



MUUTTOLIIKE DISKREETTIAIKAISESSA METAPOPULAATIOMALLISSA

Laura Perasto

Pro gradu -tutkielma  
Huhtikuu 2022

MATEMATIIKAN JA TILASTOTIETEEN LAITOS

Turun yliopiston laatuajärjestelmän mukaisesti tämän julkaisun alkuperäisyys on tarkastettu Turnitin OriginalityCheck-järjestelmällä

TURUN YLIOPISTO  
Matematiikan ja tilastotieteen laitos

LAURA PERASTO: Muuttoliike diskreettiaikaisessa metapopulaatiomallissa  
Pro gradu -tutkielma, 33 s., 10 liites.  
Sovellettu matematiikka  
Huhtikuu 2022

---

Tämän tutkielman päätavoitteena on esitellä yksi mallityyppi, jonka avulla voidaan tutkia metapopulaatioiden ominaisuuksia. Metapopulaatiomallissa eliön elinympäristö on jakautunut elinkelvosiin alueisiin eli laikkuihin. Laikkujen ulkopuolella oleva ympäristö on elinkelvotonta eliölle. Laikkujen välillä voi olla muuttoliikettä. Tutkielmassa tutkitaan erityisesti mallia, jossa on kaksi laikkua. Mallityypiksi on valittu diskreettiaikainen malli.

Tutkielmassa määritellään ensin diskreettiaikainen metapopulaatiomalli. Sen jälkeen tutkitaan mallin käyttäytymistä sekä kiintopisteessä että jaksollisilla radoilla. Luvussa neljä käsitellään muuttoliikettä kiintopisteessä sekä 2-jaksollisella radalla. Luvussa neljä saadaan tulos, jonka mukaan muuttoliikke ei ole aina kannattavaa. Tutkielmassa lasketaan analyttisiä tuloksia sekä tehdään numeerisia tarkasteluja Mathematica- ja R-ohjelmiston avulla.

Asiasanat: metapopulaatio, diskreettiaikainen metapopulaatiomalli, mallin dynamiikka, muuttoliike.



# Sisälllys

<b>1</b>	<b>Johdanto</b>	<b>1</b>
<b>2</b>	<b>Diskreettiaikainen metapopulaatiomalli</b>	<b>3</b>
<b>3</b>	<b>Mallin dynamiikka</b>	<b>5</b>
3.1	Kiintopistedyndamiikka . . . . .	5
3.1.1	Rickerin kasvumalli . . . . .	6
3.1.2	Bevertonin ja Holtin kasvumalli . . . . .	11
3.2	Jaksollisten ratojen dynamiikka . . . . .	15
<b>4</b>	<b>Muuttoliike</b>	<b>18</b>
4.1	Muuttoliike kiintopisteessä . . . . .	19
4.2	Muuttoliike 2-jaksollisen radan tapauksessa . . . . .	23
4.3	Muuttoliikkeen tutkiminen numeerisesti . . . . .	28
<b>5</b>	<b>Yhteenveto</b>	<b>33</b>
	<b>Lähteet</b>	<b>34</b>
	<b>Liitteet</b>	<b>35</b>
<b>A</b>	<b>Kiintopistedyndamiikka-kappaleessa käytetyt komennot</b>	<b>35</b>
<b>B</b>	<b>Jaksollisten ratojen dynamiikka-kappaleessa käytetyt komennot</b>	<b>36</b>
<b>C</b>	<b>Ominaisarvon laskeminen jaksollisella radalla</b>	<b>38</b>
<b>D</b>	<b>Muuttoliike-kappaleessa käytetyt komennot</b>	<b>41</b>



# 1 Johdanto

Dynaamisessa peliteoriassa tutkitaan adaptiivisia dynaamisia systeemejä, joiden avulla pyritään mallintamaan esimerkiksi eliöiden kasvua sekä tutkimaan, miten eliöiden strategiat muuttuvat luonnonvalinnan seurauksena evolutiivisessa ajassa. Adaptiivisen dynamiikan teorioita voidaan soveltaa myös muihin aloihin kuin biologiaan, esimerkiksi sosiaalitieteisiin ja taloustieteeseen. [1]

Eliöt lisääntyvät suvullisesti tai suvuttomasti. Suvullinen lisääntyminen tarkoittaa lisääntymistä sukusolujen avulla. Suvullisessa lisääntymisessä jälkeläisten perimä on yhdistelmä vanhempien perimää. Suvuton lisääntyminen tarkoittaa taas lisääntymistä ilman sukusoluja. Suvuton lisääntyminen tuottaa jälkeläisiä, jotka ovat perimältään kopioita vanhemmistaan. Jälkeläisten perimässä voi tapahtua virheitä, joita kutsutaan mutaatioiksi eli poikkeamiksi vanhemman geeniperimästä. Tämä mahdollistaa eliöiden kehittymisen erilaisiksi. Myös ympäristö voi muokata eliöitä. Osa mutaatioista on hyödyllisiä eliön selviytymisen kannalta ja osaa mutaatioista luonnonvalinta suosii. Mutaatiot voivat myös olla haitallisia ja johtaa eliön sukupuuttoon. [2] Tässä tutkielmassa tutkitaan diskreettiaikaista metapopulaatiomallia, jossa on äärellinen määrä laikkuja. Metapopulaatiomallien avulla voidaan tutkia eliöiden kasvua, kun eliöiden kasvuympäristö on jakautunut laikkuihin. Laikku on elinkelpoinen asuinympäristö. Ne voivat olla eri kokoisia ja kaikki laikut yhdessä muodostavat laikkusysteemin. Tässä työssä laikkujen määrä on rajattu kahteen. Laikkusysteemissä on laikkujen välillä erilaisia yksilöiden muuttoliikereittejä. Muuttoliikettä tapahtuu laikkujen välillä, kun yksilöt joko muuttavat tietystä laikusta pois tai muuttavat laikkuun sisään. Muuttoliike on riskialtista ja siihen voi menetyä. Mallissa määritellään myös todennäköisyys sille, että ylipäätään muuttoliikettä tapahtuu laikkujen välillä. [1]

Paikallinen populaatio muodostuu laikussa elävien yksilöiden joukosta. Metapopulaatio taas muodostuu paikallisten populaatioiden populaatioista. Populaatioita voi olla erilaisia. Residenttipopulaatio on populaatio, jossa kaikki yksilöt noudattavat samaa strategiaa. Residenttiyhteisöksi kutsutaan sellaisia residenttipopulaatioita, jotka noudattavat eri strategioita. Residenttipopulaation oletetaan olevan attraktorilla eli esimerkiksi positiivisella kiintopisteellä tai jaksollisella radalla. Tässä tutkielmassa tarkastellaan attraktoreina positiivista kiintopistettä sekä 2-jaksollisia ratoja. Jos mutantteja syntyy, ne voivat tehdä invaasion paikalliseen populaatioon. Invaasio tarkoittaa tilannetta, jossa pieni mutanttipopulaatio kasvaakin suureksi. [1]

Tässä tutkielmassa oletetaan muutamia adaptiivisen dynamiikan perusoletuksia, jotka Geritz ym., 1998 ovat esitelleet ja jotka esitellään myös Dynaamisen peliteoria-kurssin luentomonisteessa. [1]

1. Yksilöt lisääntyvät suvuttomasti
2. Strategia on yksilön ilmiäsu eli fenotyyppi
3. Mutaatiot ovat harvinaisia, satunnaisia sekä pieniä
4. Mutaatio voi tapahtua residenttipopulaation ollessa attraktorilla

Tutkielman tarkoituksena on esitellä yksi metapopulaatiomalli ja erityisesti tutkia, miten muuttoliike vaikuttaa malliin. Muuttoliikettä on tutkittu luvussa 4. Työssä on piirretty kuvaa Mathematican internetversion Wolfram Cloud (versio 1.61.2.3) avulla sekä simuloiteja on suoritettu Wolfram Player (versio 12.3.1.0) avulla. Myös RStudiolla (versio 1.4.1717) on kirjoitettu koodia. Työn päälähteenä on käytetty Kalle Parvisen kirjoittamaa *Dynaamisen peliteoria* -kurssin luentomonistetta [1] sekä Kalle Parvisen artikkelia *Evolution of Migration in a Metapopulation*[3], joka on julkaistu vuonna 1999.



## 2 Diskreettiaikainen metapopulaatiomalli

Matemaattisia ongelmia, jotka koskevat esimerkiksi epidemiologiaa, voidaan tutkia metapopulaatiomallien avulla. Metapopulaatiomallissa ympäristö on jakautunut laikkuihin, jotka ovat tarkasteltavan eliön kannalta elinkelpoisia asuinalueita. Yksinkertaisimmillaan voidaan tutkia tilannetta, jossa laikku on ihminen ja tutkittava eliö on virus, joka voi tarttua ihmiseen. Voidaan esimerkiksi tutkia, miten nopeasti virus voi tarttua ihmisestä ihmiseen tai ihmisryhmien välillä.

Vincenzo Capasson ja Daniela Moralen artikkelissa *Mathematical models for HIV transmission among injecting drug users (2005)* [4], tutkitaan HIV-infektion leviämistä suonensisäisten huumeiden käyttäjien keskuudessa. Artikkelissa on esitetty monia lähestymistapoja ongelman mallintamiseen. Yksi tapa on jakaa koko populaatio osapopulaatioihin, jotta voidaan mallintaa sosiaalisia tekijöitä kuten maantieteellistä sijaintia, ikää ja ruiskujen jakamisen tasoa. Koko populaatiota voidaan pitää siis metapopulaationa.

Tässä tutkielmassa tutkitaan teoreettisesti diskreettiaikaista metapopulaatiomallia ja sen ominaisuuksia. Oletetaan, että diskreettiaikaisessa mallissa on äärellinen määrä laikkuja. Laikkujen määrä yleisessä tapauksessa olisi  $n$ , mutta tässä tutkielmassa tarkastellaan tilannetta, jossa laikkuja on vain kaksi kappaletta. Koska laikkuja on äärellinen määrä, katastrofien vaikutusta ei tutkita ollenkaan. Tämä johtuu siitä, että äärellisessä ajassa katastrofeista johtuva sukupuutto sattuisi todennäköisyydellä yksi. Oletetaan siis ettei katastrofeja tapahdu. Tämän luvun päälähteenä on käytetty lähdeä [1].

Yleinen  $n:n$  laikun malli, jossa kuvataan residentin kasvua, voidaan kirjoittaa muodossa

$$x'_{j,k} = (1 - m_{j,k})f_k(x_k)x_k + \theta \sum_{i=1}^n p_{ki}m_{j,i}f_i(x_i)x_{j,i}. \quad (1)$$

Yhtälön (1) vasemmalla puolella oleva termi  $x'_{j,k}$  tarkoittaa, että lasketaan residenttipopulaation, jonka strategia on  $s_j$ , populaatiokokoa laikussa  $k$  seuraavalla ajan hetkellä. Residentin populaatiokokoa seuraavalla ajanhetkellä koostuu niistä yksilöistä, jotka eivät muuttaneet pois laikusta ja lisääntyivät siellä sekä niistä uusista yksilöistä, jotka maahanmuuttivat laikkuun  $k$ .

Yhtälön (1) oikealla puolella oleva termi  $(1 - m_{j,k})$  kertoo sen osuuden populaatiosta, joka ei muuttanut pois laikusta  $k$  ja noudattaa strategiaa  $s_j$ . Tämä osuus kerrotaan lisääntymisellä ennen muuttoa, eli termillä  $f_k(x_k)x_k$ , johon vaikuttaa populaation koko viime ajan hetkellä sekä valittu kasvumalli. Kasvumalleja on erilaisia muun muassa Rickerin malli sekä Bevertonin ja Holtin malli.

Summalauseke yhtälössä (1) kertoo sen osuuden yksilöistä, jotka muuttavat laikkuun  $k$ . Summalauseke summaa kaikkien laikkujen yli eli myös laikun  $k$  yli. Summan sisällä oleva luku  $p_{ki}$  tarkoittaa sitä todennäköisyyttä, että laikusta  $i$  pois muuttanut yksilö muuttaa laikkuun  $k$ . Myös luku  $m_{j,i}$  on todennäköisyys. Se kertoo sen, kuinka moni strategiaa  $s_j$  noudattava yksilö muuttaa pois laikusta  $i$ . Nämä todennäköisyydet kerrotaan vielä sillä populaation koolla, joka on laikussa  $i$  lisääntymisen

jälkeen ennen muuttoa. Koko summalauseke kerrotaan todennäköisyydellä  $\theta$ , joka kertoo sen osuuden muuttajista, jotka selviävät hengissä muutosta.

Luvut  $p_{ki}$ ,  $m_{j,i}$  ja  $\theta$  kuuluvat välille  $[0, 1]$ , koska ne ovat todennäköisyyksiä. Kuitenkin, jos  $\theta$  saa arvon nolla, se tarkoittaisi sitä, että kaikki muuttajat kuolevat aina muuton aikana. Tämä tilanne ei ole mielenkiintoinen tutkittavaksi, joten oletetaan, että  $\theta > 0$ . Kun  $n=2$ , malli voidaan kirjoittaa seuraavaan muotoon yhtälön (1) perusteella

$$\begin{cases} x'_{j,1} = (1 - m_{j,1})f_1(x_1)x_{j,1} + \theta(p_{11}m_{j,1}f_1(x_1)x_{j,1} + p_{21}m_{j,2}f_2(x_2)x_{j,2}) \\ x'_{j,2} = (1 - m_{j,2})f_2(x_2)x_{j,2} + \theta(p_{21}m_{j,1}f_1(x_1)x_{j,1} + p_{22}m_{j,2}f_2(x_2)x_{j,2}) \end{cases} \quad (2)$$

$$\Rightarrow \begin{cases} x'_{j,1} = (1 - m_{j,1} + \theta p_{11}m_{j,1})f_1(x_1)x_{j,1} + \theta p_{21}m_{j,2}f_2(x_2)x_{j,2} \\ x'_{j,2} = (1 - m_{j,2} + \theta p_{22}m_{j,2})f_2(x_2)x_{j,2} + \theta p_{21}m_{j,1}f_1(x_1)x_{j,1}. \end{cases} \quad (3)$$

Malliin voidaan tehdä erilaisia oletuksia, jotka yksinkertaistavat yhtälöitä. Yksi oletus on, että muuttoliikeintensiteetti,  $m_{j,k}$ , ei riipu laikusta, jossa asutaan eli termistä häviää alaindeksi  $k$ . Tällöin muuttoliikeintensiteetti riippuu ainoastaan strategiasta  $s_j$ . Toinen oletus, joka voidaan tehdä muuttoliikkeeseen liittyen on se, että kaikkiin laikkuihin voidaan muuttaa yhtä todennäköisesti. Kun nämä kaksi oletusta tehdään, yhtälö (3) saadaan muotoon

$$\begin{cases} x'_{j,1} = (1 - m_j + \theta \frac{m_j}{2}) f_1(x_1)x_{j,1} + \theta \frac{m_j}{2} f_2(x_2)x_{j,2} \\ x'_{j,2} = (1 - m_j + \theta \frac{m_j}{2}) f_2(x_2)x_{j,2} + \theta \frac{m_j}{2} f_1(x_1)x_{j,1}. \end{cases} \quad (4)$$

Termi  $p_{ki}$  on siis korvattu oletuksella, että kaikkiin laikkuihin voidaan muuttaa yhtä todennäköisesti, myös siis siihen laikkuun, josta on lähdetty. Kahden laikun mallissa saadaan tulokseksi  $p_{ki} = \frac{1}{n} = \frac{1}{2}$ .

Mallia voidaan edelleen yksinkertaistaa olettamalla, että populaatioissa on ainoastaan yksi strategia läsnä. Yhtälöstä (4) poistuvat alaindeksit, jotka kertovat strategian, koska  $s_j = 1$ . Saadaan siis malliksi

$$\begin{cases} x'_1 = (1 - m + \theta \frac{m}{2}) f_1(x_1)x_1 + \theta \frac{m}{2} f_2(x_2)x_2 \\ x'_2 = (1 - m + \theta \frac{m}{2}) f_2(x_2)x_2 + \theta \frac{m}{2} f_1(x_1)x_1. \end{cases} \quad (5)$$

Metapopulaatiomallissa tulee valita myös kasvumalli, jonka mukaan paikallinen populaatio kasvaa. Yksi hyvin tunnettu kasvumalli on eksponentiaalisen kasvun malli, joka olettaa, että muutosnopeus yksilöä kohti on vakio. Malli on muotoa  $f(x) = rx$ . Parametri  $r$  on sisäinen kasvunopeus. Jos  $r > 1$ , niin populaatio kasvaa eksponentiaalisesti. Jos taas  $r < 1$ , niin populaatio vähenee eksponentiaalisesti. Tämä kasvumalli ei kuitenkaan ole realistinen useissa tilanteissa, koska ympäristön kantokyky ei yleensä pysty kantamaan loputtomasti kasvavaa populaatiota. Logistinen malli ottaa paremmin huomioon ympäristön kantokyvyn. Kun populaation koko kasvaa riittävästi, sen kasvu alkaa hidastua. Kasvumalli on muotoa  $f(x) = rx(1 - \frac{x}{K})$ . Ei kuitenkaan ole mielekäästä tutkia tilannetta, jossa  $x > K$ , koska silloin  $f(x) < 0$ . [5]

Tässä tutkielmassa analysoidaan tarkemmin mallin ominaisuuksia Rickerin mallin sekä Bevertonin ja Holtin mallin avulla. Rickerin malli on muotoa

$$f_i(x_i) = r_i e^{-\gamma_i x_i}, \quad (6)$$

jossa parametri  $r$ , kuvaa jälkeläisten lukumäärää. Bevertonin ja Holtin malli on puolestaan muotoa

$$f_i(x_i) = \frac{\alpha}{1 + \beta x_i}, \quad (7)$$

jossa parametri  $\alpha$  kuvaa jälkeläisten lukumäärää. [5]

### 3 Mallin dynamiikka

Mallin dynamiikan avulla voidaan tutkia, miten malli käyttäytyy ajan kuluessa eri parametrien arvoilla. On mielenkiintoista tutkia, päätyykö mallin dynamiikkaa attraktorille eli positiiviselle kiintopisteelle tai jaksollisille radoille. Tämä luku perustuu lähteeseen [1].

**Määritelmä 3.1.** ([1]) Kuvauksen  $x' = g(x)$  kiintopisteet ovat pisteitä, joille toteutuu ehto  $g(x) = x$ . Kiintopisteitä merkitään notaatiolla  $x^*$ .

