

MTA doktori értekezés összefoglalója

**Az evolúciós mátrix-játékelmélet kiterjesztésének lehetőségeiről**  
**Eredmények az evolúciós játékelmélet területéről**

Dr. Garay József László

MTA Ökológiai Kutatóintézet, Evolúciós Rendszerek Kutatócsoport,

Tihany, Klebelsberg Kunó u. 3, 8237.

MTA-ELTE Elméleti Biológiai és Evolúciós Ökológiai Kutatócsoport és

Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék

ELTE Eötvös Loránd Egyetem, Budapest, Pázmány P. s. 1/C, 1117.

## Bevezetés

Értekezésem a darwini evolúcióelmélet alapján áll. De pontosan mit is értek ezen? Jól ismert, hogy darwini evolúció olyan populációkra vonatkozik, amelyekben az egyedek szaporodnak, a tulajdonságok öröklődnek, de van változatosság is, azaz az öröklődés ritkán nem tökéletes, és így megjelennek új tulajdonságok. Tekintsünk olyan tulajdonságokat, amelyek meghatározzák az egyedek túlélési valószínűségét és/vagy utódszámukat! Az evolúció biológia azt vizsgálja, hogyan változik az egymást követő generációk populációiban egy adott tulajdonság relatív aránya vagy denzitása. Az irodalomban ma már sokszor darwini dogmának nevezett alapgondolat a következő: Az a tulajdonság terjed el, amely nagyobb növekedési rátát (azaz fitnesszt) biztosít átlagosan az ezt a tulajdonságot hordozó egyedeknek, mint az egész populáció átlagos növekedési rátája. Lényegében minden, itt ismertetett eredményem erre az egyszerű darwini dogmára épül: a populációkban vannak típusok (viselkedési változatok), és ezek aránya a generációk során változik, továbbá az a típus terjed el, amelyik növekedési rátája nagyobb, mint a teljes populáció átlaga.

Az evolúció során sokszor az egyedek közötti kölcsönhatások befolyásolják a kölcsönható egyedek rátermettségét (azaz túlélését és/vagy utódszámát). A játékelméleti konfliktus definíció szerint pontosan ez az eset: a kölcsönható egyedek nyeresége (vagy vesztesége) kölcsönösen függ saját és társuk viselkedésétől is, azaz ha egy játékos maximalizálni akarja saját nyereségét, figyelembe kell vennie, hogy hogyan fog viselkedni a konfliktus másik résztvevője is.

Az evolúciós stabilitás Maynard Smith- és Price-féle alapgondolata (Maynard Smith és Price 1973, Maynard Smith 1982) lényegében a fenti darwini dogma továbbgondolása. „*Egy tulajdonság evolúciósan stabilis stratégia (ESS), ha a rezidens populációban (ahol az egyedek osztoznak ebben a tulajdonságban), egyetlen, tetszőleges, de kellően ritka<sup>1</sup> mutáns típus nem tud elterjedni*”<sup>2</sup>. E gondolatot Maynard Smith és Price (1973) az evolúciós mátrixjátékok alapmodelljének keretében formalizálva megalapozta az evolúciós játékelméletet. Természetesen, mint minden elméletnek és alapmodellnek, így az evolúciós játékelméletnek is vannak alapfeltételei (lásd az alább felvetendő problémákat). Az evolúciós játékelmélet kiterjesztésén azt értem, hogy az evolúciós stabilitás fenti, intuitív definícióját olyan esetekben

<sup>1</sup> A biológiában a mutánsok aránya nyilván nem lehet tetszőleges kicsi, hiszen a populációk egyedekből állnak és végesek. Ellenben a matematikában a határátmenetek képzése során szükséges technikai feltétel, hogy a mutánsok aránya tetszőlegesen kicsinek, illetve a populáció mérete vagy a vizsgált időtartam hossza tetszőlegesen nagy legyen választható.

<sup>2</sup> Monomorfnak nevezzük azt az esetet, amikor a rezidens populációban minden egyednek azonos a fenotípusa.

is matematikai formába öntöm, amely eseteket az evolúciós mátrixjátékokra vonatkozó alapmodell feltételei kizárnak.

Az értekezésem nem öleli fel összes kapcsolódó eredményem. Két szempontra épült a válogatás. Azokat az eredményeimet tekintem át, amelyek a fenti szóbeli evolúciós stabilitási definíciónak alkalmazásai, illetve azokat, amelyek számomra a legérdekesebbek.

### **Célkitűzés, tudományos problémák és kérdések**

Mint már említettem, értekezésem célkitűzése *az ESS fogalmát kiterjeszteni olyan szelekciós szituációkra, amelyeket a klasszikus evolúciós mátrixjátékmodell alapfeltételei nem engednek meg*<sup>3</sup>. Elsőként felsorolom azokat az alapfeltételeket, amelyeket jelen értekezés is feltételez. Tekintsünk egy darwini monomorf populációt, amely a következő feltételeket kielégíti: A mutáció kellően ritka. A generációk nem átfedők. A kölcsönhatások párban történnek, azaz minden egyed fitnessze csak saját és a vele kölcsönható egyed stratégiájától függ. Hangsúlyozom, hogy ezek feltételek a Maynard Smith és Price féle modell alapfeltételei is, és ezeket nem változtattam meg. A többi alapfeltételt a problémák felvetésekor sorolom fel.

**1. Probléma:** Mi történik, ha az ESS alapmodell feltétele: „A fitnesszek lineárisan függenek a fenotípusok frekvenciáitól.” nem teljesül? Itt a következő kérdést vizsgáltam meg:

**1. Kérdés:** Ha a fenotípus stratégiájában lineáris, de a populáció átlag stratégiájában nem lineárisak a fenotípusok fitnesszfüggvényei (azaz a fitnessz nem bilineáris függvény<sup>4</sup>), akkor az ESS környezetében mikor csökken a fitnesszek variáciája?

E probléma természetesen összefügg a Természetes Szelekció Fisher-féle Alaptételével (1930, 1958): „*Az élőlények átlagos fitnessze folyamatosan nő, és e növekedés rátája arányos a fitnessz variációjával.*” Mindazonáltal e kérdésem konkrét előzményéről az evolúciós játékelmélet irodalmában nem tudok.

<sup>3</sup> Mivel több feltétel is górcső alá kerül, azért a jelen értekezés a biológia számos területéhez kapcsolódik. Ezek sokasága miatt lehetetlen az itt rendelkezésre álló keretek között áttekinteni a kapcsolódó irodalmat. A felhasznált publikációim iradolomjegyzékében további hivatkozások lelhetők fel.

<sup>4</sup> A matematikában bilineárisnak nevezik azokat a kétváltozós függvényeket, amelyek mindkét változójukban lineárisak, azaz az egyik változó bármely rögzített értéke esetén a másik változójában lineáris.

**2. Probléma:** Mi történik, ha az ESS alapmodelljének az a feltétele, hogy „a kölcsönhatások teljesen keverték,<sup>5</sup>” nem teljesül? Itt a következőket vizsgáltam meg:

**2. Kérdés:** Ha egy adott fenotípuson belül a kölcsönhatási ráta eléggé nagy, akkor a mátrixmodellre vonatkozó Maynard Smith-féle ESS két feltétele érvényben marad-e?

A biológia folklórájában ismert, hogy jól kevert és nem jól kevert rendszerekben zajló evolúciónak igen eltérőek lehetnek a végső kimenetelei. Én lényegében a „rokonok közötti játék” (Grafen 1979, Hines és Maynard Smith 1979) modelljét vizsgáltam másképpen, mint ahogyan szokásos. Vizsgálódásaim alatt azonban szigorúan követtem a darwini dogmát.

**3. Probléma:** Az irigység evolúciós stabilitásához szükség van-e többszintű szelekcióra?

Az egyenlőségre törekvő emberekre jellemző az „*other-regarding preference*”<sup>6</sup> (Dawes et al. 2007), azaz saját költségükön megváltoztatják mások nyerségét, csökkentve a túl sokat nyerő bevételeit (Zizzo 2003) vagy növelve a túl keveset nyerő bevételeit. Ehhez kapcsolódik az egyenlőtlenességgel szembeni averzió: az emberek hajlamosak elutasítani az egyenlőtlen helyzeteket (Fehr és Schmidt 1999). Nemcsak az embereknél (Dawes et al. 2007), de kapucinus majmoknál (Brosnan és de Wall 2003; Takimoto et al. 2009), csimpánzoknál (Brosnan et al. 2005) és kutyáknál (Range et al. 2009) is megfigyelték e jelenséget.

A Hamilton-féle rosszindulat (Hamilton 1970, 1971) (amikor egy egyed saját költségén kárt okoz versenytársának) akkor evolúciósan előnyös, ha az okozott kár nagyobb, mint a károkozás áráként elszenvedett kár, és e rosszindulatú kölcsönhatás főképpen nem rokonok között történik.

Irigység (Smith és Kim 2007) akkor ébred az emberekben, amikor összehasonlítják saját tulajdonukat mások tulajdonával. Az irigység felfogható feltételes rosszindulatnak, amely azok ellen irányul, akik sikeresebbek, mint az irigy. Az irigység jól ismert az emberi közösségekben (Schoeck 1966), tiltják a monoteista vallások (lásd Tíz Parancsolat), fontos szerepet játszik a

---

<sup>5</sup> A kölcsönhatás teljesen kevert, ha adott fenotípusú egyedek közti kölcsönhatás létrejöttének valószínűsége egyenlő a fenotípusaik relatívgyakoriságainak a szorzatával.

