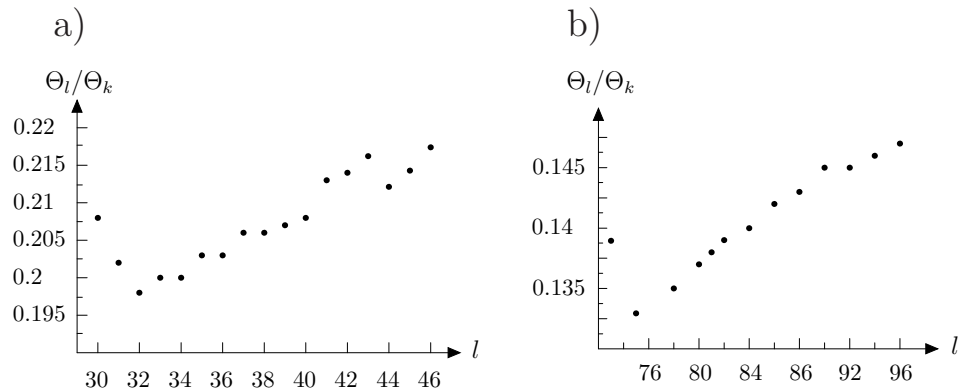


Kuva 2.14: Täysin homogeeninen alkutila.

strategiat, missä k on kiinnitetty.

Otetaan käyttöön merkinnät Θ_k ja Θ_l , missä Θ_k on alkutilassa olevien yksilöiden lukumäärää, joiden maine $\geq k$. Vastaavasti Θ_l on alkutilassa olevien yksilöiden lukumäärää, joilla maine $\geq l$.

Tarkastellaan suhdetta Θ_l/Θ_k maksimaalisen strategian tilanteessa homogeeniselle alkutilalle. Kuvassa 2.15 on piirretty suhde Θ_l/Θ_k strategian l funktiona.



Kuva 2.15: Suhde Θ_l/Θ_k maksimaalisten strategioiden tilanteissa empiiristen kokeilujen pohjalta. Kuvassa a) $M = 50$ ja kuvassa b) $M = 100$. Täydelliset taulukot saaduista arvoista löytyvät liitteestä B

Kuvasta 2.15a) nähdään, että suhde on hieman yli 0,20, kun $M = 50$. Suhde kasvaa hieman strategian l kasvaessa, muttei mitenkään merkittävästi. Jokaisella maksimaalisella strategialla suhde Θ_l/Θ_k sijoittuu välille $(0,20; 0,22)$. Tähän suhteen suuruusluokkaan vaikuttaa muutama seikka.

Ensinnäkin vaikuttaa se, kuinka monta mainelokeroa on käytössä. Tähän asti on tarkastelussa käytetty arvoa $M = 50$. Valitaan $M = 100$, jolloin saadaan siis 201 maineen arvoa, ja tutkitaan empiirisesti suhdetta Θ_l/Θ_k maksimaalisten strategioiden tapauksessa homogeenisessa alkutilassa. Nyt uudessa tilanteessa suhde on välillä $(0,13;0,15)$ (kuva 2.15b)), eli selvästi pienempi kuin edellisessä tapauksessa. Edelleen valinnalla $M = 200$ näyttäisi, että $\Theta_l/\Theta_k \in (0,08;0,09)$ maksimaalisilla strategioilla. Siis edelleen pienempi.

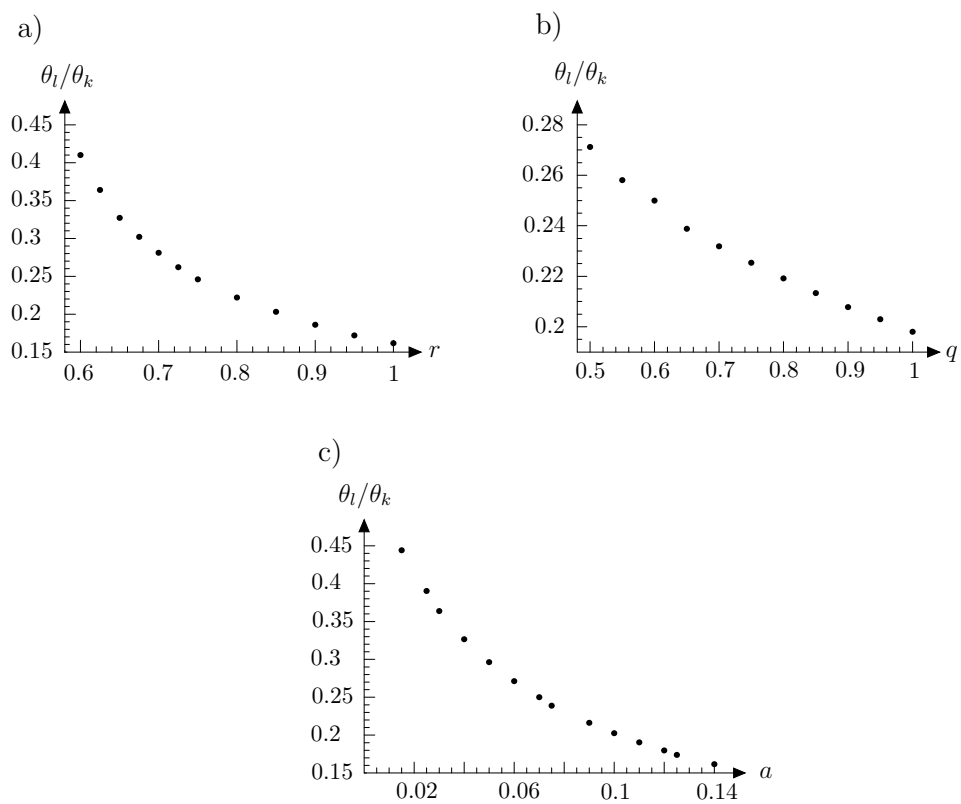
Voidaan arvioida, että mitä enemmän populaatiossa on maineen arvoja, sitä epäedullisimmilla strategioilla populaatio siirtyy hyvämaineiseksi. Tätä voisi perustella siten, että koska maineen arvoja on niin monta kappaletta, kestää kauemmin siirtyä hyvästä maineesta huonoon maineeseen. Niinpä yksilö ehtii kokea auttamisesta johtuvaa lisääntymistä verrattain enemmän kuin tilanteessa, jossa on vähemmän maineen arvoja.

Toisekseen tarkasteltavan suhteen Θ_l/Θ_k suuruuteen vaikuttaa luonnollisesti muiden parametrien valinta. Kuvasta 2.16 nähdään miten suhde muuttuu parametreja r , q ja a muuttamalla.

Koska tarkasteltava suhde Θ_l/Θ_k on hyvin stabiili verrattuna parametrien muutoksesta aiheutuvaan suhteen arvonheilahteluun, on kuvissa laskettu jokaisella parametrilla vain yksi maksimaalisen strategian suhde. Kiinnitettyinä strategiana on ollut $l = 35$. Täydelliset taulukot tuloksista löytyvät liitteestä B.

Kuvista nähdään, että parametrit r ja a vaikuttavat eniten suhteeseen, kun taasen parametrin q vaikutus on pientä. Tämä ei olekaan ihme. Onhan jo aiemmin todettu, että q vaikuttaa lähinnä populaatiokokoon, kun taas r ja a vaikuttavat lisäksi populaation rakenteeseen. Kuvista voisi lisäksi päätellä, että mitä ilmeisimmin (arvioiden kuvion muodosta) jokainen parametri on kääntäen verrannollinen suhteeseen Θ_l/Θ_k .

Loppupäätelmänä voidaan todeta, että käytetty strategia vie populaation joko hyvämaineiseksi tai huonomaineiseksi riippuen hyvin pitkälti alkutilasta. Täysin homogeenisesta alkutilasta saatu ilmiö voitaisiin myös yleistää koskemaan mitä tahansa alkutilaa: mitä enemmän maineen arvoja, sitä epäedullisempi strategia vie populaation vielä hyvämaineiseksi. On myös huomattu, että populaation siirtyminen hyvä- tai huonomaineiseksi riippuu



Kuva 2.16: Suhde Θ_l/Θ_k maksimaalisella strategialla eri parametrein, kun $l = 35$ on kiinnitetty. Jokaisessa kuvassa ainoastaan vaaka-akselilla esiintyvää parametria on muutettu. Muut parametrit ovat vakioarvoissaan. a) Parametrin r vaikutus; b) Parametrin q vaikutus; c) Parametrin a vaikutus.

eniten parametrissa r , hieman vähemmän parametrissa a ja kaikkein vähiten selviytymistodennäköisyydestä q .

3 Auttaminen ja evoluutio

Nyt tiedetään miten populaatio käyttäytyy eri auttamisparametrein, vaan miten auttaminen muuttuu evoluution kuluessa? Tässä luvussa tarkastellaan auttamisen evoluutiota luvussa 2 esitellyssä mallissa sekä strategian l että auttamistodennäköisyyden r kannalta.

3.1 Adaptiivinen dynamiikka

Käytetystä menetelmästä, eli adaptiivisesta dynamiikasta, löytyy kerrontaa esimerkiksi lähteestä Diekmann (2004). Tässä kappaleessa selvennetään kuitenkin muutama perusasia.

Kelpoisuus

Oletetaan, että populaatio x koostuu yksinomaan strategiaa $v_{\text{res}} \in \mathbb{R}$ käyttävistä yksilöistä ja että populaatio on tasapainotilassa \tilde{x} . Oletetaan, että populaatioon tulee pieni mutanttiryhmittymä y käyttäen strategiaa v_{mut} , joka on lähellä strategiaa v_{res} .

Määritelmä 3.1. Mutantin y *kelpoisuus* $s_x(v_{\text{mut}})$ on strategiaa v_{mut} käyttävän pienen mutanttipopulaation eksponentiaalinen kasvunopeus residenttipopulaation x määrämässä ympäristössä.

Mutaatiot oletetaan niin harvinaisiksi, että residenttipopulaatio x on aina tasapainopisteessään mutantin syntyessä populaatioon.

Nyt on olemassa kaksi vaihtoehtoa.

- Jos $s_x(v_{\text{mut}}) < 0$, mutanttipopulaatio ei ole elinkykyinen vaan tulee kuolemaan.

- Jos $s_x(v_{\text{mut}}) > 0$, mutanttipopulaatio voi kyetä invaasioon ja syrjäyttää residenttipopulaation.

Kelpoisuusgradientti

Määritelmä 3.2. Olkoon $s_x(v_{\text{mut}})$ kuten edellä. Tällöin

$$D_{v_{\text{res}}} = \left[\frac{\partial s_x(v_{\text{mut}})}{\partial v_{\text{mut}}} \right]_{v_{\text{mut}}=v_{\text{res}}}$$

on *kelpoisuusgradientti*.

Kelpoisuusgradientille on voimassa:

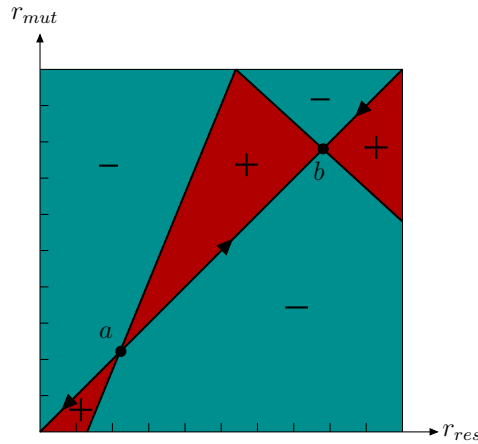
- Jos $D_{v_{\text{res}}} > 0$, niin mutanttipopulaatio strategialla $v_{\text{mut}} > v_{\text{res}}$ voi kasvattaa kokoaan. Strategialla $v_{\text{mut}} < v_{\text{res}}$ mutanttipopulaatio on tuhoon tuomittu.
- Jos $D_{v_{\text{res}}} < 0$, niin mutanttipopulaatio strategialla $v_{\text{mut}} < v_{\text{res}}$ voi kasvattaa kokoaan. Strategialla $v_{\text{mut}} > v_{\text{res}}$ mutanttipopulaatiolla ei ole elinmahdollisuutta.

Jos $D_{v_{\text{res}}} = 0$, niin kyseessä on *singulaarinen* strategia, eikä kelpoisuusgradientti kykene kertomaan strategian kasvusuuntaa. Singulaarisella strategialla on neljä eri vaihtoehtoa. Se voi olla

- (evolutiivisesti) voittamaton attrahoiva strategia, jolloin yksikään mutantti erilaisella strategialla ei kykene invaasioon;
- (evolutiivisesti) häviävä attrahoiva strategia, jolloin sekä suurempi että pienempi mutanttistrategia on mahdollinen ja populaatioon muodostuu (ainakin aluksi) kaksi erilaista strategiaa käyttävää mutanttipopulaatiota;
- (evolutiivisesti) voittamaton hylkivä strategia, jolloin yksikään mutantti erilaisella strategialla ei kykene invaasioon, mutta kerran jouduttua sieltä pois, paluuta takaisin ei ole;
- (evolutiivisesti) häviävä hylkivä strategia, jolloin jokainen mutantti kykenee invaasioon residenttipopulaatiota vastaan.

Parittainen invaasiidiagrammi

Parittainen invaasiidiagrammi, PIP¹ (katso kuva 3.1), kertoo kuvamuodossa saman kuin kelpoisuusgradientti. PIP-kuvaan merkitään + -merkki alueeseen, jossa kelpoisuus $s_x(v_{\text{mut}}) > 0$. Vastaavasti - -merkillä kuvataan alue, jossa $s_x(v_{\text{mut}}) < 0$. Diagonaali on neutraali alue, sillä $s_x(v_{\text{res}}) = 0$. Singulaariset strategiat, joilla kelpoisuusgradientti $D_{v_{\text{res}}}$ saa arvon nolla, löytyvät PIP-kuvasta isokliinien ja diagonaalin leikkauskohdista.



Kuva 3.1: Esimerkki PIP-kuvasta. Kuvassa on kaksi singulaarista strategiaa: voittamaton hylkivä strategia (a) ja voittamaton attrahoiva strategia (b).

3.2 Auttamishalukkuuden r evoluutio

3.2.1 Riisuttu malli

Tarkastellaan aluksi yksinkertaisinta tapausta: malli ilman mainetta. Populaatiota kuvaavaksi differentiaaliyhtälöksi saatiin tässä tapauksessa (kappale 2.2, yhtälö (2.2))

$$\frac{dx}{dt} = \frac{1}{2}\beta r(q + a - 1)x^2 + f(x).$$

Oletetaan sen päässeen tasapainotilaan $\tilde{x} > 0$. Oletetaan seuraavaksi, että populaatioon hiipii pieni mutanttipopulaatio y , joka käyttää strategiaa r_{mut} . Tällöin populaatiota kuvaava differentiaaliyhtälö muuttuu kahden yhtälön

¹Engl. *Pairwise Invasibility Plot*.

differentiaaliyhtälöpariksi:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= Arx^2 + \frac{1}{2}\beta xy(r_{\text{mut}}a - r(1 - q)) + \frac{x}{x+y}f(x + y) \\ \frac{dy}{dt} &= Ar_{\text{mut}}y^2 + \frac{1}{2}\beta xy(ra - r_{\text{mut}}(1 - q)) + \frac{y}{x+y}f(x + y),\end{aligned}\tag{3.1}$$

missä $A = \frac{1}{2}\beta(q + a - 1)$. Halutaan tietää, millä arvoilla r_{mut} mutantti y voi lähteä kasvamaan populaatiossa, jossa x on tasapainotilassaan \tilde{x} . Tehdään linearisointi: oletetaan, että y on hyvin pieni, jolloin $y^2 \approx 0$. Tällöin mutanttipopulaatiota kuvaamaan saadaan lineaarinen differentiaaliyhtälö

$$\frac{dy}{dt} = \left(\frac{1}{2}\beta\tilde{x}(ar - r_{\text{mut}}(1 - q)) + \frac{1}{\tilde{x}}f(\tilde{x})\right)y,$$

jossa viimeinen termi on saatu Taylorin sarjasta. Tästä yhtälöstä saadaan mutantin kelpoisuudeksi

$$s_x(z) = \frac{1}{2}\beta(ar - z(1 - q))\tilde{x}_r + \frac{f(\tilde{x}_r)}{\tilde{x}_r}.$$

Sen derivaataksi saadaan

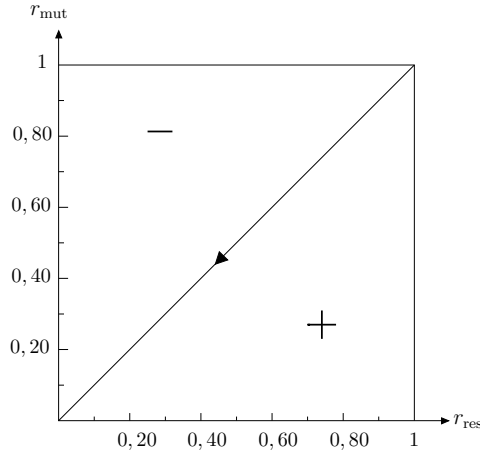
$$\frac{ds_x(z)}{dz} = -\frac{1}{2}\beta(1 - q)z\tilde{x}.$$

Tässä $\tilde{x} > 0$ aina ja q on todennäköisyys joten $1 - q > 0$ aina, kun $q \neq 1$. Niinpä $\left[\frac{ds_x(z)}{dz}\right]_{z=r} < 0$, ja evoluutio vie auttamisparametrim r kohti nollaa², eikä populaatiossa ole lopulta yhtään auttajaa jäljellä. Tapauksesta piirretty PIP-kuva löytyy kuvasta 3.2. Populaatio itsessään hyötyisi auttamisesta (suurempi loppukoko \tilde{x}), mutta yksilöt eivät, ja tässä tapauksessa se vie populaation tilaan, jossa auttamista ei esiinny.

3.2.2 Maine ja auttamisen r evoluutio, kun $l = k$

Tässä kappaleessa, samoin kuin seuraavissakin, esitellään numeerisesti laskettuja tuloksia auttamisen evoluutiosta, kun populaatioon on otettu maine mukaan tarkasteluun. Aluksi on laskettu populaation lopputila auttamishalukkuudella r_{res} . Tämän jälkeen on oletettu auttamisinnostusta r_{mut} käytävän mutaatiopopulaation syntyneen residenttipopulaatioon. Sitten on simuloitu kahden populaation — residentti- ja mutanttipopulaatioiden — rinnakkaiselo samaan tyyliin kuin asia hoidettiin analyyttisesti yhtälössä (3.1).

²Jos $q = 1$, invaasiokertoimesta ei selviä miten auttamisstrategia r kehittyy. Vaan kyseinen tilanne on hyvin hypotettinen, eikä sitä tässä tarkastella.



Kuva 3.2: PIP-kuva auttamisinnon r suhteen ilman mainetta.

Aina 1000:n iteraation jälkeen molemmista populaatioista asetetaan nolliksi ne mainelokerot, joissa populaatiota on vähemmän kuin 10^{-4} . Laskentaa on suoritettu kunnes toinen populaatio on menehtynyt tai kummankaan populaation koossa ei tapahdu yli 10^{-3} suuruista muutosta (käytetty Mathematica -koodi löytyy liitteestä A). Esimerkkikuvasarja invaasion suorittavasta mutaatiosta löytyy kuvasta 3.3.

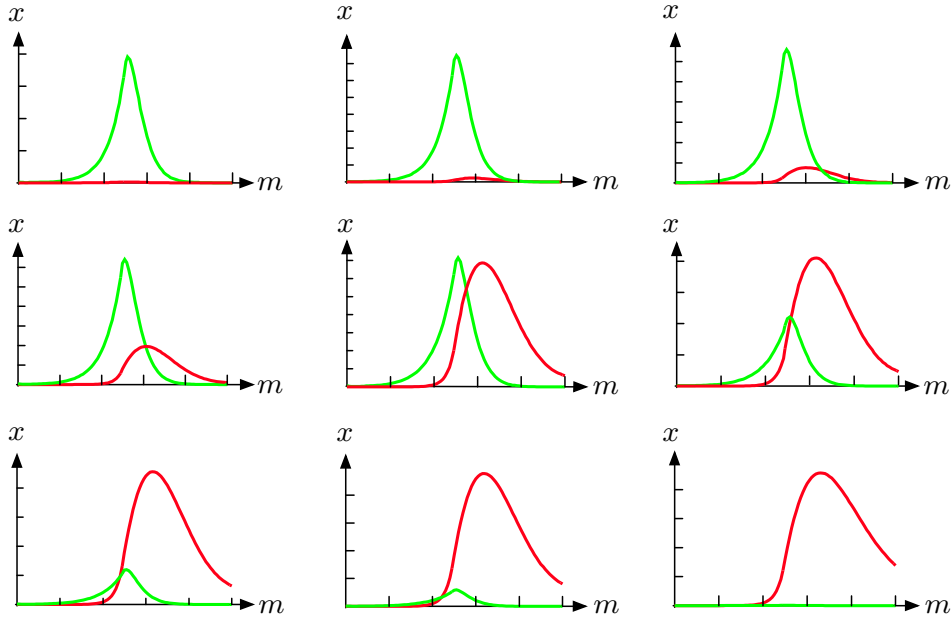
Tarkat laskennasta saadut tulokset löytyvät liitteestä B. Jaksossa on käytetty parametreja $\beta = 3, 5$; $q = 0, 95$; $a = 0, 10$; $u = 11$; $K = 30$. Lisäksi tässä jaksossa käytetty strategia $(k, l) = (0, 0)$ ja residenttipopulaation alkutilaksi on valittu kuvan 2.5a) mukainen tila: maineen arvoilla $[-10, +10]$ on populaatiota 0,20 verran ja muualla ei ollenkaan.

Käytetään edelleen ilmaisua *hyvämaineinen* niistä yksilöistä, joilla maine $m \geq l$. Otetaan käyttöön myös seuraava, hyvin intuitiivinen merkintä.

Määritelmä 3.3. Sanotaan, että populaatio on *pienimmän hyvän tilassa*, jos populaation koko maineakselilla alkaa selvästi kasvaa ensimmäisen kerran kohdassa $m = l$.

Käytännössä pienimmän hyvän tilassa ollaan, kun populaatiosta 98% – 99% on hyvämaineisia. Tullaan näkemään, että pienimmän hyvän tila on auttamisen suhteen evolutiivisesti hyvinkin stabiili tila.

