

سید محمد



دانشگاه صنعتی اصفهان
دانشکده فیزیک

اثر شبکه‌ی بی‌مقیاس بر همزیستی ایجاد شده با منابع محدود در دینامیک تکاملی

پایان‌نامه کارشناسی ارشد، گرایش ماده چگال

سارا سادات ورازی اصفهانی

استاد راهنما
دکتر فرهاد فضیله



دانشگاه صنعتی اصفهان
دانشکده ی فیزیک

پایان نامه کارشناسی ارشد فیزیک ماده ی چگال خانم سارا سادات ورادی اصفهان
تحت عنوان

اثر شبکه ی بی مقیاس بر همزیستی ایجاد شده با منابع محدود در دینامیک تکاملی

در تاریخ ۱۳۹۲/۶/۲۰ توسط کمیته ی تخصصی زیر مورد بررسی و تصویب نهایی قرار گرفت.

دکتر فرهاد فضیله

۱- استاد راهنما پایان نامه

دکتر پیمان صاحب سرا

۲- استاد مشاور پایان نامه

دکتر کیوان آقابابایی سامانی

۳- استاد داور

دکتر فرهاد شهبازی

۴- استاد داور

دکتر مجتبی اعلائی

سرپرست تحصیلات دانشکده ی فیزیک

قدردانی

از اساتید گرانقدر جناب آقای دکتر فرهاد فضیله به عنوان استاد راهنما و جناب آقای دکتر پیمان صاحب‌سرا به عنوان استاد مشاور که همواره نگارنده را سخاوتمندانه راهنمایی کرده‌اند، کمال تشکر را دارم.

و با سپاس فراوان از پدر و مادر عزیزم به دلیل صبر و پشتیبانی بی‌پایانشان که همواره مرا مورد لطف و محبت خود قرار دادند، و با تشکر از تمامی عزیزانی که اینجانب را در انجام این کار یاری کردند.

کلیه حقوق مادی مترتب بر نتایج
مطالعات، ابتکارات و نوآوری‌های ناشی
از تحقیق موضوع این پایان‌نامه (رساله)
متعلق به دانشگاه صنعتی اصفهان است.

فهرست مطالب

۱	چکیده
۲	۱ مقدمه
۷	۲ اصول تکامل
۷	۱.۲ تکامل
۹	۱.۱.۲ برازیدگی
۹	۲.۱.۲ تولید مثل
۱۱	۳.۱.۲ جهش
۱۴	۴.۱.۲ انتخاب طبیعی
۱۹	۲.۲ طرح برازیدگی
۲۰	۳.۲ مدل شبه گونه
۲۱	۱.۳.۲ بیان ریاضی مدل شبه گونه
۲۵	۲.۳.۲ آستانه‌ی خطا
۲۸	۳ نظریه‌ی بازی
۲۹	۱.۳ توصیف یک بازی
۳۱	۲.۳ بازی معمای زندانی
۳۳	۳.۳ کلید واژه‌های نظریه‌ی بازی
۳۴	۴.۳ تعادل نش
۳۷	۵.۳ چند بازی معروف
۳۷	۱.۵.۳ بازی باز و قمری
۳۸	۲.۵.۳ بازی ترسوها
۳۹	۳.۵.۳ بازی جاده‌ی برفی
۴۰	۶.۳ دینامیک تکاملی
۴۲	۱.۶.۳ راهبرد پایدار تکاملی
۴۴	۲.۶.۳ سوق
۴۶	۳.۶.۳ سوق و انتخاب طبیعی
۴۹	۷.۳ بازی‌های تکاملی
۵۲	۴ گسترش همکاری در جمعیت
۵۳	۱.۴ انتخاب راهبرد
۵۷	۲.۴ تقابل مستقیم
۵۹	۳.۴ تقابل غیر مستقیم
۶۰	۴.۴ بازی روی گراف

۶۳	بازی‌های فضائی	۵.۴
۶۴	انتخاب خویشاوندی	۶.۴
۶۶	انتخاب گروهی	۷.۴
۵ جمعیت محدود			
۶۹	احتمال تثبیت در جمعیت محدود	۱.۵
۷۰	گسترش همکاری با استفاده از تقابل	۲.۵
۶ بازی با منابع محدود			
۷۶	مدل منابع محدود	۱.۶
۷۶	شبیه‌سازی مدل منابع محدود	۲.۶
۷۸	شبکه‌ی بی‌مقیاس	۳.۶
۸۲	منابع محدود و شبکه‌ی بی‌مقیاس	۴.۶
۸۵		
۷ بحث و نتیجه‌گیری			
۸۹		
۹۱		
			مراجع

