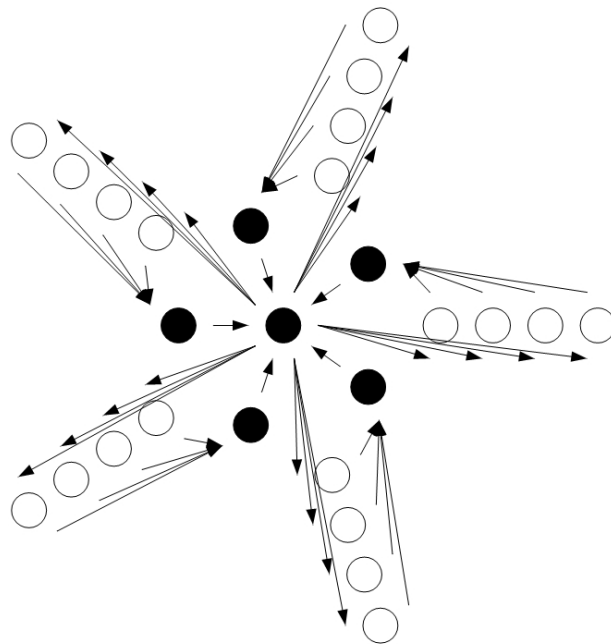

– Evolutionäre Graphentheorie –
Ein Tool zur algorithmischen Berechnung

Fritz Schinkel



Technische Universität München

2016



Technische Universität München

Fakultät für Mathematik



Masterarbeit

Evolutionäre Graphentheorie

Ein Tool zur algorithmischen Berechnung

Fritz Schinkel

01. Dezember 2016

Aufgabenstellerin: Prof. Dr. Christina Kuttler

Betreuerin: Prof. Dr. Christina Kuttler

Ich erkläre hiermit, dass ich die Masterarbeit selbstständig und nur mit den angegebenen Hilfsmitteln angefertigt habe.

München, 01. Dezember 2016



Fritz Schinkel

Danke

Mein Dank gilt an dieser Stelle meiner Familie, meinen Freunden und Kommilitonen sowie allen weiteren Personen, die mich bei der Auseinandersetzung mit der Thematik und der Erstellung dieser Masterarbeit unterstützt und begleitet haben. Ein besonderer Dank geht an meine Aufgabenstellerin und Betreuerin:

FRAU PROF. DR. CHRISTINA KUTTLER

Sie stand mir stets helfend zur Seite und hatte immer ein offenes Ohr für all meine Fragen und Anliegen. Vielen Dank!

Abstract

Evolutionäre Graphentheorie - Ein Tool zur algorithmischen Berechnung

Im Folgenden wird die Theorie der evolutionären Graphentheorie sowie ein darauf basierender Algorithmus zur Berechnung verschiedener Beispiele präsentiert. Bei der evolutionären Graphentheorie konkurrieren mehrere Spezien 1 bis S , deren Individuen auf einem Graphen G platziert sind, gegeneinander. Ausgehend von einem Anfangszustand wird in jedem Zeitschritt zunächst ein Individuum ausgewählt sich fortzupflanzen und anschließend eines, das durch den Nachfahren des ersten ersetzt wird.

Ein zentraler Aspekt bei der Untersuchung verschiedener Graphen G ist die Wahrscheinlichkeit $\rho_{G,z}^+$, mit der sich die Individuen der Spezies 1 ausgehend von einem Zustand z gegen die der anderen Spezien durchsetzen. Diese vergleicht man mit der des Moran Prozesses, ein von Patrick Moran 1958 eingeführtes Modell, welches in Kapitel 1 präsentiert wird.

In Kapitel 2 wird hergeleitet, wie für einen evolutionären Graphen G die Wahrscheinlichkeiten $\rho_{G,z}^+$ mittels eines Algorithmus ermittelt werden können. Ebenfalls wird ein Programm präsentiert, welches genau diesen Algorithmus benutzt, um zuvor konfigurierte Beispiele zu berechnen.

Eine Sammlung von ausgewählten Beispielen wird in Kapitel 3 betrachtet. Hierbei werden die errechneten Wahrscheinlichkeiten mit denen des Moran Prozesses verglichen.

Der Appendix 4 liefert ergänzende Informationen wie Definitionen, Theoreme und Beweise zu den vorherigen Kapiteln.

Evolutionary graph theory - A tool for algorithmic calculation

The following presents the theory of evolutionary graph theory and an algorithm for the calculation of different examples based on this theory. At evolutionary graph theory species 1 to S , whose individuals are placed on

a graph G , are competing against each other. Starting from an initial state every timestep two individuals are chosen, where the offspring of the first one replaces the second one.

A central point with the investigation of different graphs G is the probability $\rho_{G,z}^+$, that the individuals of species 1 are reaching fixation starting from a state z . This probability will be compared with the one of the moran process, a model introduced by Patrick Moran 1958, that will be explained in chapter 1.

In chapter 2 an algorithm is presented, that calculates the probabilities $\rho_{G,z}^+$ for an evolutionary graph G . Also a program will be introduced, that uses this algorithm to calculate examples configured before.

A collection of selected examples are examined in chapter 3. With this their probabilities will be compared to those of the moran process.

In appendix 4 additional information like definitions, theorems and proofs are provided.

Inhaltsverzeichnis

Abstract	iii
Evolutionäre Graphentheorie - Ein Tool zur algorithmischen Berechnung	iii
Evolutionary graph theory - A tool for algorithmic calculation . . .	iii
1 Evolutionäre Graphentheorie - Einführung	1
1.1 Grundgedanken	1
1.2 Der Moran Prozess	3
1.3 Verhältnis zwischen Selektion und Drift	4
2 Applikation	7
2.1 Konfiguration von Graphen	7
2.2 Simulation	8
2.3 Berechnung	10
2.3.1 Definitionen	10
2.3.2 Grundideen	11
2.3.3 Vertiefung	13
2.3.4 Der Algorithmus	15
2.3.5 Die Umsetzung	16
2.4 Nutzung	23
3 Beispiele	24
4 Appendix	32
4.1 Ergänzungen zu „1 Evolutionäre Graphentheorie - Einführung“	32
4.2 Ergänzungen zu „3 Beispiele“	36
5 Zusammenfassung und Ausblick	38
5.1 Zusammenfassung	38
5.2 Ausblick	38
Literatur	40

1 Evolutionäre Graphentheorie - Einführung

Die in diesem Kapitel vorgestellten theoretischen Überlegungen beruhen auf [1]. Zusätzliche Informationen zu den behandelten Themen können in [2], [3] und [4] gefunden werden.

1.1 Grundgedanken

Bei evolutionärer Graphentheorie wird die diskrete, zeitliche Entwicklung von einer oder mehreren Populationen betrachtet. Die Individuen der Populationen befinden sich hierbei auf den Knoten eines gewichteten Digraphen $G = (V_G, A_G)$ mit der N -elementigen Knotenmenge $V_G = \{1, 2, \dots, N\}$ und der Menge der gerichteten Kanten $A_G \subseteq V_G \times V_G$. In jedem Zeitschritt wird zufällig ein Individuum $i \in V_G$ ausgewählt, welches sich fortpflanzen darf. Der Nachkomme des Individuums i ersetzt hierbei ein zweites, benachbartes Individuum $j \in V_G$, das heißt ein Individuum für welches eine Kante $(i, j) \in A_G$ existiert. Hierbei bezeichnet das Gewicht w_{ij} der Kante $(i, j) \in A_G$ die Wahrscheinlichkeit, mit der das Individuum j vom Nachkommen des Individuums i verdrängt wird. Folglich gilt $w_{ij} \in [0, 1]$ für alle Knoten $i, j \in V_G$, wobei $w_{ij} = 0$ gleichbedeutend mit $(i, j) \notin A_G$ ist. Da jeder Nachkomme ein Individuum ersetzen muss, gilt:

$$\sum_{j=1}^N w_{ij} = 1 \quad \forall i \in V_G$$

Es ergibt sich somit eine stochastische Gewichtsmatrix $W = (w_{ij})_{i,j \in V_G}$.

Definition 1.1. *Ein evolutionärer Graph $G = (V_G, A_G)$ auf N Knoten ist ein gewichteter Digraph. Hierbei bezeichnet V_G die N -elementige Knotenmenge $V_G = \{1, 2, \dots, N\}$ und $A_G \subseteq V_G \times V_G$ die Menge der gerichteten Kanten. Für $(i, j) \in A_G$ bezeichnet $w_{ij} \in [0, 1]$ das Gewicht der Kante (i, j) . Die sich ergebende Gewichtsmatrix $W = (w_{ij})_{i,j \in V_G} \in [0, 1]^{N \times N}$ ist bei einem evolutionären Graphen stochastisch.*

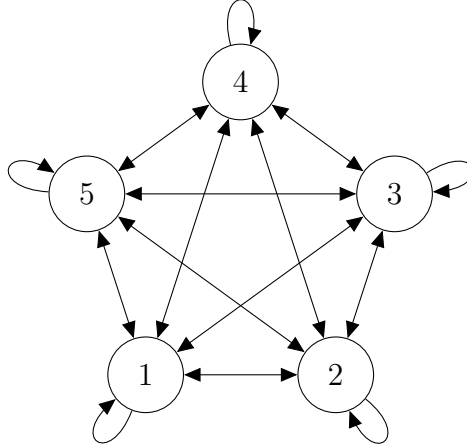


Abbildung 1: Beispiel eines evolutionären Graphen, dem Moran Prozess auf 5 Knoten (siehe Definition 1.4).

Auf einem evolutionären Graphen G untersucht man für S verschiedene Spezies die Überlebenswahrscheinlichkeit $\rho_{G,z}^+$ bzw. Aussterbewahrscheinlichkeit $\rho_{G,z}^-$ der Spezies 1 ausgehend von einem Zustand $z \in \{0, 1, \dots, N\}^S$ mit $\sum_{i=1}^S z_i = N$. Hierbei beschreibt der Eintrag $z_i \in \{0, 1, \dots, N\}$, wie viele Individuen der Spezies $i \in \{1, 2, \dots, S\}$ sich auf dem Graphen G befinden. Die genaue örtliche Verteilung, also welches Individuum auf welchem Knoten platziert ist, ist zufällig.

Definition 1.2. Der Fitnessvektor $f \in \mathbb{R}^{+S}$ gibt an, wie wahrscheinlich ein Individuum ausgewählt wird, um sich fortzupflanzen. So wird für $i, j \in \{1, 2, \dots, S\}$ ein Individuum der Spezies i mit dem Faktor $\frac{f_i}{f_j}$ wahrscheinlicher ausgewählt als eines der Spezies j . Betrachtet man nur zwei Spezies, also $S = 2$, wird f so normiert, dass $f_1 = r \in \mathbb{R}^+$ und $f_2 = 1$ gilt. Man spricht hierbei von der relativen Fitness r .

In einem Zustand z wird mit der Wahrscheinlichkeit $\frac{f_i \cdot z_i}{\sum_{j=1}^S f_j \cdot z_j}$ ein Individuum der Spezies i ausgewählt, um sich fortzupflanzen. Für $S = 2$ wird ein Individuum der Spezies 1 bzw. 2 im Zustand $z = \binom{k}{N-k}$ mit der Wahrscheinlichkeit $\frac{r \cdot k}{r \cdot k + N - k}$ bzw. $\frac{N - k}{r \cdot k + N - k}$ ausgewählt.

