

Univerzita Karlova v Praze  
Matematicko-fyzikální fakulta

## **BAKALÁRSKA PRÁCA**



Peter Tóth

### **Simulácia hniezdenia vtákov**

Kabinet software a výuky informatiky

Vedúci bakalárskej práce: Mgr. Cyril Brom, Ph.D.

Študijný program: Obecná informatika

2009

Na tomto mieste by som chcel poďakovať vedúcemu tejto práce, Mgr. Cyrilovi Bromovi, Ph.D., za ponúknutie zaujímavej témy, konzultácie a pomoc pri vytváraní práce. Na druhom mieste ďakujem doktorovi Fryntovi z prírodovedeckej fakulty za uvedenie do problematiky a poskytnuté konzultácie. Práca bola čiastočne podporená grantom "Information Society" pod číslom projektu 1ET100300517 a výskumným zámerom MŠMT MSM0021620838.

Prehlasujem, že som svoju bakalársku prácu napísal samostatne a výhradne s použitím citovaných prameňov. Súhlasím so zapožičiavaním práce a s jej zverejňovaním.

V Prahe dňa 19. 5. 2009

Peter Tóth

# Obsah

<b>1</b>	<b>Úvod</b>	<b>5</b>
<b>2</b>	<b>Model</b>	<b>7</b>
2.1	Účel . . . . .	8
2.2	Stavové premenné . . . . .	8
2.3	Návrhové koncepty . . . . .	8
2.4	Prehľad priebehu a rozvrhovanie . . . . .	9
2.5	Podmodely . . . . .	10
<b>3</b>	<b>Doplnkové modely</b>	<b>12</b>
3.1	Stratégia výberu oblasti podľa polohy . . . . .	12
3.2	Stratégia založená na imprintingu . . . . .	12
3.3	Stratégia založená na imprintingu s vývinom preferencií . . . . .	13
<b>4</b>	<b>Implementácia</b>	<b>14</b>
4.1	Model . . . . .	14
4.2	Vytváranie máp . . . . .	18
4.3	Výstup . . . . .	18
4.4	Užívateľské rozhranie . . . . .	19
<b>5</b>	<b>Simulácie</b>	<b>20</b>
5.1	Vstup a inicializácia . . . . .	20
5.2	Pozorovanie . . . . .	21
5.3	Analýza . . . . .	22
<b>6</b>	<b>Simulácie s doplnkovými modelmi</b>	<b>30</b>
6.1	Porovnanie so stratégiou výberu oblasti podľa polohy . . . . .	30
6.2	Porovnanie so stratégiou založenou na imprintingu . . . . .	34
6.3	Porovnanie so stratégiou založenou na imprintingu s vývinom preferencií . . . . .	35
<b>7</b>	<b>Diskusia</b>	<b>40</b>
<b>8</b>	<b>Záver</b>	<b>42</b>

Názov práce: Simulácia hniezdenia vtákov  
Autor: Peter Tóth  
Katedra: Kabinet software a výuky informatiky  
Vedúci bakalárskej práce: Mgr. Cyril Brom, Ph.D.  
e-mail vedúceho: brom@ksvi.mff.cuni.cz

Abstrakt: Teória (Storch a Frynta, 1999) predpokladá, že v procese evolúcie získali niektoré živočíšne druhy schopnosť vyberať si kvalitné životné prostredie práve na základe prítomnosti určitých znakov prostredia, ktoré len nepriamo určujú vhodnosť prostredia pre život daného druhu. Pokiaľ vieme, táto teória zatiaľ nebola testovaná pomocou výpočtového modelu pracujúceho s autonómnymi agentmi. V našej práci predkladáme takýto model popisujúci životný cyklus autonómnych jedincov umiestnených v ich životnom prostredí na študovanie evolúcie výberu životného prostredia podľa zmienenej teórie. Výsledky simulácie ukazujú schopnosť jedincov adaptovať sa na dané životné prostredie prostredníctvom výberu vhodných skupín rozpoznávacích znakov prostredia a vznik separovaných skupín jedincov v rámci jedného druhu.

Kľúčové slová: multiagentový model, evolúcia, výber životného prostredia

Title: Simulation of nesting of birds  
Author: Peter Tóth  
Department: Department of Software and Computer Science Education  
Supervisor: Mgr. Cyril Brom, Ph.D.  
Supervisor's e-mail address: brom@ksvi.mff.cuni.cz

Abstract: Theory (Storch and Frynta, 1999) suggest that in a process of the evolution some species acquire ability to select better habitats upon presence of habitat features which correlate with expected fitness. As far as we know this theory was not yet tested with computational agent-based model. In this thesis we introduce computational agent-based model describing life cycle of autonomous agents in their habitat for studying evolution of habitat selection according to the theory. Results of the simulation show ability of the agents to adopt on different habitats by acquisition of proper cognitive clues and formation of separate groups of agents within species.

Keywords: agent-based model, evolution, habitat selection

# Kapitola 1

## Úvod

Požiadavky niektorých druhov na životné prostredie sa zdajú byť založené na jednoduchých povrchových vlastnostiach prostredia, ako je vzhľad vegetácie alebo charakter krajiny. Napríklad, žltochvost domový uprednostňuje „skalnaté“ povrchy, bez ohľadu na ostatné prvky prostredia — osídľuje holé vrcholce hôr, malé skaly, rovnako tak ľudské stavby (Storch a Frynta, 1999). To vedie k predpokladu, že niektoré živočíšne druhy si vyberajú svoje životné prostredie na základe prítomnosti povrchových vlastností — znakov prostredia, ako sú napríklad vysoké stromy, skaly alebo sedlové strechy. Tieto znaky slúžia jedincovi ako akýsi kľúč k rozpoznaní čo najvhodnejšej krajiny pre jeho usídlenie a rozmnožovanie, pričom tieto znaky môžu s vhodnosťou pre život súvisieť priamo, nepriamo alebo vôbec nesúvisieť. Storch a Frynta (1999) predpokladajú, že schopnosť vyberať si prostredie s vysokou hodnotou vhodnosti na základe prítomnosti určitých znakov prostredia získali druhy v procese evolúcie — jedinci dedia preferencie určitého súboru znakov prostredia, môžu však mutáciou rozšíriť tento súbor o nejaký náhodný prvok. Rozšírenie súboru preferovaných znakov prostredia takto môže viesť k výberu rozličného životného prostredia zo strany jedincov toho istého druhu a v konečnom dôsledku k postupnej špeciácii.

Storch a Frynta predstavili jednoduchý model, na ktorom testovali túto teóriu. V ich modeli bol živočíšny druh reprezentovaný súborom preferovaných znakov. Tento súbor znakov si mohol druh v jednom kroku evolúcie rozšíriť/zúžiť o ľubovoľný znak, pričom ak táto zmena bola pre druh prospešná (umožňovala osídliť prostredie s väčšou vhodnosťou pre život), zafixovala sa, v opačnom prípade sa druh vrátil k pôvodnému súboru preferovaných znakov. Skúmalo sa priestorové rozloženie a prekrytie životného prostredia dvoch druhov. Životné prostredie bolo reprezentované dvomi tisícmi diskretných oblastí, pričom každá z nich bola charakterizovaná náhodne vygenerovanou hodnotou vhodnosti a desiatimi znakmi prostredia. V závere Storch a Frynta uvádzajú, že v každej simulácii sa dvojica druhov rýchlo špecifikovala na rôzne typy životného prostredia a počet oblastí, o ktoré by mali oba druhy spoločný záujem, bol minimálny až nulový.

Autori v článku pripúšťajú, že ich model je kvôli jednoduchosti návrhu príliš nerealistický. Ako príklady nedostatkov uvádzajú, že jednotlivé znaky prostredia vzájomne nesúvisia a to, že každý z dvojice druhov môže svoje životné prostredie obmedziť na ľubovoľnú veľkosť. Priznávajú, že ak by znaky prostredia spolu aspoň čiastočne súviseli a druhy by nemohli zúžiť svoj životný priestor pod určitú minimálnu veľkosť, výsledky simulácií by sa mohli odlišovať.

Rozhodli sme sa vypracovať multiagentový model umožňujúci simuláciu správania sa živočíšnych druhov na základe predstavenej teórie. V modeli by ako entity nevystupovali živočíšne druhy, ale jedince prislúchajúce jednotlivým druhom. Model by používal rozsiahlejšiu mapu životného prostredia, kde by znaky prostredia súviseli medzi sebou, ako aj s vhodnosťou jednotlivých oblastí pre život jedincov. Navyše, kolonizácia jednotlivých oblastí by bola despotická, t.j. každá oblasť by mohla byť osídlená len jedným jedincom.

Predpokladáme, že multiagentový model umožní simulovať evolúciu výberu životného prostredia omnoho detailnejšie ako predchádzajúci model. Väčšina javov umelo pridaných do predchádzajúceho modelu sa pri dobre navrhnutom multiagentovom modeli bude diať implicitne, napríklad spomenutá fixácia výhodných preferencií alebo rozpad druhu na viacero skupín preferujúcich rozličné životné prostredie. Zavedením korelácie medzi znakmi prostredia navzájom a medzi znakmi prostredia a vhodnosťou danej oblasti pre život sa odstránia spomenuté nedostatky pôvodného modelu.

Výsledky práce boli zverejnené na seminári Kognícia a umelý život IX v Staršej Lesnej. Predpokladáme, že aplikácia vytvorená ako súčasť práce sa bude môcť využívať aj na výukové účely, napríklad na prírodovedeckej fakulte.

Práca je členená do siedmich kapitôl. Po Úvode, v ktorom sme predstavili teóriu, z ktorej sme vychádzali, nasleduje druhá kapitola, v ktorej uvádzame navrhnutý model výberu životného prostredia podľa zmienenej teórie. V tretej kapitole predstavujeme v skratke niekoľko iných modelov výberu životného prostredia. V štvrtej kapitole sa zaoberáme implementáciou aplikácie umožňujúcej študovať predstavené modely. V piatej kapitole sú uvedené a analyzované niektoré prevedené simulácie. V šiestej kapitole uvádzame krátku diskusiu o výsledkoch simulácií a v Závere je súhrn našej práce a sú uvedené niektoré možnosti rozšírenia našej práce.

# Kapitola 2

## Model

Multiagentové modely (ang. „agent-based models“, v etológii sa používa termín „individual-based models“ (Grimm a Railsback, 2005)) sa za posledné dve desaťročia stali široko používanými nástrojmi nielen v ekológii a evolučnej biológii (Grimm, 1999). Všeobecná definícia tohto pojmu sa v každej oblasti líši, avšak v podstate tieto modely simulujú množiny diskretných agentov (jedincov) vzájomne pôsobiacich medzi sebou a prostredím, v ktorom sa nachádzajú. Tým, že multiagentové modely pracujú s jednotlivými jedincami, umožňujú explicitné zahrnutie variácií jedincov vo väčšej miere, ako umožňujú klasické modely založené na diferenciálnych rovniciach (DeAngelis a Mooij, 2005). Práve zahrnutie variácií jedincov je dôležité pre niektoré koncepty evolučnej teórie, ako mutácie a genetický drift.

Na nereplikované simulačné modely a ich výsledky sa nemožno spoľahnúť — tak ako s ostatnými druhmi experimentov, k ich vierohodnosti je potrebné, aby simulácie boli nezávisle zopakované. S cieľom uľahčiť pochopenie a následné replikovanie nášho modelu sme sa rozhodli použiť protokol ODD, ktorý bol navrhnutý so zámerom štandardizovať popis multiagentových modelov (Grimm et al., 2006).

Protokol ODD člení popis modelu na sedem častí, ktoré sú organizované do troch blokov:

1. *Prehľad* (Účel, Stavové premenné a mierky, Prehľad priebehu a rozvrhovanie)
2. *Návrhové koncepty* (Návrhové koncepty)
3. *Detaily* (Inicializácia, Vstup, Podmodely)

Logické poradie jednotlivých častí odôvodňujú autori tým, že v bloku *Prehľad* sa poskytuje kontext a všeobecné informácie, nasledované strategickými úvahami v druhej časti *Návrhové koncepty*, a napokon technickými detailami v poslednom bloku *Detaily*.

Rozhodli sme sa však z bloku *Detaily* vynechať časti *Inicializácia* a *Vstup* a zahrnúť ich v kapitole o simuláciách a túto kapitolu venovať návrhu modelu.

## 2.1 Účel

Účelom nášho modelu je ukázať, že druh, v ktorom si jedinci vyberajú svoje životné prostredie na základe evolučne získaných preferencií určitých znakov prostredia, sa dokáže úspešne adaptovať na dané životné prostredie. Takisto očakávame, že budeme pozorovať rozpad druhu na viacero poddruhov zapríčinený získaním rozličných preferencií.

## 2.2 Stavové premenné

Model tvoria dve hlavné časti — *prostredie* a *populácia*. Každá z týchto častí je zložená z diskretných jednotiek — prostredie sa skladá z *oblastí* a populácia z *jedincov* (agentov).

Asi najdôležitejším pojmom celej teórie sú *znaky*. Znak je akýkoľvek prvok krajiny, ktorý jedinec dokáže rozpoznať. V modeli je definovaná konečná množina všetkých znakov, ktoré sa v prostredí môžu nachádzať a zároveň sú jedincami rozpoznateľné.

Oblasť je charakterizovaná množinou znakov a vhodnosťou k životu jedinca. Veľkosť množiny znakov nie je zhora ohraničená, v jednej oblasti teoreticky môžu byť prítomné všetky jedincami rozpoznávané znaky prostredia. Vhodnosť oblasti k životu jedinca (*fitness*) je veličina vyjadrujúca kvalitu oblasti pre život jedincov. Je to reálna hodnota v rozsahu od 0 (nehostinná oblasť) po 1 (ideálne životné prostredie pre jedinca).

