Evrimsel Çizge Kuramı Bağlamında Farklı Coğrafi Özelliklerin ve Yapıların Popülasyon İstilası Olasılığına Etkisi

Onur Güngör [1'2]

[1] İstanbul Bilgi Üniversitesi, Bilgisayar Bilimleri Bölümü, İstanbul

[2] Boğaziçi Üniversitesi, Bilgisayar Mühendisliği Bölümü, İstanbul

onurgu@boun.edu.tr

Özet: Bu çalışmada, evrimsel çizge teorisinin temel modeline yeni bir katkı yapılmıştır. Önerilen yeni model, popülasyonun yaşadığı çevrenin özelliklerinden birini, yükseklik farklarını, temel modele katıştırmaya olanak sağlamaktadır. Olumsuz coğrafi özelliklerin doğal seçilimin etkisini artıran popülasyon yapıları sayesinde bertaraf edilip edilemeyeceğini cevaplamak için bilgisayar yardımıyla benzetimler yapıldı. Sonuçlar, alçak bölgelerde yaşayan ancak doğal seçilimin etkisini artıran popülasyon yapılarına sahip üyelerin, yine alçak bölgelerde yaşayan ancak kare kafes popülasyon yapısına sahip üyelere nazaran daha yüksek başarılı istila olasılıkları yakaladıklarını gösteriyor. İlginç olan başka bir bulgu ise, bu olasılıkların referans yüksekliğindeki diğer üyelerin başarılı istila olasılıklarından da yüksek olduğunun gözlemlenmesi oldu.

Anahtar Sözcükler: evrimsel çizge kuramı, teorik biyoloji, matematiksel biyoloji, karmaşık sistemler, evrimsel dinamikler

The Effect of Various Geographical Features and Structures to the Fixation Probability in the Context of Evolutionary Graph Theory

Abstract: In this work, an extension to the basic model of evolutionary graph theory is introduced. The proposed model provides a mechanism for incorporating one of the geographical features of the environment of the population, altitude. To investigate whether disadvantageous geographical conditions can be neutralized with various population structures which amplify selection, computer simulations are done. The results show that individuals which reside in low altitude but have an amplifying population structure -such as superstar- have higher fixation probabilities compared with other individuals residing also in low altitude but in a square lattice structure. What is interesting is that the outcome for this type of individuals is also positive when compared with individuals residing in base level regions.

Keywords: evolutionary graph theory, theoretical biology, mathematical biology, complex systems, evolutionary dynamics

1. Giriş

Matematiksel biyolojinin ana araştırma konularından birisi bir türün çoğalma dinamiklerini araştırmaktır. Bu dinamiklerin modellenmesinde türevsel denklemler kullanılagelmiştir. Ancak, bu modellere içkin olan türün bütün üyelerinin diğer bütün üyelerle etkileşime girebileceği önkabulünün bir ölçüde gerçek dışı olduğu iddia edilebilir. Bu soruna bir yanıt olarak, evrimsel dinamikler ile çizge kuramının zekice birleştirildiği bir model önerilmektedir [1].

Sunulan fikrin özü popülasyonun her üyesinin çizgenin ayrı bir düğümü olarak düşünülmesine dayanır. Üyenin çizge üzerinde bulunduğu konuma göre çoğalma uyumluluğu bağlamında değişik getiri ve götürülere maruz kalacağı düşünülürse, bu önerinin, bahsedilen sorunu çözme yolunda ilerletici olduğu anlaşılacaktır.

Yine de, önerilen bu yaklaşımla türün yaşadığı çevrenin türün çoğalma dinamiklerine olan etkisini anlamak mümkün olmamaktadır. Bu çalışmada, hem çevrenin coğrafi özelliklerini hesaba katan hem de popülasyon içi ilişkileri modellemeyi mümkün kılan yeni bir yaklaşım öneriliyor.

Yapılan literatür taramasında, türün yaşadığı çevrenin coğrafi özelliklerini kabaca iki sınıfa ayıran bir çalışmaya rastlandı [2]. Adı geçen eserde, çizge üzerinde türün üyelerinin bulunabileceği düğümler getirisi fazla olanlar ile götürüsü fazla olanlar olarak iki sınıfa ayrılıyor. Bu farklılık, model kullanılarak gerçekleştirilen benzetimlerde hesaba katılıyor.

