

MTA doktori értekezés

Az evolúciós mátrix-játékelmélet kiterjesztésének lehetőségeiről

Eredmények az evolúciós játékelmélet területéről

Dr. Garay József László

MTA Ökológiai Kutatóintézet, Evolúciós Rendszerek Kutatócsoport,

8237, Tihany, Klebelsberg Kunó u. 3.

MTA-ELTE Elméleti Biológiai és Evolúciós Ökológiai Kutatócsoport és

Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék

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

Tartalomjegyzék

Előszó	3
1. fejezet: Az egyfajos aszexuális modellekről	7
1.1. A Maynard Smith-féle klasszikus evolúciós mátrixjátékok elmélete	8
1.2. Az evolúciósan stabilis állapot fitneszvariancián alapuló jellemzése	18
1.3. A nem teljesen kevert kölcsönhatások esete	21
1.4. Az irigységről	24
1.4.1. Az irigység és az adakozás	25
1.4.2. Mikor ne legyünk se gonoszak se irigyek? Több szintű szelekciós modell	32
1.5. Mátrixjáték időkénszerrel	41
1.6. Túlélési játékok: A túlélők dilemmája: fuss vagy védekezz?	50
1.6.1. Altruista túlélőjáték	51
1.6.2. Kooperatív túlélőjáték	60
2. fejezet: Mátrixjáték egyfajos szexuális populációkban	66
2.1. Evolúciós stabilitás szexuális populációkban	67
2.2. Domináns-recesszív öröklésmenet	72
2.3. Az ESS mikor szolgáltat ESAD-t?	72
2.4. Az ESAD fenotípusos képe mikor lesz aszexuális ESS?	74
3. fejezet: Többfajos evolúciós stabilitás az ökológiában	77
3.1. Evolúciós stabilitás Lotka-Volterra-rendszerekben	78
3.2. Ideális szabad eloszlás, mint evolúciósan stabilis stratégia	86
3.3. Csordában vagy magányosan?	96
3.4. Optimális táplálékválasztó ragadozó és élőhelyválasztó zsákmány	109
Zárszó	133
Felhasznált irodalom	134

Előszó

Ez a disszertáció a biológia és a matematika határterületén született eredményeimet tekinti át. Elméleti biológiával foglalkozó biológus vagyok, hiszen „csak” biológus végzettséggel rendelkezem. Ezért, a közölt matematikai modellek biológiai jelenségeket írnak le, biológiai problémákra vonatkoznak, és ami még lényegesebb, e biológiai modellekre vonatkozó matematikai tételek alapintuíciói mindig biológiai gondolatok. Más szavakkal, publikációimban a matematika az elméleti biológia „szolgáló leánya”, pontosabban, csak egy eszköze a biológiai probléma jobb, mélyebb megértésének. Meg kell jegyeznem, hogy matematikus társzerzőimmal sokszor meglepődtünk azon, hogy az általam bevezetett biológiai modellekben rejlő matematikai kérdések, saját jogukon, mint matematikai problémák is érdekesek és sokszor nehezek. Az eddigiek okán, a jelen disszertációban az általam kidolgozott biomatematikai modellek és a biológiai szempontból interpretálható eredmények kerülnek csak ismertetésre. Az itt ismertetett matematikai eredmények bizonyításai megtalálhatók az adott szakaszban hivatkozott publikációimban. Megjegyzem, míg sok bizonyítás saját eredményemnek tekinthető, addig általában a közleményeimben a matematikai szempontból „technikás” bizonyítások és/vagy bizonyítási lépések matematikus társzerzőim munkái, de a matematikai sejtés alapja mindig biológiai gondolat volt.

Mi ezen értékezés tárgya? Jelen értekezésben egyedek kölcsönhatásakor megfigyelhető tulajdonságokat tekintünk, amelyek befolyásolják a kölcsönható egyedek túlélését és/vagy utódszámát. Mivel a kölcsönható egyedek nyeresége vagy vesztesége kölcsönösen függ saját és társuk viselkedésétől is, ezért a játékelméleti modellek használata megkerülhetetlen. Jelen értekezés kizárólag azokból a közleményeimből válogatott eredményekre épül, amelyek közvetlenül kapcsolódnak az evolúciós játékok elméletéhez.

Disszertációm a darwini evolúcióelmélet alapján áll. De pontosan mit is értsünk ezen? Jól ismert, hogy a darwini evolúció olyan populációkra vonatkozik, amelyekben az egyedek szaporodnak, a tulajdonságok öröklődnek, de van változatosság is! Fontos, hogy ritkán bár, de az öröklődés nem tökéletes, és így időről időre megjelennek új tulajdonságok. Tekintsünk olyan tulajdonságokat, amelyek meghatározzák az egyedek túlélési valószínűségeit és/vagy utódszámukat! A darwini evolúció azt vizsgálja, hogy az egymást követő generációk populációiban egyes, a fitnesszt meghatározó tulajdonságok relatív aránya vagy denzitása

hogyan változik. 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 egyedek halmazának, mint az egész populáció átlagos növekedési rátája.* Lényegében minden eredményem erre az egyszerű darwini elvre épül: a populációkban vannak típusok, ezek aránya a generációk során változik és az a típus terjed el, amelynek nagyobb az átlagos növekedési rátája, mint a populációs átlag.

Az evolúciós stabilitás Maynard Smith féle alapgondolata a fenti darwini dogma tovább gondolása: „Egy tulajdonság **evolúciósan stabilis stratégia (ESS)**, ha a rezidens populációban, ahol az egyedek osztoznak ebben a tulajdonságban, tetszőleges, de kellően¹ ritka mutáns nem tud elterjedni.”

Mi ezen értekezés célkitűzése? Az ESS fogalmát kiterjeszteni olyan szelekciós szituációkra, amelyeket a klasszikus evolúciós mátrixjáték modell alapfeltételei nem engednek meg. E feltételeket lásd az 1.1. fejezetben!

Az elméleti és matematikai kutatások fontos feladata egy jól kiforrott elméletet kiterjeszteni oly módon, hogy vagy elhagyjuk, vagy általánosabb feltétekkel helyettesítjük a kiindulási elmélet alapjait képező feltételeket. E módszer egyetlen követelménye az, hogy az általánosított modell, speciális esetként, tartalmazza a kiindulási modellt is. Munkám során erre, mindig hangsúlyt fektettem.

Milyen problémák, kérdések kerülnek terítékre? Most áttekintem, hogy milyen problémák vetődnek fel, és ezek milyen kérdésekben öltenek testet.

