

Die evolusiespel: 'n Eenvoudige algoritme vir die bepaling van 'n evolusionêr stabiele strategie

S.W. Schoombie

Departement Wiskunde en Toegepaste Wiskunde, Universiteit van die Oranje-Vrystaat, Posbus 339, Bloemfontein 9300.

E-pos: schoomsw@sci.uovs.ac.za

M.H. Erasmus

Departement Meganiese Ingenieurswese, Technikon Vrystaat, Bloemfontein 9300.

E-pos: mellis@tofs.ac.za

UITTREKSEL

As gevolg van die ingewikkelde aard van genetiese modelle om die rol van redelik komplekse oorlewingstrategieë van lewende organismes in die evolusieproses te beskryf, word daar dikwels van spelteoriebeginsels gebruik gemaak. In sulke gevalle is dit belangrik om te kan vasstel watter strategie uit 'n versameling van moontlike strategieë optimaal sal wees, in die sin dat bevolkings wat almal hierdie strategie volg, nie verdring sal kan word deur individue wat enige ander moontlike strategie uit die toelaatbare versameling volg nie. So 'n strategie staan bekend as 'n Evolusionêr Stabiele Strategie (ESS), en heelwat navorsing is al gedoen oor die eienskappe van 'n ESS, vir sover dit gekoppel kan word aan wiskundige bevolkingsgroeimodelle. In hierdie artikel bespreek ons 'n eenvoudige algoritme waarmee 'n ESS bereken kan word in die geval van nieliniêre diskrete modelle waarin 'n enkele strategieveranderlike voorkom. Ons gee onder meer ook die teoretiese grondslag van die algoritme, en wys dat dit selfs in betreklike komplekse bevolkingsituasies sal werk.

ABSTRACT

The evolution game: A simple algorithm for the determination of an evolutionary stable strategy

As a result of the complex nature of genetic models used to describe intricate survival strategies of living organisms during the process of evolution, principles of game theory are often used as an alternative. In such cases it is important to be able to determine which strategy – out of a set of possible strategies – would be optimal, in the sense that populations of which all members are using this strategy, can not be invaded by individuals following any other possible strategy from the feasible set. Such a strategy is known as an Evolutionary Stable Strategy (ESS), and much research has been done on the properties of an ESS, as far as it could be associated with mathematical population growth models. In this article we discuss a simple algorithm by which an ESS can be calculated in the case of non linear discrete models with a single strategy variable. We also give the theoretical basis of the algorithm, and show that it can be used even in the case of fairly complicated population situations.

1. INLEIDING

Gedurende die afgelope paar dekades het navorsers toenemend begin om fenotipiese of strategiese evolusiemodelle te gebruik, ten einde die kompleksiteit van genetiese modelle te vermy.¹ Dit is veral waar in gevalle waar die oorlewingswaarde van 'n sekere eienskap of tipe gedrag beskou word, wat moontlik kan afhang van 'n hele aantal gene, maar wat op makrovlak by wyse van een of slegs enkele parameters in 'n bevolkingsgroeimodel gemodelleer kan word.

So 'n eienskap of gedragspatroon, asook die parameter wat dit in 'n model verteenwoordig, staan algemeen bekend as 'n strategie,^{1,2,3,4} en die pionierswerk van onder meer Maynard Smith³ het gelei tot die ontwikkeling van evolusionêre spelteorie, waarin individue met nuwe strategieë te staan kom teen lede van bevolkings met gevestigde strategieë. Wen die “uitdager” deur te oorleef en te vermeerder, dan word sy strategie op sy beurt die gevestigde strategie. Onder sommige omstandighede ontwikkel daar uiteindelik 'n strategie waarop nie verder verbeter kan word nie. So 'n strategie staan tans algemeen bekend as 'n evolusionêr stabiele strategie (ESS).

Maynard Smith^{2,3,4} se definisie van 'n ESS was die volgende: 'n ESS is 'n strategie wat, as alle lede van 'n bevolking dit aanvaar, so 'n bevolking deur geen ander mutante strategie verdring kan word nie.

Anders as by klassieke spelteorie, waar twee spelers self hulle strategieë kan kies, en die uitkoms van die spel beslis word deur

dit eenmaal te speel, kan die spelers in die evolusionêre spel nie self hulle strategieë kies nie, maar word strategieë ontwikkel in 'n eindelose reeks van konflikte.

In hierdie artikel sal ons slegs bepaal by bevolkings waarvan die bevolkingsgroeï gemodelleer kan word by wyse van 'n diskrete dinamiese stelsel bestaande uit die enkele verskilvergelyking

$$x_{t+1} = x_t R(x_t, \gamma), \quad (1)$$

waar x_t die aantal individue of die bevolkingsdigtheid is op diskrete tydstep t , met t een of ander positiewe heelgetal. R is dan die groeifaktor, en is nie net afhanklik van die bevolkingsdigtheid nie, maar ook van 'n parameter γ , wat die aard van een of ander strategie beskryf. So kan γ byvoorbeeld verband hou met die aantal eiers wat 'n voël of insek lê, of die mate waarin dit versprei word oor 'n wye gebied, of die vermoë van 'n individu om skuiling te vind, ens.

Wanneer die bevolking in 'n ewewigstoestand verkeer, dit wil sê as ons 'n konstante oplossing $x_t = \bar{x}$ van (1) het, dan is

$$R(\bar{x}, \gamma) = 1. \quad (2)$$

Die ewewigstoestand is stabiel en aantrekend indien

$$\left| \left[\frac{d}{dx} [xR(x, \gamma)] \right]_{x=\bar{x}} \right| < 1. \quad (3)$$