Definition 1.3. Sei $G = (V_G, A_G)$ ein evolutionärer Graph auf N Knoten und z ein Zustand der Individuen von S Spezies, so bezeichnet $\rho_{G,z}^+$ bzw. $\rho_{G,z}^-$ die Wahrscheinlichkeit, dass sich die Spezies 1 gegen die andere Spezies $2, \dots, S$ durchsetzt bzw. ausstirbt. Für zwei Zustände z, z' bezeichnet $p_{z,z'}$ die Wahrscheinlichkeit, dass sich der Zustand des Graphen in einem Zeitschritt von z zu z' ändert. Für $S = 2$ und die Zustände $z = \binom{k}{N-k}$ und $z' = \binom{k'}{N-k'}$ schreibt man der Einfachheit halber $\rho_{G,k}^+, \rho_{G,k}^-$ und $p_{k,k'}$.

1.2 Der Moran Prozess

Der Moran Prozess ist ein grundlegendes Modell der evolutionären Graphentheorie, das als Vergleichswert für die Analyse verschiedener Beispiele dient. Das Modell wurde im Jahr 1958 ([5]) von Pat Moran ([6]), einem australischen Statistiker, vorgestellt.

Definition 1.4. Der Moran Prozess $M = (V_M, A_M)$ auf der N -elementigen Knotenmenge $V_M = \{1, 2, \dots, N\}$ ist ein vollständiger gewichteter Digraph. Für $(i, j) \in A_M = V_M \times V_M$ gilt hierbei $w_{ij} = \frac{1}{N}$. Alle Kanten sind somit gleich gewichtet, und es ergibt sich die Gewichtsmatrix

$$W = \begin{pmatrix} \frac{1}{N} & \cdots & \frac{1}{N} \\ \vdots & \ddots & \vdots \\ \frac{1}{N} & \cdots & \frac{1}{N} \end{pmatrix}.$$

Auf M wird nun ausgehend von einem Zustand z wie in Kapitel 1.1 beschrieben in jedem Zeitschritt ein Individuum durch den Nachfahren eines anderen verdrängt.

Für $S = 2$ und $r \in \mathbb{R}^+$ lassen sich die Wahrscheinlichkeiten $\rho_{M,k}^+$ bzw. $\rho_{M,k}^-$, mit der sich k Individuen der Spezies 1 gegen $N - k$ der Spezies 2 durchsetzen bzw. aussterben, herleiten.

Hierzu betrachtet man die Übergangswahrscheinlichkeiten $p_{k,k'}$ für $k, k' \in \{0, 1, \dots, N\}$. Dabei gilt $p_{k,k'} = 0$ für $|k - k'| > 1$ und andernfalls:

- $p_{0,0} = 1$
- $p_{k,k-1} = \frac{N-k}{r \cdot k + N - k} \cdot \frac{k}{N} =: \mu_k$

- $p_{k,k+1} = \frac{r \cdot k}{r \cdot k + N - k} \cdot \frac{N - k}{N} =: \lambda_k$
- $p_{k,k} = 1 - p_{k,k-1} - p_{k,k+1} = 1 - \mu_k - \lambda_k$
- $p_{N,N} = 1$

Mit diesen Werten folgen Rekursionsgleichungen für $k \in \{1, 2, \dots, N - 1\}$:

- $\rho_{M,0}^+ = 0$
- $\rho_{M,k}^+ = \mu_k \cdot \rho_{M,k-1}^+ + \lambda_k \cdot \rho_{M,k+1}^+ + (1 - \mu_k - \lambda_k) \cdot \rho_{M,k}^+$
- $\rho_{M,N}^+ = 1$

Es ergibt sich hieraus

$$\rho_{M,k}^+ = \frac{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^k}{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^N}$$

Außerdem folgt mit $\rho_{M,k}^- = 1 - \rho_{M,k}^+$:

$$\rho_{M,k}^- = \frac{\left(\frac{1}{r}\right)^k - \left(\frac{1}{r}\right)^N}{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^N}$$

1.3 Verhältnis zwischen Selektion und Drift

Der Moran Prozess M ist aufgrund seiner Struktur ein Vergleichsmodell für andere evolutionäre Graphen. Hierbei betrachtet man das Verhältnis zwischen Selektion und Drift. Selektion beschreibt hierbei den Vorteil, den die Spezies aufgrund ihrer Fitness ziehen kann, bzw. den Nachteil, den es wegen dieser erfährt, wohingegen die Drift die Vor- bzw. Nachteile einer unterschiedlichen räumlichen Ausdehnung auf dem Graphen beschreibt.

Definition 1.5. *Seien G ein evolutionärer Graph und M der Moran Prozess auf N Knoten. Gilt $\rho_{G,z}^+ = \rho_{M,z}^+$ für jede Anzahl Spezies $S \in \mathbb{N}$ und für alle Zustände $z \in \{0, 1, \dots, N\}^S$, für die ein $i \in \{2, \dots, S\}$ existiert mit $z_1, z_i \neq 0$ sowie $z_k = 0$ für $k \neq 1, i$, so heißt der evolutionäre Graph G ρ -äquivalent zum Moran Prozess M .*

Dieses spezielle Verhältnis zwischen Selektion und Drift kann allerdings aufgrund der Struktur eines Graphen auch verändert sein.

Definition 1.6. *Seien G ein evolutionärer Graph und M der Moran Prozess auf N Knoten. Der evolutionäre Graph G wird Verstärker der Selektion genannt, wenn für jede Anzahl Spezies $S \in \mathbb{N}$ und für alle Fitnessvektoren $f \in \mathbb{R}^{+S}$ und Zustände $z \in \{0, 1, \dots, N\}^S$ mit der Eigenschaft, dass es ein $i \in \{2, \dots, S\}$ mit $z_1, z_i \neq 0$ sowie $z_k = 0$ für $k \neq 1, i$ gibt, gilt:*

- $\rho_{G,z}^+ > \rho_{M,z}^+$ bzw. $\rho_{G,z}^- < \rho_{M,z}^-$ für $f_1 > f_i$ oder
- $\rho_{G,z}^+ < \rho_{M,z}^+$ bzw. $\rho_{G,z}^- > \rho_{M,z}^-$ für $f_1 < f_i$.

Analog hierzu wird der evolutionäre Graph G als Unterdrücker der Selektion bezeichnet, wenn

- $\rho_{G,z}^+ < \rho_{M,z}^+$ bzw. $\rho_{G,z}^- > \rho_{M,z}^-$ für $f_1 > f_i$ oder
- $\rho_{G,z}^+ > \rho_{M,z}^+$ bzw. $\rho_{G,z}^- < \rho_{M,z}^-$ für $f_1 < f_i$ gilt.

Darüber hinaus definiert man die Temperatur eines Knotens.

Definition 1.7. *Für einen evolutionären Graphen G auf N Knoten bezeichnet T_j die Temperatur eines Knotens $j \in \{1, 2, \dots, N\}$. Sie ist definiert als die Summe über die Gewichte aller eingehenden Kanten des Knotens j :*

$$T_j := \sum_{i=1}^N w_{ij}$$

Gilt $T_i = T_j$ für alle $i, j \in \{1, 2, \dots, N\}$, so nennt man G isotherm.

Hiermit ergibt sich folgendes Theorem.

Theorem 1.8 (Isothermal Theorem). *Seien G ein evolutionärer Graph und M der Moran Prozess auf N Knoten. G ist genau dann ρ -äquivalent zu M , wenn G isotherm ist.*

Dieselbe Aussage lässt sich auch aufgrund der Gewichtsmatrix des Graphen treffen.

Theorem 1.9. *Sei G ein evolutionärer Graph, $W \in [0, 1]^N$ die Gewichtsmatrix von G und M der Moran Prozess auf N Knoten. G ist genau dann ρ -äquivalent zu M , wenn W doppelt stochastisch ist.*

Der Beweis zu den Theoremen ist in Kapitel 4.1 zu finden. Eine direkte Folgerung ist.

Korollar 1.10. *Sei G ein evolutionärer Graph, $W \in [0, 1]^N$ die Gewichtsmatrix von G und M der Moran Prozess auf N Knoten. Ist die Gewichtsmatrix W symmetrisch, so ist G ρ -äquivalent zu M .*

Für asymmetrische Gewichtsmatrizen lässt sich hier nicht folgern, dass der evolutionäre Graph G nicht ρ -äquivalent zum Moran Prozess M ist, wie in Kapitel 3 ersichtlich wird.

2 Applikation

Im folgenden Kapitel wird eine Applikation präsentiert, die zu dem Zweck entworfen wurde, für evolutionäre Graphen G und Zustände z die Wahrscheinlichkeiten $\rho_{G,z}^+$ bzw. $\rho_{G,z}^-$ zu bestimmen.

Die Applikation wurde in JAVA geschrieben und basiert auf Eclipse Scout ([7]). Sie bietet drei verschiedene Sichten, die in den folgenden Kapiteln erklärt werden. Zusätzlich zur Bedienung wird auch erläutert, was im Hintergrund geschieht und warum.

2.1 Konfiguration von Graphen

Die erste Sicht der Applikation ist die Konfiguration der Graphen. In einer Tabelle werden alle bereits erstellten Beispiele von evolutionären Graphen angezeigt. Der Benutzer hat hier die Möglichkeit bestehende Graphen zu bearbeiten, zu kopieren und zu löschen oder einen neuen Graphen anzulegen.

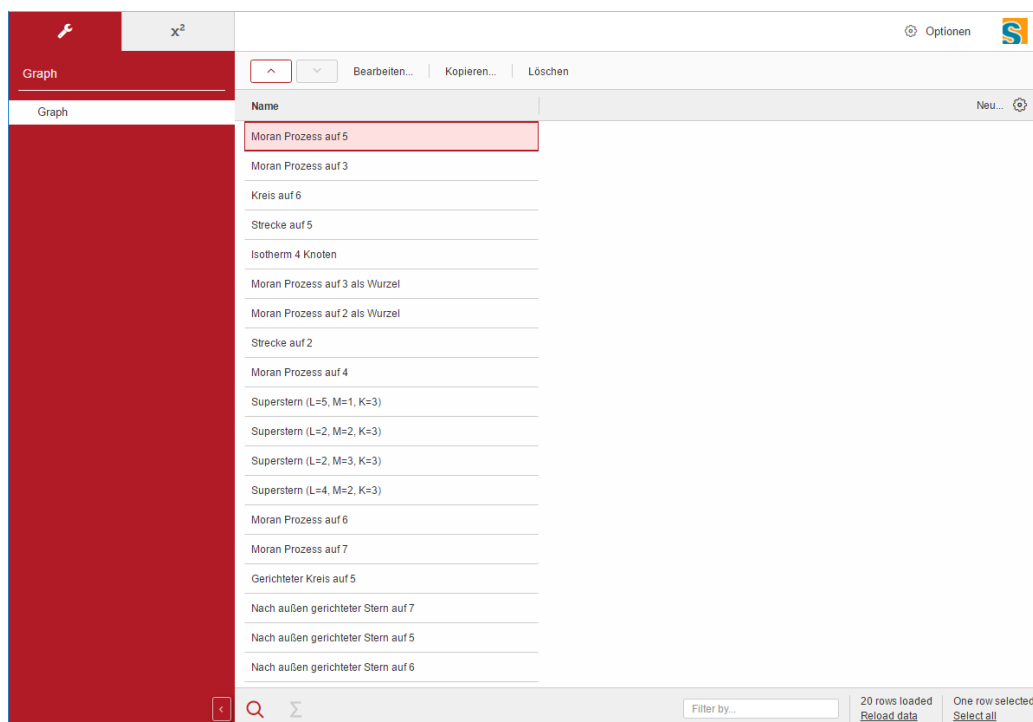


Abbildung 2: Übersicht der Graphen

Wird eine der drei Möglichkeiten gewählt, so öffnet sich ein Dialog, um den Graphen zu konfigurieren. Hierbei können Knoten hinzugefügt und graphisch an verschiedenen Stellen platziert werden. Anschließend können die bestehenden Knoten mit Kanten verknüpft und diesen Gewichte gegeben werden. Hierbei muss nicht darauf geachtet werden, dass sich die Gewichte der ausgehenden Kanten eines Knotens zu 1 addieren, da diese automatisch von der Applikation skaliert werden.