Oblasti sú usporiadané do mriežky. Susedné oblasti obsahujúce ten istý znak alebo skupinu znakov nazývame *povrchový celok* (napríklad les, jazero).

Najdôležitejšia vlastnosť jedinca je súbor preferencií znakov prostredia. Veľkosť tohto súboru je zhora ohraničená premennou udávajúcou maximálny počet preferovaných znakov. U jedinca sú ďalej definované premenné určujúce jeho aktuálnu polohu (súradnice oblasti v ktorej sa aktuálne nachádza pri prieskume prostredia), vek a príznak, či sa usídlil alebo nie. Všeobecné konštanty spoločné pre všetkých jedincov sú pravdepodobnosť mutácie (pravdepodobnosť získania, respektíve straty preferencie ku znaku pri vzniku jedinca) a stredná hodnota počtu potomkov (ovplyvňuje počet potomkov pri úspešnom osídlení).

## 2.3 Návrhové koncepty

Očakávame, že v dôsledku vlastností jednotlivcov budeme pozorovať javy na úrovni druhu, ako je adaptácia na dané prostredie a štiepenie druhu na skupiny

preferujúce rozdielne typy krajiny.

Adaptáciou na prostredie myslíme vnútorné zmeny jedincov, ktoré im zabezpečia v danom prostredí vyššie šance na prežitie a úspešné rozmnožovanie. V našom modeli sa vnútorné zmeny budú týkať len súboru preferencií znakov životného prostredia a budú sa diať výhradne pri vzniku nového jedinca a budú náhodné. Keďže jedinec sa usídli len v oblasti, kde sú prítomné všetky ním preferované znaky, vhodné zmeny v tomto súbore umožnia jedincovi výber oblastí s fitness postačujúcou na to, aby dal vzniknúť toľkým novým jedincovi, aby druh nevyhynul. To nazývame úspešná adaptácia. Podľa evolučnej teórie by sa mali tieto výhodné zmeny medzi jedincami rozšíriť a tým umožniť druhu ako celku vyberať si vhodné oblasti pre život.

Prečo sa potom jedinci neriadia podľa hodnôt fitness jednotlivých oblastí, ale zložitým spôsobom podľa znakov prostredia, ktoré navyše s hodnotou fitness nemusia vôbec súvisieť? Problém je v tom, že jedincovi je fitness neznáma. V princípe, táto hodnota v čase usídľovania neexistuje, ale prejaví sa až pri dospievaní potomkov (napríklad prítomnosť predátora). Ďalší problém je v súvisi pozorovateľných znakov a fitness, ktoré môžu, ale nemusia spolu súvisieť, a tieto vzájomne väzby takisto nie sú známe. Navyše pri existencii viacerých znakov môžu byť zložité. Jedinci v tomto modeli riešia tieto problémy evolučným prispôbením preferencií znakov prostredia. Storch a Frynta (1999) uvádzajú, že k takémuto mechanizmu riešenia problému s adaptáciou sú potrebné isté podmienky: relatívne nízka cena prehľadávania prostredia a žiaden vplyv hustoty osídlenia v oblasti na fitness oblasti. Prvá podmienka je vyriešená implicitne, jedincovi prehľadávanie prostredia nič nestojí. Druhá podmienka je vyriešená zavedením despotického spôsobu osídľovania oblastí — jedinec po osídlení oblasti aktívne zabraňuje osídleniu ostatnými jedincami, teda v konečnom dôsledku sa v každej oblasti môže usídiť maximálne jeden jedinec.

Ak sa medzi jedincami rozšíria dve rozličné výhodné mutácie, môže dôjsť k tomu, že tieto dve skupiny začnú okupovať rozličné oblasti, ktoré sa neprekrývajú. Takéto skupiny môžeme označiť za poddruhy (v reálnom svete by časom získali aj morfológické odlišnosti).

## 2.4 Prehľad priebehu a rozvrhovanie

Simulácia pozostáva z opakovania krokov, ktoré reprezentujú ročné cykly. V jednom kroku sú simulované deje v nasledujúcom poradí: vznik nových jedincov, zánik starých jedincov, opustenie domovských oblastí, hľadanie vhodných oblastí na osídlenie a následné osídlenie alebo zánik. Pri hľadaní oblastí na osídlenie prebieha simulácia v podkrokoch, pričom v každom podkroku každý jedinec preskúma jednu oblasť.

## 2.5 Podmodely

V tejto časti podrobne popíšeme jednotlivé deje z predchádzajúcej podkapitoly.

*Vznik nových jedincov.* Na začiatku ročného cyklu dochádza u každého úspešne usídleného jedinca k asexuálnemu rozmnožovaniu. Počet odchovaných jedincov závisí na strednej hodnote počtu potomkov (ďalej len *shpp*) a na hodnote fitness oblasti, v ktorej jedinec sídli.

Tento podmodel je založený na predstave, že jedinec dá vzniknúť istému počtu zárodokov, ktorý v princípe nie je ovplyvnený hodnotou fitness danej oblasti, a tento počet je náhodná veličina z poissonového rozdelenia s pevnou strednou hodnotou.

Každý zárodok má šancu na dosiahnutie dospelosti závislú na hodnote fitness oblasti, v ktorej sa nachádza. Čím väčšia fitness, tým má zárodok vyššiu šancu že dosiahne dospelosť.

Vyššie uvedený výpočet potomkov jedinca skladá rovnomerné a poissonove rozdelenie, čo je ekvivalentné poissonovmu rozdeleniu so strednou hodnotou rovnajúcou sa súčinu strednej hodnoty počtu zárodokov a pravdepodobnosti, že sa zárodok dožije dospelosti.

Aby sme mohli regulovať vplyv fitness na počet dospelých potomkov, bol zavedený parameter *shpp*, ktorým sa reguluje fitness a zahŕňa v sebe aj strednú hodnotu počtu zárodokov. Celý výpočet počtu potomkov jedinca sa týmto obmedzí na vygenerovanie náhodnej veličiny z poissonového rozdelenia so strednou hodnotou rovnou hodnote súčinu *shpp \* fitness*.

$$pocetpotomkov = poiss(shpp * fitness) \quad (2.1)$$

Týmto sme odvodili výpočet novovzniknutých jedincov použitý v našom modeli, ako aj parameter *shpp*, ktorý určuje vzťah fitness oblasti a počtu potomkov jedinca.

Jedinec pri vzniku zdedí od svojho predka súbor preferencií daných znakov, pričom môže dôjsť k náhodnej zmene tohto súboru, mutácii. Počas mutácie môže dôjsť ku zmene príslušnosti v súbore preferencií u ľubovoľného počtu znakov, pričom každý znak prostredia má rovnakú pravdepodobnosť, že bude do súboru pridaný/odobraný. Táto pravdepodobnosť je jedným z parametrov modelu. Keďže veľkosť súboru je ohraničená, znaky sa môžu pridávať iba po dosiahnutí maximálnej veľkosti súboru.

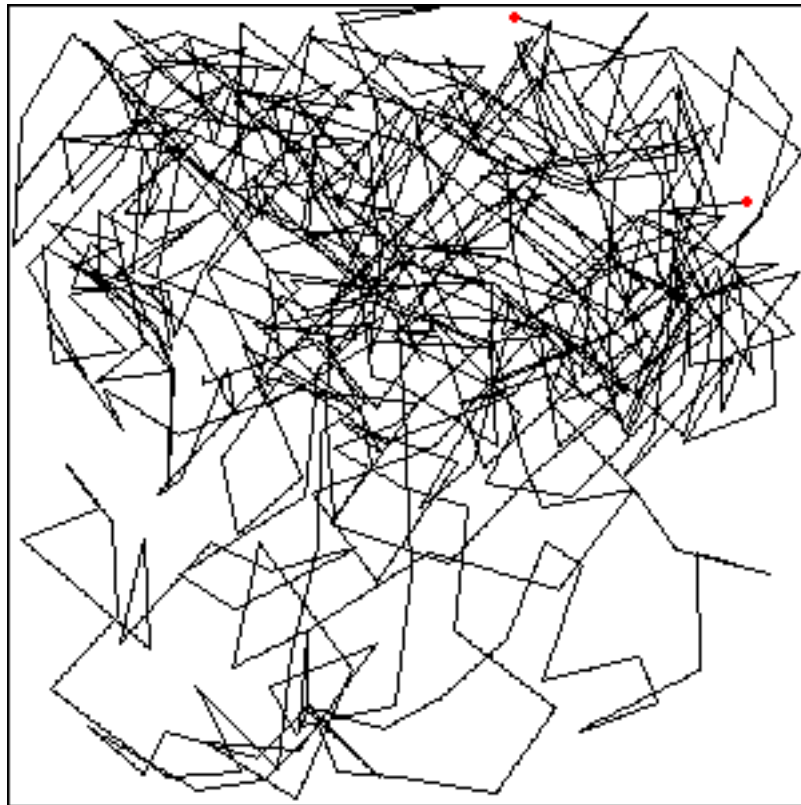
*Úmrtie starých jedincov.* Jedinci po dosiahnutí určitého veku podliehajú úmrtiu. V simuláciách sme pracovali výhradne s jedincami s dĺžkou života jeden rok, preto sme do modelu nezahrnuli možnosť náhodnej predčasnej smrti jedinca.

*Opustenie domovských oblastí.* V tejto fáze ročného cyklu sa všetky oblasti stanú neosídlené. Jedinci sa náhodne rozmiestnia v prostredí, pričom si neuchovávajú informáciu o polohe domovskej oblasti.

*Hľadanie vhodných oblastí na osídlenie a následné osídlenie alebo smrť.* Jedinci sa náhodne pohybujú v prostredí (Obr. 2.1) a pritom skúmajú prechádzané oblasti. Snažia sa nájsť neosídlenú oblasť, v ktorej sú prítomné všetky znaky, ktoré preferujú, a ak ju nájdú, osídli ju. Ak je prehľadaná oblasť nevyhovujúca, presunú sa na ďalšiu oblasť.

Táto fáza kroku simulácie prebieha v konečnom počte podkrokov, pričom v podkroku každý jedinec preskúma jednu oblasť. Tým sa dosahuje istá miera paralelizmu pri prehľadávaní prostredia. Počet podkrokov je parametrizovateľný a určuje, koľko oblastí môže jedinec maximálne prehľadať.

Jedinec, ktorý ani po maximálnom počte podkrokov nenašiel vhodnú oblasť na usídlenie, zaniká.



Obr. 2.1: Trajektória pohybu jedinca prostredím. Jedinec prehľadáva všetky prechádzané oblasti, červenou je vyznačený počiatočný a konečný bod. Jedinec si vyhliadne oblasť v rámci určitého polomeru, kam smeruje. Po jeho dosiahnutí si vytýči nový.

# Kapitola 3

## Doplnkové modely

Okrem modelu založenom na evolučnom získavaní preferencií k jednotlivým znakom predstavíme a implementujeme tri modely založené na rozličných stratégiách výberu životného prostredia. Tieto modely môžu slúžiť na porovnanie úspešnosti jednotlivých stratégií. Sú podobné predstavenému modelu, odlišujú sa iba v spôsobe výberu vhodnej oblasti na osídlenie a v získavaní informácií od rodiča a prostredia pri vzniku jedinca. Preto neuvádzame podrobný popis modelov tak, ako sme ho uviedli pri modeli založenom na evolučnom získavaní preferencií k jednotlivým znakom, ale uvedieme iba stratégie výberu životného prostredia, na ktorých sú tieto modely založené.

### 3.1 Stratégia výberu oblasti podľa polohy

Podľa tejto stratégie sa jedinci snažia usídlieť sa presne v oblasti, v ktorej vznikli.

Predpokladáme, že jedinci si dokážu zapamätať presnú polohu oblasti, kde vznikli, a vrátiť sa na ňu v čase osídľovania. Ak je táto oblasť obsadená iným jedincom, jedinec sa snaží nájsť voľnú susednú oblasť a usídlieť sa na nej. Susedné oblasti sú všetky oblasti do istej vzdialenosti, ktorá sa definuje ako parameter. Poloha je zároveň jediná informácia, ktorú jedinec pri hľadaní oblasti vhodnej na osídlenie využíva, jedinca nezaujímajú znaky krajiny prítomné v potencionalnej oblasti na osídlenie. Jedinec teda nededí od rodičov žiadne informácie.

### 3.2 Stratégia založená na imprintingu

Podľa tejto stratégie sa jedinec snaží usídlieť v takej oblasti, ktorá mu pripomína oblasť, v ktorej vznikol.

Proces vštepenia informácií do pamäte jedinca tesne po jeho vzniku sa v etológii nazýva imprinting. Tieto vštepené informácie sa už v priebehu života jedinca nemenia

(Veselovský, 2005). Jedinec si po vzniku vštepí do pamäte niektoré znaky prostredia prítomné v danej oblasti. Znaky, ktoré si jedinec zapamätá, sú určené náhodne a ich počet je limitovaný veľkosťou pamäte, ktorá je určená parametrom modelu. Jedinec si na osídlenie vyberá takú neobsadenú oblasť, kde sú prítomné všetky znaky, ktoré má v pamäti. Jedinec teda pri vzniku nededí žiadne informácie od svojich predkov, informácie získava výhradne z prostredia.

### 3.3 Stratégia založená na imprintingu s vývinom preferencií

Podľa tejto stratégie sa jedinec snaží usídlíť v takej oblasti, ktorá mu pripomína oblasť, v ktorej vznikol, podľa znakov, ktoré sa v priebehu evolúcie osvedčili ako významné znaky.