Tämän luvun evoluutiotarkasteluissa on tarkastelun alaisiksi otettu kaksi erilaista mutanttipopulaation alkutilaa. Ensimmäinen katsellaan mutanttipopulaatiota, jolla on alussa samanlainen mainejakauma kuin residenttipopulaatiolla. Toisekseen on tarkasteltu mutanttia, jonka jäsenillä on alussa maine $m = \max(l, k) = 0$. Edellistä tapaa voi pitää populaation sisäisenä

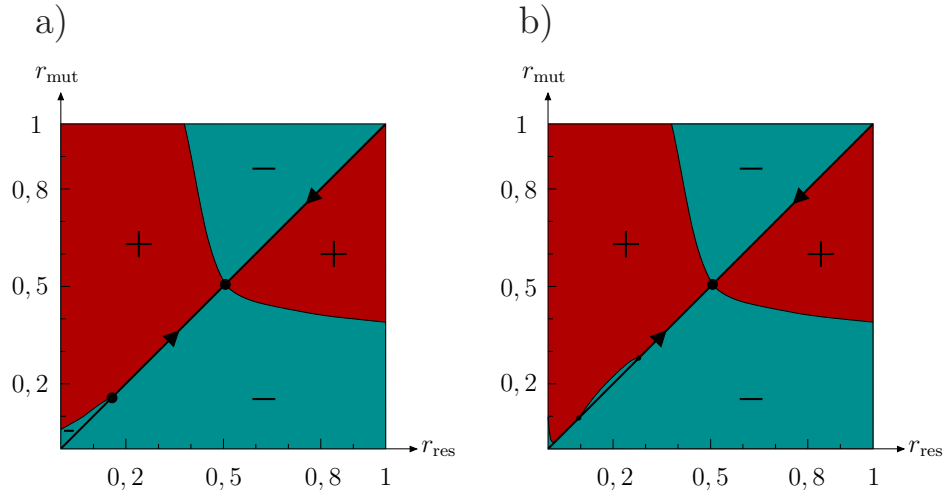


Kuva 3.3: Esimerkki-invaasio. Kuvassa residenttipopulaatio (vihreä väri) käyttää strategiaa $r_{\text{res}} = 0,40$ ja mutanttipopulaatio (punainen väri) $r_{\text{mut}} = 0,50$. Ensimmäisessä kuvassa lähtötilanne: residenttipopulaatio lopputilassaan ja mutanttipopulaatio alkutilassaan (= residenttipopulaatio $\times 0,006$, ns. sisäinen mutaatio. Selitys tekstissä). Muut parametrit: $\beta = 3,5$; $q = 0,95$; $a = 0,10$; $u = 11$; $K = 30$; $(k, l) = (0, 0)$.

muutoksena, jossa pieni mutanttiryhmittymä saa jäseniä residenttipopulaation jokaiselta maineen arvosta samassa suhteessa. Jälkimmäisessä tavassa voi ajatella pienen ulkopuolisen mutanttiryhmittymän muuttavan populaatioon, jolloin residenttipopulaatio antaa heille maineen $m = \max(l, k) = 0$. Molemmissa tapauksissa ilmestyvän mutanttikeskittymän suuruudeksi on valittu noin $\frac{1}{2}\%$ koko populaatiosta, jolloin mutanttiryhmittymän kooksi tulee suurin piirtein $0,20$.

Sisäinen mutaatio

Kuvassa 3.4a) on sisäinen mutaatio tapauksessa $k = l (= 0)$. Edellisessä luvussa saatiin parametrin r arvoille kolme erilaista vaihetta (katso kuva 2.8). Nyt näistä kolmesta vaiheesta kaksi löydetään myös PIP-kuvasta. Nähdään, että kuvaan tulee singulariteetti juurikin kohtaan, jossa toinen ja kolmas vaihe vaihtuvat.



Kuva 3.4: PIP-kuva auttamisinnon r suhteen, kun $l = k$. a) sisäinen mutaatio; b) ulkoinen mutaatio. Tässä tapauksessa evolutiivisesti attrahoitu voittamaton strategia $\tilde{r} \approx 0,505$.

Nuo edellisessä luvussa löydetty kolme vaihtetahan olivat:

- I Populaatiossa on eniten huonomaineisia ja suurin populaatiokeskittymä on maineen arvolla $m = -50$ (näillä parametreilla, kun $r < 0,28$).
- II Populaatio ei ole näkyvästi sijoittunut niin huono- kuin hyvämaineiseksikaan. Populaatiokeskittymä löytyy läheltä strategiaa $l = k = 0$ (näillä parametreilla kun $0,28 < r < 0,5$).
- III Populaatio on vahvasti auttajapainotteinen ja populaatiokeskittymä on siirtynyt maineen arvolle $m = 50$ (tapahtuu kun $r > 0,51$).

Kohdassa $r \approx 0,18$ on hylkivä singulaaristrategia. Sitä matalammilla auttamishalun r arvoilla pienet mutaatiot — niin suurempaan kuin pienempäänkin arvoon r — eivät ole elinkykyisiä. Kohdassa $r = 0,1$ tarvitaan hieman yli $+0,01$ muutos, jotta mutantti kykenisi invaasioon, ja tarvittava hyppäys kasvaa residenttistrategian r_{res} pienentyessä. Tämä johtuu siitä, että suurin osa mutanteista syntyy maineeseen $m = -50$. Jos he auttavat enemmän kuin residenttipopulaatio, heidän kuolleisuutensakin on suurempi. Niinpä nämä mutantit kuolevat ennen kuin ehtivät siirtyä maineakselilla niin paljon hyvämaineisemmiksi, että heitä autettaisiin. Toisaalta jos nämä

mutantit auttavat riittävän paljon, he ehtivät siirtyä hyvämaineiseksi ennen sukupuuttoon kuolemista. Niinpä kaikki arvot $r_{\text{res}} < 0,18$ ovat itse asiassa lokaalisti voittamattomia singulaaristrategioita.

Arvolla $r_{\text{res}} = 0$ ei populaatiossa ole yhtään yksilöä, jonka maine $m \geq l$. Niinpä auttaminen ei vaikuta populaatioon millään tavoin, ja kaikki syntyvät mutaatiot ovat tasaveroisia residenttipopulaation kanssa.

Kun $r_{\text{res}} > 0,18$, riittävät vähäisetkin positiiviset muutokset invaasioon jolloin auttaminen tulee kasvamaan ja populaatio siirtyy toiseen vaiheeseen. Toisessa vaiheessa auttaminen edellen kasvaa. Toisen ja kolmannen vaiheen välissä on singulaaristrategia $\tilde{r} \approx 0,505$. Tämän arvon liepeillä tapahtuu populaation siirtyminen kokonaisuudessaan hyvämaineiseksi (katso luvun 2 kuva 2.8). Tämä toinen singulaaristrategia on voittamaton evolutiivisesti attrahoiava strategia: kun sinne on kerran päädytty, eri strategiaa käyttävällä mutantilla ei ole elinmahdollisuutta.

Paitsi että strategian \tilde{r} tienoilla populaation maksimi siirtyy maineen $m = 50$ kohdalle, huomataan, että samalla arvolla populaatio on pienimmän hyvän tilassa. Populaatiokoko maineakselilla alkaa nimittäin kasvaa tuolla parametrin r arvolla jokuinkin kohdassa $m = l$ (katso kuva 2.8).

Kolmannessa vaiheessa populaatio on vahvasti auttajapainotteinen. Tällöin kaikkien olisi autettava käytettävän strategian l mukaan toisiaan, joten eletään edellisessä kappaleessa teoreettisesti tarkastellussa tilanteessa. Tällöin myös käy, kuten edellä ennustettiin: r lähtee laskemaan. Tosin liian suuret muutokset ($r_{\text{mut}} < 0,40$) eivät ole elinkykyisiä.

Ulkoisen mutaatio

Toisekseen tarkastellaan tilannetta, jossa tulevalla mutaatiopopulaatiolla on maine $m = \max(l, k) = 0$ (kuva 3.4b)). Se ei hetkauta PIP-kuvassa toisen eikä kolmannen vaiheen tuloksia juuri lainkaan. Tulokset ovat samat 0,01:n tarkkuudella. Ensimmäisessä vaiheessa tapahtuu kuitenkin hienoisia muutoksia. Ensimmäisen ja toisen vaiheen rajalle ($r_{\text{res}} \approx 0,28$) syntyy epästabili singulaaristrategia. Arvoille $0,08 < r < 0,28$ on myös syntynyt lokaalisti stabiilit tilat. Nyt mutantti on jo valmiiksi maineen arvolla $m = l = 0$, joten hän pystyisi auttamalla itseään tekemään invaasion. Vaan tuolla kyseisellä välillä residenttistrategialla on edelleen niin paljon populaatiota, jonka maine $\geq l$, että hyvin pieni muutos auttaakin residenttipopulaatiota enemmän.

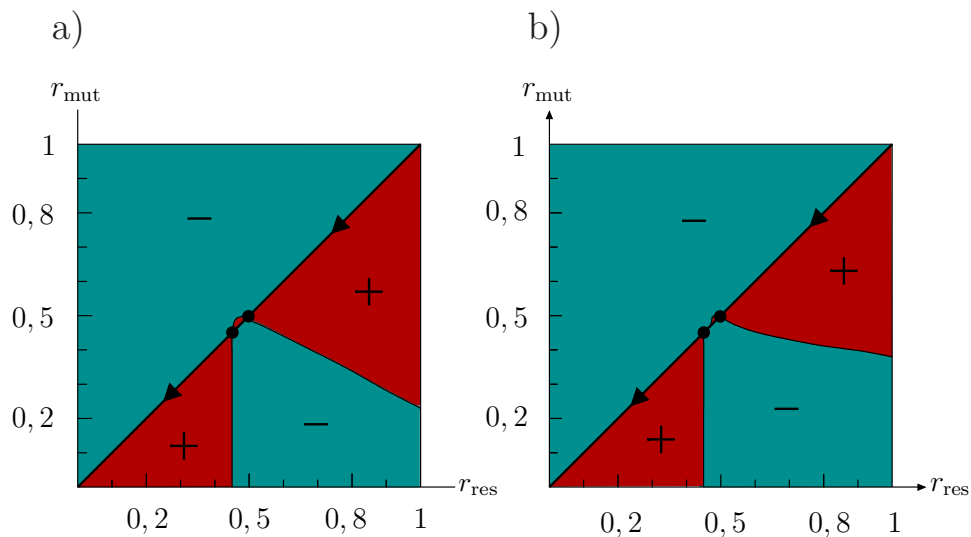
Niinpä tarvitaan hieman suurempi ($> 0,01$) hyppäys auttamisinnokkuudessa, jotta invaasio onnistuisi.

Toinen ero löydetään hyvin matalilla auttamisen arvoilla, kun residenttipopulaatiossa juuri kenelläkään ei ole hyvää mainetta. Tällöin on mutantille suurena etuna se, että se ilmestyy kohtaan $m = l$, eikä sen tarvitse liikkua maineakselilla ollenkaan päästäkseen hyödyntämään parempaa auttamishaluaan. Niinpä se kykenee pienemmällä mutaatiolla invaasioon kuin sisäinen mutantti. Lisäksi ulkoinen mutantti pystyy invaasioon myös, kun $r_{\text{res}} = 0$. Tätä ei sisäinen mutaatio onnistunut tekemään.

3.2.3 Maine ja auttamisen r evoluutio, kun $l < k$

Tässä jaksossa on valittu $(k, l) = (0, -20)$ ja alkutila on kuvan 2.5 mukainen.

Tarkastelussa on jälleen niin sisäinen kuin ulkoinenkin mutaatio. Ulkoisessa mutaatiossa mutaatio ilmestyy maineen arvon $m = \max(k, l) = 0$ kohtaan.



Kuva 3.5: Auttamisinnon r PIP-kuva tilanteesta $l < k$. Kuvassa a) on sisäinen mutaation, b) ulkoinen mutaatio. Tässä tapauksessa evolutiivisesti attrahoi voittamaton strategia $\tilde{r} \approx 0,495$.

Sisäinen mutaatio

Kuvassa 3.5a) nähdään sisäisen mutaation tuottama PIP-kuva.

Suurilla auttamishalukkuuden r arvoilla ei ole periaatteessa mitään eroa edelliseen $k = l$ -tapaukseen. Ainoa ero on se, että nyt huomattavasti pienemmät r_{mut} arvot kykenevät invaasioon. Lisäksi evolutiivisesti attrahoitu voittamaton strategia $\tilde{r} \approx 0,495$ on arvoltaan hieman pienempi kuin edeltävässä tapauksessa.

Välillä $(0, 45; 0, 495)$ invaasioon kykenee hieman suuremman strategian omaava mutantti, mutta kun r_{res} alittaa tietyn rajan, tässä tapauksessa $0,45$, tulee populaatiosta väistämättä torjujapopulaatio. Tämä johtuu siitä, että suurin osa populaatiosta on maineakselin välillä $[-20, 0)$, jolloin maine ei vaikuta populaatioon ja ollaan kappaleen 3.2.1 ennustamassa tilanteessa ja r lähtee laskemaan.

Kuvia 3.4a) ja 3.5a) vertaamalla voi hyvin arvella miten PIP-kuva tulee muuttumaan, jos strategiaa l edelleen pienennetään. Kuvassa 3.4a) singulaaristrategian \tilde{r} kohdalta ylöspäin lähtevä käyrä on tippunut ja kuvassa 3.5a) se muodostaa enää pienen $+$ -merkkisen kuplan stabiilin ja epästabiilin singulaarisen strategian välille. Myös nähdään, että kolmannen vaiheen positiivista mutaatiota merkitsevä alue on suurentunut huomattavasti strategian l pienennyttyä. Voisikin siis ennustaa, että kun auttamisstrategiaa l edelleen pienennetään, $+$ -merkinen kupla kutistuu kadoten lopulta tyystin. Samaten oikeassa alareunassa oleva $-$ -merkinen alue tulee kutistumaan. Kun strategia l on tippunut tarpeeksi pieneksi, katoavat sisäiset singulaaripisteet ja ainoa stabiili tila tulee olemaan $r = 0$.³

Ulkoisen mutaatio

Kuvassa 3.5b) nähdään ulkoisen mutaation tuottama PIP-kuva. Rakenteellisesti se ei eroa juurikaan sisäisestä mutaatiosta. Ulkoisen mutaation tapauksessa oikean alakulman $-$ -merkinen alue on suurempi kuin sisäisessä mutaatiossa. Toisaalta taas $+$ -merkinen kupla stabiilin strategian \tilde{r} vieressä on pienempi. Lisäksi kuplan osa välillä $(0, 45; 0, 47)$ on muuttunut stabiiliksi väliksi. Tuolla välillä r on evolutiivisesti voittamaton strategia (ulkoista mu-

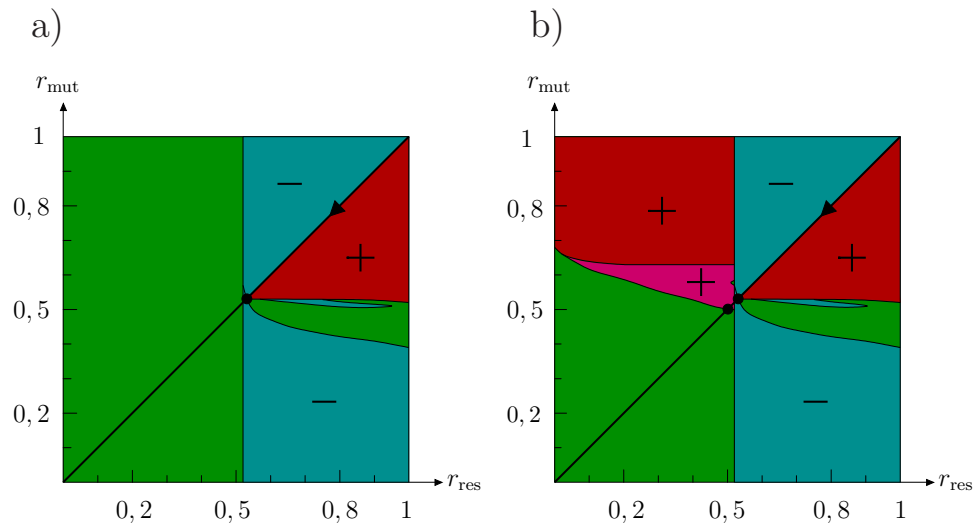
³Strategialla, jossa kaikkia autetaan, eli $(k, l) = (0, -50)$, eletään kappaleen 3.2.1 tilanteessa. Silloin evoluutio vie auttamisen r nolnaan, kuten kappaleessa 3.2.1 osoitettiin, joten viimeistään tällöin PIP-kuvasta tulee ennustetun kaltainen.

taatiota vastaan). Kun $r_{\text{res}} < 0,45$ tulee r evoluution kuluessa väistämättä tippumaan arvoon 0 kuten sisäisessäkin tapauksessa.

3.2.4 Maine ja auttamisen r evoluutio, kun $l > k$

Tässä jaksossa on residenttipopulaation alkutilaksi valittu tila, jossa ainoastaan maineen arvolla $m = 50$ on populaatiota ja alkutilassa populaation koko on 1. Tarkasteltavaksi strategiaksi on valittu $(k, l) = (0, 25)$.

Tarkastellaan jälleen niin sisäistä kuin ulkoistakin mutaatiota. Ulkoinen mutantti ilmestyy maineen arvolla $\max(k, l) = 25$. Maineen arvoja $[0, 25]$ omaavia ei auteta ja auttajan maine tippuu, jos apua tarvitseva sattuu tuolle välille. Populaatio käyttää siis hyvin ankaraa strategiaa ja PIP-kuvista nähdään (kuva 3.6) miten populaatio tällöin kehittyy. Tällä kertaa sisäisen ja ulkoisen mutaation ero on silminnähtävä.



Kuva 3.6: Auttamisinnon r PIP-kuva tilanteesta $l > k$. Kuvassa a) on sisäinen mutaation, b) ulkoinen mutaatio. Värikoodit: Punainen = mutantti kykenee invaasioon ja syntyvät populaatio on hyvämaineinen; Sininen = mutantti tulee kuolemaan; Vihreä = mutantti aiheuttaa kaksimuotoisen populaation; Lila = mutantti kykenee invaasioon ja syntyvä populaatio on huonomaineinen. Tässä tapauksessa evolutiivisesti attrahioiva voittamaton strategia $\tilde{r} \approx 0,53$

Sisäinen mutaatio

Kuvassa 3.6a) on kuvattu sisäisen mutaation aiheuttama PIP-kuva.

Tapauksessa $l > k$ PIP-kuva on jakautunut kahteen osaan: ensimmäisessä $r_{\text{res}} \leq 0,52$ ja populaatiosta tulee kokonaisuudessaan huonomaineinen, toisessa $r_{\text{res}} > 0,52$ ja populaatio on hyvämaineinen.

Evolutiivisesti attrahoiava voittamaton strategiaa \tilde{r} ($\approx 0,53$ näillä parametreilla) on hieman suurempi kuin edeltävissä tapauksissa. Lisäksi nähdään, että strategian korvautuminen on rajoitetumpaa eli +-merkkinen alue on pienempi kuin aiemmin. Uutena elementtinä ilmestyy myös kaksimuotoinen populaatio. Kuvassa kaksimuotoisen populaation tuottamat strategiat on merkitty vihreällä. Sen aivan yläosa koostuu epästabiilista osasta, jossa mutantti- ja residenttipopulaatio eivät pysähdy stabiiliin yhteiseloön, vaan populaatioiden koot vaihtelevat jatkuvasti. Lisäksi erona edeltäviin kuviin, nyt PIP-kuvassa on ainoastaan yksi singulaarinen strategia, \tilde{r} , pienempää epästabiilia singulaaristrategiaa ei tällä kerralla esiinny.

Huomionarvoista on myös, että kun $r_{\text{res}} \leq 0,52$, on residenttipopulaatio kokonaisuudessaan huonomaineinen. Tällöin ei kukaan auta millään auttamisinnon r arvolla, joten mutantti jää elämään populaatioon sillä määrällä, jolla sattui sinne ilmestymään. Adaptiivisen dynamiikan termein mutantin kelpoisuus $s_x(r_{\text{mut}}) = 0$.

Voidaan ennustaa miten strategian l kasvattaminen tulee vaikuttamaan PIP-kuvaan. Singulaaristrategia \tilde{r} tulee edelleen kasvamaan samoin kuin kaksimuotoisen populaation alue. Edelleen ensimmäinen vaihe, jossa populaatio on huonomainen, tulee koko ajan suuremmaksi, kunnes jollain tarpeeksi suurella strategialla l populaatiosta tulee välttämättä huonomaineinen, ja PIP-kuvassa diagonaalin molemmin puolin on vihreät alueet.

Ulkoisen mutaatio

Kuvassa 3.6b) on kuvattu ulkoisen mutaation PIP-kuvaa.

Toinen osa, missä $r_{\text{res}} > 0,52$ ei muutu millään tavoin ulkoisen mutantin tapauksessa. Vaan ensimmäinen osa ($r_{\text{res}} < 0,52$) muuttuu huomattavasti. Oletetaan residenttipopulaation käyttävän strategiaa $r_{\text{res}} < 0,52$. Koska mutantti ilmestyy kohtaan $\max\{k, l\}$, on auttamisesta sille hyötyä. Vaikka ilmestyvä mutantti ei kykenisi invaasioon, ehtii se saada auttamisesta sen

verran hyötyä, että se joka tapauksessa kasvattaa määräänsä alkuarvoon verrattuna. Toisin sanoen vihreällä nyt kaksimuotoisella vihreällä alueella mutantin kelpoisuus on aluksi $s_x(r_{\text{mut}}) > 0$. Tämän jälkeen mutantti liukuu huonomaineiseksi ja $s_x(r_{\text{mut}}) = 0$. Lisäksi ulkoinen mutantti tuo PIP-kuvaan epästabiilin singulaarisen strategian takaisin.

Kuvaan on merkitty lilalla alue, jossa mutantti kykenee invaasioon, mutta syntyvästä uudesta populaatiosta tulee huonomaineinen. Kun residenttipopulaatiosta tuli hyvämaineinen auttamishalukkuuden $r_{\text{res}} \geq 0,525$ kanssa, on mutantilla oltava $r_{\text{mut}} > 0,63$, jotta populaatiosta tulisi hyvämaineinen.

Ulkoinen mutaatio mahdollistaa myös auttajapopulaation synnyn riippumatta arvosta r_{res} . Jos $r_{\text{res}} \geq 0,52$, on tapaus selvä: mutaatiot vievät populaation tilaan \tilde{r} . Jos residenttipopulaatio on huonomaineinen, tekevät mutantit aina uudestaan ja uudestaan kaksimuotoisia populaatioita (voidaan puhua jo n -muotoisesta populaatiosta), kunnes lopulta tulee mutantti, joka tekee invaasion syrjäyttämällä kaikki muut. Tämän jälkeen odotellaan mutanttia, joka tekee invaasion ja pystyy muodostamaan hyvämaineisen populaation. Sitten ollaankin tilanteessa $r_{\text{res}} \geq 0,52$. Niinpä lopulta populaatio käyttää auttamisstrategiaa \tilde{r} .

3.2.5 Yhteenveto r -mutaatioista

Huomioitavaa on, että jokaisessa kolmessa eri tapauksessa attrahoivan voitattamattoman strategian \tilde{r} kohdalla populaatio on pienimmän hyvän tilassa. Lasketaan vielä suhde $|\text{hyvämaineiset}|/|\text{koko populaatio}|$ jokaiselle tapaukselle.

(k, l)	$\tilde{r} \approx$	$\frac{ \text{Hyvämaineiset} }{ \text{Koko populaatio} }$
$(0, 0)$	0,505	0,985
$(0, -20)$	0,50	0,989
$(0, 25)$	0,53	0,981

Nähdään, että evoluutio vie populaation pienimmän hyvän tilaan, jossa melkein kaikki ovat hyvämaineisia.

Kilpailun sisäinen vastaan ulkoinen mutaatio vei nimiinsä pienellä voittomarginaalilla ulkoinen mutaatio. Ulkoinen mutaatio oli hieman sisäistä voimakkaampi muodostamaan ja pitämään yllä auttajapopulaatiota, vaikkakaan suurta eroa ei syntynyt muuta kuin tapauksessa $l > k$.

Huomautus 3.1. Kappaleessa esiintyneet PIP-kuvat poikkeavat hyvin paljon normaaleista PIP-kuvien muodoista. Esimerkiksi kuvissa 3.4a) ja b) näkyvät lokaalisti stabiilit alueet ja kuvissa 3.6a) ja b) strategian \tilde{r} ympäristö ovat vallan merkittäviä. Toisekseen mutantin aloituspaikka maineakselilla vaikuttaa PIP-kuvan muotoon (sisäinen mutaatio antaa erilaisen tuloksen kuin ulkoinen).