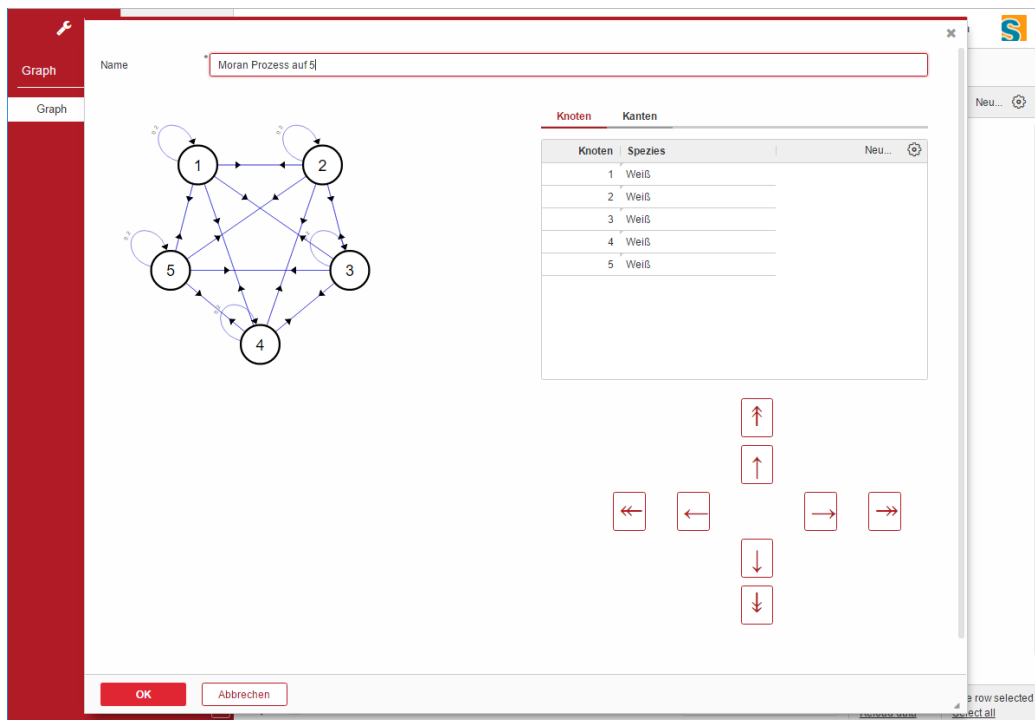


Abbildung 3: Konfiguration eines Graphen

Die graphische Darstellung ist mittels SVG realisiert und wird im XML-Format abgespeichert. Zur Verwaltung der Graphen werden zusätzliche Informationen in einer JSON-Datei abgelegt, die mit [8] gelesen und geschrieben wird.

2.2 Simulation

In der Simulationsansicht kann man für die zuvor konfigurierten Graphen einen möglichen Ablauf der Evolution auf diesen simulieren. Zuerst wählt

man einen Graphen im Dropdown-Menü aus. Anschließend können auf den Knoten verschiedene Spezies platziert werden, die durch unterschiedliche Farben kenntlich gemacht werden. Für jede Spezies, die ausgewählt wurde, erscheint ein Eingabefeld für den Fitnesswert sowie eine Analysezeile, in der minimale und maximale Anzahl der Individuen dieser Spezies sowie Lebenszeit ausgegeben werden können. Hat man die Fitnesswerte eingegeben, drückt man **PLAY** und die Evolution nimmt wie in Kapitel 1.1 beschrieben ihren Lauf.

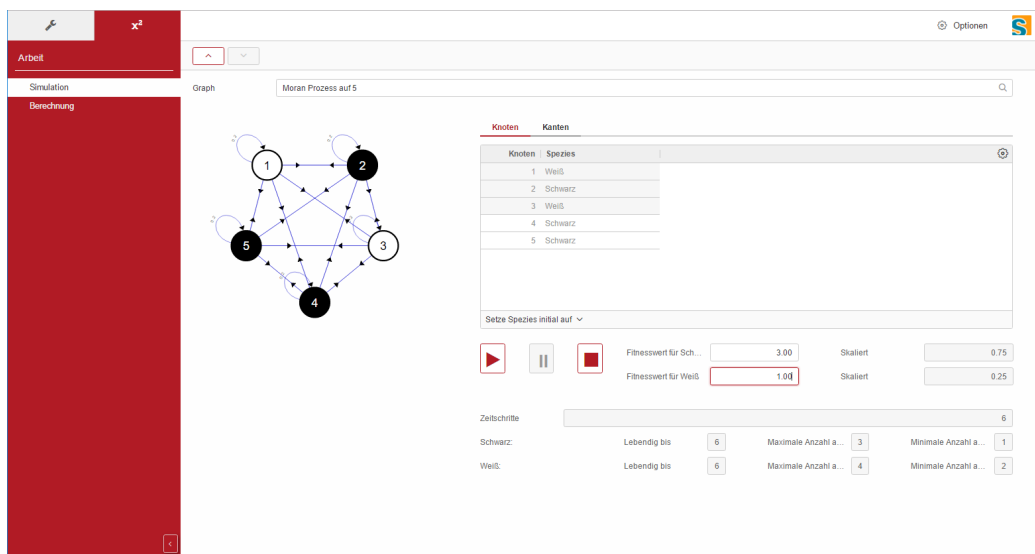


Abbildung 4: Simulation eines Graphen

In jedem Zeitschritt wird nun ein Individuum proportional zu seiner Fitness ausgewählt, um sich fortzupflanzen, und anschließend ein weiteres, benachbartes, welches durch den Nachfahren des ersten verdrängt wird. Ebenfalls werden nach jedem Zeitschritt die Werte in den Analysefeldern für die Spezies aktualisiert. Dies geschieht solange bis ein stationärer Zustand erreicht wird, also alle Individuen von derselben Spezies sind. Die Simulation kann zwischendurch pausiert oder abgebrochen werden. Pausiert man, so werden bei erneutem Start die Zeitschritte und bisherigen Werte übernommen und weiter gezählt, wohingegen sie bei einem Abbruch zurückgesetzt werden.

2.3 Berechnung

Das Herzstück der Applikation ist die Berechnungssicht, in der man für zuvor konfigurierte Graphen G und mögliche Zustände z die Wahrscheinlichkeiten $\rho_{G,z}^+$ bzw. $\rho_{G,z}^-$ bestimmen kann. Man wählt aus einem Dropdown-Menü den zu berechnenden Graphen aus und anschließend die Spezies, für die man die Wahrscheinlichkeiten bestimmen möchte. Außerdem kann man zusätzliche Spezies auswählen und für all diese Fitnesswerte hinterlegen. Danach drückt man auf **BERECHNE**, und die Wahrscheinlichkeiten werden berechnet. Möchte man diese mit den Wahrscheinlichkeiten auf einem weiteren Graphen derselben Knotenanzahl vergleichen, so kann man diesen über das Vergleichs-Dropdown-Menü auswählen und mit dem Button **VERGLEICHE** berechnen.

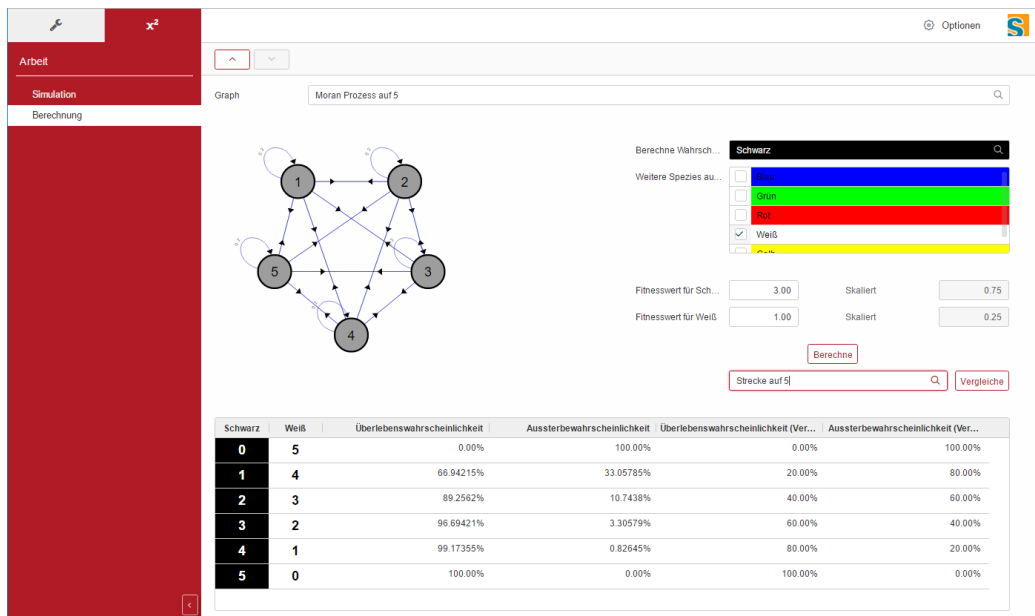


Abbildung 5: Berechnung eines Graphen

2.3.1 Definitionen

Zur algorithmischen Berechnung benötigt man als Eingangsparameter einen evolutionären Graphen G auf N Knoten, die Anzahl der Spezies $S \in \mathbb{N}$ und einen Fitnessvektor $f \in \mathbb{R}^+{}^S$.

Man betrachtet die Knotenzustände des Graphen, die wie folgt definiert sind.

Definition 2.1. Sei G ein evolutionärer Graph auf N Knoten und S die Anzahl der Spezies. Ein Knotenzustand $\tilde{z} \in \{1, 2, \dots, S\}^N$ gibt an, auf welchen Knoten des Graphen sich die Individuen der verschiedenen Spezies befinden. Für einen Knoten $v \in V_G = \{1, 2, \dots, N\}$ gibt \tilde{z}_v an, welche Spezies sich auf diesem Knoten befindet.

Nun kann man auch für Knotenzustände die Überlebenswahrscheinlichkeit bestimmen.

Definition 2.2. Sei G ein evolutionärer Graph auf N Knoten und S Spezies. Weiter sei $\tilde{z} \in \{1, 2, \dots, S\}^N$ ein Knotenzustand, in dem sich der Graph befindet. Für diesen Knotenzustand gibt $\rho_{G,\tilde{z}}^+$ bzw. $\rho_{G,\tilde{z}}^-$ an, mit welcher Wahrscheinlichkeit sich die Spezies 1 gegen die anderen durchsetzt bzw. ausstirbt. Für zwei Knotenzustände $\tilde{z}, \tilde{z}' \in \{1, 2, \dots, S\}^N$ bezeichnet $p_{\tilde{z},\tilde{z}'}$ die Wahrscheinlichkeit, dass sich der Knotenzustand des Graphen in einem Zeitschritt von \tilde{z} zu \tilde{z}' ändert.

Die Wahrscheinlichkeit $\rho_{G,z}^+$ für einen Zustand z ergibt sich als Mittelwert der Wahrscheinlichkeiten aller zugehörigen Knotenzustände.