Takip eden bölümlerde, öncelikle [1]'de tanımlanan evrimsel çizge kuramının temel modeli kısaca anlatılacaktır. Önerdiğimiz modelin detaylı bir anlatımını Bölüm 2'de verdikten sonra, Bölüm 3'te çalışmanın hipotezi, deney kurgusu ve gerçekleştirilen deneylerin sonuçları verilecektir. En son bölümde ise, çalışma ana hatlarıyla değerlendirildikten sonra temel sonuçlar verilecektir.

1.1 Evrimsel Çizge Kuramı: Temel Model

Temel modelin çizdiği çerçeveye göre, popülasyonun her üyesi yönlü ve bağlantılı bir çizgedeki ayrı bir düğüm tarafından temsil edilir. Çizgedeki her bağ ise bu bağla bağlanan düğümlerin temsil ettiği üyelerin birbirleriyle ilişki kurabildiklerin, başka bir deyişle ise üreme sonucu iki üyenin de aynı genetik özelliklere sahip olabileceklerini gösterir. Bir açıdan, üreyen üyenin yeni dölünün diğer üyenin yerini alması olarak da görülebilecek bu olayın olasılığı bağın 0 ile 1 arasındaki bir sayı ile etiketlenmesiyle belirlenir. Bu modelde yapılacak benzetim, belirlenen zaman aralıklarında bir üyenin popülasyon göreli uyumluluğuna orantılı bir olasılıkla seçilmesi ve bu üyenin çizgeye göre yeni dölünün yerini alabileceği komşu üyeleri arasından başka bir üyenin seçilmesi ve bu seçilen üyenin yeni döl ile değiştirilmesiyle gerçekleştirilir. Üreyen üyenin yerini alacağı diğer üyenin seçimi, üreyen üyeden çıkan bağların etiketleriyle orantılı olarak yapılır.

Anlaşılabileceği üzere, bu süreç popülasyondaki birey sayısını değiştirmez. Ancak popülasyon bileşiminin zaman içerisinde yeni türeyen mutantlarla değişmesi mümkündür. Geçmeden, belirli bir üyeden çıkan bağların üzerindeki etiketlerin toplanmının 1'e eşit olmasının doğru tanımlı bir olasılık dağılımı için gerekli olduğunu belirtelim.

Evrimsel çizgelerin incelenmesinde sıklıkla başvurulan bir ölçek, başarılı istila olasılığıdır. Başarılı istila olasılığı p, popülasyona yeni katılan bir mutantın popülasyonu tamamen kendi genetik özellikleriyle değiştirmesidir. Başka bir deyişle, bu mutantın diğer bütün üyeleri kendi dölleriyle değiştirmesi olasılığıdır. Deneysel olarak, gerçekleştirilen bir dizi benzetim sonrası gözlemlenen başarılı istila sayısının toplam benzetim sayısına bölünmesiyle bulunur. Ancak belirli bazı çizge türleri için kapalı çözümleri de bulunur. Örneğin, yönlü ve tam bağlantılı bir çizgede yeni oluşan bir mutantın başarılı istila olasılığı aşağıdaki denklemle ifade edilir.

$$\rho = \frac{1 - 1/r}{1 - \cdot^{N}} \quad (1)$$

Yukarıdaki denklemde N çizgedeki düğüm sayısını belirtir.

2. Model

Bu çalışmada önerilen model, temel modelde popülasyonun üyelerini temsil eden düğümlere yükseklik seviyelerini belirten etiketler eklen-

mesine dayanıyor. Bu yükseklik etiketi, üyenin yaşadığı ortamın ortalama yükseklik olarak kabul edilen bir referans yüksekliğinden farkını belirtiyor. Yükseklik etiketleri sadelik gerekçesiyle {-1, 0, 1} kümesinden seçildi. Buna göre, yükseklik etiketi -1 olan bir düğüm, ortalama yükseliğe göre daha alçak bir çevrede yaşayan bir üyeyi temsil ediyor. Yükseklik etiketinin olası diğer değerleri ise, tahmin edilebileceği gibi sırasıyla ortalama yükseklikle eşit ve ortalama yükseklikten yüksek bir çevrede yaşayan bireyleri temsil etmekte kullanılıyor.