چکیده

همکاری میان موجودات عاملی است که می‌تواند بقا و تکامل آن‌ها را تضمین کند. با پذیرش این موضوع به راحتی می‌توان چگونگی ایجاد ساختارهای پیچیده‌ی زیستی را درک کرد. تک سلولی‌ها با قرارگیری در کنار هم و کمک به بقای یکدیگر می‌توانند موجودات کامل‌تر و مقاوم‌تری را ایجاد کنند. یکی از اولین نظریات معتبر تکامل که توسط داروین مطرح شد سه اصل اساسی دارد؛ تعداد فرزندان یک گونه بیشتر از والدین است، جمعیت طبیعی یک گونه ثابت است و فرزندان با والدین و با یکدیگر تنها در تعداد کمی از خصیصه‌های وراثتی تفاوت دارند. با توجه به این اصول از میان فرزندان آن تعداد که سازگاری بیشتری با محیط داشته‌باشند، نجات می‌یابند. به این پدیده انتخاب طبیعی گفته می‌شود. درک چگونگی شکل‌گیری همکاری میان موجودات اهمیت دارد زیرا در تضاد با انتخاب طبیعی است. در میان افراد یک گونه هم تمایز، برتری و ضعف مشاهده می‌شود؛ در این صورت چرا افراد قدرتمندتر باید به بقای سایرین کمک کنند؟ در واقع توصیف چگونگی ایجاد همکاری، هنوز هم مسأله چالش‌برانگیزی است. در سال ۱۹۷۱ یک زیست‌شناس فعال در زمینه‌ی تکامل به نام رابرت تیریورس به مدلی ساده از برهمکنش دو موجودیت مستقل اشاره کرد که به نظر به توجیه این رفتار نوع‌دوستانه مربوط بود. در این برخورد هرچند همکاری طرفین درگیر بسیار سودمند بود اما در نهایت آن‌ها به سوءاستفاده متقابل کشیده می‌شدند. این برخورد در واقع برهم‌کنشی معروف در نظریه‌ی بازی است که توسط دو ریاضیدان به نام‌های مریل فلود و ملوین درشر معرفی شد و سپس ریاضیدانی به نام آلبرت تاکر آن را فرمول‌بندی کرد و نام معمای زندانی را بر آن نهاد. برهم‌کنش‌هایی مانند معمای زندانی در قالب یک نظریه‌ی مدون به نام نظریه‌ی بازی بررسی می‌شوند. پایه‌ی مطالعات نظریه‌ی بازی منطق است. اما هرگاه نظریه‌ی بازی را برای توصیف تکامل استفاده کنیم و عنصر منطق را از آن حذف کرده و تحولات را با توجه فراوانی نسبی گونه‌ها در جمعیت بررسی کنیم، وارد حوزه‌ی نظریه‌ی بازی تکاملی می‌شویم. به بیان دیگر نتیجه‌ی یک بازی در این نظریه، تابع تعداد افرادی از جمعیت است که به عنوان یک گونه‌ی مستقل وارد بازی می‌شوند. تا کنون روش‌های متنوعی برای تغییر بازی پیشنهاد شده است که همگی مکانیزم‌هایی را برای مرجح کردن همکاری یا نوع دوستی شامل می‌شوند. مدل منابع محدود، یکی از این مدل‌ها است. در این مدل فرض می‌شود که هر بازیکن عددی را با خود حمل می‌کند که تنها به وی تعلق دارد و آن را منبع بازیکن می‌نامند. در هر برهم‌کنش این منبع میان بازیکنان انتقال می‌یابد و یا به سبب بهره‌ای که از محیط اطراف به آن‌ها می‌رسد بر آن افزوده می‌شود. هرگاه این منبع به مقدار مشخصی برسد فرد فرزندی به جمعیت اضافه می‌کند که همه‌ی مشخصات آن مشابه مشخصات خودش، یعنی شخص والد، است. هم‌زمان با این رخداد والد منبع خود را با فرزند نصف می‌کند. نشان داده شده که با در نظر گرفتن این منبع و وارد کردن مرگ و میر در جمعیت می‌توان به حالتی دست یافت که همکاری در جمعیت پایدار بماند. حالت پیچیده‌تر بازی‌ها هنگامی رخ می‌دهد که نقاط یک گراف، بازیکنان بازی‌ها باشند. در این صورت تنها بازیکنانی که با یکدیگر از طریق یالی ارتباط داشته‌باشند مجاز به بازی با یکدیگر هستند. نظریه‌ای که این مطالعات در چهارچوب آن بررسی می‌شود، نظریه‌ی تکاملی گراف نامیده می‌شود. در این تحقیق مدل منابع محدود روی یک شبکه‌ی خاص، شبکه‌ی بی‌مقیاس، بررسی شده و نتیجه‌ی به کارگیری شبکه در تقویت مدل در عمل، از طریق شبیه‌سازی، مشاهده می‌شود.

کلمات کلیدی:

دینامیک تکاملی، بازی معمای زندانی، مدل منابع محدود، شبکه‌ی بی‌مقیاس

فصل ۱

مقدمه

پیشینه‌ی این اندیشه که یک موجود می‌تواند از تغییرات تدریجی موجودی کاملاً متفاوت شکل گرفته‌باشد به دوران پیش از ارسطو باز می‌گردد. ارسطو تغییرات جهان را برای رسیدن به غایتی خاص می‌دانست. او موجودات را بازخوردی ناقص اما پایدار از یک حقیقت ثابت تصور می‌کرد و آنان را گونه^۱ می‌نامید. به این معنا که وی می‌پنداشت هر جاننداری که هم‌اکنون وجود دارد همواره به همین صورت وجود داشته است و به طور مثال انواع مختلف گریه‌سانان از همان ابتدا از یکدیگر جدا بوده‌اند؛ زیرا هر موجودی، موجودی شبیه به خود را به دنیا می‌آورد و مثلاً از پلنگ، گربه متولد نمی‌شود. این دیدگاه، که در قرون وسطا بسیار متداول بود، با نفوذ تفکر نیوتون کم‌کم کم‌رنگ و نهایتاً کنار گذاشته شد. پس از آن توصیف تغییرات بر پایه‌ی قوانین طبیعی به رویکردی متداول و قابل قبول بدل گشت؛ هر چند این شیوه‌ی تفکر در زیست‌شناسی نفوذ ضعیفی داشت به طوری که تا مدت‌ها نظریه‌ای برای توصیف جهان جانداران نبود.