1. probléma: Mi a következménye, ha a fenotípusok fitnesszei nem bilineárisan függenek a fenotípus és az egész populáció átlagos stratégiájától? E kérdéshez kapcsolódik a következő

1. kérdés: Ha a fenotípus stratégiájában lineáris, de a populáció átlagstratégiájában nem lineárisak a fenotípusok fitnesszfüggvényei, akkor az ESS környezetében mikor csökken a fitnesszek varianciája?

¹ A biológiában a mutánsok aránya nyilván nem lehet tetszőleges kicsi, hiszen a populációk egyedeiből 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.

2. probléma: Mi a következménye, ha a kölcsönhatások nem "teljesen keverték"? A kölcsönhatás teljesen kevert, ha adott fenotípusú egyedek közti kölcsönhatás létrejöttének valószínűsége egyenlő a fenotípusaik relatív gyakoriságainak a szorzatával. Itt a következőket vizsgáltam meg:

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

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

4. kérdés: Az időkényszerekkel kibővített mátrixjátékokban változhat-e az ESS?

3. probléma: Mi a következménye, ha az egyes kölcsönhatások „bevételei” nem adódnak össze, azaz nem additív a modell? E kérdéshez kapcsolódik a következő

5. kérdés: Ragadozó támadása esetén az altruista, illetve a kooperatív védekezés mikor lesz evolúciósan stabilis stratégia?

4. probléma: Mi történik szexuálisan szaporodó populációban, ha ez egyedek utódszámát egy mátrixjáték határozza meg? Maynard Smith (1981) következő kérdését vizsgáltam meg részletesen:

6. kérdés: Mikor evolválódik ESS-be egy szexuálisan szaporodó populáció?

5. probléma: Mik történhetnek, ha az ESS alapmodell feltételei: „Az egyedek közötti konfliktus szimmetrikus.”² és „A fitness frekvenciafüggő.” feltételek egyszerre nem teljesülnek. Vegyük észre, ezek a feltételek erős akadályai annak, hogy a klasszikus evolúciós stabilitási gondolkört (vö. Riechert és Hammerstein 1983) az ökológia számos területén lehessen alkalmazni. Az evolúciós ökológia területéről a következő vizsgálataim kerültek be értekezésembe:

7. kérdés: Mi az ESS formális definíciója n -dimenziós Lotka-Volterra-modellek körében?

² Egy játékelméleti konfliktus akkor szimmetrikus, ha a játékosok stratégia halmazai és kifizető függvényei is azonosak, vagyis biológiai szóhasználatnál élve, az egyedek egy fajhoz tartoznak.

8. kérdés: A több fajra vonatkozó ideális szabad eloszlás hogyan viszonyul az ESS-hez?

9. kérdés. Milyen típusú ragadozó garantálja, hogy zsákmányai csordába tömörüljenek?

10. kérdés. Mikor evolúciósan stabilis az optimális táplálkozó helyet választó ragadozóból és az élőhelyet választó zsákmányból álló minimális ökológiai rendszer?

A problémafelvetésekből látszik, hogy értekezésem a Maynard Smith féle mátrixmodell általánosításának irányába mutató kutatásaim során elért eredményeimet ismerteti. A problémákból előálló kérdések viszonylag szerteágazóak, több kutatási irányt is érintenek, emiatt nem célszerű egységes bevezetőben ismertetni az összes előzményt. Ehelyett, a könnyebb olvashatóság kedvéért, minden kérdés vizsgálatát a lehető legszűkebbre szabott irodalmi áttekintéssel kezdem.³

Értekezésem szerkezete a kérdések következő osztályozására épül. Az első részben egyfajos, aszexuális populációkban zajló evolúciós játékokra vonatkozó eredményeim ismertetem. A második részben diploid, szexuálisan szaporodó populációkra elért eredményeimet tekintem át. A harmadik részben a több, egymással kölcsönható aszexuális fajra vonatkozó evolúció-ökológiai modelljeimet mutatom be.

³ A felhasznált publikációimban, és az ott hivatkozott cikkek irodalomjegyzékeiben további hivatkozások lelhetők fel.

1. fejezet: Az egyfajos aszexuális modellekről

Az evolúciós játékelmélet Darwin alapgondolatának alkalmazása egyedek közötti konfliktusok vizsgálatára. A Maynard Smith-féle, ma már klasszikus evolúciós mátrixjátékok alapmodelljével indult ez a kutatási terület. Ezen értekezés azt hivatott bemutatni, miként lehet e modell feltételeit gyengítve kiterjeszteni az evolúciós stabilitási elv érvényességi körét. Első lépésben röviden ismertetnem kell magát az egy aszexuális fajra vonatkozó alapmodellt. Ezután a saját, egy aszexuális fajra vonatkozó eredményeimet mutatom be.

1.1. A Maynard Smith-féle klasszikus evolúciós mátrixjátékok elmélete

A klasszikus evolúciós mátrixjátékok elmélet és a hozzá kapcsolódó replikátordinamikára vonatkozó eredmények azért fontosak, mert a disszertációban áttekintett kutatásaim kiinduló pontját jelentik. Ezen elméletet és eredményeket igyekeztem általánosítani

Előzmények: játékelmélet a biológiában

Ahhoz, hogy átlássuk, mi a különbség a klasszikus (közgazdaságtani) és a biológiai játékelmélet között, igen röviden ismertetnem kell pár részletét az előbbinek is. A közgazdaságtani játékelmélet a következő, lényegében optimalizációs problémából fejlődött ki: Tekintsünk legalább két játékost, akik optimalizálni akarják saját nyereségüket, de minden játékos egyedi nyeresége függ nem csak saját, hanem a másik játékos viselkedésétől is. Ha a játékosok ellenérdekeltek, például nulla-összegű játékok esetén, amikor egymástól nyernek el pénzt (pl. póker), és több lehetséges viselkedési mód (stratégia) van, akkor nem nyilvánvaló, mely stratégiaválasztás optimális.

A klasszikus és az evolúciós játékelmélet között két fontos különbségre hívnám fel a figyelmet.

(a) A klasszikus játékelmélet alapfeltevése, hogy a játékosok ésszerűen viselkednek, azaz minden stratégiai döntést aszerint hoznak meg, hogy döntésüknek milyen hatása van a kifizetésükre. Minden játékos azonos szellemi képességekkel rendelkezik és mindnek az a célja, hogy maximalizálja saját nyereségét. A Nash-féle megoldáskonceptió ésszerű játékosok esetén adott a játékelméleti konfliktusra széles körben elfogadott megoldást.