<sup>6</sup> Az angol kifejezés egy lehetséges magyarosítása a következő lehetne: mások nyereségét is figyelembe vevő viselkedés.

bűnözésben, a közgazdaságban, a forradalmakban (Schoeck 1966) és a népirtásokban, ahol egy fontos indok, hogy a „kiirtandó” célcsoport a múltban igazságtalan előnyöket élvezett (Dutton et al. 2005).

Modellem inspirálója egy humán kísérlet (Dawes et al. 2007) volt, amelyben minden résztvevő egy számítógép monitorán látta a saját és a többiek véletlenül kiosztott nyereményeit. A véletlen sorsolás okán lényeges eltérések lettek a nyeremények nagyságában. Ezután a résztvevők névtelenül három lehetséges akció egyikét választhatták: vagy nem csinálnak semmit, adakoznak vagy kárt okoznak. A *neutrális, közömbös* nem csinált semmit. Az *adakozó* saját  $-c$  költségén segít valakinek, akinek a nyeresége  $b$ . A *rosszindulatú* saját  $-c$  költségén árt valakinek, akinek a vesztesége  $-b$ . A kísérletben  $c=1$  és  $b=3$  volt. Azt figyelték meg, hogy a fenti akciók gyakoriságai függenek a véletlen nyeremények közötti különbségtől és a következő összesítést közölték: A szegények közül 28,2% árt és 17,2% ad a gazdagoknak. A gazdagok közül 13,6% árt és 31,7% ad a szegényeknek. Ezt a kísérleti megfigyelést akartam evolúciós szempontból megérteni.

**3. Kérdés:** Az időkénszerekkel kibővített mátrixjátékokban változhat-e az ESS, mivel az időkénszerek sértik a klasszikus modell jól kevert ségi feltételét?

A valóságban minden kölcsönhatásnak van idővonzata. Az ökológiában az időkénszerek megkerülhetetlenek, gondoljunk csak a Holling-féle funkcionális válaszokra (Holling 1959)<sup>7</sup>, amelyek figyelembe veszik, hogy az aktív ragadozók száma kisebb, mint teljes ragadozószám, mivel a sikeres vadászat után a zsákmányt meg kell enni, és meg kell emészteni.

Az evolúciós játékelméletben a kleptoparazitizmusra kidolgozott, igen összetett modellek ugyancsak figyelembe veszik az időkénszereket. Többségük polimorfikus modell (Broom et al. 2008, 2009, Broom és Ruxton 1998, Broom és Rychtar 2013), és itt a kérdés az, hogy az ételt keresni vagy rabolni érdemesebb. E modellek általában aszimmetrikus konfliktust írnak le, hiszen az egyik egyed birtokolja az élelmet, a másik egyed viszont meg akarja szerezni.

Én ezzel szemben egy új, általános és szimmetrikus játékosztályt vezettem be, amelyre a monomorf populációk esetén megadtam a Maynard Smith-féle intuitív definíció formális változatát.

---

<sup>7</sup> A funkcionális válaszfüggvények levezetési módszereiről publikáltam egy összefoglaló cikket (Garay 2019).

**4. Probléma:** Mi történik, ha nem teljesül az ESS alapmodell feltétele, hogy „a kifizetések összeadódnak (additívak)”??

Itt a következőt vizsgáltam, abból kiindulva, hogy ha az egyedeknek több támadást kell együtt túlélniük, akkor az egyes támadások túlélési valószínűségei szorzódnak:

**4. Kérdés:** Ragadozó támadása esetén, az altruista, illetve a kooperatív védekezés mikor lesz evolúciósan stabilis stratégia?

A következő szelekciós szituációban vizsgáltam e kérdést: Az egyedek viselkedése genetikailag rögzített, ezért az egyedek nem képesek társuk viselkedésének függvényében változtatni saját viselkedésüket, ezért sem a direkt (Brandt és Sigmund 2004), sem az indirekt (Ohtsuki és Iwasa 2004, Nowak és Sigmund 2005) sem a reciprocitási módszerek nem alkalmazhatók. A csoportokat nem rokon egyedek alkotják, ezért a rokonszelekciós okoskodás (Hamilton 1964) sem használható. Továbbá, a csoport kialakulása során semmilyen információval nem rendelkeznek egymásról az egyedek, ezért sem a csoportszelekció módszere (Nowak 2006), sem a „fenotipikus azonosságon alapuló csoportképződés” (Burtsev és Turchin 2006) módszere nem alkalmazható. Tegyük fel még azt is, hogy az egyedek nem rendelkeznek memóriával, így nem képesek büntetni a korábban nem kooperáló társukat (Fehr és Gächter 2002, Rockenbach és Milinski 2006). Végül tegyük fel, hogy az egyedek egyenrangúak, azaz sem szociális, sem dominanciastruktúra nincs. Emiatt a „fizess, hogy maradhass” (pay-to-stay) hipotézis (Kokko et al. 2002) sem alkalmazható, azaz nem azért kell egy egyednek védekeznie a ragadozó ellen, hogy a csoport tagja lehessen. Hangsúlyozom, hogy az itt felsorolt, az együttműködés evolúciós kialakulását magyarázó evolúcióelméleti hipotézisek feltételei esetemben nem állnak fent, ezért ezeket a hipotéziseket nem használhattam.

**5. Probléma:** Mi történik, ha nem teljesül az ESS alapmodell feltétele, hogy „a szaporodás aszexuális”? Maynard Smith (1981) kérdése a következő volt:

**5. Kérdés:** Mikor evolválódik ESS-be egy szexuálisan szaporodó populáció?

Az irodalomból ismertek esetek, amikor igen, és amikor nem. Nem valósulhat meg például, ha heterozigóta kódolja az ESS-et. Már Maynard Smith (1982) felhívta a figyelmet arra, hogy az ESS megvalósulása a szexuális populációban az egyik kulcskérdés. Eshel (1982) megmutatta, hogy  $n$ -lokusz és  $n$ -allél esetén, ha additív az öröklésmenet, akkor ESS-be evolválódik a szexuális populáció. Cressman et al. (1996) három allél esetén mutatta meg, hogy az ESS megvalósulhat szexuális populációban. Hammerstein (1996) és Weissing (1996) monomorf esetben mutatta meg ugyanezt (amikor egy genotípus rendelkezik ESS-sel). Weissing (1996) viszont szkeptikus volt a polimorf esettel kapcsolatban, ami a vizsgálatom tárgya volt.

**6. Probléma:** Mi történhet, ha egyszerre nem teljesül az ESS alapmodelljének a következő két feltétele: „Az egyedek közötti konfliktus szimmetrikus” és „A fitness frekvenciafüggő.”

Vegyük észre, hogy e feltételek teljesülése erős akadálya annak, hogy az ökológia számos területén lehessen alkalmazni a klasszikus evolúciós stabilitási gondolkört (Riechert és Hammerstein 1983). Az evolúciós ökológia területéről a következő vizsgálataimat ismertetem értekezésemben:

**6: Kérdés:** Mi lehet az ESS alkalmas formális definíciója az  $n$ -dimenziós Lotka-Volterra-modellek körében?

E kérdés egyik előzménye társzerzőm két fajra kidolgozott evolúciós stabilitási fogalma (Cressman 1992) volt. Ő az erős stabilitás fogalmára építve próbálta formalizálni több fajra az evolúciós stabilitást, de ezen az úton nem lehet kiterjeszteni az egy fajos ESS-fogalmat több faj esetére, ahogy könyvében példát is adott erre. Ezután én két előtanulmányt publikáltam e témakörben (Garay és Varga 2000, Cressman et al. 2001).

**7. Kérdés:** A több fajra vonatkozó ideális szabad eloszlás mikor ESS?

Az ideális szabad eloszlás (ideal free distribution, IFD, lásd Fretwell és Lucas 1970) eredetileg egy fajra vonatkozott, az egyedek szabadon mozoghattak az élőhelyek között, és pontos információkkal rendelkeztek az egyes élőhelyek minőségéről. Az élőhelyek minősége a zsákmány faj szempontjából általában nem ugyanaz. Egyrészt, ha a források kimeríthetőek,

akkor saját fajtársak (Parker 1978, Parker és Stuart 1976, Milinski és Parker 1991), illetve más versengő fajok (Lawlor és Maynard Smith 1976, Brown 1998; Grand 2002) is kimeríthetik egy adott élőhely forrásait. Másrészt a predációs nyomás is változhat aszerint, hogy melyik élőhelyen mekkora a zsákmányállatok és a ragadozók denzitása (Kriván és Schmitz 2003). Nyilván ebben a szelekciós szituációban egy fenotípus fitnesze egyaránt függ a versenytársai és a ragadozó viselkedésétől, azaz játékelméleti konfliktus áll fenn, amikor is az egyedek stratégiája maga az élőhely kiválasztása. Az sem kétséges, hogy mind versengés, mind predáció esetén az egyes foltokban a kérdéses denzitások (amíg versengés esetén a fajtársak, addig ragadozás esetén a ragadozók denzitása) határozzák meg a zsákmányfenotípusok fitneszét. Összefoglalva, az élőlények élőhelyhasználata felfogható egy denzitásfüggő evolúciós játéknak is. Ha így teszünk, akkor számot kell adnunk arról, hogy egy legalább kétfajos rendszer egy adott állapota evolúciósan stabilis-e vagy nem.