2.3.2 Grundideen

Für $\rho_{G,\tilde{z}}^+$ ergibt sich eine Rekursionsgleichung mittels aller weiteren Knotenzustände, in die der Graph in einem Zeitschritt übergehen kann. Diese Menge sei mit $N_{\tilde{z}}$ bezeichnet. Es ergibt sich:

$$\rho_{G,\tilde{z}}^+ = \sum_{\tilde{z}' \in N_{\tilde{z}}} p_{\tilde{z},\tilde{z}'} \rho_{G,\tilde{z}'}^+ = \sum_{\tilde{z}' \in \{1,2,\dots,S\}^N} p_{\tilde{z},\tilde{z}'} \rho_{G,\tilde{z}'}^+$$

Der zweite Teil dieser Gleichung ergibt sich aus der Tatsache, dass $p_{\tilde{z},\tilde{z}'} = 0$ für jeden Knotenzustand $\tilde{z}' \notin N_{\tilde{z}}$ gilt. Kombiniert man jetzt all diese Rekursionsgleichungen und fasst hierbei alle Wahrscheinlichkeiten $\rho_{G,\tilde{z}}^+$ in einem Vektor ρ und alle zugehörigen Übergangswahrscheinlichkeiten $p_{\tilde{z},\tilde{z}'}$ in einer Matrix Π zusammen, so folgt

$$\Pi \rho = \rho.$$

Hierbei gilt für Knotenzustände \tilde{z} , die kein Individuum der Spezies 1 enthalten, $\rho_{G,\tilde{z}}^+ = 0$ sowie $\rho_{G,\tilde{z}}^+ = 1$ für $\tilde{z} = (1, \dots, 1)^\top$. Ferner seien die Wahrscheinlichkeiten $\rho_{G,\tilde{z}}^+$ der Knotenzustände \tilde{z} so im Vektor ρ angeordnet, dass zu Beginn diejenigen Wahrscheinlichkeiten stehen, die nach der vorherigen Überlegung gleich 0 sind, am Ende diejenigen, die gleich 1 sind, und alle anderen, durch den Teilvektor $\hat{\rho}$ gekennzeichnet, dazwischen. Somit folgt:

$$\rho = \begin{pmatrix} 0 \\ \hat{\rho} \\ 1 \end{pmatrix}$$

Ebenfalls lässt sich die Matrix Π umschreiben. Entsprechend der Anzahl der Wahrscheinlichkeiten, die gleich 0 sind, sei $\mathbb{I}_{(S-1)^N}$ die Identität sowie b ein Vektor gleicher Dimension wie $\hat{\rho}$. Weiter bezeichnen A und $\hat{\Pi}$ zwei Matrizen, die sich aus den Übergangswahrscheinlichkeiten $p_{\tilde{z},\tilde{z}'}$ zusammensetzen. Hiermit ergibt sich:

$$\Pi = \begin{pmatrix} \mathbb{I}_{(S-1)^N} & 0 & 0 \\ A & \hat{\Pi} & b \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

Nun folgt aus $\Pi\rho = \rho$ durch Umformung

$$\begin{aligned} \Pi\rho = \rho &\Leftrightarrow \begin{pmatrix} \hat{\Pi} & b \\ 0 & 1 \end{pmatrix} \begin{pmatrix} \hat{\rho} \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \hat{\rho} \\ 1 \end{pmatrix} \\ &\Leftrightarrow \begin{pmatrix} \hat{\Pi}\hat{\rho} + b \\ 1 \end{pmatrix} = \begin{pmatrix} \hat{\rho} \\ 1 \end{pmatrix} \\ &\Leftrightarrow b = (\mathbb{I}_d - \hat{\Pi})\hat{\rho} \end{aligned}$$

wobei \mathbb{I}_d mit $d = S^N - (S-1)^N - 1$ die Identität in der Größe von $\hat{\Pi}$ bezeichnet.

Diese Überlegungen gelten gleichermaßen, wenn die Reihenfolge der Einträge $\rho_{G,\tilde{z}}^+$ in ρ eine andere ist. Hierbei ändert sich die Reihenfolge der zu entfernten Einträge ebenso und man erhält denselben Teilvektor $\hat{\rho}$ sowie dieselbe Teilmatrix $\hat{\Pi}$.

Die Einträge der Matrix Π lassen sich aus der Beschaffenheit des Graphen und dem Fitnessvektor f ableiten. Für eine Kante $(i, j) \in A_G$ und einen Knotenzustand \tilde{z} ergibt sich ein Anteil von $p_{\tilde{z},\tilde{z}'}$, wobei $\tilde{z}'_l = \tilde{z}_l$ für $l \neq j$ und

$\tilde{z}'_j = \tilde{z}_i$. Dieser Anteil berechnet sich als

$$f_{\tilde{z}_i} \left(\sum_{l=1}^N f_{\tilde{z}_l} \right)^{-1} w_{ij},$$

wobei w_{ij} das Gewicht der Kante (i, j) bezeichnet. Summiert man diese Anteile über alle Kanten $(i, j) \in A_G$ mit der Eigenschaft $\tilde{z}'_l = \tilde{z}_l$ für $l \neq j$ und $\tilde{z}'_j = \tilde{z}_i$ auf, so erhält man die Übergangswahrscheinlichkeit $p_{\tilde{z}, \tilde{z}'}$. Analog können so auch die Übergangswahrscheinlichkeiten für alle anderen Paare von Knotenzuständen bestimmt werden.

2.3.3 Vertiefung

Um die Matrix $\Pi = (\pi_{nm})$ zu bestimmen, muss zuerst eine Sortierung der Knotenzustände geschehen. Hierzu werden zunächst die Bezeichnungen der Spezies $1, 2, \dots, S$ transformiert, indem 1 auf $S - 1$ und $s \in \{2, \dots, S\}$ auf $s - 2$ abgebildet werden. Ein Knotenzustand \tilde{z} beinhaltet also nun Einträge zwischen 0 und $S - 1$. Auch nach dieser Transformation schreibt man f_s für $s \in \{0, 1, \dots, S - 1\}$ für die Fitness der Spezies s . Jetzt lassen sich die Knotenzustände als Zahlen im System zur Basis S interpretieren und ihnen so ganze Zahlen zwischen 0 und $S^N - 1$ zuordnen. Da diese Zahlen als Indizes für die Matrix Π dienen sollen, addiert man 1 und erhält Zahlen zwischen 1 und S^N :

$$\mathcal{I} : \begin{cases} \{0, 1, \dots, S - 1\}^N & \rightarrow \mathbb{N} \\ \tilde{z} & \mapsto 1 + \sum_{i=1}^N \tilde{z}_i S^{N-i} \end{cases}$$

Es folgt also, $p_{\tilde{z}, \tilde{z}'} = \pi_{\mathcal{I}(\tilde{z})\mathcal{I}(\tilde{z}'})$.

Anschließend ermittelt man für eine Kante $(i, j) \in A_G$ und einen Knotenzustand \tilde{z} den Anteil a an $p_{\tilde{z}, \tilde{z}'}$, wobei \tilde{z}' den Knotenzustand bezeichnet, der entsteht, wenn ausgehend von \tilde{z} der Nachfahre des Individuums auf Knoten i das Individuum auf Knoten j verdrängt. Hierzu wird zuerst für den Knotenzustand \tilde{z} ein relativer Fitnessvektor \tilde{f} erstellt, dessen Einträge \tilde{f}_m sich

für $m \in \{1, 2, \dots, N\}$ wie folgt berechnen lassen:

$$\tilde{f}_m = f_{\tilde{z}_m} \left(\sum_{n=1}^N f_{\tilde{z}_n} \right)^{-1}$$

Außerdem werden noch eine Matrix $T_{(i,j)} = (t_{nm}) \in \{0, 1\}^{N \times N}$ und ein Vektor $t_{w_{ij}} \in \{0, w_{ij}\}^N$ benötigt, die für die Kante (i, j) wie folgt definiert sind:

$$\begin{aligned} t_{nn} &= 1 \text{ für } n \neq j, t_{ij} = 1, \text{ sowie } t_{nm} = 0 \text{ sonst} \\ t_{w_{ij}_i} &= w_{ij}, \text{ sowie } t_{w_{ij}_n} = 0 \text{ sonst} \end{aligned}$$

Es folgt:

$$\begin{aligned} \tilde{z}^\top T_{(i,j)} &= \tilde{z}'^\top \\ \tilde{f}^\top t_{w_{ij}} &= a \end{aligned}$$

Dieses Vorgehen wendet man nun für alle Kombinationen aus Knotenzuständen \tilde{z} und Kanten (i, j) an und erhöht den Matrixeintrag $\pi_{\mathcal{I}(\tilde{z})\mathcal{I}(\tilde{z}')}$ jeweils um den Anteil a .

Hierzu erstellt man eine Matrix X , deren Zeilen die transponierten Knotenzustände \tilde{z}^\top enthalten, sowie eine Matrix F , deren Zeilen die entsprechenden transponierten relativen Fitnessvektoren \tilde{f}^\top enthalten. Man erhält hierdurch direkt einen Vektor a , der alle Anteile der $p_{\tilde{z}, \tilde{z}'}$ enthält.

$$\begin{aligned} XT_{(i,j)} &= Y \\ Ft_{w_{ij}} &= a \end{aligned}$$

Zu Beginn werden alle Einträge der Matrix Π auf 0 gesetzt. Jetzt iteriert man über die Zeilen und erhöht die Einträge der Matrix Π um die Einträge des Vektors a .

Dieses Vorgehen wird für alle Kanten $(i, j) \in A_G$ angewendet und liefert die endgültige Matrix Π .

Anschließend löst man wie in Kapitel 2.3.2 beschrieben das Gleichungssystem

$\Pi\rho = \rho$. Hierzu setzt man

$$\rho = \begin{pmatrix} 0 \\ \hat{\rho} \\ 1 \end{pmatrix}, \Pi = \begin{pmatrix} \mathbb{I}_{(S-1)^N} & 0 & 0 \\ A & \hat{\Pi} & b \\ 0 & 0 & 1 \end{pmatrix}$$

und löst das sich ergebende Gleichungssystem

$$b = (\mathbb{I}_d - \hat{\Pi})\hat{\rho}$$

nach $\hat{\rho}$ auf.

Die Wahrscheinlichkeit $\rho_{G,z}^+$ für einen Zustand z ergibt sich schließlich als Mittelwert der Wahrscheinlichkeiten $\rho_{G,\tilde{z}}^+$ der zugehörigen Knotenzustände \tilde{z} .

2.3.4 Der Algorithmus

Aus den vorherigen Abschnitten ergibt sich folgender Algorithmus.

Sei G ein evolutionärer Graph auf N Knoten und S Spezien mit einem Fitnessvektor f , sowie \mathcal{I} die Indexfunktion aus Kapitel 2.3.3.