Kiintopiste voi olla stabiili tai epästabiili. Kiintopisteen stabiilisuutta voidaan tutkia derivaatan avulla

$$|f'(x)|_{x=x^*} \begin{cases} < 1 & \text{kiintopiste on stabiili} \\ > 1 & \text{kiintopiste on epästabiili.} \end{cases} \quad (8)$$

**Määritelmä 3.2.** ([1]) Kiintopiste  $x^*$  voi kuulua myös  $k$ -jaksolliselle radalle. Jotta  $x^*$  kuuluu  $k$ -jaksolliselle radalle, täytyy olla  $g^k(x^*) = x^*$ . Kuvauksella  $g^k$  tarkoitetaan iteroitua kuvausta, joka voidaan esittää  $g^k(x) = g^{k-1}(g(x)) = g(g(\dots g(x)))$ , missä  $g^1(x) = g(x)$  ja  $g^0(x) = x$ .

Nyt  $k$ -jaksollisen radan stabiilisuus pystytään selvittämään vastaavasti kuin kiintopisteen tapauksessa, koska  $k$ -jaksollisen radan pisteet ovat iteroidun kuvauksen  $g^k(x)$  kiintopisteitä. Saadaan siis tulos

$$\left| \frac{d}{dx} [g^k(x)] \right|_{x=x^*} \begin{cases} < 1 & \text{jaksollinen rata on stabiili} \\ > 1 & \text{jaksollinen rata on epästabiili.} \end{cases} \quad (9)$$

#### 3.1 Kiintopistedynamiikka

Tutkitaan mallin dynamiikkaa symmetrisessä kiintopisteessä kahden eri kasvumallin avulla. Kasvumalleina käytetään Rickerin mallia sekä Bevertonin ja Holtin mallia. Tutkitaan dynamiikkaa yhtälön (5) mukaisessa mallitilanteessa. Oletetaan siis, että muuttoliikeintensiteetti ei riipu asuinlaikusta, kaikkiin laikkuihin voidaan muuttaa yhtä todennäköisesti ja mallissa on ainoastaan yksi strategia läsnä. Tehdään vielä lisäoletus kasvufunktioon liittyen. Oletetaan laikut ekologisesti identtisiksi eli saadaan  $f_i(x) = f(x)$  kaikille  $i = 1, 2$ .

### 3.1.1 Rickerin kasvumalli

Käyttämällä Rickerin mallin mukaista kasvufunktiota,  $f_i(x_i) = r_i e^{-\gamma_i x_i}$ , saadaan yhtälö (5) muotoon

$$\begin{cases} x'_1 = (1 - m + \theta \frac{m}{2}) r e^{-x_1} x_1 + \theta \frac{m}{2} r e^{-x_2} x_2 \\ x'_2 = (1 - m + \theta \frac{m}{2}) r e^{-x_2} x_2 + \theta \frac{m}{2} r e^{-x_1} x_1. \end{cases} \quad (10)$$

Rickerin mallin skaalaustekijän  $\gamma$  on valittu olevan yksi. Oletetaan, että jollain hetkellä populaatio on symmetrisessä tilassa eli  $x_j = x$ , jolloin yhtälöt saadaan yhdistettyä yhdeksi

$$\begin{aligned} x' &= \left(1 - m + \theta \frac{m}{2}\right) r e^{-x} x + \theta \frac{m}{2} r e^{-x} x \\ \Rightarrow x' &= \left(1 - m + \theta \frac{m}{2} + \theta \frac{m}{2}\right) r e^{-x} x \\ \Rightarrow x' &= (1 - m + \theta m) r e^{-x} x = l(x). \end{aligned} \quad (11)$$

Nyt populaation dynamiikasta löytyy positiivinen symmetrinen kiintopiste  $(x^*, \dots, x^*)$ . Kiintopiste  $x^*$  saadaan laskettua ratkaisemalla

$$l(x) = x. \quad (12)$$

Ensimmäinen ratkaisu on  $x = 0$ . Toinen ratkaisu saadaan ratkaisemalla yhtälö

$$(1 - m + \theta m) r e^{-x} = 1. \quad (13)$$

Saadaan siis

$$\begin{aligned} \Rightarrow e^{-x} &= \frac{1}{r(1 - m + \theta m)} \\ \Rightarrow -x &= \ln\left(\frac{1}{r(1 - m + \theta m)}\right) \\ \Rightarrow x &= \ln(r(1 - m + \theta m)). \end{aligned} \quad (14)$$

Merkitään

$$x^* = \ln(r(1 - m + \theta m)) = \ln[r^*]. \quad (15)$$

Kiintopisteen tulee olla ei-negatiivinen, jotta sitä olisi mielekästä tutkia. Piste  $x = 0$  tarkoittaa, että populaation dynamiikka on nollassa. Positiiviseksi kiintopisteeksi saadaan siis  $\ln[r^*]$ , kun  $r^* > 1$ .

Symmetrisen kiintopisteen lokaalia stabiilisuutta voidaan tutkia Jacobin matriisin avulla. Kun laikkuja on kaksi, muodostetaan yhtälö  $x'_i = g_i(x_1, x_2)$ , missä

$$g_1(x_1, x_2) = \left(1 - m + \frac{m}{2}\right) r e^{-x_1} x_1 + \theta \frac{m}{2} r e^{-x_2} x_2. \quad (16)$$

Jacobin matriisia varten lasketaan funktion  $g_1(x_1, x_2)$  osittaisderivaatat. Muuttujan  $x_1$  suhteen laskettu osittaisderivaatta on

$$\begin{aligned} \frac{\partial g_1}{\partial x_1} &= \left(1 - m + \theta \frac{m}{2}\right) \frac{\partial}{\partial x_1} (r e^{-x_1} x_1) + \theta \frac{m}{2} \frac{\partial}{\partial x_1} (r e^{-x_2} x_2) \\ \Rightarrow \frac{\partial g_1}{\partial x_1} &= \left(1 - m + \theta \frac{m}{2}\right) r e^{-x_1} (1 - x_1). \end{aligned} \quad (17)$$

Muuttujan  $x_2$  suhteen laskettu osittaisderivaatta taas on

$$\begin{aligned}\frac{\partial g_1}{\partial x_2} &= \left(1 - m + \theta \frac{m}{2}\right) \frac{\partial}{\partial x_2} (re^{-x_1} x_1) + \theta \frac{m}{2} \frac{\partial}{\partial x_2} (re^{-x_2} x_2) \\ \Rightarrow \frac{\partial g_1}{\partial x_2} &= \theta \frac{m}{2} re^{-x_2} (1 - x_2).\end{aligned}\tag{18}$$

Osittaisderivaatat funktion  $g_2$  suhteen ovat symmetriset, joten Jacobin matriisiksi saadaan

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} (1 - m + \theta \frac{m}{2}) re^{-x_1} (1 - x_1) & \theta \frac{m}{2} re^{-x_2} (1 - x_2) \\ \theta \frac{m}{2} re^{-x_1} (1 - x_1) & (1 - m + \theta \frac{m}{2}) re^{-x_2} (1 - x_2) \end{bmatrix}\tag{19}$$

Kun  $x_1 = x_2$ , Jacobin matriisi on symmetrinen.

**Lause 3.3.** Kun kyseessä on  $(2 \times 2)$ -symmetrinen matriisi, ominaisarvot voidaan laskea kaavalla  $\lambda_i = a \pm b$ .

*Todistus.* Symmetrinen matriisi on muotoa

$$\begin{bmatrix} a & b \\ b & a \end{bmatrix}.$$

Muodostetaan karakteristinen yhtälö determinantin avulla ja lasketaan ominaisarvot. Saadaan

$$\begin{aligned}\begin{vmatrix} a - \lambda & b \\ b & a - \lambda \end{vmatrix} &= 0 \\ \Rightarrow (a - \lambda)^2 - b^2 &= 0 \\ \Rightarrow a^2 - 2a\lambda + \lambda^2 - b^2 &= 0.\end{aligned}\tag{20}$$

Toisen asteen ratkaisukaavan mukaan ominaisarvot ovat

$$\begin{aligned}\lambda_i &= \frac{2a \pm \sqrt{(-2a)^2 - 4(a^2 - b^2)}}{2} \\ \Rightarrow \lambda_i &= \frac{2a \pm \sqrt{4a^2 - 4a^2 + 4b^2}}{2} = \frac{2a \pm 2b}{2} = a \pm b.\end{aligned}\tag{21}$$

Siis  $(2 \times 2)$ -symmetrisen matriisin ominaisarvot voidaan laskea lisäämällä ja vähentämällä diagonaalialkiosta ei-diagonaali-alkio.  $\square$

Lauseen 3.3 mukaan ensimmäiseksi ominaisarvoksi saadaan

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= \left(1 - m + \theta \frac{m}{2}\right) re^{-x} (1 - x) + \theta \frac{m}{2} re^{-x} (1 - x) \\ \Rightarrow \lambda_1 &= (1 - m + \theta m) re^{-x} (1 - x).\end{aligned}\tag{22}$$

Kun sijoitetaan  $x = x^*$ , saadaan

$$\begin{aligned}\lambda_1 &= (1 - m + \theta m) r e^{\ln(r^*)} (1 - \ln(r^*)) \\ \Rightarrow \lambda_1 &= (1 - m + \theta m) r e^{\ln((1-m+\theta m)r)} (1 - \ln((1 - m + \theta)m)) \\ \Rightarrow \lambda_1 &= 1(1 - \ln((1 - m + \theta m)r)) = 1 - \ln(r^*).\end{aligned}\tag{23}$$

Kiintopiste on stabiili, jos kaikille ominaisarvoille pätee  $|\lambda_i| < 1$ . Saadaan siis

$$|1 - \ln(r^*)| < 1 \Rightarrow \ln(r^*) < 2 \Rightarrow r^* < e^2.\tag{24}$$

Toinen ominaisarvo on

$$\begin{aligned}\lambda_2 &= \left(1 - m + \theta \frac{m}{2}\right) r e^{-x} (1 - x) - \theta \frac{m}{2} r e^{-x} (1 - x) \\ \Rightarrow \lambda_2 &= (1 - m) r e^{-x} (1 - x).\end{aligned}\tag{25}$$

Sijoittamalla taas  $x = x^*$ , saadaan

$$\lambda_2 = \frac{1 - m}{1 - m + \theta m} (1 - x) = \frac{1 - m}{1 - m + \theta m} \lambda_1.\tag{26}$$

Huomataan, että ominaisarvo  $\lambda_2 = a\lambda_1$ , missä kerroin  $a$  kuuluu välille  $(0, 1)$ . Tämän perusteella tiedetään, että jos  $|\lambda_1| < 1$ , niin myös  $|\lambda_2| < 1$ . Positiivinen kiintopiste on stabiili, jos  $1 < r^* < e^2$ .

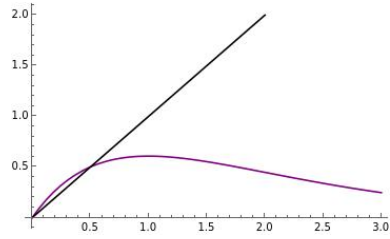
Tutkitaan, miltä malli näyttää parametrien eri arvoilla. Kaikki tämän työn kuvat on piirretty Mathematica-ohjelman avulla. Liitteestä A löytyy luvussa 3.1 käytetyt komennot. Kuvassa 1 (a) on piirretty violetilla käyrä  $y = l(x)$ , jossa  $l(x)$  muodostuu kaavan (11) mukaan. Parametrien arvoiksi on valittu  $m = 0,9$ ,  $\theta = 0,5$  ja  $r = 3$ . Yksilön muuttoliiketodennäköisyys on siis erittäin suuri,  $0,9$ , ja muutosta selviytymistodennäköisyys on  $0,5$ . Kaavan (15) mukaan  $r^* = 1,65$ . Positiivinen kiintopiste on stabiili, koska  $1 < r^* = 1,65 < e^2$ . Funktio  $l(x)$  on muotoa

$$l(x) = 1,65 \cdot x \cdot e^{-x}.$$

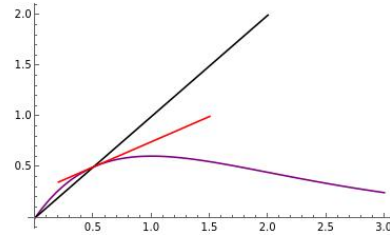
Funktion  $l(x)$  yksi kiintopiste on nollassa ja toinen kiintopiste saadaan kaavan (15) avulla ratkaistua

$$x^* = \ln(1,65) \approx 0,501.$$

Kuvaan 1 (a) on piirretty myös suora  $y = x$ . Suora leikkaa käyrän  $y = l(x)$  täsmälleen positiivisen kiintopisteen sekä kiintopisteen nolla kohdilla.



(a) Rickerin kasvumalli, jossa on stabiili kiintopiste.



(b) Positiivisen kiintopisteen kohdalle on piirretty tangentti.

Kuva 1: Rickerin kasvumalli parametrien arvoilla  $m = 0,9$ ,  $\theta = 0,5$  ja  $r = 3$ , jolloin  $r^* = 1,65$ .

Stabiilisuuden pystyy havaitsemaan myös kuvasta piirtämällä tangentin kiintopisteen kohdalle. Kuvassa 1 (b) on piirretty tangentti [6] kaavalla

$$y = l(x^*) + l'(x^*)(x - x^*). \quad (27)$$

Funktion  $l(x)$  derivaatta on

$$l'(x) = (1 - m + \theta m)r(e^{-x} - xe^{-x}) = r^* \cdot (e^{-x} - xe^{-x}) \quad (28)$$

Derivaatan arvo positiivisessa kiintopisteessä on siis

$$l'(x) = 1,65 \cdot (e^{-0,501} - 0,501 \cdot e^{-0,501}) \approx 0,499.$$

Funktion  $l$  arvo kiintopisteessä on

$$l(0,501) = 1,65 \cdot 0,501 \cdot e^{-0,501} \approx 0,501.$$

Kaavan (27) mukaan tangentin yhtälöksi saadaan siis

$$y = 0,501 + 0,499 \cdot (x - 0,501) = 0,499x + 0,251.$$

Kuvasta 1 (b) nähdään, että tangentti on nouseva. Koska tangentti on mustalla piirretyn suoran,  $y = x$ , alapuolella, kun  $x > 0,501$ , niin tangentin kulmakerroin on pienempi kuin yksi. Näiden havaintojen avulla voidaan päätellä, että positiivinen kiintopiste on stabiili. Koska positiivinen kiintopiste on stabiili, populaatio päättyy sinne ajan kuluessa eikä poistu stabiilista tilasta.

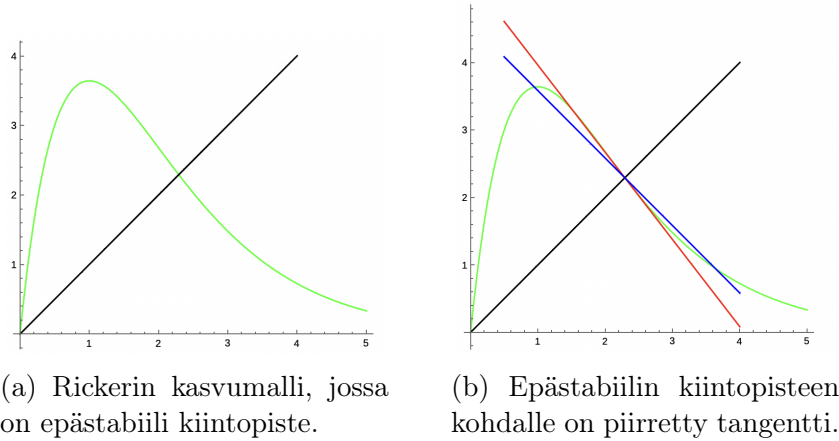
Kuvassa 2 (a) on piirretty vihreällä käyrä  $y = l(x)$ , jossa  $l(x)$  muodostuu kaavan (11) mukaan. Parametrien arvoina on nyt  $m = 0,1$ ,  $\theta = 0,9$  ja  $r = 10$ . Yksilön muuttoliiketodennäköisyys on siis erittäin pieni,  $0,1$ . Muutosta selviytymistodennäköisyys on taas erittäin korkea,  $0,9$ . Kaavan (15) mukaan saadaan  $r^* = 9,9$ . Positiivinen kiintopiste ei ole stabiili, koska  $r^* = 9,9 > e^2$ . Funktio  $l(x)$  on nyt muotoa

$$l(x) = 9,9 \cdot x \cdot e^{-x}.$$

Funktion  $l(x)$  yksi kiintopiste on nollassa ja toinen kiintopiste saadaan kaavalla (15) ratkaistua

$$x^* = \ln(9,9) \approx 2,293.$$

Kuvaan 2 (a) on piirretty lisäksi suora  $y = x$ , joka leikkaa käyrän  $y = l(x)$  kiintopisteiden kohdilla.



Kuva 2: Rickerin kasvumalli parametrien arvoilla  $m = 0, 1$ ,  $\theta = 0, 9$  ja  $r = 10$ , jolloin  $r^* = 9, 9$ .

Kuvassa 2 (b) on piirretty positiivisen kiintopisteen kohdalle punaisella tangentti. Tangentin yhtälö on kaavan (27) mukaan nyt

$$y = 2, 293 - 1, 293 \cdot (x - 2, 293) = -1, 293x + 5, 256.$$

Kuvasta 2 (b) huomataan, että tangentti on laskeva. Lisäksi kuvaan 2 (b) on piirretty suoraa  $y = x$  kohtisuorassa oleva sininen suora. Kun verrataan sinistä suoraa ja punaista tangenttia, huomataan, että tangentin kulmakerroin on pienempi kuin  $-1$ . Siitä voidaan päätellä, että positiivinen kiintopiste ei ole stabiili. Populaatiodynamiikka ei päädy siis kiintopisteeseen vaan jaksolliselle radalle. Jaksollisia ratoja käsitellään tarkemmin luvussa 3.2.

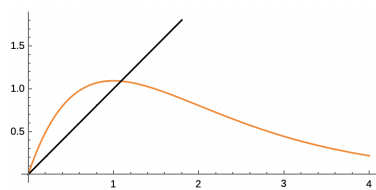
Kuvassa 3 (a) on piirretty oranssilla käyrä  $y = l(x)$  sekä suora  $y = x$ . Parametrien arvoiksi on valittu  $m = 0, 1$ ,  $\theta = 0, 9$  ja  $r = 3$ . Nyt kaavan (15) mukaan saadaan  $r^* = 2, 97$ . Positiivinen kiintopiste on siis stabiili. Funktio  $l(x)$  on nyt kaavan (11) mukaan muotoa

$$l(x) = 2, 97 \cdot x \cdot e^{-x}.$$

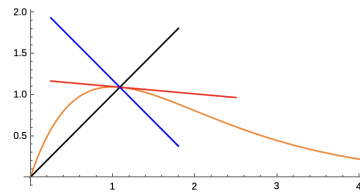
Funktion  $l(x)$  yksi kiintopiste on pisteessä  $x = 0$ . Funktion  $l(x)$  toinen kiintopiste on kaavan (15) mukaan

$$x^* = \ln(2, 97) \approx 1, 089.$$





(a) Rickerin kasvumalli, jossa on stabiili kiintopiste.