### **8. Kérdés:** Milyen típusú ragadozó okozza azt, hogy zsákmányai csordába tömörüljenek?

Sok szempontot figyelembe kell venni ahhoz, hogy eldönthessük egy zsákmányállat miért él csoportos vagy magányos életet (Hamilton 1971, Krause és Ruxton 2002). A csoportos élet egyik előnye, hogy több okból is csökkenti a predációs nyomást: tömegben biztonságosabb („dilution effect” lásd Brown és Kotler 2004); több szem többet lát („many eyes hypothesis”, lásd Treves 2000); és az ok lehet védekezés (lásd 5. Kérdés). Például, terepi kutatások (Hass és Valenzuela 2002) alapján a fehérorrú ormányos medve (*Nasua narica*) esetében a felnőttek halálzásnak több mint 50%-áért a predáció volt a felelős. A predációs ráta a magányos egyedeken nagyobb volt, mint a csoportban élőkénél, és csökkent a csoport létszámának növekedtével.

Ezekből kiindulva megvizsgáljuk, hogy a kétfajos modellünkben a ragadozók zsákmánypreferenciája hogyan hat a zsákmányállatok csordáinak kialakulására. A zsákmányoknak két tiszta stratégiája van: csordában vagy magányosan élni. Ezen okból a ragadozónak bár csak egy zsákmányfaja van, abból két típusú prédája lehet. Most két típusú ragadozót tekintünk:

- a) Céltudatos: egy adott időtartam alatt csak a preferált típusú prédát támadja meg, a másikat békén hagyja.
- b) Oportunist: neki is van prédapreferenciája, de ha véletlenül találkozik az éppen nem preferált prédájával, akkor azt egy adott, egynél kisebb valószínűséggel megtámadja (pl.



Hayward és Kerley 2005 tárgyalja az oroszlánok, Huggard 1993a pedig a farkasok esetét).

Nyilván az ökológia egyik fontos kérdése az optimális csoportméret (Gerard et al. 2002). Azért élünk azzal az egyszerűsítő feltétellel, hogy nincs a zsákmányok között versengés, hogy a zsákmányok közötti erős versengés ne fedje el a ragadozó hatását. Azonban, ha a ragadozó hatása a döntő, és a zsákmányok denzitása messze van az eltartó képességtől, akkor az élelemért zajló versengés nem számottevő. Alátámasztásul megemlítem, hogy Hebblewhite et al. (2002) azt találta a Banff Nemzeti Parkban (Alberta), hogy a farkasok visszatelepítése után a jávorszarvas-populáció létszáma 50-70%-kal csökkent.

A kérdésfelvetésünk alapján bevezettünk egy kétfajos aszimmetrikus evolúciós játékot (Broom és Rychtar 2013, Brown és Vincent 1992, Hofbauer és Sigmund 1998), hiszen a résztvevők ellenérdekeltek, és a zsákmányok túlélése és ezzel együtt a ragadozók sikere együttesen, mind a két faj viselkedésétől függ.

**9. Kérdés:** Mikor evolúciósan stabilis az optimális táplálkozó helyet választó ragadozóból és az élőhelyet választó zsákmányból álló minimális ökológiai rendszer?

Az, hogy ragadozó jelenlétekor a zsákmányállatok viselkedése hogyan változik meg, viszonylag jól tanulmányozott kérdés (pl. Brown és Kotler 2004); ellenben az, hogy mi lesz a ragadozók válasza erre, viszonylag kevésbé (Lima 2002). Márpedig a ragadozó-zsákmány kölcsönhatás akciók-reakciók sorozata. Most a cél két tradicionális optimalizációs elméletet egy játék keretében összefogni, nevezetesen az optimális táplálékkeresés elméletének ragadozóját és két folt között ideálisan szabad eloszlást (IDF) választó zsákmánypopulációt mint két „játékost” együtt vizsgálni és így e két ökológiai elméletet egy evolúciós ökológiai játék keretében egyesíteni.

Az ideálisan szabad eloszlásról (IDF) már szó esett. Azonban röviden szólnom kell még az optimális táplálékkeresés két alapmodelljéről: Az első a zsákmányválasztási modell (Charnov 1976a), amelyben a ragadozónak különféle energiatartalmú és kezelési idejű zsákmánytípusból kell úgy választania, hogy az időegység alatt összegyűjtött energia-mennyiséget maximalizálja. Itt a zéró-egy szabály adja az optimális választást: Ha az értékesebb zsákmány eléggé gyakori, akkor csak ezt kell összegyűjteni (a kevésbé értékesebbel nem kell foglalkozni); ha viszont az értékes zsákmány ritka, akkor mindkét típust gyűjteni kell. A másik alapmodell a folt-használati modell (Charnov 1976b), amikor a ragadozó kimerülő foltokat látogat (ahol az idő teltével csökken egy adott foltban az időegység alatt összegyűjthető

energiamennyiség), és a kérdés az, mennyi ideig célszerű egy foltot használni? A Chernov-féle marginálisérték-tétel szerint: akkor kell elhagyni a foltot, ha az adott folton belüli, időegység alatti energiahozam azonos lesz az összes folt időegység alatti átlagos energiahozamával. E két modellt már össze is kapcsolták (Stephens és Krebs 1986; McNamara et al. 1993).

Az optimális táplálékkereső modell alapfeltétele, hogy a különféle zsákmányok lokális denzitása ne változzék. Az IFD-modell alapfeltevése az, hogy a ragadozó nem változtat stratégiát. Vegyük észre, ha egyszerre tekintjük mind két fajt mint játékos, akkor az, hogy külön-külön optimalizálunk, miközben a másik játékos kitart a stratégiája mellett, ez maga a Nash-féle egyensúlyi alapötlete ami statikus jellemzése egy játéknak.

A biológiában azonban nincs ok azt feltételezni, hogy az egyik faj változtatja a stratégiáját és a másik nem. Más szavakkal, mind a ragadozó, mind a zsákmány képes a másik viselkedésének megváltozására azonnal, gyakorlatilag egy időben reagálni (vö. Katz et al. 2010, 2013, Juliana et al. 2011).

Az volt a kérdés, hogy a dinamikus játékelméleti megközelítés ad-e új eredményt a hagyományos, két optimalizációs modell jóslataihoz képest.

## **Tudományos eredmények**

**1. Tézis: *Igazoltam egy „másodrendű alaptételt”: Egy egyensúly valamely környezetében a replikátordinamika megoldásai mentén a replikátorok fitnessvariációjára szigorúan csökken akkor és csak akkor, ha ez az egyensúlyi hely nem elfajuló evolúciósan stabilis állapot.***

Matematikai szóhasználattal élve, a fitness variancia lokális Ljapunov-függvény akkor és csak akkor, ha az egyensúlyi hely nem elfajuló evolúciósan stabilis állapot (Garay 2003). Ezen állításom, szemben a Fisher-féle alaptétellel, igaz nem szimmetrikus fitness-mátrixokra is. Többek között igaz az általam bevezetett evolúciósan stabilis alléleloszlás esetén is (lásd a 6. Tézist).

**2. Tézis: *Becslést adtam arra, hogy mekkorára kell növelni az azonos fenotípusú egyedek közötti kölcsönhatások rátáját (és ezzel párhuzamosan csökkenteni a nem azonos fenotípusú egyedek közötti kölcsönhatások rátáját) ahhoz, hogy a klasszikus mátrixjátékokhoz tartozó***

***ESS-t lecserélje az azonos fenotípusok közötti kölcsönhatásokból származó átlagfitneszt maximalizáló fenotípus.***

Hangsúlyozom, hogy ez az eredmény éppen úgy a darwini dogma következménye, mint a mátrixjátékokra kidolgozott evolúciós stabilitási feltételek (Garay és Varga 2011). Észrevételem arra hívja fel a figyelmet, hogy a játékelmélet evolúciós alkalmazásakor a kölcsönhatások kevert volta nélkülözhetetlen. Hiszen, ha matematikai szempontból azonos játékot tekintünk egyedek között, de az kölcsönható egyedek mindegyike azonos fenotípushoz tartozik, akkor nem a Nash-féle egyensúlyi feltétel adódik a darwini dogmából, hanem a fenotípusra vonatkozó optimalizációs feltétel.

***3. Tézis: Az irigység evolúciós stabilitásához szükség van többszintű szelekcióra.***

Egy új játék keretében (Garay és Móri 2011) a következő fenotípusokat vizsgáltuk: rosszindulatú (saját kárán kárt okoz társainak), irigy (csak a nála sikeresebbekkel rosszindulatú, és minél nagyobb a sikerbeli különbség annál nagyobb valószínűséggel okoz kárt), közömbös (nem okoz kárt), adakozó (ad a nála sikertelenebbeknek) és a Klütaimnésztra<sup>8</sup> stratégiájú (sajátjából ad a nálánál sikeresebbeknek). Természetesen fel kell tennünk, hogy a károkozás költsége kisebb, mint az okozott kár. Megjegyzem, hogy a rosszindulatú és Klütaimnésztra stratégia növeli a csoporton belüli különbségeket, ezzel szemben az irigy és az adakozó stratégiák csökkentik azt.