Továbbá a közgazdasági játékelméletben a játékosok tetszőlegesen választhatják meg stratégiáikat. Ezzel szemben az evolúciós játékelméletben, így a jelen disszertációban szereplő legtöbb biológiai játék olyan, ahol az egyedeknek genetikailag determinált a viselkedése. Ezen kívül a biológiában egy darwini populáció egyedei generációról generációra játsszák a játékot, és az derült ki, hogy darwini szelekcióban a legrátermettebb stratégia racionálisnak tekinthető a klasszikus, közgazdasági játékelmélet szemszögéből is. Más szavakkal: a természetes szelekció a nem ésszerű egyedek populációjából azt a genetikailag rögzült stratégiát részesíti előnyben, amely a Nash-féle megoldás szerint racionális.

(b) A másik lényeges különbség a klasszikus és az evolúciós játékelmélet között az, hogy az előbbi az egyedek nyereségére, míg az utóbbi az azonos tulajdonságokat hordozó

egyedek nyereségére, azaz a fenotípus nyereségére koncentrálnak. Formálisan, a klasszikus játékelméletben egy játékot egy hármassztruktúra ad meg: 1. A játékosok halmaza. 2. A játékosok stratégiáinak halmaza, amelyek pontosan megadják, hogy az egyes játékosok mit tehetnek kölcsönhatás folyamán, mik a lehetséges akcióik. 3. A játékosok kifizető függvényei, amelyek megadják, hogy minden egyes játékos kifizetése hogyan függ az összes játékos viselkedésétől. Pontosabban, egy adott kölcsönhatáskor, minden játékos valamely stratégiáját választja (saját belátása szerint), és a kifizető függvények pontosan ehhez az együttes választáshoz rendelik hozzá az egyes játékosok egyedi kifizetését.

Az evolúciós játékelméletben probléma van azzal, hogy kit is tekintünk játékosnak: az egyedeket vagy a fenotípust, esetleg a részpopulációkat? Nyilván e kérdés összefügg a fitnessz (rátermettség) definíciójával is. Az egyed első ránézésre jónak tűnik, de a természetes szelekció csak generációkon át juthat el az optimális állapotba, és nyilván eközben az egyedek sorra halnak, születnek. Ne felejtjük el, a természetes szelekció garantálja, hogy a klasszikus játékelmélet szerinti optimális viselkedés fixálódjék. A klasszikus darwinizmus a fenotípusok arányainak változására koncentrálnak. Viszont a fenotípus maga a stratégia, így nem lehet játékos. Itt idéznénk Selten (1980) véleményét⁴:

„In social science applications of game theory it is generally relatively easy to identify the players. Biological games are more difficult in this respect. The focus is on strategies rather than players. It seems to be adequate to think of a player as a randomly selected animal.”

Selten véleményének van egy matematikai alapja. Tekintsünk egy azonos tulajdonsággal rendelkező egyedeket tartalmazó részpopulációt. Ha e részpopuláció egyedeinek átlagos nyereségét akarjuk kiszámítani, azt kétféle módon tehetjük meg: Egyrésztől kiszámítjuk minden egyed nyereségét, és aztán átlagolunk. Ez a hosszadalmasabb számolás. Másrésztől, kivesszünk egy véletlenül választott egyedet, ennek számítjuk ki az átlagos nyereségét, és

⁴ A játékelmélet társadalomtudományokban való alkalmazásaiban általában viszonylag könnyű azonosítani a játékosokat. A biológiai játékok, ebből a szempontból nehezebbek. Figyelem a stratégián van és nem a játékoson. Úgy tűnik, az lehet adekvát gondolat, ha egy véletlenül választott egyedet tekintünk játékosnak.

mivel minden egyed azonos szerepű a tekintett részpopulációban, így a véletlenül választott egyedünk és a részpopuláció nyeresége azonos kell, hogy legyen. Más szavakkal, az egyedre, illetve az azonos tulajdonságokat hordozó egyedek halmazára koncentráló leírás, matematikai értelemben azonos.

Végül megjegyzem, hogy bár az eredetileg közgazdasági problémák kezelésére kidolgozott játékelmélet és a darwini evolúcióelméleten alapuló evolúciós játékelmélet között lényeges értelmezésbeli különbségek vannak, ma már az evolúciós stabilitás a közgazdasági modellezésben is szerepet játszik.

Klasszikus, Maynard Smith- és Price-féle evolúciós stabilitási fogalom

Először áttekintjük, mely biológiai feltételeken alapszik a Maynard Smith és Price (1973) féle evolúciós stabilitási fogalom. Tekintsünk egy darwini populációt, amely a következő feltételeket is kielégíti:

1. A szaporodás aszexuális. E feltétel a legegyszerűbb öröklődést biztosítja, hiszen a ritka mutációtól eltekintve az utód fenotípusa tökéletesen megegyezik a szülő fenotípusával.
2. A generációk nem átfedők.
3. A populáció monomorf: a kiindulási (rezidens) populációban csak egyetlen fenotípus van (azaz minden rezidens egyed a rezidens fenotípussal rendelkezik), továbbá a megjelenő mutáns részpopulációban is minden mutáns azonos „mutáns” fenotípussal rendelkezik. Más szavakkal: a mutáció előtt csak egy, a mutáció után, csak két fenotípus van populációban.
4. A mutáció kellően ritka. E feltételnek két következménye van:
 4. a) A megjelenő mutánsok relatív aránya tetszőlegesen kicsi lehet.
 4. b) Két mutáció között a természetes szelekciónak kellően hosszú idő áll rendelkezésére, hogy a kevésbé rátermett fenotípust kisselektálja. Nyilván ahhoz, hogy monomorf populációkat vizsgálhassunk, a 4. b) feltétel szükséges, hiszen ellenkező esetben sok mutánssal és nagyon sokféle kölcsönhatással kellene számolnunk.
5. A kölcsönhatások párosak, azaz minden egyed kifizetése csak a saját és a vele kölcsönható egyed stratégiájától függ.

6. A populációban teljesen kevert a kölcsönhatás, azaz két adott fenotípusú egyed közti kölcsönhatás létrejöttének valószínűsége a fenotípusaik relatív gyakoriságainak a szorzatával egyenlő.

7. Az egyedek közötti konfliktus szimmetrikus:

6. a) Egyrészt, minden egyed azonosan viselkedhet, azaz minden egyednek azonos a stratégiálmaza (azonosak a tiszta stratégiái).