(b) Stabiilin kiintopisteen kohdalle on piirretty tangentti.

Kuva 3: Rickerin kasvumalli parametrien arvoilla  $m = 0, 1$ ,  $\theta = 0, 9$  ja  $r = 3$ , jolloin  $r^* = 2, 97$ .

Kuvassa 3 (b) on piirretty punaisella suoralla tangentti kiintopisteen kohdalle. Tangentin yhtälöksi saadaan kaavan (27) mukaan

$$y = 1,089 - 0,089 \cdot (x - 1,089) = -0,089x + 1,186.$$

Lisäksi taas on piirretty sinisellä suora, joka on kohtisuorassa suoran  $y = x$  kanssa. Kuvasta 3 (b) huomataan, että tangentti on laskeva. Kun verrataan sinistä suoraa ja punaista tangenttia, huomataan, että tangentin kulmakerroin on suurempi kuin  $-1$ . Positiivinen kiintopiste on siis stabiili ja populaatiodynamiikka tulee päätymään sinne.

### 3.1.2 Bevertonin ja Holtin kasvumalli

Tutkitaan vielä Bevertonin ja Holtin mukaista kasvufunktiota,  $f_i(x_i) = \frac{\alpha}{1+\beta x_i}$ . Yhtälö (5) saadaan muotoon

$$\begin{cases} x'_1 = (1 - m + \theta \frac{m}{2}) \frac{\alpha}{1+\beta x_1} x_1 + \theta \frac{m}{2} \frac{\alpha}{1+\beta x_2} x_2 \\ x'_2 = (1 - m + \theta \frac{m}{2}) \frac{\alpha}{1+\beta x_2} x_2 + \theta \frac{m}{2} \frac{\alpha}{1+\beta x_1} x_1. \end{cases} \quad (29)$$

Oletetaan taas, että populaatio on jollain hetkellä symmetrisessä tilassa, jolloin yhtälöt saadaan muotoon

$$\begin{aligned} x'_1 &= \left(1 - m + \theta \frac{m}{2}\right) \frac{\alpha}{1 + \beta x} x + \theta \frac{m}{2} \frac{\alpha}{1 + \beta x} x \\ \Rightarrow x' &= (1 - m + \theta m) \frac{\alpha}{1 + \beta x} x = p(x). \end{aligned} \quad (30)$$

Edelleen piste  $x^* = 0$  on mallin yksi kiintopiste. Toinen kiintopiste löytyy ratkaisemalla yhtälö

$$\begin{aligned} (1 - m + \theta m) \frac{\alpha}{1 + \beta x} &= 1 \\ \Rightarrow (1 - m + \theta m) \alpha &= 1 + \beta x \\ \Rightarrow \beta x &= (1 - m + \theta m) \alpha - 1 \\ \Rightarrow x &= \frac{(1 - m + \theta m) \alpha - 1}{\beta}. \end{aligned} \quad (31)$$

Merkitään kiintopistettä

$$x^* = \frac{(1 - m + \theta m)\alpha - 1}{\beta} = \frac{\alpha^* - 1}{\beta}. \quad (32)$$

Kiintopiste on positiivinen, kun  $\alpha^* > 1$ .

Tutkitaan symmetrisen kiintopisteen,  $(\frac{\alpha^*-1}{\beta}, \frac{\alpha^*-1}{\beta})$ , stabiilisuutta Jacobin matriisin avulla. Muodostetaan funktio  $x'_i = g_i(x_1, x_2)$ , missä

$$g_1(x_1, x_2) = \left(1 - m + \theta \frac{m}{2}\right) \frac{\alpha}{1 + \beta x_1} x_1 + \theta \frac{m}{2} \frac{\alpha}{1 + \beta x_2} x_2. \quad (33)$$

Seuraavaksi lasketaan osittaisderivaatat funktiosta  $g_1$ . Osittaisderivaataksi muuttujan  $x_1$  suhteen saadaan

$$\begin{aligned} \frac{\partial g_1}{\partial x_1} &= \left(1 - m + \theta \frac{m}{2}\right) \alpha \frac{\partial}{\partial x_1} \left(\frac{x_1}{1 + \beta x_1}\right) + \theta \frac{m}{2} \alpha \frac{\partial}{\partial x_1} \left(\frac{x_2}{1 + \beta x_2}\right) \\ &= \left(1 - m + \theta \frac{m}{2}\right) \alpha \frac{1(1 + \beta x_1) - x_1 \beta}{(1 + \beta x_1)^2} = \left(1 - m + \theta \frac{m}{2}\right) \frac{\alpha}{(1 + \beta x_1)^2}. \end{aligned} \quad (34)$$

Osittaisderivaataksi muuttujan  $x_2$  suhteen taas on

$$\begin{aligned} \frac{\partial g_1}{\partial x_2} &= \left(1 - m + \theta \frac{m}{2}\right) \alpha \frac{\partial}{\partial x_2} \left(\frac{x_1}{1 + \beta x_1}\right) + \theta \frac{m}{2} \alpha \frac{\partial}{\partial x_2} \left(\frac{x_2}{1 + \beta x_2}\right) \\ &= \theta \frac{m}{2} \frac{\alpha}{(1 + \beta x_2)^2}. \end{aligned} \quad (35)$$

Osittaisderivaatoissa näkyy siis ensin kerroin, joka kuvaa laikuista poismuuttoa ja sen jälkeen kasvufunktion derivaatta. Funktio  $g_2$  ja sen osittaisderivaatat ovat symmetriset.

Jacobin matriisiksi saadaan siis

$$\mathbf{J} = \begin{bmatrix} \left(1 - m + \theta \frac{m}{2}\right) \frac{\alpha}{(1 + \beta x_1)^2} & \theta \frac{m}{2} \frac{\alpha}{(1 + \beta x_2)^2} \\ \theta \frac{m}{2} \frac{\alpha}{(1 + \beta x_1)^2} & \left(1 - m + \theta \frac{m}{2}\right) \frac{\alpha}{(1 + \beta x_2)^2} \end{bmatrix}. \quad (36)$$

Kun oletetaan, että  $x_1 = x_2$ , Jacobin matriisi on symmetrinen. Ensimmäiseksi ominaisarvoksi,  $\lambda_1$ , saadaan lauseen 3.3 mukaan

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= \left(1 - m + \theta \frac{m}{2}\right) \frac{\alpha}{(1 + \beta x)^2} + \theta \frac{m}{2} \frac{\alpha}{(1 + \beta x)^2} \\ &= (1 - m + \theta m) \frac{\alpha}{(1 + \beta x)^2}. \end{aligned} \quad (37)$$

Tehdään sijoitus  $x = x^*$ , jolloin ominaisarvoksi saadaan sieventämisen jälkeen

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= (1 - m + \theta m) \frac{\alpha}{\left(1 + \beta \left(\frac{\alpha^* - 1}{\beta}\right)\right)^2} = (1 - m + \theta m) \frac{\alpha}{(1 + \alpha^* - 1)^2} \\ &= (1 - m + \theta m) \frac{\alpha}{((1 - m + \theta m)\alpha)^2} = \frac{1}{(1 - m + \theta m)\alpha} = \frac{1}{\alpha^*}. \end{aligned} \quad (38)$$

Kiintopiste on stabiili, jos ominaisarvoille pätee  $|\lambda_i| < 1$ . Kun  $\alpha^* > 1$ , ominaisarvo  $\lambda_1$  kuuluu avoimelle välille  $(0, 1)$ . Toiseksi ominaisarvoksi saadaan

$$\begin{aligned}\lambda_2 &= \left(1 - m + \theta \frac{m}{2}\right) \frac{\alpha}{(1 + \beta x)^2} - \theta \frac{m}{2} \frac{\alpha}{(1 + \beta x)^2} \\ &= (1 - m) \frac{\alpha}{(1 + \beta x)^2}.\end{aligned}\tag{39}$$

Tehdään jälleen sijoitus  $x = x^*$ , jolloin saadaan

$$\begin{aligned}\lambda_2 &= (1 - m) \frac{\alpha}{\left(1 + \beta \left(\frac{\alpha^* - 1}{\beta}\right)\right)^2} = (1 - m) \frac{\alpha}{(1 + \alpha^* - 1)^2} \\ &= (1 - m) \frac{\alpha}{((1 - m + \theta m)\alpha)^2} = \frac{1}{\alpha^*} \frac{(1 - m)\alpha}{(1 - m + \theta m)\alpha}.\end{aligned}\tag{40}$$

Nyt tiedetään, että  $\frac{1}{\alpha^*}$  kuuluu välille  $(0, 1)$ . Riittää siis, että tutkitaan termiä

$$\left| \frac{(1 - m)\alpha}{(1 - m + \theta m)\alpha} \right| \leq 1,\tag{41}$$

josta kerroin  $\alpha$  vielä supistuu pois. Yhtälöstä (41) huomataan, että

$$\frac{(1 - m)}{1 - m + \theta m} \geq 0,\tag{42}$$

koska osoittajassa oleva termi  $1 - m$  on ei-negatiivinen, kun parametri  $m \in [0, 1)$ . Lisäksi mallissa on määritelty, että parametri  $\theta \in (0, 1]$ . Lauseke on siis aina suurempi kuin nolla. Stabiilisuuden ylärajan ehto on tällöin voimassa. Tutkitaan seuraavaksi alarajan ehtoa

$$\begin{aligned}\frac{1 - m}{1 - m + \theta m} &\leq 1 \\ \Rightarrow 1 - m &\leq 1 - m + \theta m \\ \Rightarrow \theta m &\geq 0.\end{aligned}\tag{43}$$

Myös alarajan ehto toteutuu. Tuloksena saadaan siis, että kun positiivinen kiintopiste,  $x^* = \frac{\alpha^* - 1}{\beta}$ , on olemassa, se on stabiili.

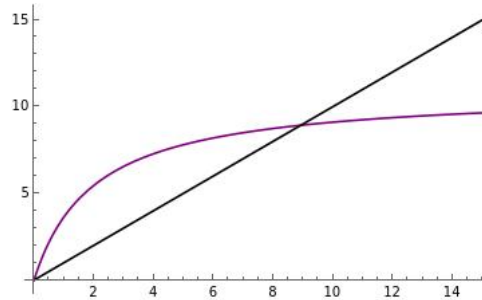
Tutkitaan taas numeerisesti, miten malli käyttäytyy. Kuvassa 4 on piirretty violetilla käyrä  $y = p(x)$ . Funktio  $p(x)$  muodostuu kaavan (30) mukaan. Valitaan sellaiset parametrien arvot, joilla sekä yksilön muuttotodennäköisyys että muutosta selviämisen todennäköisyys ovat hyvin suuria, 0,9. Lisäksi valitaan kasvufunktion parametreiksi  $\alpha = 6$  ja  $\beta = 0,5$ . Kaavalla (32) voidaan ratkaista  $\alpha^* = 5,46$ . Kiintopiste on siis stabiili, koska  $\alpha^* > 1$ . Populaatiodynamiikka päättyy positiiviseen kiintopisteeseen. Funktioksi  $p(x)$  saadaan siis

$$p(x) = \frac{5,46}{(1 + 0,5x)}x.$$

Funktion  $p$  yksi kiintopiste on nollassa ja toinen voidaan ratkaista kaavalla (32)

$$x^* = \frac{5,45 - 1}{0,5} = 8,92.$$

Kuvaan 4 on piirretty lisäksi mustalla suora  $y = x$ . Suora leikkaa käyrän  $y = p(x)$  kiintopisteissä.



Kuva 4: Bevertonin ja Holtin kasvumalli parametrien arvoilla  $m = 0,9$ ,  $\theta = 0,9$ ,  $\beta = 0,5$  ja  $\alpha = 6$ .

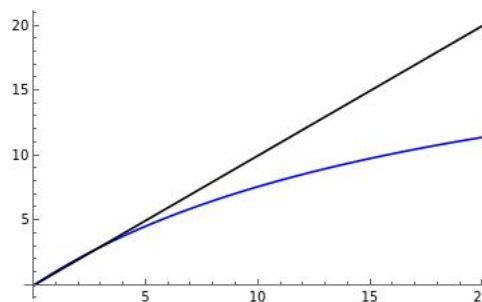
Kuvasta 4 huomataan, että positiivisen kiintopisteen oikealla puolella funktion kasvu on hidastunut lähestulkoon olemattomiin.

Kuvassa 5 on tutkittu tilannetta, jossa  $m = 0,9$ ,  $\theta = 0,1$ ,  $\alpha = 6$  ja  $\beta = 0,05$ . Parametri  $\alpha^*$  on nyt kaavan (32) mukaan 1,14. Positiivinen kiintopiste on siis stabiili. Funktio  $p$  on kaavan (30) mukaan

$$p(x) = \frac{1,14}{(1 + 0,05x)}x.$$

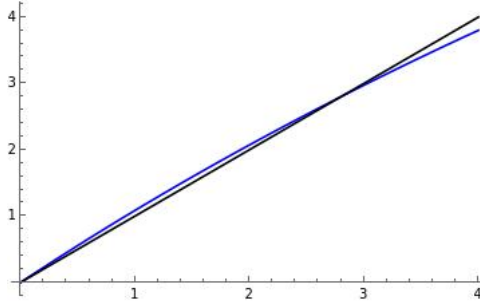
Funktion  $p$  yksi kiintopiste on nollassa ja toinen saadaan kaavalla (32)

$$x^* = \frac{1,14 - 1}{0,05} = 2,8.$$



Kuva 5: Bevertonin ja Holtin kasvumalli parametrien arvoilla  $m = 0,9$ ,  $\theta = 0,1$ ,  $\beta = 0,05$  ja  $\alpha = 6$ . Muuttuja  $x$  on välillä  $[0, 20]$ .

Kuvasta 5 huomataan, että suora  $y = x$  menee pienillä  $x$ -akselin arvoilla lähes päällekkäin funktion  $p$  kanssa. Analyttisen tarkastelun perusteella kuitenkin on olemassa positiivinen kiintopiste. Kuvassa 6  $x$ -akselia on lyhennetty väliin  $[0, 4]$ . Kuvasta 6 nähdäänkin, että suora  $y = x$  leikkaa sinisen käyrän positiivisen kiintopisteen kohdalla.



Kuva 6: Bevertonin ja Holtin kasvumalli parametrien arvoilla  $m = 0,9$ ,  $\theta = 0,1$ ,  $\beta = 0,05$  ja  $\alpha = 6$ . Muuttuja  $x$  on välillä  $[0, 4]$ .

## 3.2 Jaksollisten ratojen dynamiikka

Tutkitaan seuraavaksi jaksollisia ratoja attraktorina. Oletetaan taas, että laikkuja on vain kaksi kappaletta ja laikut ovat toisistaan riippumattomia, kun muuttoliikettä ei ole, eli kun  $m = 0$ .

Jaksollisia ratoja on erityyppisiä. On olemassa samanvaiheisia ratoja sekä erivaiheisia ratoja. Samanvaiheisissa radoissa eri laikkujen populaatioiden koko vaihtelee samanaikaisesti. Populaatioiden koot siis vähenevät ja kasvavat samaan aikaan molemmissa laikuissa. Erivaiheisissa radoissa taas populaatioiden koot vaihtelevat eri tahdissa. Kun toisessa laikussa populaation koko on pieni, toisessa laikussa populaation koko on taas iso ja vastaavasti toisinpäin. [1]

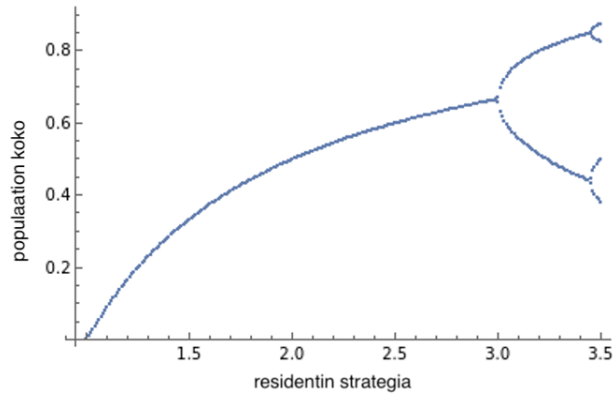
Tässä tutkielmassa jaksollisten ratojen käyttäytymistä on kuvattu numeerisilla simuloinneilla eri parametrien arvoilla. Tutkitaan diskreettiaikaista metapopulaatioita, jonka kasvufunktio on Rickerin mallin mukainen. Malli muodostuu siis seuraavalla tavalla

$$\begin{cases} x_1' = (1 - m + \theta \frac{m}{2})re^{-x_1}x_1 + \theta \frac{m}{2}re^{-x_2}x_2 \\ x_2' = (1 - m + \theta \frac{m}{2})re^{-x_2}x_2 + \theta \frac{m}{2}re^{-x_1}x_1. \end{cases} \quad (44)$$

Luvussa 3.1.1 kuvassa 2 huomattiin, että kumpikaan kiintopisteistä,  $x = 0$  tai  $x = 2,29$ , ei ollut stabiili. Mallin dynamiikka ei siis päädy kiintopisteeseen vaan tapahtuu jakson kahdentumisbifurkaatio ja dynamiikka päättyy jaksolliselle radalle.

**Määritelmä 3.4.** ([1]) Bifurkaatiolla tarkoitetaan tilannetta, jossa mallin dynamiikka muuttuu merkittävästi pienillä parametrin muutoksilla.

Kuvassa 7 on havainnollistettu jakson kahdentumisbifurkaatiota logistisen mallin tapauksessa (Liite B, Matemaattisen mallintamisen jatkokurssi 2022). Noin kohdassa  $x = 3$  positiivinen kiintopiste menettää stabiilisuutensa ja ilmaantuu kaksijaksollinen rata. Positiivinen kiintopiste on edelleen olemassa, mutta se ei ole stabiili. Noin kohdassa  $x = 3,5$  tapahtuu taas jakson kahdentumisbifurkaatio. Vastaava ilmiö on havaittavissa luvun 3.1.1 kuvassa 2 esitellyssä mallissa. Tutkitaan seuraavaksi kyseistä mallia 2-jaksollisten ratojen tapauksessa tarkemmin.



Kuva 7: Jakson kahdentumisbifurkaatio, kun kasvufunktio on logistinen. Noin kohdassa  $x = 3$  tapahtuu ensimmäinen bifurkaatio.