Tekintsünk az additív károkozás esetét. Ha irigyek és közömbösek vannak a csoportban, akkor az irigység a szigorú ESS, hiszen egy irigy, magának nem okoz kárt, így átlagosan kevesebb kárt szenved el, mint egy közömbös. Az irigyek, rosszindulatúak és közömbösek csoportjában a rosszindulatú az egyetlen szigorú ESS, hiszen feltétel nélkül kárt okoz, így növeli relatív előnyét a másik típusúakkal szemben. Emiatt bonyolultabb szelekciós szituációban segítségül kell hívni a Hamilton féle rokonszelekció alap gondolatát (Hamilton 1964). Tekintsük az irigy-rosszindulatú fenotípust, aki a családtagjaival irigy, míg másokkal rosszindulatú. E kevert családcentrikus stratégia legyőzi a rosszindulatút, hiszen a családtagok nem minden esetben akarnak kárt okozni egymásnak.

---

<sup>8</sup> Aiszkhülosz drámájában, amikor Agamemnon hazaérkezett a trójai háborúból, felesége Klütemnésztra fel akarta kelteni férje iránt az emberekben az irigységet, hogy ezáltal pusztítsa el férjét.

Megjegyzem, megvizsgáltuk azt is, amikor a károkozás hatása multiplikatív, de kizárólag arra az esetre, amikor a csoportban csak irigyek és a közömbösek vannak. Ekkor van kevert ESS, azaz az irigyek és a közömbösek együtt élhetnek. Ez egy másik példa arra, hogy a klasszikus evolúciós stabilitási modellnek a kölcsönhatások additívítása fontos alapfeltétele.

Nyilván mind az adakozó, mind a Klütaimnésztra stratégia kihal közömbös és rosszindulatú csoportban. Ha azonban, a csoportban van kellő számú irigy, akkor már más a helyzet. Ugyanis a sikeres, akit a Klütaimnésztra adakozása még sikeresebbé tett, az irigyek céltáblájává válik, következésképpen az irigyek csökkenteni fogják a fitnessét. A Klütaimnésztra stratégiának két előnye származik abból, hogy növelte a csoportban a kártételek számát: Egyrészt az irigyek radikálisan csökkentik a legsikeresebb előnyét. Másrészt az irigyek károkozási összköltsége is nőtt. Végül is a Klütaimnésztra stratégia elterjed az irigyek csoportjában.

Tekintsük most a leginkább egyenlőségre törekvő irigy-adakozó fenotípust, aki kárt okoz a sikeresebbeknek és ad a sikertelenebbeknek. Ha nincs túladakozás, azaz ha adakozás után az adakozó még mindig sikeresebb marad, mint a kedvezményezett, akkor a csoport bistabilis lesz, azaz az irigy és az irigy-adakozó is szigorú ESS. Az adakozás előnye az, hogy csökkentve a különbségeket a csoporton belül, az irigyek készítését is csökkenti a károkozásra.

Mivel egy csoporton belül az irigységnél a rosszindulat evolúciósan sikeresebb, egy többszintű szelekciós szituációban (Okasha 2006) is megvizsgáltam e kérdést (Garay et al. 2014). Ebben a szituációban a szelekciót két összetevő határozza meg: az első a csoporton belüli kölcsönhatások; a második a csoportra (így a benne lévő egyedekre) ható szelekciós hatások (Wilson & Wilson 2007). Modellünkben a csoportokon belül csak a tiszta stratégiákat vizsgáltuk: a rosszindulatút, az irigyet, a közömböst és az adakozót. A csoportok létszámát a ragadozók támadásai vagy a csoportok közötti háborúk csökkentették. Feltettük, hogy a csoporton belül zajló kölcsönhatások matematikai értelemben függetlenek a csoportokat érő hatásoktól. Például minden, egy adott csoporthoz tartozó egyed azonos valószínűséggel éli túl a ragadozó támadását, de nagyobb létszámú csoportban nagyobb a túlélés esélye (vö. Kokko et al. 2001, Clutton-Brock 2002). Mind nagy, mind kis populációméret esetén azt találtuk, ha a csoportok halálozási rátája kicsi (azaz gyenge a predációs nyomás, illetve ritkák a háborúk) akkor a rosszindulatú a legjobb stratégia. Ahogy nő a csoportok átlagos halálozási rátája, eleinte az irigy, aztán a közömbös és végül az adakozó stratégia lesz evolúciós szempontból szigorú ESS.

#### 4. Tézis: *Az időkénszerek figyelembe vétele lényegesen megváltoztatja a mátrixjátékok jóslatait.*

Tekintsünk páronkénti kölcsönhatásokat! Most két következménye legyen minden egyes kölcsönhatásnak! Egyrészt van egy bevétel, amely növeli az egyed fitnessét (ez most egy klasszikus mátrixjáték kifizető mátrixa adja meg). Másrészt minden kölcsönhatás után a játékosoknak várakozniuk kell, és csak a kölcsönhatástól függő várakozási idő letelte után játszhatnak újra. A lényeg az, hogy a kölcsönhatásnak két következménye van: bevétel és várakozási idő, és mindkettő függ a kölcsönható egyedek stratégiaválasztásától. Kiemelendő, hogy a kölcsönhatásoktól függő várakozási idő alatt az egyedek nem lépnek kölcsönhatásra, így sérül az alapmodell feltétele, hogy „a kölcsönhatás teljesen kevert”, hiszen a különböző fenotípusok átlagos várakozási ideje általában eltérő! A játékosok célja, hogy maximalizálják a nyereségüket, ha hosszú időn át játszanak egy ilyen típusú játékot. Az általunk bevezetett játékosztályra Maynard Smith intuitív ESS definícióját matematikai formába öntöttük (Garay et al. 2016). A fogolydilemmából kiindulva a következő játékot vezettük be, amelyre alkalmaztuk is az új evolúciós stabilitási feltételünket.

Fogyók osztozási játéka: Jól ismert a klasszikus fogolydilemma jóslata: „Vall”. De az eredeti történet nem részletezi, mit is tehetnek még meg a bűnözők, mielőtt letartóztatják őket. Ésszerű feltételezni, a zsákmányt elrejtették, és még nem osztották el. Ha a bűnözők ismerik a fogolydilemmát, megállapodhatnak abban, hogyan osztják szét a zsákmányt, ha letartóztatják őket, és szembekerülnek a fogolydilemmával. Ésszerű feltételezni, hogy mindketten beleegyeznek abba, hogy az kap többet a zsákmányból, aki tagad, ha társa vall. Így ezt a játékot, a következő börtönbüntetési mátrix és osztzkodási mátrix együtt adja meg

	Tagad	Vall		Tagad	Vall
Tagad	2 év	4 év, és	Tagad	$\frac{1}{2}$	$\frac{1+s}{2}$
Vall	1 év	3 év	Vall	$\frac{1-s}{2}$	$\frac{1}{2}$

Ha  $s$  kicsi, akkor a „Vall”, ha  $s$  nagy, akkor a „Tagad” tiszta stratégia az egyetlen ESS. Továbbá van  $s$ -nek egy olyan tartománya, ahol kevert stratégia lesz az egyetlen ESS.

Megmutattuk tehát, hogy az időkénszerek figyelembe vételével lényegesen megváltoznak a modellek, így azok jóslatai is.

**5. Tézis: *Ha a ragadozók sok támadását kell túlélnie egy két egyedből álló, territóriumot védő csoportnak, akkor az altruista, illetve a kooperatív védekezés is ESS lesz.***

A segítségnyújtást akkor neveztem altruistának (Garay 2009), ha minden résztvevő pontosan tudja, kit támadott meg a ragadozó. Ez az információ, a két zsákmány között aszimmetriát hoz létre, hiszen a meg nem támadott egyed, ha nem siet társa segítségére, biztosan túléli a támadást. A segítségnyújtást akkor neveztem kooperatívnak (Garay és Varga 2011), ha a zsákmányok időben észreveszik a cserkelő ragadozót, de arról nincs információjuk, hogy a ragadozó melyiküket támadja majd meg.

Lényeges különbség van az optimális megoldások között aszerint, hogy a zsákmányoknak egyszer vagy sokszor kell a ragadozó támadásával szembenézniük. Ha csak egyszer támad a ragadozó, akkor az önző viselkedés az ESS, ha sokszor támad, akkor az altruista, illetve a kooperatív stratégia az ESS.

Az igazi ok abban rejlik, hogy a társa elvesztése után az önző egyed egy sokkal rosszabb, számára veszélyesebb helyzetben találja magát, mert egyedül kisebb a túlélési esélye. Matematikai szóhasználatnál élve, tekintsünk egy  $n$ -személyes túlélőjátékot, ahol a játékosok számának csökkenésével nő a halálozási ráta. Ekkor egy egyed halálozásával mindig új játék veszi kezdetét, hiszen minden játék megadásakor meg kell neveznünk a játékosokat. Szemléletesen úgy fogalmazhatnánk, ha sok ragadozó támadást kell túlélni, a társak pusztasága is növeli a túlélési esélyt, és ezért érdemes segíteni még az önző társaknak is, hogy mint „pajzs” védjenek az elkövetkező támadások során.