Táto stratégia vychádza zo stratégie založenej na imprintingu, s tým rozdielom, že znaky, ktoré si jedinec pri svojom vzniku z oblasti zapamätá, nie sú určené náhodne. Jedinec dedí od rodiča informáciu o pravdepodobnosti zapamätania si jednotlivých znakov. Pri prenose tejto informácie môže dôjsť k jej náhodnej zmene — mutácii, teda táto informácia môže podliehať evolúcii. Takto si jedinci môžu vyvinúť schopnosť zapamätať si významnejšie znaky s väčšou pravdepodobnosťou ako znaky menej významné. Znaky, ktoré si jedinec zapamätá, závisia od pravdepodobností prislúchajúcich k jednotlivým znakom (počet zapamätaných znakov je však limitovaný veľkosťou pamäte — táto veľkosť je určená parametrom modelu). Jedinec teda v tomto modeli získava informácie od svojich predkov aj od prostredia.

# Kapitola 4

## Implementácia

Program umožňujúci vykonávať simulácie podľa opísaného modelu sme implementovali v jazyku Object Pascal vo vývojovom prostredí Delphi 7, s dôrazom na rýchlosť výpočtu simulácie a príjemné užívateľské rozhranie. Hlavnou časťou programu je simulačný model opísaný v kapitole 2 obohatený o ďalšie tri typy stratégií výberu životného prostredia, ktoré boli opísané v kapitole 3. Ďalšou súčasťou je komponenta na vytváranie máp prostredia, ktorá umožňuje definovať znaky, povrchové celky v závislosti na znakoch, strednú hodnotu fitness pre rôzne kombinácie znakov a konečne skript pre generovanie prostredia. Dôležitou súčasťou je aj grafické užívateľské rozhranie umožňujúce ovládanie programu, nastavovanie parametrov modelu, riadenie priebehu simulácie a zobrazovanie priebežných výsledkov simulácie. Aplikácia spolu so zdrojovými kódmi a dokumentáciou sa nachádza na priloženom kompaktnom disku.

### 4.1 Model

Štyri uvedené stratégie výberu životného prostredia sa líšia iba vo výbere vhodnej oblasti a v spôsobe vzniku nového jedinca. Preto sme pri implementácii vytvorili model obsahujúci jedincov abstraktného typu s deklarovanými základnými operáciami, ktoré sú v konkrétnych typoch jedincov implementované podľa uvedených stratégií. Model sa takto skladá z dvoch častí, z výpočtovej časti riadiacej priebeh, pracujúcej s abstraktnými jedincami, a z tried definujúcich stratégie jedincov. Použitie abstraktného jedinca prinieslo možnosť jednoduchého rozšírenia modelu o ďalšie typy stratégií, ale aj definíciu základného rozhrania, s ktorým môže výpočtová časť jednoducho pracovať.

*Výpočtová časť riadiaca priebeh simulácie.* Táto časť si udržuje spojový zoznam sídliacich jedincov a spojový zoznam jedincov hľadajúcich oblasť na osídlenie. Jedinci sú základného abstraktného typu. Na jedincoch sú prevádzané deje opísané v kapitole 2. V pseudokóde uvedená procedúra vykonáva jeden generačný krok simulácie:

```

//Vznik nových jedincov
foreach (agent in settled_agents) do
  for i = 1 to agent.getChildCount() do
    notsettled_agents.add(agent.makeChild())

//Úmrtie starých jedincov.
foreach (agent in settled_agents) do
  if (agent.isOld()) then
    agent.die() and remove_from_settled_agents(agent)

//Opustenie domovských oblastí
foreach (agent in settled_agents) do
  agent.unSettle() and move_to_notsettled_agents(agent)

//Hľadanie vhodných oblastí na osídlenie a následné osídlenie...
while (tick < maxticks) begin
  tick++
  foreach (agent in notsettled_agents) do
    if (agent.isOnAppropriatePatch()) then
      agent.settle() and move_to_settled_agents(agent)
    else
      agent.moveToAnotherPatch()
end

//...alebo smrť
foreach (agent in notsettled_agents) do
  agent.die() and remove_from_notsettled_agents(agent)

```

*Typy jedincov.* Predstava o základnom abstraktnom type jedinca plynie z uvedenej procedúry vykonávajúcej jeden generačný krok simulácie. V tomto type jedinca sú okrem deklarácií všetkých operácií s abstraktným jedincom definované niektoré operácie, ktoré sú spoločné pre každý typ stratégie, ako napríklad založenie a zrušenie sídla (v pseudokóde uvedené ako `settle()` a `unSettle()`), výpočet počtu potomkov v závislosti na fitness oblasti (konkrétny vzťah odvodený v kapitole 2, v pseudokóde uvedená ako `getChildCount()`) a spôsob pohybu jedinca v prostredí (opísaný v kapitole 2, `moveToAnotherPatch()`). Špecifické operácie sú dedefinované v typoch jedincov predstavujúcich rozličné typy stratégií. Medzi tieto operácie patrí najmä schválenie aktuálnej oblasti ako oblasti vhodnej k usídleniu (v pseudokóde uvedená ako `isOnAppropriatePatch()`) a vytvorenie potomka (v pseudokóde uvedená ako `makeChild()`). Samozrejme, do konkrétnych typov jedincov boli pridané nevyhnutné

datové štruktúry, umožňujúce jedincom uchovávať informácie potrebné k správne fungovaniu daných stratégií.

Jedinec používajúci stratégiu založenú na evolučnom získavaní preferencií:

```
data signMemory: array of sign

makeChild():
  child = createInstance()
  child.copySignMemoryFromParent()
  child.mutate()
  child.findRandomPatch()
  return child

isOnAppropriatePatch():
  return isActualPatchFree() and signsInMemoryMatchActualPatch()

moveToAnotherPatch():
  if (haveReachedLookupPatch) then
    lookupPatch = randomPatchWithinDestinationRadius()
    actualPatch = getPatchOneStepCloserToLookupPatch()
```

Jedinec používajúci stratégiu výberu oblasti podľa polohy:

```
data hatchPatch: patch

makeChild():
  child = createInstance()
  child.hatchPatch = hatchPatch
  child.findRandomPatch()
  return child

isOnAppropriatePatch():
  return IsActualPatchFree()

moveToAnotherPatch():
  if (haveNotReachedHatchPatch) then
    actualPatch = getPatchOneStepCloserToHatchPatch()
  else
    actualPatch = randomPatchWithinNeighbourhoodRadius()
```

Jedinec používajúci stratégiu založenú na imprintingu:

```
data signMemory: array of sign

makeChild():
    child = createInstance()
    child.imprint()
    child.findRandomPatch()
    return child

isOnAppropriatePatch():
    return isActualPatchFree() and signsInMemoryMatchActualPatch()

moveToAnotherPatch():
    if (haveReachedLookupPatch) then
        lookupPatch = randomPatchWithinDestinationRadius()
        actualPatch = getPatchOneStepCloserToLookupPatch()
```

Jedinec používajúci stratégiu imprintingu s vývinom preferencií:

```
data signMemory: array of sign
data probMemory: array of float

makeChild():
    child = createInstance()
    child.copyProbabilitiesFromParent()
    child.mutate()
    child.imprint()
    child.findRandomPatch()
    return child

isOnAppropriatePatch():
    return isActualPatchFree() and signsInMemoryMatchActualPatch()

moveToAnotherPatch():
    if (haveReachedLookupPatch)
        lookupPatch = randomPatchWithinDestinationRadius()
        actualPatch = getPatchOneStepCloserToLookupPatch()
```

## 4.2 Vytváranie máp

Od aplikácie bola požadovaná schopnosť vygenerovať rozsiahle mapy životného prostredia jedincov zo štyroch skupín pravidiel definovaných vo vstupných textových súboroch alebo prostredníctvom grafického užívateľského rozhrania — z definície znakov, povrchových celkov, fitness a celkového rázu krajiny. Príklady jednotlivých definícií sa nachádzajú na priloženom médiu s aplikáciou.

*Znaky.* V mape prostredia sú pre potreby simulácie znaky reprezentované iba svojím poradovým číslom. Užívateľ má možnosť priradiť každému znaku jeho meno, čo umožňuje jednoduchšiu orientáciu jednak pri vytváraní mapy, ale aj pri simuláciách a analýze výsledkov. Okrem mena je možné priradiť znaku aj farbu a kategóriu umožňujúce grafickú vizualizáciu mapy prostredia.

*Povrchové celky.* V tejto kategórii má užívateľ možnosť definovať povrchové celky — skupiny oblastí, ktoré obsahujú určitý znak. Pri definícii povrchového celku má užívateľ možnosť zvoliť tvar celku (napríklad tvar „flak“ pre tvar vhodný pre jazerá alebo pohoria), jeho rozmery, prípadne umiestnenie na mape. Ďalej má možnosť definovať podmienky, ktoré musí oblasť spĺňať, aby sa mohla stať súčasťou povrchového celku — znaky, ktoré musí a ktoré nesmie obsahovať. Ako najdôležitejšia časť definície povrchového celku je určenie znakov, ktoré budú oblasti obsahovať a znakov, ktorých prípadná prítomnosť sa zruší. Tento postup umožňuje vytvárať skupiny oblastí s rôznymi vzájomnými typmi väzieb medzi znakmi.

*Fitness.* Fitness sa primárne generuje pre každú oblasť z rovnomerného rozdelenia z intervalu  $\langle 0 - 1 \rangle$ . V aplikácii je možnosť definovať pre ľubovoľnú skupinu prítomných/nepřítomných znakov jednoduchú lineárnu modifikáciu vygenerovanej fitness (napríklad, ak sa v oblasti nachádza les, je listnatý a je na nížine, zvýš fitness o 20%).

*Ráz krajiny.* Po definovaní povrchových celkov krajiny má užívateľ možnosť napísať jednoduchý skript so stromovou štruktúrou, kde určí, ktoré povrchové celky a v akom množstve budú použité. Povrchové celky má vďaka stromovej štruktúre možnosť vnárať do seba a tak určovať nielen priestorové, ale aj hierarchické väzby medzi povrchovými celkami.

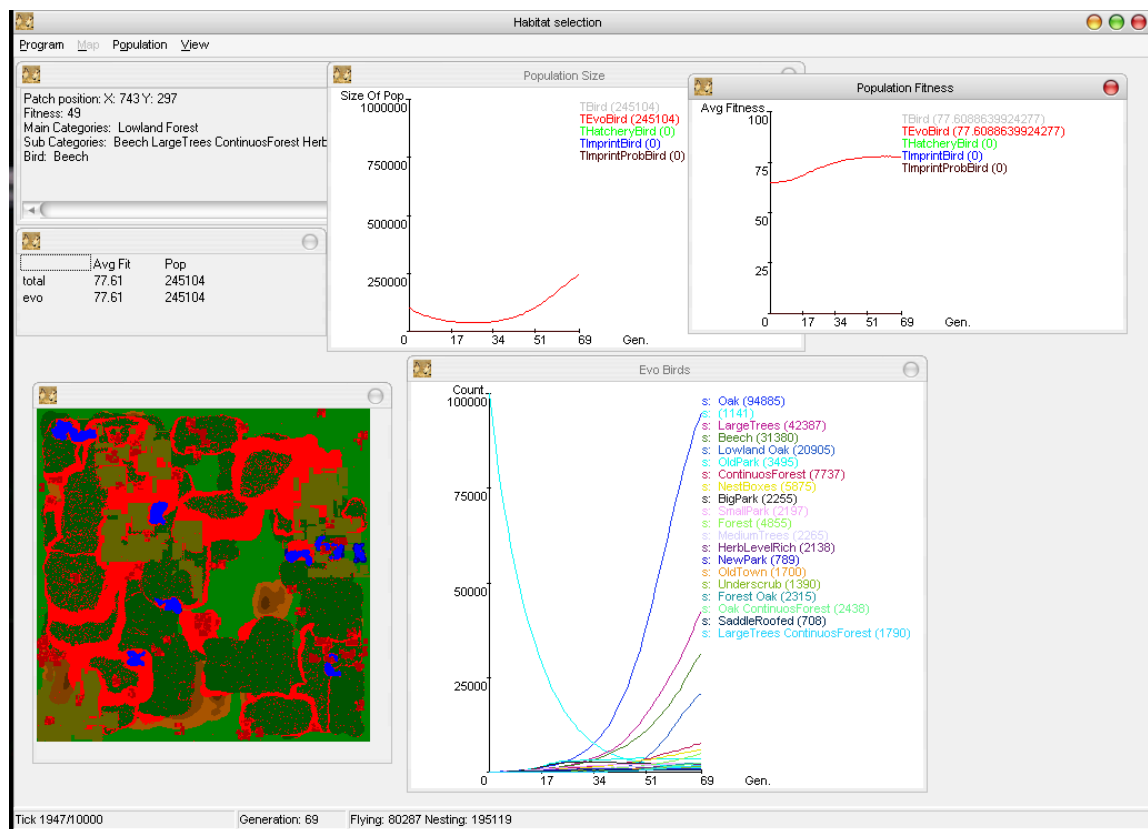
## 4.3 Výstup

Aplikácia pomocou modulov priebežne zobrazuje niektoré dáta z modelu. Pre dôkladnú analýzu poskytuje aplikácia možnosť ukladania dát o populácii po každom generačnom kroku do súborov typu CSV (štruktúra súboru je opísaná v dokumentácii), ktoré môžu byť neskôr spracované niektorým štatistickým programom.

## 4.4 Uživatelské rozhranie

Uživatelské rozhranie sprostredkuje komunikáciu medzi modelom a užívateľom (Obr. 4.1). Je tvorené hlavným oknom aplikácie, ktoré obsahuje menu umožňujúce kompletne riadenie simulácie, od nahrania/tvorby mapy, nastavovania parametrov, cez vytváranie populácie až po samotné prevádzanie generačných krokov.

Ďalšou úlohou grafického rozhrania je zobrazovanie dát zo simulačného modelu. Toto je vyriešené pomocou modulov, kde každý modul má svoje okno v hlavnom okne aplikácie a spracúvava a zobrazuje špecifické data z modelu. Toto umožňuje jednoduché rozširovanie aplikácie o ďalšie moduly podľa potreby. Aplikácia obsahuje základné moduly zobrazujúce mapu prostredia (umožňuje zobrazovať znaky, fitness alebo osídlené oblasti), informácie o jednotlivých oblastiach a jedincoch a grafy zobrazujúce priebeh veľkostí populácií a priemerných fitness obsadených oblastí.