6. b) Másrészt, az egyedek kifizető függvényei is azonosak.

8. A kifizetések összeadódnak (additívak), vagyis, az egymást követő kölcsönhatások nyereményei összeadódnak.

9. A fitness frekvenciafüggő, azaz a típusok átlagos növekedési rátái csak az egész populációban jelenlévő típusok relatív frekvenciáitól függenek.

Most ismertetem az evolúciós játékelmélet klasszikus alapmodelljét (Maynard Smith 1982), amely egy szimmetrikus mátrixjátékon alapul.

Az első lépésben definiáljuk a fenotípusokat! Minden egyednek legyen n tiszta stratégiája. Tiszta stratégia nem más, mint egy konkrét akció, amelyet egy egyed kölcsönhatások során alkalmazhat. Tegyük fel, hogy minden egyed típusát egy kevert stratégia adja meg, azaz egy $\mathbf{p}$ -strategista az i -edik tiszta stratégiát p_i valószínűséggel választja. E modellben a lehetséges fenotípusokat ezekkel, a tiszta stratégiákon értelmezett eloszlásokkal, játékelméleti szóhasználattal *kevert stratégiákkal* definiáljuk, tehát ezen eloszlások elemei az n -dimenziós szimplexnek:

$$S_n := \{\mathbf{p} \in \mathbb{R}^n : p_i \geq 0, i = 1, \dots, n; \sum_i p_i = 1\},$$

amely szimplex megadja az összes lehetséges fenotípust, azaz e szimplex maga lesz a fenotípustér.

A második lépésben adjuk meg, hogy melyek a kölcsönhatások következményei! Tekintsünk két játékost: ha az első az i -edik a második a j -edik tiszta stratégiáját használja, akkor az első játékos kifizetését jelölje a_{ij} , a második játékosét pedig a_{ji} . Vegyük észre, általában $a_{ij} \neq a_{ji}$. Nyilván ezen kifizetések egy $\mathbf{A} \in \mathbb{R}^{n \times n}$ kifizető mátrix segítségével adhatók

meg. Most tekintsünk a p^* és a p kevert stratégiával megadott két fenotípust! Mivel feltettük, hogy a kölcsönhatások additívak, így e típusok közötti kölcsönhatások kifizetései a következő táblázat segítségével adhatók meg.

	ha p^* típussal játszik	ha p típussal játszik
p^* típus nyeresége	p^*Ap^*	p^*Ap
p típus nyeresége	pAp^*	pAp

A harmadik lépésben tekintsünk egy monomorf populációt, amelyben ritka mutáció történt. Jelölje p^* a rezidens fenotípust és p a mutáns fenotípust. A mutáns, p fenotípusú egyedek arányát jelölje ε , a p^* fenotípusú egyedek aránya tehát $(1-\varepsilon)$. Ekkor p^* a rezidens fenotípust átlagos nyereségét a típusok relatív frekvenciáival súlyozott átlagos nyereségeiből kapjuk, azaz formálisan a p^* típus átlagos nyeresége, ha az egész populációval játszik, akkor

$$(1-\varepsilon)p^*Ap^* + \varepsilon p^*Ap.$$

„Az egész populációval játszik” szóhasználat jelentését Selten fenti megjegyzése teszi világossá. Ezt úgy képzelhetjük el, hogy kiveszünk egy p^* típusú egyedet, majd ez játszik az egész populációból véletlenül választott egyeddel. Nyilván, ha a populáció kellően nagy, akkor egy egyed kivétele a populációból nem befolyásolja a típusok relatív frekvenciáit. Hasonlóan a p átlagos nyereségére

$$(1-\varepsilon)pAp^* + \varepsilon pAp$$

adódik.

A negyedik lépésben tegyük fel, hogy a fenti kifizetések adják meg az egyes típusok növekedési rátáját, más szavakkal a rátermettségét (fitnessét).

Most idézek Maynard Smith (1982) könyvéből

„An ESS is a strategy such that, if all the members of a population adopt it, then no mutant strategy could invade the population under the influence of natural selection.”

Magyarul: „Az ESS olyan stratégia, amelyet ha egy populáció minden egyede használ, akkor nincs olyan mutáns stratégia, amely a természetes szelekció által képes lenne előzönlenni a populációt.” Most formalizáljuk ezt az intuitív, verbális definíciót!

1.1. definíció: A $\mathbf{p}^* \in S_n$ rezidens stratégia evolúciósan stabilis stratégia (ESS), ha minden $\mathbf{p} \in S_n, \mathbf{p} \neq \mathbf{p}^*$ mutáns stratégiához létezik olyan mutáns relatív frekvencia küszöb, $\varepsilon_{\mathbf{p}} > 0$, hogy $0 < \varepsilon < \varepsilon_{\mathbf{p}}$ esetén a következő egyenlőtlenség fennáll:

$$(1 - \varepsilon)\mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p}^* + \varepsilon \mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p} > (1 - \varepsilon)\mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p}^* + \varepsilon \mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p}.$$

Vegyük észre, hogy a fenti definíció két típus növekedési rátáját hasonlítja össze, és azt követeli meg, hogy minden lehetséges mutáns haljon ki. Másképpen megfogalmazva, a rezidens típus minden mutáció esetén újra teljesen egyeduralkodóvá válik.

Most néhány, a disszertáció szempontjából fontos állítást és ekvivalens átfogalmazást kell idéznem, amelyek eredményeim előzményeinek tekinthetők. Elsőnek Maynard Smith és Price (1973) mátrixjátékokra vonatkozó ESS-definícióját idézem.

1.1.2. tétel: $\mathbf{p}^* \in S_n$ pontosan akkor ESS, ha a következő két feltétel teljesül:

(i) Egyensúlyi feltétel: minden $\mathbf{p} \in S_n, \mathbf{p} \neq \mathbf{p}^*$, esetén

$$\mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p}^* \geq \mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p}^*.$$

(ii) Stabilitási feltétel: ha valamely $\mathbf{p} \in S_n, \mathbf{p} \neq \mathbf{p}^*$, esetén $\mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p}^* = \mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p}^*$, akkor ezen $\mathbf{p}$ -re

$$\mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p} > \mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p}.$$

Az egyensúlyi feltétel azonos a Nash-féle egyensúlyi feltétellel, amely a következőt követeli meg: Ha az egyik játékos kitart az egyensúlyi stratégiája mellett, akkor a másik játékos nem tudja növelni saját nyereségét kizárólag saját stratégiájának változtatásával. Továbbá, mátrixjátékokra vonatkozóan ismert, hogy kevert Nash-féle egyensúly esetén, azaz ha $\mathbf{p}^* \in \text{int} S$, minden tiszta stratégia „hozama”, nyeresége, azaz $\mathbf{e}_i \mathbf{A} \mathbf{p}^* = (\mathbf{A} \mathbf{p}^*)_i$ azonos,

vagyis $(\mathbf{A}\mathbf{p}^*)_i = (\mathbf{A}\mathbf{p}^*)_j$. Ennek okán a stabilitási feltétel azokban az esetekben fontos, amikor több tiszta stratégia figyelhető meg egy adott biológiai esetben. Kevert Nash-féle egyensúly és így kevert ESS esetén, minden mutáns neutrális abban az értelemben, hogy $\mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p}^* = \mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p}^*$.