Végül a modellem feltételei kizárták az irodalomból ismert, az együttműködés evolúciós kialakulását magyarázó evolúcióelméleti hipotéziseket (Ohtsuki és Iwasa 2004, Nowak és Sigmund 2005, Brandt és Sigmund 2004, Hamilton 1964, Nowak 2006, Burtsev és Turchin 2006, Fehr és Gächter 2002, Rockenbach és Milinski 2006, Kokko és Johnstone 2002). Ezért a túlélési játékom mindenfajta egyéb feltétel nélkül is képes garantálni az együttműködés evolúciós előnyét, hiszen még az önző társ léte is növeli a segítő életben maradását.

**6. Tézis: *Tekintsünk egy szexuális populációt, amelyben domináns-recesszív az öröklődési rendszer, egy lókusznál  $n$  allélja homozigótaként  $n$  tiszta stratégiát kódol úgy, hogy csak a homozigótáknak van a tiszta stratégiájuk. Tegyük fel, hogy a zigótapopuláció egyedeinek***

***fitneszt egy evolúciós mátrixjáték adja meg. Ekkor a szexuális és az aszexuális modellek lényegében a kifizető mátrixra kirótt azonos feltételek mellett evolúciósan stabilisak.***

E tézis a következő eredmények összegzése:

Bevezettük az evolúciósan stabilis alléleloszlást (Garay és Varga 1998a), amelyet ha kicsit perturbálunk, akkor az evolúciósan stabilis alléleloszlás és a perturbált egész allélpopuláció pánmixisével létrejövő zigóták nyeresége szigorúan nagyobb legyen, mint a perturbált egész zigótapopuláció fitnesze, ha e zigótapopulációk az egész populációval játszanak. E fogalom azért hasznos, mert a megfelelő alléldinamika lokális aszimptotikus stabilitását garantálja.

Megmutattuk (Garay és Garay 1998), hogy ha egy autoszómás lokusz  $n$  számú allélja  $n$  tiszta stratégiát kódol, úgy hogy egy tiszta stratégiát pontosan egy homozigóta kódol, és a heterozigóták fenotípusát vagy domináns-recesszív, vagy anyai öröklésment, vagy ezek keveréke határozza meg, akkor minden fenotípuseloszlás, amely előállhat aszexuális populációban, előáll szexuális populációban is, sőt ekkor a genotípus-fenotípus megfeleltetés invertálható is.

Bizonyítottuk (Garay és Varga 1998b), hogy ha létezik ESS, és ez előáll egyetlen alléleloszlás fenotipikus képeként, akkor ez az alléleloszlás szükségképpen evolúciósan stabilis alléleloszlás.

Kizárva az elfajuló esteket, megmutattuk, hogy az előző állítás fordítottja is igaz (Garay és Varga 2003): ha létezik evolúciósan stabilis alléleloszlás, akkor a szexuális zigóta populációban zajló mátrixjátékot tekintve, az evolúciósan stabilis alléleloszlás fenotipikus képe ESS.

A következő eredményeim az evolúciós játékelmélet ökológiában történő felhasználására irányultak. Úgy gondolom, e kutatási irány a jövőben egyre fontosabb lehet.

***7. Tézis: Az  $N$ -dimenziós Lotka-Volterra-modellek körében az evolúciós stabilitás csak dinamikus, evolúciós ökológiai értelmezéssel adható meg.***

Ha mutációk ritkák, akkor feltehető, hogy az ökológiai rendszer minden egyes fájában legfeljebb egyetlen mutáns létezik, és az újabb mutáció megjelenése előtt minden fajon belül a

rátermettebb típus egyeduralkodóvá válik saját faján belül. E ritkasági feltételre alapozva, két további feltétel már elegendő ahhoz, hogy egy populációrendszer (ökoszisztéma) evolúciósan stabilis legyen:

(i) A rezidens populációrendszernek (ökoszisztémának) léteznie kell. Ehhez az a legegyszerűbb elégséges feltétel, ha a rezidens populációrendszernek (ökoszisztémának), mint dinamikus rendszernek, van aszimptotikusan stabilis egyensúlyi állapota.

(ii) A rezidens populációrendszer (ökoszisztéma) egyensúlya aszimptotikusan stabilis marad, ha minden egyes fajban legfeljebb egyetlen ritka mutáns fenotípus jelenik meg.

E feltétel azt jelenti, hogy egy  $N$  fajból álló, aszimptotikusan stabilis egyensúllyal rendelkező rezidens Lotka-Volterra-rendszer a mutációk után  $2N$ -dimenziós rendszerré bővül, és az evolúciós stabilitási fogalmam azt követeli meg, hogy az  $N$ -dimenziós rezidens egyensúlyba térjen vissza a rendszer, azaz minden faj mutánsai haljanak ki a Lotka-Volterra-dinamika szerint.

Lotka-Volterra-modell esetén sikerült ezen evolúciós stabilitási feltételnek egy matematikailag ekvivalens átfogalmazását megadni (Cressman és Garay 2003a). Egy rezidens állapot evolúciósan stabilis, ha vagy a mutánsok növekedési rátája szigorúan negatív a rezidens egyensúlyban, vagy a mutánsok növekedése nulla a rezidens egyensúlyban (az a mutánsok neutrálisak), akkor egy viszonylag bonyolult feltételre van szükség, amely lényegében azt követeli meg, hogy a rezidens egyensúly egy környezetében legalább egy mutáns denzitása mindig szigorúan fogyjon.

Pár megjegyzéssel zárom e Tézis ismertetését:

Egyrészt, ha csak egy fajt és mutánsát vizsgáljuk, akkor a fenti feltétel visszaadja az eredeti mátrixjátékokra vonatkozó ESS-definíciót, de természetesen a rezidensekre kirótt egzisztenciafeltételünket nem.

Másrészt, Kolmogorov típusú dinamikák esetén, a fenti feltétel csak elégséges feltétele a több fajos monomorf evolúciós stabilitásnak (Cressman és Garay 2003b).

Végül, tudomásom szerint, több faj között fellépő denzitásfüggő kölcsönhatások esetére csak az általam bevezetett evolúciós stabilitási fogalom ismert jelenleg az irodalomban.



Az alábbi eredményeim (8-10. Tézis) felhívják a figyelmet arra, hogy az evolúciós ökológa játékelméleti megközelítése más ökológiai jóslatokat adhat, mint a klasszikus, sokszor csak optimalizációra épülő vizsgálatok.

**8. Tézis: *Ha két kölcsönható (akár versengő, akár zsákmány-ragadozó viszonyban lévő) faj egyedei szabadon mozognak élőhelyek között, akkor e jelenség leírható kétfajos denzitásfüggő játékkal. E játék versengő és mobilis fajok esetén a fajok szegregációját jósolja, azaz egyik faj az egyik élőhelytípusban, míg a másik faj a másik élőhelytípusban fordul csak elő. Ellenben, ha a versengő fajok szesszilisek (nem mobilisak, és így nincs stratégiájuk), akkor ezek a fajok együtt élnek mindegyik élőhelytípusban.***

Minden faj egyedei két lehetséges élőhely közül választhatnak. Minden élőhelyen az egyedek kifizetése denzitásfüggő. A klasszikus IFD-okoskodás a következő volt: Ha az egyik élőhelyen nagyobb a kifizetés, akkor az egyedek oda vándorolnak, így a populáció egyensúlyában teljesülnie kell, hogy a két élőhely azonos kifizetéseket szolgáltasson. Ahhoz, hogy mindkét élőhely használatban legyen, nyilván az kell, hogy az eredetileg eltérő forrásszintek kiegyenlítődjenek, azaz a jobb élőhely forrásait az ott élők lecsökkentsék a rosszabb minőségű helyen elérhető források szintjére. Ettől kezdve, ha az egyik élőhelyen nő a denzitás, akkor a másik lesz kifizetőbb. Vegyük észre ez egy tipikus evolúciós játékelméleti okoskodás. Összegezve: az IFD felfogható evolúciósan stabilis stratégiának.

Továbbá szétválasztottuk a viselkedési és szaporodási időskálákat, feltételezve, hogy az élőhelyek közötti migráció sokkal rövidebb idő alatt zajlik le, mint a szaporodási, generációs idő. Ezekben az esetekben a két folyamat elkülöníthető abban az értelemben, hogy a denzitás változásait leíró populációdinamika és az eleve az optimális viselkedést leíró dinamika más-más időléptékben mozog.

Két alaphelyzetet hasonlítottunk össze (Cressman et al. 2004): az egyikben az egyedek nem képesek szabadon megválasztani élőhelyüket (egy egyed egész életét egyetlen foltban tölti), míg a másikban az egyedek szabadon vándorolhatnak az élőhelyek között. Természetesen a mobilis és az immobilis esetekben minden paraméterválasztás azonos volt, és emiatt csak abban volt különbség, hogy szabadon megválaszthatják-e az egyedek élőhelyüket vagy nem. Vegyük észre, hogy játékelméleti konfliktus csak akkor áll fenn, ha az egyedek képesek élőhelyet választani, azaz ha mobilisak.

Egy versengő faj két élőhelytípus esetén: mindkét élőhely az egyensúlyban teljesen telítődik, és nincs különbség a mobilis és immobilis fajok között.

Két versengő faj és két élőhely típus esetén: ha létezik belső egyensúlyi hely, akkor az immobilis fajok mindkét foltban stabilisan együtt élnek. Ezzel szemben a mobilis fajoknak bár azonos az egyensúlyi helyük, ez instabilis, és a fajok élőhelytípusok szerint szeparálódnak.

Ragadozó és zsákmánya viszonylatában nem találtunk különbséget a mobilis és immobilis esetek között.