Obr. 4.1: Ukážka z grafického užívateľského rozhrania aplikácie.

# Kapitola 5

## Simulácie

Boli uskutočnené dva typy simulácií — simulácie, v ktorých boli výhradne jedinci vyberajúci si životné prostredie podľa predstavenej teórie, a simulácie, v ktorých títo jedinci boli v konkurencii s jedincami vyberajúcimi si životné prostredie podľa iných stratégií. V tejto kapitole prezentujeme prvý typ simulácií. Jedincami sa v tejto kapitole myslia výhradne jedinci s touto stratégiou.

### 5.1 Vstup a inicializácia

*Prostredie.* Pri simuláciách bolo použité prostredie pozostávajúce z 1 000 x 1 000 oblastí (Obr. 5.1). Definovali sme 37 rozpoznateľných znakov prostredia, ich vzájomné priestorové väzby, veľkosť a tvar celkov (súvislých skupín oblastí) obsahujúcich tieto znaky. Vzájomne priestorové väzby boli troch typov: (1) znak A môže byť v oblasti prítomný iba ak je tam prítomný aj znak B, (2) prítomnosť znaku A a znaku B sa navzájom vylučujú a (3) znaky A a B sa navzájom neovplyvňujú. Ako príklady uveďme (1) „panelové domy“ a „mesto“, (2) „les“ a „jazero“, (3) „nížina“ a „dom so sedlovou strechou“. Veľkosť jednotlivých celkov obsahujúcich daný znak sa líšila, od znakov zaberajúcich jednu oblasť („veža“) až po celky zaberajúce tisíce oblastí, ako napríklad „pohorie“ alebo „les“.

*Fitness.* Definovať rozsah možných hodnôt fitness pre každú kombináciu znakov vyskytujúcu sa v prostredí by si vyžadovalo enormné úsilie, preto sme sa rozhodli pre menej zložitú alternatívu. Definovali sme pre každý znak a vybrané dvojice/trojice znakov ich vplyv na fitness. V prípade prítomnosti viacerých znakov v jednej oblasti sa ich vplyv sčítal. Následne sme pre každú oblasť vygenerovali fitness z rovnomerného rozdelenia v rozsahu 0–1 a upravili podľa vplyvu prítomných znakov (Obr. 5.2).

*Parametre jedincov.* Schopnosť adaptácie jedincov vyberajúcich si životné prostredie podľa predstavenej teórie sme pozorovali pri rôznych nastaveniach dvoch parametrov (rýchlosť mutácie a stredná hodnota počtu potomkov — *shpp*). Ostatné

parametre ostali konštantné pre každý beh simulácie. Veľkosť súboru preferencií znakov u jedincov bola zvolená tak, aby nebola obmedzujúca pre získanie preferencií. Spôsob prehľadávania bol zvolený tak, aby jedinci mali možnosť preskúmať približne jedno percento oblastí — teda počet podkrokov sme stanovili na 10 000.

*Inicializácia.* Inicializačnú populáciu tvorilo 100 000 náhodne rozmiestnených jedincov s prázdny súborom preferencií.

## 5.2 Pozorovanie

V tejto časti najprv uvedieme niektoré významné simulácie, pričom prvé dve podrobne popíšeme, potom všeobecne zhrnieme naše pozorovania zo simulácií.

1. *simulácia.* Prvá uvedená simulácia (Obr. 5.3, 5.4) s parametrom  $shpp = 1,38$  a frekvenciou mutácií  $3 * 10^{-6}$  mala nasledujúci priebeh:

V prvej časti simulácie vymiera inicializačná populácia, pričom sa objavuje nový poddruh špecializovaný na znak „starý park“ a jeho populácia rastie, až kým sa nestabilizuje. Zároveň sa objavuje poddruh špecializovaný na znak „duby“. Oblasti o ktoré majú tieto dva poddruhy vtákov záujem sa neprekrývajú a poddruhy majú stabilizované populácie a vzájomne si nekonkurujú.

V druhej časti sa poddruh preferujúci „starý park“ špecializuje na „starý park, mesto“. Poddruh preferujúci „duby“ si vyvinul dve špecializácie — „duby, les“ a „duby, les, nížina“. Tieto dva poddruhy mali stabilizované populácie, aj keď oblasti ktoré vyhľadával jeden poddruh boli podmnožinou oblastí vyhľadávaných iným druhom.

V tretej časti sa objavujú jedince preferujúce znaky „nížina, les“, ktoré vznikli z poddruhu preferujúceho „duby, les, nížina“ stratou záujmu o „duby“. V tomto prípade priniesla generalizácia preferovaných oblastí možnosť prudkej expanzie tohto poddruhu, ktorý úplne vytlačil materský poddruh preferujúci „duby, les, nížina“ a takisto novovzniknutý poddruh preferujúci „buky, les, nížina“.

Priemerná fitness obsadených políčok v prvej časti prudko stúpla objavením výhodného znaku „starý park“. Objavením trochu menej výhodného, ale na prežitie postačujúceho znaku „duby“ sice priemerná fitness klesla, zato stúpol počet prežívajúcich jedincov. Špecializácie v druhej časti priniesli zvýšenie priemernej fitness a takisto aj zvýšenie počtu jedincov v populácii. V tretej časti generalizácia uprednostňovaných oblastí sice priniesla zníženie priemernej fitness, ale aj prudké zvýšenie populácie.

2. *simulácia*. Druhá uvedená simulácia (Obr. 5.5, 5.6) s parametrom  $shpp = 1,54$  a frekvenciou mutácií  $3 * 10^{-6}$  mala nasledujúci priebeh:

Inicializačná populácia sa udržiavala stabilná. Onedlho sa vytvorilo viacero poddruhov, ktorých populácie začali rásť. Z týchto poddruhov bol najúspešnejší poddruh preferujúci „les“, ktorý eliminoval jedince preferujúce ostatné znaky v silnej korelácii s „les“, aj keď ostatné oblasti mali vyššiu priemernú fitness ako oblasti s „les“. Neskôr sa objavil poddruh preferujúci „sedlové strechy“, ktorý si navzájom s druhom preferujúcim „les“ nekonkuroval. Inicializačná populácia vplyvom objavenia nových poddruhov stratila istý počet jedincov, no ustálila sa na novej hodnote počtu jedincov.

Priemerná fitness obsadených oblastí vplyvom mutácií vedúcim k obsadzovaniu výhodných oblastí stúpala. Neskôr však klesla kvôli rozšíreniu preferencií znaku „les“. Veľkosť populácie vytvorila krivku v tvare písmena „s“.

3. a 4. *simulácia*. Simulácie spustené s parametrom  $shpp$  nastaveným na 1,25 a frekvenciou mutácií  $3 * 10^{-6}$ , respektíve  $3 * 10^{-3}$  nevedli ani v jednom prípade k úspešnej adaptácii.

5. a 6. *simulácia*. Simulácie spustené s parametrom  $shpp$  nastaveným na 1,25 a frekvenciou mutácií  $3 * 10^{-3}$ , respektíve  $3 * 10^{-4}$  viedli k úspešnej adaptácii na oblasti obsahujúce rozličné dvojice znakov.

V niekoľkých sériách simulácií s rôznymi nastaveniami parametrov sme mali možnosť pozorovať, že populácia jedincov sa dokáže úspešne adaptovať na životné prostredie. Spôsob, akým to dosahuje, často vedie k rozpadu druhov na poddruhy osídľujúce rozdielne oblasti.

Na rozdiel od nášho predpokladu, evolúcia jedincov nesmerovala k výberu oblastí s najvyššou fitness. V niektorých prípadoch sa jedinci adaptovali na oblasti s vysokou fitness, ale ďalší krok evolúcie smeroval k oblastiam s nižšou fitness.

## 5.3 Analýza

Pre vysvetlenie niektorých javov, ktoré sa vyskytli v pozorovaní, je potrebná analýza prostredia. Zavádzame štyri pojmy, *fitness skupiny znakov*, *dostupnosť skupiny znakov*, *atraktivitu skupiny znakov* a *náročnosť skupiny znakov* (ich hodnoty pre použitú mapu sú na Obr. 5.7).

Fitness skupiny znakov je priemerná fitness všetkých oblastí obsahujúcich danú skupinu znakov.

Dostupnosť skupiny znakov je veličina popisujúca pravdepodobnosť, že jedinec preferujúci túto skupinu znakov nájde vhodnú neobsadenú oblasť za daný počet pokrokov pri momentálnej konkurencii ostatných jedincov. Je zrejmé, že dostupnosť znaku je v závislosti na počte konkurujúcich jedincov klesajúca hodnota, pretože konkurujúci jedinci môžu obsadiť preferované oblasti skôr. Maximálnou dostupnosťou znaku rozumieme jeho dostupnosť pri nulovej konkurencii.

Veličina atraktivita skupiny znakov je súčin fitness skupiny znakov a momentálnej dostupnosti skupiny znakov. Atraktivita vystihuje lepšie ako fitness záujem jedinca o danú oblasť. Pri niektorých skupinách znakov vysokú fitness kompenzuje práve nízka dostupnosť znaku, a preto je pre jedinca v konečnom dôsledku nevýhodné orientovať sa na vyhľadávanie oblastí s danou skupinou znakov.

$$atraktivita = fitness * dostupnost \quad (5.1)$$

Náročnosť skupiny znakov je prevrátená hodnota atraktivity skupiny znakov a vyjadruje náročnosť oblastí na parameter *shpp*. Náročnosť skupiny znakov určuje hodnotu parameteru *shpp*, pri ktorej by bola populácia poddruhu preferujúceho danú skupinu znakov stabilná.

$$narocnost = 1/(fitness * dostupnost) \quad (5.2)$$

Odvodenie veličiny náročnosť vyplýva z úvahy, koľko priemerne úspešných potomkov bude mať jeden jedinec, teda v konečnom dôsledku či jeho druh bude vymierať, stagnovať alebo prosperovať. Ako sme uviedli v predchádzajúcej kapitole, počet dospelých potomkov je určený náhodnou veličinou z poissonovho rozdelenia so strednou hodnotou rovnajúcou sa súčinu *shpp \* fitness*. Priemerný počet potomkov je rovný strednej hodnote rozdelenia. Z tohto počtu bude úspešných práve toľko percent, koľko určuje dostupnosť nimi preferovanej skupiny znakov. Teda, pre priemerný počet úspešných potomkov (*ppup*) platí vzťah:

$$ppup = shpp * fitness * dostupnost \quad (5.3)$$

Nás zaujíma to, kedy je populácia druhu stabilná, respektíve hranica medzi tým, kedy druh vymiera a kedy prosperuje. Chceme určiť hodnotu *shpp*, pri ktorej má jedinec priemerne jedného úspešného potomka.

$$1 = shpp * fitness * dostupnost \quad (5.4)$$

$$shpp = 1/(fitness * dostupnost) \quad (5.5)$$

$$shpp = narocnost \quad (5.6)$$

To znamená, že ak je *shpp* rovnaká ako náročnosť skupiny znakov, jedince preferujúce túto skupinu majú priemerne jedného úspešného potomka. Ďalej zo vzťahu

vyplýva, že ak je *shpp* nižšia, resp. vyššia ako náročnosť, jedince majú priemerne menej, resp. viac ako jedného úspešného potomka a druh vymiera, resp. prosperuje. V skutočnosti je potrebná *shpp* o niečo vyššia ako náročnosť, ak sa zahrnie aj vplyv mutácií. Minimálna náročnosť skupiny znakov stanovuje dolnú hranicu pre parameter *shpp* pre prežitie v oblastiach určených danou skupinou znakov.

Keď jedinci začnú preferovať skupinu znakov s vysokou atraktivitou, t.j. s náročnosťou nižšou ako *shpp*, jedinec bude mať priemerne viac ako jedného potomka a populácia takého poddruhu sa začne zväčšovať. To má za následok, že viac jedincov začne okupovať oblasti určené daným súborom preferencií a dostupnosť oblastí začne klesať. Tým pádom stúpa aj náročnosť danej skupiny znakov, až kým sa pri istom počte jedincov nevyrovná *shpp* a populácia sa stabilizuje, aj keď nedošlo ku saturácii oblastí (Obr. 5.8). Jedinci tu vytvárajú charakteristický vzor „usadzovania od okrajov“.

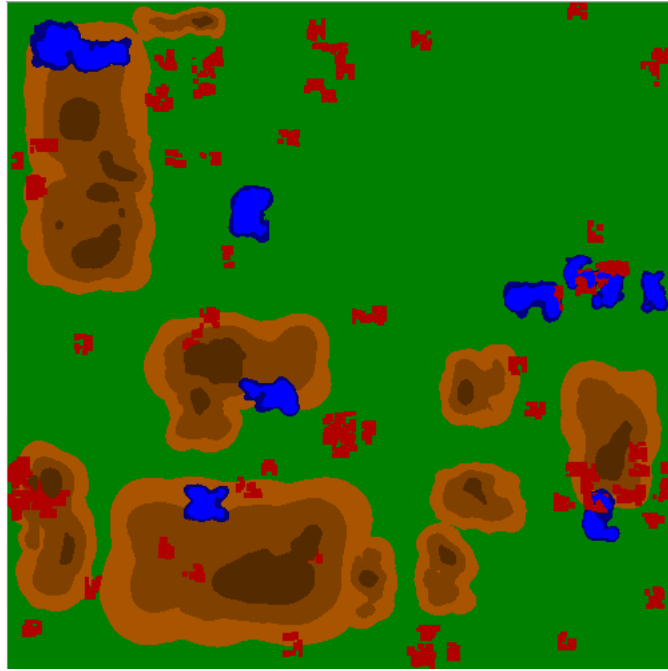
Zníženie atraktivity skupiny znakov môže nastať aj iným spôsobom, a to jedincami preferujúcimi oblasti s výskytom iných znakov, ak sa tieto dve skupiny oblastí navzájom prekrývajú. Na veľkosť zníženia atraktivity tu má vplyv hlavne pomer prekrytých a neprekrytých oblastí. Dve konkurenčné populácie si navzájom znížia atraktivitu (zvýšia náročnosť), čím si posúvajú ekvilibrium (Obr. 5.9). Obe populácie sa takto môžu stabilizovať a pretrvávajú vedľa seba na konkurenčnom území. V krajnom prípade, ak je jedna skupina oblastí podmnožinou druhej skupiny oblastí a väčšia oblasť je natoľko veľká, že aj s nižšou fitness vyprodukuje viac populácie, môže dôjsť k vyhynutiu poddruhu uprednostňujúceho menšiu oblasť napriek tomu, že preferuje oblasti s väčšou fitness.