Nämä muotovirheet johtunevat siitä, että mallissa auttamisstrategia l on tavallaan binäärinen: joko autetaan (autettavan maine $\geq l$) tai ei auteta (maine $< l$). Oletetaan, että mutantti syntyy maineella $m < l$, jolloin häntä ei auteta. Tällöin mahdollisuus invaasioon residenttipopulaatiota paremmalla auttamishalukkuudella r on huonompi kuin jos mutantti olisi syntynyt maineella $m \geq l$, jolloin häntä autetaan. Tämä siitä syystä, että edellisessä tilanteessa mutantin on siirryttävä ensin huonosta maineesta hyvään maineeseen päästäkseen nauttimaan paremmasta auttamishalukkuudesta, ja tämä siirtyminen kuluttaa mutantin resursseja.

Huomionarvoista on, että sisäisen ja ulkoisen mutaation luomat PIP-kuvat ovat lähes identtiset suurilla auttamishalukkuuden r arvoilla, jolloin strategian l ”binäärisyys” ei luo eroja tarkasteluihin.

Ratkaisu tähän voisi olla strategian l ja k valitseminen kasvavaksi jatkuvaksi funktioksi, joka lähestyisi arvoa 0, kun $k, l \rightarrow -M$.

Yhteenvetona voidaan päätellä, että maine antaa stabiilimman ympäristön auttamiselle kuin ilman mainetta oleva ympäristö. Maineen kanssa päädytään helposti lopputilaan, jossa apua myönnetään jotakuinkin todennäköisyydellä $\frac{1}{2}$. Siis yksi tapa pitää auttaminen hengissä on jakaa auttamisesta mainetta.

3.3 Strategian l evoluutio

Tässä kappaleessa tutkitaan strategian l evoluutiota. Ensimmäisessä jaksossa sitä tutkitaan tapauksissa, joissa $r \in (0,5, 0,99)$, jolloin populaatiosta tulee hyvämaineinen. Toisessa jaksossa katsotaan strategian l kehitystä, kun r on todella suuri (≈ 1) tai niin pieni, että populaatio ei ole enää kokonaisuudessaan hyvämaineinen ($r < 0,50$).

3.3.1 Kun populaatio on hyvämaineinen

Pidetään maineen muutosta kontrolloivaa parametria k vakioarvossa 0. Valitaan tässä tarkastelussa $M = 15$, jolloin mallille saadaan 31 maineen arvoa. Olkoon alkutila kokonaan homogeeninen ja asetetaan jokaisen maineen arvolle populaatiota $0, 1$ verran (kuvan 2.14 mukainen alkutila). Tarkasteluissa on lähdetty liikkeelle strategian arvosta $(k, l) = (0, 0)$. Tämän jälkeen toistetaan seuraavaa: lasketaan 200 iteraatiota, jonka jälkeen populaatioon syntyy mutantti satunnaiseen ei-tyhjään mainelokeroon. Mutantti noudattaa satunnaista strategiaa $l_{\text{mut}} \in [-M, M+1]$.⁴ Laskenta on lopetettu 1000:n mutaation jälkeen.

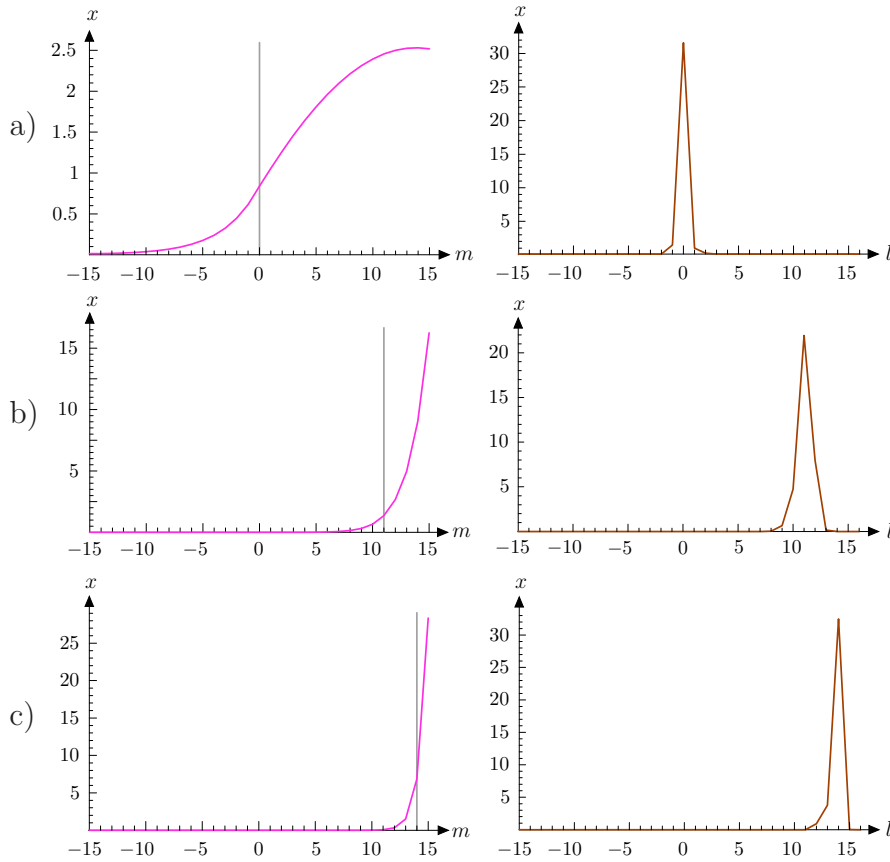
Kuvassa 3.7 nähdään lopputilanne kolmella eri parametrin r arvolla. Yhteistä näille tapauksille on populaation päätyminen pienimmän hyvän tilaan. Nähdään, että jokaisessa tapauksessa strategia l keskittyy vain muutamille arvoille, ja suurimman yksittäisen strategiaryhmittymän käyttämä strategia l on jotakuinkin pienimmän hyvän tilassa. Tämä kyseinen suurin yksittäinen strategian arvo on piirretty harmaalla viivalla vasemmanpuoleisiin kuviin, joissa nähdään populaation lopputilan jakautuminen maineen mukaan.

Lasketaan jokaiselle kolmelle kohdalle vielä suhde $|\text{hyvämaineiset}|/|\text{koko populaatio}|$, missä hyvämaineiset lasketaan painotetusti strategian l mukaan.

r	l	$\frac{ \text{Hyvämaineiset} }{ \text{Koko populaatio} }$
0,85	14	0,953
0,68	11	0,959
0,51	0	0,933

Nähdään, että nyt hyvämaineisia ei ole lopputilassa aivan niin paljon kuin strategian r evoluutiota tarkastellessa. Syynä saattaa olla maineen arvojen vähyys, onhan niitä tässä tarjolla vain 31 kappaletta. Voidaankin olettaa, että evoluutio veisi populaation lähemmäs pienimmän hyvän tilaa, kun M on suurempi.

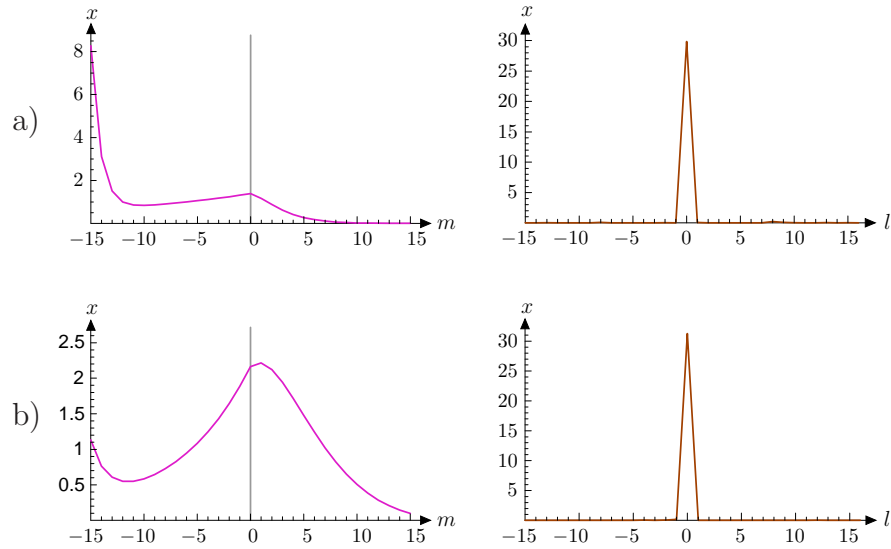
⁴Pienen laskennan tuloksena ei ole mitään eroa tällä mutaatiolla verrattuna siihen, että mutantti käyttäisi strategiaa $l_{\text{res}} \pm 1$.



Kuva 3.7: Strategian l evoluutio. Kuvassa a) $r = 0,51$, b) $r = 0,68$ ja c) $r = 0,85$. Muut arvot ovat: $\beta = 3,5$; $q = 0,95$; $a = 0,10$; $u = 11$; $K = 30$; $k = 0$. Lisäksi on valittu $M = 15$ kappaletta. Vasemmalla puolella on populaatio piirretty maineen arvojen mukaan ja oikealla puolella strategioiden edustajien mukaan. Vasemmanpuoleisiin kuviin on harmaalla viivalla piirretty lopputilassa olevan suurimman yksittäisen strategian l arvo.

3.3.2 Kun populaatio on huonomaineinen tai kun $r = 1$

Evoluutio ei vie strategiaa l pienemmäksi kuin k , jos populaatiossa on mukana edes jonkin verran hyvämaineisia. Tämä nähdään kuvassa 3.8. Siinä on alkutila ja -parametrit muuten kuten kuvassa 3.7, mutta kohdassa a) $r = 0,27$ ja kohdassa b) $r = 0,40$. Kuvassa on vierekkäin lopputilan populaatiot maineen funktiona ja strategian l funktiona. Nähdään, että liiallinen auttaminen (pieni l) ei tule kannattavaksi populaatiossa, jossa auttamishalukkuus r on kovin pieni.



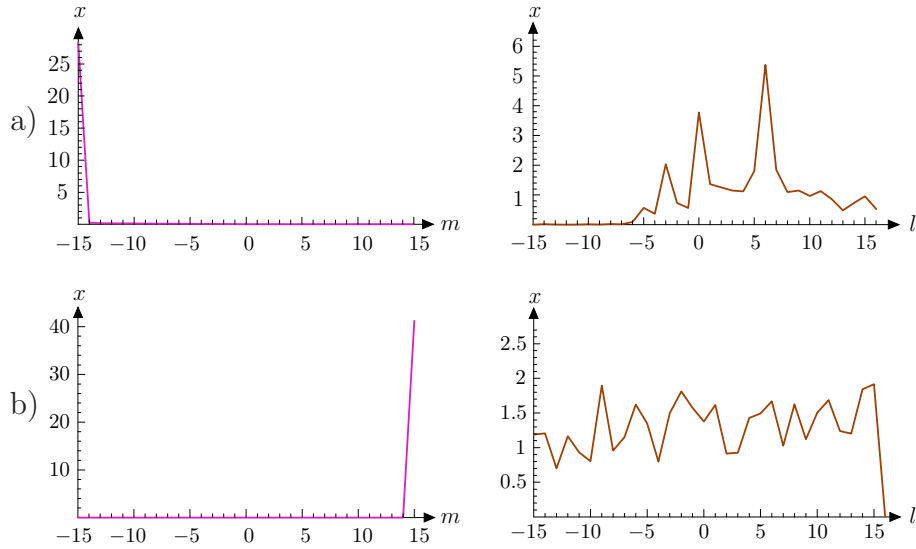
Kuva 3.8: Strategian l evoluutio, kun $r < 0,50$. a) $r = 0,27$, b) $r = 0,40$. Huomataan, että strategia l ei ajaudu tilaan $l < k = 0$. Muut arvot ovat kuten kuvassa 3.7.

Evoluutio ei siis vie erotusta $l - k$ negatiiviseksi, mikä onkin ymmärrettävää; silloinhan yksilöitä välillä $[l, k)$ autettaisiin ilman maineen muutosta, joten auttaja ei saisi auttamisesta mitään hyötyä.

Jos parametrille r valitaan ääriarvo, eli $r \approx 0$ tai $r \approx 1$, nousee esiin jälleen uusi elementti. Kuvasta 3.9 nähdään, että tällöin lähes kaikki strategian l arvot ovat yhtä hyviä. Ensinnäkin kun $r \approx 0$, populaatiossa ei tapahdu auttamista. Tällöin strategia l voi liikkua hyvin vapaasti pysyen kuitenkin suurempana kuin suurin epätyhjä mainelokero m , jossa on populaatiota. Tällöin myös totaalitorjujat $l = 16$ pysyvät hengissä, vaikka eivät invaasioon pystykään.

Päinvastaisessa tilanteessa, kun $r \approx 1$ (kuva 3.8c)), on koko populaatio tuppautunut suurimpaan mainelokeroon $m = 15$. Niinpä kaikilla strategian l arvoilla yksilöt joko auttavat kaikkia toisia tai eivät auta ketään, ja täten kaikki strategiat l ovat tasaveroisia, eikä yksikään ole toista parempi. Ainoana poikkeuksena ovat totaalitorjuntastrategiaa $l = M + 1$ käyttävät, jotka eivät ole elinkykyisiä.

Ainoastaan kahdessa teorettisessa tilanteessa totaalitorjujat $l = M + 1$ kykenevät invaasioon. Ensimmäinen on sellainen, jossa residenttipopulaa-



Kuva 3.9: a) $r = 0,01$; kaikki strategiat $l \geq m_{\max}$ ovat samanarvoisia, missä m_{\max} on suurin maineen arvo, jossa on populaatiota. b) $r = 1$; kaikki strategiat, poislukien totaalitorjujat $l = 16$, ovat samanarvoisia.

tion jokainen yksilö käyttää strategiaa $l < k$. Tällainen olisi periaatteessa mahdollista kun $r = 1$ ja strategiat ajautuisivat kaikki todella pieniksi.

Toisessa tapauksessa oletetaan, että populaatiossa suurin käytetty strategia on l_{\max} . Jos populaation koko on niin pieni, että totaalitorjujamutantti ehtii syöstä residenttipopulaation sukupuuttoon ennen kuin kaikki mutantit ovat saaneet maineen $m < l_{\max}$, tulee tuo torjujamutantti tekemään invaasion.

3.4 Yhteenveto

Yhteenvetona voisi siis mainita, että sekä r että l ajautuvat yleensä kohti pienimmän hyvän tilaa. Toinen vaihtoehto lopputilalle on totaalisen auttamaton huonomaineinen populaatio. Kummankaan strategian kohdalla ääriauttajatapaukset $r = 1$ tai $l = -M$ eivät kyetneet invaasioon. Suurempi yllätys on, että totaalikieltäytyjät $r = 0$ tai $l = M + 1$ eivät kyetneet invaasioon kuin joissain rajatuissa tapauksissa. Tämä kertoo kuinka vahvasti maineen jakaminen pitää auttamista hengissä, kun muistetaan, että ilman mainetta ainoa lopputila oli totaalitorjujapopulaatio.

4 Metapopulaatio

Heitetään seuraavaksi tutkittu periytyvän maineen malli metapopulaatioympäristöön. Erityisesti katsotaan miten auttamisen evoluutio muuttuu verrattuna yksittäisen populaation tilanteeseen.

Esitellään aluksi metapopulaatioteorian sanastoa. *Laikku* on elinkelpoinen asuinympäristö, tyhjä tai asuttu. *Lokaalinen populaatio* on laikussa elävä populaatio. *Metapopulaatio* on lokaaleista populaatioista koostuva populaatio.

Eräs yksinkertainen ja samalla käyttökelpoinen metapopulaatiomalli esiteltiin vuonna 1969 (Levins, 1969). Levins (1969, 1970) oletti, että elinympäristö on jaettu äärettömän moneen erilliseen asuttavaan laikkuun, jotka pystyvät elättämään (toistensa suhteen identtisiä) lokaalisia populaatioita. Levinsin mallissa ei kuitenkaan oteta huomioon laikussa asuvien lokaalisten populaatioiden dynamiikkaa, vaan tarkastellaan ainoastaan laikkujen välisiä suhteita.

Tässä luvussa on otettu käyttöön Levinsin mallin yleistys, rakenteinen metapopulaatiomalli, joka ottaa huomioon myös lokaalisten populaatioiden dynamiikan. Tutkielman malli laitetaan rakenteiseen metapopulaatioympäristöön ja tutkitaan auttamisen dynamiikkaa siinä. Luvussa käytetty yhden lajin mallintamiseen soveltuva rakenteinen metapopulaatiomalli perustuu Hanskin (1991) sekä Gyllenberg & Hanski (1992) töihin. Valoa pimeyteen tuo myös Gyllenberg *et al.* (1997). Tässä luvussa tarkasteltu rakenteisen metapopulaation malli löytyy artikkelista Hanski & Zhang (1993).

4.1 Rakenteinen metapopulaatio

4.1.1 Teoriaa

Olkoot x lokaalisten populaatioiden keskimääräinen koko ja p asuttujen laikkujen osuus kaikista laikuista. Laikkuja oletetaan olevan äärettömän monta ja ne oletetaan identtisiksi. Oletetaan laikusta toiseen muuttavan yksilön valitsevan uuden laikun satunnaisesti. Tällöin metapopulaatiota kuvaamaan saadaan yhtälöt (Hanski & Zhang (1993))

$$\frac{dx}{dt} = g(x) - d(x)x + \alpha d(x)xp \quad (4.1a)$$

$$\frac{dp}{dt} = \gamma \alpha d(x)xp(1-p) - e(x)p, \quad (4.1b)$$

missä $g(x)$ on lokaalisen populaation kasvu ilman muuttoliikettä, d muuttoliike asukasta kohden, α todennäköisyys, että muuttava yksilö selviää hengissä ja saapuu asuttamaan jotain laikkua, γ todennäköisyys, että tyhjään laikkuun saapuva yksilö kykenee valtaamaan kyseisen laikun ja e häviämintensiteetti, jolla lokaalisia populaatioita tuhoutuu (esimerkiksi ekokatastrofin vuoksi).

Jos muuttava yksilö ei kykene valtaamaan tyhjää laikkua (todennäköisyys $1 - \gamma$), hän tulee kuolemaan. Niinpä muuttopopulaatioon vaikuttaa negatiivisesti sekä suora kuoleminen ($1 - \alpha$), että epäsuora kuoleminen uuden laikun valtaamisen mennessä myttyyn ($1 - \gamma$).

Oletetaan, että lokaalisen populaation dynamiikka tapahtuu huomattavasti nopeammin kuin metapopulaation muutokset. Tällöin metapopulaation dynamiikkaa tarkasteltaessa voidaan olettaa, että lokaaliset populaatiot ovat tasapainotilassa.

Valitaan lokaaliselle populaatiolle logistinen kasvu, eli asetetaan $g(x) = ux(1-x/K)$. Oletetaan lisäksi, että d ja e ovat vakioita. Asetetaan $dx/dt = 0$ ja ratkaistaan edellä mainituilla olettamuksilla yhtälöstä (4.1a) lokaalisen populaation x tasapainoyhtälö muuttujan p funktiona:

$$\tilde{x} = \left(1 - \frac{d(1-\alpha p)}{u}\right) K \quad (\text{tai } \tilde{x} = 0). \quad (4.2)$$

Koska sekä α että p ovat todennäköisyyksiä, nähdään, että $\tilde{x} < K$. Toisin sanoen metapopulaatiossa lokaalisen populaation koko on pienempi kuin sen kantokyky K antaisi myöden. Lisäksi nähdään muuttoliikkeen d vaikutus

lokaalisen populaation tasapainotilaan \tilde{x} : kiintopiste \tilde{x} pienenee muuttoliikkeen d suurentuessa.

Sijoitetaan saatu \tilde{x} yhtälöön (4.1b), jolloin asuttuja laikkuja kuvaavaksi yhtälöksi tulee

$$\frac{dp}{dt} = \gamma\alpha d \left(1 - \frac{d(1-\alpha p)}{u} \right) Kp(1-p) - ep. \quad (4.3)$$

Asetetaan $dp/dt = 0$ ja lasketaan asuttujen laikkujen tasapainopisteet p^* . Saadaan

$$p^* = \frac{d(1+\alpha) - u \pm \sqrt{A^2 - uB}}{2\alpha d} \quad (\text{ja } p_0^* = 0), \quad (4.4)$$

missä $A = u + d(\alpha - 1)$ ja $B = 4e/\gamma K$. Derivoidaan tämä muuttoliikkeen d suhteen ja saadaan

$$\frac{\partial p_+^*}{\partial d} = \frac{u}{2\alpha d^2} \left(1 - \frac{A-B}{\sqrt{A^2 - Bu}} \right) \quad (4.5a)$$

$$\frac{\partial p_-^*}{\partial d} = \frac{u}{2\alpha d^2} \left(1 + \frac{A-B}{\sqrt{A^2 - Bu}} \right), \quad (4.5b)$$

missä p_+^* on yhtälöstä (4.4) saatava suurempi tasapainopiste ja p_-^* vastavasti pienempi. Osittaisderivaatta $\partial p_+^*/\partial d$ on negatiivinen, kun $d > (u - B)/2(1 - \alpha)$ ja positiivinen, kun $d < (u - B)/2(1 - \alpha)$. Asuttujen laikkujen p_+^* määrälle saadaan siis (lokaali) maksimi derivaatan nollakohdassa $d = (u - B)/2(1 - \alpha)$, joka sijoitettuna yhtälöön (4.4) tuottaa

$$p_{\max}^* = 1 - \frac{(1-\alpha)B}{\alpha(u-B)}.$$

Yhtälöstä (4.2) voidaan nähdä muuttoliikkeen d vaikutus lokaalin populaation tasapainopisteeseen \tilde{x} . Kuten jo aiemmin mainittiin, muuttoliikkeen suurentaminen pienentää lokaalisen populaation kokoa. Kuitenkin, jos kuukaan ei kuole muuttamisen aikana ($\alpha = 1$), niin tällöin

$$\begin{aligned} p^* &= \frac{2m - u + \sqrt{u^2 - Bu}}{2m}; \\ \tilde{x}^* &= K \left(1 - \frac{d(1-p^*)}{r} \right) \\ &= \frac{K}{2} \left(1 + \sqrt{1 - \frac{B}{r}} \right). \end{aligned}$$

Kun $\alpha = 1$, lokaalisen populaation keskimääräinen lopputila \tilde{x}^* ei riipu laisinkaan muuttoparametrilla d . Näin ollen muuttoparametrilla d ei ole mitään ylärajaa ja nähdäänkin, että kun $d \rightarrow \infty$, niin $p^* \rightarrow 1$.

4.1.2 Muuttoparametrin d rajoitukset

Metapopulaation dynamiikkaa hallitsee muuttoliike d . Sen on oltava tarpeeksi suuri, jotta tyhjiä laikkuja tulisi vallattua riittävästi korvaamaan yksittäisten laikkujen tuhoutumisen. Toisaalta muuttoliike ei saa olla liian suuri, koska muuten lokaaliset populaatiot menettäisivät liikaa jäseniä muuttoliikkeen kuolleisuuden $1 - \alpha$ takia. Niinpä sekä liian pieni että liian suuri muuttoliike on turmiollista metapopulaatiolle.