### **9. Tézis: Csak opportunistá ragadozó esetén tömörülnek annak zsákmányai csordába.**

Zsákmány és ragadozó kölcsönhatását egy kétfajos, aszimmetrikus evolúciós játékkal vizsgáltuk; hiszen a résztvevők ellenérdekelték, és mind a zsákmányok túlélése, mind a ragadozók sikere együttesen, mindkét faj viselkedésétől függ. A zsákmány tiszta stratégiái: *Magányos* élet vagy *csorda*, azaz csoportban való élet. Az egyszerűség végett feltettük, hogy a fitneszbeli különbség a két típusú zsákmány között csak és kizárólag a ragadozó által meghatározott túlélési valószínűségek eltéréséből adódik. A ragadozó tiszta stratégiái: magányos típusra vagy csordára vadászni.

Most megnézzük, hogy a zsákmányállatok csordáinak kialakulására milyen hatással van a céltudatos ragadozó. A céltudatosság azt jelenti, hogy a ragadozó szigorúan kitart prédapreferenciájára mellett, és ha véletlenül találkozik nem preferált prédatípussal, azt nem támadja meg. Ilyen predátor esetén a prédák kevert stratégiát választanak, pontosan a ragadozó céltudatossága okán. Ha ugyanis a ragadozó csak csordát támad, akkor nyilván a magányos stratégia a jobb a zsákmány számára. Ha viszont magányosokat támad a ragadozó, akkor éppen a csorda biztosít nagyobb túlélést. Megmutatható, hogy ha ragadozó sikere (időegység alatt hány prédát öl meg a preferált típusból) szigorúan konvex módon függ a zsákmányok denzitásától, akkor a kétfajos kevert stratégiavektor aszimptotikusan stabilis, ellenben ha konkáv, akkor instabilis, és ekkor adott denzitáson is kialakulnak viselkedési ciklusok. Megjegyzendő, hogy a ragadozó követi a préda viselkedését, az egy általánosan megfigyelt jelenség (vö. Hugie és Dill 1994, Brown és Kotler 2004). Modellünk fő jóslata az, hogy ha a ragadozó céltudatos, akkor a prédák nem élnek kizárólag csordában.

Most olyan esetet vizsgálunk, amikor a ragadozó viselkedése rugalmas. Egy opportunistá ragadozó egy adott  $r$  valószínűséggel megváltoztatja eredeti célját, ha véletlenül a nem keresett zsákmányával találkozik. Az  $r$  paraméter mutatja az opportunizmus mértékét. Az

irodalomban szokás ezt parciális preferenciának nevezni (vö. Rechten et al. 1983). Ekkor a csorda a legjobb választás a zsákmányoknak, ha a magányos zsákmányt könnyen elejti az opportunistá ragadozó. Lényegében az opportunistá ragadozó képes a zsákmányállatokat csordában tartani, hiszen bár a csordát támadja, de opportunistá módon megtámadja az esetleg a csordából kivált magányos egyedeket és ezeket nagy valószínűséggel el is ejti. Ez az eredményünk harmóniában van Hamilton (1971) eredményével, hiszen minden zsákmány csordában él és a ragadozó a csordát támadja. Hasonló okoskodással, létezik egy olyan eset is, ahol minden préda magányos, és a ragadozó a magányos prédákat preferálja akkor és csak akkor ha a csorda lényegesen könnyebb célpont a ragadozónak, mint a magányos egyed. Továbbá van olyan paramétertartomány, ahol létezik kevert egyensúly (a zsákmány és a ragadozó is használja mindkét tiszta stratégiáját), és ha ragadozó sikere szigorúan konvex függvénye a zsákmány denzitásának, akkor a kevert egyensúly aszimptotikusan stabilis, ellenben ha e függés szigorúan konkáv, akkor instabilis.

Végül a fő konklúzió az, hogy a zsákmányok aggregálódása a ragadozók viselkedése nélkül nehezen érthető meg, és azt mutattuk meg, hogy a ragadozók opportunizmusa fontos feltétel a csordák evolúciós stabilitásának.

**10. Tézis: *Ha a zsákmány és ragadozó is képes egy időben reagálni ellenfelük viselkedésére, akkor viselkedési ciklusok is kialakulhatnak állandó denzitások esetén is.***

Bevezettük a *szétszóródási-táplálkozási játékot* (Dispersal Foraging Game), amelyben a zsákmány két élőhelytípusba sorolható foltokon oszlik el (diszpergál). A ragadozó képes kimeríteni mindkét élőhely foltjait, de energianyeresége minden foltban annak használati idejével folyamatosan csökken, továbbá az élőhely meghatározza a ragadozó sikerességét. A ragadozónak két döntése (stratégiája) van: 1. Bemenjen-e egy éppen megtalált foltba és elkezdje-e azt kizsákmányolni, vagy hagyja és keressen másik foltot? Ez a ragadozó elsődleges stratégiája. 2. Ha elkezdte kizsákmányolni az adott foltot, mennyi ideig maradjon ott? Kifizető függvények megadása a különböző élőhelyfoltok nettó energianyereség-függvényeire épül, hiszen e nyeresége függ a folttípustól, a kezdeti lokális zsákmánydenzitástól és attól az időtartamtól (ez a ragadozó másik stratégiája), amelyet a ragadozó egy adott foltban eltölt. Hasonlóan az előzőekhez, a kifizető függvények szigorúan konvex vagy konkáv volta dönti el, hogy az egyensúly stabilis, illetve instabilis-e (vö. Cressman és Garay 2009). A ragadozó kifizető függvénye az időegységre eső nettó energia bevétel (mint az optimális táplálékkeresés

elméletében). A zsákmányok kifizetése a fenotípusok életben maradási esélye (hasonlóan az IFD-elmülethez). A következő két megoldási koncepciót vizsgáltuk:

*1. Statikus megoldási koncepció a Nash-féle paradigmára alapozva:* A Nash-féle egyensúly egy megoldási koncepció játékokra, amikor is két (vagy több) játékos közül egyik sem tudja kizárólag saját stratégiájának megváltoztatásával növelni saját bevételét, ha a másik (többi) játékos nem változtatja meg stratégiáját. Ezt a Nash-féle paradigmát követve feltesszük, hogy egy adott időpontban csak a zsákmánypopuláció vagy csak a ragadozó változtatja meg stratégiáját, de együtt sohasem. Vegyük észre, hogy ez felel meg annak az esetnek, ha két kiindulási, tisztán optimalizációra épülő ökológiai elméletet használunk. A Nash-féle megoldáskoncepcióra alapozva bevezettük az „Időátlagok szabályát”, amelynek a zéro-egy szabály és a Chernov-féle marginális érték tétele egyaránt következményei.

*2. Dinamikus megoldási koncepció:* Az előbb azt vizsgáltuk meg, mi következik abból, ha egyszerre csak az egyik játékos tudja megváltoztatni a stratégiáját. Ezzel a feltevéssel három probléma is van. Először is, ez akkor történhetne meg, ha a ragadozók és a zsákmányállatok viselkedésváltása más-más időskálán történék, és ez szeparálná a stratégiaváltásokat. A mi esetünk nem ilyen, hiszen a biológiailag „ellenérdekelt felek”, azaz a ragadozó és a zsákmánya azonos időskálán is képesek változtatni stratégiáikat, azaz egy időben reagálnak a másik viselkedésére. Másodsorban, a véletlen zavarások, perturbációk nem zárhatók ki a biológiából. Esetünkben a zsákmányok eloszlása (stratégiája) biztosan perturbációkkal terhelt. Sőt, a ragadozó is tévedhet, például rosszul azonosítja a megtalált élőhelyet. A harmadik, és a legfontosabb probléma az, hogy mind a ragadozó, mind a zsákmány képes azon nyomban (egyidejűleg!) saját viselkedését az ellenfele viselkedéséhez alakítani (lásd Katz et al. 2010, 2013; Juliana et al. 2011). Az egyidejű változások kezelése játékdinamikák használatával lehetséges, amelyek leírják, hogyan változtatják stratégiáikat a zsákmányok és a ragadozók. A játékdinamikák használata vezet el a következő megoldásfogalomhoz:

*Játékdinamikai megoldáskoncepció: egy stratégiapár (vagy ciklikus megoldás) a játéknak dinamikus megoldása, ha lokálisan aszimptotikusan stabilis arra a játékdinamikára nézve, amely megadja, hogy a játékosok hogyan igazítják saját stratégiájukat ellenfelük stratégiájához.*

Hangsúlyozom, hogy egy játék dinamikus megoldása vagy egy lokálisan aszimptotikusan stabilis egyensúlyi hely, vagy egy lokálisan aszimptotikusan stabilis határciklus lehet, tehát a stabilis határciklusokat nem tekintjük megoldásoknak, és kaotikus dinamikák esetén sem beszélhetünk játékelméleti megoldásról.

A zsákmányokra a replikátordinamikát használtuk mint tanulási, a más egyedek utánzására épülő imitációs dinamikát (Schlag 1997). Mivel csak egyetlen ragadozónk van, amely nem hat kölcsön más ragadozókkal, nem lehet a klasszikus adaptív dinamikákat használni, hiszen nincs populáció-struktúra (Dieckmann és Law 1996, Vincent és Brown 2005), és nem értelmezhető a relatív előny sem (Hofbauer és Sigmund 1998). Ezért az általam korábban bevezetett parciális adaptív dinamikát (Garay 2002), használjuk, amely szerint a játékos (most a ragadozó) abban az irányban változtatja a stratégiáját, amely irányban a saját kifizetése a lehető leggyorsabban nő.