Temel modelde yaptığımız bu değişiklik, düğümler arasındaki bağların etiketlerini belirleme yöntemimizi de değiştiriyor. Yeni modelde, bağların etiketleri kaynak düğüm ve hedef düğümün temsil ettikleri üyelerin yükseklik etiketlerine göre belirleniyor. Bunun için, bulunulan konumdan daha yüksekteki bir konuma gitmenin, daha alçak bir konuma gitmekten daha zor olduğu, aynı seviyede konum değiştirmenin ise ikisinden de kolay olduğu kabul edildi. Bu kabulü modelin içinde temsil edebilmek için, yüksek bir seviyeye tırmanmanın, alçak bir yere inmekten 3 kat daha az gerçekleşeceğini, alçak bir yere inmenin ise, aynı seviyede yer değiştirmeye nazaran 2 kat daha az gerçekleşeceğini kabul ettik. Bu kabullere göre, bir düğümden dışarı bağların etiketlendirilmesi için önce Denklem 2 yardımıyla u değeri hesaplanır.

$$u = \frac{1}{n_{yüksek} + 6n_{aynı} + 3n_{alçak}} \quad (2)$$

Yukarıdaki denklemde $n_{yüksek}$, $n_{aynı}$ ve $n_{alçak}$ dışarı bağ etiketleri belirlenecek düğümden sırasıyla yüksek bir seviyedeki bir düğüme olan bağ sayısını, aynı seviyedeki bir düğüme olan bağ sayısını ve alçak bir seviyedeki düğüme olan bağ sayısını belirtir.

Daha sonra düğüm *i*'den çıkıp düğüm *j*'ye bağlanan bağ aşağıdaki denkleme göre etiketlenir.

$$w_{i,j} = f_{i,j} u \quad (3)$$

Yukarıdaki denklemdeki f_{ij} terimi, düğüm i ve düğüm j'nin yükseklik etiketlerine bağlı olarak {1, 3, 6} kümesindeki uygun eleman seçilerek belirlenir. Örneğin, düğüm i düğüm j'den daha yüksek bir çevrede yaşıyorsa, $f_{i,j}$ terimi 3 olarak belirlenir.

Sunduğumuz yeni model yönlü ve bağlantılı bütün çizgeler ile uyumlu olsa da, bu çalışma bağlamında sadece kare kafes türündeki çizgeler göz önünde bulunduruldu. Bahsi geçen çizgeler, Şekil 1'de bir örneği görülen belirli bir biçimde metin dosyalarında tanımlandı.

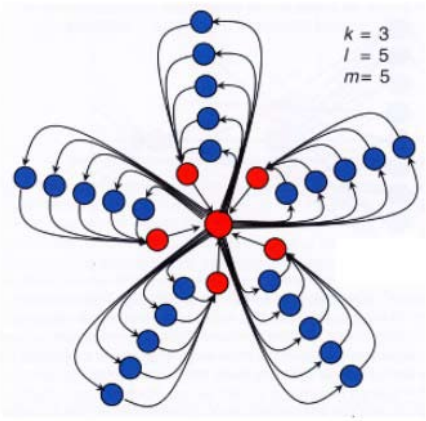
$$A = \begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 1 & 1 & 0 & 0 & -1 & -1 & -1 & 0 \\ 0 & 1 & 1 & 1 & 0 & 0 & -1 & -1 & -1 & 0 \\ 0 & 1 & 1 & 1 & 0 & 0 & -1 & -1 & -1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -3.1 & -3.1 & -3.1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -3.1 & -3.1 & -3.1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & -3.1 & -3.1 & -3.1 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Şekil 1: Çeşit 4-A Çizgeyi Simgeleyen Matris A

Şekil 1'de görülen matris A'nın her elemanı popülasyonun yaşadığı çevrenin haritası üzerinde ayrı bir noktayı belirler. Elemanın değeri, haritanın o bölgesinin yüksekliği ve o bölgedeki popülasyon yapısını tanımlar. Genel kaide olarak, haritanın her bölgesinin kare kafes olduğu kabul edilir. A_{ij} 'deki değerin işareti haritanın (i,j) bölgesindeki yüksekliği belirler. Eğer A_{ij} $\in$ {-1,0,1} ise, o bölgeye denk gelen düğüm von-Neumann komşularıyla Denklem 3'e göre etiketlenen bağlarla bağlanır. Eğer $A_{ij} \in_{değil}$ {1,0,1} ise, (ij) bölgesi bir üst-yıldıza dahildir. Bu durumda, A_{ij} elemanının içeriği önemsizdir, zira bu değer sadece diğer üst-yıldızlarla ayırt edilmesi için kullanılır.