A stabilitási feltétel lényegében Nash feltételének ellenkezője abban az értelemben, hogy ha $\mathbf{p}^*$ kevert Nash-egyensúly, akkor azt követeli meg, hogy bármely más $\mathbf{p}$ stratégia nem lehet Nash-egyensúly, hiszen $\mathbf{p}$ -vel szemben $\mathbf{p}^*$ növelni tudja nyereségét.

A kevert ESS következő ekvivalens átfogalmazását Haigh (1975) adta meg:

1.1.3. lemma: Ha $\mathbf{p}^* \in \text{int} S$ kevert Nash egyensúly, akkor $\mathbf{p}^*$ akkor és csak akkor ESS, ha minden $\xi \neq 0$ $\xi \in T_{S_n} := \{\xi \in R^n : \sum_i \xi_i = 0\}$ esetén $\xi \mathbf{A} \xi < 0$.

Eddig a típusok rátermettségére koncentráltunk, azaz azt hasonlítottuk össze, hogy a rezidens típusnak mikor nagyobb a rátermettsége, mint a mutánsnak. A következő állítás a rezidens típus átlagos rátermettségét és a kevert (rezidenseket és mutánsokat is tartalmazó) teljes populáció átlagos rátermettségét hasonlítja össze.

1.1.4. tétel: A $\mathbf{p}^* \in S_n$ akkor és csak akkor ESS, ha létezik $\mathbf{p}^*$ -nak olyan U környezete a szimplexben, hogy minden $\mathbf{x} \in U$ és $\mathbf{x} \neq \mathbf{p}^*$, esetén

$$\mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{x} > \mathbf{x} \mathbf{A} \mathbf{x}.$$

Ezek az ekvivalens átfogalmazások a később fontosak lesznek, mert egyik eredményem alapjait képezik (lásd az 1.2.1. és a 2.1.1. definíciókat).

Vegyük észre, hogy a mátrixjátékokra vonatkozó ESS kétféleképpen is megfogalmazható. Első megfogalmazás: a rezidens fenotípus fitnessze nagyobb, mint mutáns fitnessze. Ez volt Maynard Smith és Price, eredeti megfogalmazása. Második megfogalmazás: a rezidens fenotípus fitnessze nagyobb, mint az egész populáció átlagfitnessze. A későbbiekben kiderült, hogy e második megfogalmazásra épülnek azok az ESS-fogalmak, amelyek nemlineáris fitnessfüggvényekkel megadható szelekciós szituációkat írnak le (lásd a 2.1 szakaszt).

Replikátordinamikák

A darwini evolúcióelmélet alapvetően dinamikus szemléletű, hiszen a típusok relatív arányainak generációról generációra történő változását figyeli meg. Az előzőekben idézett állítások statikusak abban az értelemben, hogy nem kapcsolódnak szelekciós dinamikákhoz. Csak azt jellemzik, hogy milyennek kell lennie az evolúció végállapotának, amennyiben ez létezik. Természetesen vetődik fel a kérdés: Mi a kapcsolat a statikus ESS és a természetes szelekciót leíró dinamikák között? Másképpen megfogalmazva: Az ESS stabilis egyensúlyi helye-e a szelekciós dinamikának?

Első lépésben vezessük le a szelekciós dinamikát olyan populációkra (Taylor és Jonker 1978), amelyek teljesítik az evolúciós a mátrixjáték-modell fent ismertetett feltételeit (lásd a 10-11. old., 1-9 pontokat). Tekintsünk most az általános esetet, amikor m típus van a populációban, azaz a populáció polimorf. Jelölje x_i az i -edik típus relatív frekvenciáját és $f_i : S_n \rightarrow \mathbf{R}$ a fitnessét, amely esetünkben a különböző típusok relatív frekvenciáitól függ. Jelölje a populáció átlagfitnessét $\bar{f}(\mathbf{x}) := \sum_i f_i(\mathbf{x})x_i$. Ekkor a következő *diszkrét idejű replikátordinamika* adja meg egy generációváltásra a populáció összetételének megváltozását:

$$x_i(t+1) = \frac{f_i(\mathbf{x}(t))}{\sum_j f_j(\mathbf{x}(t))x_j(t)} x_i(t).$$

Ez azért replikátordinamika, mert itt a replikáció tökéletes, azaz az i -típusú szülőknek csak i -típusú utódai vannak. Emiatt az i -típus frekvenciájának változása közelítőleg

$$x_i(t + \Delta t) - x_i(t) = \Delta t \frac{\left(f_i(\mathbf{x}(t)) - \sum_j f_j(\mathbf{x}(t))x_j(t) \right)}{\sum_j f_j(\mathbf{x}(t))x_j(t)} x_i(t).$$

Ebből adódik, hogy

$$\dot{x}_i = x_i \frac{\left(f_i(\mathbf{x}) - \sum_j f_j(\mathbf{x})x_j \right)}{\sum_j f_j(\mathbf{x})x_j}.$$

Mivel a biológiában az átlagfitness mindig szigorúan pozitív, a fenti dinamika ekvivalens a következő folytonos idejű replikátordinamikával:

$$\dot{x}_i = x_i \left(f_i(\mathbf{x}) - \sum_j f_j(\mathbf{x}) x_j \right).$$

Érdemes megemlíteni, hogy az i -edik típus $\dot{x}_i / x_i$ relatív növekedési rátája egyenlő az i -edik típus $f_i(\mathbf{x}) - \sum_j f_j(\mathbf{x}) x_j$ relatív előnyével. A relatív előny viszont egy formális megfogalmazása a következő darwini dogmának: „Az a típus terjed a populációban, melynek rátermettsége nagyobb, mint az átlagos rátermettség.” Megjegyzem, a szimplex invariáns a replikátordinamikákra nézve.