Tutkitaan, miten eri laikkujen populaatioiden koot vaihtelevat 2-jaksollisella radalla, kun asetetaan parametrien arvoiksi  $m = 0, 1$ ,  $\theta = 0, 9$  ja  $r = 10$ . Malli (44) sievenee muotoon

$$\begin{cases} x_1' = 9,45 \cdot e^{-x_1} x_1 + 0,45 \cdot e^{-x_2} x_2 \\ x_2' = 9,45 \cdot e^{-x_2} x_2 + 0,45 \cdot e^{-x_1} x_1. \end{cases} \quad (45)$$

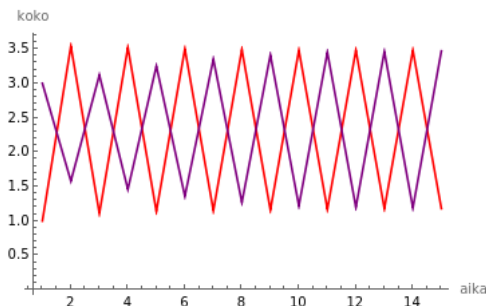
Asetetaan populaatioiden lähtöarvoiksi  $x_1 = 1$  ja  $x_2 = 3$ . Liitteessä B on esitetty R-kielellä ohjelmoitu koodi, jolla voi laskea seuraavaan ajanhetken populaatioiden koot. Kun tutkitaan ensimmäistä viittätoista ajanhetkeä, huomataan jo selkeästi, miten laikun 1 ja laikun 2 populaatioiden koot vaihtelevat. Tämä tulos näkyy taulukossa 1, jossa koot on pyöristetty kahden desimaalin tarkkuuteen.

Taulukko 1: Laikkujen 1 ja 2 populaatioiden koot simuloituna eri ajanhetkillä.

ajanhetki	laikun 1 koko	laikun 2 koko
1	1	3
2	3.54	1.58
3	1.11	3.12
4	3.52	1.46
5	1.14	3.25
6	3.50	1.36
...	...	...
14	3.48	1.19
15	1.18	3.47

Taulukosta 1 huomataan, että kun laikun 1 populaation koko on pieni, niin laikun 2 populaation koko on suuri. Seuraavalla ajanhetkellä tilanne on taas päinvastainen. Taulukosta 1 nähdään myös, että populaatioiden koot vaihtelevat alkuarvojen läheisyydessä.

Kuvassa 8 on havainnollistettu taulukon 1 tilannetta. Punaisella piirretty viiva kuvastaa laikun 1 populaation kokoa ja violetilla piirretty viiva kuvastaa laikun 2 populaation kokoa. Kuvassa 8 x-askelilla juoksee aika ja y-akselilla on populaatioiden koko.



Kuva 8: Jaksollinen rata on erivaiheinen.

Kuvassa 8 näkyy ajanhetkellä yksi annetut alkuarvot  $x_1 = 1$  ja  $x_2 = 3$ . Toisella ajanhetkellä laikun 1 populaation koko hyppää noin kohdalle 3,5 ja laikun 2 koko laskee noin kohdalle 1,6. Kolmannella ajanhetkellä ollaan taas hyvin lähellä ajanhetken yksi tilannetta. Nyt parittomilla ajanhetkillä laikun 1 koko on pieni ja parillisilla ajanhetkillä koko on taas iso. Laikulle 2 tulos pätee kääntäen. Kuvasta 8 ja taulukosta 1 havaitaan siis, että jaksollinen rata on erivaiheinen.

Vaihdetaan seuraavaksi alkuarvoja lähemmäs toisiaan. Määrätään myös laikuille hieman eri parametrin  $r$  arvo, joka esiintyy kasvufunktiossa. Olkoon malli nyt muotoa

$$\begin{cases} x_1' = 9,45 \cdot e^{-x_1} x_1 + 0,405 \cdot e^{-x_2} x_2 \\ x_2' = 8,505 \cdot e^{-x_2} x_2 + 0,45 \cdot e^{-x_1} x_1, \end{cases} \quad (46)$$

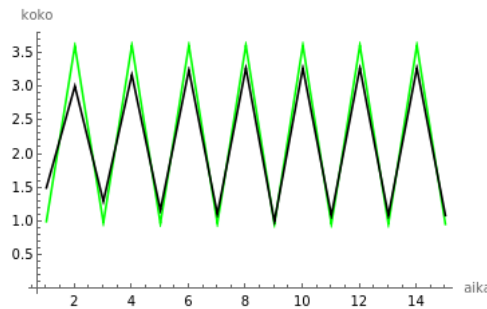
jossa siis parametrit  $m = 0,1$  ja  $\theta = 0,9$  ovat kuten edellä. Olkoon  $r_1 = 10$  ja  $r_2 = 9$ . Parametrin  $r_1$  alaindeksi viittaa laikkuun 1 ja alaindeksi 2 taas viittaa laikkuun 2. Asetetaan alkuarvoiksi  $x_1 = 1$  ja  $x_2 = 1,5$ .

Taulukossa 2 on simuloituna alkuarvojen mukaiset populaatioiden koot eri laikuissa. Huomataan, että nyt koot ovat hyvin lähellä toisiaan ajanhetkillä. Laikku 1 saa suurempia arvoja kuin laikku 2. Lisäksi laikku 1 myös saa pienempiä arvoja kuin laikku 2. Kuitenkin luvut ovat lähes samat. Mallissa määrättiin omat parametrit  $r_i, i = 1, 2$ , jotta pisteet eivät olisi täsmälleen päällekkäin. Kuvan piirtäminen on näin mielekkäämpää. Kuvassa 9 on piirretty taulukkoa 2 vastaava kuva.

Taulukko 2: Laikkujen 1 ja 2 populaatioiden koot simuloituna eri ajanhetkillä.

ajanhetki	laikun 1 koko	laikun 2 koko
1	1	1.5
2	3.61	3.01
3	0.98	1.3
4	3.62	3.18
5	0.97	1.17
6	3.62	3.25
...	...	...
14	3.62	3.28
15	0.96	1.09

Kuvassa 9 vihreällä on piirretty laikkua 1 vastaavat arvot. Mustalla on taas laikkua 2 vastaavat arvot. Edelleen x-akselilla on ajanhetket ja y-akselilla on populaatioiden koot. Kuvasta 9 voidaan tehdä samat johtopäätelmät, joita tehtiin taulukosta 2. Laikkujen koot vaihtelevat samalla tahdilla, joten kyseessä on samanvaiheinen rata.



Kuva 9: Jaksollinen rata on samanvaiheinen.

Tämän simuloinnin perusteella voidaan siis todeta, että laikkujen alkuarvoista riippuu, onko jaksollinen rata saman- vai erivaiheinen. Jaksollisten ratojen stabiiliisuutta voidaan tutkia analyttisesti Jacobin matriisin avulla [1]. Tätä tarkastelua ei kuitenkaan tehdä tässä työssä.

## 4 Muuttoliike

Tutkitaan seuraavaksi tarkemmin muuttoliikettä metapopulaatiomallissa. Yksilön muuttoliiketodennäköisyys on  $m$ . Muuttoliike on riskialtista eli muuton aikana yksilö säilyy hengissä todennäköisyydellä  $\theta \in [0, 1]$ . Jos  $\theta$  saa arvon nolla, se tarkoittaa, että muutossa kaikki kuolevat. Suljetaan tämä vaihtoehto pois, koska se ei ole mielenkiintoinen, kun tutkitaan muuttoliikkeen kehittymistä. Määritellään siis  $\theta \in (0, 1]$ . Tutkitaan muuttoliikkeen kehitystä kiintopisteessä ja jaksollisilla radoilla sekä analyttisesti että numeerisesti. Tämän luvun päälähteenä on käytetty lähdeä [3].



## 4.1 Muuttoliike kiintopisteessä

Oletetaan, että muuttujat jakautuvat tasaisesti kaikkiin laikkuihin. Kahden laikun tapauksessa residentille pätee yhtälö

$$\begin{aligned} x'_k &= (1 - m_x)f_k(x_k + y_k)x_k + \frac{\theta m_x}{2} \sum_{i=1}^2 f_i(x_i + y_i)x_i \\ &= (1 - m_x)f_k(x_k + y_k)x_k + \frac{\theta m_x}{2} (f_1(x_1 + y_1)x_1 + f_2(x_2 + y_2)x_2). \end{aligned} \quad (47)$$

Vastaavassa tilanteessa mutantille taas pätee

$$\begin{aligned} y'_k &= (1 - m_y)f_k(x_k + y_k)y_k + \frac{\theta m_y}{2} \sum_{i=1}^2 f_i(x_i + y_i)y_i \\ &= (1 - m_y)f_k(x_k + y_k)y_k + \frac{\theta m_y}{2} (f_1(x_1 + y_1)y_1 + f_2(x_2 + y_2)y_2). \end{aligned} \quad (48)$$

Alaindeksi  $x$  viittaa nyt parametreihin, jotka koskevat residenttiä ja alaindeksit  $y$  taas koskevat mutantin parametreja. Dynaamisessa peliteoriassa oletetaan, että mutaatio tapahtuu hyvin pienellä todennäköisyydellä. Tämän takia mutantin populaatiokoko on ainakin aluksi hyvin pieni verrattuna residentin populaatioon. Koska oletetaan, että mutantin populaation koko on hyvin pieni, saadaan  $f_j(x_j + y_j) \simeq f_j(x_j)$ . Yksinkertaistetaan notaatioita merkitsemällä  $a_i = f_i(x_i)$ , missä  $i = 1, 2$ . Notaatio  $a_i$  tarkoittaa siis keskimääräistä jälkeläisten lukumäärää laikussa  $i$ . Tällöin kaava (48) yksinkertaistuu muotoon

$$y'_k = (1 - m_y)a_i y_k + \frac{\theta m_y}{2} \sum_{i=1}^2 a_i y_i. \quad (49)$$

Kyseessä on lineaarinen systeemi, joka voidaan kirjoittaa muodossa  $y' = M_n Y$ , missä  $Y = (y_1, y_2)'$  ja

$$M_n = \begin{bmatrix} (1 - m_y + \frac{\theta m_y}{2})a_1 & \frac{\theta m_y}{2}a_2 \\ \frac{\theta m_y}{2}a_1 & (1 - m_y + \frac{\theta m_y}{2})a_2 \end{bmatrix}. \quad (50)$$

Matriisi  $M_n$  (50) muodostuu siis seuraavanlaisista osista

$$M_n = \begin{bmatrix} \text{yksilö pysyy laikussa} & \text{yksilö muuttaa} \\ \text{tai muuttaa laikkuun,} & \text{eri laikkuun} \\ \text{johon on syntynyt} & \\ \\ \text{yksilö muuttaa} & \text{yksilö pysyy laikussa,} \\ \text{eri laikkuun} & \text{tai muuttaa laikkuun,} \\ & \text{johon on syntynyt} \end{bmatrix}.$$

**Mutantin kelpoisuus.** Määritellään käsitteitä, joita tarvitaan, kun tutkitaan mutantin käyttäytymistä.

**Määritelmä 4.1.** ([1]) Jos mutaatio on tapahtunut, oletetaan, että mutanttipopulaation koko on pieni. Mutanttipopulaation koon eksponentiaalista kasvunopeutta residentin määräämässä ympäristössä kutsutaan mutantin kelpoisuudeksi. Strategian  $s$  kelpoisuutta ympäristössä  $\epsilon$  merkitään  $r(s, \epsilon)$ .

Koska tutkitaan tilannetta, jossa attraktori on kiintopiste, ympäristö  $\epsilon$  on silloin vakio.

**Määritelmä 4.2.** ([1]) Strategian  $s$  ja ympäristön  $\epsilon$  suhteen jatkuvaa funktiota  $\hat{r}(s, \epsilon)$  kutsutaan kelpoisuussuureeksi. Funktion  $\hat{r}$  tulee toteuttaa seuraava ehto on olemassa sellainen vakio  $c$ , että  $\hat{r}(s, \epsilon) \leq c \Leftrightarrow r(s, \epsilon) \leq 0$  tai  $\hat{r}(s, \epsilon) \geq c \Leftrightarrow r(s, \epsilon) \geq 0$  kaikille  $s$  ja  $\epsilon$ .

Kun tutkitaan tilannetta, jossa matriisi  $M_n$  on kaavan (50) muotoa, matriisin  $M_n$  dominoiva ominaisarvo on kelpoisuussuure. Symmetrisessä kiintopisteessä pätee

$$\begin{aligned} x_k &= (1 - m_x + m_x\theta)f(x_k)x_k \\ \Rightarrow x_k &= (1 - m_x + m_x\theta)a(m_x)x_k \\ \Rightarrow a(m_x) &= \frac{x_k}{(1 - m_x + m_x\theta)x_k} \\ \Rightarrow a(m_x) &= \frac{1}{(1 - m_x + m_x\theta)}. \end{aligned} \tag{51}$$

Kyseessä on symmetrinen matriisi, joten kelpoisuussuure voidaan kirjoittaa lauseen 3.3 todistuksen mukaan

$$\begin{aligned} R(m_y; a(m_x)) &= (1 - m_y + m_y\theta)a(m_x) = \frac{1 - m_y + m_y\theta}{1 - m_x + m_x\theta} \\ &= \frac{1 - m_y(1 - \theta)}{1 - m_x(1 - \theta)}. \end{aligned} \tag{52}$$

**Määritelmä 4.3.** ([1]) Jos mutanttipopulaation koko kasvaa merkittävästi, tilannetta kutsutaan invaasioksi.

Invaasion mahdollisuutta voidaan tarkastella kelpoisuuden avulla. Jos kelpoisuussuure  $R > 1$ , mutantti voi tehdä invaasion. Invaasiota ei kuitenkaan välttämättä tapahdu satunnaisuuden takia. Jos taas  $R < 1$ , mutantti ei voi tehdä invaasiota residenttipopulaatioon. [1]

**Määritelmä 4.4.** ([1]) Kelpoisuusgradientin eli kelpoisuuden noususuunnan avulla voidaan määrittää, voiko mutantti tehdä invaasion. Oletetaan, että mutantin ja residentin strategiat ovat lähellä toisiaan eli  $m_x \approx m_y$ . Kahden laikun tapauksessa kelpoisuusgradientiksi saadaan

$$D(m_x) = \frac{\partial}{\partial m_y} R(m_y; a(m_x))|_{m_y=m_x} = -\frac{1 - \theta}{1 - m_x(1 - \theta)}. \tag{53}$$

Jos  $D(m_x) > 0$ , niin mutantti, jonka strategia on suurempi kuin residentin strategia, voi tehdä invaasion. Jos  $D(m_x) < 0$ , niin mutantti, jonka strategia on pienempi kuin residentin strategia, voi tehdä invaasion. Kelpoisuusgradientti voidaan laskea myös derivoimalla dominoiva ominaisarvo mutantin strategian suhteen. [1]

**Määritelmä 4.5.** ([1]) Singulaarinen strategia  $s^*$  on sellainen strategia, jolle pätee  $D(s^*) = 0$ .

**Mutantti muuttoliikestrategia on nolla.** Oletetaan ensin, että mutantti ei muuta ollenkaan eli  $m_{y,i} = 0$ , jolloin matriisi  $M_n$  saadaan muotoon

$$M_n = \begin{bmatrix} (1 - 0 + \frac{\theta \cdot 0}{2})a_1 & \frac{\theta \cdot 0}{2}a_2 \\ \frac{\theta \cdot 0}{2}a_1 & (1 - 0 + \frac{\theta \cdot 0}{2})a_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} a_1 & 0 \\ 0 & a_2 \end{bmatrix}. \quad (54)$$

Kyseessä on diagonaalimatriisi, joten sen ominaisarvot ovat diagonaalien alkioita [7]. Saadaan siis kaksi ominaisarvoa

$$\lambda_1 = a_1 \quad \text{ja} \quad \lambda_2 = a_2.$$

Koska  $a_i$  kuvaa keskimääräistä jälkeläisten lukumäärää laikussa  $i$ , jomman kumman ominaisarvon on oltava suurempaa kuin yksi. Mutantti voi tehdä invaasion niihin laikkuihin, joissa pätee  $a_i > 1$ . [3]

**Mutantti muuttoliikestrategia on yksi.** Oletetaan seuraavaksi, että kaikki mutantit muuttavat eli  $m_{y,i} = 1$ . Tässä tapauksessa matriisiksi saadaan

$$M_n = \begin{bmatrix} (1 - 1 + \frac{\theta}{2})a_1 & \frac{\theta}{2}a_2 \\ \frac{\theta}{2}a_1 & (1 - 1 + \frac{\theta}{2})a_2 \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \frac{\theta}{2}a_1 & \frac{\theta}{2}a_2 \\ \frac{\theta}{2}a_1 & \frac{\theta}{2}a_2 \end{bmatrix}. \quad (55)$$

Lasketaan seuraavaksi matriisin ominaisarvot. Muodostetaan sitä varten determinantti ja ratkaistaan ominaisarvot

$$\begin{aligned} \begin{vmatrix} \frac{\theta}{2}a_1 - \lambda & \frac{\theta}{2}a_2 \\ \frac{\theta}{2}a_1 & \frac{\theta}{2}a_2 - \lambda \end{vmatrix} = 0 &\Rightarrow \left(\frac{\theta}{2}a_1 - \lambda\right)\left(\frac{\theta}{2}a_2 - \lambda\right) - \left(\frac{\theta}{2}a_1\right)\left(\frac{\theta}{2}a_2\right) = 0 \\ &\Rightarrow \frac{\theta^2}{4}a_1a_2 - \frac{\theta}{2}a_1\lambda - \frac{\theta}{2}a_2\lambda + \lambda^2 - \frac{\theta^2}{4}a_1a_2 = 0 \\ &\Rightarrow \lambda\left(-\frac{\theta}{2}a_1 - \frac{\theta}{2}a_2 + \lambda\right) = 0 \\ &\Rightarrow \lambda_1 = 0 \quad \text{tai} \quad \lambda_2 = \frac{\theta}{2}(a_1 + a_2). \end{aligned} \quad (56)$$

Ominaisarvon  $\lambda_2$  kerroin  $\frac{\theta}{2}$  on positiivinen, koska  $\theta \in (0, 1]$ . Dominoiva ominaisarvo on siis  $\lambda_d = \lambda_2$ .