Elsőre nem tűnik túl fontosnak, hogy egy vagy mindkét játékos képes-e egy időben változtatni a stratégiáját. Mint már szó volt róla, játékelméleti szempontból a legkézenfekvőbb az, ha játékdinamikákkal adjuk meg, hogy hogyan reagálnak az egyedek a másik egyed stratégiaváltoztatására. E viselkedésdinamika alkalmazásának három fontos következménye is van:

1. Játékelméleti szempontból egy kicsit általánosítjuk a Nash-féle játékelméleti megoldásfogalmat.

2. Biológiai szempontból megjelennek a viselkedési ciklusok, amíg a statikus megoldási koncepciók csak egyensúlyi viselkedéseket jósolhatnak. Az olyan viselkedési ciklusoknak, amelyek a populációdensitások változásával járnak együtt, fontos szerepe van a fajok többféle élőhelyen való együttélésében (pl. Fryxell és Lundberg 1994, 1998; Abrams és Matsuda 2004). Ezzel szemben mi egy rövidtávon, lényegében azonos denzitás mellett kialakuló viselkedési ciklust találtunk.

3. Végül a két leírási mód eltérő eredményt jósol. A statikus leírás (amikor is egyszerre csak egyik játékos változtatja a stratégiáját) azt jósolja, hogy a zsákmányok csak az egyik élőhelyet használják. Ezzel szemben a dinamikus játékunkban a ragadozó képes stabilizálni a prédák kevert stratégiáját, azaz a prédák mindkét élőhelyet használják. Ennek oka a következő: Ha a prédák csak az egyik élőhelyet használják, akkor a ragadozó, változtatva saját stratégiáját, végül is csak ezt az élőhelyet keresi fel. De ekkor meg a zsákmányoknak a másik élőhely lesz teljesen biztonságos, hiszen a ragadozó egyáltalán nem látogatja ezt az élőhelyet, ezért zsákmányok ezt is használatba veszik.

## **Zárszó**

A matematikai játékelmélet szemszögéből vizsgálataim fő tanulsága az, hogy az evolúciós mátrix játékok legfontosabb feltétele a következő: „A kölcsönhatások teljesen keverték.” Ugyanis, ha az azonos fenotípusú egyedek között a kölcsönhatási ráta kellően nagy, akkor a darwini dogmából nem következik a Nash-féle egyensúlyi feltétel.

Másrészről, az evolúciós mátrixmodell általam vizsgált többi feltételei, mind gyengíthetők abban az értelemben, hogy a biológiai egyensúlyi feltételek megfelelnek a szelekciós modellben értelmezhető Nash-féle egyensúlyi feltételnek. Természetesen ezen egyensúlyoknak a mutánsokkal szembeni stabilitása továbbra is az evolúciós játékelmélet legfontosabb kérdése.

Személy szerint úgy gondolom, hogy a közeljövőben az evolúciós játékelmélet egyre fontosabbá válik az elméleti ökológia megalapozásában. Ennek fő oka az, hogy az ökológiai kölcsönhatások természetes és kézenfekvő matematikai modellje a játékelmélet, ahol a kölcsönható egyedek viselkedése együtt határozza meg az egyedek bevételeit. Például szó volt arról, hogy az ideális szabad eloszlás (IFD) problémaköre többfajos evolúciós stabilitási modellel megragadható. A zsákmányok csordába tömörülése is kezelhető játékelméleti problémaként. A játékelmélet erejét az ökológiában talán jól megmutatja az az eredményem, hogy az időkényszerekkel terhelt játékokra vonatkozó Nash-féle egyensúlyi feltételből adódó, „időátlagok szabálya” speciális eseteként tartalmazza Charnov mindkét alapvető eredményét, a nulla-egy törvényt és a marginális érték tételt.

## A Tézisek részleteit tartalmazó cikkek listája

- Cressman, R., **Garay, J.** (2003a) Evolutionary stability in Lotka-Volterra systems. *J. Theor. Biol.* **222**:233-245.
- Cressman, R., **Garay, J.** (2003b) Stability in N-species coevolutionary systems. *Theor. Pop. Biol.* **64**:519-533.
- Cressman, R., **Garay, J.** (2011) The effects of opportunistic and intentional predators on the herding behavior of prey. *Ecology* **92**:432–440.
- Cressman, R., Krivan, V., **Garay, J.** (2004) Ideal free distributions, evolutionary games, and population dynamics in multiple-species environments. *Am. Nat.* **164**:473-489.
- Garay, J.** (2003) When does the variance of replicator fitness decrease? *J. Math. Biol.* **47**:457–464.
- Garay, J.** (2009) Cooperation in defence against a predator. *J. Theor. Biol.* **257**:45-51.
- Garay, J.**, Cressman, R., Xu, F., Varga, Z., Cabello, T. (2015) Optimal forager against ideal free distributed prey. *Am. Nat.* **186**:111–122.
- Garay, J.**, Csiszár, V., Móri, T.F. (2014) Under multilevel selection: "When shall you be neither spiteful nor envious?" *J. Theor. Biol.* **340**:73-84.
- Garay J.**, Csiszár, V., Móri, T.F. (2016) Evolutionary stability for mátrix games under time constraints. *J. Theor. Biol.* **415**:1–12.
- Garay, J.**, Garay, M.B. (1998) Genetical reachability: When does a sexual population realize all phenotypic states? *J. Math. Biol.* **37**:146-154.
- Garay, J.**, Móri, T.F. (2011) Is envy one of the possible evolutionary roots of charity? *Biosystems* **106**:28-35.
- Garay, J.**, Varga, Z. (1998a) Evolutionarily stable allele distributions. *J. Theor. Biol.* **191**:163-172
- Garay, J.**, Varga, Z. (1998b) When will a sexual population evolve to an ESS? *Proc. R. Soc. Lond. B* **265**:1007-1010.
- Garay, J.**, Varga, Z. (2003) Coincidence of ESAD and ESS in dominant-recessive hereditary systems. *J. Theor. Biol.* **222**:297-305.

**Garay, J.**, Varga Z. (2011) Survivor's dilemma: Defend the group or flee? *Theor. Pop. Biol.* **80**:217-225.

### **Felhasznált további saját hivatkozások**

Cressman, R., **Garay, J.** (2009) A Predator-Prey Refuge System: Evolutionary Stability in Ecological Systems. *Theor. Pop. Biol.* **76**:248-257.

Cressman, R., **Garay, J.**, Hofbauer, J. (2001) Evolutionary stability concepts for N-species frequency-dependent interactions. *J. Theor. Biol.* **211**:1-10.

**Garay, J.** (2002) Many species partial adaptive dynamics. *BioSystems* **65**:19-23.

**Garay, J.**, Varga, Z. (2000) Strict ESS for  $n$ -species systems. *BioSystems* **56**:131-137.

**Garay, J.** (2019) Technical review on derivation methods for behavior dependent functional responses, *Commun. Ecol.* (közlésre elfogadva)

### **Irodalomjegyzék**

Abrams, P.A., Matsuda, H. (2004) Consequences of behavioral dynamics for the population dynamics of predator-prey systems with switching. *Pop. Ecol.* **46**:13–25.

Brandt, H., Sigmund, K. (2004) The logic of reprobation: assessment and action rules for indirect reciprocation. *J. Theor. Biol.* **231**:475-485.

Brown, J.S. (1998) Game theory and habitat selection. In L.A. Dugatkin and K.R. Hudson (eds). *Game Theory and Animal Behavior*. pp. 188–220. Oxford University Press: New York.

Brown, J.S., Kotler, B.P. (2004) Hazardous duty pay and the foraging cost of predation. *Ecol. Lett.* **7**:999–1014.

Brown, J.S., Kotler, B.P., Bouskila, A. (2001) Ecology of fear: foraging games between predator and prey with pulsed resources. *Annales Zoologici Fennici* **38**:71–87.

Brown, J.S., Vincent, T.L. (1992) Organization of predator–prey communities as an evolutionary game. *Evolution* **46**:1269–1283.

Broom, M., Luther, R.M., Ruxton, G.D., Rychtar, J. (2008) A game-theoretic model of kleptoparasitic behavior in polymorphic populations, *J. Theor. Biol.* **255**:81–91.

Broom, M., Luther, R.M., Ruxton G.D., Rychtar, J. (2009) Hawk-Dove game in kleptoparasitic populations. *J. Comb. Inf. Syst. Sci.* **4**:449–462.