1. $X = (x_{nm}) \in \{0, 1, \dots, S-1\}^{S^N \times N}$ mit $x_{nm} = \left(\lfloor \frac{n-1}{S^{N-m}} \rfloor \bmod S \right)$
2. $\hat{F} = (\hat{f}_{nm}) \in \mathbb{R}^{+S^N \times N}$ mit $\hat{f}_{nm} = f_{x_{nm}} \left(\sum_{l=1}^N f_{x_{nl}} \right)^{-1}$
3. $\Pi = (\pi_{nm}) \in \mathbb{R}_0^{+S^N \times S^N}$ mit $\pi_{nm} = 0$
4. Für alle Kanten $(i, j) \in A_G$ wiederhole
 - (a) $T_{(i,j)} = (t_{nm}) \in \{0, 1\}^{N \times N}$ mit $t_{ll} = 1$ für $l \neq j$, $t_{ij} = 1$ sowie $t_{lk} = 0$ sonst
 - (b) $t_{w_{ij}} \in \{0, w_{ij}\}^N$ mit $t_{w_{ij}i} = w_{ij}$ sowie $t_{w_{ij}l} = 0$ sonst
 - (c) $Y = XT_{(i,j)}$
 - (d) $P = \hat{F}t_{w_{ij}}$
 - (e) Für $l \in \{1, 2, \dots, S^N\}$ wiederhole
 - i. $x, y \in \{0, 1, \dots, S-1\}^N$ mit $x_k = x_{lk}$ bzw. $y_k = y_{lk}$

- ii. Überschreibe den Wert $\pi_{\mathcal{I}(x)\mathcal{I}(y)}$ mit $\pi_{\mathcal{I}(x)\mathcal{I}(y)} + P_l$
5. $u \in \{0, 1\}^{S^N}$ mit $u_i = 1$ für $\sum_{j=1}^N \mathbb{1}_{\{S-1\}}(x_{ij}) > 0$ und $i < S^N$ sowie $u_i = 0$ sonst, wobei $\mathbb{1}_{\{S-1\}}$ die Indikatorfunktion auf der Menge $\{S-1\}$ bezeichnet
 6. $\hat{\Pi}$ aus Π , indem Einträge π_{ij} mit $u_i = 0$ oder $u_j = 0$ gestrichen werden
 7. b aus Π , indem Einträge π_{ij} mit $u_i = 0$ oder $j < S^N$ gestrichen werden
 8. $\hat{\rho} = (\mathbb{I}_d - \hat{\Pi})^{-1} b$, wobei \mathbb{I}_d mit $d = S^N - (S-1)^N - 1$ die Identitätsmatrix gleicher Größe wie $\hat{\Pi}$ bezeichnet
 9. Errechne die Lösung ρ
 - (a) $s_{\hat{\rho}}$ bezeichne die Länge des Vektors $\hat{\rho}$, s_u die des Vektors u
 - (b) $\hat{i} \in \mathbb{N}^{s_u}$ mit $\hat{i}_j = j$
 - (c) $\bar{u} \in \mathbb{N}^{s_u}$ mit $\bar{u}_j = \sum_{i=1}^j u_i$
 - (d) $Z = (z_{nm}) \in \{0, 1\}^{s_u \times s_{\hat{\rho}}}$ mit $z_{nm} = 1$ für $u_n = 1$ und $\bar{u}_n = m$ sowie $z_{nm} = 0$ sonst
 - (e) $\rho' = Z\hat{\rho}$
 - (f) $\rho \in \mathbb{R}_0^{+S^N}$ mit $\rho_i = \rho'_i$ für $i < S^N$ und $\rho_{S^N} = 1$

2.3.5 Die Umsetzung

Der Algorithmus aus Kapitel 2.3.4 ist in einer Kombination aus MATLAB und JAVA implementiert. Der zu berechnende Graph G und die Spezien sowie die Fitnesswerte werden von der JAVA-Applikation verwaltet. Diese ruft nun in den einzelnen Schritten des Algorithmus die folgenden MATLAB-Funktionen über [9] auf. Für die Verwaltung der hierbei vorkommenden Matrizen in der JAVA-Applikation wurde [10] eingebunden.

Code 1: MATLAB-Funktion für Algorithmusschritt 1

```
1 function [ X ] = createXCorMatrix( n, k )
2 %CREATEXCORMATRIX creates a matrix which columns
   represent the states of a graph
3 %   Input: n           number of vertices
4 %           k           number of species
5 %   Output: X          matrix, columns represent the
   states of a graph
6
7 X = transpose(0:(k-1));
8 for i = 2:n
9     s = size(X,1);
10    B = zeros(0, size(X,2)+1);
11    for j = 0:(k-1)
12        C = [j*ones(s,1) X];
13        B = [B; C];
14    end
15    X = B;
16 end
17
18 end
```

Code 2: MATLAB-Funktion für Algorithmusschritt 2

```
1 function [ f ] = createFitnessMatrix( X, r )
2 %CREATEFITNESSMATRIX creates a matrix containing the
   relative fitness value of each individual
3 %   Input: X           matrix, columns represent the
   states of a graph
4 %           r           vector containing the fitness
   values for each species
5 %   Output: f           matrix containing the relative
   fitness value of each individual
6
7 f = r(X+1);
8 f = diag(sum(f,2).^(-1))*f;
9
10 end
```

Code 3: MATLAB-Funktion für Algorithmusschritt 3

```
1 function [ X ] = createMatrix( rows , columns )
2 %CREATEMATRIX creates a zero matrix
3 %   Input: rows       number of rows
4 %           columns   number of columns
5 %   Output: X         matrix
6
7 X = zeros( rows , columns );
8
9 end
```

Code 4: MATLAB-Funktion für Algorithmusschritte 4(a) - 4(e)ii

```

1 function [ Pi ] = computeEdge( i, j, w, k, X, f, Pi )
2 %COMPUTEEDGE computes the influence of one edge on the
   probability matrix
3 %   Input:  i, j      two vertices denoting the edge
4 %           w        weight of the edge
5 %           k        number of species
6 %           X        matrix, columns represent the
   states of a graph
7 %           f        matrix containing the relative
   fitness value of each individual
8 %           Pi       matrix containing the
   probabilities one state changes to another
9 %   Output: Pi       matrix containing the
   probabilities one state changes to another
10
11 n = size(X,2);
12
13 I = eye(n);
14 I(j,j) = 0;
15 I(i,j) = 1;
16
17 J = zeros(n,1);
18 J(i,1) = w;
19
20 Y = X*I;
21 F = f*J;
22
23 Yhat = zeros(size(Y,1),1);
24 for l = 1:n
25     Yhat = Yhat + Y(:,l) * k^(n-l);
26 end
27 for l = 1:size(Y,1)
28     Pi(l,Yhat(l)+1) = Pi(l,Yhat(l)+1) + F(l);
29 end
30
31 end

```

Code 5: MATLAB-Funktion für Algorithmusschritt 5

```
1 function [ I ] = createUseVector( X )
2 %CREATEUSEVECTOR creates a vector containing the
   information which entries to use for the final
   calculation
3 % Input: X          matrix, columns represent the
   states of a graph
4 % Output: I        vector containing the
   information which rows and columns to use
5
6 maxValue = max(max(X));
7 I = sum(X == maxValue,2) > 0;
8
9 l = size(I,1);
10 I(1,1) = 0;
11
12 end
```

Code 6: MATLAB-Funktion für Algorithmusschritt 6

```
1 function [ X ] = createSubMatrix( A, use )
2 %CREATESUBMATRICES creates a sub matrix
3 % Input: A          matrix
4 %           use      vector containing the
   information which rows and columns to use
5 % Output: X        submatrix of the input matrix
6
7 X = A(use == 1,use ==1);
8
9 end
```

Code 7: MATLAB-Funktion für Algorithmusschritt 7

```
1 function [ v ] = createSubVector( A, use )
2 %CREATESUBVECTOR creates a subvector of the last column
3 % Input: A          matrix
4 %         use       vector containing the
      information which rows to use
5 % Output: v        subvector of the last column of
      the input matrix
6
7 columns = size(A,2);
8
9 v = A(use == 1,columns);
10
11
12 end
```

Code 8: MATLAB-Funktion für Algorithmusschritt 8

```
1 function [ v ] = solveForSub( A, b )
2 %SOLVEFORSUB solve the system of linear equations
3 % Input: A          matrix
4 %         b          vector
5 % Output: v        solution vector
6
7 rows = size(A,1);
8 columns = size(A,2);
9
10 I = eye(rows,columns);
11
12 v = mldivide(I - A, b);
13 end
```

Code 9: MATLAB-Funktion für Algorithmusschritte 9(a) - 9(f)

```
1 function [ v ] = buildSolutionVector( subRho, use )
2 %BUILDSOLUTIONVECTOR build the total solution vector
   from the subvector
3 %   Input:  subRho      subvector
4 %           use        vector containing the
   information which rows and columns were used before
5 %   Output: v          total solution vector
6
7 sizeUse = size( use, 1 );
8 sizeSubRho = size( subRho, 1 );
9
10 index = transpose( 1 : sizeUse );
11
12 useCum = cumsum( use );
13
14 Z = zeros( sizeSubRho, sizeUse );
15
16 Z( ((index( use == 1 ) - 1) * sizeSubRho) + useCum( use == 1 )
   ) = 1;
17
18 v = transpose( Z ) * subRho;
19
20 v( sizeUse, 1 ) = 1;
21
22 end
```

2.4 Nutzung

Damit die Applikation ihre Berechnungen durchführen kann, muss vor dem Start der Pfad zu einer MATLAB-Installation angegeben werden. Dieser ist in der Datei *config.ini* anzugeben.

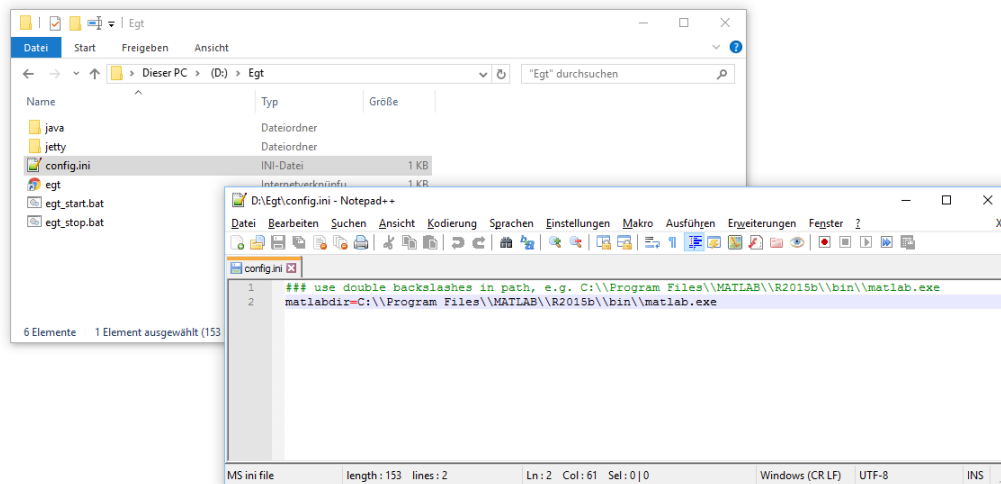


Abbildung 6: *config.ini*, *bat*-Dateien sowie Verknüpfung *egt*

Anschließend kann durch *egt_start.bat* und *egt_stop.bat* ein Server gestartet und beendet werden, auf dem die Applikation läuft. Eine Verbindung mit der Applikation ist unter der URL <http://localhost:8080/egt>, an welche auch die Verknüpfung *egt* verweist, möglich. Zur Authentifizierung meldet man sich unter dem Nutzernamen „admin“ mit dem Passwort „admin“ an.

3 Beispiele

Mithilfe dieses Tools lassen sich Beispiele berechnen. Unter anderem hat man damit die Möglichkeit nachzuprüfen, ob ein Graph Selektion verstärkt oder unterdrückt. Ein weiterer interessanter Aspekt ist zu beobachten, wie sich die Überlebenswahrscheinlichkeiten verändern, wenn man die Anzahl der Spezien variiert.

Theoretische Überlegungen führen bei Graphen, die eine Wurzel haben, also einen Knoten, von dem aus alle anderen erreichbar sind, der selbst aber nicht von den anderen erreichbar ist, zu einer von der Fitness unabhängigen Überlebenswahrscheinlichkeit. Sei G ein solcher Graph auf N Knoten mit S Spezien und s die Anzahl der Individuen der Spezies 1. Offensichtlich wird die Spezies 1 überleben, wenn ein Individuum dieser Spezies auf der Wurzel sitzt. Hierfür ist die Wahrscheinlichkeit $\frac{s}{N}$ unabhängig von der Fitness. Einfache Beispiele hierfür sind eine Strecke oder ein Stern.

Beispiel 3.1. Sei G ein evolutionärer Graph auf 5 Knoten. Für die Kantengewichte gilt $w_{ii+1} = 1$ für $i = 1, \dots, 4$ und $w_{55} = 1$.

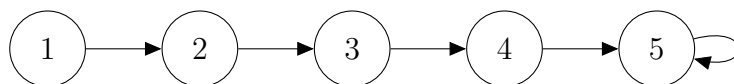


Abbildung 7: Beispiel der Strecke auf 5 Knoten.