Samozrejme, aj v predchádzajúcom prípade musí byť splnená podmienka, že väčšia oblasť musí mať minimálnu náročnosť dostatočne nižšiu ako *shpp*. Teda *shpp* môžeme chápať ako istý druh selekčného tlaku — určuje hornú hranicu pre minimálnu náročnosť skupín znakov pre život vhodných oblastí. Jedinci si musia vyberať medzi menej náročnými prostrediami ako určuje *shpp*, aby prežili. V rámci „povolených“ oblastí závisí ich výber na ďalších faktoroch, ako je rozloha oblastí a priestorová štruktúra prostredia.

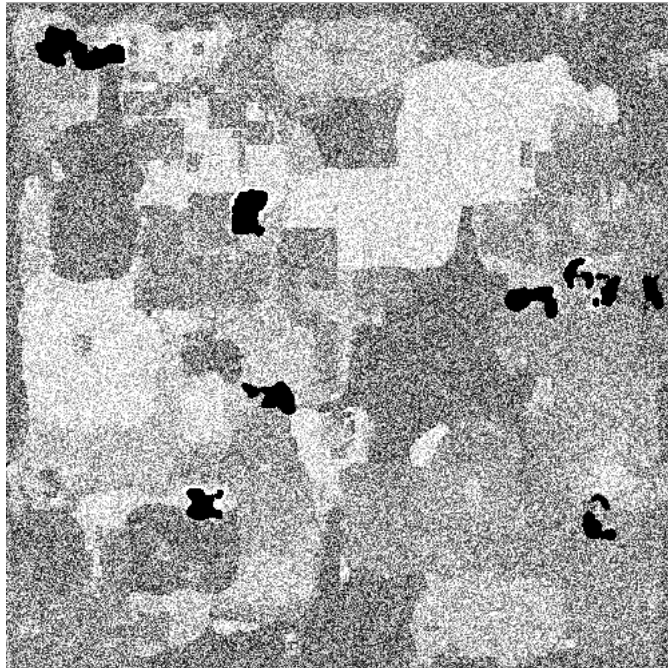
Podstatný faktor, ktorý rozhoduje o úspešnosti adaptácie, je frekvencia mutácií. Čím je vyššia frekvencia, tým viac sa druh zameriava na prehľadávanie nových kombinácií znakov, čím je nižšia, tým viac druh využíva už objavené výhodné kombinácie. Príliš vysokú frekvenciu mutácií môžeme chápať aj ako zníženie atraktivity (zvýšenie náročnosti) všetkým oblastiam o toľko percent, koľko je pravdepodobnosť, že sa jedinec zmení.<sup>1</sup>

---

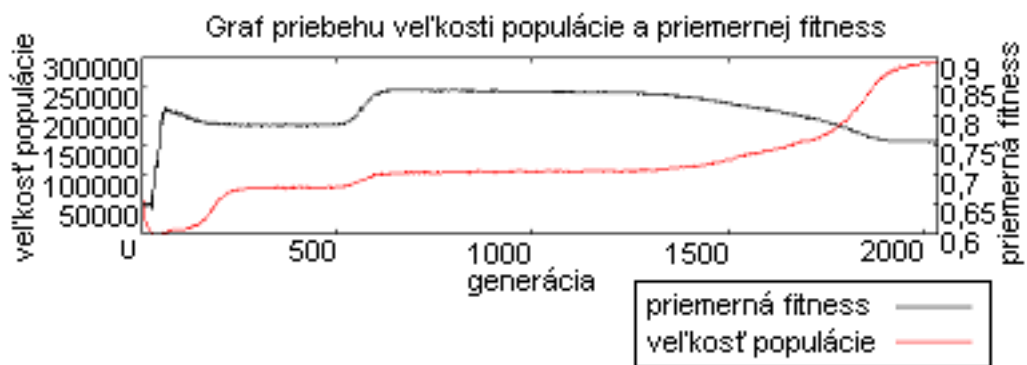
<sup>1</sup>Hodnoty pravdepodobností zachovania súboru znakov pri rozličných frekvenciách mutácie (v zátvorke): 89,50% (0,003); 98,90% (0,0003); 99,90% (0,00003) a 99,99% (0,000003).



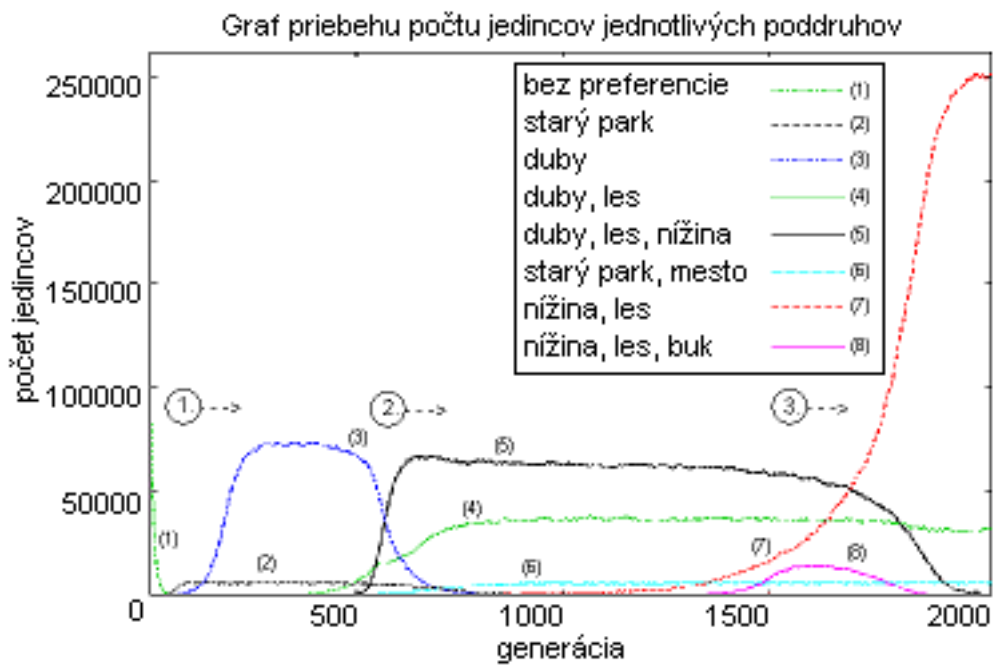
Obr. 5.1: Mapa prostredia so zobrazenými základnými celkami. Zobrazené sú výškové stupne (zelená, hnedá), mestské oblasti (červená) a jazerá (modrá).



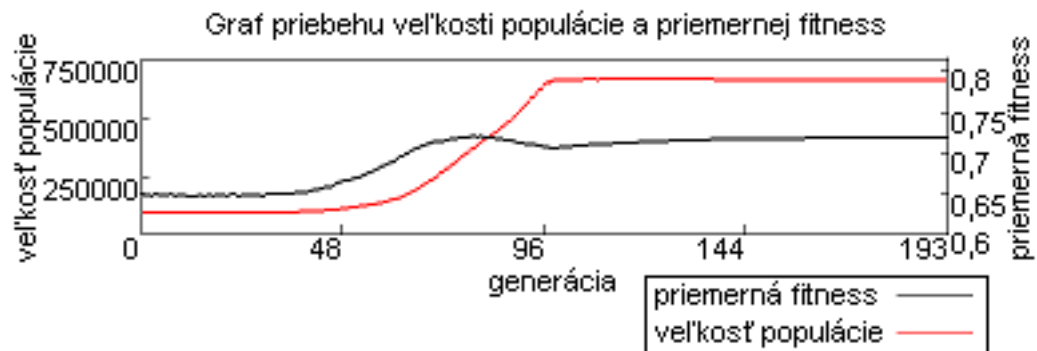
Obr. 5.2: Mapa prostredia so zobrazenými hodnotami fitness. Fitness je škálovaná na odtiene sivej, od čiernej (fitness = 0) po bielu (fitness = 1).



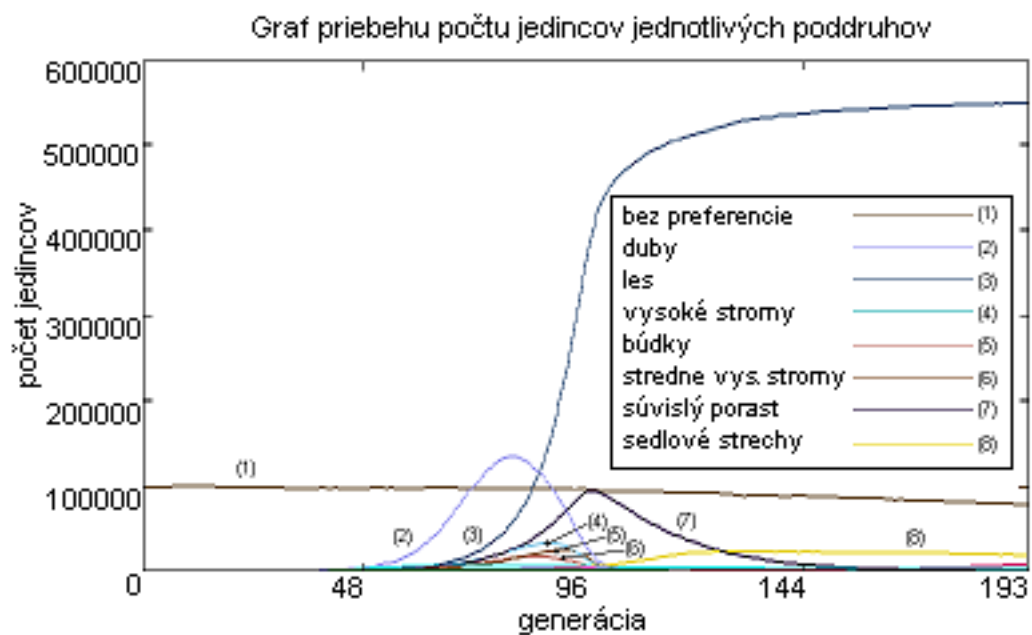
Obr. 5.3: Priebeh veľkosti populácie a priemernej fitness simulácie č. 1.



Obr. 5.4: Graf priebehu počtu jedincov simulácie č. 1. Číslami v krúžkoch sú vyznačené jednotlivé fázy priebehu simulácie.



Obr. 5.5: Priebeh veľkosti populácie a priemernej fitness simulácie č. 2.

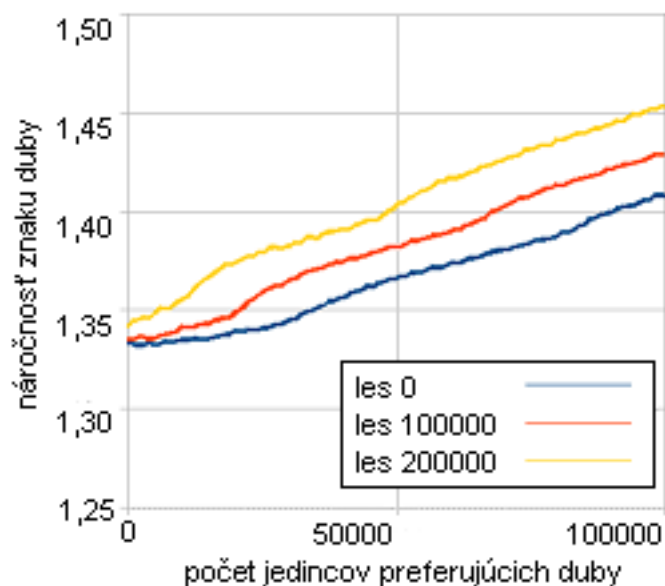


Obr. 5.6: Graf priebehu počtu jedincov simulácie č. 2.

znak	počet	max. dostupnosť	priem. fitness	max. atraktivita	min. náročnosť
Starý park	9231	0,998	0,7974	0,796	1,257
Veľký park	9104	0,999	0,7956	0,795	1,258
Duby	230770	1,000	0,7682	0,768	1,302
Lužný les	12038	0,976	0,7815	0,763	1,311
Stredné stromy	164890	1,000	0,7556	0,756	1,323
Staré mesto	8108	1,000	0,7490	0,749	1,335
Mokrade	13489	0,993	0,7537	0,748	1,336
Malý park	8541	0,997	0,7362	0,734	1,362
Mladý park	8413	1,000	0,7332	0,733	1,364
Les	596782	1,000	0,7298	0,730	1,370
Vysoké stromy	155829	0,999	0,7294	0,729	1,372
Buky	132523	1,000	0,7220	0,722	1,385
Hustý bylinný podrast	241687	1,000	0,7160	0,716	1,397
Vilová štvrť	25358	1,000	0,7151	0,715	1,398
Vtáče búbky	48883	1,000	0,7142	0,714	1,400
Sedlové strechy	31451	1,000	0,7137	0,714	1,401
Spojité les	574272	1,000	0,7114	0,711	1,406
Krovinatý podrast	335719	1,000	0,7037	0,704	1,421
Sídlo	43717	1,000	0,6998	0,700	1,429
Riedky bylinný podrast	28479	1,000	0,6827	0,683	1,465
Veľké stromy	186481	0,999	0,6793	0,679	1,474
Kostolné veže	158	0,728	0,9263	0,674	1,483
Vysočina	134086	0,999	0,6740	0,673	1,485
Hory	34638	0,993	0,6673	0,663	1,509
Nízke stromy	93577	1,000	0,6547	0,655	1,527
Fragmentovaný les	30091	1,000	0,6506	0,651	1,537
Smrek	75746	0,999	0,6485	0,648	1,544
Nížina	698911	1,000	0,6471	0,647	1,545
Borovice	161738	1,000	0,6437	0,644	1,554
Vrchy	132365	0,997	0,6214	0,620	1,614
Ploché strechy	15324	0,998	0,6177	0,616	1,622
Pole	124998	0,994	0,5947	0,591	1,692
Sídlisko	5959	0,987	0,5755	0,568	1,761
Priemyselná zóna	4491	0,974	0,5694	0,555	1,803
Voda	19488	0,995	0,0025	0,002	402,010
Rozptýlená vegetácia	0				
Malé domy	0				