- Broom, M., Ruxton, G.D. (1998) Evolutionarily stable stealing: Game theory applied to Kleptoparasitism. *Behav. Ecol.* **9**:397–403.
- Broom, M., Rychtar, J. (2013) *Game-Theoretical Models in Biology*, Boca Raton, FL: CRC Press/Taylor & Francis Group.
- Brosnan, S.F., de Wall, F.B.M. (2003) Monkeys reject unequal pay. *Nature* **425**:297–299.
- Brosnan, S.F., Schiff, H.C., de Wall, F.B.M. (2005) Tolerance for inequity may increase with social closeness in chimpanzees. *Proc. Roy. Soc. B* **272**:253–258.
- Burtsev, M., Turchin, P. (2006) Evolution of cooperative strategies from first principle. *Nature* **440**:1041-1044.
- Charnov, E.L. (1976a) Optimal foraging: attack strategy of a mantid. *Am. Nat.* **110**:141–151.
- Charnov, E. L. (1976b) Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Pop. Biol.* **9**:129–136.
- Cressman, R., (1992) *The Stability Concept of Evolutionary Game Theory (A Dynamic Approach)*. Lecture Notes in Biomathematics, Vol. 94. Springer: Heidelberg.
- Cressman, R., Dash, A.T. (1987) Density dependence and evolutionary stable strategies. *J. Theor. Biol.* **126**:393–406.
- Cressman, R. Hofbauer, J., Hines, W.G.S. (1984) Evolutionarily stable strategies of diploid populations with semi-dominant inheritance patterns. *J. Appl. Prob.* **21**:1–9.
- Dawes, C.T., Fower, J.H., Johnson, T., McElreath, R., Smirnov, O. (2007) Egalitarian motives in human. *Nature* **446**:794–796.
- Dieckmann, U., Law, R. (1996) The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes. *J. Math. Biol.* **34**:579–612.
- Dutton, D.G., Boyanowsky, E.O., Bond, M.H. (2005) Extreme mass homicide: from military massacre to genocide. *Agress. Viol. Behav.* **10**:437–473.
- Eshel, I. (1982) Evolutionarily stable strategies and viability selection in Mendelian populations. *Theor. Pop. Biol.* **22**:204-217.
- Fehr, E., Gächter S. (2002) Altruistic punishment in humans. *Nature* **415**:137-140.
- Fehr, E., Fischbacher, U. (2003) The nature of human altruism. *Nature* **425**:785–791.
- Fehr, E., Schmidt, K. (1999) A theory of fairness, competition, and cooperation. *Q. J. Econ.* **114**:817–868.
- Fryxell, J.M., Lundberg, P. (1994) Diet choice and predator prey dynamics. *Evol. Ecol.* **8**:407–421.

- Fryxell, J.M., Lundberg, P. (1998) *Individual Behaviour and Community Dynamics*. Chapman & Hall: London.
- Fisher, R.A. (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon
- Fisher, R.A. (1958) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Dover Publications: New York
- Fretwell, D.S., Lucas, H.L. (1970) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheoretica* **19**:16–32.
- Gerard, J.F., Bideau, E., Maublanc, M.L., Loisel, P., Marchal, C. (2002). Herd size in large herbivores: encoded in the individual or emergent. *Biol. Bulletin* **202**:275–282.
- Grand, T.C. (2002) Foraging-predation risk trade-offs, habitat selection, and the coexistence of competitors. *Am. Nat.* **159**:106–112.
- Hamilton, W.D. (1964) The genetic evolution of social behaviour. I and II. *J. Theor. Biol.* **7**:1-52.
- Hamilton, W.D. (1970) Selfish and spiteful behaviour in an evolutionary model. *Nature* **228**:1218-1220.
- Hamilton, W.D. (1971a) Geometry for the selfish herd. *J. Theor. Biol.* **31**:295-311.
- Hamilton, W.D. (1971b) Selection of selfish and altruistic behaviour in some extreme model. In *Man and Beast: Comparative Social Behavior*. (eds. Eisenberg, J.F.; Dillon, W.S.) pp. 57-91. Smithsonian Institution: Washington DC.
- Hammerstein, P. (1996) Darwinian adaptation, population genetics and the streetcar theory of evolution. *J. Math. Biol.* **34**:511—532.
- Hass, C.C., Valenzuela, D. (2002) Anti-predator benefits of group living in white-nosed coatis (*Nasua narica*). *Behav. Ecol. Sociobiol.* **51**:570–578.
- Hayward, M.W., Kerley, G.I. (2005) Prey preference of the lions (*Panthera leo*). *J. Zool. Lond.* **267**:309-322.
- Hebblewhite, M., Pletscher, D.H., Paquet P.C. (2002) Elk population dynamics in areas with and without predation by recolonizing wolves in Banff National Park, Alberta. *Can. J. Zoology* **80**:789–799.
- Hines, W.G.S., Maynard Smith, J. (1979) Games between relatives. *J. Theor. Biol.* **79**:19-30.
- Hofbauer, J., Sigmund, K. (1998) *Evolutionary Games and Population Dynamics*. Cambridge University Press: Cambridge.
- Holling, C.S. (1959) The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Entomol.* **91**:293-320.

- Juliana, J.R.S., Kotler, B.P., Brown, J.S. Mukherjee, S. Bouskila, A. (2011) The foraging response of gerbils to a gradient of owl numbers. *Evol. Ecol. Research* **13**:869–878.
- Katz, M.W., Abramsky, Z., Kotler, B.P., Alteshtein, O., Rosenzweig, M.L. (2010) Playing the waiting game: predator and prey in a test environment. *Evol. Ecol. Research* **12**:793–801.
- Katz, M.W., Abramsky, Z., Kotler, B.P., Rosenzweig, M.L., Alteshtein, O., Vasserman, G. (2013) Optimal foraging of little egrets and their prey in a foraging game in a patchy environment. *Am. Nat.* **181**:381–395.
- Kokko, H., Johnstone, R.A., Clutton-Brock, T.H. (2001) The evolution of cooperative breeding through group augmentation. *Proc. Roy. Soc. B.* **268**:187–196.
- Kokko, H., Johnstone, R.A., Wright, J. (2002) The evolution of parental and alloparental effort in cooperatively breeding group: when should helper pay to stay? *Behav. Ecol.* **13**:291–300.
- Krause, J., Ruxton, G.D. (2002) *Living in Groups*. Oxford University Press: Oxford.
- Krivan, V., Schmitz, O.J. (2003) Adaptive foraging and flexible food web topology. *Evol. Ecol. Research* **5**:623–652.
- Lawlor, L.R., Maynard Smith, J. (1976) The coevolution and stability of competing species. *Am. Nat.* **110**:79–99.
- Lima, S.L. (2002) Putting predators back into behavioral predator prey interactions. *TREE* **17**:70–75.
- Maynard Smith, J. (1974) The theory of games and the evolution of animal conflicts. *J. Theor. Biol.* **47**:209–221.
- Maynard Smith, J. (1981) Will a sexual population evolve to an ESS? *Am. Nat.* **117**:1015–1018.
- Maynard Smith, J. (1982) *Evolution and the Theory of Games*. Oxford University Press: Oxford.
- Maynard Smith, J., Price, G. (1973) The logic of animal conflicts. *Nature* **246**:15–18.
- McNamara, J. (1982) Optimal patch use in a stochastic environment. *Theor. Pop. Biol.* **21**:269–288.
- Nowak, M.A. (2006) Five rules for the evolution of cooperation. *Science* **314**:1560–1563.
- Nowak, M.A., Sigmund, K., (2005a) Evolution of indirect reciprocity. *Nature* **437**:1291–1298.
- Milinski, M., Parker, G.A. (1991) Competition for resources. In J.R. Krebs and N.B. Davies, (eds) *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. pp. 137–168 Blackwell: Oxford.

- Ohtsuki, H., Iwasa, Y. (2006) The leading eight: social norms that can maintain cooperation by indirect reciprocity. *J. Theor. Biol.* **239**:435–444.
- Parker, G.A. (1978) Searching for mates. In J.R. Krebs and N.B. Davies (eds). *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach*. pp. 214–244. Blackwell: Oxford.
- Parker, G. A., Stuart, R.A. (1976) Animal behavior as a strategy optimizer: evolution of resource assessment strategies and optimal emigration thresholds. *Am. Nat.* **110**:1055–1076.
- Range, F., Horn, L., Viranyi, Zs., Huber, L. (2009) The absence of reward induces inequity aversion in dog. *PNAS* **106**:340–345.
- Riechert, S., Hammerstein, P. (1983) Game theory in the ecological context. *Ann. Rev. Ecol. Systems* **14**:377–409.
- Rockenbach, B., Milinski, M. (2006) The efficient interaction of indirect reciprocity and costly punishment. *Nature* **444**:718–723.
- Schlag, K.H. (1997) Why imitate, and if so, how? A boundedly rational approach to multi-armed bandits. *J. Econ. Theory* **78**:130–156.
- Schoeck, H. (1966) *Der Neid. Eine Theorie der Gesellschaft*. Verlag Karl Albert, Freiburg im Breisgau: München.
- Stephens, D.W., Krebs J.R. (1986) *Foraging Theory*. Princeton University Press: Princeton.
- Takimoto, A., Hika Kuroshima, H., Fujita, K. (2009) Capuchin monkeys (*Cebus apella*) are sensitive to others' reward: an experimental analysis of food-choice for conspecifics. *Anim. Cogn.* **13**:161–249.
- Treves, A. (2000) Theory and method in studies of vigilance and aggregation. *Anim. Behav.* **60**:711–722.
- Weissing, F.J. (1996) Genetic versus phenotypic models of evolution: can genetics be neglected in long-term perspective? *J. Math. Biol.* **34**:533–555.
- Vincent, T.L., Brown, J.S. (2005) *Evolutionary Game Theory, Natural Selection, and Darwinian Dynamics*. Cambridge University Press: Cambridge.
- Zizzo, D.J. (2003) Money burning and rank egalitarianism with random dictator. *Econ. Lett.* **81**:263–266.