**Mutantin muuttoliikestrategia ei ole nolla eikä yksi.** Tutkitaan vielä tilannetta, jossa  $m$  ei ole nolla eikä yksi ja muuttotodennäköisyys on sama molemmissa laikuissa eli  $m = m_{y,1} = m_{y,2}$  ja  $m \in (0, 1)$ . Matriisi  $M_n$  on muotoa

$$M_n = \begin{bmatrix} (1 - m + \frac{\theta m}{2})a_1 & \frac{\theta m}{2}a_2 \\ \frac{\theta m}{2}a_1 & (1 - m + \frac{\theta m}{2})a_2 \end{bmatrix}. \quad (57)$$

Determinantiksi saadaan

$$\begin{vmatrix} (1 - m + \frac{\theta m}{2})a_1 - \lambda & \frac{\theta m}{2}a_2 \\ \frac{\theta m}{2}a_1 & (1 - m + \frac{\theta m}{2})a_2 - \lambda \end{vmatrix}. \quad (58)$$

Matriisin  $M_n$  ominaisarvoksi saadaan [1]

$$\begin{aligned} \lambda_1 &= \frac{(1 - m + m\frac{\theta}{2})(a_1 + a_2) + \sqrt{(1 - m + m\frac{\theta}{2})^2(a_1 - a_2)^2 + a_1a_2m^2\theta^2}}{2} \\ \lambda_2 &= \frac{(1 - m + m\frac{\theta}{2})(a_1 + a_2) - \sqrt{(1 - m + m\frac{\theta}{2})^2(a_1 - a_2)^2 + a_1a_2m^2\theta^2}}{2}, \end{aligned} \quad (59)$$

joista dominoiva ominaisarvo on  $\lambda_1$ , koska neliöjuuren edessä oleva termi

$$\left(1 - m + m\frac{\theta}{2}\right)(a_1 + a_2)$$

on positiivinen. Tutkitaan dominoivan ominaisarvon merkkiä derivaatan avulla. Kun ominaisarvo  $\lambda_1$  derivoidaan mutantin muuttoliikestrategian  $m$  suhteen, saadaan

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial m}\lambda_1 &= \frac{1}{2} \left( \frac{\partial}{\partial m} \left(1 - m + m\frac{\theta}{2}\right)(a_1 + a_2) \right. \\ &\quad \left. + \frac{\partial}{\partial m} \sqrt{\left(1 - m + m\frac{\theta}{2}\right)^2(a_1 - a_2)^2 + a_1a_2m^2\theta^2} \right) \\ &= \frac{1}{2} \left( \left(\frac{\theta}{2} - 1\right)(a_1 + a_2) \right. \\ &\quad \left. + \frac{2(a_1 - a_2)^2 \left(\frac{\theta}{2} - 1\right) \left(1 - m + m\frac{\theta}{2}\right) + 2a_1a_2\theta^2m}{2\sqrt{\left(1 - m + m\frac{\theta}{2}\right)^2(a_1 - a_2)^2 + a_1a_2\theta^2m^2}} \right). \end{aligned} \quad (60)$$

Termi  $\left(\frac{\theta}{2} - 1\right)$  on pienempi kuin nolla, koska parametri  $\theta$  kuuluu välillä  $[0, 1]$ . Lisäksi tiedetään, että joko  $a_1$  tai  $a_2$  on suurempi kuin yksi, koska  $a_i$  kuvaa keskimääräistä jälkeläisten lukumäärää laikussa  $i$ . Lausekkeen

$$\frac{2(a_1 - a_2)^2 \left(\frac{\theta}{2} - 1\right) \left(1 - m + m\frac{\theta}{2}\right) + 2a_1a_2\theta^2m}{2\sqrt{\left(1 - m + m\frac{\theta}{2}\right)^2(a_1 - a_2)^2 + a_1a_2\theta^2m^2}}$$

merkin tutkiminen on jo hankalampaa. Nimittäjän on oltava ei-negatiivinen, koska siellä esiintyy neliöjuurilauseke. Osoittajassa termi  $(1 - m + m\frac{\theta}{2})$  on positiivinen. Myös neliöity termi  $(a_a - a_2)^2$  on positiivinen.

Parvisen [3] artikkelin mukaan, kun residenttipopulaatio on kiintopisteellä muuttoliike ei ole kannattavaa ja muuttoliike tulee ajautumaan nolnaan myös yleisessä tilantessa, kun laikkujen lukumäärä on  $n$ .

**Lause 4.6.** Jos residenttipopulaatio on kiintopisteellä, residenttin strategia  $m_x$  on attrahoiva, eli kelpoisuusgradientti on laskeva kohdassa  $m_x$ , pienillä mutaatioilla, paitsi jos pätee neutraali tilanne eli tilanne, jossa  $\theta = 1$  ja  $a_i = 1$  kaikilla  $i = 1, \dots, n$ .

*Todistus.* Todistettu artikkelissa [3] sivulla 547. □

Lauseen 4.6 mukaan jos residenttipopulaation attraktori on kiintopiste, niin mutanttipopulaatio, jonka muuttoliike on pienempää kuin residentin, voi tehdä invaasion. Jos mutanttipopulaatio saavuttaa stabiiliin kiintopisteen, toinen mutanttipopulaatio, jonka muuttoliike on vielä pienempää, voi taas tehdä invaasion. Jos kaikki invaasion tekevät mutanttipopulaatiot saavuttavat stabiilin kiintopisteen, muuttoliike konvergoi kohti nolaa. [3]

## 4.2 Muuttoliike 2-jaksollisen radan tapauksessa

Tutkitaan seuraavaksi muuttoliikkeen käyttäytymistä 2-jaksollisten ratojen tapauksessa. Matriisi  $H_n$  saadaan nyt kertomalla kaksi  $M_n$  matriisia eri  $a_j$  arvoilla, kun  $i = 1, 2, 3, 4$ .

$$H_n = \begin{bmatrix} (1 - m_{y,1} + \frac{\theta m_{y,1}}{2})a_1 & \frac{\theta m_{y,2}}{2}a_2 \\ \frac{\theta m_{y,1}}{2}a_1 & (1 - m_{y,2} + \frac{\theta m_{y,2}}{2})a_2 \\ (1 - m_{y,1} + \frac{\theta m_{y,1}}{2})a_3 & \frac{\theta m_{y,2}}{2}a_4 \\ \frac{\theta m_{y,1}}{2}a_3 & (1 - m_{y,2} + \frac{\theta m_{y,2}}{2})a_4 \end{bmatrix}. \quad (61)$$

Notaatioiden helpottamiseksi, merkitään  $m_{y,i} = m_i$ , kun  $i = 1, 2$ . Kun suoritetaan kaavan 61 kertolasku matriisiin laskusääntöjen mukaan, saadaan

$$H_n = \begin{bmatrix} (1 - m_1 + \frac{\theta m_1}{2})^2 a_1 a_3 & (1 - m_1 + \frac{\theta m_1}{2}) \frac{\theta m_2}{2} a_1 a_4 \\ + \frac{\theta m_2}{2} \frac{\theta m_1}{2} a_2 a_3 & + \frac{\theta m_2}{2} (1 - m_2 + \frac{\theta m_2}{2}) a_2 a_4 \\ \frac{\theta m_1}{2} (1 - m_1 + \frac{\theta m_1}{2}) a_1 a_3 & \frac{\theta m_1}{2} \frac{\theta m_2}{2} a_1 a_4 \\ + (1 - m_2 + \frac{\theta m_2}{2}) \frac{\theta m_1}{2} a_2 a_3 & + (1 - m_2 + \frac{\theta m_2}{2})^2 a_2 a_4 \end{bmatrix}. \quad (62)$$

Oletetaan, että muuttotodennäköisyys on sama molemmista laikuista, eli  $m_1 = m_2 = m$ . Matriisi  $H_n$  saadaan siis lopulta muotoon

$$H_n = \begin{bmatrix} (1 - m + \frac{\theta m}{2})^2 a_1 a_3 & (1 - m + \frac{\theta m}{2}) \frac{\theta m}{2} a_1 a_4 \\ + \frac{\theta m}{2} \frac{\theta m}{2} a_2 a_3 & + \frac{\theta m}{2} (1 - m + \frac{\theta m}{2}) a_2 a_4 \\ \frac{\theta m}{2} (1 - m + \frac{\theta m}{2}) a_1 a_3 & \frac{\theta m}{2} \frac{\theta m}{2} a_1 a_4 \\ +(1 - m + \frac{\theta m}{2}) \frac{\theta m}{2} a_2 a_3 & +(1 - m + \frac{\theta m}{2})^2 a_2 a_4 \end{bmatrix}. \quad (63)$$

Tutkitaan matriisin  $H_n$  alkioita tarkemmin. Tarkastellaan ensin diagonaalien alkioita. Kun alkio  $H_{11}$  kerrotaan auki, saadaan

$$\begin{aligned} a_1 a_3 - m a_1 a_3 + \frac{\theta m}{2} a_1 a_3 + m^2 a_1 a_3 - m a_1 a_3 - \frac{\theta m^2}{2} a_1 a_3 \\ + \frac{\theta m}{2} a_1 a_3 - \frac{\theta^2 m}{2} a_1 a_3 + \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_3 + \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_2 a_3. \end{aligned} \quad (64)$$

Kun termejä ryhmitellään, saadaan

$$\left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_3 + \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_2 a_3 + 2(1 - m) \frac{\theta m}{2} a_1 a_3 + (1 - m)^2 a_1 a_3. \quad (65)$$

Vastaavanlainen ryhmittely saadaan alkioille  $H_{22}$

$$\left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_2 a_4 + \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_4 + 2(1 - m) \frac{\theta m}{2} a_2 a_4 + (1 - m)^2 a_2 a_4. \quad (66)$$

Tämä on tapaus  $n = 2$  Parvisen artikkelissa [3] esitellystä yhtälöstä (9) sivulla 539. Kun tutkitaan ei-diagonaali alkioita  $H_{21}$ , saadaan auki kertomisen jälkeen termit

$$\frac{\theta m}{2} a_1 a_3 - \frac{\theta m^2}{2} a_1 a_3 + \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_3 + \frac{\theta m}{2} a_2 a_3 - \frac{\theta m^2}{2} a_2 a_3 + \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_2 a_3. \quad (67)$$

Ryhmittelemällä termit, saadaan

$$\left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_3 + \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_2 a_3 + (1 - m) \frac{\theta m}{2} a_1 a_3 + (1 - m) \frac{\theta m}{2} a_2 a_3. \quad (68)$$

Vastaavasti alkioille  $H_{12}$  saadaan

$$\left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_2 a_4 + \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_4 + (1 - m) \frac{\theta m}{2} a_2 a_4 + (1 - m) \frac{\theta m}{2} a_1 a_4. \quad (69)$$

Tämä vastaa Parvisen artikkelissa [3] esiteltyä yhtälöä (10) sivulla 539. Nyt kelpoisuus saadaan laskemalla matriisin  $H_n$  dominoiva ominaisarvo.

**Mutantti muuttoliikestrategia on nolla.** Jos mutantti ei muuta ollenkaan, eli  $m = 0$ , saadaan matriisi  $H_n$  muotoon

$$\begin{aligned}
H_n &= \begin{bmatrix} (1 - 0 + \frac{\theta \cdot 0}{2})^2 a_1 a_3 & (1 - 0 + \frac{\theta \cdot 0}{2}) \frac{\theta \cdot 0}{2} a_1 a_4 \\ + \frac{\theta \cdot 0}{2} \frac{\theta \cdot 0}{2} a_2 a_3 & + \frac{\theta \cdot 0}{2} (1 - 0 + \frac{\theta \cdot 0}{2}) a_2 a_4 \\ \frac{\theta \cdot 0}{2} (1 - 0 + \frac{\theta \cdot 0}{2}) a_1 a_3 & \frac{\theta \cdot 0}{2} \frac{\theta \cdot 0}{2} a_1 a_4 \\ +(1 - 0 + \frac{\theta \cdot 0}{2}) \frac{\theta \cdot 0}{2} a_2 a_3 & +(1 - 0 + \frac{\theta \cdot 0}{2})^2 a_2 a_4 \end{bmatrix} \\
&= \begin{bmatrix} a_1 a_3 & 0 \\ 0 & a_2 a_4 \end{bmatrix}.
\end{aligned} \tag{70}$$

Kyseessä on diagonaalimatriisi, joten ominaisarvot ovat matriisin diagonaalialkiot [7]. Eli saadaan kaksi ominaisarvoa

$$\lambda_1 = a_1 a_3 \quad \text{ja} \quad \lambda_2 = a_2 a_4.$$

Jos  $\lambda_j > 0$ , kun  $j = 1, 2$ , mutantti voi tehdä invaasion residenttipopulaatioon strategialla  $m_y = 0$ . [3]

**Mutantti muuttoliikestrategia on yksi.** Oletetaan seuraavaksi, että kaikki mutantit muuttavat, eli  $m = 1$ . Nyt matriisi  $H_n$  on muotoa

$$\begin{aligned}
H_n &= \begin{bmatrix} (1 - 1 + \frac{\theta}{2})^2 a_1 a_3 & (1 - 1 + \frac{\theta}{2}) \frac{\theta}{2} a_1 a_4 \\ + \frac{\theta}{2} \frac{\theta}{2} a_2 a_3 & + \frac{\theta}{2} (1 - 1 + \frac{\theta}{2}) a_2 a_4 \\ \frac{\theta}{2} (1 - 1 + \frac{\theta}{2}) a_1 a_3 & \frac{\theta}{2} \frac{\theta}{2} a_1 a_4 \\ +(1 - 1 + \frac{\theta}{2}) \frac{\theta}{2} a_2 a_3 & +(1 - 1 + \frac{\theta}{2})^2 a_2 a_4 \end{bmatrix} \\
&= \begin{bmatrix} \frac{\theta^2}{4} a_1 a_3 + \frac{\theta^2}{4} a_2 a_3 & \frac{\theta^2}{4} a_1 a_4 + \frac{\theta^2}{4} a_2 a_4 \\ \frac{\theta^2}{4} a_1 a_3 + \frac{\theta^2}{4} a_2 a_3 & \frac{\theta^2}{4} a_1 a_4 + \frac{\theta^2}{4} a_2 a_4 \end{bmatrix}.
\end{aligned} \tag{71}$$

Determinantiksi saadaan

$$\begin{vmatrix} \frac{\theta^2}{4} a_1 a_3 + \frac{\theta^2}{4} a_2 a_3 - \lambda & \frac{\theta^2}{4} a_1 a_4 + \frac{\theta^2}{4} a_2 a_4 \\ \frac{\theta^2}{4} a_1 a_3 + \frac{\theta^2}{4} a_2 a_3 & \frac{\theta^2}{4} a_1 a_4 + \frac{\theta^2}{4} a_2 a_4 - \lambda \end{vmatrix}. \tag{72}$$

Ratkaistaan ominaisarvot asettamalla determinantti (72) nolaksi. Saadaan

$$\begin{aligned}
&\Rightarrow \left(\frac{\theta^2}{4}a_1a_3 + \frac{\theta^2}{4}a_2a_3 - \lambda\right)\left(\frac{\theta^2}{4}a_1a_4 + \frac{\theta^2}{4}a_2a_4 - \lambda\right) \\
&- \left(\frac{\theta^2}{4}a_1a_4 + \frac{\theta^2}{4}a_2a_4\right)\left(\frac{\theta^2}{4}a_1a_3 + \frac{\theta^2}{4}a_2a_3\right) = 0 \\
&\Rightarrow \left(\frac{\theta^2}{4}\right)^2 a_1a_3a_1a_4 + \left(\frac{\theta^2}{4}\right)^2 a_1a_3a_2a_4 - \frac{\theta^2}{4}a_1a_3\lambda + \left(\frac{\theta^2}{4}\right)^2 a_2a_3a_1a_4 + \\
&\left(\frac{\theta^2}{4}\right)^2 a_2a_3a_2a_4 - \frac{\theta^2}{4}a_2a_3\lambda - \frac{\theta^2}{4}a_1a_4\lambda - \frac{\theta^2}{4}a_2a_4\lambda + \lambda^2 \\
&- \left[ \left(\frac{\theta^2}{4}\right)^2 a_1a_3a_1a_4 + \left(\frac{\theta^2}{4}\right)^2 a_1a_3a_2a_4 + \left(\frac{\theta^2}{4}\right)^2 a_2a_3a_1a_4 + \left(\frac{\theta^2}{4}\right)^2 a_2a_3a_2a_4 \right] \\
&= -\frac{\theta^2}{4}a_1a_3\lambda - \frac{\theta^2}{4}a_2a_3\lambda - \frac{\theta^2}{4}a_1a_4\lambda - \frac{\theta^2}{4}a_2a_4\lambda + \lambda^2 \\
&\Rightarrow \lambda\left(-\frac{\theta^2}{4}a_1a_3 - \frac{\theta^2}{4}a_2a_3 - \frac{\theta^2}{4}a_1a_4 - \frac{\theta^2}{4}a_2a_4 + \lambda\right) = 0.
\end{aligned} \tag{73}$$

Ominaisarvoiksi saadaan siis

$$\lambda_1 = 0 \quad \text{ja} \quad \lambda_2 = \frac{\theta^2}{4}a_1a_3 + \frac{\theta^2}{4}a_2a_3 - \frac{\theta^2}{4}a_1a_4 - \frac{\theta^2}{4}a_2a_4, \tag{74}$$

joista dominoiva ominaisarvo on  $\lambda_d = \lambda_2$ . Dominoiva ominaisarvo voi tässä tapauksessa olla pienempi tai suurempi kuin yksi riipuen  $a_i$ ,  $i = 1, 2, 3, 4$ , arvoista.