Spezies 1	Spezies 2	Spezies 3	ρ_G^+	ρ_G^-	ρ_M^+	ρ_M^-
0	0	5	0	1	0	1
0	1	4	0	1	0	1
0	2	3	0	1	0	1
0	3	2	0	1	0	1
0	4	1	0	1	0	1
0	5	0	0	1	0	1
1	0	4	0.2	0.8	0.51613	0.48387

Fortsetzung auf der nächsten Seite

Fortsetzung von der vorherigen Seite

Spezies 1	Spezies 2	Spezies 3	ρ_G^+	ρ_G^-	ρ_M^+	ρ_M^-
1	1	3	0.2	0.8	0.55851	0.44149
1	2	2	0.2	0.8	0.60947	0.39053
1	3	1	0.2	0.8	0.67203	0.32797
1	4	0	0.2	0.8	0.75073	0.24927
2	0	3	0.4	0.6	0.77419	0.22581
2	1	2	0.4	0.6	0.82086	0.17914
2	2	1	0.4	0.6	0.87485	0.12515
2	3	0	0.4	0.6	0.93842	0.06158
3	0	2	0.6	0.4	0.90323	0.09677
3	1	1	0.6	0.4	0.9422	0.0578
3	2	0	0.6	0.4	0.98534	0.01466
4	0	1	0.8	0.2	0.96774	0.03226
4	1	0	0.8	0.2	0.99707	0.00293
5	0	0	1	0	1	0

Tabelle 1: Die Fitnesswerte für die Spezies 1, 2 bzw. 3 betragen 4, 1 bzw. 2. In Zuständen, in denen sich genau 2 Spezies auf dem Graphen befinden, sind Vor- bzw. Nachteile in der Überlebenswahrscheinlichkeit verglichen zum Moran Prozess grün bzw. rot markiert.

Ein solches Beispiel eliminiert also den Effekt der Selektion vollständig und ist somit nach Definition 1.6 ein Unterdrücker der Selektion.

Es lassen sich auch Beispiele konstruieren, die die Selektion nur vermindern und nicht komplett eliminieren. Ein einfacher Ansatz hierfür ist eine Art Wurzel aus mehreren Knoten, also eine Teilmenge T der Knoten, von deren Elementen aus die restlichen Knoten erreichbar sind, aber nicht umgekehrt. Innerhalb dieser Teilmenge T sind wie beim Moran Prozess alle Knoten durch gleichgewichtete Kanten verbunden. Sei jetzt G ein solcher Graph auf N Knoten mit S Spezies und $T \subsetneq V_G$ eine solche Teilmenge. Für $i, j \in T$ gelte $(i, j) \in A_G$, $w_{ij} = \frac{1}{2|T|}$ und weiter $\sum_{k \notin T} w_{ik} = \frac{1}{2}$.

Beispiel 3.2. Sei G ein evolutionärer Graph auf 5 Knoten und $T = \{1, 2, 3\} \subsetneq V_G$. Für die Kantengewichte gilt $w_{ij} = \frac{1}{6}$, $w_{i4} = \frac{1}{2}$ für $i, j \in T$, sowie $w_{45} = w_{55} = 1$.

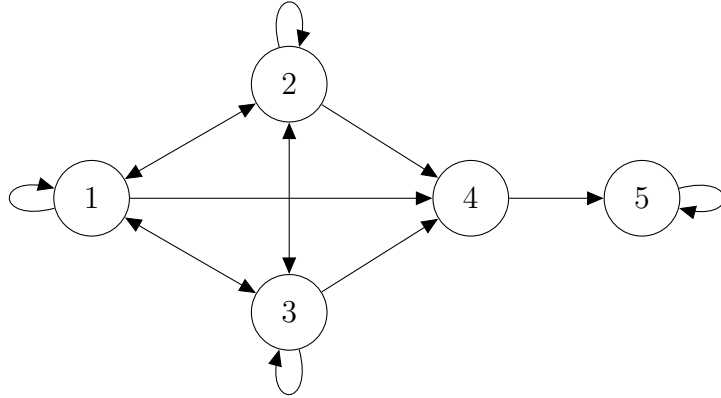


Abbildung 8: Beispiel eines evolutionären Graphen auf 5 Knoten mit der Wurzel bestehend aus den Knoten 1, 2 und 3.

Spezies 1	Spezies 2	Spezies 3	ρ_G^+	ρ_G^-	ρ_M^+	ρ_M^-
0	0	5	0	1	0	1
0	1	4	0	1	0	1
0	2	3	0	1	0	1
0	3	2	0	1	0	1
0	4	1	0	1	0	1
0	5	0	0	1	0	1
1	0	4	0.34286	0.65714	0.51613	0.48387
1	1	3	0.36735	0.63265	0.55851	0.44149
1	2	2	0.39456	0.60544	0.60947	0.39053
1	3	1	0.42449	0.57551	0.67203	0.32797
1	4	0	0.45714	0.54286	0.75073	0.24927
2	0	3	0.6	0.4	0.77419	0.22581
2	1	2	0.64218	0.35782	0.82086	0.17914

Fortsetzung auf der nächsten Seite

Fortsetzung von der vorherigen Seite

Spezies 1	Spezies 2	Spezies 3	ρ_G^+	ρ_G^-	ρ_M^+	ρ_M^-
2	2	1	0.6898	0.3102	0.87485	0.12515
2	3	0	0.74286	0.25714	0.93842	0.06158
3	0	2	0.78571	0.21429	0.90323	0.09677
3	1	1	0.83878	0.16122	0.9422	0.0578
3	2	0	0.9	0.1	0.98534	0.01466
4	0	1	0.91429	0.08571	0.96774	0.03226
4	1	0	0.97143	0.02857	0.99707	0.00293
5	0	0	1	0	1	0

Tabelle 2: Die Fitnesswerte für die Spezies 1, 2 bzw. 3 betragen 4, 1 bzw. 2. In Zuständen, in denen sich genau 2 Spezies auf dem Graphen befinden, sind Vor- bzw. Nachteile in der Überlebenswahrscheinlichkeit verglichen zum Moran Prozess grün bzw. rot markiert.

Zusammen mit dem Beispiel der Strecke bestätigt der gerichtete Kreis die Bemerkung zu Korollar 1.10, dass aufgrund asymmetrischer Gewichtsmatrizen keine Aussage über ρ -Äquivalenz machbar ist.

Beispiel 3.3. Sei G ein evolutionärer Graph auf 5 Knoten. Für die Kantengewichte gilt $w_{i,i+1} = 1$ für $i = 1, \dots, 4$ und $w_{51} = 1$.

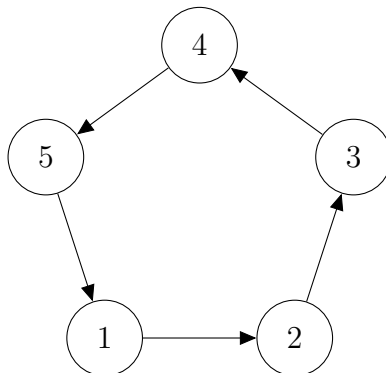


Abbildung 9: Beispiel des Kreises auf 5 Knoten.

Spezies 1	Spezies 2	Spezies 3	ρ_G^+	ρ_G^-	ρ_M^+	ρ_M^-
0	0	5	0	1	0	1
0	1	4	0	1	0	1
0	2	3	0	1	0	1
0	3	2	0	1	0	1
0	4	1	0	1	0	1
0	5	0	0	1	0	1
1	0	4	0.51613	0.48387	0.51613	0.48387
1	1	3	0.55851	0.44149	0.55851	0.44149
1	2	2	0.60947	0.39053	0.60947	0.39053
1	3	1	0.67203	0.32797	0.67203	0.32797
1	4	0	0.75073	0.24927	0.75073	0.24927
2	0	3	0.77419	0.22581	0.77419	0.22581
2	1	2	0.82086	0.17914	0.82086	0.17914
2	2	1	0.87485	0.12515	0.87485	0.12515
2	3	0	0.93842	0.06158	0.93842	0.06158
3	0	2	0.90323	0.09677	0.90323	0.09677
3	1	1	0.9422	0.0578	0.9422	0.0578
3	2	0	0.98534	0.01466	0.98534	0.01466
4	0	1	0.96774	0.03226	0.96774	0.03226
4	1	0	0.99707	0.00293	0.99707	0.00293
5	0	0	1	0	1	0

Tabelle 3: Die Fitnesswerte für die Spezies 1, 2 bzw. 3 betragen 4, 1 bzw. 2. Die Überlebenswahrscheinlichkeiten gleichen denen vom Moran Prozess.

Auch Verstärkung der Selektion ist möglich. Hierzu betrachtet man den Superstern als $S_{L,M}^K$.

Definition 3.4. *Der Superstern $S_{L,M}^K$ ist ein evolutionärer Graph. Er enthält einen zentralen Knoten v_{zentrum} umgeben von L Armen, die jeweils M Knoten $v_{l,m}$ enthalten. Zusätzlich sind in jedem Arm noch $K - 2$ Knoten $c_{l,k}$,*

die zusammen mit v_{Zentrum} und jedem der $v_{l,m}$ einen Kreis der Länge K formen. Die Kantenmenge A_G hat die Form $A_G = \{(v_{\text{Zentrum}}, v_{l,m}), (v_{l,m}, c_{l,1}), (c_{l,k}, c_{l,k+1}), (c_{l,K-2}, v_{\text{Zentrum}}) \mid l \in \{1, 2, \dots, L\}, m \in \{1, 2, \dots, M\}, k \in \{1, 2, \dots, K-3\}\}$.

Ein solcher Superstern verstärkt die Selektion.

Beispiel 3.5. Sei $G = S_{2,2}^3$ ein Superstern auf 7 Knoten. Für die Kantengewichte gilt $w_{1j} = \frac{1}{4}$ für $j = 3, 4, 6, 7$ und $w_{32} = w_{42} = w_{21} = w_{65} = w_{75} = w_{51} = 1$.

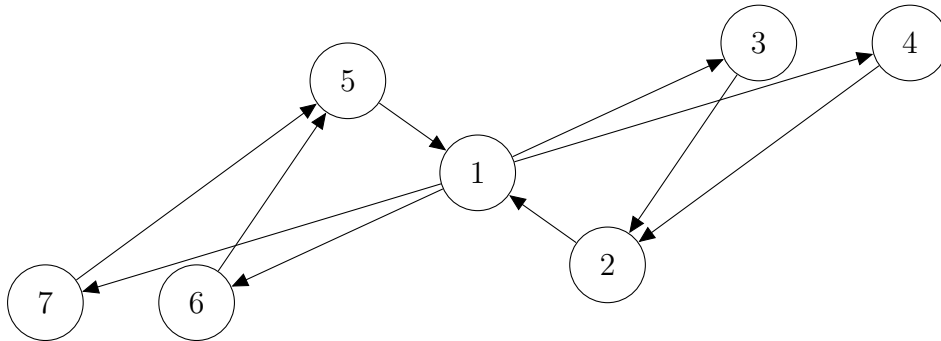


Abbildung 10: Beispiel des Supersterns $S_{2,2}^3$.