با گذشت زمان تکفر تکاملی در میان دانشمندان رواج یافت و عده‌ی بیشتری را جذب خود کرد. دانشمندی فرانسوی به نام ژان-باتیست لامارک^۲ اولین فردی بود که ثابت بودن گونه‌ها را در غالب یک طرح رد کرد؛ هر چند وی چگونگی وقوع تغییرات مذکور را شرح نداد و لذا ایده‌ی وی در میان دانشمندان اعتبار نیافت. اولین نظریات قابل توجه تکامل که به کمک روابط ریاضی و بر پایه‌ی انتخاب طبیعی توصیف می‌شد توسط چارلز داروین^۳ و آلفرد راسل والاس^۴ مستقلاً مطرح شد که می‌توانست چگونگی وقوع تغییرات در گونه‌های جانداران را بیان کند. به این ترتیب تفکر ارسطو در زیست‌شناسی نیز کنار گذاشته شد. اما داروین موفق به توصیف وراثت به نحوی صحیح نشد چرا که طرح وی نمی‌توانست وجود و پایداری خصیصه‌های مختلف افراد جمعیت را توصیف کند. این

^۱Species

^۲Jean-Baptiste Lamarck

^۳Charles Darwin

^۴Alfred Russel Wallace

قوانین توسط یک کشیش استرالیایی به نام گرگور مندل^۵ بیان شد و کارایی آن‌ها بعدها توسط یک ریاضیدان بریتانیایی به نام هاردی^۶ و یک فیزیکدان آلمانی به نام ویلهلم وینبرگ^۷ تأیید شد. نهایتاً تلفیق وراثت مندل و نظریه‌ی داروین در دهه‌های ۱۹۲۰ و ۱۹۳۰ نظریه‌ی تلفیق تکاملی جدید^۸ را بوجود آورد که قادر به پاسخگویی به بسیاری پرسش‌ها در زیست‌شناسی بود. علاوه بر آن با کشف DNA مبنایی دقیق برای درک تغییرات مشاهده شده در موجودات ارائه شد.

از دیگر نظریات مهم مطرح شده که در درک رفتار موجودات و خصوصاً افراد دارای منطق به کار گرفته می‌شود، می‌توان به نظریه بازی^۹ اشاره کرد که توسط یک ریاضیدان به نام جان فون نیومان^{۱۰} و یک متخصص اقتصاد به نام اسکار مورگنسترن^{۱۱} برای دستیابی به راهکارهای منطقی معرفی شد. نظریه تکاملی بازی نتیجه‌ای از کار مشترک یک نسل‌شناس بریتانیایی به نام جان مینارد اسمیت^{۱۲} و یک نسل‌شناس جمعیت^{۱۳} به نام جورج رابرت پرایس^{۱۴} در به کارگیری نظریه بازی در زیست‌شناسی و تفکر جمعی در نظریه بازی است که در سال ۱۹۷۳ منتشر شد. در نیمه دهه ۱۹۷۰ رابرت می^{۱۵} رهیافت‌های ریاضی بوم‌شناسی و مطالعه‌ی بیماری‌های واگیردار را در چهارچوب تکامل بررسی کرد. به جز این نظریه شبه‌گونه^{۱۶} و مطالعه زاد و ولد موجودات و بسیاری تلاش‌های دیگر در گسترش درک ما از جهان تأثیرگذار بوده است.

همان‌طور که اشاره شد تکامل به عنوان ابزاری برای شناخت چگونگی شکل‌گیری پیکربندی طبیعت، موضوعی شناخته شده در میان دانشمندان است. اولین مدل‌های ارائه شده برای تکامل بیشتر بر ساختارهای مولکول‌های DNA و RNA تمرکز داشتند اما به تدریج دید تکاملی در سایر زمینه‌ها از جمله علوم انسانی راه باز کرد. در حقیقت هرکجا اطلاعات منتشر شود می‌توان به دنبال اصول تکامل گشت. هر کجا نقصی در انتقال اطلاعات باشد می‌توان از جهش^{۱۷} سخن گفت. برخی اطلاعات سریع‌تر نشر می‌یابند و به این ترتیب سریع‌تر فراگیر می‌شوند. در این صورت می‌توان گفت که مکانیزمی به نام انتخاب^{۱۸} تعیین‌کننده این است که در رقابت گسترش اطلاعات چه کسی پیروز است [۱]. اما همه این اتفاقات را می‌توان با معادلات ریاضی توصیف کرد؛ لذا تکامل یک نظریه‌ی ریاضی خواهد بود.

تکامل تنها ابزاری نیست که به جهت مطالعه تحولات طبیعی به کار می‌رود. این نظریه با سایر نظریات نیز پیوند دارد. به طور مثال می‌توان از نظریه بازی نام برد. این نظریه، به عنوان یک نظریه‌ی

^۵Gregor Mendel

^۶G. H. Hardy

^۷Wilhelm Weinberg

^۸Modern evolutionary synthesis

^۹Game Theory

^{۱۰}Jhon Von Neumann

^{۱۱}Oskar Morgenstern

^{۱۲}Jhon Maynard Smith

^{۱۳}Population Geneticist

^{۱۴}George Robert Price

^{۱۵}Robert May

^{۱۶}Quasi Species

^{۱۷}Mutation

^{۱۸}Selection

ریاضی، در نخستین گام به منظور مطالعه و بررسی رقابت‌هایی به کار می‌رفت که به سیاست‌های راهبردی نیاز داشت. در این نظریه سعی بر این بود که بهترین و منطقی‌ترین راه برای برنده شدن در یک مبارزه به گونه‌ای پیش‌بینی شود که طرفین دعوا به بهترین نتیجه‌ی ممکن دست یابند. اما در طبیعت و حتی در میان انسان‌ها و یا در پیشامدهای عادی روزمره عنصر منطقی چندان به چشم نمی‌آید. هرچند این ایده که برنده‌ی یک رقابت کسی است که بهترین راهکار مقابله را انتخاب می‌کند، در میان کسانی که تکامل را تنها از جنبه‌ی زیست‌شناسی و یا از دریچه‌ی نظریه‌ی داروین مطالعه می‌کردند بسیار آشنا بود. به این ترتیب مطالعه‌ی طبیعت با به کارگیری همزمان تکامل و نظریه‌ی بازی در غالب نظریه‌ی تکاملی بازی مطرح شد.