Asuttujen laikkujen osuuden p on oltava välillä $[0, 1]$. Tästä saadaan johdettua ehtoja muuttoparametrille. Nollaratkaisu $p_0^* = 0$ on triviaali tasapainotila. Kumpikaan epätriviaaleista tasapainotiloista p^* ei ole reaalinen, jos yhtälön (4.4) diskriminantti $A^2 - Bu < 0$. Niinpä saadaan muuttoparametrille d ensimmäinen rajoitus. On oltava

$$\begin{aligned} A^2 - Bu &= (r + d(\alpha - 1))^2 - u \frac{4e}{\gamma K} \geq 0 \\ \Leftrightarrow d &\leq \frac{u - \sqrt{uB}}{1 - \alpha} \quad \text{tai} \quad d \geq \frac{u + \sqrt{uB}}{1 - \alpha}. \end{aligned} \quad (4.6)$$

Tällöin kaikki tasapainotilat ovat reaalisia.

Kun $d \geq \frac{u + \sqrt{uB}}{1 - \alpha}$ on lokaalisten populaatioiden tasapainotila \tilde{x} negatiivinen. Tämä nähdään, kun sijoitetaan $d = \frac{u + \sqrt{uB}}{1 - \alpha}$ yhtälöön (4.2). Tällöin

$$\begin{aligned} \frac{\tilde{x}}{K} &= 1 - \frac{(u + \sqrt{uB})(1 - \alpha p)}{(1 - \alpha)u} \\ &= \frac{u\alpha(p - 1) + \sqrt{uB}(\alpha p - 1)}{(1 - \alpha)u} \\ &\stackrel{(p \leq 1)}{\leq} \frac{\sqrt{uB}(\alpha - 1)}{(1 - \alpha)u} < 0, \end{aligned}$$

jos muuttokuolemistodennäköisyys $\alpha < 1$. Yhtälöstä (4.2) nähdään lisäksi, että kun d kasvaa, niin \tilde{x} pienenee. Niinpä $\tilde{x} < 0$ aina, kun $d \geq \frac{u + \sqrt{uB}}{1 - \alpha}$. Kun $\alpha = 1$, ei muuttoparametrille d ole mitään ylärajaa, kuten edellisen jakson lopussa nähtiin.

Kun $d = 0$, vapaiden laikkujen ainoa tasapainotila on $p_0^* = 0$, joka yhtälöstä (4.3) nähdään stabiiliksi. Kun d kasvaa, tulee p_0^* jossain vaiheessa epästabiiliksi.

Approksimoidaan Taylorin sarjalla yhtälön (4.3) oikea puoli pisteen $p = 0$ ympäristössä ja approksimoidaan $p^2 \approx 0 \approx p^3$, jolloin

$$\frac{u}{\gamma K} \frac{dp}{dt} \approx -\alpha d^2 + \alpha u d - \frac{eu}{\gamma K}.$$

Jotta $p_0^* = 0$ olisi epästabiili tulisi olla $-\alpha d^2 + \alpha u d - \frac{eu}{\gamma K} > 0$. Tämä toteutuu, kun

$$\frac{1}{2} \left(u - \sqrt{u^2 - \frac{Bu}{\alpha}} \right) < d < \frac{1}{2} \left(u + \sqrt{u^2 - \frac{Bu}{\alpha}} \right).$$

Koska dp/dt on kolmannen asteen polynomi, tämä tarkoittaa, että edellä saadulla välillä epätriviaaleista kiintopisteistä suurempi, p_+^* , on positiivinen ja pienempi p_-^* negatiivinen. Kun $d > \frac{1}{2} \left(u + \sqrt{u^2 - \frac{Bu}{\alpha}} \right)$ on p_0^* jälleen stabiili tasapainotila ja pienempi epätriviaaleista kiintopisteistä, p_-^* , on tullut positiiviseksi. Kuva 4.1 selventää tilannetta.

Vielä on auki kysymys, että onko tasapainopisteille varmasti voimassa $p^* \leq 1$ saaduilla muuttoparametrin d alueilla.

Edellisessä kappaleessa saatiin suuremmalle epätriviaalille tasapainopisteelle yhtälö

$$p_{\max}^* = 1 - \frac{(1 - \alpha)B}{\alpha(u - B)}.$$

Nähdään, että tämä on aina pienempi kuin 1, kun $u > B$. Jos $u < B$, seuraa ehdosta (4.6), että epätriviaalit tasapainopisteet p^* ovat reaalisia ainoastaan negatiivisilla muuttoparametreilla d .

Kaikkiaan ehdot muuttoliikkeen d suuruudelle ovat siis

$$\frac{1}{2} \left(u - \sqrt{u^2 - \frac{Bu}{\alpha}} \right) < d < \frac{1}{2} \left(u + \sqrt{u^2 - \frac{Bu}{\alpha}} \right) \quad (4.7a)$$

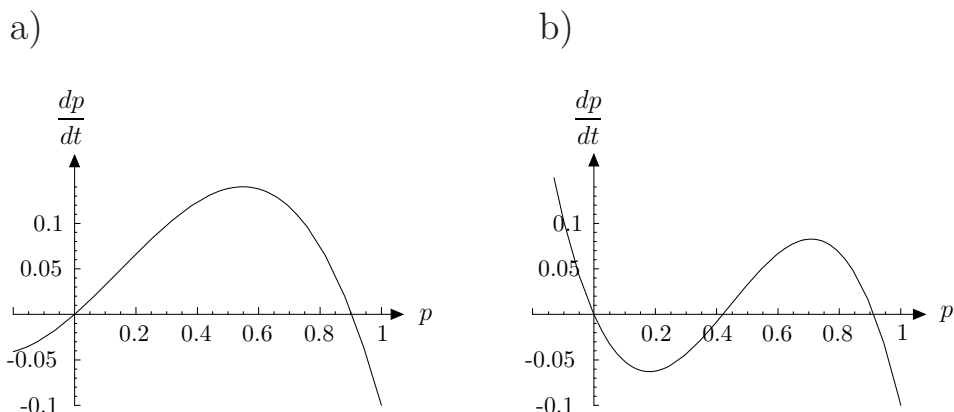
$$d < \frac{u - \sqrt{uB}}{1 - \alpha}, \quad (4.7b)$$

missä ylempään epäyhtälön toteutuessa p_+^* on ainoa positiivinen kiintopiste ja p_0^* on epästabiili. Alempi yhtälö takaa, että tasapainotilat ovat reaalisia. Jos ylempi yhtälö ei toteudu, mutta alempi toteutuu, metapopulaatiolla on kaksi epätriviaalia tasapainotilaa, joista pienempi p_-^* on epästabiili ja p_+^* sekä triviaali p_0^* ovat stabiileja (katso kuvaa 4.1 selvennykseksi).

4.2 Epäsuora auttaminen ja rakenteinen metapopulaatio

4.2.1 Riisuttu malli

Olkoon $g(x)$ kappaleessa 2.2 esitetty epäsuoran auttamisen malli ilman mainetta. Valitaan ilman auttamista olevaksi kasvuksi $f(x)$ logistinen kasvu



Kuva 4.1: Metapopulaation mahdolliset tasapainopisteet. Kuvassa a) toteutuu ehto 4.7a ja p_0^* on epästabiili. Kuvassa b) toteutuu ehto 4.7b, mutta ei 4.7a, jolloin p_0^* on stabiili.

$ux(1-x/K)$. Tällöinhän populaatiota kuvaavaksi differentiaaliyhtälöksi saatiin (jakso 2.2, kaava (2.2))

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= \frac{1}{2}\beta r(q+a-1)x^2 + f(x) \\ &= ux\left(1 - \left(\frac{1}{K} - \frac{\beta r(q+a-1)}{2u}\right)x\right). \end{aligned}$$

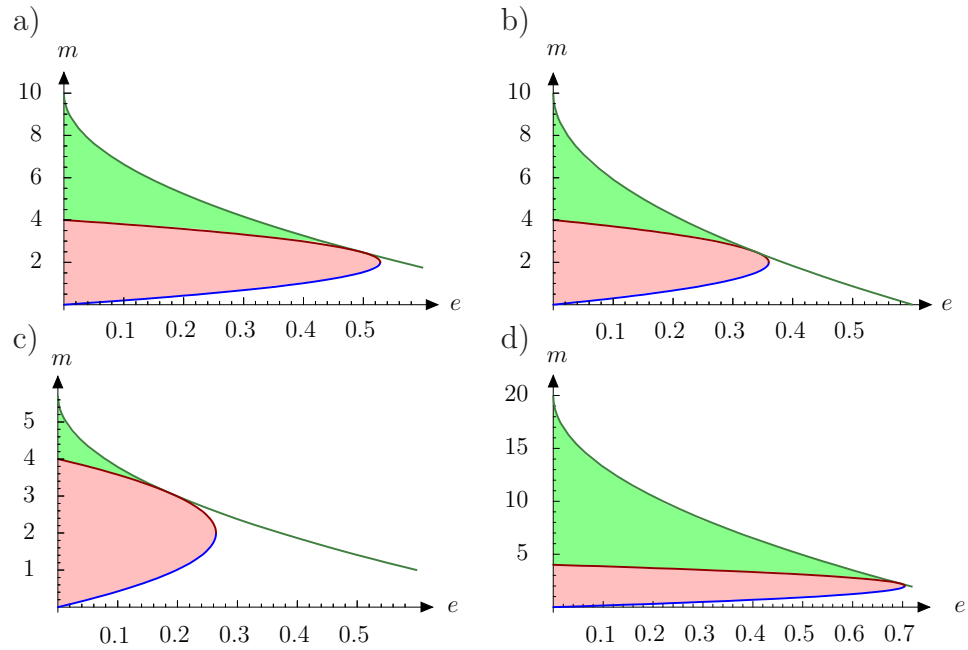
Tämä on logistinen malli kantokyvyllä $L = \frac{2uK}{2u - \beta r(q+a-1)K}$ ja kasvukertoimella u . Näin ollen kaikki edellisessä jaksossa tarkastellut tulokset sopivat tähän malliin.

Kuvassa 4.2 on tarkasteltu metapopulaatiota erilaisin parametrein muuttointensiteetin d ja lokaalisten populaation häviämintensiteetin e suhteen.

Punaisella värillä on merkitty alue, jossa d toteuttaa epäyhtälön (4.7b). Sinisellä viivalla on piirretty alaraja ja punaisella yläraja. Vihreällä värillä on merkitty alue, jossa d toteuttaa epäyhtälön (4.7a), muttei ehtoa (4.7b).

Analysoidaan tarkemmin kuvaa 4.2. Kuvaparissa a) ja b) nähdään, miten kertoimen γL muuttaminen vaikuttaa stabiileihin tiloihin. Se vaikuta juuri millään tavoin pienillä häviämintensiteetin e arvoilla: kun $e < 0.1$, ovat punainen ja vihreä alue jotakuinkin samanlaiset. Suuremilla kuolemisen e arvoilla huomataan, että metapopulaatiolla on enemmän sallittuja positiivisia ratkaisuja kertoimen γL ollessa suurempi.

Kuvaparissa c) ja d) nähdään, miten hengissäpysymiskerroin α vaikuttaa asuttujen laikkujen stabiileihin tiloihin. Ero on huomattava. Sekä punainen, että vihreä alue ovat kookkaampia ja metapopulaatio kestää niin



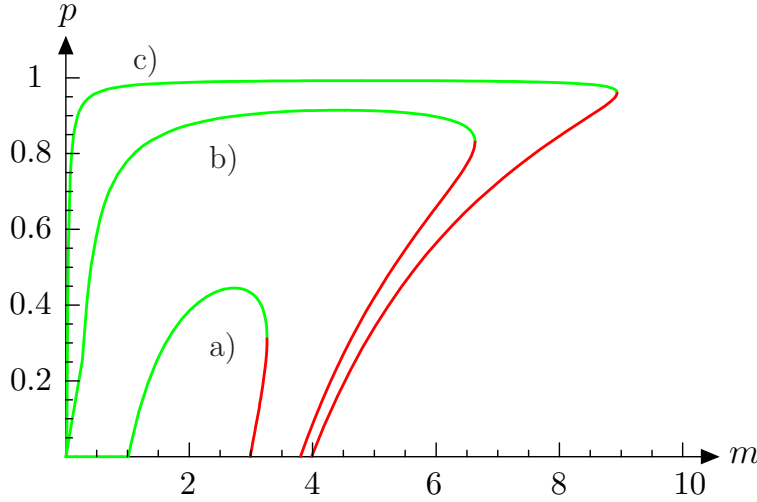
Kuva 4.2: Riisuttu malli ja metapopulaatio. Punaisella värillä on merkitty alue, jossa nol-laratkaisu p_0^* on epästabiili ja on vain yksi epätriviaali tasapainotila. Se on samalla stabiili. Vihreällä alueella p_0^* on stabiili ja metapopulaatiolla on kaksi epätriviaalia tasapainotilaa, joista ainoastaan suurempi on stabiili. Kuvassa 4.1a) on piirretty vaipaiden laikkujen tasa-arvokäyrä punaisella alueella ja kuvassa 4.1b) vihreällä alueella. Vihreän viivan alapuolella tilat p^* ovat reaalisia. Valkoisilla alueilla epätriviaalit tasapainotilat eivät ole saavutettavissa. Käytetyt arvot ovat $\beta = 2$; $q = 0,95$; $a = 0,1$; $u = 4$; $K = 30$, $\gamma = 1/50$ a) $r = 0,85$; $\alpha = 0,6$ (jolloin $\gamma L = 0,88$) b) $r = 0$; $\alpha = 0,6$ ($\gamma L = 0,6$) c) $r = 0,85$; $\alpha = 0,3$ ($\gamma L = 0,6$) d) $r = 0,85$; $\alpha = 0,8$ ($\gamma L = 0,6$).

suuremman kuolleisuuden e kuin suuremman muuttomäärän d , kun α on suuri. Tämä ei olekaan ihme, sillä aiemmin nähtiin, että kun $\alpha \rightarrow 1$, niin muuttamisparametrille d ei ole mitään ylärajaa.

Kuvassa 4.3 on esitetty metapopulaation tasapainopisteet p^* muuttoliikkeen d funktiona kuvan 4.2a) parametrein käyttäen kolmea eri tuhoutumiskerrointa e .

4.2.2 Riisuttu malli, metapopulaatio ja auttamisen r evoluutio

Oletetaan, että pieni mutanttipopulaatio y auttamishalukkuudella r_{mut} tulee rakenteiseen metapopulaatiomalliin. Tällöin metapopulaatiota kuvaavik-



Kuva 4.3: Stabiili ja epästabiili p^* muuttoparametrin d funktiona. Kuvaan on vihreällä piirretty stabiilit p^* arvot ja punaisella epästabiilit p^* arvot. Kohdassa a) $e = 0,40$; b) $e = 0,10$; c) $e = 0,01$.

si yhtälöiksi saadaan

$$\begin{aligned}
 \frac{dy}{dt} &= h_{r_{\text{mut}}, r_{\text{res}}}(y, x) - dy + \alpha dyp \\
 \frac{dx}{dt} &= h_{r_{\text{res}}, r_{\text{mut}}}(x, y) - dx + \alpha dxp \\
 \frac{dp}{dt} &= \gamma \alpha d(y+x)p(1-p) - ep,
 \end{aligned} \tag{4.8}$$

missä $h_{r_{\text{res}}, r_{\text{mut}}}(y, x) = Ar_{\text{mut}}y^2 + \frac{1}{2}\beta xy(r_{\text{res}}a - r_{\text{mut}}(1-q)) + \frac{y}{y+x}(x+y)u(1 - \frac{x+y}{K})$, missä $A = \frac{1}{2}\beta(q+a-1)$. Sekä mutantti- että residenttipopulaatiolla on samanlaiset muuttotermit (mutantilla $-dy + \alpha dyp$ ja residentillä $-dx + \alpha dxp$), joten mutantin kelpoisuuteen vaikuttaa ainoastaan termi $h_{r_1, r_2}(x, y)$. Vaan tämä tapaus käsiteltiin luvun 3 kappaleessa 3.1, ja tiedetään, että invaasioon kykenevillä mutanteilla on $r_{\text{mut}} < r_{\text{res}}$.

Näin ollen maineeton metapopulaatio ei eroa mitenkään maineettomasta yhden populaation tapauksesta ja auttaminen tulee lopulta häviämään.

4.3 Maine, metapopulaatio ja auttaminen

Tarkastellaan seuraavaksi maineellisen mallin dynamiikkaa rakenteisessa metapopulaatiossa ja erityisesti auttamishalukkuuden r sekä auttamisstrategian l evoluutioita siellä.

Yksilöiden maine voidaan metapopulaatiossa mieltää globaaliksi tai lokaaliksi. Globaalin maineen tapauksessa yksilö tietää jokaisen metapopulaation jäsenen maineen. Lokaalisen maineen tapauksessa yksilö tietää ainoastaan oman laikun asukkaiden maineet, ja kaikille laikkuun muuttaville yksilöille annetaan jokin kiinteä maineen arvo. Näistä kahdesta tavasta lokaali maine on lähempänä oikean maailman tilannetta kuin globaali: ei ole realistista olettaa, että yhdessä asutuskeskittymässä tiedettäisiin kaikkien muiden asutuskeskittymien yksilöiden maineet. Niinpä lokaali maine edustaa parempaa näkemystä maineen leviämisestä.

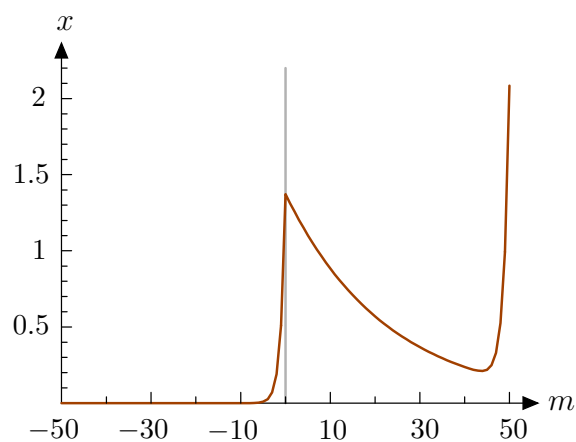
Kun globaalin maineen tapauksessa tarkastellaan auttamisen evoluutiota, huomataan sama ilmiö kuin edellisessä kappaleessa 4.2.2: metapopulaatio rakenne ei vaikuta mitenkään evoluutiotarkasteluun. Muuttoliike vähentää populaation määrää, muttei muuta lokaalisen populaation rakennetta millään tavalla. Niinpä globaalin maineen tapauksessa auttamisen evoluutio noudattaa luvun 3 kaavoittamaa tietä.

Otetaan tarkasteluun lokaali maine. Tämän kappaleen tulokset on saatu laskennallisesti Mathematica -ohjelmiston avulla differenssimenetelmää käyttämällä. Käytetystä koodista löytyy selostus liitteestä A. Laikkuun muuttaville yksilöille on annettu maine $m = \max\{k, l\}$. Lokaalisen populaation x auttamisparametrit on vertailun helpottamiseksi valittu samoiksi kuin luvussa 3: $\beta = 3, 5$; $q = 0, 95$; $a = 1/10$; $u = 11$; $K = 30$. Metapopulaatioparametreiksi on valittu $\alpha = 0, 60$; $\gamma = 1/50$; $e = 0, 10$. Auttamisinnon r tutkimisessa on tutkittu tapauksia $l = k$ (jolloin $(k, l) = (0, 0)$), $l > k$ ($(k, l) = (0, 25)$) sekä $l < k$ ($(k, l) = (0, -20)$), joissa strategian (k, l) arvoiksi on valittu samat kuin luvussa 3.

Approksimoidaan maineellista mallia riisutulla mallilla ja saadaan rajoitukset sallittujen muuttoparametrien d arvoille epäyhtälöiden (4.7) avulla. Auttamishalukkuus r ei näillä parametrivalinnoin vaikuta juurikaan sallitun muuttointensiteetin suuruuteen. Saadaan, että kun $0, 3 < d < 10, 7$, niin metapopulaatiolla on yksi epätriviaali kiintopiste ja kun $d < 20, 7$, ovat kiintopisteet reaaliset. Valitaan $d = 2$, jolloin metapopulaatiolla on ainoas-

taan yksi epätriviaali tasapainopiste (kuvan 4.2 termein ollaan punaisella alueella).

Kuvassa 4.4 on esimerkki lokaalisen populaation rakenteesta. Nähdään, että lokaalisella populaatiolla on jatkuvasti yksilöitä maineen arvolla $m = \max\{k, l\} = 0$, joten populaation rakenne on erilainen kuin aiemmissa tarkasteluissa.



Kuva 4.4: Lokaalisen populaation rakenne metapopulaatiossa, kun maine on lokaali. Käytetyt arvot ovat kuten kappaleen alussa kerrottiin ja lisäksi $r = 0,70$; $(k, l) = (0, 0)$. Kohtaan $m = \max\{k, l\} = 0$ muodostuu selvä piikki muuttajien takia. Asuttujen laikkujen osuudeksi tulee $p^* = 0,87$ ja lokaalisen populaation kooksi $\Sigma = 32,7$.

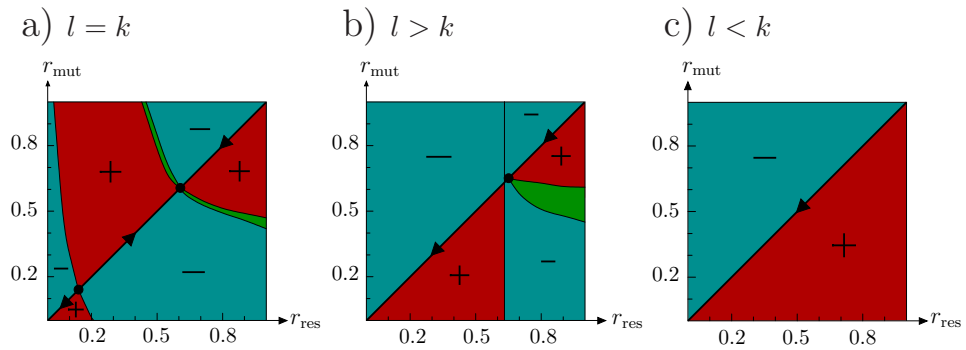
4.3.1 Auttamisen r evoluutio metapopulaatiossa

Tutkitaan auttamishaluukkuuden r evoluutiota edellä kerrotuilla parametreilla eri strategioiden (k, l) kanssa. Kuvaan 4.5 on piirretty tämän tapauksen PIP-kuvat kolmessa eri tapauksessa: $l = k$, $l < k$ ja $l > k$. Tarkat taulukot saaduista tuloksista löytyvät liitteestä B. Simulaatioissa on käytetty samoja strategian (k, l) arvoja kuin luvussa 3. Laskennoissa käytetään samaa periaatetta kuin luvussa 3: Aina 1000:n iteraation jälkeen residentti- ja mutanttipopulaatioista asetetaan nolliksi ne mainelokerot, joissa populaatiota on vähemmän kuin 10^{-4} . Laskentaa suoritetaan kunnes toinen populaatio on menehtynyt tai kummankaan populaation koossa ei tapahdu yli 10^{-3} suuruista muutosta.

Seuraavissa tarkasteluissa mutanttipopulaation alkutila on, luvun 3 ter-

mein, sisäinen. Tässä tapauksessa tosin sisäisen ja ulkoisen mutantilla ei ole juurikaan eroa, sillä muuttoliikkeestä johtuen maineen arvolla $m = \max\{k, l\}$ on muutenkin koko ajan populaatiota. Mutanttipopulaation kooksi asetetaan noin 0,7% residenttipopulaation koosta.