Veronderstel nou dat 'n gevestigde bevolking waarvan alle lede die strategie γ^* handhaaf, en dat daar enkele individue (mutante) te voorskyn kom met 'n nuwe strategie γ . Indien daar andersins geen onderskeid getref kan word tussen lede van die gevestigde bevolking en die mutasies nie, kan die situasie nou gemodelleer word met die stelsel

$$x_{t+1} = x_t S(x_t, y_t, \gamma^*) \tag{4}$$

$$y_{t+1} = y_t S(y_t, x_t, \gamma) \tag{5}$$

waar

$$S(x, 0, \gamma) = R(x, \gamma). \tag{6}$$

Ons aanvaar verder dat S simmetries is in x en y , wat realities is in gevalle waar die parameter γ slegs 'n effek het op die totale aantal individue teenwoordig, dit wil sê ons stel

$$S(x, y, \gamma) = S(y, x, \gamma). \tag{7}$$

'n Voorbeeld van 'n model waar (7) van toepassing sou wees, is die veralgemeende Beverton-Holt-model⁵ waarvoor

$$R(x, \gamma) = \frac{r}{1 + x^\gamma}, \tag{8}$$

$$S(x, y, \gamma) = \frac{r}{1 + (x + y)^\gamma}. \tag{9}$$

Indien die gevestigde bevolking in 'n ewewigstoestand is in die afwesigheid van die mutasies, praat ons van die ewewigspunt $(\bar{x}, 0)$ van die stelsel (4)-(5), met \bar{x} gegee deur

$$S(\bar{x}, 0, \gamma^*) = R(\bar{x}, \gamma^*) = 1, \tag{10}$$

m.a.w. \bar{x} is ook die ewewigspunt van (1), en \bar{x} is 'n funksie van γ^* .

Indien 'n klein aantal van die mutasies met strategie γ nou bykom, kom dit neer op 'n klein verstoring van die ewewig, en indien die ewewigspunt $(\bar{x}, 0)$ stabiel en aantreklik is, sterf die mutasiestrategie weer uit, en is dit nie in staat om die gevestigde strategie te verdring nie. Indien die ewewigspunt egter onstabiel is, is dit wel moontlik vir die mutasiestrategie om die gevestigde strategie te verdring, of om minstens daarmee saam te bestaan.

Die voorwaardes vir die stabiliteit van $(\bar{x}, 0)$ is dat die eiewaardes λ_1 en λ_2 van die jacobiaanmatriks van die regterkante van die stelsel (4)-(5) binne die eenheidsirkel in die komplekse vlak moet wees. 'n Eenvoudige berekening toon dat

$$\lambda_1 = \left[\frac{d}{dx} [xR(x, \gamma^*)] \right]_{x=\bar{x}} \tag{11}$$

$$\lambda_2 = S(0, \bar{x}, \gamma) = R(\bar{x}, \gamma) \tag{12}$$

indien (6) en (7) in ag geneem word.

Die stabiliteitsvoorwaardes is dus

$$\left| \left[\frac{d}{dx} [xR(x, \gamma^*)] \right]_{x=\bar{x}} \right| < 1 \tag{13}$$

en

$$\left| R(\bar{x}(\gamma^*), \gamma) \right| < 1, \tag{14}$$

waar ons dit beklemtoon in (14) dat die ewewigsbevolkingsvlak \bar{x} , soos bepaal deur (10), 'n funksie is van die gevestigde

strategie γ^* .

Dit is gebruikelik^{6,7} om op hierdie stadium die volgende funksie te definieer:

$$L(\bar{x}(\gamma^*), \gamma) = \ln \left| R(\bar{x}(\gamma^*), \gamma) \right|. \tag{15}$$

Die voorwaardes dat die gevestigde strategie γ^* nie deur die mutantstrategie γ verdring kan word nie, is dan:

1. Die gevestigde bevolking moet in 'n stabiele, aantrekkende ewewigstoestand $x_t \equiv \bar{x}$ wees (volgens (13) en (3)).
2. $L(\bar{x}(\gamma^*), \gamma) < 0$.

Omdat $R(\bar{x}(\gamma^*), \gamma^*) = 1$ volg ook dat

$$L(\bar{x}(\gamma^*), \gamma^*) = 0. \tag{16}$$

Indien die strategie van die gevestigde bevolking nou 'n ESS-waarde $\gamma^* = \bar{\gamma}$ aanneem, beteken dit dat geen mutantstrategie dan die gevestigde strategie kan verdring nie, wat beteken dat die funksie $L(\bar{x}(\bar{\gamma}), \gamma)$ dan 'n maksimum waarde van 0 het met betrekking tot γ indien $\gamma^* = \bar{\gamma}$. Ons het dus 'n maksimum-beginsel, wat ook op 'n alternatiewe wyse deur Vincent en andere⁸ herlei is.

Wiskundig kom dit neer op die volgende stel voorwaardes vir 'n ESS vir gevestigde bevolkings in stabiele, aantrekkende ewewigstoestand:

$$R(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma}) = 1 \tag{17}$$

$$\left| \left[\frac{\partial}{\partial x} [xR(x, \bar{\gamma})] \right]_{x=\bar{x}(\bar{\gamma})} \right| < 1 \tag{18}$$

$$L_\gamma(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma}) = 0 \tag{19}$$

$$L_{\gamma\gamma}(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma}) < 0. \tag{20}$$

Dit is egter ook moontlik vir 'n bevolking om in 'n meer komplekse toestand soos 'n stabiele periodiese toestand of 'n chaotiese toestand te wees, wat ook met 'n ESS ooreenstem.

'n n -Periodiese oplossing van (1), met $n \geq 2$, bevredig die volgende voorwaardes vir alle tydstappe t :

$$x_{t+n} = x_t, \quad x_{t+i} \neq x_t, \quad i = 1, 2, \dots, n-1. \tag{21}$$

So 'n oplossing bestaan dus uit n periodiese punte

$$P_n = \{x_1, x_2, \dots, x_n\} \tag{22}$$

wat oor en oor herhaal word.

Aangesien elk van die periodiese punte ewewigspunte is van die stelsel (1) wat $n-1$ keer geïtereer is, kan dieselfde benadering as hierbo gevolg word om die volgende stel voorwaardes vir 'n periode- n ESS te verkry:

$$\prod_{i=1}^n R(x_i(\bar{\gamma}), \bar{\gamma}) = 1 \tag{23}$$

$$x_{i+1}(\bar{\gamma}) = x_i(\bar{\gamma}) R(x_i(\bar{\gamma}), \bar{\gamma}), \tag{24}$$

$$i = 1, 2, \dots, n-1$$

$$\prod_{i=1}^n \left| \left[\frac{\partial}{\partial x} [xR(x, \bar{\gamma})] \right]_{x=x_i(\bar{\gamma})} \right| < 1. \tag{25}$$

$$L_\gamma(x_1(\bar{\gamma}), x_2(\bar{\gamma}), \dots, x_n(\bar{\gamma}), \bar{\gamma}) = 0 \tag{26}$$

$$L_{\gamma\gamma}(x_1(\bar{\gamma}), x_2(\bar{\gamma}), \dots, x_n(\bar{\gamma}), \bar{\gamma}) < 0 \tag{27}$$

waar

$$L(x_1(\gamma^*), x_2(\gamma^*), \dots, x_n(\gamma^*), \gamma) = (1/n) \ln \left| \prod_{i=1}^n R(x_i(\gamma^*), \gamma) \right|. \quad (28)$$