اصلی که تکامل به دنبال توجیه آن است همکاری است. به این معنا که موجودات به منظور تضمین بقای خود و یا به منظور ساختن ساختارهای پیچیده‌تر باید به یکدیگر کمک کنند. اینکه در یک عضو بدن یک موجود زنده هر نوع سلول کار خاصی انجام می‌دهد و یا قسمتی یک کار بزرگ را انجام می‌دهد، خود به معنای همکاری است. در اصل همکاری باید عاملی باشد که سبب کنار هم قرار گرفتن سلول‌های کوچک و ساخته شدن سیستم‌های پیچیده می‌شود. این گفته به این معنا است که همکاری باید برای موجودات سودی داشته‌باشد که با انتخاب آن سیستم‌های پیچیده شکل گرفته باشند. اما همیشه راهی برای بدست آوردن سود بیشتر نیز هست. مطابق نظریه‌ی تکاملی داروین در میان موجودات، گونه‌های مختلف و یا حتی افراد یک گونه تعدادی از دیگران برتر هستند. این‌ها همان موجوداتی هستند که شانس بقای بیشتری دارند؛ اما طبیعت یک همکاری عظیم میان همه موجودات است. سؤالی که در این‌جا پیش می‌آید چرایی وجود همکاری است. با پذیرش تکامل داروین، چرا باید موجوداتی که به تنهایی شانس بقای خوبی دارند با موجودات ضعیف‌تر همکاری کنند؟ و یا چرا در میان افراد یک گونه، افراد برای بقای کل گونه خود فداکاری می‌کنند؟ این مسأله‌ایست که نظریه تکامل به دنبال راهی برای توجیه آن است.

مدل‌های فراوانی برای توجیه رقابت میان موجودات وجود دارند. بسیاری از این مدل‌ها به خودی خود نمی‌توانند توجیه‌کننده رفتارهای حقیقی موجودات در طبیعت باشند. یک مدل معروف با نام معمای زندانی شناخته می‌شود. صرفنظر از جزئیات، که در فصول بعد مطرح خواهد شد، این مدل بیان‌کننده‌ی فایده قابل توجهی است که همکاری برای موجودات به ارمغان می‌آورد؛ در عین حال نتیجه‌ای که از به کارگیری این مدل بدست می‌آید نابودی همکاری است. بخش قابل توجهی از مطالعات انجام شده در نظریه‌ی بازی به طراحی مکانیزمی جدید برای این مدل و سایر مدل‌های موجود دارد. این مکانیزم جدید ترجیحاً به اصل مدل خدشه وارد نمی‌کند اما جزئیات مدل را تغییر می‌دهد و شروطی به آن می‌افزاید تا مدل توانایی پذیرش همکاری را پیدا کند.

در بسیاری مدل‌ها برهم‌کنش‌ها لحظه‌ای فرض می‌شوند. دو قوش وحشی می‌توانند برای حفظ محدوده خود با یکدیگر مبارزه کنند. در این مبارزه قوی‌ترین آن‌ها برنده است. اما این دو قوش می‌توانند به دفعات متوالی درگیر شوند. به عبارت بهتر مبارزه آنان می‌تواند چندین دور داشته باشد. اما همه‌ی حیوانات وحشی هم با یکدیگر درگیر نمی‌شوند. به عکس، افراد یک گله برای بقا به یکدیگر کمک می‌کنند. همچنین در جهان وحش توقع بر آن است که دو حیوان از یک گله بیشتر از دو حیوان بیگانه به یکدیگر کمک کنند. چنین مدل‌سازی‌هایی به همراه تعداد زیادی مطالعه آماری بخشی از کاری است که در حوزه‌ی دینامیک تکاملی انجام می‌شود. نوع دیگری از مدل‌سازی نمایش برهم‌کنش گونه‌ها روی یک شبکه است. در این مدل‌ها معمولاً افراد رئوس شبکه و برهم‌کنش‌ها یال‌های شبکه هستند. آنچه مهم است توجیه همکاری است. به عبارت دیگر هدف مشترک همه این مدل‌ها توجیه همکاری میان موجوداتی است که به عنوان موضوع مدل‌سازی انتخاب شده‌اند.

یکی از روش‌هایی که می‌تواند همکاری را توجیه کند در نظر گرفتن منبعی محدود است که می‌تواند میان بازیکنان رد و بدل شود. چنین فرضی جمعیت را ثابت نگاه داشته و امتیازهایی که میان بازیکنان رد و بدل می‌شود را از اعدادی ثابت به پارامترهایی متغیر تغییر می‌دهد. همان‌طور که اشاره شد معمای زندانی به تنهایی به از بین رفتن همکاری منجر می‌گردد، اما با فرض منابع محدود می‌توان به همزیستی میان این دو راهبرد دست یافت. این شرایط با تقریب خوبی پایدار می‌ماند. در حقیقت مدل منابع محدود از مدل‌های قبل استفاده می‌کند؛ اما در این مدل نحوه برتری جویی با مدل‌های پیشین تفاوت دارد. این مدل به تفصیل در فصل آخر توضیح داده خواهد شد و در مورد نتایج آن بحث می‌شود.

با این تفصیل در فصل‌های آتی موارد زیر مطرح خواهد شد:

در فصل دوم به معرفی تکامل و اجزای آن خواهیم پرداخت و با توجه به اینکه تکامل تنها در جمعیت‌های پویا شکل می‌گیرد از زادوولد به عنوان یکی از اجزای اصلی تکامل نام خواهیم برد و معادلات ریاضی مربوط به آن را بیان خواهیم کرد. همچنین از جهش به عنوان عامل ایجاد کننده‌ی تفاوت در خصیصه‌های افراد جمعیت و از انتخاب و سوق^{۱۹} به عنوان عامل تعیین کننده موفقیت افراد جمعیت نام خواهیم برد. سپس با معرفی فضای رشته^{۲۰} دستگاه مختصات مناسب را برای مطالعه مدل شبه گونه خواهیم شناخت. در آخر نیز مدل شبه گونه را به عنوان مدلی برای مطالعه تحولات یک سیستم به کار خواهیم برد.