Spezies 1	Spezies 2	Spezies 3	ρ_G^+	ρ_G^-	ρ_M^+	ρ_M^-
0	0	7	0	1	0	1
0	1	6	0	1	0	1
0	2	5	0	1	0	1
0	3	4	0	1	0	1
0	4	3	0	1	0	1
0	5	2	0	1	0	1
0	6	1	0	1	0	1
0	7	0	0	1	0	1
1	0	6	0.52386	0.47614	0.50394	0.49606
1	1	5	0.54947	0.45053	0.5319	0.4681

Fortsetzung auf der nächsten Seite

Fortsetzung von der vorherigen Seite

Spezies 1	Spezies 2	Spezies 3	ρ_G^+	ρ_G^-	ρ_M^+	ρ_M^-
1	2	4	0.57876	0.42124	0.56354	0.43646
1	3	3	0.61257	0.38743	0.59974	0.40026
1	4	2	0.65205	0.34795	0.64167	0.35833
1	5	1	0.69876	0.30124	0.69099	0.30901
1	6	0	0.75493	0.24507	0.75005	0.24995
2	0	5	0.77793	0.22207	0.75591	0.24409
2	1	4	0.80402	0.19598	0.78571	0.21429
2	2	3	0.83291	0.16709	0.81822	0.18178
2	3	2	0.86505	0.13495	0.85392	0.14608
2	4	1	0.90103	0.09897	0.89341	0.10659
2	5	0	0.94163	0.05837	0.93756	0.06244
3	0	4	0.89948	0.10052	0.88189	0.11811
3	1	3	0.91932	0.08068	0.90584	0.09416
3	2	2	0.94046	0.05954	0.93089	0.06911
3	3	1	0.96296	0.03704	0.95708	0.04292
3	4	0	0.98684	0.01316	0.98444	0.01556
4	0	3	0.95662	0.04338	0.94488	0.05512
4	1	2	0.96996	0.03004	0.9621	0.0379
4	2	1	0.98357	0.01643	0.97926	0.02074
4	3	0	0.99727	0.00273	0.99615	0.00385
5	0	2	0.98294	0.01706	0.97638	0.02362
5	1	1	0.99134	0.00866	0.98807	0.01193
5	2	0	0.99948	0.00052	0.99908	0.00092
6	0	1	0.99479	0.00521	0.99213	0.00787
6	1	0	0.99992	0.00008	0.99982	0.00018
7	0	0	1	0	1	0

Tabelle 4: Die Fitnesswerte für die Spezies 1, 2 bzw. 3 betragen 4, 1 bzw. 2. In Zuständen, in denen sich genau 2 Spezies auf dem Graphen befinden, sind Vor- bzw. Nachteile in der Überlebenswahrscheinlichkeit verglichen zum Moran Prozess grün bzw. rot markiert.

Außerdem fällt auf, dass bei mehr als zwei Spezies eine Spezies, die weder die höchste noch die niedrigste Fitness hat, in manchen Zuständen von einer Verstärkung bzw. Unterdrückung der Selektion profitiert, während sie in anderen benachteiligt wird. Hierfür betrachtet man das Beispiel 3.2 mit anderen Fitnesswerten als zuvor.

Spezies 1	Spezies 2	Spezies 3	ρ_G^+	ρ_G^-	ρ_M^+	ρ_M^-
0	0	5	0	1	0	1
0	1	4	0	1	0	1
0	2	3	0	1	0	1
0	3	2	0	1	0	1
0	4	1	0	1	0	1
0	5	0	0	1	0	1
1	0	4	0.08571	0.91429	0.03226	0.96774
1	1	3	0.12245	0.87755	0.05255	0.94745
1	2	2	0.17755	0.82245	0.09781	0.90219
1	3	1	0.25102	0.74898	0.2102	0.7898
1	4	0	0.34286	0.65714	0.51613	0.48387
2	0	3	0.21429	0.78571	0.09677	0.90323
2	1	2	0.30612	0.69388	0.16961	0.83039
2	2	1	0.43469	0.56531	0.33923	0.66077
2	3	0	0.6	0.4	0.77419	0.22581
3	0	2	0.4	0.6	0.22581	0.77419
3	1	1	0.56531	0.43469	0.42404	0.57596
3	2	0	0.78571	0.21429	0.90323	0.09677
4	0	1	0.65714	0.34286	0.48387	0.51613
4	1	0	0.91429	0.08571	0.96774	0.03226
5	0	0	1	0	1	0

Tabelle 5: Die Fitnesswerte für die Spezies 1, 2 bzw. 3 betragen 2, 1 bzw. 4. In Zuständen, in denen sich genau 2 Spezies auf dem Graphen befinden, sind Vor- bzw. Nachteile in der Überlebenswahrscheinlichkeit verglichen zum Moran Prozess grün bzw. rot markiert.

4 Appendix

Das folgende Kapitel stellt zusätzliche Definitionen, Theoreme und Beweise für die in den vorangegangenen Kapiteln angesprochenen Themen bereit. Die Inhalte des Kapitels basieren dabei auf [1] sowie [2], [3] und [4].

4.1 Ergänzungen zu „1 Evolutionäre Graphentheorie - Einführung“

Im Anschluss an Definition 1.4 wurde darauf hingewiesen, dass sich beim Moran Prozess M für $S = 2$ und $r \in \mathbb{R}^+$ die Wahrscheinlichkeiten $\rho_{M,k}^+$ bzw. $\rho_{M,k}^-$, mit der sich k Individuen der Spezies 1 gegen $N - k$ der Spezies 2 durchsetzen bzw. aussterben, herleiten lassen. Im Folgenden wird diese Herleitung geführt.

Wie schon in Kapitel 1.2 angedeutet, betrachtet man hierzu die Übergangswahrscheinlichkeiten $p_{k,k'}$ für $k, k' \in \{0, 1, \dots, N\}$. Es gilt $p_{k,k'} = 0$ für $|k - k'| > 1$ und andernfalls:

- $p_{0,0} = 1$
- $p_{k,k-1} = \frac{N-k}{r \cdot k + N - k} \cdot \frac{k}{N} =: \mu_k$
- $p_{k,k+1} = \frac{r \cdot k}{r \cdot k + N - k} \cdot \frac{N-k}{N} =: \lambda_k$
- $p_{k,k} = 1 - p_{k,k-1} - p_{k,k+1} = 1 - \mu_k - \lambda_k$
- $p_{N,N} = 1$

Mit diesen Werten erhält man die folgenden Rekursionsgleichungen für $k \in \{1, 2, \dots, N - 1\}$:

- $\rho_{M,0}^+ = 0$
- $\rho_{M,k}^+ = \mu_k \cdot \rho_{M,k-1}^+ + \lambda_k \cdot \rho_{M,k+1}^+ + (1 - \mu_k - \lambda_k) \cdot \rho_{M,k}^+$
- $\rho_{M,N}^+ = 1$

Mit $y_k := \rho_{M,k}^+ - \rho_{M,k-1}^+$ für $k \in \{1, 2, \dots, N\}$ ergibt sich:

$$\begin{aligned} \rho_{M,k}^+ &= \mu_k \cdot \rho_{M,k-1}^+ + \lambda_k \cdot \rho_{M,k+1}^+ + (1 - \mu_k - \lambda_k) \cdot \rho_{M,k}^+ \\ &\quad \forall k \in \{1, 2, \dots, N-1\} \\ \Leftrightarrow \mu_k \cdot (\rho_{M,k}^+ - \rho_{M,k-1}^+) &= \lambda_k \cdot (\rho_{M,k+1}^+ - \rho_{M,k}^+) \quad \forall k \in \{1, 2, \dots, N-1\} \\ \Leftrightarrow y_{k+1} &= \frac{\mu_k}{\lambda_k} \cdot y_k \quad \forall k \in \{1, 2, \dots, N-1\} \end{aligned}$$

Zwei direkte Folgerungen sind $\rho_{M,k}^+ = \sum_{i=1}^k y_i$ und $y_k = \rho_{M,1}^+ \cdot \prod_{i=1}^{k-1} \frac{\mu_i}{\lambda_i}$, die zusammen mit der Notation $q_i = \prod_{j=1}^i \frac{\mu_j}{\lambda_j}$

$$\begin{aligned} \rho_{M,k}^+ &= \sum_{m=1}^k y_m = \sum_{m=1}^k \left(\rho_{M,1}^+ \cdot \prod_{i=1}^{m-1} \frac{\mu_i}{\lambda_i} \right) = \\ &= \rho_{M,1}^+ \cdot \sum_{m=1}^k q_{m-1} = \rho_{M,1}^+ \cdot \left(1 + \sum_{m=1}^{k-1} q_m \right) \end{aligned}$$

ergeben. Mit $\rho_{M,N}^+ = 1$ erhält man:

$$1 = \rho_{M,N}^+ = \rho_{M,1}^+ \cdot \left(1 + \sum_{m=1}^{N-1} q_m \right) \Rightarrow \rho_{M,1}^+ = \frac{1}{1 + \sum_{m=1}^{N-1} q_m}$$

Im Fall des Moran Prozesses M gilt $\frac{\mu_k}{\lambda_k} = \frac{1}{r}$ unabhängig von $k \in \{1, 2, \dots, N-1\}$, also:

$$\rho_{M,1}^+ = \frac{1}{1 + \sum_{m=1}^{N-1} \prod_{i=1}^m \frac{1}{r}}$$

Betrachte zunächst $s_n = \sum_{k=0}^n q^k$, wobei $q \in \mathbb{R}^+ \setminus \{1\}$ und $n \in \mathbb{N}$.

$$\begin{aligned} s_n - q \cdot s_n &= (1 + q + \dots + q^n) - (q + q^2 + \dots + q^{n+1}) = 1 - q^{n+1} \\ \Rightarrow s_n &= \frac{1 - q^{n+1}}{1 - q} \end{aligned}$$

Hieraus folgt mit $q = \frac{1}{r}$:

$$\sum_{m=1}^{N-1} \prod_{i=1}^m \frac{1}{r} = \sum_{m=1}^{N-1} \left(\frac{1}{r}\right)^m = \frac{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^N}{1 - \left(\frac{1}{r}\right)} - \left(\frac{1}{r}\right)^0 = \frac{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^N}{1 - \left(\frac{1}{r}\right)} - 1$$

Es ergibt sich dadurch:

$$\rho_{M,1}^+ = \frac{1}{1 + \frac{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^N}{1 - \left(\frac{1}{r}\right)} - 1} = \frac{1 - \left(\frac{1}{r}\right)}{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^N}$$

Und weiter erhält man für $\rho_{M,k}^+$:

$$\rho_{M,k}^+ = \rho_{M,1}^+ \cdot \left(1 + \sum_{m=1}^{k-1} q_m\right) = \frac{1 - \left(\frac{1}{r}\right)}{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^N} \cdot \frac{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^k}{1 - \left(\frac{1}{r}\right)} = \frac{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^k}{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^N}$$

Für die Wahrscheinlichkeit $\rho_{M,k}^-$ folgt wegen $\rho_{M,k}^- = 1 - \rho_{M,k}^+$:

$$\rho_{M,k}^- = 1 - \rho_{M,k}^+ = 1 - \frac{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^k}{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^N} = \frac{\left(\frac{1}{r}\right)^k - \left(\frac{1}{r}\right)^N}{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^N}$$

Im nächsten Abschnitt wird das Isothermal Theorem 1.8 und dessen äquivalente Formulierung Theorem 1.9 betrachtet. Der darin verwendete Begriff der *doppel stochastischen Matrix* ist wie folgt definiert.

Definition 4.1. Eine quadratische Matrix $M = (m_{ij})_{i,j \in \{1,2,\dots,n\}}$ heißt *stochastisch*, wenn die Einträge im Intervall $[0, 1]$ liegen und die Zeilensummen stets 1 ergeben. M heißt *doppelt stochastisch*, wenn sowohl M als auch die transponierte Matrix M^\top stochastisch sind.

Nun wird das Theorem 1.9 bewiesen und somit auch das Isothermal Theorem 1.8, da die Isothermie äquivalent zu einer doppelt stochastischen Gewichtsmatrix ist.