**Mutantti muuttoliikestrategia ei ole nolla eikä yksi.** Tutkitaan vielä yleisempää tilannetta, jossa  $m \in (0, 1)$ . Matriisi  $H_n$  pysyy siis muodossa

$$H_n = \begin{bmatrix} (1 - m + \frac{\theta m}{2})^2 a_1 a_3 & (1 - m + \frac{\theta m}{2}) \frac{\theta m}{2} a_1 a_4 \\ + \frac{\theta m}{2} \frac{\theta m}{2} a_2 a_3 & + \frac{\theta m}{2} (1 - m + \frac{\theta m}{2}) a_2 a_4 \\ \frac{\theta m}{2} (1 - m + \frac{\theta m}{2}) a_1 a_3 & \frac{\theta m}{2} \frac{\theta m}{2} a_1 a_4 \\ +(1 - m + \frac{\theta m}{2}) \frac{\theta m}{2} a_2 a_3 & +(1 - m + \frac{\theta m}{2})^2 a_2 a_4 \end{bmatrix}. \tag{75}$$

Muodostetaan determinantti, jonka perusteella ominaisarvot voidaan laskea

$$\begin{vmatrix} (1 - m + \frac{\theta m}{2})^2 a_1 a_3 & (1 - m + \frac{\theta m}{2}) \frac{\theta m}{2} a_1 a_4 \\ + \frac{\theta m}{2} \frac{\theta m}{2} a_2 a_3 - \lambda & + \frac{\theta m}{2} (1 - m + \frac{\theta m}{2}) a_2 a_4 \\ \frac{\theta m}{2} (1 - m + \frac{\theta m}{2}) a_1 a_3 & \frac{\theta m}{2} \frac{\theta m}{2} a_1 a_4 \\ +(1 - m + \frac{\theta m}{2}) \frac{\theta m}{2} a_2 a_3 & +(1 - m + \frac{\theta m}{2})^2 a_2 a_4 - \lambda \end{vmatrix}. \tag{76}$$

Ominaisarvoiksi saadaan (liite C)



$$\lambda_i = \frac{-b \pm \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a},$$

missä

$$\begin{aligned} c &= 1 - 2m - 2m^2 - 4m^3 + m^4 + 2\theta m - 6\theta m^2 - 2\theta m^3 + 2\theta m^4 \\ &\quad + \theta^2 m^2 - 2\theta^2 m^3 + \theta^2 m^4, \\ b &= -\left(a_1 a_3 - 2m a_1 a_3 + m^2 a_1 a_3 + \theta m a_1 a_3 - \theta m^2 a_1 a_3 + \frac{\theta^2 m^2}{4} a_1 a_3 + \frac{\theta^2 m^2}{4} a_2 a_3\right. \\ &\quad \left. + \frac{\theta^2 m^2}{4} a_1 a_4 + a_2 a_4 - 2m a_2 a_4 + \theta m a_2 a_4 - \theta m^2 a_2 a_4 + m^2 a_2 a_4 + \frac{\theta^2 m^2}{4} a_2 a_4\right) \end{aligned}$$

ja  $a = 1$ . Lausekkeita  $b$  ja  $c$  voidaan sieventää muotoon

$$\begin{aligned} c &= -2(\theta^2 + \theta + 2)m^3 + (\theta^2 - 6\theta - 2)m^2 + (\theta + 1)^2 m^4 + 2(\theta - 1)m + 1 \\ b &= -\left(a_1 a_3 \left(1 - 2m + m^2 + \theta m - \theta m^2 + \frac{\theta^2 m^2}{4}\right)\right. \\ &\quad \left.+ a_2 a_4 \left(1 - 2m + m^2 + \theta m - \theta m^2 + \frac{\theta^2 m^2}{4}\right) + \frac{\theta^2 m^2}{4} (a_2 a_3 + a_1 a_4)\right) \\ &= -\left((a_1 a_3 + a_2 a_4) \left(1 - 2m + m^2 + \theta m - \theta m^2 + \frac{\theta^2 m^2}{4}\right) + \frac{\theta^2 m^2}{4} (a_2 a_3 + a_1 a_4)\right) \\ &= -\left((a_1 a_3 + a_2 a_4) \left(\frac{1}{4}(\theta m - 2m + 2)^2\right) + \frac{\theta^2 m^2}{4} (a_2 a_3 + a_1 a_4)\right). \end{aligned} \tag{77}$$

Dominoiva ominaisarvo on

$$\lambda_1 = \frac{-b + \sqrt{b^2 - 4ac}}{2a}, \tag{78}$$

jossa  $a = 1$  ja  $b$  ja  $c$  ovat yhtälön (77) mukaisia. Lasketaan dominoivan ominaisarvon  $\lambda_1$  derivaatta mutantin muuttoliikestrategian  $m$  suhteen. Saadaan

$$\begin{aligned} \frac{\partial}{\partial m} \lambda_1 &= \frac{1}{2} \left[ \left( \frac{(a_2 a_4 + a_1 a_3)(\theta - 2)(\theta m - 2m + 2) + (a_1 a_4 + a_2 a_3)\theta^2 m}{2} \right) \right. \\ &\quad + \frac{1}{2\sqrt{b^2 - 4c}} \cdot \left( 2 \left( \frac{(a_2 a_4 + a_1 a_3)(\theta - 2)(\theta m - 2m + 2)(a_1 a_4 + a_2 a_3)\theta m}{2} \right) \right. \\ &\quad \cdot \left( \frac{(a_2 a_4 + a_1 a_3)(\theta m - 2m + 2)^2 + (a_1 a_4 + a_2 a_3)\theta^2 m^2}{4} \right) \\ &\quad \left. \left. - 4(4(\theta + 1)^2 m^3 - 6(\theta^2 + \theta + 2)m^2 + 2(\theta^2 - 6\theta - 2)m + 2(\theta - 1)) \right) \right]. \end{aligned} \tag{79}$$

Dominoivan ominaisarvon merkin määrittäminen on jo hankalaa. Kuitenkin Parvisen artikkelin [3] sekä Doebelin ja Ruxtonin artikkelin [8] mukaan on olemassa tilanteita, joissa muuttoliike voi johtaa evolutiiviseen haarautumiseen 2-jaksollisen radan tapauksessa. Tutkitaan näitä tilanteita numeerisesti Mathematica-ohjelmiston avulla.

**Evolutiivinen haarautuminen.** Evolutiivinen haarautuminen tarkoittaa tilannetta, jossa mutaatio on tapahtunut ja mutantin ja residentin strategiat tulevat loitonemaan toisistaan [1].

Evolutiivinen haarautuminen on merkittävä prosessi eliöiden kehityksen kannalta. Monet lajit ovat kehittyneet samasta kantalaajista. Lajit ovat voineet kuitenkin olla maantieteellisesti hyvinkin eristyneet toisistaan, joten yksilöt ovat kehittyneet hyvin erilaisiksi, omiksi lajeikseen. Yksi tunnetuin esimerkki tällaisesta lajien kehityksestä on Darwininpeipot (*Darwininsirkut*). Peippopulaatiot olivat maantieteellisesti eristäytyneet toisistaan ja näin ollen kehittyivät omiksi lajeikseen. [9]

Evolutiivinen haarautuminen voi olla mahdollista myös ilman maantieteellistä eristäytyneisyyttä. Dieckmannin ja Doebelin julkaisemassa artikkelissa [10] esitetään tilanteita, joissa evolutiivinen haarautuminen johtuu kilpailusta resurssien suhteen.

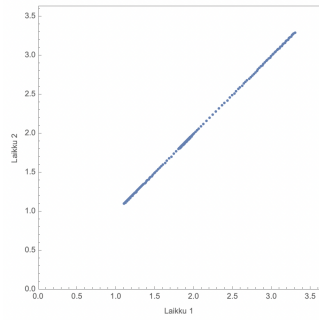
### 4.3 Muuttoliikkeen tutkiminen numeerisesti

Tutkitaan muuttoliikettä numeerisesti Mathematica-ohjelmistolla suoritettujen simulointien avulla (liite D). Kyseistä Mathematica -koodia on tarkasteltu Dynaamisen peliteorian jatkokurssin demoissa keväällä 2021. Tutkitaan kahden laikun tilannetta, jossa kasvufunktio on molemmissa laikuissa Rickerin kasvumallin (6) mukainen. Saadaan siis yhtälöt

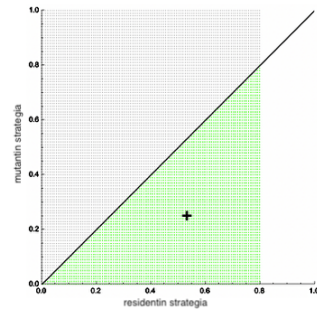
$$\begin{cases} x_1' = (1 - m + \theta \frac{m}{2})re^{-x_1}x_1 + \theta \frac{m}{2}re^{-x_2}x_2 \\ x_2' = (1 - m + \theta \frac{m}{2})re^{-x_2}x_2 + \theta \frac{m}{2}re^{-x_1}x_1. \end{cases} \quad (80)$$

Tutkitaan, mitä tapahtuu, kun muutellaan parametrin  $\theta$  arvoja. Asetetaan parametrien arvoiksi  $r = 9$ , suurin näytettävä residentin muuttotodennäköisyys  $m = 0,8$ , laikun 1 koko aluksi on 1,2 ja laikuin 2 koko aluksi on 1,3. Kuvassa 10 on esitetty tilanne, jossa  $\theta = 0,6$ .

Kaavan (15) mukaan  $r^* = 6,12$ . Positiivinen kiintopiste on siis stabiili. Lauseen 4.6 mukaan muuttoliike ei ole kannattavaa kiintopisteessä. Myös kuvasta 10 a) huomataan, että populaatiodynamiikka on positiivisella kiintopisteellä. Kuvassa 10 b) taas on piirretynä PIP-kuva eli parittainen invaasiodiagrammi. PIP-kuvassa x-akselilla on residentin muuttostrategia ja y-akselilla on mutantin muuttostrategia. Tässä tapauksessa molemmat akselit voivat saada siis arvoja väliltä  $[0, 1]$ . Nyt määriteltiin, että suurin näytettävä residentin muuttotodennäköisyys on  $m_x = 0,8$ , joten x-akseli ei voi saada arvoja väliltä  $(0, 8; 1]$ . Kelpoisuuden merkki on esitetty eri väreillä. Jos väri on vihreä, kelpoisuus on positiivinen. Lisäksi vihreän alueen kohdalle on merkitty plusmerkki, joka viittaa positiiviseen kelpoisuuteen. Jos taas väri on harmaa, kelpoisuus on negatiivinen. Huomataan, että kuvassa 10 b) diagonaalin yläpuolella on harmaa alue ja alapuolella on vihreä alue. Kelpoisuusgradientti on siis negatiivinen ja muuttoliike tulee katoamaan.



(a) Kiintopiste on stabiili, koska  $r^* = 6,12$ .

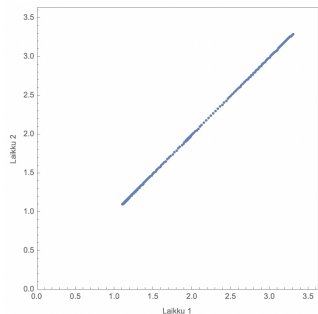


(b) PIP-kuvan mukaan muuttoliike katoaa.

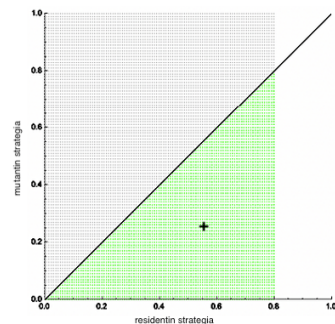
Kuva 10: Laikkujen koot ja PIP-kuva, kun  $r = 9$ ,  $m = 0,8$ , laikun 1 koko aluksi on 1,2, laikun 2 koko aluksi on 2 ja  $\theta = 0,6$ .

Kuvassa 11 muuten kaikki parametrit ovat kuten edellä, mutta parametrin  $\theta$  arvo on nyt 0,7. Kaavan (15) mukaan  $r^* = 6,84$  eli positiivinen kiintopiste on stabiili. Huomataan, että kuva 11 ei ole juurikaan muuttunut kuvasta 10.

Kun edelleen kasvatetaan parametrin  $\theta$  arvoa, muutosta ei siltikään tapahdu PIP-kuvissa. Kuvassa 12 parametri  $\theta = 0,8$ , jolloin  $r^* = 7,56 > e^2$ . Edelleen PIP-kuvassa diagonaalin alapuolella on vihreä alue ja yläpuolella on harmaa alue. Muuttoliike tulee siis häviämään.

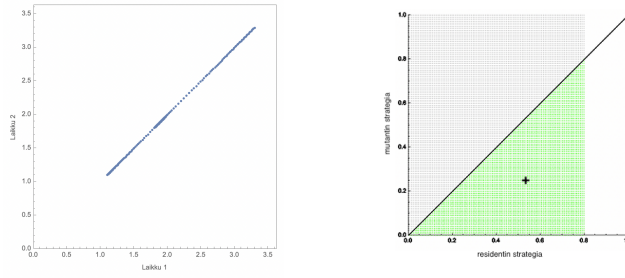


(a) Kiintopiste on stabiili, koska  $r^* = 6,84$ .



(b) PIP-kuvan mukaan muuttoliike katoaa.

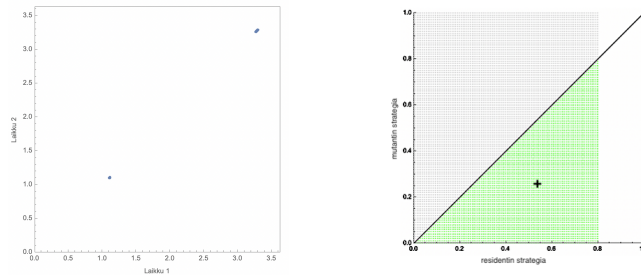
Kuva 11: Laikkujen koot ja PIP-kuva, kun  $r = 9$ ,  $m = 0,8$ , laikun 1 koko aluksi on 1,2, laikun 2 koko aluksi on 2 ja  $\theta = 0,7$ .



(a) Kiintopiste ei ole stabiili, koska  $r^* = 7,56$ . (b) PIP-kuvan mukaan muuttoliike katoaa.

Kuva 12: Laikkujen koot ja PIP-kuva, kun  $r = 9$ ,  $m = 0,8$ , laikun 1 koko aluksi on 1,2, laikun 2 koko aluksi on 2 ja  $\theta = 0,8$ .

Kuvassa 13 a) huomataan, että dynamiikka on muuttunut verrattuna kuviin 10-12. Kaavan (15) mukaan  $r^* = 8,928 > e^2$ , joten mallin dynamiikka on jaksollisella radalla eikä kiintopisteellä. Populaation koko näyttäisi olevan keskittynyt joko hyvin pieniin lukuihin tai suuriin lukuihin. Mallin dynamiikka on siis samanvaiheisella jaksollisella radalla. Kuitenkin PIP-kuva on edelleen samannäköinen. Kuvassa 13 parametrin  $\theta$  arvo on jo lähestulkoon yksi,  $\theta = 0,99$ , mutta edelleen PIP-kuvan mukaan muuttoliike katoaa.



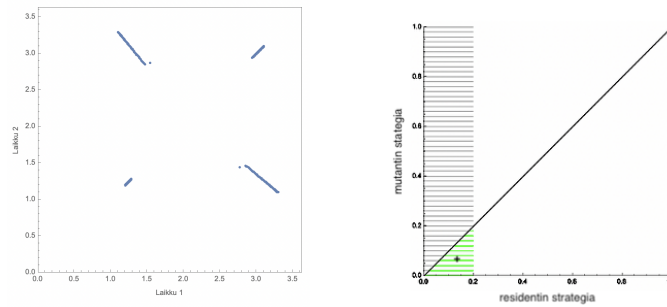
(a) Dynamiikka on samanvaiheisella jaksollisella radalla,  $r^* = 8,928$ . (b) PIP-kuvan mukaan muuttoliike katoaa.

Kuva 13: Laikkujen koot ja PIP-kuva, kun  $r = 9$ ,  $m = 0,8$ , laikun 1 koko aluksi on 1,2, laikun 2 koko aluksi on 2 ja  $\theta = 0,99$ .

Parvisen artikkelissa [3] on löydetty tilanne Rickerin kavufunktiolla, missä evolutiivinen haarautuminen on mahdollista. Parametrit ovat  $r_1 = 10$  ja  $r_2 = 9$  sekä skaalaustekijöiksi on valittu  $\gamma_1 = 1$  ja  $\gamma_2 = 1,1$ . Lähestulkoon kaikilla parametrin  $\theta$  arvoilla muuttoliike tulee häviämään luonnonvalinnan seurauksena. Kun  $\theta \approx 1$ , evolutiivinen haarautuminen on mahdollista.

Pyritään seuraavaksi löytämään tilanne, jossa populaation dynamiikka on eri-vaiheisella 2-jaksollisella radalla. Nyt parametrien arvot ovat  $r = 9$ , laikun 1 koko aluksi on 2,5, laikun 2 koko aluksi on 1 ja suurin näytettävä residentin muuttoliike-strategia on  $m_x = 0,2$ . Kun  $\theta = 0,6$ , kaavan (15) mukaan  $r^* = 8,28$  eli kiintopiste

ei ole stabiili. Kuvasta 14 a) huomataan, että populaatiodynamiikka on jaksollisella radalla. Kuvan 14 a) perusteella näyttäisi siltä, että mallin dynamiikassa on sekä samanvaiheinen että erivaiheinen rata. Kuvassa 14 b) PIP-kuvan x-akselilla on edelleen residentin muuttostrategia ja y-akselilla on mutantin muuttostrategia. Koska määriteltiin, että suurin residentin muuttoliikestrategia on 0,2, x-akseli saa arvoja vain välillä  $[0; 0,2]$ . Huomataan, että diagonaalien alapuolella on vihreä alue ja yläpuolella on harmaa alue. Muuttoliike tulee siis häviämään.

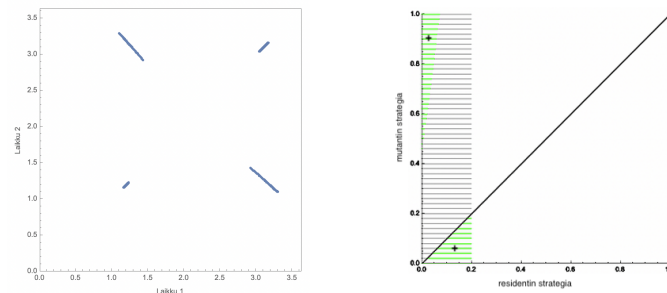


(a) Populaatiodynamiikka on jaksollisilla radoilla,  $r^* = 8,28$ .

(b) PIP-kuvan mukaan muuttoliike katoaa.

Kuva 14: Laikkujen koot ja PIP-kuva, kun  $r = 9$ ,  $m = 0,2$ , laikun 1 koko aluksi on 2,5, laikun 2 koko aluksi on 1 ja  $\theta = 0,6$ .

Kuvassa 15 b) huomataan, että myös diagonaalien yläpuolelle alkaa muodostumaan vihreä alue, kun  $\theta = 0,7$  ja kaavan (15) mukaan  $r^* = 8,46$ . Alue on kuitenkin vielä liian korkealla eikä suoraan diagonaaliviivan yläpuolella, joten muuttoliike tulee edelleen häviämään.



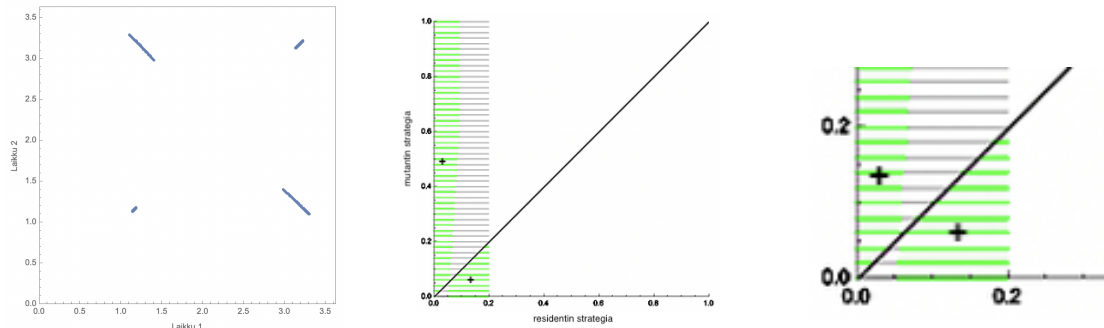
(a) Populaatiodynamiikka on jaksollisilla radoilla,  $r^* = 8,46$ .

(b) PIP-kuvan mukaan muuttoliike katoaa.

Kuva 15: Jaksollisen dynamiikan laikkujen koot ja PIP-kuva, kun  $r = 9$ ,  $m = 0,2$ , laikun 1 koko aluksi on 2,5, laikun 2 koko aluksi on 1 ja  $\theta = 0,7$ .