Metapopulaatio on kuvan 4.2 sanoin punaisella alueella ja, riippuen parametrin r suuruudesta, asuttujen laikkujen määrä p^* on välillä $(0, 84; 0, 89)$. (Mitä suurempi r , sitä suurempi p^* .)



Kuva 4.5: Auttamisen r PIP-kuvat metapopulaatiossa, kun maine on valittu lokaaliseksi. a) $l = k (= 0)$, b) $l > k$ ($l = 25, k = 0$), c) $l < k$ ($l = -20, k = 0$). Punaisella alueella invaasio on mahdollinen, sinisellä ei ja vihreällä alueella syntyy kaksimuotoinen populaatio. Kuvissa olevat attrahoivat voittamattomat singulaaristrategiat ja populaatioiden koko siinä: a) $\tilde{r} \approx 0,61, \Sigma = 31,7$; b) –; c) $\tilde{r} \approx 0,65, \Sigma = 32,0$.

Auttaminen r , kun $l = k$

Evoluutiivisesti attrahoivan staabilin strategian $\tilde{r} (\approx 0,61)$ arvo kasvaa huomattavasti verrattuna luvun 3 tilanteeseen (siellä $\tilde{r} \approx 0,51$, katso kuva 3.4). Lisäksi pienillä auttamishalukkuuden r arvoilla esiintyneet lokaalisti stabiilit alueet ovat kadonneet ja matalilta arvoilta r_{res} populaatio ajautuu väistämättä nollatilaan. Uutena elementtinä tapaukseen $k = l$ ovat nyt ilmaantuneet kapeat kaksimuotoisen populaation kaistaleet.

Auttaminen r , kun $l > k$

PIP-kuva jakautuu kahteen osaan: $r \leq 0,63$, jolloin populaatiosta tulee huonomaineinen ja $r > 0,63$, jolloin lopputila on hyvämaineinen. Luvun 3 tilanteessa jako tapahtui arvon $r \approx 0,52$ tienoilla. Nyt hyvämaineisesta al-

kutilasta ajaututaan evolutiivisesti attrahoivaan stabiiliin tilaan $\tilde{r}(\approx 0,65)$, joka on suurempi kuin yksittäisen populaation tapauksessa (kappale 3.2.4, kuva 3.6). Huomomaineisesta alkutilasta päädytään väistämättä torjujatilanteeseen $r = 0$, kun yhden populaation tilanteessa tällöin muodostui kaksimuotoisia populaatioita.

Auttaminen r , kun $l < k$

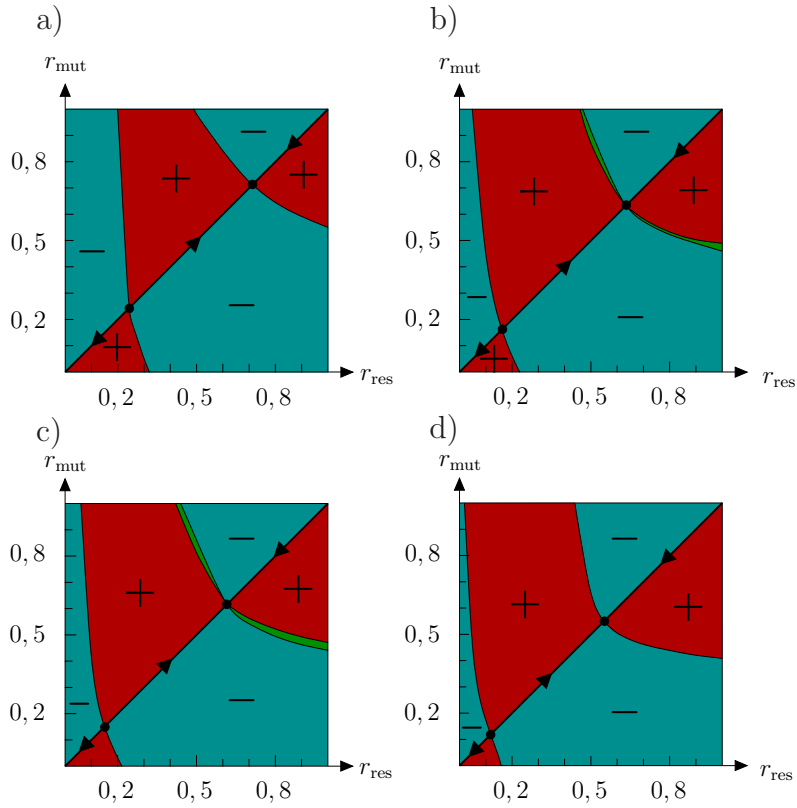
Metapopulaatiomallin tilanteessa ei $l < k$ ole järin voittoisa tapaus auttamisen kannalta. Huomataan, että yksittäisessä tapauksessa olleet singulaaristrategiat ovat pyyhkiytyneet pois (vertaa luvun 3 kuvaan 3.5) ja populaatio ajautuu jokaisesta alkutilasta väistämättä nollatilaan $r = 0$.

Jos metapopulaation auttamisen evoluutiota vertaa yhden populaation vastaavaan, huomataan, että lokaalisen maineen tapauksessa metapopulaatiomalli kuolettaa auttamisen herkemmin tapauksissa $l < k$ ja $l > k$. Tapauksessa $l = k$ auttaminen voi sitä vastoin paremmin kuin yhden populaation tapauksessa. Huomataan lisäksi, että metapopulaatiomalli nostaa evolutiivisesti attrahoivan stabiilin singulaaristrategian \tilde{r} arvoa. Poikkeuksena tilanne $l < k$, jossa singulaaristrategia on kokonaan tippunut pois.

4.3.2 Metapopulaation parametrien vaikutus auttamiseen r

Valitaan $k = l = 0$, ja katsotaan miten metapopulaation parametrien muuttaminen vaikuttaa auttamisen r PIP-kuvaan 4.5a). Kuvassa 4.6 nähdään parametrien d , α , γ , e kasvattamisen seuraukset.

- a) Kappaleen alussa nähtiin, että kun $0,3 < d < 10,7$, niin metapopulaatiolla on tasan yksi stabiili kiintopiste p^* . Kuvassa 4.6a) on valittu $d = 9$, jolloin p^* saa, auttamishalukkuudesta r riippuen, arvoja väliltä $(0,95; 0,97)$. Kasvanut muuttomäärä siirtää PIP-kuvassa sekä pienempää epästabiilia singulaaristrategiaa että suurempaa voitamatonta singulaaristrategiaa suuremmaksi. Lisäksi kaksimuotoisen populaation kaistaleet ovat tippuneet pois. Nähdään myös, että suuri muuttointensiteetti aikaansaa pienen populaation loppukoon Σ .
- b) Kuvassa 4.6b) on katsottu muutosta eloonjäämisen α vaikutusta auttamisen evoluutioon valitsemalla $\alpha = 0,95$ pitäen muut parametrit



Kuva 4.6: Auttamisen r PIP-kuvia metapopulaation parametrien eri arvoilla. Seuraavaan taulukkoon on koottu jokaisen kuvan kohdalla muunnettu parametri, evolutiivisesti attrahoivan voittamattoman stabiilin singulaaristrategian \tilde{r} suuruus, populaation lopputilan koko Σ , sekä väli, jolla p^* liikkuu riippuen auttamisparametrilla r .

Kuva	Parametri	\tilde{r}	Σ	p^*
a)	$d = 9$	0,71	23,1	(0,95; 0,97)
b)	$\alpha = 0,95$	0,63	34,1	(0,91; 0,93)
c)	$\gamma = 0,40$	0,61	32,1	(0,97; 0,98)
d)	$e = 0,50$	0,55	29,0	(0,17; 0,39)

Kuvien muut arvot ovat kappaleen alussa kerrotun suuruisia. Strategia $(k, l) = (0, 0)$.

kappaleen alussa kerrotun suuruisina. Kun verrataan tätä kuvaa kuvaan 4.5a), nähdään, ettei muutosta hengissäpysymisparametria nostamalla juurikaan vaikuteta auttamisen r evoluutioon. Voittamaton singulaaristrategia \tilde{r} nousee hieman: arvosta 0,61 arvoon 0,63. Samoin epästabiili singulaaristrategia nousee hivenen. Ei parametrin α suurentaminen ihan ilman vaikutusta jää. Neljästä tarkastellusta tapauksesta tämä antaa suurimman arvon lokaalisen populaation loppu-

koolle Σ .

- c) Kuvassa 4.6c) on valittu $\gamma = 0,40$, jonka seurauksena $p^* \in (0,97; 0,98)$. Tyhjän laikun valtaamisonnistumista kuvaava γ ei vaikuta lainkaan auttamisen r PIP-kuvaan, eikä se juurikaan vaikuta lokaalisen populaation lopputilan kokoon Σ . Eniten tämä parametri vaikuttaa vapaiden laikkujen p^* määrään.
- d) Kuvassa 4.6d) on kasvatettu lokaalisen populaation häviämisisntensiiteettiä e ja valittu $e = 0,50$. Tämä vaikuttaa hyvin paljon metapopulaation kiintopisteen p^* suuruuteen, kuten kuvasta 4.3 muistetaan. Se nähdään myös tässä tapauksessa, kun p^* on välillä $(0,17; 0,39)$. Huomataan, että väli on suuri, eli p^* riippuu hyvin paljon auttamisnostuksen r arvosta. Lokaalisen populaation kuolemiskertoimen e kasvattaminen pienentää singulaaristrategian \tilde{r} arvoa jonkin verran: nyt $\tilde{r} \approx 0,55$. Samalla se myös pienentää epästabiliin singulaaristrategian arvoa. Lisäksi kaksimuotoiset populaatiot ovat hävinneet. Lopputilan kokoon Σ häviämisisntensiiteetin noustaminen arvoon $0,50$ vaikuttaa yllättävän vähän.

Nähdään, että jokaisessa tapauksessa evolutiivisesti voittamaton attrahoiiva strategia \tilde{r} on suurempi kuin luvun 3 tapauksessa $k = l$. Yhteistä kaikille edellä esitellyille PIP-kuville on se, että singulaaristrategiat liikkuvat perustilasta (kuva 4.5a)) aina samaan suuntaan pitäen keskimmäisen $+$ -merkkisen alueen jotakuinkin yhtä isona.

Lasketaan vielä suhde $|\text{hyvämaineiset}|/|\Sigma|$ kuvan 4.6 singulaaristrategioilla:

parametri	$\tilde{r} \approx$	$\frac{ \text{Hyvämaineiset} }{ \text{Populaation koko} }$
$d = 9$	0,71	0,91
$\alpha = 0,95$	0,63	0,92
$\gamma = 0,40$	61	0,93
$e = 0,50$	0,55	0,94

Nähdään, että suhde on huomattavasti pienempi kuin yhden populaation tapauksessa. Niinpä lopputilaa ei voi enää enää pitää pienimmän hyvän tilana.

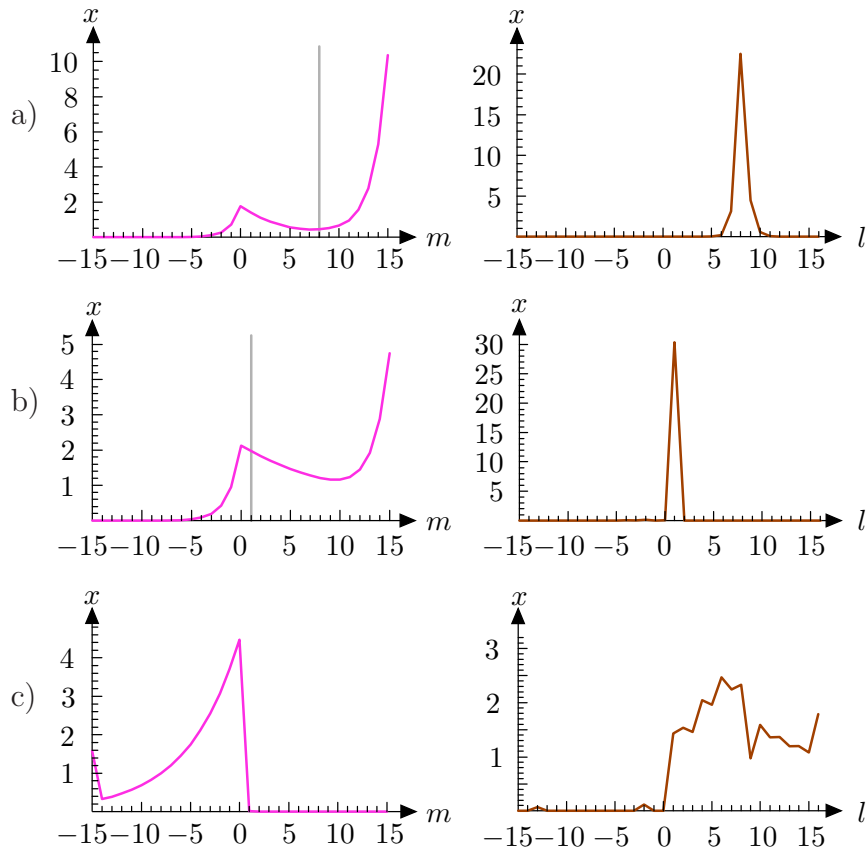
4.3.3 Metapopulaatio ja strategian l evoluutio

Katsotaan luvun lopuksi miten auttamisstrategia l kehittyy metapopulaatioympäristössä. Tässä simulaatiossa on parametreiksi asetettu kappaleen alussa kerrotut arvot. Valitaan $M = 15$, jolloin lokaalisella populaatiolla on 31 kappaletta erilaisia maineen arvoja. Laskenta on suoritettu samalla tavalla kuin luvussa 3: Tarkasteluissa on lähdetty liikkeelle strategian arvosta $(k, l) = (0, 0)$. Tämän jälkeen toistetaan seuraavaa: lasketaan 200 iteraatiota, jonka jälkeen populaatioon syntyy mutantti satunnaiseen ei-tyhjään mainelokeroon. Mutantti noudattaa satunnaista strategiaa $l_{\text{mut}} \in [-M, M + 1]$. Laskenta on lopetettu 1000:n mutaation jälkeen.

Kuva 4.7 näyttää miten auttamisstrategia l kehittyy kolmen eri auttamisinnon r kanssa.

Nyt lopputila ei ole niin helposti ennustettavissa kuin yhden populaation tapauksessa. Yhtäläisyyksiä toki löytyy: tälläkin kerralla lopputilassa on joko yksi selkeästi dominoiva arvo l (kuvat 4.7a) ja b)) tai sitten monet arvot ovat samanarvoisia (kuva 4.7c)). Vaan dominoivan auttamisstrategian l sijainti ei ole enää pienimmän hyvän tila, kuten kuvista 4.7a) ja b) voidaan nähdä. Varmemmaksi vakuudeksi voidaan vielä laskea suhde $|\text{hyvämaineiset}|/|\text{koko populaatio}|$ näille tapauksille: kuvassa a) suhde on 0,72 ja kuvassa b) 0,88. Itse asiassa vaikuttaisi, ettei lopputilaa voisi mitenkään järkevästi ennustaa.

Kun r saa arvon 0,23, ovat kaikki strategiat $l > 0$ samanarvoisia. Jos tätä verrataan luvun 3 kappaleen 3.3 tuloksiin, niin nähdään, että paljon suuremmalla arvolla r saadaan jo tasa-arvoisia strategioita. Kuvasta 3.8 nähtiin, että $r = 0,27$ tuottaa yhden populaation tapauksessa yhden piikin kohtaan $l = 0$, kun nyt arvo $r = 0,23$ antaa lopputilalle kaikkia strategioita $l > 0$.



Kuva 4.7: Auttamisen l evoluutio metapopulaatiossa. Kuvassa a) $r = 0, 90$; b) $r = 0, 70$; c) $r = 0, 23$. Muuttointensiteetti $d = 3$, muut parametrit ovat kappaleen alussa kerrotun suuruisia. Vasemmalla puolella on populaatio piirretty eri maineen arvojen mukaan ja oikealla puolella eri strategioiden edustajien mukaan. Vasemmanpuoleisiin kuviin on harmaalla viivalla piirretty lopputilassa olevan suurimman yksittäisen strategian l arvo.

5 Kirjallisuusvertailu

Tässä luvussa vertaillaan tutkielmassa tarkasteltua epäsuoran auttamisen mallia kirjallisuudesta löytyviin tuloksiin. Luvussa esitellään kirjallisuudesta saatavia tuloksia, joissa pääsääntöisesti käytetään johdantoluvussa 1 esiteltyjä NS-malleja. Vertailtavana on tutkielman periytyvän maineen mallista ainoastaan yhden populaation tapaus, eikä metapopulaation auttamista ole lainkaan otettu huomioon. Näin siitä syystä, ettei kirjallisuudessa juurikaan esiinny epäsuoraa auttamista metapopulaatiossa.

5.1 Kirjallisuus ja periytyvän maineen malli, binäärinen tapaus

Koska periytyvän maineen malli perustuu reaktioyhtälöihin eikä peliteoriaan, kuten suurin osa kirjallisuudesta esiintyvistä malleista, on vertailua varten sijoitettava malli peliteoreettiseen ympäristöön.

Peliteoreettisissa tarkasteluissa tehdään vaatimus $b > c$, missä b on avunsaajan hyöty ja c avunantajan haitta auttamisesta. Tämä vastaa tutkielman kappaleessa 2.2 saatua ehtoa $q + a > 1$, missä a vastaa auttamisesta saatua hyötyä ja q auttamisesta koituvaa haittaa.

Periytyvän maineen mallia voidaan verrata binäärisiin peliteoreettisiin malleihin, jos ajatellaan tutkielman mallissa käytetyn säännön olevan taulukon 1.2a) termein *hyväksyvä*. Nimittäin hyvämaineisen maine ei muutu, jos jättää auttamatta huonomaineista (maine $< k$).¹ Vastaavasti tarkasteltavia strategioita voidaan ajatella olevan taulukon 1.2b) termein *auttaminen*

¹Jos $k \approx -50$, on käytettävänä sääntöä *pisteytys*, vaan tutkielmassa ei olla paneuduttu tällaiseen tilanteeseen.

(kun $l = -50$ tai kun $r = 1$ ja populaatio on hyvämaineinen), *torjuminen* (kun $l = 51$ tai kun $r = 0$ tai kun populaatio huonomaineinen) ja *yhteistyö* (kun populaatio on hyvämaineinen ja $r < 1$, $l > -50$). Luvussa 3 näytettiin, että evoluutio vie populaation tilaan, jossa $r = \tilde{r} (\approx 0,50)$, jolloin apua tarvitsevaa autetaan vain todennäköisyydellä \tilde{r} . Tämä voidaan tulkita yhteistyöstrategiaksi tässä tapauksessa.

Ennen varsinaisen vertailun aloittamista muistutetaan vielä, että tutkielmassa käsitelty malli on luonteeltaan hyvin erilainen kuin peliteoreettiset vastineensa. Peliteoreettisissa malleissa yksi sukupolvi pelaa vuorollaan auttamisleikkejä keräten kelpoisuutta, kun taas periytyvän maineen mallissa syntyy jatkuvasti uusia yksilöitä ja sukupolvet sotkeentuvat keskenään, eikä kelpoisuuspisteillä ole merkitystä, ainoastaan yksilöiden maineella.

Koska tutkielman mallin voi ajatella käyttävän hyväksyntä sääntöä, on tähän kappaleeseen on kerätty lähinnä tutkimuksia, joissa on käytetty juurikin tuota auttamissääntöä.

5.1.1 Suzuki & Akiyama (2006)

Tässä artikkelissa ei muodostetakaan kahden yksilön välistä auttamistilannetta, vaan muodostetaan $n:n$ yksilön auttamisrinki (luvun 1 kuva 1.1), joka vaihtuu joka auttamiskierroksella. Tutkinnan alla on kolme strategiaa: torjujat (T), jotka eivät auta ikinä; auttajat (A), jotka auttavat aina sekä yhteistyön tekijät (Y), jotka auttavat vain, jos ringissä kaikkien maine on G . Merkitään Y-strategistien osuutta populaatiosta symbolilla p . Sääntönä käytetään hyväksyntää². Yksilön Y maine ei muutu, jos hän jättää auttamatta ringissä, jossa on edes yksi huonomaineinen.

Kun valitaan $n = 2$, ja päästään tilanteeseen, jossa auttamistapahtuman ovat kahden yksilön välisiä, ja voidaan verrata kyseistä mallia tutkielman malliin. Suzuki & Akiyama ovat ottaneet mukaan toteutusvirheen, jolloin tietyllä todennäköisyydellä Y ei kykenekään auttamaan, vaikka haluaisi.

Tarkastelussa, jossa suhde c/b on pieni, löydetään kilpailutilanteelle T-vastaan Y-populaatio, Y-populaation osuudelle p kolme tasapainotilaa. Näistä kolmesta kaksi on stabiileja: ainoastaan Y -populaatiota ($p^* = 1$) sekä ainoastaan T -populaatiota ($p_0^* = 0$). Näiden välissä on yksi epästabiili

²Sääntö vaikuttaa ainoastaan strategian Y toimintaan. Auttajat ja torjujat toimivat piittämättä yleisistä säännöistä.

tasapainotila $p_u \in (0, 1)$. Jos alkutilassa $p > p_u$, populaatiosta tulee Y - populaatio. Jos c/b on riittävän suuri, eli toisin sanoen auttamisesta saatu hyöty ei ole paljon siitä koituvaa haittaa suurempi, ainoa stabiili tila on $p_0^* = 0$.

Toisekseen artikkelissa tarkastellaan auttamisstrategian A kamppailua populaation herruudesta. Auttajat A kykenevät invaasioon Y -populaatiota vastaan, jos suhde c/b on riittävän pieni. Torjujat T taasen pystyvät aina invaasioon auttajia A vastaan. Loppupäätelmänä on siis, että suhteen c/b on oltava riittävän suuri, jottei A ja sitä myötä T kykene invaasioon. Toisaalta c/b on oltava riittävän pieni, jottei T kykene suoralta kädeltä invaasioon.

Kun tätä vertaa tutkielman periytyvän maineen malliin, nähdään joitakin samankaltaisuuksia. Ensinnäkin jos alkutilassa on liian vähän auttajia, populaatiosta tulee torjujapopulaatio. Tämä nähtiin luvussa 2 strategian (k, l) katsannossa, jossa tarkasteltiin suhdetta Θ_l/Θ_k . Samainen ilmiö nähtiin myös luvussa 3 esimerkiksi PIP-kuvassa 3.4, jossa kävi ilmi, että liian pienellä auttamishalukkuuden r arvolla auttaminen ei tule evoluution kuluissa nostamaan kannatustaan.

Erona löytyy auttajapopulaation invaasio. Nimittäin periytyvän maineen mallissa ei auttajapopulaatio missään tilanteessa kykene invaasioon yhteistyöpopulaatiota vastaan. Tämä nähdään luvun 3 alussa, jossa tarkastellaan ilman mainetta olevaa mallia, joka sopii tapaukseen, jossa populaatio on hyvämaineinen ja siis yhteistyötä tekevä. Siinä todistettiin, että jos $q \neq 1$, auttamishalukkuus r tulee pienemmäksi. Niinpä epätieskäs totaalinen auttaminen $r = 1$ ei voi koskaan tehdä invaasiota.

5.1.2 Panchanathan & Boyd (2003)

Artikkelissa käytetään NS-mallia, jossa tarkastellaan hyväksyvää sääntöä kolmella eri strategialla: auttajat (A), torjujat (T) sekä yhteistyö-strategia (Y). Tarkasteluissa on mukana toteutusvirhe.