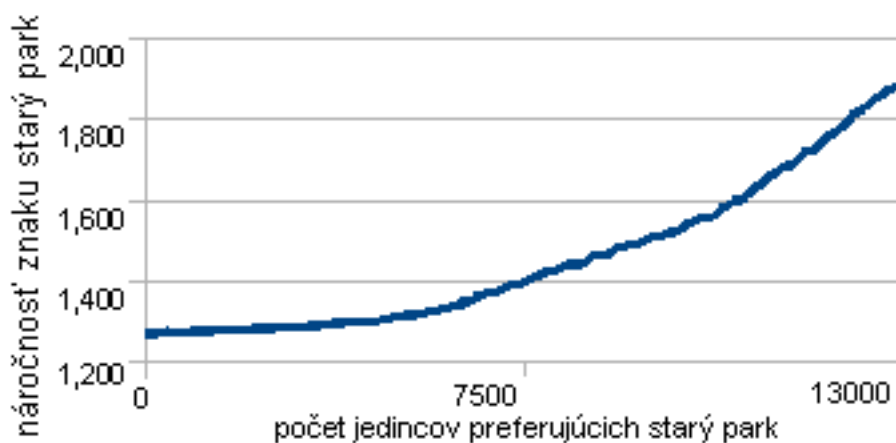
Obr. 5.7: Tabuľka so zoznamom znakov definovaných v použitej mape prostredia a ich štatistiky. Znaky sú zoradené podľa maximálnej atraktivity, resp. min. náročnosti. Čierna čiara vyznačuje max. atraktivitu prázdneho súboru znakov.

Závislosť náročnosti znaku duby na počte konkurujúcich jedincov



Obr. 5.8: Závislosť náročnosti znaku „duby“ od počtu jedincov preferujúcich tento znak a s rôzne silnou konkurenciou poddruhu pref. „les“ (pri počte podkrokov 10 000 a fitness znaku 76,82%). Pri stúpaní počtu jedincov konkurenčného poddruhu sa posúva ekvilibrium poddruhu smerom k nule. Priemer z desiatich meraní.

Závislosť náročnosti znaku starý park na počte konkurujúcich jedincov



Obr. 5.9: Závislosť náročnosti znaku „starý park“ od počtu jedincov vyhľadávajúcich tento znak a bez konkurencie iných druhov (pri počte podkrokov 10 000 a fitness znaku 79,74%). Priemer zo sto meraní

# Kapitola 6

## Simulácie s doplnkovými modelmi

Pri simuláciách s doplnkovými modelmi sme porovnávali úspešnosť stratégie výberu životného prostredia na základe evolučne získaných preferencií k znakom prostredia s ostatnými stratégiami. Tieto stratégie však nie sú predmetom štúdia tejto práce, preto k nim neuvádzame podrobnú analýzu.

Pri týchto simuláciách bolo použité to isté životné prostredie ako v simuláciách predchádzajúcich, vrátane hodnôt fitness. Počet podkrokov bol takisto zachovaný, generačný krok sa teda skladal z 10 000 podkrokov.

Parametre jedincov vyberajúcich si životné prostredie na základe evolučne získaných preferencií k znakom prostredia ostali rovnaké pre každú simuláciu — frekvencia mutácií mala hodnotu 0,0003 a veľkosť pamäte bola 10 preferencií. Parameter *shpp* sme volili pre všetkých jedincov rovnaký — nesnažili sme sa nájsť nastavenie, pri ktorom sú obe stratégie schopné konkurovať si, ale iba porovnať účinnosť stratégií. Tu je samozrejme priestor pre ďalší výskum.

### 6.1 Porovnanie so stratégiou výberu oblasti podľa polohy

Táto stratégia sa z niekoľkých samostatných (bez konkurenčných stratégií) simulácií zdá byť za daných podmienok (zložitú prostredie s nemennou fitness a početná rovnomerne rozmiestnená inicializačná populácia) veľmi účinná — dochádza takmer okamžite k preskúmaniu a fixácii výhodných oblastí. Zároveň je rýchlosť presunu na cieľovú oblasť vysoká — jedinec ide priamo k nej, takže rozhoduje iba vzdialenosť oblasti, na ktorej jedinec inicializuje generačný krok, od domovskej.

Keďže naša primárna stratégia potrebuje istý počet generácií na získanie výhodných preferencií, je predpoklad, že za ten čas bude vytlačená jedincami používajúcimi stratégiu výberu oblasti podľa polohy.

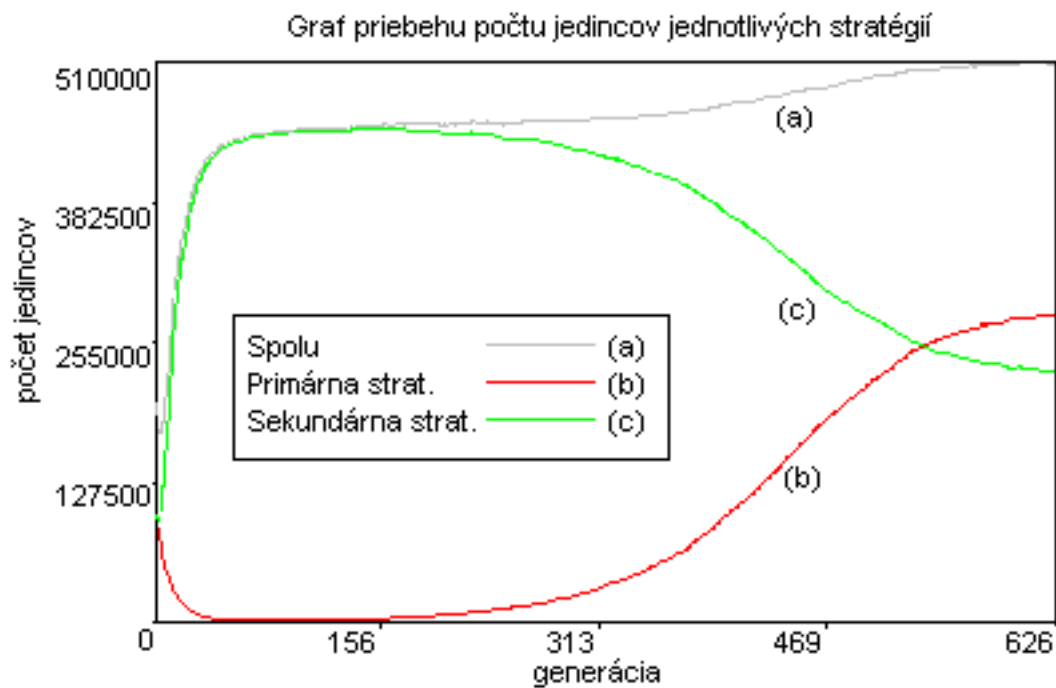
Vykonalí sme dve simulácie. Obe sa navzájom líšili len nastavením parametra *shpp* — v prvej simulácii bol nastavený na 1, 3, v druhej na 1, 4. Pre výber podľa polohy sme vzhľadom na veľkosť prostredia zvolili v oboch simuláciách polomer kruhu definujúceho susedné oblasti za 10. Inicializačnú populáciu tvorilo po 100 000 náhodne rozmiestnených jedincov z oboch konkurenčných typov stratégií výberu životného prostredia.

V *prvej simulácii* došlo podľa predpokladu k rýchlej expanzii jedincov vyberajúcich oblasti podľa polohy. Snaha o expanziu jedincov primárnej stratégie bola rýchlo potlačená. Jedinci primárnej stratégie sa kvôli nízkej hodnote *shpp* začali orientovať na „parky“, čo sa spočiatku javilo výhodné.

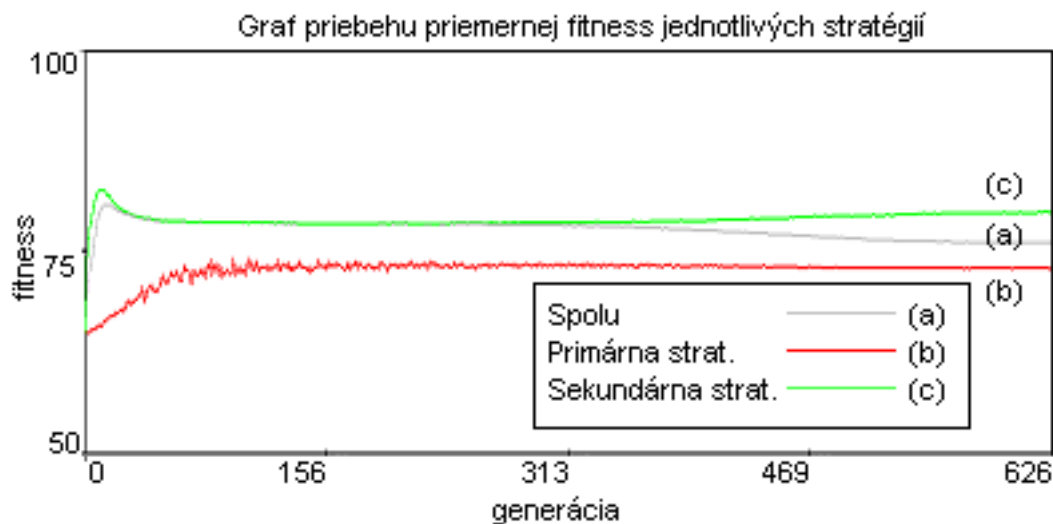
Predpokladáme, že týmto znakom sa však kvôli ich nízkej početnosti rýchlo znižovala dostupnosť s postupnou expanziou druhej stratégie — ich nájdenie pre jedincov používajúcich primárnu stratégiu trvalo dlhšiu dobu ako priamy let jedincov stratégie druhej.

V *druhej simulácii* (Obr. 6.1, 6.2, 6.3; s parametrom *shpp* = 1, 4) došlo podľa predpokladu k ešte rýchlejšej expanzii jedincov vyberajúcich oblasti podľa polohy. U jedincov používajúcich primárnu stratégiu sa však ako výhodná ukázala preferencia k znaku „les“ — a to natoľko, že jedince s touto preferenciou dokázali postupne zaberáť oblasti jedincom používajúcim sekundárnu stratégiu. Po čase však obe typy stratégií dosiahli rovnováhu — jedince s primárnou stratégiou husto osídľovali okraje „lesov“ a riedko vnútorné plochy „lesov“. Jedince so sekundárnou stratégiou osídľovali husto vnútorné plochy týchto povrchových celkov. „Parky“ boli výlučne osídľované jedincami sekundárnej stratégie.

Predpokladáme, že úspech spočíval v rozsahu veľkosti lesných plôch v kombinácii s vyššou hodnotou *shpp*. Značný rozsah lesných plôch podľa nás spôsobil, že časť jedincov primárnej stratégie preferujúcich tento znak bola schopná nájsť oblasť vhodnú na osídlenie za priemerene kratší počet podkrokov, ako jedinci sekundárnej stratégie, ktorí sú nútení dostať sa na konkrétnu oblasť, aj keď smerujú priamo k nej. Samozrejme, táto časť musela byť dostatočne vysoká na to, aby zaistila zvyšovanie počtu jedincov primárnej stratégie. Na tom môže mať podiel práve vyššia hodnota *shpp*, ktorá zaistila pre týchto jedincov taký počet potomkov, že spomenutá časť postačovala na prežitie a rozširovanie druhu. Ako sme sa zmienili v predchádzajúcej kapitole, okraje povrchových celkov majú pre jedincov primárnej stratégie vyššiu atraktivitu ako ich vnútrajšky. Preto sa po obsadení okrajov znižovala atraktivita „lesov“ až po dosiahnutie ekvilibria. Toto ekvilibrium bolo na takej úrovni, že jedinci sekundárnej stratégie neboli úplne vytlačení z lesov. Jedinci primárnej stratégie však neboli schopní okupovať „parky“, zrejme pre ich nízku atraktivitu spôsobenú ich nízkym rozšírením a veľkou konkurenciou zo strany jedincov sekundárnej stratégie.