A következőben két olyan speciális esetet említek meg, amelyek kulcsszerepet játszanak a későbbiekben.

Monomorf populációra vonatkozó replikátordinamika.

Tekintsük a monomorf populációt, amelyre a statikus ESS-definíció vonatkozik! Ekkor csak két típus van, a rezidens $\mathbf{p}^* \in S_n$ és a mutáns $\mathbf{p} \in S_n$ stratégiával, rendre $(1-\varepsilon)$ és ε relatív gyakorisággal. Behelyesítve a replikátordinamikába kapjuk a mutánsra vonatkozó monomorf replikátordinamikát

$$\dot{\varepsilon} = \varepsilon(1-\varepsilon)(\mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p}^* - \mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p}^* + \varepsilon(\mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p} - \mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p} - \mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p}^* + \mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p}^*)),$$

amelyre igaz a következő:

1.1.5. lemma: A $\mathbf{p}^* \in S_n$ akkor és csak akkor ESS, ha minden $\mathbf{p} \in S_n$ -re az $\varepsilon=0$ lokálisan aszimptotikusan stabilis a monomorf replikátordinamikára nézve.

Ebből az állításból kiindulva sikerült kiterjesztenünk az egy fajra bevezetett ESS fogalmát a több egymással kölcsönható faj esetére is, lásd a 3.1. szakaszt.

Polimorf populációra vonatkozó replikátordinamika

Tegyük fel, hogy minden egyed csak egyetlen, genetikailag meghatározott, tiszta stratégiával rendelkezik. Ekkor a tiszta stratégiák számával (azaz n -nel) azonos számú típus lehet jelen a populációban, ezért ezt az esetet polimorf populációnak nevezzük. Mivel a kölcsönhatás jól kevert, és a populáció tetszőlegesen nagy, a polimorf replikátordinamika a következő alakú

$$\dot{x}_i = x_i[(\mathbf{Ax})_i - \mathbf{xAx}] \quad (i=1,\dots,n.)$$

A következő két ismert állítás fontos lesz a későbbiekben.

1.1.6. lemma: Ha $\mathbf{p}^* \in S_n$ Nash-egyensúly, akkor egyensúlyi helye a polimorf replikátordinamikának is.

A következő állítást szokás a játékelméleti dinamikák alaptételének is hívni (Hofbauer és Sigmund 1998).

1.1.7. tétel: Ha $\mathbf{p}^* \in S_n$ ESS, akkor $\mathbf{p}^*$ lokálisan aszimptotikusan stabilis egyensúlyi helye a replikátordinamikának.

Két fontos észrevételt kell tennem. Egyrészt a polimorf replikátordinamika nem evolúciós dinamika, hiszen nem tekint mutánsokat. Biológus szemmel inkább ökológiai dinamika, hiszen különböző típusok relatív frekvenciáinak változását adja meg. Másrészt, mátrixjátékok esetén a monomorf és polimorf populációk állapotai között lényegében egy lineáris leképezés áll fenn. Pontosabban, minden $\mathbf{p}^*, \mathbf{p}, \varepsilon$ monomorf állapothoz pontosan egy $\mathbf{x} = (1-\varepsilon)\mathbf{p}^* + \varepsilon\mathbf{p}^*$, polimorf populációállapot tartozik. E két észrevétel fontos lesz majd a 2. fejezetben.

Jegyzet

E fejezetben idézett tételek bizonyításai megtalálhatók Hofbauer és Sigmund (1998) könyvében.

1.2. Az evolúciósan stabilis állapot fitnessvariancián alapuló jellemzése

E szakaszban az ESS általam megadott ekvivalens átfogalmazását ismertetem.

A darwini evolúció elmélet egyik vissza-visszatérő kérdése a következő: Van-e olyan mennyiség, amely monoton változik a szelekció során? Gondoljunk csak a természetes szelekció Fisher-féle alaptételére (1930, 1958): „Az élőlények átlagos fitnessze folyamatosan nő és e növekedés rátája arányos a fitness varianciájával.” Sajnos, Fisher ezen eredménye az evolúciós játékelméletben csak akkor igaz, ha a kifizető mátrix szimmetrikus. Mi van, ha nem szimmetrikus a kifizető mátrix, vagy általánosabb függvény adja meg a kifizetéseket?

Én abból indultam ki, hogy a replikátordinamika egyensúlyi pontjában a fitness variancia 0. Instabilis egyensúly egy környezetében általában nőnie kell a fitnessvarianciának hiszen, mint minden variancia, a fitness variancia is pozitív. Ebből kiindulva a következő kérdést tettem fel: Mi történik a replikátordinamika megoldásai mentén a fitnessvarianciával az evolúciósan stabilis állapot egy környezetében? Mivel a mátrixjátékoknál általánosabb esetet vizsgáltam, be kell vezetnem néhány definíciót. Mint az általános replikátordinamika levezetésekor, tegyük fel, hogy ha a populáció $\mathbf{x}$ állapotban van, akkor az i -edik tiszta stratégia nyeresége, *marginális fitnessze* $f_i(\mathbf{x})$. Vegyük észre, a marginális fitnessről nem tettük fel, hogy lineárisan függjön a populáció $\mathbf{x}$ állapotától! Ekkor a replikátordinamika a következő

$$\dot{x}_i = x_i \left(f_i(\mathbf{x}) - \sum_j f_j(\mathbf{x}) x_j \right).$$

Nyilván a replikátordinamika belső egyensúlyi helyét a következő egyenletrendszer adja meg

$$f_i(\mathbf{x}) - \sum_j f_j(\mathbf{x}) x_j = 0, \quad (i=1, \dots, n).$$

Nem lineáris marginális fitnessfüggvény esetén az evolúciós stabilitás definíciója a következő (Hofbauer és Sigmund 1990):

1.2.1. definíció: Az $\mathbf{x}^*$ populációállapot evolúciósan stabilis, ha létezik $\mathbf{x}^*$ -nak a szimplexben egy olyan U környezete, hogy minden $\mathbf{x} \in U$ és $\mathbf{x} \neq \mathbf{x}^*$, esetén

$$\sum_j x_j^* f_j(\mathbf{x}) > \sum_j x_j f_j(\mathbf{x}).$$

Vegyük észre, hogy a nem lineáris marginális fitness esetére vonatkozó 1.1.1. definíció az 1.1.4. tételnek fel meg, és nem feleltethető meg a mátrixjátékokra vonatkozó 1.1.2. definícióval.