در فصل سوم ابتدا نظریه‌ی بازی را به عنوان روشی منطقی برای مطالعه‌ی نتیجه‌ی یک رقابت معرفی خواهیم کرد. سپس به منظور به کار گیری عملی مفاهیم نظریه بازی یک بازی معروف به نام معمای زندانی^{۲۱} را معرفی کرده و به کمک آن مفاهیم پیشرفته‌تری از نظریه بازی را، مانند تعادل نش

^{۱۹} Drift

^{۲۰} Sequence Space

^{۲۱} Prisoner's Dilemma

^{۲۲} و راهبرد پایدار تکاملی^{۲۳} را خواهیم شناخت. در آخر نیز به کمک نظریه‌ی بازی اجزای نظریه تکامل را در غالب نظریه‌ی تکاملی بازی خواهیم شناخت.

در فصل چهارم به بررسی چند راه حل متداول در دینامیک تکاملی برای گسترش همکاری خواهیم پرداخت و از تقابل به عنوان روشی که رقابت‌های طولانی و تکرار شونده را شامل می‌شود یاد خواهیم کرد. چند روش متداول برای رقابت با استفاده از تقابل را معرفی خواهیم کرد و به صورت ساده از آنان در مطالعه تقابل مستقیم، تقابل غیر مستقیم، تقابل گروهی و شبکه‌ای یاد خواهیم کرد. همچنین انتخاب خویشاوندی را به عنوان راهی دیگر برای گسترش همکاری معرفی می‌کنیم. در آخر دو ساختار ساده، ماتریس دو بعدی و شبکه بی‌مقیاس، را برای مطالعه رقابت روی شبکه معرفی می‌کنیم. در فصل پنجم به اختصار آنچه در فصول قبل عنوان شد را برای جمعیت‌های محدود به کار می‌بریم و شرایط یک راهبرد پایدار تکاملی را در جمعیت محدود با اندازه متوسط، جمعیتی که بسیار کوچک و یا بسیار بزرگ نباشد، بررسی خواهیم کرد و معیاری برای تعیین بزرگی یا کوچکی جمعیت بدست خواهیم آورد.

در فصل ششم به طور خاص به یکی از روش‌های گسترش همکاری در جمعیت، به کارگیری منابع محدود، خواهیم پرداخت و نتایج بدست آمده از آن را با تقابل شبکه‌ای روی شبکه بی‌مقیاس تلفیق خواهیم کرد و به تحلیل نتایج بدست آمده خواهیم پرداخت.

^{۲۲} Nash Equilibrium

^{۲۳} Evolutionary Stable Strategy

فصل ۲

اصول تکامل

تکامل به عنوان راهی برای گسترش نسل موجودات، ایجاد تغییرات و رقابت جانداران شناخته می‌شود. تکامل در کلیه سطوح حیات خود را نشان می‌دهد به طوریکه به کارگیری آن در مورد موجودات مختلف، ارگان‌های زنده، تک سلولی‌ها و حتی مولکول‌هایی چون DNA متداول است. مطابق با نظریه تکامل هر آنچه بر روی زمین است از اجدادی مشترک بوجود آمده است که در حدود چهار بیلیون سال پیش بر روی زمین حضور داشته‌اند. تنوع حیات پس از آن به واسطه تکامل ممکن گشته است. با این وجود می‌توان خصیصه‌ها و یا رشته‌های ژنتیکی مشترکی را در بسیاری از گونه‌ها حیات یافت.

در این فصل به تفصیل در مورد تکامل و اصول آن توضیح خواهیم داد. در جمعیت‌های پویا به دنبال نشانه‌هایی خواهیم گشت که در رقابت موجودات نقشی تعیین کننده دارند. همچنین اصول تغییر و تحول حیات را توضیح خواهیم داد. سرانجام همه این اصول را در قالب مدل شبه‌گونه به کار خواهیم برد و از این مدل برای بدست آوردن دیدی کلی از تکامل استفاده خواهیم کرد.

۱.۲ تکامل

تکامل^۱ ایجاد تغییر در خصیصه‌های وراثتی افراد یک جمعیت طی نسل‌های متوالی است که تنوع گونه‌ها، ارگان‌های زیستی، مولکول‌هایی مانند DNA^۲ و پروتئین‌ها را سبب می‌شود. این تعریف پویایی یا زایایی جمعیت را لازم می‌کند. به طور صریح‌تر تولیدمثل^۳، جهش^۴ و انتخاب^۵ اجزای جداناپذیر

^۱Evolution

^۲Deoxyribonucleic acid

^۳Reproduction

^۴Mutation

^۵Selection

تکامل هستند که با معادلات ریاضی دقیق قابل توصیف هستند؛ به این ترتیب تکامل در قالب یک نظریه‌ی ریاضی به نام دینامیک تکاملی مطرح می‌شود. این نظریه در برگیرنده‌ی اصول ریاضی حاکم بر دگرگونی حیات است. در ابتدا بررسی تکامل محدود به تغییرات ژنتیکی بود اما اخیراً اندیشه تکاملی در بسیاری از حوزه‌های زیست‌شناسی نفوذ کرده‌است.