Obr. 6.1: Graf priebehu počtu jedincov simulácie č. 2 pri porovnaní so stratégiou výberu podľa polohy



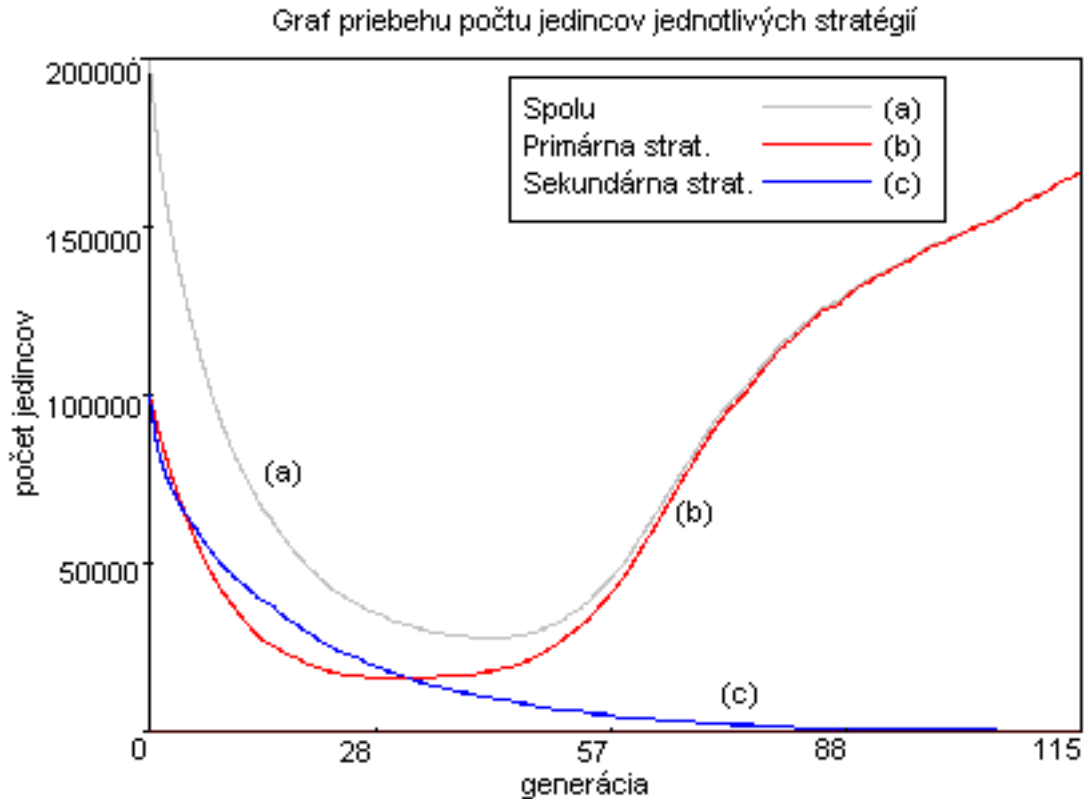
Obr. 6.2: Graf priebehu priemernej fitness simulácie č. 2 pri porovnaní so stratégiou výberu podľa polohy



Obr. 6.3: Mapa osídlenia oblastí jedincami simulácie č. 2 pri porovnaní so stratégiou výberu podľa polohy. Oblasti obsadené jedincami s primárnou stratégiou sú znázor-  
nené červenou, oblasti obsadené jedincami so sekundárnou stratégiou svetlozelenou.

## 6.2 Porovnanie so stratégiou založenou na imprintingu

Zo samostatného pozorovania sa nám sila tejto stratégie ukazovala hlavne v jednoduchších životných prostrediach. V jednoduchších životných prostrediach (málo znakov, veľké povrchové celky) má oproti ostatným stratégiám tú výhodu, že takmer okamžite dochádza k objavaniu a následnej fixácii výhodných oblastí, avšak odpadá nutnosť vracat' sa až do rodnej oblasti. V zložitých životných oblastiach je to práve naopak — jedinec si v extrémnych prípadoch zapamätá také špecifické znaky, že musí nájsť svoju domovskú oblasť klasickým prehľadávaním. V menej extrémnych prípadoch je oblastí, z ktorých má na výber, viac, avšak aj tu ide o tak nízku dostupnosť, že vo väčšine prípadov nestačí vyprodukovať populácia toľko potomkov, aby pokryla straty spôsobené neúspešným vyhľadávaním.



Obr. 6.4: Graf priebehu počtu jedincov pri porovnaní so stratégiou založenou na imprintingu

Boli uskutočnené dve simulácie, v prvej bola pamäť jedincov používajúcich imprinting desať znakov, v druhej dva znaky. V simuláciách sa použil  $shpp = 1,4$  a

inicializačná populácia po 100 000 jedincov z každého druhu. Obe simulácie mali ten istý výsledok, v niekoľkých generáciách vyhynuli jedinci používajúci imprinting, skôr než sa jedinci primárnej stratégie prispôsobili prostrediu. Graf priebehu počtu jedincov bol takmer rovnaký pre obe simulácie, na Obr. 6.4 je graf zo simulácie č. 2.

Predpokladáme, že použité životné prostredie je nevhodné pre jednoduchý imprinting — pri malom počte zapamätaných znakov (použili sme 2) a fakte, že jedinci nerozlišujú medzi prítomnými znakmi a ich vplyve na fitness (resp. atraktivitu), môže nastať to, že si zapamätajú znaky ktoré majú veľmi nízku fitness (resp. atraktivitu). Pri vysokom počte zapamätaných znakov naopak jedinci hľadajú „ihlu v kope sena“. Predpokladáme, že imprinting s evolučným vývinom preferencií dokáže tento nedostatok odstrániť.

### 6.3 Porovnanie so stratégiou založenou na imprintingu s vývinom preferencií

Stratégia založená na imprintingu s vývinom preferencií sľubuje odstrániť ten nedostatok stratégie založenej na jednoduchom imprintingu, že pri imprintovaní znakov jedinec nevie rozoznať medzi relevantnými znakmi (napr. „listnaté stromy“) a medzi irelevantnými znakmi (napr. „zlatá minca náhodne ležiaca v tráve“). Odstránenie tohoto nedostatku pomocou evolúcie vyžaduje istý počet generácií, počas ktorých jedinci nevedia výhodne využívať informácie z prostredia, čo v jednoduchých životných prostrediach môže byť oproti neevolučným stratégiám nevýhoda.

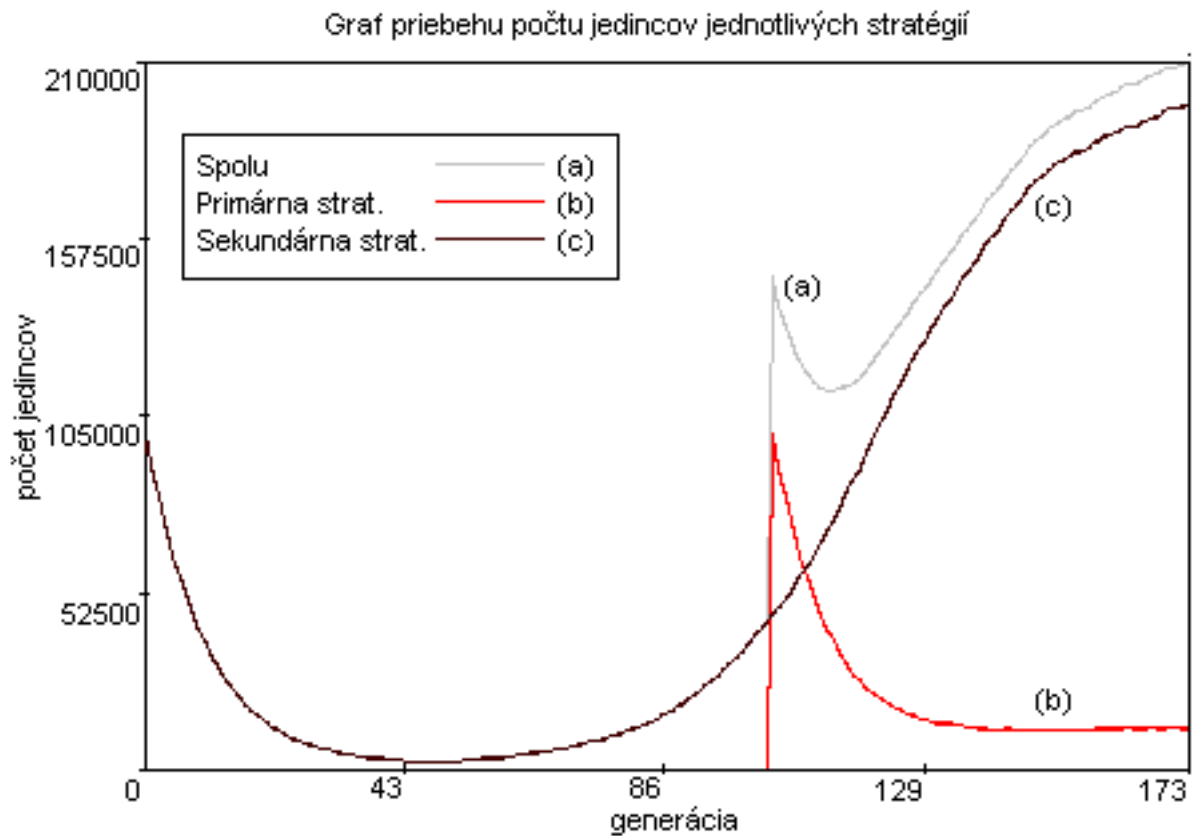
Uskutočnili sme tri simulácie. Vo všetkých simuláciách bolo inicializačné nastavenie pravdepodobností zapamätania si znaku pre každý znak nula. V prvých dvoch sme pre výber na základe imprintingu s vývinom preferencií volili veľkosť pamäte (10), pravdepodobnosť mutácie (0,0003) aj *shpp* (1,4) rovnakú ako pre jedincov s primárnou stratégiou. V tretej simulácii bol zmenený parameter stratégie pre výber na základe imprintingu s vývinom preferencií určujúci pravdepodobnosť mutácie na 0,003. V prvej a tretej simulácii tvorilo inicializačnú populáciu po 100 000 jedincov z oboch typov stratégií, v druhej simulácii tvorilo inicializačnú populáciu 100 000 jedincov s výberom na základe imprintingu s vývinom preferencií a v tej istej generácii bolo pridaných 100 000 jedincov primárnej stratégie.

V prvej simulácii sa stratégia založená na imprintingu s vývinom preferencií nedokázala adaptovať na prostredie, primárna stratégia áno.

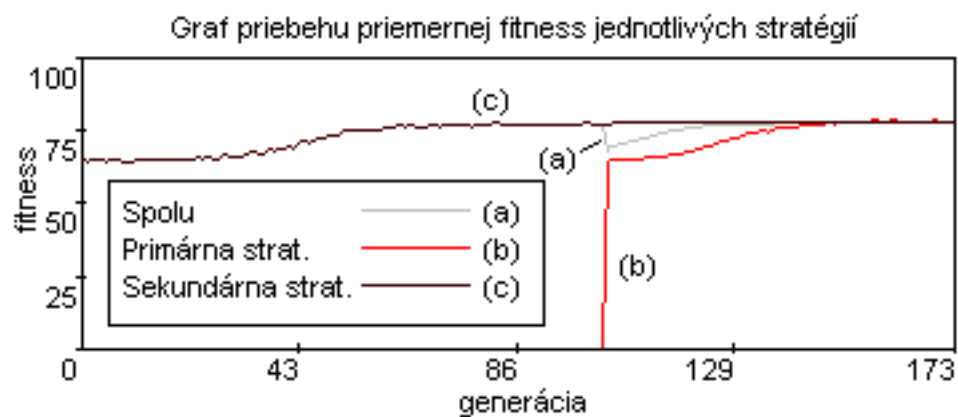
V druhej simulácii (Obr. 6.5, 6.6, 6.7) sme najprv nechali stratégiu založenú na imprintingu s vývinom preferencií adaptovať sa na prostredie a neskôr sme pridali jedincov primárnej stratégie. Tí sa dokázali adaptovať na prostredie, avšak ich počet bol omnoho nižší ako počet jedincov sekundárnej populácie (12 000 oproti 198 000).

V tretej simulácii (Obr. 6.8, 6.9, 6.10) jedinci vykazovali opačné správanie ako v predchádzajúcej simulácii. Minoritná bola populácia jedincov sekundárnej stratégie. Vzory osídlenia primárnej stratégie sa ponášali na vzory osídlenia sekundárnej stratégie v predchádzajúcej simulácii.

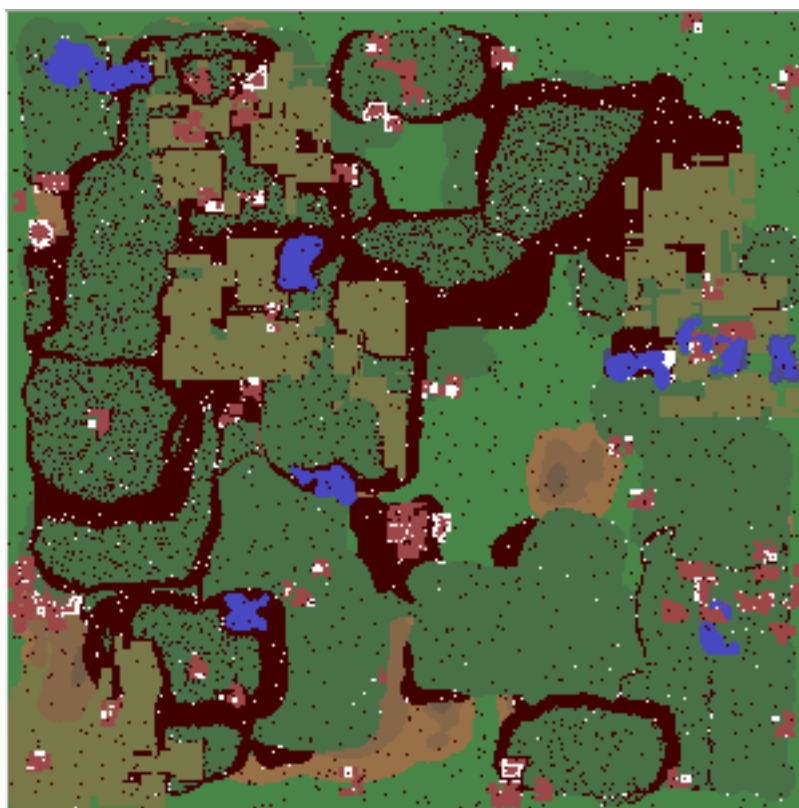
Tieto dve stratégie sa nám javia ako najbližšie zo všetkých testovaných, zo simulácií bolo možné pozorovať veľmi podobné vzory usídľovania sa. Stratégia založená na imprintingu s vývinom preferencií potrebovala na prispôbenie sa prostrediu viac generácií, čo je pochopiteľné z mechanizmu jej fungovania. Na rozdiel od primárnej stratégie totiž mutácia neznamená hneď preferovanie daného znaku, ale iba zmenu pravdepodobnosti, že si ho zapamätá — ide o „opatrnejšie“ správanie. Kvôli vysokej časovej náročnosti tohto typu experimentu sme však nevykonali dostatok simulácií aby sme vedeli uviesť všetky výhody a nevýhody tejto stratégie.