Következő eredményeimet egy kicsit erősebb definícióra bizonyítottam, nevezetesen reguláris ESS-nek neveztem el, azt a nem elfajuló esetet, amikor a relatív előny függvénynek, azaz a $R(\mathbf{x}^*, \mathbf{x}) = \sum_j x_j^* f_j(\mathbf{x}) - \sum_j x_j f_j(\mathbf{x})$ függvénynek, a deriváltja nem elfajuló az $\mathbf{x}^*$ -ban a szimplexre nézve. Megjegyzem, e feltétel az 1.1.3. lemmával analóg feltétel.

1.2.2. definíció: Ha a populáció $\mathbf{x}$ állapotban van, akkor a marginális fitnessvarianciát, röviden *fitnessvarianciát* a következő képpen adjuk meg

$$V(\mathbf{x}) = \sum_i x_i \left(f_i(\mathbf{x}) - \sum_j f_j(\mathbf{x}) x_j \right)^2.$$

Nyilván a replikátor dinamika belső egyensúlyi helyén $V(\mathbf{x}^*) = 0$. Továbbá azt is észrevettem, hogy kevert reguláris ESS környezetében a fitnessvariancia szigorúan konvex.

A következő két állítást bizonyítottam:

1.2.3. tétel: Ha a replikátordinamika egyensúlyi helye $\mathbf{x}^*$ reguláris ESS, akkor ennek környezetében a replikátordinamika minden megoldása mentén a fitnessvariancia szigorúan monoton csökken.

1.2.4. tétel: Tekintsünk a replikátordinamika egy $\mathbf{x}^*$ belső egyensúlyi helyét, és tegyük fel, hogy a relatív előny függvény nem elfajuló. Ha $\mathbf{x}^*$ egy környezetében a fitnessvariancia szigorúan monoton csökken a replikátordinamika minden megoldása mentén, akkor $\mathbf{x}^*$ reguláris ESS.

Először megjegyzem, hogy a regularitási feltétel nem erős abban az értelemben, hogy a nem lineáris marginális fitness függvények döntő többségére teljesül. Továbbá, ha mátrixjátékokat tekintünk, akkor a kevert ESS csak reguláris lehet.

Másodszor, a fenti két tétel együttesen adja a replikátorok szelekciójára vonatkozó „másodrendű alaptételt”: *A replikátorok fitnessvarianciája az egyensúly egy környezetében a*

replikátordinamika megoldásai mentén szigorúan monoton csökken akkor és csak akkor, ha ez az egyensúlyi hely reguláris evolúciósan stabilis állapot. Vegyük észre ez az állítás az evolúciós stabilitás és a fitnessvariancia monoton csökkenése között fennálló kapcsolatot mutatta ki!

Harmadszor, az 1.2.3. tétel egy új bizonyítás arra, hogy az ESS lokálisan aszimptotikus egyensúlyi helye a replikátordinamikának (vesd össze 1.1.7. tétel). Ez azon múlik, hogy a fitness variancia lokális Lyapunov-függvénye a replikátordinamikának, ha az ESS reguláris.

Negyedszer, az ebben a fejezetben bemutatott eredményeim igazak nem szimmetrikus mátrixokra is. Ezt a matematikában úgy fejezik ki, hogy a fenti állítások jellemzik a mátrixjátékok ESS-ét.

Jegyzetek

1. A fenti állítások bizonyításai a Garay, J. (2003) When does the variance of replicator fitness decrease? J. Math. Biol. 47: 457–464, cikkben található.
2. A fentieken kívül azt is kimutattuk, hogy a természetes szelekció Fisher-féle alaptétele átfogalmazható a relatív előny segítségével. Nevezetesen, ha a kifizető mátrix szimmetrikus, akkor igaz a következő átfogalmazás: A relatív előny függvény szigorúan monoton csökken a replikátor dinamika megoldásai mentén, és a csökkenés rátája arányos a replikátorok marginális fitnesszeinek varianciájával, lásd Garay, J. Varga, Z. (1999) Relative advantage: a substitute for mean fitness in Fisher's fundamental theorem? J. Theor. Biol. 201:215–218.
3. Továbbá a következő állítást is igazoltam: Általános replikátordinamika esetén az utódpopuláció relatív előnye a szülő populációval szemben pozitív, és arányos a szülői populáció a fitnessvarianciájával. Ez úgy is megfogalmazható, ha a szülő- és az utódpopulációk játszanának egymás ellen, mindig az utód populáció lenne a jobb, és annál jobb minél nagyobb volt a szülői populációban a fitnessvariancia, lásd Garay, J. (2007) Relative advantage and fundamental theorems of natural selection. In. Mathematical Modelling of biological Systems, vol. II. : Eds: Deutsch, A, Parra R.B., Boer, R.J., Dieckman, O., Jagers, P., Kisdi É., Kretzschmar, M., Lansky, P., Metz, H. 63-74. Birkhauser, Boston, Basel, Berlin

1.3. A nem teljesen kevert kölcsönhatások esete

Megmutatom, hogy az evolúciós játékelméleti modell 6. alapfeltétele: „A kölcsönhatás teljesen kevert.” miért is alapfeltétel.

A 6. feltétel az volt, hogy két adott fenotípusú egyed közti kölcsönhatás létrejöttének valószínűsége egyenlő az adott fenotípusok relatív gyakoriságainak a szorzatával. E fejezetben azt mutatom meg, hogy az általános játékelmélet szempontjából a 6. feltétel megváltoztatása milyen következményeket von maga után. Az ilyen játékokat az irodalomban úgy ismerik, mint „játék rokonok között” (Grafen 1979, Hines és Maynard Smith 1979).