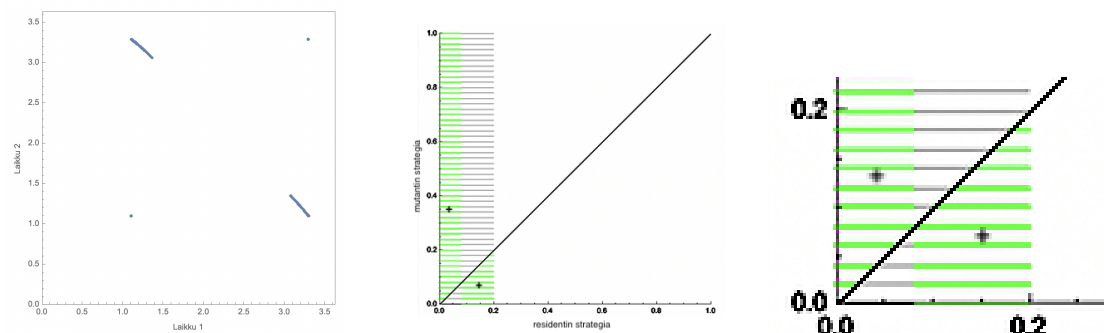
Kuvissa 16 b) ja 17 b) huomataan, että PIP-kuvissa on vihreä alue sekä suoraan diagonaalien yläpuolella että alapuolella. Kuvassa 16 parametri  $\theta = 0,8$  sekä  $r^* = 8,64$  ja kuvassa 17 parametri  $\theta = 0,99$  sekä  $r^* = 8,982$ . Piste, jossa vihreät alueet leikkaavat diagonaalilla on singulaarinen strategia. Singulaarinen strategia

on attrahoiva, koska sen vasemmalla puolella kelpoisuusgradientti on positiivinen ja sen oikealla puolella kelpoisuusgradientti on negatiivinen [1]. Siinä pisteessä voi tapahtua evolutiivinen haarautuminen.



(a) Populaatiodynamiikka on jaksollisilla radoilla,  $r^* = 8,64$ . (b) PIP-kuvan mukaan evolutiivinen haarautuminen on mahdollista. (c) Suurennos dynamiikan PIP-kuvasta singulaarisen strategian kohdalta.

Kuva 16: Jaksollisen dynamiikan laikkujen koot ja PIP-kuva, kun  $r = 9$ ,  $m = 0,2$ , laikun 1 koko aluksi on 2,5, laikun 2 koko aluksi on 1 ja  $\theta = 0,8$ .



(a) Populaatiodynamiikka on jaksollisilla radoilla,  $r^* = 8,982$ . (b) PIP-kuvan mukaan evolutiivinen haarautuminen on mahdollista. (c) Suurennos dynamiikan PIP-kuvasta singulaarisen strategian kohdalta.

Kuva 17: Jaksollisen dynamiikan laikkujen koot ja PIP-kuva, kun  $r = 9$ ,  $m = 0,2$ , laikun 1 koko aluksi on 2,5, laikun 2 koko aluksi on 1 ja  $\theta = 0,9$ .

Dynaamisen peliteorian-luentomonisteessa [1] on tehty simulointeja niin, että on otettu huomioon myös samanvaiheinen rata, joka on olemassa erivaiheisen radan kanssa. Tämä johtuu siitä, että erivaiheinen rata on olemassa hyvin pienillä muutto-liikestrategian arvoilla. Luentomonisteessa [1] on saatu tulos, että kun erivaiheisella radalla tapahtuu evolutiivinen haarautuminen, niin metapopulaatio vaihtaa attraktoria samanvaiheiselle radalle.

Simulointien avulla löydettiin tapauksia, joissa evolutiivinen haarautuminen on mahdollista. Huomattiin, että erivaiheisella radalla evolutiivinen haarautuminen on mahdollista huomattavasti pienemmillä parametrin  $\theta$  arvoilla. Samanvaiheisella radalla evolutiivinen haarautuminen on mahdollista, kun  $\theta \approx 1$ .

## 5 Yhteenveto

Tämän tutkielman tarkoituksena oli esitellä diskreettiaikainen matapopulaatiomalli ja tutkia kyseisen mallityypin ominaisuuksia, kun laikkujen määrä oli kaksi. Tutkielman aluksi esiteltiin diskreettiaikainen matapopulaatiomalli ja määriteltiin sen parametrit.

Kappaleessa 3 tarkasteltiin mallin dynamiikkaa kahdella erilaisella attraktorityypillä. Ensin tarkasteltiin symmetristä kiintopistettä ja sen stabiilisuutta. Kasvufunktioina käytettiin Rickerin kasvumallia sekä Bevertonin ja Holtin kasvumallia. Tarkastelut tehtiin analyttisesti sekä numeerisesti. Toinen attraktorityyppi, joka esiteltiin oli jaksollinen rata. Jaksollisten ratojen dynamiikkaa tutkittiin numeeristen simulointien avulla.

Kappaleessa 4 tarkastelun kohteena oli muuttoliike diskreettiaikaisessa mallityypissä. Muuttoliikettä tutkittiin kiintopisteessä sekä 2-jaksollisella radalla. Muuttoliikkeen tarkasteluja tehtiin analyttisesti sekä numeerisesti. Saatiin tulos, että kun residenttipopulaatio on kiintopisteellä, mutanttipopulaation muuttoliike konvergoi kohti nollaa. Kun tarkasteltiin muuttoliikettä 2-jaksollisella radalla, huomattiin, että muuttoliike on kannattavaa joillain parametrien arvoilla. Samanvaiheisella 2-jaksollisella radalla evolutiivinen haarautuminen oli mahdollista, kun parametrin  $\theta$  arvo oli lähellä yhtä. Erivaiheisella 2-jaksollisella radalla evolutiivinen haarautuminen oli mahdollista pienemmällä parametrin  $\theta$  arvoilla.

Työssä esiteltiin diskreettiaikainen mallityyppi, jossa oli paljon yksinkertaistavia oletuksia. Tulevaisuudessa voisi olla mielekäästä tutkia, miten tulokset muuttuvat, kun malliin ei tehdä niin paljon oletuksia.

## Lähteet

- [1] Parvinen, K. (2021). *Dynaaminen peliteoria*; luentomoniste.
- [2] Dercole, F.; Rinaldi, S. (2008). *Analysis of Evolutionary Processes : The Adaptive Dynamics Approach and Its Applications*. Princeton University Press.
- [3] Parvinen, K. (1999). Evolution of Migration in a Metapopulation. *Bulletin of Mathematical Biology*, 61.
- [4] Capasso, V.; Morale, D. (2005). Mathematical Models for HIV Transmission Among Injecting Drug Users. *Deterministic and Stochastic Models of AIDS Epidemics and HIV Infections with Intervention*.
- [5] Quinn, T. (2013). Population dynamics. DOI:10.1002/9780470057339.vap028 .pub2.
- [6] Harjulehto, P.; Klén R.; Koskenoja, M. (2016). *Analyysiä reaalityytilillä, osa 2*. Helsinki: Unigrafia Oy.
- [7] Shilov, G. E. (2012). *Linear Algebra*. Dover Publications.
- [8] Doebeli, M.; Ruxton, G.D. (1997). Evolution of Dispersal Rates in Metapopulation Models: Branching and Cyclic Dynamics in Phenotype Space. *Evolution*, 51(6).
- [9] Sulloway, F.J. (1982). Darwin and His Finches: The Evolution of a Legend. *Journal of the History of Biology*, 15(1).
- [10] Dieckmann, U.; Doebeli, M. (1999). On the origin of species by sympatric speciation. *Nature*, 400.



# Liitteet

## A Kiintopistedynamiikka-kappaleessa käytetyt komennot

Seuraavaa koodia on käytetty piirtämään kuvaajat kappaleessa 3.1.1.

```
g[x_] := (1 - 0.9 + 0.5*0.9)*x*Exp[-x]*3;  
f[x_] := x;  
m[x_] := 0.5008+0.49919*(x-0.5008);  
Show[{Plot[g[x], {x, 0, 3}, PlotStyle -> Purple],  
      Plot[f[x], {x, 0, 2}, PlotStyle -> Black],  
      Plot[m[x], {x, 0.2, 1.5}, PlotStyle -> Red]},  
      PlotRange -> All,  
      AxesOrigin -> {0, 0}]
```

```
l[x_] := (1 - 0.1 + 0.1*0.9)*x*Exp[-x]*10;  
m[x_] := x;  
n[x_] := 2.292 - 1.2924*(x - 2.293);  
p[x_] := -x+4.585;  
Show[{Plot[l[x], {x, 0, 5}, PlotStyle ->  
          Green],  
      Plot[m[x], {x, 0, 4}, PlotStyle -> Black],  
      Plot[n[x], {x, 0.5, 4}, PlotStyle -> Red],  
      Plot[p[x], {x, 0.5, 4}, PlotStyle -> Blue]},  
      PlotRange -> All,  
      AxesOrigin -> {0, 0}, AspectRatio -> automatic]
```

```
g[x_] := (1 - 0.1 + 0.9*0.1)*x*Exp[-x]*3;  
f[x_] := x;  
m[x_] := 1.0886 - 0.0886*(x - 1.0886);  
p[x_] := -x+2.17712;  
Show[{Plot[g[x], {x, 0, 4}, PlotStyle ->  
          Orange],  
      Plot[f[x], {x, 0, 1.8}, PlotStyle -> Black],  
      Plot[m[x], {x, 0.25, 2.5}, PlotStyle -> Red],  
      Plot[p[x], {x, 0.25, 1.8}, PlotStyle -> Blue]},  
      PlotRange -> All,  
      AxesOrigin -> {0, 0}, AspectRatio -> automatic]
```

Seuraavaa koodia on käytetty piirtämään kuvaajat kappaleessa 3.1.2.

```
g[x_] := (1 - 0.9+0.9*0.9)*(6/ (1+0.5*x))*x;  
f[x_] := x;  
Show[{Plot[g[x], {x, 0, 15}, PlotStyle -> Purple],  
      Plot[f[x], {x, 0, 15}, PlotStyle -> Black]},  
      PlotRange -> All,
```

```

AxesOrigin -> {0, 0}]

g[x_] := (1 - 0.9+0.1*0.9)*(6/ (1+0.05*x))*x;
f[x_] := x;
Show[{Plot[g[x], {x, 0, 4}, PlotStyle ->Blue],
      Plot[f[x], {x, 0, 4}, PlotStyle -> Black]},
      PlotRange -> All,
      AxesOrigin -> {0, 0}]

```

## B Jaksollisten ratojen dynamiikka-kappaleessa käytetyt komennot

### Bifurkaatio

```

f[x_, r_] := r*x*(1 - x);
Pisteet[r_] := Module[{alku, lista},
  alku = Nest[f[#, r] &, 0.2, 1500];
  lista = NestList[f[#, r] &, alku, 50];
  Union[lista]];
KoordPisteet[r_] :=
  With[{apu = Pisteet[r]},
    Table[{r, apu[[i]]}, {i, 1, Length[apu]}]];
isolista = Table[KoordPisteet[r],
  {r, 1, 3.5, 0.01}];
ListPlot[Flatten[isolista, 1]]

```

### Populaatioiden kokojen laskeminen R-ohjelmiston avulla (erivaiheinen ratta)

```

laikku1 <- function(x1, x2){
  x1_uusi <- 9.45*exp(-x1)*x1+0.45*exp(-x2)*x2
  return(x1_uusi)
}

```

```

laikku2 <- function(x1, x2){
  x2_uusi <- 9.45*exp(-x2)*x2+0.45*exp(-x1)*x1
  return(x2_uusi)
}

```

```
#alkuarvojen asettaminen
```

```
a0=1
```

```
b0=3
```

```

for(i in 1:15){
  a1 <- laikku1(a0,b0)
  b1 <- laikku2(a0,b0)
  print(c(a1, b1))
}

```

```

        for(j in 1:15){
            a0=a1
            b0=b1
        }
    }

```

### Populaatioiden kokojen piirtäminen Mathematica-ohjelmistolla

```

data1 = {{1,1},{2,3.54},{3,1.11},{4, 3.52},{5,1.14},
        {6,3.5},{7,1.15},{8,3.49},{9,1.16},
        {10,3.48},{11,1.17},{12,3.48},{13,1.18},
        {14,3.48},{15,1.18}}
data2 = {{1,3},{2,1.58},{3,3.12},{4, 1.46},{5, 3.25},
        {6,1.36},{7,3.35},{8,1.27},{9,3.41},
        {10,1.22},{11,3.45},{12,1.2},{13,3.46},
        {14,1.19},{15,3.47}}

```

```

ListPlot[{data1, data2},
        Joined -> {True, True},
        PlotRange -> All, PlotStyle ->{Red, Purple},
        AxesLabel->{aika, koko}]

```

### Populaatioiden kokojen laskeminen R-ohjelmiston avulla (samanvaiheinen rata)

```

laikku1 <- function(x1, x2){
    x1_uusi <- 9.45*exp(-x1)*x1+0.405*exp(-x2)*x2
    return(x1_uusi)
}

```

```

laikku2 <- function(x1, x2){
    x2_uusi <- 8.505*exp(-x2)*x2+0.45*exp(-x1)*x1
    return(x2_uusi)
}

```

#alkuarvojen asettaminen

```

a0=1
b0=1.5

```

```

for(i in 1:15){
    a1 <- laikku1(a0,b0)
    b1 <- laikku2(a0,b0)
    print(c(a1, b1))
    for(j in 1:15){
        a0=a1
        b0=b1
    }
}

```

### Populaatioiden kokojen piirtäminen Mathematica-ohjelmistolla

```

data1 = {{1,1},{2,3.61},{3,0.98},{4, 3.62},{5, 0.97},
        {6,3.62},{7,0.97},{8,3.62},{9,0.96},
        {10,3.62},{11,0.96},{12,3.62},{13,0.96},
        {14,3.62},{15,0.96}}
data2 = {{1,1.5},{2,3.01},{3,1.3},{4, 3.18},{5, 1.17},
        {6,3.25},{7,1.11},{8,3.28},{9,1.0},
        {10,3.28},{11,1.09},{12,3.28},{13,1.09},
        {14,3.28},{15,1.09}}

```

```

ListPlot[{data1, data2},
  Joined -> {True, True}, PlotRange -> All,
  PlotStyle -> {Green, Black},
  AxesLabel -> {aika, koko}]

```

## C Ominaisarvon laskeminen jaksollisella radalla

Diagonaalialkioiden kertominen keskenään.

$$\left[ \begin{array}{l} a_1 a_3 - 2m a_1 a_3 + m^2 a_1 a_3 + \theta m a_1 a_3 - \theta m^2 a_1 a_3 + \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_3 + \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_2 a_3 - \lambda \\ \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_4 + a_2 a_4 - 2m a_2 a_4 + \theta m a_2 a_4 - \theta m^2 a_2 a_4 + m^2 a_2 a_4 + \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_2 a_4 - \lambda \end{array} \right] *$$

$$\begin{aligned} \Rightarrow & \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_3 a_1 a_4 + a_1 a_3 a_2 a_4 - 2m a_1 a_3 a_2 a_4 + \theta m a_1 a_3 a_2 a_4 - \theta m^2 a_1 a_3 a_2 a_4 \\ & + m^2 a_1 a_3 a_2 a_4 + \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_3 a_2 a_4 - \lambda a_1 a_3 - 2m \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_3 a_1 a_4 \\ & - 2m a_1 a_3 a_2 a_4 + 4m^2 a_1 a_3 a_2 a_4 - 2\theta m^2 a_1 a_3 a_2 a_4 + 2\theta m^3 a_1 a_3 a_2 a_4 \\ & - 2m^3 a_1 a_3 a_2 a_4 - 2m \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_3 a_2 a_4 + 2m \lambda a_1 a_3 + m^2 \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_3 a_1 a_4 \\ & + m^2 a_1 a_3 a_2 a_4 - 2m^3 a_1 a_3 a_2 a_4 + \theta m^3 a_1 a_3 a_2 a_4 - \theta m^4 a_1 a_3 a_2 a_4 \\ & + m^4 a_1 a_3 a_2 a_4 + m^2 \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_3 a_2 a_4 - m^2 \lambda a_1 a_3 + \theta m \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_3 a_1 a_4 \\ & + \theta m a_1 a_3 a_2 a_4 - 2m^2 \theta a_1 a_3 a_2 a_4 + \theta^2 m^2 a_1 a_3 a_2 a_4 - \theta^2 m^3 a_1 a_3 a_2 a_4 \\ & + \theta m^3 a_1 a_3 a_2 a_4 + \theta m \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_3 a_2 a_4 - \theta m \lambda a_1 a_3 - \theta m^2 \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_3 a_1 a_4 \\ & - \theta m^2 a_1 a_3 a_2 a_4 + 2\theta m^3 a_1 a_3 a_2 a_4 - \theta^2 m^3 a_1 a_3 a_2 a_4 + \theta^2 m^4 a_1 a_3 a_2 a_4 \\ & - \theta m^4 a_1 a_3 a_2 a_4 - \theta m^2 \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_3 a_2 a_4 + \theta m^2 \lambda a_1 a_3 + \left[\left(\frac{\theta m}{2}\right)^2\right]^2 a_1 a_3 a_1 a_4 \\ & + \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_3 a_2 a_4 - \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 2m a_1 a_3 a_2 a_4 + \theta m \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_3 a_2 a_4 \\ & - \theta m^2 \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 a_1 a_3 a_2 a_4 + \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 m^2 a_1 a_3 a_2 a_4 + \left[\left(\frac{\theta m}{2}\right)^2\right]^2 a_1 a_3 a_2 a_4 - \left(\frac{\theta m}{2}\right)^2 \lambda a_1 a_3 \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
& + \left[ \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 \right]^2 a_1 a_3 a_2 a_4 + \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_2 a_3 a_2 a_4 - 2m \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_2 a_3 a_2 a_4 \\
& + \theta m \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_2 a_3 a_2 a_4 - \theta m^2 \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_2 a_3 a_2 a_4 + m^2 \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_2 a_3 a_2 a_4 \\
& \quad + \left[ \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 \right]^2 a_2 a_3 a_2 a_4 - \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 \lambda a_2 a_3 \\
& - \lambda \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_1 a_4 - \lambda a_2 a_4 + \lambda 2m a_2 a_4 - \lambda \theta m a_2 a_4 + \lambda \theta m^2 a_2 a_4 - \lambda m^2 a_2 a_4 - \lambda \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_2 a_4 + \lambda^2.
\end{aligned}$$

Ei-diagonaalialkioiden kertominen keskenään.