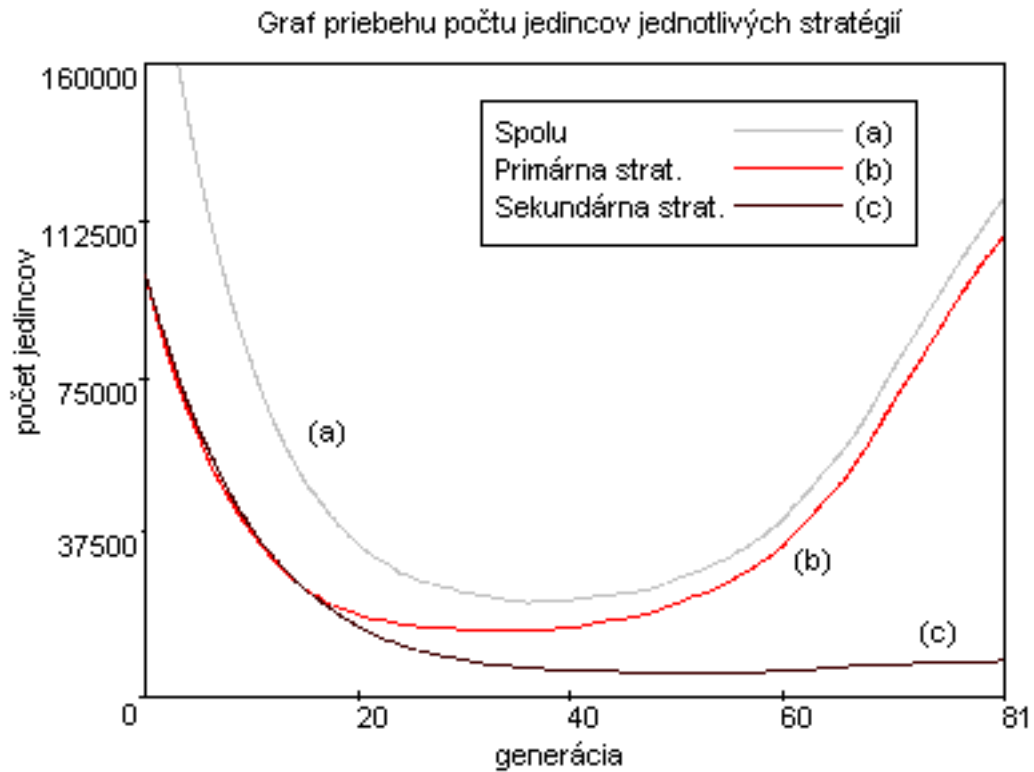
Obr. 6.5: Graf priebehu počtu jedincov simulácie č. 2 pri porovnaní so stratégiou založenou na imprintingu s vývinom preferencií



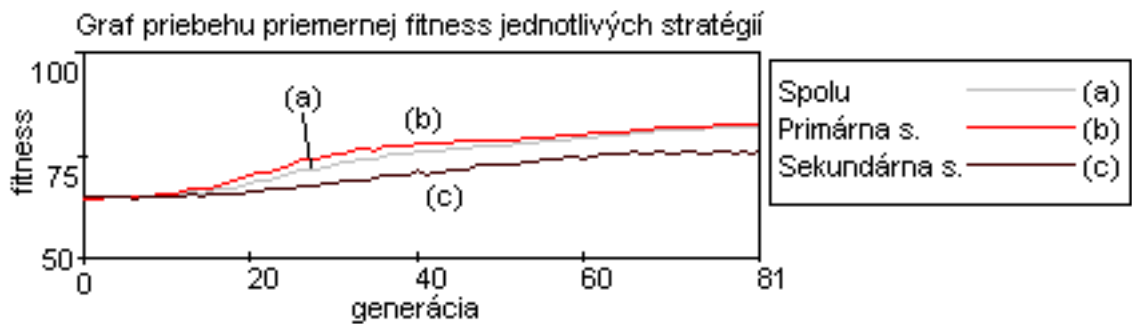
Obr. 6.6: Graf priebehu priemernej fitness simulácie č. 2 pri porovnaní so stratégiou založenou na imprintingu s vývinom preferencií



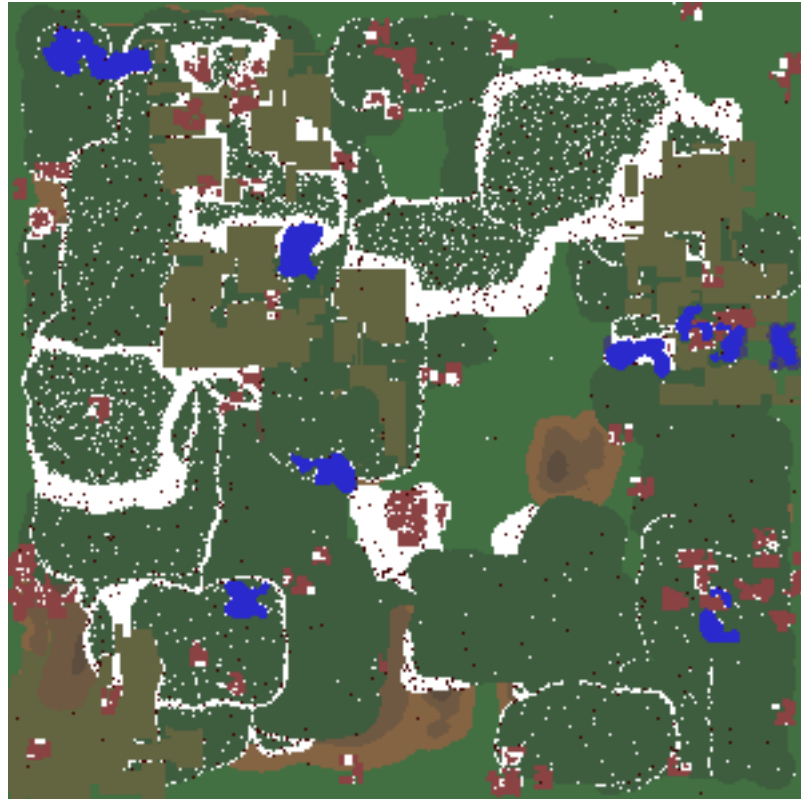
Obr. 6.7: Mapa osídlenia oblastí jedincami simulácie č. 2 pri porovnaní so stratégiou založenou na imprintingu s vývinom preferencií. Oblasti obsadené jedincami s primárnou stratégiou sú znázornené bielou, oblasti obsadené jedincami so sekundárnou stratégiou tmavohnedou.



Obr. 6.8: Graf priebehu počtu jedincov simulácie č. 3 pri porovnaní so stratégiou založenou na imprintingu s vývinom preferencií



Obr. 6.9: Graf priebehu priemernej fitness simulácie č. 3 pri porovnaní so stratégiou založenou na imprintingu s vývinom preferencií



Obr. 6.10: Mapa osídlenia oblastí jedincami simulácie č. 3 pri porovnaní so stratégiou založenou na imprintingu s vývinom preferencií. Oblasti obsadené jedincami s primárnou stratégiou sú znázornené bielou, oblasti obsadené jedincami so sekundárnou stratégiou tmavohnedou.

# Kapitola 7

## Diskusia

Aplikovaním záverov analýzy na výsledky simulácií sa vysvetľujú mnohé javy opísané v simuláciách. Za najdôležitejší fakt považujeme to, že jedinci si v našom modeli nevyberajú prostredie podľa najvyššej fitness, ale zohľadňujú okrem fitness aj dostupnosť prostredia, plynúcu z priestorovej štruktúry znakov a vzájomnej konkurencie jedincov, a silu selekčného tlaku.

Vo všetkých simuláciách sme mali možnosť pozorovať, že jedince sa nesnažia optimalizovať kvalitu, ale kvantitu. Vzhľadom na selekčný tlak si vyberú z oblastí pre život tú, ktorá im v konečnom dôsledku pomôže maximalizovať počet jedincov v populácii. Väčšinou sa pri tom zohľadňuje aj počet oblastí daného typu prostredia a priestorová štruktúra, preto, na rozdiel od predpokladu, často dochádzalo ku získaniu znakov umožňujúcich osídľovanie veľkých plôch krajiny, a nie ku špecializácii.

Významnú úlohu zohrala konkurencia zo strany ostatných jedincov primárneho modelu jednak príslušného poddruhu (boj o obsadenie rovnako preferovaných oblastí), a jednak zo strany poddruhov, s ktorými sa preferované oblasti prekrývajú. Táto konkurencia má pri despotickom obsadzovaní za následok znižovanie dostupnosti oblastí a v konečnom dôsledku stabilizáciu populácie na istom počte jedincov. Zároveň sa tu vynára predpoklad pre silný evolučný tlak na spôsob a rýchlosť prehľadávania a obsadzovania vhodných oblastí (jedince schopné prehľadať prostredie skôr ako konkurencia by skôr obsadili vhodné oblasti), čo v našom modeli nie je implementované.

Celý proces adaptácie jedincov primárneho modelu závisí na mutáciách preferencií znakov. Pri pokusoch s veľmi nízkou  $shpp = 1,25$ <sup>1</sup> sa ukázalo, že príliš nízka frekvencia mutácií ( $3 \cdot 10^{-6}$ ) nedokáže objaviť kombináciu znakov zaručujúcu prežitie, príliš vysoká frekvencia mutácií ( $3 \cdot 10^{-3}$ ) je pre populáciu „drahá“ — obetuje veľa jedincov na preskúmanie oblastí, čo viedlo k neúspechu adaptácie. Pre frek-

---

<sup>1</sup>Takáto  $shpp$  je nižšia ako náročnosť akéhokolvek samotného znaku, avšak niektoré dvojice znakov majú náročnosť nižšiu.

vencie mutácií  $3 \cdot 10^{-4}$  a  $3 \cdot 10^{-5}$  sa jedinci dokázali úspešne adaptovať na prostredie. Tu je takisto priestor pre evolučný tlak na optimalizáciu frekvencie mutácií súboru preferencií.

Pri simuláciách s použitím jedincov riadiacimi sa inými stratégiami vo zvolenom prostredí sme mohli pozorovať, že pri určitých nastaveniach parametrov sa primárna stratégia javí ako najvýhodnejšia (podľa počtu jedincov). Tieto simulácie však pre svoju výpočtovú náročnosť a nedostatok prostriedkov neboli prevedené v dostatočnom množstve a trvaní, preto nebolo možné vytvoriť podrobnú analýzu konkurenčného správania sa rozličných stratégií.

# Kapitola 8

## Záver

Multiagentový model evolúcie výberu životného prostredia nám umožnil odstrániť niektoré nedostatky predchádzajúceho modelu a zahrnúť priestorovú štruktúru znakov a rozmiestnenia jedincov. Vďaka tomu sme mali možnosť pozorovať javy, ktoré nebolo možné v predchádzajúcom modeli pozorovať.

Z uskutočnených simulácií nám vyplynulo, že za určitých podmienok sa jedinci s evolučným získavaním preferencií k znakom prostredia dokážu úspešne adaptovať na prostredie a bolo pozorované rozdelenie druhu na poddruhy. V modeli sme pozorovali, že jedinci nekonvergujú k tomu, aby si vybrali oblasti s čo najvyššou fitness, ale výber oblastí závisí na priestorovej štruktúre prostredia, na sile selekčného tlaku, na fitness oblastí a na vzájomnej konkurencii druhov. Obzvlášť dôležitý parameter pre úspešnú adaptáciu je frekvencia mutácií.

Predpokladáme, že pri takomto spôsobe výberu životného prostredia jedincami by vznikol veľký evolučný tlak na (1) spôsob a rýchlosť prehľadávania a obsadzovania vhodných oblastí a (2) dosiahnutie vhodnej frekvencie mutácií. Tieto faktory ale v tomto modeli nie sú zahrnuté, čo dáva priestor pre ďalší výskum.

Priestor pre ďalší výskum je takisto v skúmaní interakcie primárnej stratégie so stratégiami doplnkovými.

# Literatúra

- [1] DeAngelis, D. L., Mooij, W. M.: *Individual-Based Modeling of Ecological and Evolutionary Process*. In: Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 36 (2005) 147–168
- [2] Edmonds, B., Hales, D.: *Replication, Replication and Replication: Some Hard Lessons from Model Alignment*. In: Journal of Artificial Societies and Social Simulation 6 (4) (2003)
- [3] Grimm, V.: *Ten years of individual-based modelling in ecology: what have we learned and what could we learn in the future?*, Ecological Modelling 115 (1999) 129–148
- [4] Grimm, V., Berger, U., Bastiansen, F. et al.: *A standart protocol for describing individual-based and agent-based models*. In: Ecological Modelling 198 (2006) 115–126
- [5] Grimm, V., Railsback, S. F.: *Individual-based modeling and ecology*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 2005
- [6] Kokko, H.: *Modelling for Field Biologists and Other Interesting People*, Cambridge University Press, Cambridge, UK, 2007.
- [7] Storch, D., Frynta, D.: *Evolution of habitat selection: stochastic acquisition of cognitive clues?* In: Evolutionary Ecology 13 (1999) 591–600
- [8] Veselovský, Z.: *Etologie. Biologie chování zvířat*, Academia, Praha, 2005.