Beweis. Da für die ρ -Äquivalenz nur Zustände betrachtet werden müssen, bei denen 2 Spezies auf dem Graphen vorhanden sind, reicht es aus, evolutionäre Graphen auf 2 Spezies zu betrachten. Sei G ein evolutionärer Graph auf N Knoten und 2 Spezies, weiter bezeichne $r \in \mathbb{R}^+$ die relative Fitness der Spezies 1. Für einen Zustand $z \in \{1, 2\}^N$ sei der Vektor $v \in \{0, 1\}^N$ ein Indikator dafür, auf welchen Knoten sich ein Individuum der Spezies 1 befindet. Es gilt $v_i = 1$ für $i \in \{1, 2, \dots, N\}$, falls $z_i = 1$, und $v_i = 0$, falls $z_i = 2$. Die Anzahl k der Individuen der Spezies 1 berechnet sich als $k = \sum_{i=1}^N v_i$. Mit Hilfe des Vektors v lassen sich die Wahrscheinlichkeiten $p_{k,k+1}$ bzw. $p_{k,k-1}$, dass sich die Anzahl k um 1 erhöht bzw. verringert, wie folgt schreiben:

$$\begin{aligned} \bullet \quad p_{k,k+1} &= \sum_{i=1}^N \left(\frac{r \cdot v_i}{r \cdot k + N - k} \cdot \sum_{j=1}^N w_{ij} \cdot (1 - v_j) \right) = \frac{r \cdot \sum_{i,j=1}^N v_i \cdot w_{ij} \cdot (1 - v_j)}{r \cdot k + N - k} \\ \bullet \quad p_{k,k-1} &= \sum_{i=1}^N \left(\frac{1 - v_i}{r \cdot k + N - k} \cdot \sum_{j=1}^N w_{ij} \cdot v_j \right) = \frac{\sum_{i,j=1}^N (1 - v_i) \cdot w_{ij} \cdot v_j}{r \cdot k + N - k} \end{aligned}$$

Da ein evolutionärer Graph G genau dann ρ -äquivalent zum Moran Prozess ist, wenn $\frac{p_{k,k-1}}{p_{k,k+1}} = \frac{1}{r}$ gilt, ergibt sich:

$$\begin{aligned} & \frac{p_{k,k-1}}{p_{k,k+1}} = \frac{1}{r} \\ \Leftrightarrow & \sum_{i,j=1}^N w_{ij} \cdot (1 - v_i) \cdot v_j = \sum_{i,j=1}^N w_{ij} \cdot v_i \cdot (1 - v_j) \quad \forall v \in \{0, 1\}^N \\ \Leftrightarrow & \sum_{i,j=1}^N w_{ij} \cdot v_j - \sum_{i,j=1}^N w_{ij} \cdot v_i \cdot v_j = \sum_{i,j=1}^N w_{ij} \cdot v_i - \sum_{i,j=1}^N w_{ij} \cdot v_i \cdot v_j \quad \forall v \in \{0, 1\}^N \\ \Leftrightarrow & \sum_{i,j=1}^N w_{ij} \cdot v_j = \sum_{i,j=1}^N w_{ij} \cdot v_i \quad \forall v \in \{0, 1\}^N \\ \Leftrightarrow & \sum_{i=1}^N v_i \cdot \left(\sum_{j=1}^N w_{ji} \right) = \sum_{i=1}^N v_i \cdot \left(\sum_{j=1}^N w_{ij} \right) \quad \forall v \in \{0, 1\}^N \\ \Leftrightarrow & \sum_{i=1}^N v_i \cdot T_i = \sum_{i=1}^N v_i \quad \forall v \in \{0, 1\}^N \\ \Leftrightarrow & \sum_{i=1}^N v_i \cdot (T_i - 1) = 0 \quad \forall v \in \{0, 1\}^N \end{aligned}$$

$$\begin{aligned}
&\Leftrightarrow T_i - 1 = 0 \quad \forall i \in \{1, 2, \dots, N\} \\
&\Leftrightarrow T_i = 1 \quad \forall i \in \{1, 2, \dots, N\} \quad \square
\end{aligned}$$

4.2 Ergänzungen zu „3 Beispiele“

Der Superstern aus Definition 3.4 verstärkt wie in Beispiel 3.5 gesehen die Selektion. Diese Verstärkung lässt sich auch theoretisch nachweisen.

Theorem 4.2. Für den Superstern $S_{L,M}^K$ gilt für jede Anzahl Spezies $S \in \mathbb{N}$ und für alle Fitnessvektoren $f \in \mathbb{R}^{+S}$ und Zustände $z \in \{0, 1, \dots, N\}^S$, für die ein $i \in \{2, \dots, S\}$ existiert mit $z_1, z_i \neq 0$ sowie $z_j = 0$ für $j \neq 1, i$

$$\rho_{S_{L,M}^K, k}^+ \rightarrow \frac{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^{Kk}}{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^{KN}} \quad \text{für } L, M \rightarrow \infty,$$

wobei $N = L \cdot (M + K - 2) + 1$, $k = z_1$ und $r = \frac{f_1}{f_i}$.

Beweis. Der Einfachheit halber benennt man die Spezies so um, dass sich nur Individuen der Spezies 1 und 2 auf dem Graphen befinden. Man betrachte den Superstern $S_{L,M}^K$ für beliebig großes M und L . In diesem Fall gilt, dass das erste Individuum der Spezies 1 mit Wahrscheinlichkeit 1 auf einem der Knoten $v_{l,m}$ platziert wird. Sei nun d der Anteil der Individuen der Spezies 1 an der gesamten Population. Erhöht sich die Anzahl der Individuen der Spezies 1, so ist ein einzelnes Individuum mit der Wahrscheinlichkeit $\frac{p \cdot r}{1 + p \cdot (r-1)}$ von der Spezies 1, wenn sein direkter Vorgänger zuvor mit der Wahrscheinlichkeit p von der Spezies 1 war. Hieraus ergibt sich durch vollständige Induktion, dass ein einzelnes Individuum nach j -facher Erhöhung der Anzahl mit der Wahrscheinlichkeit $p_j = \frac{p \cdot r^j}{1 + p \cdot (r^j - 1)}$ von der Spezies 1 ist, wenn sein j -ter Vorgänger mit der Wahrscheinlichkeit p von der Spezies 1 war. Aufgrund der Größe von L verringert sich die Anzahl der Individuen der Spezies 1 mit der Wahrscheinlichkeit 0. Somit ist nach einer $(K-1)$ -fachen Veränderung der Anzahl der Individuen der Spezies 1 die Wahrscheinlichkeit, dass das Zentrum v_{Zentrum} von der Spezies 1 ist, gleich $d_{K-1} = \frac{d \cdot r^{K-1}}{1 + d \cdot (r^{K-1} - 1)}$. Daraus ergibt sich, dass die Wahrscheinlichkeit, mit der sich die Anzahl der

Individuen auf den Knoten $v_{l,m}$ erhöht bzw. verringert, für $L, M \rightarrow \infty$ gegen $\frac{r}{r \cdot a + N - a} \cdot \frac{d \cdot r^{K-1}}{1 + d \cdot (r^{K-1} - 1)} \cdot (1 - d)$ bzw. $\frac{1}{r \cdot a + N - a} \cdot \frac{1 - d}{1 + d \cdot (r^{K-1} - 1)} \cdot d$ konvergiert, wobei a die Anzahl aller Individuen der Spezies 1 repräsentiert. Es folgt für den Quotienten aus den Wahrscheinlichkeiten $p_{a,a-1}$ und $p_{a,a+1}$, dass sich die Anzahl der Individuen der Spezies 1 um 1 verringert bzw. erhöht, im Fall $L, M \rightarrow \infty$:

$$\frac{p_{a,a-1}}{p_{a,a+1}} \rightarrow \frac{1}{r^K}$$

Dies entspricht dem Verhalten einer Spezies mit relativer Fitness r^K beim Moran Prozess auf N Knoten und es folgt:

$$\rho_{S_{L,M,k}^+} \rightarrow \frac{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^{Kk}}{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^{KN}} \text{ für } L, M \rightarrow \infty$$

□

5 Zusammenfassung und Ausblick

5.1 Zusammenfassung

Bei der evolutionären Graphentheorie werden die Individuen S verschiedener Spezien auf den Knoten eines gewichteten Digraphen $G = (V_G, A_G)$ platziert. In jedem Zeitschritt wird zunächst ein Individuum i proportional zu seiner Fitness ausgewählt, um sich fortzupflanzen. Anschließend wird ein weiteres Individuum j mit der Wahrscheinlichkeit w_{ij} ausgewählt, welches von i erreichbar ist, also $(i, j) \in A_G \subseteq V_G \times V_G$, und durch dessen Nachkommen verdrängt wird. Hierbei ist die Wahrscheinlichkeit $\rho_{G,z}^+$ von Interesse, mit der sich ausgehend von einem Zustand z , der die quantitative Verteilung der Spezien auf dem Graphen beschreibt, die Spezie 1 gegen die anderen Spezien durchsetzt.

Mit der vorgestellten Applikation können für alle Beispiele von evolutionären Graphen mit verschiedenen Anzahlen von Spezien S und unterschiedlichen Fitnesswerten die Überlebenswahrscheinlichkeiten $\rho_{G,z}^+$ sowie die Aussterbewahrscheinlichkeiten $\rho_{G,z}^- = 1 - \rho_{G,z}^+$ für die Spezie 1 berechnet werden. Außerdem können diese Wahrscheinlichkeiten direkt mit denen anderer Graphen derselben Knotenanzahl verglichen werden.

5.2 Ausblick

Ein sehr interessanter Aspekt, der hier noch nicht in Betracht gezogen wurde, ist die evolutionäre Spieltheorie auf Graphen. Hierbei werden unter anderem verschiedene Update-Regeln betrachtet. Darunter fällt zum Beispiel die in dieser Arbeit vorgestellte Update-Regel, die Birth-Death-Regel, bei der zuerst ein Individuum proportional zu seiner Fitness ausgewählt wird, um sich fortzupflanzen, und anschließend ein weiteres, welches durch den Nachfahren des ersten verdrängt wird. Weitere Update-Regeln sind beispielsweise die Death-Birth-Regel sowie die Imitations-Regel. Bei der Death-Birth-Regel wird anders als bei der Birth-Death-Regel zunächst ein Individuum ausgewählt, um zu sterben, worauf dessen Nachbarn proportional zu ihrer Fitness um den freien Platz für ihre Nachkommen konkurrieren. Im Gegen-

satz hierzu haben die Individuen bei der Imitations-Regel die Möglichkeit ihre Spezies zu wechseln. Zuerst wird ein Individuum gewählt seine Spezies zu „überdenken“. Dieses wählt daraufhin für sich eine neue Spezies proportional zu deren Fitness aus den Spezies seiner Nachbarn und seiner eigenen aus. Durch diese Veränderungen im Modell ändern sich auch die Überlebenswahrscheinlichkeiten der Spezies.

Literatur

- [1] F. Schinkel. *Evolutionäre Graphentheorie*. Bachelorarbeit, Technische Universität München, 2014.
- [2] M. A. Nowak. *Evolutionary Dynamics - Exploring the Equations of Life*. The Belknap Press of Harvard University Press, 2006.
- [3] E. Lieberman, C. Hauert, M. A. Nowak. Evolutionary Dynamics on Graphs - Supplementary Notes. *Nature*, 2005.
- [4] T. Antal, I. Scheuring. Fixation of strategies for an evolutionary game in finite populations. *Bulletin of Mathematical Biology*, 2006.
- [5] Wikipedia. Moran Process. en.wikipedia.org/wiki/Moran_process, November 2016.
- [6] Wikipedia. Pat Moran. [en.wikipedia.org/wiki/Pat_Moran_\(statistician\)](https://en.wikipedia.org/wiki/Pat_Moran_(statistician)), November 2016.
- [7] BSI Business Systems Integration AG. Eclipse Scout - Version 6.0.0.RC4. www.eclipse.org/scout/.
- [8] F. Yidong. json-simple - Version 1.1. code.google.com/archive/p/json-simple/.
- [9] J. Kaplan. matlabcontrol - Version 4.1.0. code.google.com/archive/p/matlabcontrol/.
- [10] The MathWorks & NIST. JAMA - Version 1.0.3. math.nist.gov/javanumerics/jama/.