مطالعه‌ی تغییرات ژنتیکی در نظریه‌ی تکامل عمدتاً متوجه ساختار، DNA پروتئین یا RNA است. رشته‌های DNA و RNA حامل اطلاعات وراثتی موجودات زنده هستند که به طور کلی ژنوم نامیده می‌شوند.^۶ DNA یک ابر مولکول^۷ است که در اغلب موارد از دو نوار در هم تنیده تشکیل می‌شود. هر نوار اسکلتی از قند و فسفات دارد. قندهای هر نوار از طریق چهار نوع باز آلی (آدنین^۸، گوانین^۹، تیمین^{۱۰} و سیتوزین^{۱۱} یا به اختصار، A، G، T و C) به یکدیگر متصل می‌شوند. به طور معمول آدنین با تیمین و گوانین با سیتوزین تشکیل پیوند می‌دهند؛ به همین دلیل برای سادگی زنجیره‌ی DNA را با یک رشته صفر و یک نمایش می‌دهند. توالی این بازهای آلی مشخص کننده کدی ژنتیکی است که ژن^{۱۲} نامیده می‌شود. مکان یک ژن روی کروموزوم را لوکوس^{۱۳} یا مکان کروموزومی و یکی از چندین فرم ممکن یک ژن خاص یا یک مکان کروموزومی را آلل^{۱۴} می‌نامند. DNA دارای قسمت‌هایی است که در توالی‌های سه‌تایی کنار یکدیگر قرار می‌گیرند و عمدتاً در فرآیند ساخت پروتئین استفاده می‌شود. از آنجا که چهار حالت محتمل برای ساخت هر عنصر از توالی سه‌تایی ممکن است، در کل ۶۴ توالی مختلف خواهیم داشت. اما تعداد اسیدهای آمینه که برای ساخت پروتئین‌ها به کار می‌رود ۲۰ عدد است لذا برخی توالی‌ها اسیدآمینه مشابهی را کد می‌کنند و برخی علائم آغاز و پایان ترجمه را در هنگام استفاده از DNA مشخص می‌کنند. هر توالی سه‌تایی که به هنگام ترجمه، به منظور ساخت پروتئین، یک اسیدآمینه را مشخص می‌کند کدون یا رمز^{۱۵} و هر توالی سه‌تایی که تعیین کننده پایان کد یک پروتئین است رمز خاتمه^{۱۶} نامیده می‌شود. قسمت‌های دیگری از DNA در فرآیند کپی‌برداری، ساخت آنزیم‌ها، و تعیین ساختار و شکل کروموزوم نقش دارند. برخی قسمت‌های این ساختار تنها در هنگام رشد یا تکامل فعال است و برخی قسمت‌ها کاملاً غیر فعال هستند.

کلیه‌ی اطلاعات ژنتیکی یک موجود زنده را به نام ژنمانه یا ژنوتیپ^{۱۷} و کلیه‌ی ویژگی‌های ظاهری و خصیصه‌های موجود که از اطلاعات ژنتیکی آن و محیط تأثیر می‌پذیرد را رخمانه یا فنوتیپ^{۱۸} می‌نامند. اکثر مدل‌های مورد استفاده در دینامیک تکاملی به ژن‌ها و ژن‌مانه‌ها و فرآیندهای تصادفی

^۶ Genome

^۷ Macromolecule

^۸ Adenine

^۹ Guanine

^{۱۰} Thymine

^{۱۱} Cytosine

^{۱۲} Gene

^{۱۳} Locus

^{۱۴} Allele

^{۱۵} Codon

^{۱۶} Stop Codon

^{۱۷} Genotype

^{۱۸} Phenotype

مربوط می‌شود؛ هر چند وضعیت کلی هر فرد می‌تواند از هر دو عامل نشأت گیرد. این گفته به ویژه در مورد موجوداتی که بخش اعظم اطلاعات مورد نیازشان برای ادامه حیات را می‌آموزند، یا، به عبارتی موجوداتی که کلیه اطلاعات را از طریق ژنتیکی دریافت نمی‌کنند، اهمیت دارد [۲].

۱.۱.۲ برازیدگی

برازیدگی^{۱۹} به عنوان نرخ خالص تولد در یک گونه یا تعداد افرادی از گونه‌ی مورد نظر که به سن بلوغ می‌رسند تعریف می‌شود. با مقایسه برازیدگی گونه‌های مختلف می‌توان معیاری از برتری گونه‌ها نسبت به یکدیگر بدست آورد. همواره گونه‌ای که برازیدگی بیشتری دارد از شانس بهتری برای بقا برخوردار بوده، و با گذشت زمان در جمعیت گسترش می‌یابد [۲].

۲.۱.۲ تولید مثل

تکامل در جمعیت‌های پویا مشاهده می‌شود. به عبارت دیگر تولید مثل و گسترش جمعیت است که سبب ایجاد تغییرات در موجودات، پایایی، گسترش یا نابودی این تغییرات می‌شود. موجودات با تولیدمثل افراد مشابه خود تولید می‌کنند. همچنین اطلاعات وراثتی موجودات، که در قالب رشته‌های DNA و RNA کدگذاری شده، در طی فرآیند تولیدمثل کپی برداری و منتقل می‌شود. هر گونه تغییری در خصیصه‌های موجودات از طریق این فرآیند در جمعیت حفظ یا نابود می‌شود.

به منظور بررسی بیشتر جمعیتی را در نظر بگیرید که از طریق تقسیم سلولی گسترش می‌یابد. در چنین جمعیتی تعداد افراد هر نسل دو برابر تعداد افراد در نسل قبل است. این مدل از تولیدمثل را می‌توان برای توجیه گسترش جمعیت تک‌سلولی‌هایی که در محیطی با همه مواد لازم برای رشد و بدون محدودیت فضایی زندگی می‌کنند به کار برد. اگر زمان را با واحد نسل و به صورت گسسته در نظر بگیریم و x_t را جمعیت اولیه و x_{t+1} را جمعیت نسل t فرض کنیم می‌توان گفت که روابط زیر برقرار هستند،

$$x_1 = 2x_0, \quad x_2 = 2x_1 = 2^2x_0, \quad \dots, \quad x_{t+1} = 2^t x_t. \quad (1.2)$$