Artikkelissa näytetään, että tässä kolmen strategian ongelmassa populaatiossa on kaksi evolutiivisesti stabiilia strategiaa: Populaatio koostuu ainoastaan torjujista tai ainoastaan yhteistyö -strategisteista. Epätieskällä auttajilla ei ole elinmahdollisuutta tässä tarkastelussa. Mallissa on vedenjakaja, joka kertoo paljonko populaatiossa tulisi olla Y -yksilöitä, jotta päästäi-

siin yhteistyötä tekevään Y-lopputilaan. Numeerisessa esimerkissä lasketaan, että riittää kun 2,37% populaatiosta on Y-yksilöitä, jottei tiputa torjujutilaan T.

Artikkelissa tarkastellaan myös tilannetta, jossa on otettu tunnettavuus mukaan. Tunnettavuus on todennäköisyyskerroin, joka kertoo millä todennäköisyydellä auttaja tietää autettavan maineen. Tällöin edellä nähty prosenttiosuus muuttuu ratkaisevasti. Koska Y-yksilöt pyrkivät auttamaan myös silloin kun eivät tiedä vastapuolen mainetta, torjujat alkavat pärjätä paremmin. Kun tunnettavuus on 0,40 saadaan numeerisessa esimerkissä samaiseksi vedenjakajasuhteeksi noin 80%.

Tämä vastaa periytyvän maineen mallia siten, että evoluution lopputila on joko yhteistyöpopulaatio tai torjujapopulaatio. Luvussa 3 kävi ilmi, että alkutilassa riittää pienoinenkin määrä yhteistyöntekijöitä. Kun $k = l$, saatiin (PIP-kuva 3.4), että lopputila on yhteistyöpopulaatio kunhan alkutilassa populaation jäsenet auttavat 10%:ssa eteentulevista auttamistilanteista.

Tutkielman malli ei sisältänyt tunnettavuutta, joten siitä ei pysty mitään sanomaan. Mutta voisi esittää hypoteesin, että siinä tapahtuisi samalla tavalla kuin Panchanathan & Boydin (2003) artikkelissa: avunanatajia vaadittaisiin enemmän.

5.1.3 Ohtsuki (2003)

Tässä artikkelissa populaatio oletetaan äärettömäksi ja jokainen sukupolvi pelaa satunnaisen määrän vangin ongelma -pelikierroksia, ja jokaisella kierroksella yksilö pelaa satunnaisesti valitun pelaajan kanssa. Pelien jälkeen lasketaan kokonaiskelpoisuudet joiden perusteella lisääntyminen tapahtuu.

Mallissa otetaan huomioon tunnettavuustodennäköisyys e . Pelaaja tietää vastapelaajan tekemän viime siirron todennäköisyydellä e . Lisäksi oletetaan, että pelaajan strategia riippuu ainoastaan vastapelaajan edellisestä pelistä. Jokaisella yksilöllä on strategia $\mathbf{p} = (p_0, p_1, p_2)$, missä p_0 on todennäköisyys, että pelaaja auttaa, jos ei tiedä vastapuolen viimeistä siirtoa, p_1 todennäköisyys, että pelaaja auttaa, jos vastapuoli auttoi viimeksi ja p_2 todennäköisyys, että pelaaja auttaa, jos vastapuoli torjui viimeksi.

Artikkelissa tarkastellaan adaptiivisen dynamiikan keinoin strategian \mathbf{p} kehittymistä. Lopputuloksena saatiin tulos, jonka mukaan löytyi kaksi eril-

listä osaa: α - ja β osat. Osassa α evoluutio vie jokaista strategian \mathbf{p} arvoa p_i ylöspäin. Vastaavasti osassa β jokainen p_i laskee. Osa α on selvästi osaa β pienempi. Lisäksi auttamisella \mathbf{p} on kolme stabiilia tilaa:

- (a) Taso, joka erottaa α ja β osat;
- (b) Strategia $\mathbf{p} = (p_0, p_1, p_2) = (0, p_1, 0)$, missä $p_1 > 0$ on rajoitettu pienemmäksi kuin tietty vakio;
- (c) Strategia $\mathbf{p} = (p_0, p_1, p_2) = (1, 1, p_2)$, missä $p_2 > 0$ on rajoitettu pienemmäksi kuin tietty vakio.

Huomionarvoista on, että strategia $\mathbf{p} = (p_0, 1, 0)$ ei ole mahdollinen. Toisin sanoen strategia, jossa yksilöä, joka on auttanut, aina autetaan, ja yksilöä, joka torjui, ei koskaan auteta, ei tämän mallin mukaan ole lainkaan kestävä strategia. Juuri tällä tavalla toimii paljon käytetty yhteistyöstrategia.

Tämä malli on sikäli lähellä periytyvän maineen mallia, että strategia on jatkuva ja voi saada mielivaltaisen arvon. Lopputulokset ovat sinänsä samanlaiset, että kummassakaan ei ole mahdollista lopputulos, jossa hyvämaineista autetaan aina ja huonomaineista ei ikinä. Tutkielman mallissa tämä tarkoittaisi tapausta $r = 1$, joka on osoitettu evolutiivisesti hylkiväksi.

5.2 Kirjallisuus ja periytyvän maineen malli, monimainetapaus

Katsotaan seuraavaksi, miten NS-monimainemalli (luvun 1 jakso 1.2.2) suhtautuu periytyvän maineen malliin.

Voisi kuvitella, että monimainetapaus olisi luonteeltaan enemmän tutkielman mallin tapainen. Tullaan kuitenkin näkemään, että itse asiassa periytyvän maineen malli eroaa huomattavan paljon NS-monimainemalleista. Ero syntyy siitä, että tutkielman mallissa poikanen perii paitsi vanhempiensa strategian, myös heidän maineensa. NS-mallissahan poikasten maine on aina 0.

Toinen eroavaisuus on se, että kirjallisuudessa tyypillisesti auttajan maine muuttuu aina hänen kohdatessaan autettavan. Tästä poiketen periytyvän

maineen mallissa on käytetty sääntöparametria k , jota pienempimaineisia kohdatessa maine ei muutu lainkaan. Niinpä valinta $k = -50$ vastaisi parhaiten kirjallisuudessa tutkittuja malleja.

Koska NS-monimainemallissa poikaset syntyvät aina maineen arvolle 0, ovat kaikki strategiat $l \leq 0$ luokiteltavissa auttajastrategioiksi, koska ne auttavat heti alusta alkaen. Vastaavasti strategiat $l > 0$ ovat torjujastrategioita.

5.2.1 Nowak & Sigmund (1998a)

Artikkelissa käytetään NS-monimainemallia ja saadaan tulos, jonka mukaan puhtaassa tapauksessa (ilman virheitä) auttajastrategiat $l \leq 0$ olisivat elinvoimaisimpia. Evoluutio vie tässä tapauksessa populaation tilaan, jossa lopussa on noin $2/3$ populaatiosta käyttämässä strategiaa $l \leq 0$ ja loput ovat torjujia strategioilla 4, 5 ja 6.

5.2.2 Suzuki & Akiyama (2005)

Artikkelissa muodostetaan kiinteitä n -kokoisia ryhmiä, jotka pelaavat vangin ongelma -peliä yhden kierroksen, jonka jälkeen ryhmä vaihdetaan, kunnes saatiin sukupolven pelit pelattua. Tämän jälkeen yksilöt lisääntyvät. Tässä mallissa lisääntyminen tapahtuu hieman perinteisestä NS-mallista eroavalla tavalla.

Päätutkimusaihe oli miten pelaajaryhmän koon n muuttaminen vaikuttaa lopputulokseen. Artikkelissa saadaan tulos, jonka mukaan evolutiivinen prosessi voi aiheuttaa tasan kolme erilaista lopputilaa:

- (i) Kokonaan auttava yhteiskunta ($l \leq 0$);
- (ii) Stabiili polymorfismi tasan kahden eri strategian kesken;
- (iii) Torjujapopulaatio ($l > 0$).

Suurin yllätys on vaihtoehto (ii), joka aiheuttaa populaatioon tasan kaksi eri strategiaa — ei enempää eikä vähempää — joista toinen käyttää auttajastrategiaa ($l \leq 0$) ja toinen torjujastrategiaa ($l > 0$). Näistä tiloista (i) esiintyy yleensä pienillä ryhmäkoon n arvoilla, (ii) keskisuurilla ja (iii) suurilla. Kun valitaan $n = 2$, niin tämän mallin mukaan päädytään auttajapopulaatioon.

Kun valinta $n = 2$ on suoritettu, Suzukin & Akiyaman mallin vastaa hyvin tarkasti NS-mallia; poikasten lisääntyminen on vain erilainen.

5.2.3 Mohtashemi & Mui (2003)

Artikkelissa käytetään monimaineista NS-mallia sillä erolla, että maineen leviäminen tapahtuu tuttavapiirin mukaan. Kun yksilöä autetaan, auttajan maine kasvaa ainoastaan autettavan tuttavapiirissä. Jos auttajan tuttavapiirissä ei tiedetä apua tarvitsevan mainetta, käyttäydytään kuin se olisi 0.

Tässä mallissa populaation koko vaikuttaa vahvasti lopputilassa seikkaleviin strategioihin. Kun tuttavapiirin koko on 4, pienellä populaation koolla (≤ 100), strategian arvot $l \leq 0$ ovat suosituimpia. Suurella populaation koolla (> 200), syntyy suuri piikki strategian arvolle $l = 0$ sekä pienemmät arvoille $l = 3, 4, 5$.

Jos kaikki elävät erakkona, eli tuttavapiirin koko on 1, eikä kukaan tunne toisiaan, niin auttaminen ei pääse valloilleen.

5.2.4 Cheng & Ouyang (2002)

Tässä mallissa katsellaan NS-mallia, jossa otetaan todennäköisyysparametri e kertomaan millä todennäköisyydellä auttaja tietää autettavan maineen. Kun valitaan $e = 1$, malli vastaa periytyvän maineen mallia. Tällöin lopputilan koostumus riippuu hyvin paljon ryhmäkoosta sekä auttamistilanteiden määrästä sukupolvea kohti.

Ryhmäkoon ollessa 100 ja auttamistilanteiden intensiteetin ollessa pieni, alle puolet populaatiosta noudattaa auttavaa strategiaa $l \leq 0$. Kun auttamisintensiteetti valitaan suureksi, niin kaikki käyttävät auttavaa strategiaa $l \leq 0$. Evoluution kuluessa tapahtuu pientä heilahtelua. Populaatio ajautuu hiljalleen kohti avuliaampaa strategiaa, kunnes se menee jo liian pieneksi, jolloin torjujat kykenevät invaasioon. Tämän jälkeen taasen neutraali strategia $l = 0$ kykenee invaasioon ja kierros alkaa alusta.

5.2.5 Vertailu

Kirjallisuudessa on yleisesti lopputilassa monia eri strategioita l laajalta alueelta. Luvussa 3 nähtiin, että tutkielman periytyvän maineen mallin tapauk-

nessa lopputilassa on useimmiten vain muutamia eri strategioita l ja nekin ovat keskittyneet yhden dominoivan strategian ympärille.

Kirjallisuudessa tarkasteluihin lisätään välillä virheparametri, jossa auttaja toimii toisin kuin strategian mukaan kuuluisi. Tutkielman mallissa tätä ei ole käsitelty virheenä, vaan tietoisena strategiana, auttamisinnostuksena r . Niinpä tutkielman tapaus $r \approx 1$ vastaa parhaiten NS-monimainemallia. Kuten luvussa 3 nähtiin, tapauksessa $r \approx 1$ lopputilassa on mukana kaikkia eri strategioita l , joka on lähempänä kirjallisuuden tuloksia. Tosin painotus on erilainen: periytyvän maineen mallissa kaikki strategiat l ovat tasavertaisia, kun taas kirjallisuudessa löydetään muutamia dominoivia strategioita.

Auttamisinnostusparametri r kertoo populaation auttamisherkkyydestä tutkielmassa tarkastellussa mallissa paremmin kuin strategia l . Tällaista jatkuvaa auttamisparametria ei kuitenkaan ole kirjallisuudessa esiintynyt, joten tuloksien vertailu ei ole kovin mielekästä.

Huomataan myös, että peliteoreettisissa tavoissa populaatiokoko ja auttamisintensiteetti vaikuttavat lopputilaan. Periytyvän maineen mallissa populaation koko ei vaikuta mitenkään auttamiseen ja luvussa 2 nähtiin, että auttamistilanteiden esiintymisintensiteetti vaikuttaa ainoastaan populaation kokoon.

6 Lopetelma

Tässä luvussa kerrataan tutkielmassa nähdyt asiat korostaen jokaisen luvun pääkohtia. Lisäksi esitellään tutkielman mallin kriittiset kohdat ja pohditaan, miten mallia voisi parantaa.

6.1 Yhteenveto

Ensimmäisessä luvussa esiteltiin lyhyesti suoran ja epäsuoran auttamisen historiaa. Nähtiin, että epäsuora auttaminen on verrattain uusi aluevaltaus muutenkin nuoren biomatematiikan koko ajan kasvavalla saralla. Huomattiin, että jotakuinkin kaikki tehty tutkimus perustuu peliteoreettiseen lähestymistapaan.

Toisessa luvussa esiteltiin tutkielmassa tarkasteltu malli, joka nimettiin periytyvän maineen malliksi. Valtavirrasta poiketen se ei ole peliteoreettinen vaan reaktioyhtälöihin perustuva monimaineinen malli. Heti alkuun löydettiin kaksi ehtoa parametreille. Ensinnäkin auttamisesta koituvan hyödyn a tulisi olla suurempi kuin auttamisesta koituvan haitan $1 - q$, jotta populaatio hyötyisi auttamisesta. Toisekseen logistisen mallin yhteydessä saatiin ehto, jolla populaatio pysyy äärellisenä: $\beta r(q + a - 1) < 2u/K$.

Loppuluku kummasteltiin eri parametrien vaikutusta mallin lopputilaan simuloimalla Mathematica-ohjelmistolla. Mallille annettiin kiinnitetyt parametriarvot, joista yhtä aina kerrallaan muunneltiin.

Huomattiin, että mallin rakennetta maineakselilla liikuttelivat auttamisinnostusta kuvaava parametri r sekä auttamisesta koituva hyöty a . Mitä suuremmaksi nämä arvot asetettiin, sitä herkemmin populaatiosta tuli hyvämaineinen. Nähtiin, että auttamisesta hengissäselvitymisparametri q vaikutti lähinnä populaation kokoon, ei niinkään sen rakenteeseen. Samoin auttamisin-

tensiteetin β nähtiin vaikuttavan ainoastaan populaation kokoon. Populaation käyttämä strategia (k, l) ajoi alkuparametreista ja alkutilasta riippuen populaation joko huono- tai hyvämaineiseksi. Nähtiin, että mitä enemmän maineen arvoja populaatiossa on tarjolla, sitä herkemmin lopputila on hyvämaineinen.

Kolmannessa luvussa kuulosteltiin auttamisinnostuksen r sekä strategian l muuntumista evoluutiossa. Kävi ilmi, että ilman mainetta olevassa tapauksessa r tulee aina tippumaan nolnaan.

Maineen ollessa mukana auttamisinnostuksen r evoluutio muuttui. Tarkastelussa oli kolme eri tilannetta, tapaukset $l = k$, $l < k$ ja $l > k$, joista jokaista katsottiin kahdella erilaisella mutaatiolla: sisäisellä ja ulkoisella. Huomattiin, että suurilla auttamisinnostuksen r lähtöarvoilla, auttamishalukkuus r lähti laskuun. Pienillä arvoilla variaatio oli suurempaa: Tapauksessa $l = k$ auttamishalukkuuden r suunta oli nouseva, tapauksessa $l < k$ laskeva, ja tapauksessa $l > k$ saatiin monimuotoisia populaatioita.

Jokaisessa tapauksessa evolutiivisesti attrahioiva singulaaristrategia \tilde{r} osui suunnilleen puoliväliin mahdollisia arvoja. Tosin sen ennustettiin suuntaavan kohti pienempiä arvoja, kun erotus $l - k$ pienenee ja kohti suurempia arvoja kun $l - k$ kasvaa.

Tarkastelluista kahdesta eri mutaatiolajityypistä kävi ilmi, että ulkoisella mutaatiolla oli hieman paremmat mahdollisuudet saattaa auttaminen läpi populaatioon, erityisesti tapauksessa $l > k$. Lopputuloksena jokaisessa kohdassa oli kuitenkin pienimmän hyvän tila.

Toisekseen luvussa 3 tarkasteltiin strategian l muuttumista. Nähtiin, että tavanomaisissa olosuhteissa ($r \in (0,05;0,98)$) strategia l liikkuu kohti pienimmän hyvän tilaa, mutta se ei kuitenkaan laskeudu pienemmäksi kuin k . Huomattiin, että lopputilassa strategialla l oli yksi selvästi erottuva arvo sekä muutama arvo kyseisen dominoivan strategian välittömässä läheisyydessä. Ääriolosuhteissa ($r \approx 1$, $r \approx 0$) huomattiin strategian l levittäytyvän huomattavasti laajemmalle alueelle.

Neljännessä luvussa heitettiin malli rakenteiseen metapopulaatioympäristöön. Saatiin tulos, että metapopulaatio pysyy hengissä, kun muuttoparametri m ei ollut liian iso eikä liian pieni, edellyttäen että yksittäisen laikun häviämisiä ei tapahdu liian usein. Metapopulaatiolle löydettiin kolme tasapainotilaa, jotka riippuivat enimmäkseen muuttointensiteetistä d .

Luvussa 4 katsottiin myös auttamisparametrien r ja l evoluutioita metapopulaatioympäristössä globaalien ja lokaalisen maineen tapauksissa. Globaalien maineen tapauksessa evoluution lopputila ei eronnut yhden populaation tilanteesta.

Lokaalisen maineen tapauksessa nähtiin, että pienimmän hyvän tila ei ollut enää evolutiivisesti attrahioiva tila. Auttamishalukkuuden r evoluutiosta huomattiin, että tapauksessa $k = l$ metapopulaatioympäristö oli auttajaysävällisempi kuin yksittäisen populaation tapauksessa. Tapauksissa $k < l$ ja $k > l$ populaatio kääntyi herkemmin torjujapopulaatioksi. Metapopulaation parametreista huomattiin muuttointensiteetin d vaikuttavan eniten auttamishalukkuuden r evoluutioon. Toiseksi eniten vaikutti lokaalisen populaation häviämisen intensiteetti e .

Strategian l evoluutiosta ei saatu juurikaan mitään tolkkua metapopulaatioympäristössä. Nähtiin, ettei se noudattanut mitään niin ennalta-arvattavaa kaavamaisuutta kuin yksipopulaatioisessa mallissa. Lisäksi nähtiin, ettei strategian l hajonta eri alkutiloilla ollut niin voimakasta kuin yhden populaation tapauksessa.

Viidennessä luvussa vertailtiin tutkielman mallia kirjallisuudesta löytyviin muuntaen reaktioyhtälöihin perustuva periytyvän maineen malli lähemmäs peliteoreettista veljeään. Binäärisen maineen mallin kanssa löydettiin paljon yhteistä, kun taas monimaineinen malli jäi yllättäen hieman vieraammaksi.

6.2 Mallin kritisointi

Tutkielman periytyvän maineen malli on hyvin yksinkertainen ja se kaipaisikin pientä hienosäätöä jotta siitä saataisiin salonkikelpoinen. Seuraavassa on esitelty mallin muutamia epäkohtia, joita parantamalla voisi saada aikaiseksi uljaamman mallin.

- Mallissa autetaan kaikkia tietyllä intensiteetillä. Realistisempaa olisi, jos otettaisiin erillinen reaktioyhtälö $x_m \xrightarrow{\gamma} x'_m$, jossa x'_m on apua kaipaava yksilö maineella m . Tällöin ainoastaan pilkullisia x'_m -yksilöitä autetaan luvun 2 kuvassa 2.1 nähdyn reaktioyhtälön mukaan. Apua tarvitsevat x'_m pääsisivät myös itsestään pois hädästä, hitaanlaisesti tosin, ja lisäksi heidän kuolleisuutensa olisi suurempaa.

- Mallissa kaikki tietävät toistensa maineen. Tämä ei ole kovin realistista, joten olisi syytä ottaa jonkinlainen tunnettavuusparametri kertomaan koska auttaja tuntee autettavan maineen ja kuinka tarkasti.
- Maine muuttuu aina ± 1 verran. Oikeassa elämässä hyvän maineen saaminen on kuitenkin hankalampaa kuin huonon. Niinpä voisi tarkastella tilannetta, jossa hyvä teko tuottaa maineen lisäyksen $+1$, kun taas huono tuottaa maineen tippumista k :n verran, missä $k \in \mathbb{N}$, $k \geq 2$.
- Tässä mallissa on tarkasteltu ainoastaan tapausta, jossa auttamisstrategia riippuu yksinomaan vastapuolen maineesta. Kuitenkin Leimar & Hammerstein (2001) näyttivät, että strategia, jossa auttaminen riippuu myös auttajan omasta maineesta, olisi evolutiivisesti stabiilimpi.
- Syntyvän populaation maine on sama kuin vanhempien maine. Realistisempaa olisi kuitenkin, että se olisi kompromissi vanhempien maineesta sekä neutraalista maineesta 0.

A Koodinurkka

Tässä luvussa näytetään käytetyt Mathematica-koodit. Ohjelmointi on suoritettu Mathematican versiolla 5.0. Kaikkien differentiaaliyhtälöiden ratkaisuun on käytetty differenssimenetelmää.

A.1 Luvussa 2 käytetyt koodit

Tässä kappaleessa esitellään koodit, joita on käytetty populaatiodynamiikan tarkasteluun luvussa 2.