Üst-yıldız, tek bir merkez düğümü v_{merkez} kuşatan L adet yapraktan oluşan bir çizge yapısıdır. Üst-yıldız popülasyon yapısının doğal seçilimin etkisini artırdığı gösterilmiştir [1]. Her

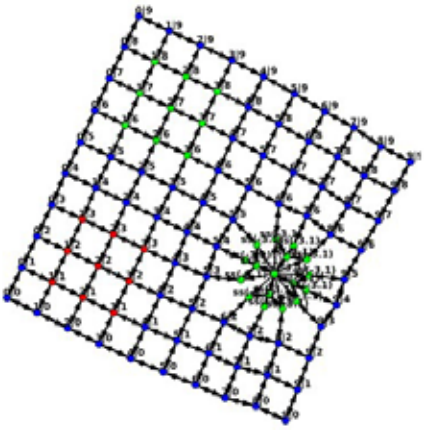
yaprak M adet $r_{l,m}$ hazne düğümü ve K-2 adet $c_{l,1}$ 'den $c_{l,K-2}$ 'ye kadar sıralı zincir düğümü içerir. Üst- yıldız'daki yönlü bağlar (v_{center} , $r_{l,m}$) , ($c_{l,K-2}$,v_{center}) , ($c_{l,w}$, $c_{1,w+1}$) ve ($r_{l,m}$, $c_{l,1}$) şeklinde tanımlanır. L = 5, M = 5 ve K = 3 parametrelerine sahip bir üst- yıldız Şekil 2'de görülebilir.



Şekil 2: Bir Üst-yıldız. K = 3, L = 5 ve M = 5. Şekil Nowak, M. [3]'den alınmıştır.

Bu çalışmada, üst-yıldızları kare kafes ile birleştirmek için her zaman için L = 4 ve M parametresi de üst-yıldızın yerleştirileceği karenin bir köşesine komşu olan düğüm sayısı olarak alınmıştır. Bu şekilde, üst-yıldızın her yaprağı, üst-yıldızın yerleştirildiği karenin bir köşesine denk gelir. Her yaprak için $r_{l,m}$ ve karenin ilgili köşesindeki bir düğüm Denklem 3'e uygun olarak etiketlenen bağlarla bağlanır. Örneğin, Şekil 1'de verilen A matris göz önüne alındığında, (6,4) bölgesi $r_{1,1}$ ile, (6,5) bölgesi $r_{1,2}$ ile (6,6) ise $r_{1,3}$ ile bağlanır. Bu bağlantılar, ilgili karenin kuzey kenarı için gerekli olan bağları oluşturmuş olur. Doğu, güney ve batı kenarları için de benzer bir yöntem izlenir. Şekil 3'te bu yöntem izlenerek Şekil 1'deki matris *A*'nın çizgeye dönüştürülmüş hali görülebilir.

Benzetimler temel modelde anlatıldığı gibi yapıldı. Gerçekleştirilen temel deney, belirli bir bölgeye r göreli uyumluluğuna sahip bir mutantın yerleştirilmesi ve benzetimin başarılı bir istila durumuna kadar veya mutantın yok olmasına kadar sürdürülmesi olarak belirlendi. Benzetimin sonlanacağından emin olmak için, benzetim en fazla 10000 zaman aralığı kadar çalıştırıldı. Bu şekilde yapılan bir deney, rasgele sayılar üretilmesinden doğabilecek yanlı sonuçları eleyebilmek için 1000 kere tekrar edildi.



Şekil 3: Matris A'nın Çizge Gösterimi. Yeşil, mavi ve kırmızı düğümler sırasıyla alçak bölgedeki, referans yükseklikteki ve yüksek bölgedeki düğümleri gösterir.

$$\begin{bmatrix}
0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
0 & 3.1 & 3.1 & 3.1 & 0 & 0 & 3.2 & 3.2 & 3.2 & 0 \\
0 & 3.1 & 3.1 & 3.1 & 0 & 0 & 3.2 & 3.2 & 3.2 & 0 \\
0 & 3.1 & 3.1 & 3.1 & 0 & 0 & 3.2 & 3.2 & 3.2 & 0 \\
0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\
0 & -3.1 & -3.1 & -3.1 & 0 & 0 & -3.2 & -3.2 & -3.2 & 0 \\
0 & -3.1 & -3.1 & -3.1 & 0 & 0 & -3.2 & -3.2 & -3.2 & 0 \\
0 & -3.1 & -3.1 & -3.1 & 0 & 0 & -3.2 & -3.2 & -3.2 & 0 \\
0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0
\end{bmatrix}$$

Şekil 4: Çeşit 1-B'ye denk gelen Matris A.