همان‌طور که معادلات نشان می‌دهد چنین قانونی سبب رشد نامحدود جمعیت می‌گردد. می‌توان این معادلات را طوری بازنویسی کرد که زمان در آن‌ها کمیتی پیوستار باشد. به این منظور نرخ تولید مثل را r در نظر می‌گیریم. به این معنا که زمان لازم برای تولید یک فرزند از والد خود $\frac{1}{r}$ می‌باشد. معادله‌ی

^{۱۹}Fitness

دیفرانسیلی که می‌توان به این منظور نوشت به صورت:

$$\frac{dx(t)}{dt} = rx(t) \quad (۲.۲)$$

خواهد بود. پاسخ این معادله با توجه به شرایط اولیه مسأله به صورت

$$x(t) = x_0 e^{rt} \quad (۳.۲)$$

می‌باشد که بیانگر رشد نمایی و بدون محدودیت جمعیت است. می‌توان این معادله را کمی واقع بینانه‌تر نوشت. به این منظور کافیسیت نرخ مرگ و میری برابر d را نیز در نظر بگیریم. این فرض معادل در نظر گرفتن طول عمر هر موجود به میزان متوسط $\frac{1}{d}$ است. به این ترتیب معادله‌ی (۲.۲) به معادله‌ی زیر تبدیل می‌گردد:

$$\frac{dx(t)}{dt} = (r - d)x(t) \quad (۴.۲)$$

که در آن $r - d$ نرخ خالص رشد است. هرگاه $r > d$ جمعیت شدیداً رشد کرده و به بینهایت میل می‌کند. هرگاه $r < d$ باشد جمعیت رشد منفی داشته و نهایتاً به صفر می‌رسد. هرگاه $r = d$ باشد جمعیت ثابت می‌ماند؛ هرچند انحرافی بسیار کوچک از این حالت نیز می‌تواند پایداری را از بین برده و به رشد یا نابودی جمعیت منجر شود. لازم به ذکر است که برقراری این شرط به تنهایی نمی‌تواند ضامن پایداری جمعیت باشد. می‌توان با استفاده از نسبت اساسی تولید مثل^{۲۰} نیز حالت نهایی جمعیت را توصیف کرد. نسبت یاد شده که در واقع حاصلضرب نرخ تولید مثل، r ، در متوسط طول عمر افراد، $\frac{1}{d}$ ، است عددی مثبت و کوچکتر یا مساوی یک است که متوسط فرزندان یک والد مشخص در طول زندگی وی را نشان می‌دهد. هرگاه کسر ذکر شده بزرگتر از یک باشد می‌توان گفت که جمعیت رشد می‌کند و هرگاه $\frac{r}{d}$ عددی کوچکتر از یک باشد جمعیت رشد منفی دارد.

در عمل مرگ و میر تنها عامل محدود کننده در رشد جمعیت نیست. رشد جمعیت به عوامل محیطی نیز بستگی دارد. به طور مثال کمبود مواد غذایی می‌تواند یک عامل محدود کننده باشد. معادله زیر به خوبی می‌تواند این محدودیت را بیان کند،

$$\frac{dx(t)}{dt} = rx\left(1 - \frac{x}{K}\right). \quad (۵.۲)$$

^{۲۰} Basic Reproductive Ratio

که در آن K ظرفیت حمل نامیده می‌شود و عامل محدود کننده‌ی رشد جمعیت است. همان‌طور که مشخص است تا زمانی که جمعیت یا x از K بسیار کوچک‌تر باشد نرخ رشد جمعیت r است، اگر فاصله‌ی آن از K کم شود سرعت رشد کاهش می‌یابد و زمانی که $x = K$ گردد رشد جمعیت متوقف می‌شود. هرگاه جمعیت اولیه برابر x_0 در نظر گرفته شود حل معادله‌ی فوق به پاسخ (۶.۲) منجر می‌شود که جمعیت $x^* = K$ را پس از زمان بسیار طولانی برای سیستم پیش‌بینی می‌کند.

$$x(t) = \frac{Kx_0e^{rt}}{K + x_0(e^{rt} - 1)} \quad (۶.۲)$$

می‌توان معادله‌ی فوق را برای حالتی که زمان در قالب کمیتی گسسته فرض شود هم بازنویسی کرد. در این حالت اگر x عددی در بازه $[0, 1]$ فرض شده و ظرفیت حمل نیز یک فرض شود خواهیم داشت:

$$x_{t+1} = ax_t(1 - x_t) \quad (۷.۲)$$

در این معادله باید

$$0 < a < 1$$

در غیر این صورت اعداد حاصل برای جمعیت اعدادی منفی خواهند بود. نقطه $x^* = 0$ همواره یک نقطه‌ی تعادل برای سیستم است که برای $a < 1$ تنها نقطه‌ی تعادل سیستم است. این نقطه حالتی را نشان می‌دهد که جمعیت به کلی از بین رفته است. هرگاه $0 < a < 3$ جمعیت به ازای کلیه‌ی مقادیر اولیه به مقدار تعادلی $x^* = (a - 1)/a$ میل می‌کند. اگر $a > 3$ نقطه x^* یک نقطه‌ی تعادل ناپایدار سیستم است. به ازای مقادیری از a که کمی با ۳ اختلاف دارند نوساناتی حول نقطه‌ی تعادل مشاهده می‌شود. در ابتدا تنها نوسانات با دوره‌ی تناوب زوج وجود دارند اما با فاصله گرفتن از سه دوره تناوب‌های فرد سیستم نیز ظاهر می‌شوند [۱].