In die geval van 'n gevestigde bevolking waarvan die verandering in bevolking 'n chaotiese gedrag toon, is die situasie nog meer kompleks. In hierdie geval word die L -funksie soos volg gedefinieer:

$$L(\gamma^*, \gamma) = \lim_{T \rightarrow \infty} \frac{1}{T} \ln \left| \prod_{t=0}^{T-1} R(x_t, \gamma) \right|, \quad (29)$$

waar die tydreeks x_t verkry word uit

$$x_{t+1} = x_t R(x_t, \gamma^*) \quad (30)$$

en in welke geval die funksie L soms bekend staan as 'n Lyapunov-eksponent^{7,9}. Voorwaardes vir 'n ESS soortgelyk aan (26) en (27) geld dan steeds.

Veral in die geval van periodiese en chaotiese bevolkings kan dit problematies wees om 'n ESS te vind vir die bepaalde model. In die res van hierdie artikel sal ons die teoretiese basis lê vir 'n eenvoudige rekenaaralgoritme waarmee 'n ESS akkuraat en doeltreffend bereken kan word.

2. BEREKENING VAN 'N ESS

2.1 Eienskappe van die L -funksie

In bykans alle gevalle moet ESS'e numeries bereken word. In die geval van 'n gevestigde bevolking wat 'n ESS bereik wat ooreenstem met 'n stabiele ewewigspunt van (1), sou dit kon geskied deur die twee vergelykings (17) en (19) gelyktydig numeries op te los vir \bar{x} en $\bar{\gamma}$ en dan te toets of so 'n oplossing ook voldoen aan (18) en (20). Vir hierdie doel kan 'n metode soos die secant- of Newton-Raphson-metodes gebruik word. In sommige gevalle, soos byvoorbeeld die Beverton-Holt-model wat ooreenstem met (8), is daar geen ESS-waarde wat ooreenstem met 'n ewewigspunt nie; die eenvoudigste moontlikheid is 'n ESS wat ooreenstem met 'n periode 2-toestand van die bevolking, met die meeste ESS'e behorende tot hoë periodiese en chaotiese bevolkings.⁵

In sulke gevalle raak die gelyktydige oplossing van vergelykings soos (23), (24) en (26) ingewikkeld en onprakties, en word 'n meer effektiewe berekeningstegniek verlang.

By die eerste oogopslag lyk dit of ons te doen het met 'n optimeringsprobleem. Dit is egter nie 'n konvensionele optimeringsprobleem nie, en standaardalgoritmes soos in die MATLAB OPTIMIZATION TOOLBOX¹⁰ is nutteloos. Die probleem is dat ons hier probeer om 'n "bergtop" te vind op 'n landskap wat voortdurend verander: Ons moet 'n waarde van γ^* kry wat sodanig is dat die L -funksie by $\gamma = \gamma^*$ 'n maksimum-waarde van 0 aanneem ten opsigte van γ . Die parameter γ^* bepaal dus hoe die landskap lyk, en die parameter γ bepaal ons posisie op die landskap. Ons sal inderdaad voortaan na die grafiek in γ van die funksie L vir 'n vaste waarde van γ^* verwys as die fiksheidslandskap.

Schoombie en Getz⁵ het hierdie probleem probeer oorkom deur 'n evolusiemodel van Vincent, Cohen en Brown¹¹ te gebruik:

$$x_{t+1} = R(x_t, \gamma_t) x_t \quad (31)$$

$$\gamma_{t+1} = \gamma_t + \frac{\sigma^2}{R} \left[\frac{\partial R}{\partial \gamma} \right]_{\gamma=\gamma_t, x=x_t}. \quad (32)$$

Hier is γ_t 'n veranderlike strategie, en σ^2 is 'n klein konstante. Deur met geskikte beginwaardes γ_0 en x_0 te begin, konvergeer die oplossing van die stelsel verskilvergelykings gewoonlik. In die geval waar x_t konvergeer na 'n ewewigspunt, sal γ_t ook konvergeer na 'n konstante waarde, wat dan die ESS is.

Die probleem is egter dat in die geval waar (31) en (32) konvergeer na 'n periodiese oplossing x_t , doen γ_t dit ook, en raak dit problematies om die ESS akkuraat uit die resultate van so 'n berekening af te lei. In die geval van die Beverton-Holt-model is die landskappe ook betreklik plat, wat dit moeilik maak vir gradiënt tipe metodes soos hierdie om vinnig te konvergeer.

Soos ons sal aantoon, is die verandering van die fiksheidslandskap se topografie vir klein veranderinge van γ^* voorspelbaar, wat dit moontlik maak om 'n tipe soekmetode te gebruik om die ESS te bepaal.

Ons bewys eers 'n stelling wat betrekking het op veranderinge in die fiksheidslandskap wanneer γ^* naby 'n ESS waarde $\bar{\gamma}$ is wat ooreenstem met 'n stabiele ewewig van die gevestigde bevolking:

Stelling 1:

A. Laat $\bar{\gamma}$ 'n ESS wees wat beskryf word deur vergelykings (17) tot (20). Laat verder

$$F(\gamma^*) = L_\gamma(\bar{x}(\gamma^*), \gamma^*). \quad (33)$$

Dan is

$$\bar{x}'(\bar{\gamma}) = 0, \quad (34)$$

en

$$\bar{x}''(\bar{\gamma}) < 0. \quad (35)$$

Verder, vir $|\epsilon|$ klein genoeg, is

$$F(\bar{\gamma} + \epsilon) \begin{cases} < 0 & \text{as } \epsilon > 0 \\ > 0 & \text{as } \epsilon < 0 \end{cases} \quad (36)$$