Bu deneyler, birkaç çeşit çizge ile ayrı ayrı yapıldı. İlk çeşit, farklı yüksekliklerde beş farklı bölge içeren haritalardan oluşuyordu. Bu çeşit haritalardan bir tanesinde, iki ayrı yüksek bölge ile diğer iki ayrı alçak bölge bulunuyordu. Geri kalan bölgeler ise referans yüksekliğindeydi. Bu çeşit haritaların diğerinde ise, referans yükseklik dışındaki bölgelerde üst-yıldızlar bulunuyordu. Bu haritaya denk gelen matris A Şekil-4'te görülebilir.

İkinci çeşit haritalar, birinci çeşit haritalara benzer olmakla birlikte her farklı yükseklik için bir adet bölge bulundururlar. İkinci çeşit haritaların bazıları da bu bölgelerde üst-yıldız içerirler. Üçüncü çeşit haritalar ise birinci çeşit haritalardaki bölgelerin haritadaki konumlarının değişik kombinasyonlarından oluşuyor. Dördüncü çeşitin tek üyesi Şekil 1'de görülebilir. Şekilden de görülebileceği gibi, dört farklı bölge içeriyor: bir adet yüksek bölge, bir adet alçak bölge, bir adet alçak üst-yıldız ve geri kalan kısımları içeren referans yüksekliğindeki bölge. Bu çeşit haritalar, farklı popülasyon yapılarını birarada barındırdığı için özel bir önem taşıyor. Beşinci çeşit haritaların tek üyesi iki alçak üst-yıldız bölgesi ve bir adet yüksek bölgeden oluşuyor. Altıncı çeşit haritalara dahil edilen tek harita ise bir adet alçak üst-yıldız ve onu çevreleyen bir yüksek bölge içeriyor. Bu harita Şekil 5'te incelenebilir.

$$\begin{bmatrix} 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \\ 0 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 1 & 0 & -3.1 & -3.1 & -3.1 & 0 & 1 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 1 & 0 & -3.1 & -3.1 & -3.1 & 0 & 1 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 1 & 0 & -3.1 & -3.1 & -3.1 & 0 & 1 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 1 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 1 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 0 \\ 0 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 1 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 \end{bmatrix}$$

Şekil 5: Çeşit 6-A'ya denk gelen Matris A

3. Deney

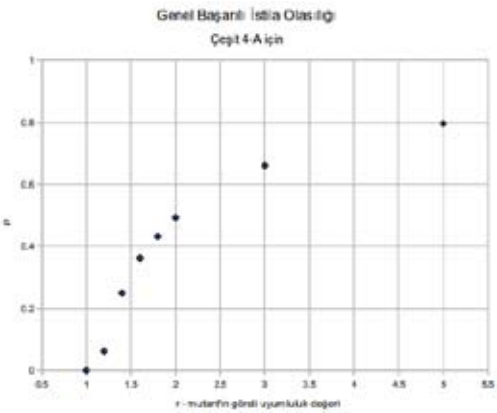
3.1 Hipotez

Temel modele yaptığımız değişiklik yüksek bölgelerde ortaya çıkan mutantlara açık bir getiri sağlıyor. Bu, bir düğümden dışarı giden bağların etiketlenmesinde kullanılan yöntemden kaynaklanıyor. Hatırlanacak olursa, bu bağlar üzerindeki olasılık dağılımı, yüksek bölgelerdeki düğümlerin alçak bölgelerdeki düğümlerin yerini almalarını daha olası kılıyordu. Bu çalışmada, alçak bölgelere yerleştirilecek doğal seçilimin etkisini artıran üst-yıldız yapılarının, bu eşitsizliği tersine çevirebileceği iddia ediliyor.