۳.۱.۲ جهش

هر گونه تغییر در ساختار DNA و یا به طور کلی خطا در انتقال اطلاعات را جهش می‌نامند. تغییر در DNA به معنای تغییر در توالی بازهای آلی آن است. این تغییر می‌تواند در اثر تبدیل یکی از بازهای آن به بازی دیگر، حذف و یا اضافه شدن چند باز متوالی رخ دهد؛ که به ترتیب جهش نقطه‌ای^{۲۱}، حذف^{۲۲}

^{۲۱}Point Mutation

^{۲۲}Deletion

و بسط^{۲۳} نامیده می‌شود. یک جهش نقطه‌ای می‌تواند یک کودون را به کودون کاملاً متفاوتی تبدیل کند، که در نتیجه آن تغییری کوچک در پروتئینی که با ترجمه کودون مذکور ایجاد می‌شود رخ خواهد داد. جهش نقطه‌ای همچنین می‌تواند کودونی ایجاد کند که اسید آمینه مشابهی را کد کند. به این گونه جهش‌ها، جهش‌های خاموش^{۲۴} گفته می‌شود. همچنین بر اثر جهش نقطه‌ای ممکن است یک کودون به یک کودون خاتمه تبدیل شود. در این صورت پروتئینی که با ترجمه این قسمت جهش یافته ساخته می‌شود به احتمال زیاد ناقص بوده و کارایی نخواهد داشت. انواع دیگر جهش سبب جابه‌جایی کل توالی DNA می‌شود. چنین جابه‌جایی می‌تواند معنی توالی‌های بعد از مکان جهش را تغییر دهد. به این ترتیب می‌توان گفت اکثر جهش‌ها مضر هستند و اگر سبب مرگ جاندار شود به نسل بعد منتقل نمی‌شوند. به عبارت دیگر جهش مضر سبب ایجاد موجودی با برازیدگی کمتر می‌شود؛ اما جهش‌های بی‌اثر یا مفید، که برازیدگی گونه جهش یافته را افزایش می‌دهد، می‌تواند به نسل‌های بعد منتقل شود و لذا چنین جهش‌هایی در جمعیت باقی می‌مانند.

جهش می‌تواند بر اثر عوامل خارجی یا هنگام کپی‌برداری و تولید مثل ایجاد شود. پرتوهای رادیواکتیو، اشعه ماوراء بنفش و یا برخی مواد شیمیایی می‌توانند جهش‌زا باشند. اگر در هنگام کپی‌برداری از زنجیره DNA خطایی صورت گیرد نیز جهش رخ می‌دهد. در بدن موجودات زنده مکانیزم‌هایی وجود دارد که خطا را کاهش می‌دهد و اشتباهات احتمالی را تصحیح می‌کند. اشتباهات باقی‌مانده در صورتیکه جهش مضر ایجاد کنند برازیدگی موجود را کاهش داده و از جمعیت حذف می‌شوند.

برای بررسی بیشتر مسأله در این جا، به صورتی بسیار ساده، آن را در چهارچوب ریاضیات نگاه خواهیم کرد. اگر x و y فراوانی نسبی دو گونه A و B را نشان دهند و u_1 و u_2 به ترتیب نرخ جهش از گونه A به B و بالعکس را بیان کنند می‌توان گفت که تغییرات فراوانی نسبی گونه‌ها با زمان به صورت زیر خواهد بود:

$$\begin{aligned}\frac{dx}{dt} &= x(1 - u_1) + yu_2 - \phi x \\ \frac{dy}{dt} &= xu_1 + y(1 - u_2) + \phi y\end{aligned}\quad (۸.۲)$$

که در آن متغیر ϕ ضامن برقراری شرط $x + y = 1$ است که در نتیجه آن مقدار $\phi = 1$ را اختیار می‌کند. در این صورت با قرار دادن $y = 1 - x$ در معادله (۸.۲) تغییرات زمانی x به صورت زیر

^{۲۳}Insertion
^{۲۴}Silent Mutations

بدست می‌آید،

$$\frac{dx}{dt} = u_2 - x(u_1 + u_2). \quad (9.2)$$

می‌توان نتیجه گرفت که حالت تعادل سیستم همزیستی میان دو گونه را نشان می‌دهد چرا که

$$x^* = \frac{u_2}{u_1 + u_2}. \quad (10.2)$$

فراوانی نسبی گونه‌ها در این حالت مشخصاً به نرخ جهش وابسته است:

$$\frac{x^*}{y^*} = \frac{u_2}{u_1} \quad (11.2)$$

هرگاه نرخ جهش از یک گونه به گونه دیگر به صورت قابل توجهی بالا باشد، می‌توان در معادلات (۸.۲) از جهش یکی از گونه‌ها در برابر دیگری صرف‌نظر کرد که در این صورت

$$\begin{aligned} \frac{dx}{dt} &= -xu_1 \\ \Rightarrow x(t) &= x_0 e^{-u_1 t} \\ y(t) &= 1 - (1 - y_0) e^{-u_1 t}. \end{aligned} \quad (12.2)$$

هرگاه جهش تنها از یک گونه به گونه‌ی دیگر صورت گیرد و تنها عامل مؤثر در گسترش جمعیت گونه‌ها جهش باشد، یکی از گونه‌ها از جمعیت محو شده و تنها گونه‌ی دوم در جمعیت باقی می‌ماند. شایان ذکر است که نرخ‌های متفاوت جهش می‌توانند سبب بروز انتخاب در سیستم شوند.

می‌توان معادلات را برای حالتی که جهش میان n گونه رخ می‌دهد بسط داد. به این منظور احتمال جهش از گونه‌ی i به j با $q_{i,j}$ نشان داده می‌شود که می‌توان از آن به درایه‌ای از یک ماتریس مربعی تعبیر کرد که ماتریس جهش 25 نامیده می‌شود. هرگاه جهشی برای گونه‌ی i متصور باشد، این گونه الزاماً می‌بایست به یکی دیگر از گونه‌های موجود در جمعیت تبدیل شود؛ بنابراین می‌توان نتیجه گرفت

$$\sum_{i=1}^n q_{i,j} = 1. \quad (13.2)$$