B. Neem aan dat $L(x, \gamma)$ analities is binne 'n groot genoeg sirkel om die punt $(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma})$. Dan, vir gegewe $\gamma^* = \bar{\gamma} + \epsilon$, en ϵ klein genoeg, bestaan daar 'n punt $\hat{\gamma} = \gamma$ sodanig dat

$$L_\gamma(\bar{x}(\gamma^*), \hat{\gamma}) = 0, \quad (37)$$

en sodanig dat $\hat{\gamma} = \bar{\gamma} + \delta$ waar

$$\delta = O(\epsilon^2) \text{ soos } \epsilon \rightarrow 0. \quad (38)$$

Bewys: Let eers op dat vir alle γ^* :

$$L(\bar{x}(\gamma^*), \gamma^*) = 0. \quad (39)$$

Differensieer met betrekking tot γ^* :

$$L_x(\bar{x}(\gamma^*), \gamma^*) \cdot \bar{x}'(\gamma^*) + L_\gamma(\bar{x}(\gamma^*), \gamma^*) = 0. \quad (40)$$

Wanneer $\gamma^* = \bar{\gamma}$ is die tweede term nul volgens (19). Verder impliseer (17) en (18) dat $R_x(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma}) < 0$, sodat

$$L_x(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma}) = \frac{R_x(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma})}{R(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma})} < 0, \quad (41)$$

aangesien $R_x(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma}) > 0$ per definisie, wat dan lei na $x'(\bar{\gamma}) = 0$.

'n Verdere differensiasie van die identiteit (40) na γ^* , lewer by $\gamma^* = \bar{\gamma}$ en met inagneming van (34):

$$x''(\bar{x}) = -\frac{L_{\gamma\gamma}(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma})}{L_x(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma})}. \tag{42}$$

Aangesien $L_{\gamma\gamma}(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma}) < 0$ volgens (20), lei (41) na die verlangde resultaat (35).

As \mathcal{E} klein genoeg is, lewer 'n Taylor-uitbreiding tesame met (19):

$$F(\bar{\gamma} + \mathcal{E}) \approx F(\bar{\gamma}) + \mathcal{E}F'(\bar{\gamma}) = \mathcal{E}F'(\bar{\gamma}). \tag{43}$$

Nou is

$$F'(\bar{\gamma}) = L_{x\gamma}(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma}) \cdot x'(\bar{\gamma}) + L_{\gamma\gamma}(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma}). \tag{44}$$

Die eerste term is nul volgens (34), en die tweede is negatief volgens (20).

Gevolglik is

$$F'(\bar{\gamma}) < 0. \tag{45}$$

Tesame met (43) bewys dit die res van deel A van die stelling. Om deel B te bewys, let ons daarop dat 'n Taylor-uitbreiding, met inagneming van (34) en (19) lewer:

$$\begin{aligned} 0 &= L_{\gamma}(\bar{x}(\bar{\gamma} + \mathcal{E}), \bar{\gamma} + \mathcal{E}) \\ &= \delta L_{\gamma\gamma}(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma}) + \frac{1}{2} \mathcal{E}^2 L_{x\gamma}(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma}) x''(\bar{\gamma}) \\ &+ \frac{1}{2} \delta^2 L_{\gamma\gamma\gamma}(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma}) + \text{hoër orde terme in } \mathcal{E} \text{ en } \delta. \end{aligned} \tag{46}$$

Indien slegs die eerste en tweede orde terme in \mathcal{E} en δ behou word, dan kan 'n benaderde waarde vir δ gevind word deur 'n kwadratiese vergelyking op te los en die wortel te kies wat strewe na nul as $\mathcal{E} \rightarrow 0$. Met inagneming van (42) lewer dit, na 'n verdere reeksuitbreiding:

$$\delta = \frac{\mathcal{E}^2 L_{x\gamma}(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma})}{2L_x(\bar{x}(\bar{\gamma}), \bar{\gamma})} + O(\mathcal{E}^3). \tag{47}$$

Die aannames wat gemaak is onder die B-gedeelte van die stelling lei dan tot die verlangde resultaat.

Eerstens wys hierdie stelling dat by 'n ESS, die bevolkingsdigtheid 'n lokale maksimum het. Die bevolkingsdigtheid is dus, in die geval van 'n ESS met 'n bevolking in ewewig, in hierdie sin optimaal.

Tweedens wys hierdie stelling duidelik dat as $\gamma^* \neq \bar{\gamma}$, dan is $\bar{\gamma}$ nie by die lokale maksimumpunt van die kromme $G(\gamma) = L(\bar{x}(\gamma^*), \gamma)$ nie. Indien γ^* naby $\bar{\gamma}$ is, dan is laasgenoemde egter ook baie naby aan die lokale maksimum, en inderdaad konvergeer die lokale maksimumpunt $\hat{\gamma}$ vinniger na $\bar{\gamma}$ as wat γ^* na $\bar{\gamma}$ toe beweeg namate $\mathcal{E} \rightarrow 0$ (m.a.w. beide γ^* en $\hat{\gamma}$ nader die toppunt van die fiksheidslandskap indien $\mathcal{E} \rightarrow 0$).

Deur egter die helling van $G(\gamma)$ te bereken (numeries, indien nodig) by die nulpunt γ^* van G , kan ons (36) gebruik om vas te stel wat die teken van \mathcal{E} is, met ander woorde aan watter kant van $\bar{\gamma}$ die benaderde ESS $\gamma^* = \bar{\gamma} + \mathcal{E}$ geleë is.

Dis is die basis van die algoritme wat ons voorstel vir die berekening van 'n ESS-waarde van γ . Die formele beskrywing van die algoritme volg later, maar dit kom in wese daarop neer dat 'n rowwe benadering van $\bar{\gamma}$ gekies word as beginwaarde. Die teken van \mathcal{E} word vasgestel deur die teken van die helling $G'(\gamma^*) = F(\gamma^*)$ numeries te bereken, en dan vir \mathcal{E} met behulp van 'n gegewe klein staplengte nader na nul toe te bring. Sodra dit duidelik word dat die teken van \mathcal{E} verander het, word die staplengte verklein en terugwaarts gestap, en die proses word herhaal tot \mathcal{E} na genoeg aan nul is.

Indien hierdie algoritme net gebruik kon word in gevalle waar 'n ESS ooreenstem met 'n bevolking in ewewig, sou dit 'n baie beperkte nut gehad het, aangesien $\bar{\gamma}$ in sulke gevalle meestal maklik gevind kan word deur bloot die stelsel vergelykings (17) en (20) gelyktydig op te los, iets wat maklik met pakkette soos MATLAB, MAPLE en MATHEMATICA gedoen kan word.