Bu hipotezi sınamak için, 2. Bölüm'de anlatılan tüm haritalar kullanılarak benzetimler yapıldı. Bu haritalardaki her bir bölge için aynı benzetim en fazla 10000 zaman aralığı sürmek üzere 1000 kere tekrar edildi. Bu deney, farklı göreli uyumluluk r değerleri için tekrar edildi.

3.2 Sonuçlar

Benzetim sonuçlarını analiz etmek için, her haritanın her bölgesi için başarılı istila olasılıkları deneysel olarak hesaplandı. Bir harita için genel başarılı istila olasılığını hesaplamak içinse bu sonuçların ortalamasının alınması yeterli oldu. Dördüncü tür haritaların birinci üyesi için hesaplanan genel başarılı istila olasılıklarının artan göreli uyumluluk r değerlerine nasıl değiştiğini gösteren bir grafiği Şekil 6'da görebilirsiniz.



Şekil 6: Çeşit 4-A için Genel Başarılı İstila Olasılığı

Şekilde açıkça görülmesi zor olsa da, bu grafikte rapor edilen değerlerin, Denklem 1'e göre hesaplanan değerlerden az bir miktarda da olsa daha küçük olduğunu görüyoruz. Bu bulgunun, Nowak'in Evolutionary Dynamics kitabının 8.4 no'lu bölümünde dile getirilen gözlemle uyumlu olduğuna dikkati çekmek isteriz. Adı geçen eserin ilgili bölümünde, "aşağıya doğru akışa nazaran yukarıya doğru akışın daha az olduğu çizgelerle temsil edilen popülasyon yapı-

ları, seçilimi baskılayan bir özellik göstermeye eğilimlidir" saptaması yapılıyor.

Hatırlanırsa, bu çalışmanın ana hipotezi alçak bölgelere yerleştirilecek doğal seçilimin etkisini artıran yapıların, yükseklik farkından ileri gelen ve alçak bölgede yaşayan popülasyon üyelerinin başarılı istila olasılıklarını eksi yönde etkileyen götürülerin yarattığı eşitsizliği tersine çevirebileceğiydi. Yaptığımız deneylerin sonuçlarının, bu hipotezi güçlendiren nitelikte olduğunu görüyoruz. Deneyde kullandığımız iki harita üzerindeki her bölgenin başarılı istila oranının verildiği bir grafiği Şekil 7'de bulabilirsiniz. Grafikte de görüldüğü üzere, alçak bölgede bulunan üst-yıldızlarda bulunan üyeler, sadece diğer alçak bölgelerdeki değil, referans yüksekliğindeki üyelerin de üzerine çıkan bir başarılı istila oranı gösteriyor. Üst- yıldızlarda bulunan üyelerin gösterdiği bu üstün başarılı istila oranlarının, popülasyona katılan mutantların göreli uyumluluk değerleri arttıkça diğerlerinden daha da ayrıldığını görüyoruz.