Ensin koodi, joka on differentiaaliyhtälöryhmän (2.1) ratkaisu differenssimenetelmällä:

```
(*k Kokonaisluku välillä [-50, 51], maine tippuu jos ei auta yksilöä,  
jolla maine >= k*)  
(*l Kokonaisluku välillä [-50, 51], autetaan jos vastapuolen maine >= l*)  
  
(*Lk on lista ({0,0,...,0,1,1,1,1,...,1}),  
jossa ykkösiä ovat ne maineen arvot, joilla maine>=k*)  
(*L on lista ({0,0,...,0,1,1,1,1,...,1}),  

```

```

    apulista1=B*lista*Summa[lista*(Lk*L)];
    apulista2=B*lista*Summa[lista*L];
listaneliö=lista^2;

HyväMuutos1=0.5*r*q*Most[apulista1];(*Jätetty suurin maineenarvo pois.*)
HuonoMuutos1= 0.5*Rest[(apulista1*(1-r)
+If[l>k,(B*lista*Summa[lista*(Lk-L)]),0]]];
(*Jätetty pienin maineen arvo pois.*)

AuttamisKuolema=0.5*r*(1-q)*apulista2;
AuttamisLisäys=0.5*B*r*a*L*lista*Summa[lista];

HyväMuutos=Join[{0},HyväMuutos1];
HuonoMuutos=Join[HuonoMuutos1,{0}];

uusilista=-Join[HyväMuutos1,{0}]-Join[{0},HuonoMuutos1]+HyväMuutos+
    HuonoMuutos-AuttamisKuolema+AuttamisLisäys;
(*Syntyvyys=popkoko*u*(1-popkoko/K));*)
Lisääntyminen=lista*u*(1-popkoko/K);(*Syntyvyys*(lista/popkoko)*
Lisääntyminen+uusilista];

```

```
Populaatio[lista_,param_,askel_]:=lista+askel*Muutos[lista,param]
```

Varsinainen dynamiikan tutkinta on suoritettu seuraavalla silmukalla. Siinä lasketaan 2000:n iteraatioiden kierroksia. Jokaisen kierroksen jälkeen tarkistetaan, ollaanko jo tasapainotilassa (tarkistetaan, onko suurin yksittäisen listan alkion itseisarvon muutos $< 10^{-6}$). Tämän 2000:n iteraation yksittäisen kierroksen takia ajan virhe vaihtelee hyvin paljon riippuen käytetyn aika-askelen pituudesta. Lisäksi jokaisen kierroksen jälkeen katsotaan onko yksittäisen listan alkion itseisarvon muutos $> 10^5$, jolloin katsotaan, että tulos ei lähtenyt suppenemaan.

```

Tutkitaan[ par_, askel_, j_] :=
Module[{laskuri = 1, b, c, d, mkl = Max[{par[[-1]], par[[-2]]}], jos,
    Montere},
    If[par[[-3]] != Length[paikka], Break[]]; (*paikka -listan
        pituus vs. par:ssa ilmoitettu M*)
    L = Join[Table[0, {par[[-1]] + (par[[7]] - 1)/2}],
        Table[1, {(par[[7]] + 1)/2 - par[[-1]]}]];
    (*strategia 1: Ketä autetaan*)
    Lk = Join[Table[0, {par[[-2]]+ (par[[7]] - 1)/2}],
        Table[1, {(par[[7]] + 1)/2 - par[[-2]]}]];

```

```

(*Strategia k: milloin maine muuttuu*)

Montere = Nest[Populaatio[#, par, askel] &, paikka, 2000];

While[Max[Abs[Muutos[Montere, par]]] > 0.000001 &&
      Max[Abs[Muutos[Montere, par]]] < 100000,
      Montere = Nest[Populaatio[#, par, askel] &, Montere, 2000];
      laskuri += 1;
      If[Mod[laskuri, 10] == 0,
          Print["Mennyt ", laskuri*2000, " iteraatiota. Muutos on ",
                Max[Abs[Muutos[Montere, par]]]]];

b = ListPlot[Table[{i, Montere[[i + 1]]}, {i, 0, par[[-3]] - 1}],
             AxesOrigin -> {-1, 0}, PlotRange -> All, PlotJoined -> True,
             PlotStyle -> {RGBColor[0, 0, 0],
                           Text[{par[[j]]}, {(par[[7]] - 1)/2, -Max[Montere]/3}],
                           RGBColor[1 - Random[]^2, Random[]^3, Random[]]}];

c = Summa[Abs[Muutos[Montere, par]]];
d = Summa[Montere];
{b, c, d, par[[j]], laskuri*2000*askel}

```

Seuraava koodipätkällä on katsottu strategian (k, l) dynamiikkaa. Se toimii muuten samoin kuin edellinen, mutta se nolaa 50 iteraation jälkeen ne listan alkiot, joiden arvo on $< 10^{-4}$. Lisäksi se laskee enintään 30 kierrosta, ja yhdessä kierroksessa tehdään 50 iteraatiota.

```

Tutkitaan2[ par_, askel_ := Module[{laskuri = 1, b, c, d, jos, Montere},
  If[par[[-3]] != Length[paikka], Break[]];
  L = Join[Table[0, {par[[-1]] + (par[[7]] - 1)/2}],
           Table[1, {(par[[7]] + 1)/2 - par[[-1]]}]];
  (*strategia : Ketä autetaan (1)*)
  Lk = Join[Table[0, {par[[-2]] + (par[[7]] - 1)/2}],
            Table[1, {(par[[7]] + 1)/2 - par[[-2]]}]];
  (*Mistä maine muuttuu (k)*)

  Montere = Nest[Populaatio[#, par, askel] &, paikka, 50];
  Montere = ReplacePart[Montere, 0, Position[Montere, _?(# < 10^(-4) &)]];

  While[
    Max[Abs[Muutos[Montere, par]]] > 0.000001 &&

```

```

    Max[Abs[Muutos[Montere, par]]] < 100000 && laskuri < 30,
Montere = Nest[Populaatio[#, par, askel] &, Montere, 50];
laskuri += 1;
Montere = ReplacePart[Montere, 0, Position[Montere, _?(# < 10-(4) &)]];
If[Mod[laskuri, 90] == 0,
  Print["Mennyt ", laskuri*50, " iteraatiota. Muutos on ",
    Max[Abs[Muutos[Montere, par]]] ];
];

b = ListPlot[Table[{i, Montere[[i + 1]]}, {i, 0, par[[-3]] - 1}],
  Ticks -> {If[par[[7]] == 101,
    Transpose[{Range[0, 100, 10], Range[-50, 50, 10]}], Automatic],
    Automatic}, AxesOrigin -> {-1, 0}, PlotRange -> All,
  PlotJoined -> True,
  PlotStyle -> {RGBColor[0, 0, 0],
    Text[{par[[-2]], par[[-1]]}, {(par[[7]] - 1)/2, -Max[Montere]/3}],
    RGBColor[1 - Random[]^2, Random[]^3, Random[]]};

c = Summa[Abs[Muutos[Montere, par]]];
d = Summa[Montere];
{b, c, d, {par[[-2]], par[[-1]], laskuri*50*askel}}

```

A.2 Luvussa 3 käytetyt koodit

A.2.1 Auttamishalukkuuden r evoluutiokoodi

Seuraavilla koodilla on tarkasteltu tilannetta residenttipopulaatio vastaan mutanttipopulaatio. Residenttipopulaation tasapainotilaan pääsemiseksi on käytetty edellisessä kappaleessa esiteltyä koodia.

Ensin residenttipopulaation muutos.

```

AlkuperäisMuutos[alista_,
  mutlista_, {B_, r_, q_, a_, u_, K_, M_, k_, l_, rmut_}] :=
Module[{apulista1, apulista2, uusilista, HyväMuutos1, HuonoMuutos1,
  HyväMuutos, HuonoMuutos, Lisääntyminen, Syntyvyys, AuttamisKuolema,
  AuttamisLisäys},

  If[k == 1,
    apulista1 = apulista2 = alista*Summa[(alista + mutlista)*Lk],
    apulista1 = alista*Summa[(alista + mutlista)*(Lk*L)];
    apulista2 = alista*Summa[(alista + mutlista)*L];

```

```

HyväMuutos1 = 0.5*B*r*q*Most[apulista1];
HuonoMuutos1 = Rest[0.5*B*(1 - r)*apulista1 +
  If[l > k, (0.5*B*alista*
    Summa[(alista + mutlista)*(Lk - L]), 0]];

AuttamisKuolema = 0.5*B*r*(1 - q)*apulista2;
AuttamisLisäys = 0.5*B*a*L*
  alista*(r*Summa[alista] + rmut*Summa[mutlista]);

HyväMuutos = Insert[HyväMuutos1, 0, 1];
HuonoMuutos = Insert[HuonoMuutos1, 0, -1];
uusilista = -Insert[HyväMuutos1, 0, -1] - Insert[HuonoMuutos1, 0, 1] +
  HyväMuutos + HuonoMuutos - AuttamisKuolema + AuttamisLisäys;

Lisääntyminen = alista*u*(1 - Summa[alista + mutlista]/K);
Lisääntyminen + uusilista];

```

Sitten mutanttipopulaation muutos.

```

MutanttiMuutos[alista_,
  mutlista_, {B_, r_, q_, a_, u_, K_, M_, k_, l_, rmut_}] :=
Module[{apulista1, apulista2, uusilista, HyväMuutos1, HuonoMuutos1,
  HyväMuutos, HuonoMuutos, Lisääntyminen, Syntyvyys, AuttamisKuolema,
  AuttamisLisäys},

  If[k == 1,
    apulista1 = apulista2 = mutlista*Summa[(alista + mutlista)*Lk],
    apulista1 = mutlista*Summa[(alista + mutlista)*(Lk*L)];
    apulista2 = mutlista*Summa[(alista + mutlista)*L]];

  HyväMuutos1 = 0.5*B*rmut*q*Most[apulista1];
  HuonoMuutos1 = Rest[0.5*B*(1 - rmut)*apulista1 +
    If[l > k, (0.5*B*mutlista*
      Summa[(alista + mutlista)*(Lk - L]), 0]];

  AuttamisKuolema = 0.5*B*(1 - q)*rmut*apulista2;
  AuttamisLisäys = 0.5*B*a*
    mutlista*L*(rmut*Summa[mutlista] + r*Summa[alista]);

  HyväMuutos = Insert[HyväMuutos1, 0, 1];
  HuonoMuutos = Insert[HuonoMuutos1, 0, -1];

```

```
uusilista = -Insert[HyväMuutos1, 0, -1] - Insert[HuonoMuutos1, 0, 1] +
  HyväMuutos + HuonoMuutos - AuttamisKuolema + AuttamisLisäys;
```

```
Lisääntyminen = mutlista*u*(1 - Summa[alista + mutlista]/K);
  (*Lisääntyminen = (mutlista/Apply[Plus, mutlista])*Syntyvyys;*)
Lisääntyminen + uusilista];
```

Seuraava koodinpätkä kertoo millaisiksi residentti- ja mutanttipopulaatio muuttuvat yhden askeleen jälkeen.

```
MutanttiPopulaatio[alista_,mutlista_,param_,askel_] :=
  mutlista+askel*MutanttiMuutos[alista,mutlista,param];
```

```
Alkupopulaatio[alista_,mutlista_,param_,askel_] :=
  alista+askel*AlkuperäisMuutos[alista,mutlista,param];
```

```
Popula[{{alista_,mutlista_},param_,
  askel_] := {Alkupopulaatio[alista,mutlista,param,askel],
  MutanttiPopulaatio[alista,mutlista,param,askel]}
```

Join[Table[0,PosMax[lista]-1],Table[määrä,1],Table[0,M-PosMax[lista]]]; Seuraavaksi koodi, jolla varsinainen tarkastelu on suoritettu. Jokaisessa kierroksessa on 1000 iteraatiota ja jokaisen kierroksen jälkeen poistetaan sekä mutanttittettä residenttipopulaatioista populaatiomäärät, jotka ovat $< 10^{-4}$. Moduuli palauttaa listan, jossa on kaksi listaa: ensimmäinen on residenttipopulaatio ja toinen on mutanttipopulaatio.

```
MutanttiTarkistus[lista1_, lista2_, parmut_, kierrokset_] :=
  Module[{laskuri = 1, googo},
    googo = Nest[Popula[#, parmut, 0.01] &, {lista1, lista2}, 1000];
    While[laskuri < kierrokset,
      googo = ReplacePart[googo, 0, Position[googo, _?(# < 0.0001 &)]];
      googo = Nest[Popula[#, parmut, 0.01] &, googo, 1000];
      laskuri += 1;
      If[Mod[laskuri, 10] == 0,
        Print["Mennyt ", laskuri, " kierrosta. Vielä ", kierrokset - laskuri,
          " jäljellä. Muutos on ",
          Summa[{Max[Abs[MutanttiMuutos[googo[[1]], googo[[2]], parmut]]],
            Max[Abs[AlkuperäisMuutos[googo[[1]], googo[[2]],
              parmut]]}]]];
```

```

googo = ReplacePart[googo, 0, Position[googo, _?(# < 0.0001 &)]];
googo]

```

A.2.2 Auttamisstrategian l evoluutiokoodi

Seuraava Muutos2 -moduuli on samanlainen kuin kappaleessa A.1 esitelty Muutos -moduuli tapauksessa, jossa populaatiossa $M + 1$ kappaletta erilaisia strategioita l . Erikoistapauksessa, jossa populaatiossa käytetään vain yhtä strategiaa l , Muutos2 on sama kuin Muutos. Populaatio2 -funktio antaa differenssimentelmällä populaation tilan yhden aikayksikön askel jälkeen.

```

Summa[lista_] := Apply[Plus, lista];

```

```

Muutos2[lista_, {B_, r_, q_, a_, u_, K_, M_, k_, l_}] :=
Module[{Syntyvyys, uusilista, HyväMuutos1, HuonoMuutos1, apulista1, apulista2,
  listaneliö, tyhjä = Table[0, {M}], HyväMuutos, HuonoMuutos, Lisääntyminen,
  popkoko = Summa[lista], llApuSumma, mmApuSumma, AuttamisKuolema,
  AuttamisLisäys, nollia, täysiL, apuL, plustaulu,
  miinustaulu},

  nollia = Position[lista, _?(Length[#] \[Equal] M &&
    Summa[#] \[Equal] 0 &)];
  (*Otetaan listasta pois ne, jotka ovat tyhjiä*)
  täysilista = Delete[lista, nollia];
  täysiL = Delete[L, nollia];

  apulista1 = B*täysilista*Map[Summa[#] &,
    Map[Summa[täysilista]*# &, Map[#*Lk &, täysiL]]];
  (*keitä autetaan ja maine muuttuu*)
  apulista2 = B*täysilista*Map[Summa[#] &,
    Map[Summa[täysilista]*# &, täysiL]]; (*keitä autetaan*)
  apuL = Map[Lk-# &, täysiL]; (*Lk-L*)

  HyväMuutos1 = 0.5*r*q*Map[Most[#] &, apulista1];
  (*Jätetty suurin maineenarvo pois*)
  HuonoMuutos1 = Map[Rest[#] &, 0.5*(1-r)*apulista1+0.5*B*täysilista*
    Map[Summa[#] &, Map[Summa[täysilista]*# &,
      ReplacePart[apuL, 0, Position[apuL, _?(#<0&)]]]]];

  AuttamisKuolema = 0.5*r*(1-q)*apulista2;
  AuttamisLisäys = 0.5*B*r*a*Summa[Transpose[

```

```

Map[Transpose[##*Transpose[täysilL]&,täysilista]]*
Summa[Transpose[täysilista]]];
plustaulu = Table[{i,1},{i,1,Length[täysilista]}];
miinustaulu = Table[{i,-1},{i,1,Length[täysilista]}];
HyväMuutos = Insert[HyväMuutos1,0,plustaulu];(*Nopeampi kuin Join*)
HuonoMuutos = Insert[HuonoMuutos1,0,miinustaulu];

uusilista = -Insert[HyväMuutos1,0,miinustaulu]-
Insert[HuonoMuutos1,0,plustaulu]+HyväMuutos+HuonoMuutos-
AuttamisKuolema+AuttamisLisäys;

Lisääntyminen = täysilista*u*(1-Summa[Summa[täysilista]]/K);
uusilista = uusilista+Lisääntyminen;
Do[uusilista=Insert[uusilista,tyhjä,nollia[[i]]],{i,1,Length[nollia]}];
uusilista];

```

```
Populaatio2[lista_,param_,askel_] := lista+askel*Muutos2[lista,param]
```

Seuraava *Mutanttilista* -moduuli tuottaa populaatioon satunnaiseen kohtaan mutantin, joka käyttää strategiaa $l_{\text{mut}} = l_{\text{res}} \pm 1$. Moduuli *Mutanttilista2* on muuten samanlainen, mutta mutantin strategia l_{mut} on satunnainen välillä $[-M, M + 1]$. Moduuli *alkulista* antaa alkutilan, jossa annetun strategian l kohdassa on populaatiota kuvan 2.5a) mukaisesti.

```

Mutanttilista[lista_] :=
Module[{i = 0, u = 0, s, s1, r = Random[], mutantti,
einollia = Select[lista, (Summa[#] != 0 &)], popkoko, t, lättymä,
uusilista},

popkoko = Summa[Summa[einollia]];
lättymä = Flatten[einollia]/popkoko;
While[u < r,
i = i + 1;
u = u + lättymä[[i]]];

s = lättymä[[i]]*popkoko;
s1 = 0.2;
mutantti = Position[lista, _?(# == s &)] [[1]];
uusilista = lista;

```

```

Which[mutantti[[1]] == Length[lista], t = -1, mutantti[[1]] == 1, t = 1,
  True, t = (-1)^(Random[Integer])];
uusilista[[mutantti[[1]] + t, mutantti[[2]]]] += s1;
uusilista]

```

```

Mutanttilista2[lista_] :=
Module[{i = 0, u = 0, s, s1, r = Random[],
  r2 = Random[Integer, {1, Length[lista]}], mutantti,
  einollia = Select[lista, (Summa[#] != 0 &)], popkoko, t, lättymäärä,
  uusilista},
popkoko = Summa[Summa[einollia]];
lättymäärä = Flatten[einollia]/popkoko;
While[u < r,
  i = i + 1;
  u = u + lättymäärä[[i]]];

s = lättymäärä[[i]]*popkoko;
s1 = 0.2;
mutantti = Position[lista, _?(# == s &)] [[1]];
uusilista = lista;
uusilista[[r2, mutantti[[2]]]] += s1;
uusilista]

```

```

alkulista[l_, M_] := Module[{paikka =
  Join[Table[0, {(M - 1)/2 - 10}], Table[0.2, {21}],
  Table[0, {(M - 1)/2 - 10}], täysnolla = Table[0, {M}]},
Join[Table[täysnolla, {1 + (M - 1)/2}], {paikka},
Table[täysnolla, {M + 1 - 1 - (M + 1)/2}]]]

```

Seraava moduuli hoitaa varsinaisen laskun. Mutantti ilmestyy aina MutIilm aikayksikön jälkeen.

```

Dynamiikka[lista_, par_, kierrosta_, MutIilm_] :=
Module[{Woodsto, i = 0, evoluutio, muutos, mainemäärä, popkoko, e,
  laskuri = 1},
L = Table[PadLeft[Table[1, {par[[-3]] - i}], par[[-3]]], {i, 0,
  par[[-3]]} (*strategia 1 : Ketä autetaan*);

```

```

Lk = Join[Table[0, {par[[-2]] + (par[[-3]] - 1)/2}],
  Table[1, {(par[[-3]] + 1)/2 - par[[-2]]}]];
If[Length[lista] == 1, Woodsto = alkulista[par[[-1]], par[[-3]]],
  Woodsto = lista];
If[par[[-3]] != Length[Woodsto] - 1, Break[]];
(*Tarkistetaan, että M vastaa listan pituutta*)

Woodsto = Nest[Populaatio2[#, par, 0.01] &, Woodsto, MutIilm];
Woodsto = ReplacePart[Woodsto, 0, Position[Woodsto, _?(# < 0.0001 &)]];
(*Jos on vähemmän yksilöitä kuin 10-4, approksimoidaan ne nolliksi*)
evoluutio = {Summa[Transpose[Woodsto]]};

While[laskuri < kierrosta,
  Woodsto = Mutanttilista[Woodsto];
  Woodsto = Nest[Populaatio2[#, par, 0.01] &, Woodsto, MutIilm];
  Woodsto = ReplacePart[Woodsto, 0, Position[Woodsto, _?(# < 0.0001 &)]];
  laskuri += 1;
  If[Mod[laskuri, 30] == 0,
    evoluutio = Append[evoluutio, Summa[Transpose[Woodsto]]];
    Print["Mennyt ", laskuri, " kierrosta. Jäljellä on ",
      kierrosta - laskuri, ". Muutos on ",
      Max[Abs[Muutos2[Woodsto, par]]]]];

muutos = Summa[Summa[Abs[Muutos2[Woodsto, par]]]];
mainemäärä = Summa[Woodsto];(*Paljonko kunkin maineen edstajia on*)
popkoko = Summa[Summa[Woodsto]];
e = ListPlot[Table[{i, mainemäärä[[i + 1]]}, {i, 0, par[[-3]] - 1}],
  Ticks -> {If[par[[-3]] == 101,
    Transpose[{Range[0, 100, 10], Range[-50, 50, 10]}], Automatic],
    Automatic}, AxesOrigin -> {0, 0},
  PlotRange -> {Automatic, {0, Max[mainemäärä] + 0.5}},
  PlotJoined -> True,
  PlotStyle -> {RGBColor[1 - Random[]^2, Random[]^3, Random[]]};

{Woodsto, Summa[Transpose[Woodsto]],
  Append[evoluutio, Summa[Transpose[Woodsto]]], muutos, mainemäärä,
  popkoko, e, laskuri*MutIilm]}

```

A.3 Luvussa 4 käytetyt koodit

A.3.1 Auttamishalukkuuden r evoluutiokoodi

Luvun 4 evoluutiotarkasteluun on käytetty differenssimenetelmää diskretoimalla rakenteellista metapopulaatiomallia kuvaava yhtälö (4.1) ja laittamalla se samanlaiseen mutanttitarkasteluun kuin luvun 3 tapauksessa. Käytetty koodi on muuten samanlainen kuin jaksossa A.2.1, mutta moduulit `MutanttiPopulaatio`, `AlkupPopulaatio` ja `Popula` on korvattu seuraavilla moduuleilla. Kerroin G on γ , A on α ja m on d

```
MutanttiPopulaatio2[alista_,mutlista_,plista_,param_,askel_] :=
  mutlista+askel*(MutanttiMuutos[alista,mutlista,param]-
    m*mutlista+A*m*
    ReplacePart[Table[0,{param[[-4]]}],1,
      Max[param[[-2]],param[[-3]]+(param[[-4]]+1)/2]*
      Summa[mutlista]*plista);

AlkupPopulaatio2[alista_,mutlista_,plista_,param_,askel_] :=
  alista+askel*(AlkuperäisMuutos[alista,mutlista,param]-
    m*alista+A*m*
    ReplacePart[Table[0,{param[[-4]]}],1,
      Max[param[[-2]],param[[-3]]+(param[[-4]]+1)/2]*Summa[alista]*
      plista);

Popula2[{alista_,mutlista_,plista_,param_,askel_] :=
  {AlkupPopulaatio2[alista,mutlista,plista,param,askel],
    MutanttiPopulaatio2[alista,mutlista,plista,param,
      askel],(G*A*m*(Summa[alista]+Summa[mutlista])*
      plista*(1-plista)-e*plista)*askel+plista}
```

A.3.2 Auttamisstrategian l evoluutiokoodi

Auttamisen l evoluutiossa on käytetty muuten samanlaista koodia kuin jaksossa A.2.2, mutta moduuli `Populaatio2` on korvattu seuraavalla moduulilla. Moduuli `ppop` kertoo vapaiden laikkujen p muutoksesta.

```
muuttava[M_] :=
  ReplacePart[Table[Table[0, {M}], {M + 1}], 1,
```

```

Table[{i, (M + 1)/2}, {i, 1, M + 1}]

ppop[lista_, p_] := \[Gamma]^\[Alpha]*m*Summa[Summa[lista]]*p*(1 - p) - e*p

Populaatio2b[{lista_, metap_}, param_, askel_] :=
{lista + askel*(Muutos2[lista, param] -
      m*lista + A*m*Summa[Transpose[lista]]*
      muuttava[param[[-3]]]*metap), metap + askel*ppop[lista, metap]}

```

B Taulukot

Tässä luvussa esitetään kaikki taulukot, joita tutkielmassa on käytetty hyväksi. Kaikkissa kohdissa $M = 50$, jos ei muuta mainita.