$$\begin{aligned}
& \left[ \frac{\theta m}{2} a_1 a_3 - \frac{\theta m^2}{2} a_1 a_3 + \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_1 a_3 + \frac{\theta m}{2} a_2 a_3 - \frac{\theta m^2}{2} a_2 a_3 + \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_2 a_3 \right]^* \\
& \left[ \frac{\theta m}{2} a_1 a_4 - \frac{\theta m^2}{2} a_1 a_4 + \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_1 a_4 + \frac{\theta m}{2} a_2 a_4 - \frac{\theta m^2}{2} a_2 a_4 + \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_2 a_4 \right] \\
& \Rightarrow \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_1 a_3 a_1 a_4 - \frac{\theta^2 m^3}{4} a_1 a_3 a_1 a_4 + \left( \frac{\theta m}{2} \right)^3 a_1 a_3 a_1 a_4 + \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_1 a_3 a_2 a_4 \\
& \quad - \frac{\theta^2 m^3}{4} a_1 a_3 a_2 a_4 + \left( \frac{\theta m}{2} \right)^3 a_1 a_3 a_2 a_4 - \frac{\theta^2 m^3}{4} a_1 a_3 a_1 a_4 + \frac{\theta^2 m^4}{4} a_1 a_3 a_1 a_4 \\
& \quad - \frac{\theta m^2}{2} \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_1 a_3 a_1 a_4 - \frac{\theta^2 m^3}{4} a_1 a_3 a_2 a_4 + \frac{\theta^2 m^4}{4} a_1 a_3 a_2 a_4 - \frac{\theta m^2}{2} \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_1 a_3 a_2 a_4 \\
& + \left( \frac{\theta m}{2} \right)^3 a_1 a_3 a_1 a_4 - \frac{\theta m^2}{2} \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_1 a_3 a_1 a_4 + \left( \frac{\theta m}{2} \right)^4 a_1 a_3 a_1 a_4 + \frac{\theta m}{2} \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_1 a_3 a_2 a_4 \\
& \quad - \frac{\theta m^2}{2} \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_1 a_3 a_2 a_4 + \left( \frac{\theta m}{2} \right)^4 a_1 a_3 a_2 a_4 + \frac{\theta^2 m^2}{4} a_1 a_3 a_2 a_4 - \frac{\theta^2 m^3}{4} a_1 a_3 a_2 a_4 \\
& \quad + \frac{\theta m}{2} \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_1 a_3 a_2 a_4 + \frac{\theta^2 m^2}{4} a_2 a_3 a_2 a_4 - \frac{\theta^2 m^3}{4} a_2 a_3 a_2 a_4 + \frac{\theta m}{2} \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_2 a_3 a_2 a_4 \\
& \quad - \frac{\theta^2 m^3}{4} a_1 a_3 a_2 a_4 + \frac{\theta^2 m^4}{4} a_1 a_3 a_2 a_4 - \frac{\theta m^2}{2} \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_1 a_3 a_2 a_4 - \frac{\theta^2 m^3}{4} a_2 a_3 a_2 a_4 \\
& + \frac{\theta^2 m^4}{4} a_2 a_3 a_2 a_4 - \frac{\theta m^2}{2} \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_2 a_3 a_2 a_4 + \left( \frac{\theta m}{2} \right)^3 a_1 a_3 a_2 a_4 - \frac{\theta m^2}{2} \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_1 a_3 a_2 a_4 \\
& + \left( \frac{\theta m}{2} \right)^4 a_1 a_3 a_2 a_4 + \left( \frac{\theta m}{2} \right)^3 a_2 a_3 a_2 a_4 - \frac{\theta m^2}{2} \left( \frac{\theta m}{2} \right)^2 a_2 a_3 a_2 a_4 + \left( \frac{\theta m}{2} \right)^4 a_2 a_3 a_2 a_4
\end{aligned}$$

Termeissä on värikoodattu samat kertoimet  $a_i a_j a_k a_l$ , jotta niitä olisi helpompi tutkia. Katsotaan ensin, miltä kertoimen  $a_2 a_3 a_2 a_4$  termit näyttävät ja mitä sieltä kumoutuu pois. Kun vähennetään ei-diagonaalialkiot diagonaalialkioista, saadaan

$$\begin{aligned}
& \frac{\theta^2 m^2}{4} - \frac{\theta^2 m^3}{2} + \frac{\theta^3 m^3}{4} - \frac{\theta^3 m^4}{4} + \frac{\theta^2 m^4}{4} + \frac{\theta^4 m^4}{16} \\
& - \left[ \frac{\theta^2 m^2}{4} - \frac{\theta^2 m^3}{4} + \frac{\theta^3 m^3}{8} - \frac{\theta^2 m^3}{4} + \frac{\theta^2 m^4}{4} - \frac{\theta^3 m^4}{8} + \frac{\theta^3 m^3}{8} - \frac{\theta^3 m^4}{8} + \frac{\theta^4 m^4}{16} \right] \\
& = \frac{\theta^2 m^2}{4} - \frac{\theta^2 m^3}{2} + \frac{\theta^3 m^3}{4} - \frac{\theta^3 m^4}{4} + \frac{\theta^2 m^4}{4} + \frac{\theta^4 m^4}{16} \\
& - \left[ \frac{\theta^2 m^2}{4} - \frac{\theta^2 m^3}{2} + \frac{\theta^3 m^3}{4} + \frac{\theta^2 m^4}{4} - \frac{\theta^3 m^4}{4} + \frac{\theta^4 m^4}{16} \right] = 0.
\end{aligned}$$

Kerroin  $a_2a_3a_2a_4$  siis häviää kokonaan. Tutkitaan seuraavaksi kerrointa  $a_1a_3a_1a_4$ . Kun taas vähennetään ei-diagonaalialkiot diagonaalialkioista, jäljelle jää

$$\begin{aligned} & \frac{\theta^2m^2}{4} - \frac{2\theta^2m^3}{4} + \frac{\theta^2m^4}{4} + \frac{\theta^3m^3}{4} - \frac{\theta^3m^4}{4} + \frac{\theta^4m^4}{16} \\ & - \left[ \frac{\theta^2m^2}{4} - \frac{\theta^2m^3}{4} + \frac{\theta^3m^3}{8} - \frac{\theta^2m^3}{4} + \frac{\theta^2m^4}{4} - \frac{\theta^3m^4}{8} + \frac{\theta^3m^3}{8} - \frac{\theta^3m^4}{8} + \frac{\theta^4m^4}{16} \right] \\ & = \frac{\theta^2m^2}{4} - \frac{\theta^2m^3}{2} + \frac{\theta^2m^4}{4} + \frac{\theta^3m^3}{4} - \frac{\theta^3m^4}{4} + \frac{\theta^4m^4}{16} \\ & - \left[ \frac{\theta^2m^2}{4} - \frac{\theta^2m^3}{2} + \frac{\theta^2m^4}{4} + \frac{\theta^3m^3}{4} - \frac{\theta^3m^4}{4} + \frac{\theta^4m^4}{16} \right] = 0. \end{aligned}$$

Myös siis kertoimen  $a_1a_3a_1a_4$  termit häviävät. Tutkitaan vielä kertoimen  $a_1a_3a_2a_4$  termejä

$$\begin{aligned} & 1 - 2m + \theta m - \theta m^2 + m^2 + \frac{\theta^2m^2}{4} - 2m + 4m^2 - 2\theta m^2 + 2\theta m^3 - 2m^3 \\ & - \frac{\theta^2m^3}{2} + m^2 - 2m^3 + \theta m^3 - \theta m^4 + m^4 + \frac{\theta^2m^4}{4} + \theta m - 2m^2\theta + \theta^2m^2 \\ & - \theta^2m^3 + \theta m^3 + \frac{\theta^3m^3}{4} - \theta m^2 + 2\theta m^3 - \theta^2m^3 + \theta^2m^4 - \theta m^4 - \frac{\theta^3m^4}{4} \\ & + \frac{\theta^2m^2}{4} - \frac{\theta^2m^3}{2} + \frac{\theta^3m^3}{4} - \frac{\theta^3m^4}{4} + \frac{\theta^2m^4}{4} + \frac{\theta^4m^4}{16} + \frac{\theta^4m^4}{16} \\ & - \left[ \frac{\theta^2m^2}{4} - \frac{\theta^2m^3}{4} + \frac{\theta^3m^3}{8} - \frac{\theta^2m^3}{4} + \frac{\theta^2m^4}{4} - \frac{\theta^3m^4}{8} + \frac{\theta^3m^3}{8} - \frac{\theta^3m^4}{8} + \frac{\theta^4m^4}{16} \right. \\ & \left. + \frac{\theta^2m^2}{4} - \frac{\theta^2m^3}{4} + \frac{\theta^3m^3}{8} - \frac{\theta^2m^3}{4} + \frac{\theta^2m^4}{4} - \frac{\theta^3m^4}{8} + \frac{\theta^3m^3}{8} - \frac{\theta^3m^4}{8} + \frac{\theta^4m^4}{16} \right] \\ & = 1 - 2m - 2m^2 - 4m^3 + m^4 + 2\theta m - 6\theta m^2 - 2\theta m^3 + 2\theta m^4 \\ & + \theta^2m^2 - 2\theta^2m^3 + \theta^2m^4. \end{aligned}$$

Kerroin  $a_1a_3a_2a_4$  ei siis häviä kokonaan, mutta supistuu hieman siistimpään muotoon. Lisäksi determinantin avaamisesta jää jäljelle myös termit, joissa on parametri  $\lambda$  mukana

$$\begin{aligned} & -\lambda \left( a_1a_3 - 2ma_1a_3 + m^2a_1a_3 + \theta ma_1a_3 - \theta m^2a_1a_3 + \frac{\theta^2m^2}{4}a_1a_3 + \frac{\theta^2m^2}{4}a_2a_3 \right. \\ & \left. + \frac{\theta^2m^2}{4}a_1a_4 + a_2a_4 - 2ma_2a_4 + \theta ma_2a_4 - \theta m^2a_2a_4 + m^2a_2a_4 + \frac{\theta^2m^2}{4}a_2a_4 \right) \\ & + \lambda^2. \end{aligned}$$

## D Muuttoliike-kappaleessa käytetyt komennot

### Populaatiodynamiikan määrittely

```
Summa[lista_] := Apply[Plus, lista];  
Erotus[{a_, b_}] := a - b;
```

```
f[x_, r_] := r*Exp[-x];  
g[{x_, y_}, {r_, m_, theta_}] := {(1 - m)*x*f[x, r] +  
  theta*(m/2)*(x*f[x, r] + y*f[y, r]), (1 - m)*y*f[y, r] +  
  theta*(m/2)*(x*f[x, r] + y*f[y, r])};
```

```
HakuNestList[f_, alku_, nlist_, nhaku_] :=  
  NestList[f, Nest[f, alku, nhaku], nlist];
```

### Attraktorien hakeminen

```
AttraktoriLista[alku_, {r_, theta_},  
  mmax_, mcount_, nhaku_] :=  
  Table[{m, HakuNestList[g[#, {r, m, theta}]  
    &, alku, 1, nhaku]}, {m,  
    0.0, mmax, mmax/mcount}];
```

```
hakulista = AttraktoriLista[{1.0, 2.9},  
  {9.2, 0.96}, 1, 10, 100]
```

### Stabiilisuus

```
Jacobi[{xx_, yy_}, param_] :=  
  Map[D[g[{x, y}, param], #] &, {x, y}] /.  
  {x -> xx, y -> yy};
```

```
Stabiilisuus[{xx_, yy_}, param_, jaksopituus_] :=  
  Module[{paikka, jmatr, kokonais},  
    kokonais = Jacobi[{xx, yy}, param];  
    paikka = {xx, yy};  
    Do[paikka = f[paikka, param];  
      jmatr = Jacobi[paikka, param];  
      kokonais = jmatr . kokonais;  
      {jaksopituus - 1}];  
    Max[Abs[Eigenvalues[kokonais]]];
```

### Määrittelyt piirtämistä varten

```
Laajenna[lista_] :=  
  Table[{lista[[1]], lista[[2]][[j]]}, {j, 1,  
    Length[lista[[2]]]}
```

```
AttraktoriPiirto[hlista_, {r_, theta_}] :=  
  Module[{laajennettu, summakuva, erotuskuva,  
    taulukuva, pisteet},
```

```

isoin , stablista , stabkuva } ,
laajennettu = Flatten [Map [Laa Jenna , hlista ] , 1 ] ;
summakuva =
ListPlot [Map [ { # [[ 1 ] ] , Summa [ # [[ 2 ] ] ] } & , laajennettu ] ,
PlotRange -> All , FrameLabel ->
{ "Muuttoliike " , "Summa " } ,
Frame -> True ,
FrameTicks -> { { Automatic , None } , { Automatic , None } } ,
ImageSize -> { 400 , Automatic } ] ;
erotuskuva =
ListPlot [Map [ { # [[ 1 ] ] , Erotus [ # [[ 2 ] ] ] } & , laajennettu ] ,
PlotRange -> All , FrameLabel ->
{ "Muuttoliike " , "Erotus " } ,
Frame -> True ,
FrameTicks -> { { Automatic , None } , { Automatic , None } } ,
ImageSize -> { 400 , Automatic } ] ;
pisteet = Map [ Last , laajennettu ] ;
isoin = Max [ Max [ pisteet ] * 1.1 , 1 ] ;
taulukuva =
ListPlot [ pisteet , FrameLabel ->
{ "Laikku 1 " , "Laikku 2 " } ,
Frame -> True ,
FrameTicks -> { { Automatic , None } , { Automatic , None } } ,
AspectRatio -> Automatic , ImageSize -> { 400 , Automatic } ,
PlotRange -> { { 0 , isoin } , { 0 , isoin } } ] ;
stablista =
Map [ { # [[ 1 ] ] , Stabiilisuus [ # [[ 2 ] ] ] [[ 1 ] ] ,
{ r , # [[ 1 ] ] , theta } , 2 ] & ,
hlista ] ;
stabkuva =
ListPlot [ stablista , PlotRange -> All ,
FrameLabel -> { "Muuttoliike " , "Stabiilisuus " } ,
Frame -> True ,
FrameTicks -> { { Automatic , None } , { Automatic , None } } ,
ImageSize -> { 400 , Automatic } ] ;
{ summakuva , erotuskuva , taulukuva , stabkuva } ] ;

```

```

Ryhmitys [ { summakuva _ , erotuskuva _ , taulukuva _ , stabkuva _ } ,
i _ ] := { summakuva , erotuskuva , taulukuva ,
stabkuva ,
Show [ GraphicsColumn [ { GraphicsRow [ { summakuva ,
erotuskuva } ] ,
GraphicsRow [ { taulukuva , stabkuva } ] ] , Spacings ->
{ 0 , - 100 } ] ,
ImageSize -> { 700 , Automatic } ] ] [[ i ] ]

```

## Kuvien piirtäminen



```

Manipulate[
  Ryhmitys[
    AttraktoriPiirto[
      AttraktoriLista[{alkutila1, alkutila2}, {r, theta},
        mmax, mcount, nhaku], {r, theta}], i],
    {{r, 4.0, "Parametri r"}, 1, 12, 0.1},
    {{theta, 0.9, "Selviamistodennakoisyys \[Theta]"},
      0.01, 1, 0.01}, {{alkutila1, 1.2,
      "Laikun 1 populaatiokoko aluksi"}, 0.1, 4 },
    {{alkutila2, 1.3, "Laikun 2 populaatiokoko
      aluksi"}, 0.1, 4}, {{mmax, 1,
      "Suurin naytettava m"}, 0.04, 1, 0.02},
    {{mcount, 10, "Parametrin m arvojen lukumaara"},
      10, 100, 10},{{nhaku, 100, "Attraktorin haun
      askelmaara"}, 100, 1500, 100},
    {{i, 5, "Naytettava kuva"}, 1, 5, 1},
    SaveDefinitions -> True]

```

### Mutantin dynamiikka ja kelpoisuus

```

MutantMatrix[m_, {a1_, a2_},
  theta_] := {{(1 - m + theta*(m/2))*a1,
  theta*(m/2)*a2}, {theta*(m/2)*a1,
  (1 - m + theta*(m/2))*a2}};

```

```

Ymparisto[attr_, r_] := Map[f[#, r] &, attr];

```

```

Kelpoisuus[m_, theta_, ymp_] := Module[{matrlista,
  kokonais}, matrlista = Map[MutantMatrix
  [m, #, theta] &, ymp]; kokonais = matrlista [[1]];
  Do[kokonais = matrlista [[j]] . kokonais;
  {j, 2, Length[matrlista]}];
  Max[Abs[Eigenvalues[kokonais]]]];

```

### PIP-kuvan piirtäminen

```

Koord[lista_] := Map[{#[[1]], #[[2]]} &, lista]

```

```

PIPpiirto[fitlista_] := Module[{plussat, miinukset},
  plussat = Koord[Select[fitlista, #[[3]] > 1 &]];
  miinukset = Koord[Select[fitlista, #[[3]] < 1 &]];
  ListPlot[{plussat, miinukset}, PlotStyle ->
  {Green, LightGray},
  AspectRatio -> Automatic, ImageSize ->
  {400, Automatic},
  PlotRange -> {{0, 1}, {0, 1}}, Epilog ->
  Line[{{0, 0}, {1, 1}}]]]

```

```

MutLista[funk_, nmut_] :=

```

```
Table[{funkt[[1]], mutarvo, funkt[[2]]
/. mut -> mutarvo}, {mutarvo, 0,
1, 1/nmut}]
```

```
EvoluutioPiiroPIP[hlista_, {r_, theta_}, nmut_] :=
Module[{ymparistolista, funklista, kelpolista},
ymparistolista = Map[{#[[1]], Ymparisto
#[[2]], r}] &, hlista]; funklista =
Map[{#[[1]], Kelpoisuus[mut, theta, #[[2]]]}
&, ymparistolista];
kelpolista = Flatten[Map[MutLista[#, nmut]
&, funklista], 1];
PIPpiirot[kelpolista]
```

```
EvoluutioPiiro[hlista_, {r_, theta_}, nmut_] :=
Module[{summakuva, erotuskuva, taulukuva,
stabkuva, PIPkuva},
{summakuva, erotuskuva, taulukuva, stabkuva} =
AttraktoriPiiro[hlista, {r, theta}];
PIPkuva = EvoluutioPiiroPIP[hlista, {r, theta}, nmut];
{summakuva, erotuskuva, taulukuva, PIPkuva}]
```

## Piirtäminen

```
Manipulate[
Ryhmitys[ EvoluutioPiiro[
AttraktoriLista[{alkutila1, alkutila2},
{r, theta}, mmax, mcount,
nhaku], {r, theta}, mutcount], i],
{{r, 4.0, "Parametri r"}, 1,
12, 0.1}, {{theta, 0.9, "Selviamistodennakoisyys
\[Theta]"}, 0.01,
1, 0.01}, {{alkutila1, 1.2,
"Laikun 1 populaatiokoko aluksi"}, 0.1,
4}, {{alkutila2, 1.3, "Laikun 2
populaatiokoko aluksi"}, 0.1, 4},
{{mmax, 1, "Suurin naytettava residentin m"},
0.04, 1, 0.02}, {{mcount, 10, "Residentin
m arvojen lukumaara"}, 10, 100, 10},
{{mutcount, 10, "Mutantin m arvojen lukumaara"},
10, 100, 10}, {{nhaku, 100, "Attraktorin haun
askelmaara"}, 100, 1500, 100},
{{i, 5, "Naytettava kuva"}, 1, 5, 1},
SaveDefinitions -> True]
```