4. Sonuç

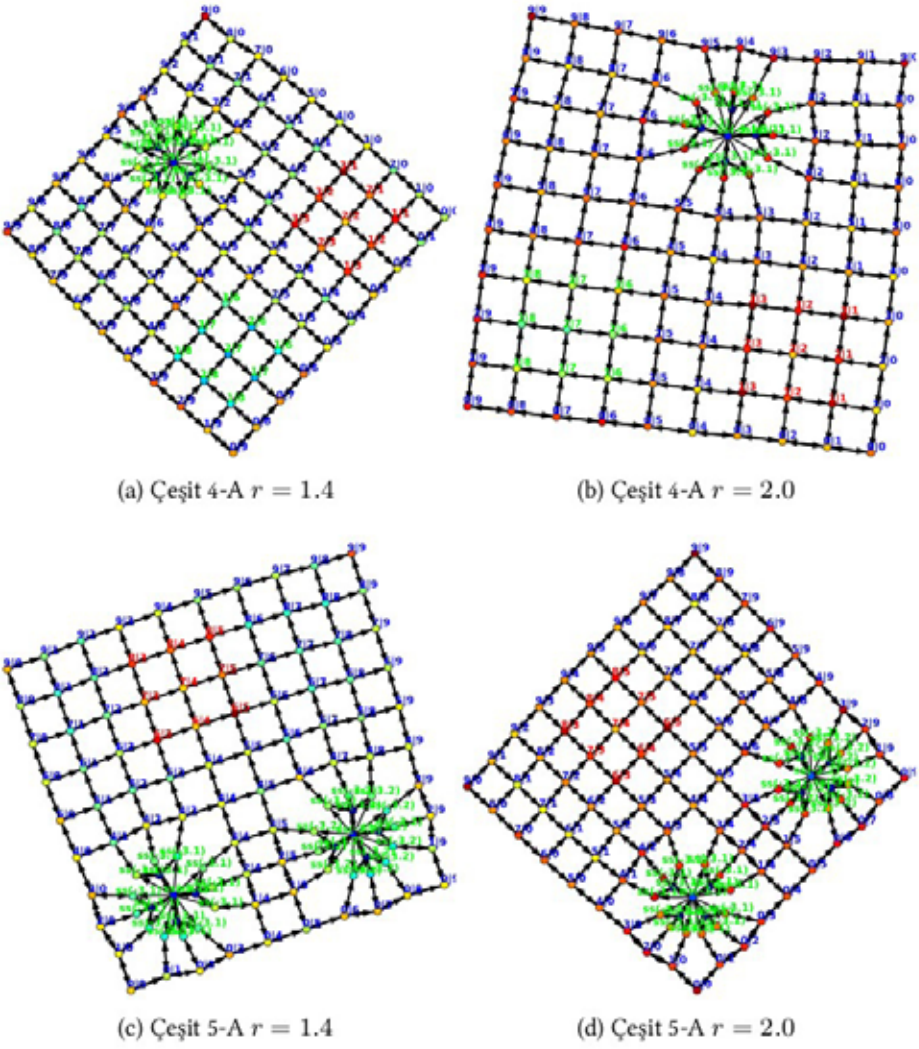
Bu çalışmada, evrimsel çizge teorisinin temel modeline yeni bir katkı yapılmıştır. Popülasyonun yaşadığı çevrenin coğrafi özelliklerinin temel modele katıştırılmasına olanak sağlayan bir yöntem aracılığıyla, olumsuz coğrafi koşullarda ortaya çıkan mutantların başarılı istila olasılıklarının popülasyon yapısıyla olan ilişkilerini incelemek mümkün hale gelmiştir. Sonuçlara göre, olumsuz coğrafi koşullarda yaşayan üyeler popülasyon yapılarına bağlı olarak yüksek başarılı istila olasılıklarına sahip olabilirler. Daha açık söylemek gerekirse, alçak bölgelerde bulunan üyeler üst-yıldız popülasyon yapısına sahip oldukları takdirde alçak bölgelerde yaşayan ancak kare kafes popülasyon yapısına sahip üyelerden daha yüksek başarılı istila oranları yakaladıkları görüldü. Bu etkinin sadece alçak bölgelerde yaşayan ama kare kafes popülasyon yapısına sahip üyelerden değil, referans yükseklikte yaşayan kare kafes popülasyon yapısına sahip üyelerden de yüksek bir başarılı istila olasılığına imkan tanıdığı gösterildi. Popülasyon yapısının olumsuz coğrafi koşullarda yaşayan üyelerin başarılı istila olasılıklarını artırdığı gösterilmekle birlikte, bu yapıların tür çeşitliliğini ne şekilde etkilediğini araştırmak ilerleyen araştırmaların yanıtlaması gereken bir soru olarak bırakıldı.

Referanslar

[1] Lieberman, E., Hauert, C., Nowak, M., "Evolutionary dynamics on graphs", Nature, Nature Publishing Group, 2005.

[2] Puleo, G., "Environmental evolutionary graph theory", URL: http://www.math.uiuc.edu/~puleo/bipartite4.p df, 8 Ocak 2011 tarihinde erişildi, 2007.

[3] Nowak, M. A., "Evolutionary Dynamics: Exploring the Equations of Life", The Belknap Press of Harvard University Press, 2006.



(a) Çeşit 4-A $r = 1.4$ (b) Çeşit 4-A $r = 2.0$

(c) Çeşit 5-A $r = 1.4$ (d) Çeşit 5-A $r = 2.0$

Şekil 7: Her Bölge için Başarılı İstila Olasılıkları. Düğümler üzerindeki renkler göreli başarılı istila olasılıklarını temsil eder. Kırmızı en yüksek olasılığı, mavi ise en düşük olasılığı temsil eder.