Gelukkig blyk dit dat dieselfde algemene beginsels ook geld vir periodiese en chaotiese gevalle, en dat die algoritme met vrug ook in sulke gevalle, waar so iets werklik nodig is, gebruik kan word. Die stellings wat nou volg, is 'n poging om 'n teoretiese basis hiervoor te lê.

Eerstens blyk dit dat, anders as in die geval van die bevolkings in ewewig, die afgeleide $F'(\bar{\gamma})$ nie langer noodwendig gelyk is aan $L_{\gamma\gamma}$ se waarde by $\gamma^* = \gamma = \bar{\gamma}$ nie. 'n Strenger voorwaarde is dus nodig om 'n resultaat soos (36) te verkry:

Stelling 2: Indien $\gamma^* = \bar{\gamma}$ 'n ESS is wat ooreenstem met 'n periode n -oplossing $P_n = \{x_1, x_2, \dots, x_n\}$, en

$$F(\gamma^*) = L_{\gamma}(x_1(\gamma^*), \dots, x_n(\gamma^*), \gamma^*), \tag{48}$$

waar $L(x_1, \dots, x_n, \gamma)$ gegee word deur (28), en as verder

$$\sum_{k=1}^n \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{R_{\gamma}(x, \bar{\gamma})}{R(x, \bar{\gamma})} \right)_{x=x_k} \left[\sum_{i=1}^{n-1} \left(\prod_{j=i+1}^n a_{j+k-1} \right) \alpha_{i+k-1} + \alpha_{n+k-1} \right] \leq 0, \tag{49}$$

waar

$$a_j = \frac{\partial}{\partial x} [xR(x, \bar{\gamma})]_{x=x_j}, \tag{50}$$

$$\alpha_i = x_i R_{\gamma}(x_i, \bar{\gamma}), \tag{51}$$

dan is

$$F'(\bar{\gamma}) < 0 \tag{52}$$

en

$$F(\bar{\gamma} + \mathcal{E}) \begin{cases} < 0 & \text{as } \mathcal{E} > 0 \\ > 0 & \text{as } \mathcal{E} < 0. \end{cases} \tag{53}$$

Bewys:

$$F'(\bar{\gamma}) = \sum_{k=1}^n L_{x_k\gamma}(x_1, \dots, x_n, \bar{\gamma}) x'_k(\bar{\gamma}) + L_{\gamma\gamma}(x_1, \dots, x_n, \bar{\gamma}). \tag{54}$$

Deur (28) parsieel te differensieer, volg dat

$$L_{x_k \gamma}(x_1, \dots, \bar{\gamma}) = \frac{1}{n} \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{R_\gamma(x, \bar{\gamma})}{R(x, \bar{\gamma})} \right)_{x=x_k}, \quad (55)$$

en verder is

$$L_{\gamma \gamma}(x_1, \dots, x_n, \bar{\gamma}) < 0 \quad (56)$$

volgens (27). Dus sal $F'(\bar{\gamma}) < 0$ as

$$\sum_{k=1}^n \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{R_\gamma(x, \bar{\gamma})}{R(x, \bar{\gamma})} \right)_{x=x_k} x'_k(\bar{\gamma}) \leq 0. \quad (57)$$

Om uitdrukkings vir die afd. ...ides $x'_k(\bar{\gamma})$ te verkry, let ons eers daarop dat die periodiese punte x_1, \dots, x_n verkry kan word deur die sikliese stelsel

$$x_2 = x_1 R(x_1, \gamma^*) \quad (58)$$

$$x_3 = x_2 R(x_2, \gamma^*) \quad (59)$$

... ..

$$x_n = x_{n-1} R(x_{n-1}, \gamma^*) \quad (60)$$

$$x_1 = x_n R(x_n, \gamma^*) \quad (61)$$

op te los. Differensiasie van hierdie stelsel na γ^* lewer, met $\gamma^* = \bar{\gamma}$, die volgende stelsel wat liniêr is in die afgeleides $x'_1(\bar{\gamma}), \dots, x'_n(\bar{\gamma})$:

$$x'_2 - a_1 x'_1 = \alpha_1 \quad (62)$$

$$x'_3 - a_2 x'_2 = \alpha_2 \quad (63)$$

... ..

$$x'_n - a_{n-1} x'_{n-1} = \alpha_{n-1} \quad (64)$$

$$x'_1 - a_n x'_n = \alpha_n \quad (65)$$

Hierdie stelsel kan geredelik met behulp van Cramer se reël opgelos word, en lewer vir $k = 1, 2, \dots, n$:

$$x'_k(\bar{\gamma}) = \frac{\sum_{i=1}^{n-1} \left(\prod_{j=i+1}^n a_{j+k-1} \right) \alpha_{i+k-1} + \alpha_{n+k-1}}{1 - \prod_{j=1}^n a_j} \quad (66)$$

waar, weens die periodisiteit van die oplossing,

$$\alpha_{j \pm n} = \alpha_j, a_{j \pm n} = a_j, x_{j \pm n} = x_j. \quad (67)$$

Verder is, uit die stabiliteitsvoorwaarde (25),

$$\left| \prod_{j=1}^n a_j \right| < 1, \quad (68)$$

sodat

$$1 - \prod_{j=1}^n a_j > 0. \quad (69)$$

Instelling van (66) in (57), met inagneming van (69), bewys

dan die stelling.

Dit is insiggewend om na die eenvoudigste periodiese geval, naamlik ESS'e met periode 2-bevolkingstoestande, te kyk. In die lemma en stellings wat volg, gaan ons geriefshalwe die argument $\bar{\gamma}$ uitlaat, met ander woorde $R(x, \bar{\gamma})$ word slegs aangedui as $R(x)$, ensovoorts.