B.1 Taulukoita lukuun 2

B.1.1 Suhteen Θ_l/Θ_k tutkimista

Kuvassa 2.15 on piirretty suhde Θ_l/Θ_k erilaisten maksimaalisten strategioiden tapauksissa. Parametrit ovat $\beta = 3, 5$; $r = 0, 85$; $q = 0, 95$; $a = 0, 10$; $u = 11$; $K = 30$. Kohdassa a) on käytetty arvoa $M = 50$ ja kohdassa b) $M = 100$:

$M = 101$		$M = 201$	
(k, l)	Θ_l/Θ_k	(k, l)	Θ_l/Θ_k
(-50, 30)	0, 208	(-100, 73)	0, 139
(-48, 31)	0, 202	(-94, 75)	0, 133
(-45, 32)	0, 198	(-69, 78)	0, 135
(-39, 33)	0, 200	(-52, 80)	0, 137
(-34, 34)	0, 200	(-44, 81)	0, 138
(-28, 35)	0, 203	(-36, 82)	0, 139
(-23, 36)	0, 203	(-20, 84)	0, 140
(-17, 37)	0, 206	(-5, 86)	0, 142
(-12, 38)	0, 206	(10, 88)	0, 143
(-7, 39)	0, 207	(25, 90)	0, 145
(-2, 40)	0, 208	(39, 92)	0, 145
(4, 41)	0, 213	(53, 94)	0, 146
(9, 42)	0, 214	(67, 96)	0, 147
(14, 43)	0, 216		
(18, 44)	0, 212		
(23, 45)	0, 214		
(28, 46)	0, 217		

Kuvassa 2.16 on tutkittu parametrien vaikutusta suhteeseen Θ_l/Θ_k , kun strategia on maksimaalinen. Jokaisen maksimaalisen strategian kohdalla on valittu $l = 35$ kiinteäksi. Käytetyt parametrit ovat $\beta = 3, 5$; $r = 0, 85$; $q = 0, 95$; $a = 0, 10$; $u = 11$; $K = 30$. Ainoastaan yhtä parametriä on muutettu kerrallaan, muut ovat sinä aikana edellä kerrotun suuruisia. Saadut tulokset esitellään seuraavassa taulukossa.

a	(k, l)	Θ_l/Θ_k	r	(k, l)	Θ_l/Θ_k	q	(k, l)	Θ_l/Θ_k
0, 14	(-48, 35)	0, 162	1, 00	(-48, 35)	0, 162	1, 00	(-30, 35)	0, 198
0, 125	(-41, 35)	0, 174	0, 95	(-42, 35)	0, 172	0, 95	(-28, 35)	0, 203
0, 12	(-38, 35)	0, 180	0, 90	(-35, 35)	0, 186	0, 90	(-26, 35)	0, 208
0, 11	(-33, 35)	0, 190	0, 85	(-28, 35)	0, 203	0, 85	(-24, 35)	0, 213
0, 10	(-28, 35)	0, 203	0, 80	(-21, 35)	0, 222	0, 80	(-22, 35)	0, 219
0, 09	(-23, 35)	0, 216	0, 75	(-14, 35)	0, 246	0, 75	(-20, 35)	0, 225
0, 075	(-16, 35)	0, 239	0, 725	(-10, 35)	0, 262	0, 70	(-18, 35)	0, 232
0, 07	(-13, 35)	0, 250	0, 70	(-6, 35)	0, 281	0, 65	(-16, 35)	0, 239
0, 06	(-8, 35)	0, 271	0, 675	(-2, 35)	0, 302	0, 60	(-13, 35)	0, 250
0, 05	(-3, 35)	0, 296	0, 65	(2, 35)	0, 327	0, 55	(-11, 35)	0, 258
0, 04	(2, 35)	0, 327	0, 625	(7, 35)	0, 364	0, 50	(-8, 35)	0, 271
0, 03	(7, 35)	0, 364	0, 60	(12, 35)	0, 410			
0, 025	(10, 35)	0, 390						
0, 015	(15, 35)	0, 444						

B.2 Taulukoita lukuun 3

B.2.1 Auttamisinnon r adaptiivinen dynamiikka

Auttamisinnon r tutkimisessa on valittu parametrit $\beta = 3, 5$; $q = 0, 95$; $a = 1/10$; $u = 11$; $K = 30$. Parametrien r ja l tutkimiseen käytetyt Mathematica -koodit löytyvät liitteestä A.

Tapaus $k = l$

Kuvassa 3.4 on esitetty auttamishalukkuuden r PIP-kuva populaatiossa, jossa on käytetty strategiaa $(k, l) = (0, 0)$.

Kuvan 3.4a) tapauksessa on syntyvällä mutantilla residenttipopulaation jakauma, tarkemmin mutanttipopulaatio on $0, 006 \times$ residenttipopulaatio. Seuraavassa taulukossa luetellaan millä arvoilla mutantti suorittaa invaasio ja millä ei.

r_{res}	r_{mut} , jotka tekevät invaasion	r_{mut} , jotka eivät kykene invaasioon
1	0,40; 0,85	0,39
0,90	0,41	0,40
0,80	0,42	0,41
0,70	0,44	0,43
0,60	0,46	0,45
0,55	0,48	0,47
0,52	0,50	0,49
0,50	0,51	0,49; 0,52
0,45	0,62	0,43; 0,63
0,40	0,9	0,95
0,35	0,36; 1	0,34
0,27	0,28	0,26
0,25	0,26; 1	0,24
0,20	0,21	0,18
0,15	0,17	0,16
0,1	0,12	0,11
0,07	0,10	0,09
0,05	0,08	0,07
0	kaikki tasaveroisia	

Kuvassa 3.4b) on mutantti syntynyt maineseen $m = \max(k, l) = 0$. Seuraavassa taulukossa esitellään milloin tällöin tapahtuu invaasio.

r_{res}	r_{mut} , jotka tekevät invaasion	r_{mut} , jotka eivät kykene invaasioon
1	0,40; 0,85	0,39
0,85	0,42	0,41
0,70	0,45; 0,65	0,44
0,60	0,47	0,46
0,52	0,50	0,49; 0,54
0,50	0,51	0,49; 0,52; 0,60
0,45	0,47; 0,62	0,44; 0,63
0,40	0,41; 0,9	0,39; 0,95
0,30	0,31; 1	0,03; 0,29
0,27	0,29; 0,50	0,26; 0,28
0,26	0,28	0,25; 0,27
0,25	0,27	0,24; 0,26; 0,62
0,20	0,22	0,19; 0,21
0,15	0,17	0,14; 0,16
0,05	0,06; 0,07	0,04
0,01	0,20	0

Tapaus $l < k$

Kuvassa 3.5 on katsottu tapausta, missä $(k, l) = (0, -20)$.

Kuvan 3.5a) tapauksessa on syntyvällä mutantilla residenttipopulaation jakauma, tarkemmin mutanttipopulaatio on $0,006 \times$ residenttipopulaatio. Seuraavassa taulukossa esitellään millä parametrin arvoilla mutantti suorittaa invaasion, ja millä ei.

r_{res}	r_{mut} , jotka tekevät invaasion	r_{mut} , jotka eivät kykene invaasioon
1	0,24; 0,85	0,23
0,90	0,29	0,28
0,80	0,35	0,34
0,70	0,40	0,39
0,60	0,45	0,44
0,52	0,49; 0,51	0,48; 0,53
0,51	0,49 0,50	0,48; 0,52
0,50	–	0,49; 0,51
0,49	0,495	0,48; 0,50
0,48	0,0,49	0,47; 0,50
0,47	0,48	0,46; 0,49
0,45	–	0,447; 0,452; 0,47
0,42	0,41 0	0,43
0,40	0,39; 0	0,41
0,30	0,29; 0	0,32
0,20	0,19	0,22; 0,9
0,10	0,09	0,11
0,01	0	0,02
0	–	kaikki

Kuvassa 3.5b) mutantti on syntynyt maineseen $m = \max(k, l) = 0$. Seuraavassa taulukossa esitellään millä parametrin arvoilla mutantti suorittaa invaasion, ja millä ei.

r_{res}	r_{mut} , jotka tekevät invaasion	r_{mut} , jotka eivät kykene invaasioon
1	0,39	0,38
0,90	0,41	0,40
0,80	0,42	0,41
0,70	0,44	0,43
0,60	0,46	0,45
0,52	0,49; 0,51	0,48; 0,53
0,50	–	0,495; 0,505
0,49	0,495	0,48; 0,50
0,48	0,49	0,47; 0,50
0,47	–	0,46; 0,475; 0,48
0,45	–	0,444; 0,46; 0,47
0,42	0,41; 0,01	0,44
0,40	0,39; 0,01	0,41
0,30	0,29	0,32
0,20	0,19	0,21; 1
0,10	0,09	0,11
0,01	0	0,02
0	–	kaikki

Tapaus $l > k$

Kuvassa 3.6 on katsottu tapaista, missä $(k, l) = (0, 25)$.

Kuvan 3.5a) tapauksessa syntyvällä mutantilla on residenttipopulaation jakauma, tarkemmin mutanttipopulaatio on $0,006 \times$ residenttipopulaatio. Seuraavassa taulukossa kerrotaan millä parametrin arvoilla mutantti suorittaa invaasion, ja millä ei.

r_{res}	r_{mut} , jotka tekevät invaasion	r_{mut} , jotka eivät kykene invaasioon	kaksimuotoinen populaatio
1	0,52(-); 0,53(+)	0,39	0,40; 0,48; 0,49 ^e ; 0,515 ^e
0,90	0,53(+)	0,41; 0,51	0,42; 0,50 ^e ; 0,52 ^e
0,80	0,53(-)	0,42; 0,51	0,43; 0,50 ^e ; 0,52 ^e
0,70	0,53(+)	0,44; 0,52(+)	0,45; 0,51 ^e
0,65	0,53(+)	0,45; 0,52(+)	0,46; 0,51 ^e
0,60	0,53(+)	0,47; 0,52(-)	0,48; 0,51
0,55	0,53(+)	0,49	0,50; 0,51; 0,52
0,525	0,53	0,52; 0,57	0,54; 0,56
0,50		neutraali	
0,40		neutraali	

^e Kaksimuotoinen populaatio, jolla ei ole staattista stabiilia tilaa.

(+) Jäljelle jäävä populaatio on hyvämaineinen.

(-) Jäljelle jäävä populaatio on huonomaineinen.

Kuvassa 3.5b) mutantti on syntynyt maineseen $m = \max(k, l) = 25$.

Seuraavassa esitellään siitä oma taulukko.

r_{res}	r_{mut} , jotka tekevät invaasion	r_{mut} , jotka eivät kykene invaasioon	kaksimuotoinen populaatio
1	0,52(-); 0,53(+)	0,40	0,41 0,50 ^e ; 0,51 ^e
0,90	0,52*(-); 0,53(+)	0,41; 0,51(+)	0,42; 0,50 ^e ; 0,52 ^e
0,80	0,53(+)	0,42; 0,51	0,43; 0,50 ^e ; 0,52 ^e
0,70	0,53	0,44; 0,52(+)	0,45; 0,51 ^e
0,60	0,53	0,47; 0,52(-)	0,48; 0,51 ^e
0,55	0,53	0,49	0,50; 0,52
0,525	0,53	0,52; 0,57	0,54; 0,56
0,52	0,50(-); 0,53(-); 0,59; 0,62(-); 0,63(+)		0,15; 0,49; 0,57; 0,58
0,50	0,51(-); 0,62(-); 0,63(+)		0,49; 0
0,45	0,52(-); 0,6(-); 0,65(+)		0,1; 0,46; 0,5
0,40	0,53(-); 0,6(-); 0,65(+)		0,41; 0,52
0,30	0,56(-); 0,62(-); 0,63(+)		0,2; 0,4; 0,54
0,20	0,59(-); 0,62(-); 0,63(+)		0; 0,4; 0,58
0,10	0,61(-); 0,63(-); 0,64(+)		0; 0,2; 0,60
0,02	0,66(+)		0; 0,5; 0,655

* Tarkkaan ottaen kyseessä on kaksimuotoinen populaatio, jossa mutanttipopulaation koko on 29,98 ja residenttipopulaation 0,02.

^e Kaksimuotoinen populaatio, jolla ei ole staattista stabiilia tilaa.

(+) Jäljelle jäävä populaatio on hyvämaineinen.

(-) Jäljelle jäävä populaatio on huonomaineinen.

B.3 Taulukoita lukuun 4

B.3.1 Auttamisen r evoluutio tapauksessa $d = 2$

Tämän kappaleen taulukot liittyvät luvun 4.3 kuvan 4.5 kolmeen PIP-kuvaan. Näissä tarkasteluissa parametrit on valittu seuraavasti: $\beta = 3, 5$; $q = 0, 95$; $a = 1/10$; $u = 11$; $K = 30$; $\gamma = 1/50$; $\alpha = 0, 6$; $e = 0, 10$. Lisäksi muuttoparametri $d = 2$. Yksilö saa maineeseen $\max\{k, l\}$ muuttaessaan uuteen laikuun. Jokaisessa kohdassa mutanttipopulaatiolla on alkutilassa residenttipopulaation jakauma, tarkemmin mutanttipopulaatio on $0, 008 \times$ residenttipopulaatio.

Tapaus $l = k$

Kuvassa 4.5a) on piirretty auttamishalukkuuden r PIP-kuva tapauksessa $k = l = 0$. Seuraavassa esitellään laskennan tulokset.

r_{res}	r_{mut} , jotka tekevät invaasion	r_{mut} , jotka eivät kykene invaasioon	kaksimuotoinen populaatio
1	0, 47	0, 43	0, 46 0, 44
0, 90	0, 49	0, 46	0, 47; 0, 48
0, 80	0, 51	0, 49	0, 50
0, 70	0, 55	0, 53	0, 54
0, 65	0, 58	0, 56	0, 57
0, 60	0, 61	0, 62	–
0, 55	0, 65	0, 69	0, 68
0, 50	0, 75	0, 49; 0, 84	0, 8; 0, 83
0, 45	0, 90	0, 43	0, 95; 0, 98
0, 30	0, 90	0, 28	–
0, 20	0, 90; 0, 01	0, 18; 0, 03	–
0, 15	0, 30; 0, 09	0, 13	–
0, 10	0, 09; 0, 30	0, 2; 0, 29	–
0, 07	0, 05; 0, 45	0, 08; 0, 4	–
0, 02	0	0, 50; 1	–

Tapaus $l < k$

Kuvassa 4.5b) on piirretty auttamishalukkuuden r PIP-kuva tapauksessa $k = 0$, $l = -20$. Seuraavassa esitellään tämän tapauksen tulokset.

r_{res}	r_{mut} , jotka tekevät invaasion	r_{mut} , jotka eivät kykene invaasioon
1	0, 1; 0, 4; 0, 8	–
0, 60	0, 1; 0, 5	0, 65
0, 30	0, 10; 0, 2	0, 5
0, 05	0, 02	0, 1 0, 5

Tapaus $l > k$

Kuvassa 4.5b) on piirretty auttamishalukkuuden r PIP-kuva tapauksessa $k = 0$, $l = 25$. Seuraavassa esitellään tämän tapauksen tulokset.

r_{res}	r_{mut} , jotka tekevät invaasion	r_{mut} , jotka eivät kykene invaasioon	kaksimuotoinen populaatio
1	0, 61	0, 43	0, 45; 0, 60
0, 90	0, 61	0, 46	0, 48; 0, 60
0, 80	0, 63	0, 49	0, 50; 0, 62
0, 70	0, 64	0, 56	0, 57; 0, 63
0, 65	–	0, 63; 0, 66	0, 64
0, 64	0, 65	0, 63; 0, 68	0, 67
0, 63	0, 6	0, 66	–
0, 60	0, 3; 0, 58	0, 62; 0, 95	–
0, 50	0; 0, 48	0, 55; 1	–
0, 40	0, 35	0, 65; 0, 9	–
0, 20	0, 15	0, 3; 0, 9	–
0, 10	0, 05	0, 2; 0, 8	–

B.3.2 Metapopulaation parametrien vaikutus auttamiseen r

Jakson 4.6 kuvassa 4.6 on piirretty neljä eri tapausta auttamisen r evoluutiosta tapauksessa $k = l = 0$. Kuvassa 4.6a) on valittu $d = 9$ pitäen muut parametrit tämän kappaleen alussa kerrotun suuruisina. Seuraavassa taulukossa kerrotaan millä parametrin arvoilla mutantti suorittaa invaasion, ja millä ei.

r_{res}	r_{mut} , jotka tekevät invaasion	r_{mut} , jotka eivät kykene invaasioon
1	0,56	0,55
0,90	0,60	0,59
0,80	0,65	0,64
0,70	0,71	0,69; 0,72
0,65	0,77	0,64; 0,78
0,60	0,83	0,84
0,55	0,9	0,91
0,50	0,97	0,98
0,40	0,42; 1	0,01; 0,37
0,30	0,04; 0,98	0,05; 1
0,27	0,13; 0,92	0,14; 0,93
0,25	0,19; 0,87	0,20; 0,88
0,23	0,22; 0,80	0,227; 0,81
0,20	0,17	0,24
0,15	0,13	0,2; 98
0,10	0,07	0,13
0,05	0,03	0,07
0	—	0,03; 0,6; 0,98

Kuvassa 4.6b) on valittu $\alpha = 0,95$ pitäen muut parametrit tämän kapaleen alussa kerrotun suuruksina. Seuraavassa taulukoitu kerrotaan millä parametrin arvoilla mutantti suorittaa invaasion, ja millä ei.

r_{res}	r_{mut} , jotka tekevät invaasion	r_{mut} , jotka eivät kykene invaasioon	kaksimuotoinen populaatio
1	0,49	0,46	0,47; 0,48
0,90	0,51	0,49	0,50
0,80	0,54	0,52	0,53
0,70	0,59	0,57	0,58
0,65	0,62	0,61; 0,66	—
0,60	0,66	0,58; 0,68	0,67
0,50	0,87	0,92	0,88; 0,91
0,40	1	0,35	—
0,30	0,99	0,01	—
0,20	1; 0,05	0,06	—
0,15	14; 0,20	0,16; 0,19	—
0,10	0,38	0,37	—
0,05	0,02	0,2; 0,8; 1	—

Kuvassa 4.6c) on valittu $\gamma = 0,40$ pitäen muut parametrit tämän kapaleen alussa kerrotun suuruksina. Seuraavassa taulukossa kerrotaan millä parametrien arvoilla mutantti suorittaa invaasion, ja millä ei.

r_{res}	r_{mut} , jotka tekevät invaasion	r_{mut} , jotka eivät kykene invaasioon	kaksimuotoinen populaatio
1	0,47	0,44	0,45; 0,46
0,90	0,49	0,46	0,47; 0,48
0,80	0,52	0,49	0,50; 0,51
0,70	0,56	0,54	0,55
0,65	0,59	0,57	0,58
0,60	0,62	0,63; 1	–
0,50	0,8	0,86	0,81; 0,85
0,40	1	0,35	–
0,30	1	0,01	–
0,20	1; 0,02	0,03	–
0,15	0,13; 0,17	0,14	–
0,10	0,09; 0,32	0,31	–
0,05	0,02	0,2; 0,8; 1	–

Kuvassa 4.6d) on valittu $e = 0,50$ pitäen muut parametrit tämän kapaleen alussa kerrotun suuruksina. Seuraavassa taulukossa kerrotaan millä parametrien arvoilla mutantti suorittaa invaasion, ja millä ei.

r_{res}	r_{mut} , jotka tekevät invaasion	r_{mut} , jotka eivät kykene invaasioon
1	0,42	0,41
0,90	0,43	0,42
0,80	0,45	0,44
0,70	0,47	0,46
0,60	0,51	0,50
0,55	0,545	0,54; 0,56
0,50	0,61	0,45; 0,62
0,40	0,45; 1	0,35
0,30	0,35; 1	0,01; 0,25
0,20	0,23; 1	0,01
0,15	0,03; 0,18; 1	0,04
0,10	0,08; 0,18; 1	0,16
0,05	0; 0,35	0,34
0,01	0	0,38; 0,9; 1

Kirjallisuutta

Alexander R.D.: *Darwinism and human affairs*, Seattle, WA: University of Washington Press. (1979)

Axelrod R.: *The evolution of cooperation*, Basic Books, New York, USA. (1984)

Boyd R., Loberbaum J.: *No pure strategy is evolutionary stable in the repeated Prisoner's Dilemma game*, Nature 327, 58-59. (1987)

Boyd R., Richerson P.J.: *The evolution of indirect reciprocity*, Social Networks 11, 213-236. (1989)

Cheng X., Oyang Q.: *Numerical and analytical study of evolution of indirect reciprocity*, Physica A 313, 683-694. (2002)

Diekmann O.: *A beginners guide to adaptive dynamics*, Banach Center Publications, volume 63. (2004)

Geritz S., Parvinen K.: *Mathematical modelling*, Opintomoniste, Turun sekä Helsingin yliopisto. (2005)

Gyllenberg M., Hanski I., *Single-species metapopulation dynamics: a structured model*, Theor. Pop. Biol. 42, 35-61. (1992)

Gyllenberg M., Hanski I., Hastings A.: *Structured metapopulation models*, Metapopulation Biology (ed. I. A. Hanski, M. E. Gilpin), pp. 93-122. Academic Press, San Diego. (1997)

Hamilton W.D.: *The genetical evolution of social behavior*, J. Theor. Biol. 7, 1-16. (1964)

- Hanski I., Zhang D.: *Migration, metapopulation dynamics and fugitive co-existence*, J. Theor. Biol. 163, 491-504. (1993)
- Leimar O.: *Reciprocity and communication of partner quality*, Proc. R. Soc. Lond. B., 264 1209-1215. (1997)
- Leimar O., Hammerstein P.: *Evolution of cooperation through indirect reciprocity*, Proc. R. Soc. Lond. B 268, 745-753 (2001)
- Levins R.: *Some demographics and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control*, Bull. Entomol. Soc. Amer. 15, 237-240. (1969)
- Levins R.: *Extinction*, Lect. Notes Math. 2, 75-107. (1970)
- Mohtashemi M., Mui L.: *Evolution of indirect reciprocity by social information: the role of trust and reputation in evolution of altruism*, J. Theor. Biol. 223, 523-531. (2003)
- Nowak M., Sigmund K.: *The alternating Prisoner's Dilemma*, J. Theor. Biol. 168, 219-226. (1994)
- Nowak M., Sigmund K.: *The dynamics of indirect reciprocity*, J. Theor. Biol. 194, 561-574. (1998a)
- Nowak M., Sigmund K.: *Evolution of indirect reciprocity by image scoring*, Nature 393, 573-577. (1998b)
- Ohtsuki H.: *Reactive strategies in indirect reciprocity*, J. Theor. Biol. 227, 299-314. (2004)
- Ohtsuki H., Iwasa Y.: *How should we define goodness? reputation dynamics in indirect reciprocity*, J. Theor. Biol. 231, 107-120 (2004)
- Ohtsuki H., Iwasa Y.: *The leading eight: Social norms that can maintain cooperation by indirect reciprocity*, J. Theor. Biol. 239, 435-444 (2006)
- Panchanathan K., Boyd R.: *A tale of two defectors the importance of standing for evolution of indirect reciprocity*, J. Theor. Biol. 231, 115-126. (2003)

Suzuki S., Akiyama E.: *Reputation and the evolution of cooperation in sizable groups*, Proc. R. Soc. Lond. B 272, 1373-1377. (2005)

Suzuki S., Akiyama E.: *Evolution of indirect reciprocity in groups of various sizes and comparison with direct reciprocity*, J. Theor. Biol. 245, 539-552. (2007)

Takahashi N., Mashima R.: *The emergence of indirect reciprocity: is the standing strategy the answer?*, COE Working Paper 29, Hokkaido University, Hokkaido Japan. (2003)

Takahashi N., Mashima R.: *The importance of subjectivity in perceptual errors on the emergence of indirect reciprocity*, J. Theor. Biol. 243, 418-436. (2006)

Trivers R.: *The evolution of reciprocal altruism*, Q. Rev. Biol. 46, 35-57. (1971)