Lemma 1 *In die geval van 'n periode twee ESS, reduceer die voorwaarde (49) na*

$$\frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{R_\gamma(x)}{R(x)} \right)_{x=x_1} R_x(x_2) R_\gamma(x_1) + \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{R_\gamma(x)}{R(x)} \right)_{x=x_2} R_x(x_1) R_\gamma(x_2) \leq 0. \quad (70)$$

Bewys: Vir $n = 2$ is, volgens (66):

$$(1 - a_1 a_2) x'_1(\bar{\gamma}) = a_2 \alpha_1 + \alpha_2 \quad (71)$$

$$(1 - a_1 a_2) x'_2(\bar{\gamma}) = a_1 \alpha_2 + \alpha_1 \quad (72)$$

Nou is

$$\begin{aligned} a_1 \alpha_2 + \alpha_1 &= [x_1 R_x(x_1) + R(x_1)] x_2 R_\gamma(x_2) + x_1 R_\gamma(x_1) \\ &= x_1 x_2 R_x(x_1) R_\gamma(x_2) + x_2 [R(x_1) R_\gamma(x_2) + R(x_2) R_\gamma(x_1)], \end{aligned} \quad (73)$$

aangesien $x_1 = x_2 R(x_2)$.

Verder is

$$R(x_1) R_\gamma(x_2) + R(x_2) R_\gamma(x_1) = 2R(x_1) R(x_2) L_\gamma(x_1, x_2, \bar{\gamma}) = 0 \quad (74)$$

volgens (26). Dus is

$$a_1 \alpha_2 + \alpha_1 = x_1 x_2 R_x(x_1) R_\gamma(x_2). \quad (75)$$

Soortgelyk volg ook dat

$$a_2 \alpha_1 + \alpha_2 = x_1 x_2 R_x(x_2) R_\gamma(x_1). \quad (76)$$

Aangesien $x_1 > 0$ en $x_2 > 0$ is die lemma hiermee bewys.

Hiervandaan is dit nou nodig om na spesifieke modelle te gaan kyk om te sien of dit aan die voorwaardes vir stelling 2 voldoen. Die volgende stelling is dus modelspesifiek:

Stelling 3: *Vir 'n periode twee ESS van die veralgemeende Beverton-Holt-model wat gekenmerk word deur (8), geld die voorwaarde (49), met die linkerkant daarvan negatief in alle gevalle.*

Bewys: Laat

$$G = \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{R_\gamma(x)}{R(x)} \right)_{x=x_1} R_x(x_2) R_\gamma(x_1) + \frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{R_\gamma(x)}{R(x)} \right)_{x=x_2} R_x(x_1) R_\gamma(x_2). \quad (77)$$

Vir die veralgemeende Beverton-Holt-model is

$$R(x, \gamma) = \frac{r}{1 + x^\gamma}, \quad (78)$$

en dus

$$R_x = \frac{-r\gamma x^{\gamma-1}}{(1+x^\gamma)^2}, \quad R_\gamma = \frac{-rx^\gamma \ln x}{(1+x^\gamma)^2}, \quad (79)$$

en

$$\frac{\partial}{\partial x} \left(\frac{R_\gamma}{R} \right) = -\frac{x^{\gamma-1}}{1+x^\gamma} \left[1 + \frac{\gamma \ln x}{1+x^\gamma} \right]. \quad (80)$$

Dit, ingestel in (77), met $\gamma = \bar{\gamma}$, lei na

$$G = \frac{-r^2 \bar{\gamma} (x_1 x_2)^{\bar{\gamma}-1}}{[(1+x_1^{\bar{\gamma}})(1+x_2^{\bar{\gamma}})]^2} \left\{ \frac{x_1^{\bar{\gamma}} (\ln x_1)^2}{(1+x_1^{\bar{\gamma}})^2} + \frac{x_2^{\bar{\gamma}} (\ln x_2)^2}{(1+x_2^{\bar{\gamma}})^2} \right\}, \quad (81)$$

waar ons ook gebruik gemaak het van die feit dat

$$L_\gamma(x_1, x_2, \bar{\gamma}) = \frac{x_1^{\bar{\gamma}} \ln x_1}{1+x_1^{\bar{\gamma}}} + \frac{x_2^{\bar{\gamma}} \ln x_2}{1+x_2^{\bar{\gamma}}} = 0 \quad (82)$$

volgens (26). Omdat $x_1 > 0$ en $x_2 > 0$, volg dan dat $G < 0$. Dit, tesame met lemma 1, bewys die stelling.

In uitvoerige numeriese studies van die veralgemeende Beverton-Holt-model het ons ook deur die bank gevind dat die hoeveelheid $F'(\bar{\gamma}) < 0$ in gevalle van periodiese ESS'e van hoër periode as twee, en ook in die geval van chaotiese ESS'e. Dit het dit moontlik gemaak om ESS'e vir al sulke gevalle te bereken met behulp van die algoritme wat hieronder beskryf sal word. Ons het egter nie op hierdie stadium daarin geslaag om stelling 3 te veralgemeen na sulke gevalle nie. Op grond van die sterk aanduidings uit numeriese eksperimente, soos hierbo vermeld, vermoed ons egter dat die stelling wel sodanig veralgemeen sou kon word.

2.2 Algoritme

Ons gebruik van hier af geriefshalwe oral die notasie $L(\gamma^*, \gamma)$ van (29), in plaas van die meer omslagtige $L(x_1(\gamma^*), \dots, x_n(\gamma^*), \gamma)$ in die geval van periodiese oplossings, of $L(\bar{x}(\gamma^*), \gamma)$ in die geval van 'n ewewig-ESS. Dit het die voordeel dat dieselfde notasie in alle gevalle, insluitend chaotiese ESS'e, gebruik kan word. Die verstandhouding is in alle gevalle dat L van γ^* afhang via 'n aantrekkende ewewigspunt of stel periodiese punte, of via 'n chaotiese aantrekker.

Die algoritme wat hier gegee word, is kragtig genoeg om chaotiese ESS'e uit te werk, maar sal ook periodiese ESS'e kan bereken. Dit is gebaseer daarop dat die voorwaardes van stellings 1 en 2 van toepassing is, met ander woorde dat $F'(\bar{\gamma}) < 0$.

Dit is deurgaans 'n iteratiewe algoritme. Daar word begin met 'n beginwaarde vir γ^* , en 'n beginwaarde x_0 . Verder moet 'n klein staplengte h (tipies gelyk aan 0,001) gekies word vir die numeriese berekening van $F(\gamma^*) = L_\gamma(\gamma^*, \gamma)$, en 'n staplengte f vir die inkrementering of dekrementering van γ^* na gelang $F(\gamma^*)$ onderskeidelik positief of negatief is. Dan moet 'n positiewe heelgetal M gegee word, wat die aantal stappe is waarmee die model geïtereer moet word totdat dit gestabiliseer het in die betrokke periodiese of chaotiese aantrekker, en 'n verdere positiewe heelgetal N wat bepaal hoeveel terme in (29) behou moet word om die L -funksie te benader. Verder is 'n klein toleransie δ nodig vir die stopkriterium. Tipiese waardes wat ons in chaotiese gevalle gebruik het vir M en N was 2000 en 3000 onderskeidelik. Vir periodiese gevalle kan N gelyk gestel word aan die periode, indien dit bekend is.

Die algoritme self verloop dan soos volg:

Algoritme

1. Voer 'n beginwaarde vir γ^* , asook x_0, h, f, M, N , en δ in.

2. Bereken

$$x_{t+1} = R(x_t, \gamma^*) x_t \quad \text{vir } t = 0, 1, 2, \dots, M-1. \quad (83)$$

3. Bereken nou gelyktydig beide

$$x_{t+1} = R(x_t, \gamma^*) x_t \quad \text{vir} \\ t = M, M+1, \dots, M+N-1. \quad (84)$$

en

$$s(\gamma) = \frac{1}{N} \left[\sum_{t=M+1}^{M+N} \ln |R(x_t, \gamma)| \right] \approx L(\gamma^*, \gamma) \quad (85)$$

vir beide $\gamma = \gamma^* + h$ en $\gamma = \gamma^* - h$.

4. Bereken

$$d = 5 * (s(\gamma^* + h) - s(\gamma^* - h)) / h$$

5. Vervang γ^* met $\gamma^* + f \operatorname{sgn}(d)$.

6. Voer herhaaldelik stappe 2 tot 5 uit, en vervang f met $f/10$ telkens wanneer d van teken verander.

7. Hou aan totdat $f < \delta$.

8. Die laaste berekende waarde van γ^* is dan die berekende ESS-waarde $\bar{\gamma}$, bereken tot die vereiste akkuraatheid.

'n Alternatiewe stopkriterium in stap 7 is $|d| < \delta$.

Let op dat $d/5$ 'n benadering is van $F(\gamma^*) = L_\gamma(\gamma^*, \gamma)$. Die faktor 5 word bygevoeg omdat $F(\gamma^*)$, veral naby die ESS-waarde, baie klein word.

Hierdie is nie 'n besonder komplekse algoritme nie, en ons kon dit gemaklik implementeer as 'n MATLAB-program wat uit 43 reëls kodering bestaan.

Die hoofalgoritme pas telkens vir γ^* aan, met inkremente wat al kleiner word elke keer wanneer bo-oor die ESS-waarde $\bar{\gamma}$ gespring word. Elke so 'n aanpassing verg $M+3N$ berekenings van die funksie $R(x, \gamma)$ ten einde d , en dus die teken van $F(\gamma^*)$ te kan bepaal. Indien dit k aanpassings van γ^* verg om $\bar{\gamma}$ tot die vereiste akkuraatheid te bepaal, is daar in totaal $k(M+3N)$ berekenings van die funksie $R(x, \gamma)$ nodig.

In die geval van die veralgemeende Beverton-Holt-model was ons in staat om ESS'e te bereken vir $1 < r < 2$, wat dan ook die enigste waardes is waarvoor ESS'e bestaan in die sin waarin dit gedefinieer is in hierdie artikel⁵. Dit is bevind dat $\bar{\gamma}$ besonder groot word as r naby aan 1 kom. Dit sal probleme skep vir enige berekeningstegniek, en in die geval van hierdie algoritme het dit daartoe gelei dat M en N baie groter gemaak moes word, wat die tydsduur van die berekening verleng het.

Periode twee ESS'e van die veralgemeende Beverton-Holt-model kom voor wanneer $1.6494 < r < 2$. (Sien Schoombie en Getz⁵, Bylaag A.) Om die werking van die algoritme te illustreer, beskryf ons vervolgens sy verloop wanneer die ESS vir hierdie model bereken word as $r = 1.8$. Omdat dit 'n periode twee ESS

is, is dit voldoende om $N = 2$ te kies. Daarbenewens het ons vir die doel van hierdie demonstrasie die ander parameters se waardes gekies soos aangegee in tabel 1.

Tabel 2 bevat die eerste M berekenings van x_t in die eerste hoofiterasie vanaf die beginwaarde van 0,8. Die periode twee oplossing vir $\gamma = 5,4$ is dan klaarblyklik die twee x -waardes $x = 0,7253$ en $x = 1,1097$, wat in (85) gebruik word om die waardes $s(\gamma^* + h) = -8,847 \times 10^{-5}$ en $s(\gamma^* - h) = 9,233 \times 10^{-5}$ op te lewer, en uiteindelik $d = -0,0904$. Aangesien dit 'n negatiewe waarde is, word γ^* gedekrementeer vanaf 5,4 na 5,3. Die verdere aangepaste waardes van γ^* verskyn in tabel 3. Die uiteindelige waarde van 5,0497 is inderdaad die korrekte ESS, korrek tot vier desimale syfers⁵. Die totale aantal hoofiterasies was $k = 18$, wat in totaal neerkom op 378 berekenings van die funksie $R(x, \gamma)$. Op 'n persoonlike rekenaar met 'n 733 MHz Pentium 3-verwerker en MATLAB 6.5 neem die hele berekening dan ongeveer 0,1 sekondes.

'n Meer ambisieuse berekening is die ESS van die veralgemeende Beverton-Holt-model vir $r = 1,5$. Hierdie ESS stem met 'n chaotiese aantrekker ooreen.⁵ Tabel 4 toon die

parameters wat in hierdie geval gebruik is. Na 9 aanpassings van γ^* is die ESS van 9,59 verkry. Hierdie waarde verskil van die waarde van 9,58 wat bereken is deur Schoombie en Getz⁵, maar 'n direkte toepassing van (4) en (5) het getoon dat 9,59 inderdaad die meer korrekte waarde is. Die totale aantal berekenings van die funksie $R(x, \gamma)$ was in hierdie geval 99 000, en die hele berekening het ongeveer 1,2 sekondes geneem. Schoombie en Getz se berekening, met die algoritme (31) en (32), het veel langer geneem en het meer as twee miljoen funksieberekenings geverg. Die algoritme voorgestel in hierdie artikel is dus nie net akkurrater nie, maar ook vinniger as die Vincent-Brown-algoritme (31) en (32).

3. SLOTOPMERKINGS

Die algoritme wat ons in hierdie artikel beskryf, sal werk indien $F'(\bar{\gamma}) < 0$, iets wat lyk of dit algemeen geld vir minstens die veralgemeende Beverton-Holt-model.

Ons glo dat die algoritme ook bruikbaar sal wees in ander gevalle waar hierdie kriterium geld. Ons het dit inderdaad reeds

Tabel 1 Parameters vir die bepaling van die ESS vir die veralgemeende Beverton-Holt-model met $r = 1,8$

Parameter	Waarde
M	15
N	2
h	0,01
f	0,1
Aanvanklike γ^*	5,4
x_0	0,8
δ	0,00005

Tabel 2 Eerste M berekenings van x_t m.b.v. (84) in stap 3 van die eerste hoofiterasie van die algoritme vir die bepaling van die ESS van die veralgemeende Beverton-Holt-model met $r = 1,8$

t	x_t
0	0,8000
1	1,1079
2	0,7280
3	1,1104
4	0,7241
5	1,1093
6	0,7259
7	1,1098
8	0,7250
9	1,1096
10	0,7254
11	1,1097
12	0,7252
13	1,1096
14	0,7253
15	1,1097

Tabel 3 Aangepaste waardes vir γ^* vir die veralgemeende Beverton-Holt-model met $r = 1,8$. γ^*

5,40000
5,30000
5,20000
5,10000
5,00000
5,01000
5,02000
5,03000
5,04000
5,05000
5,04900
5,04910
5,04920
5,04930
5,04940
5,04950
5,04960
5,04970
5,04969

Tabel 4 Parameters vir die bepaling van die ESS vir die veralgemeende Beverton-Holt-model met $r = 1,5$

Parameter	Waarde
M	2000
N	3000
h	0,01
f	1,0
Aanvanklike γ^*	10
x_0	0,8
δ	0,005

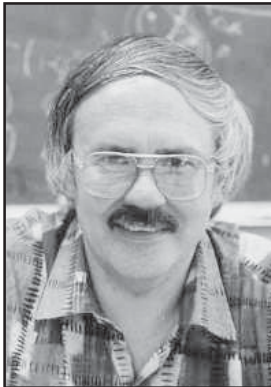
met sukses aangepas vir ouderdomsgestruktureerde modelle.¹²

Op die oog af lyk dit of die keuse van die beginwaarde van γ^* problematies kan wees. In die praktyk het selfs waardes wat betreklik ver van $\bar{\gamma}$ af was redelik goed gewerk. Verder, indien ESS'e bereken word vir 'n reeks van waardes van 'n parameter soos r in (8), kan vir elke volgende waarde van r die berekende $\bar{\gamma}$ vir die vorige waarde van r met vrug as 'n beginwaarde gebruik word.

Ons het nog nie te doen gehad met gevalle waar $F'(\bar{\gamma})$ positief in stede van negatief is nie. Dit lyk of dit triviaal sal wees om die algoritme vir sulke gevalle aan te pas.

LITERATUURVERWYSINGS

1. Vincent, T.L., Fisher, M.E. (1988) Evolutionarily stable strategies in differential and difference equation models, *Evolutionary Ecology*, 2, 321-337.
2. Maynard Smith, J., Price, G.R. (1973) The logic of animal conflicts, *Nature*, 246, 15-18.
3. Maynard Smith, J. (1974) The theory of games and the evolution of animal conflict, *J. Theor. Biol.*, 47, 209-221.
4. Maynard Smith, J. (1982) *Evolution and the theory of games* (Cambridge University Press, Cambridge, UK).
5. Schoombie, S.W., Getz, W.M. (1998) Evolutionary stable strategies and trade-offs in generalized Beverton and Holt growth models, *Theor. Popul. Biol.*, 53, 216-235.
6. Rand, D.A., Wilson, H.B., McGlade, J.M. (1994) Dynamics and evolution: Evolutionary stable attractors, invasion exponents and phenotype dynamics, *Philos. Trans. R. Soc. London*, 343, 261-283.
7. Ferriere, R., Gatto, M. (1995) Lyapunov exponents and the mathematics of invasion in oscillatory or chaotic populations, *Theor. Popul. Biol.*, 48, 126-171.
8. Vincent, T.L., Van, M.V., Goh, B.S. (1996) Ecological Stability, Evolutionary Stability, and the ESS Maximum Principle, *Evol. Ecol.*, 10, 567-591.
9. Metz, J.A.J., Nisbet, R.M., Geritz, S.A.H. (1992) How should we define 'fitness' for general ecological scenarios?, *TREE*, 7, 198-202.
10. Matlab Optimization Toolbox, Version 1.5 (1996), The Math Works Inc.
11. Vincent, T.L., Cohen, Y., Brown, J.S. (1993) Evolution via strategy dynamics, *Theor. Popul. Biol.*, 44, 149-176.
12. Erasmus, M.E., Schoombie, S.W. (2003) A simple algorithm for the determination of evolutionary stable strategies in certain age structured population growth models. In voorbereiding.



Schalk Schoombie

Schalk Schoombie is 28 jaar lank 'n dosent in toegepaste wiskunde aan die Universiteit van die Vrystaat, en sedert 1986 beklee hy 'n professoraat. Hy het al sy universiteitsopleiding aan dieselfde universiteit ondergaan, en behaal sy Ph.D. in 1979. Sy navorsingsbelangstellings is numeriese oplossings van partiële differensiaalvergelykings, analise van diskrete veelvuldige skale, biologiese modellering en evolusionêre spelteorie.



Michelle Erasmus

Michelle Erasmus is in 1976 aangestel as lektor in die departement Meganiese Ingenieurswese aan die Technikon Vrystaat, 'n pos wat sy tans nog beklee. Sy het al haar universiteitsgrade aan die Universiteit van die Vrystaat behaal, naamlik 'n B.Sc. in 1990, B.Sc. (Hons) in Toegepaste Wiskunde in 1991, en 'n M.Sc. in Toegepaste Wiskunde in 1993. Sy is tans ver gevorderd met haar studies vir 'n Ph.D., ook aan die Universiteit van die Vrystaat, onder leiding van prof. Schoombie. Haar huidige navorsingsterrein is evolusionêre spelteorie.