Tekintsünk egy nem teljesen kevert aszexuális populációt, ahol $0 < \gamma < 1$ valószínűséggel azonos fenotípusok hatnak kölcsön, és $1 - \gamma$ valószínűséggel a teljes populációból egyenletes valószínűséggel véletlenül választott egyeddel lép kölcsönhatásra minden egyed. Vegyük észre, most megadtunk egy párba állási folyamatot, amely minden egyedre azonos, és a következő két eloszlással jellemezhető:

$$X_R(\varepsilon, \gamma) := \begin{cases} \mathbf{q}^* \leftrightarrow \mathbf{q}^* & \mathbf{q}^* \leftrightarrow \mathbf{q}_M \\ \gamma + (1 - \gamma)(1 - \varepsilon) & (1 - \gamma)\varepsilon, \end{cases}$$

$$X_M(\varepsilon, \gamma) := \begin{cases} \mathbf{q}_M \leftrightarrow \mathbf{q}^* & \mathbf{q}_M \leftrightarrow \mathbf{q}_M \\ (1 - \gamma)(1 - \varepsilon) & \gamma + (1 - \gamma)\varepsilon, \end{cases}$$

ahol $X \leftrightarrow Y$ jelöli az interakciót az X és az Y fenotípusok között, és $\mathbf{q}^*, \mathbf{q}_M \in S_2$ a rezidens és a mutáns fenotípusok stratégiáját jelölöli, értelem szerint. Mivel $\gamma + (1 - \gamma)(1 - \varepsilon) + (1 - \gamma)\varepsilon = 1$, és $(1 - \gamma)(1 - \varepsilon) + \gamma + (1 - \gamma)\varepsilon = 1$, ezért $X_R(\varepsilon, \gamma)$ és $X_M(\varepsilon, \gamma)$ valóban eloszlások.

Most kövessük a Maynard Smith-féle evolúciós stabilitás intuitív definícióját: Ha a mutáns kellően ritka, akkor a rezidens átlagos nyeresége nagyobb, mint a mutánsoké, formálisan

$$w(\mathbf{q}^*, \mathbf{q}_M, X_R(\varepsilon)) > w(\mathbf{q}_M, \mathbf{q}^*, X_M(\varepsilon)),$$

ahol, rendre $w(\mathbf{q}^*, \mathbf{q}_M, X_R(\varepsilon))$ és $w(\mathbf{q}_M, \mathbf{q}^*, X_M(\varepsilon))$ jelöli a rezidens és mutáns fenotípusok átlagos nyerségét. Mivel a kölcsönhatások eloszlásai lineárisak γ -ban, a fenti egyenlőtlenség a következő alakra hozható:

$$[\gamma + (1-\gamma)(1-\varepsilon)]V(\mathbf{q}^*, \mathbf{q}^*) + (1-\gamma)\varepsilon V(\mathbf{q}^*, \mathbf{q}_M) > \\ [\gamma + (1-\gamma)\varepsilon]V(\mathbf{q}_M, \mathbf{q}_M) + (1-\gamma)(1-\varepsilon)V(\mathbf{q}_M, \mathbf{q}^*),$$

ahol $V(X, Y)$ jelöli az X fenotípus kifizetését, ha Y fenotípussal hat kölcsön. Most vegyük a két szélsőséges esetet:

A) Ha $\gamma = 0$, akkor

$$(1-\varepsilon)V(\mathbf{q}^*, \mathbf{q}^*) + \varepsilon V(\mathbf{q}^*, \mathbf{q}_M) > \varepsilon V(\mathbf{q}_M, \mathbf{q}_M) + (1-\varepsilon)V(\mathbf{q}_M, \mathbf{q}^*),$$

azaz visszakaptuk Maynard Smith eredeti ESS-fogalmát (vö. az 1.1.1. definícióval)!

B) Ha $\gamma = 1$, akkor $\mathbf{q}^*$ csak akkor evolúciósan stabilis ha

$$V(\mathbf{q}^*, \mathbf{q}^*) > V(\mathbf{q}_M, \mathbf{q}_M).$$

Megjegyzem, ez azt jelenti, ha minden kölcsönhatás csak azonos fenotípusú egyedek között jön létre, akkor a darwini dogmából nem adódik a Nash-feltétel, azaz az ESS feltétel sima optimalizációvá egyszerűsödik. Olyan ez, mintha „eltűnnék” a játékelméleti konfliktus, ha csak azonos fenotípusú egyedek hatnak kölcsön.

Eddig általános kölcsönhatásokat tekintettünk, most megvizsgáljuk azt az esetet, amikor két egyed közötti kölcsönhatás egy szimmetrikus mátrixjátékkal írható le, azaz $V(\mathbf{q}, \mathbf{p}) := \mathbf{q}^T \mathbf{G} \mathbf{p}$, ahol $\mathbf{G} \in R^{n \times n}$. Két további feltétellel élünk.

1. Tegyük fel, hogy létezik $\mathbf{q}^*$ kevert ESS, azaz $\mathbf{q}^* \mathbf{G} \mathbf{q}^* = \mathbf{q} \mathbf{G} \mathbf{q}^*$, és $\mathbf{q}^* \mathbf{G} \mathbf{q} > \mathbf{q} \mathbf{G} \mathbf{q}$ minden $\mathbf{q} \in S_n$ esetén.

2. Tegyük fel, hogy a $\mathbf{q} \mathbf{G} \mathbf{q}$ függvénynek létezik $\mathbf{x}^* \in \text{int } S_n$ maximuma, azaz $\mathbf{x}^* \mathbf{G} \mathbf{x}^* > \mathbf{q} \mathbf{G} \mathbf{q}$ minden $\mathbf{q} \in S_n$ $\mathbf{x}^* \neq \mathbf{q}$ esetén.

Felvetődik a kérdés: Létezik-e olyan $\gamma \in (0, 1)$, hogy $\mathbf{x}^*$ lecserélje $\mathbf{q}^*$? A válaszhoz keressünk olyan $\gamma \in (0, 1)$ számot, hogy minden $0 \leq \varepsilon \leq 1$ esetén teljesüljön

$$[\gamma + (1-\gamma)(1-\varepsilon)]\mathbf{x}^* \mathbf{G} \mathbf{x}^* + (1-\gamma)\varepsilon \mathbf{x}^* \mathbf{G} \mathbf{q}^* > [\gamma + (1-\gamma)\varepsilon]\mathbf{q}^* \mathbf{G} \mathbf{q}^* + (1-\gamma)(1-\varepsilon)\mathbf{q}^* \mathbf{G} \mathbf{x}^*.$$

Vegyük észre, nem követeltük meg, hogy ε kicsi legyen! Mivel, $\mathbf{q}^*$ kevert ESS, így $(\mathbf{q}^* - \mathbf{x}^*) \mathbf{G} \mathbf{q}^* = 0$, amit felhasználva a fenti egyenlőtlenség a következő alakra hozható:

$$\gamma \{\mathbf{x}^* \mathbf{G} \mathbf{x}^* - \mathbf{q}^* \mathbf{G} \mathbf{q}^*\} > (1-\gamma)(1-\varepsilon)(\mathbf{q}^* - \mathbf{x}^*) \mathbf{G} (\mathbf{x}^* - \mathbf{q}^*).$$

Továbbá, ha $\mathbf{q}^*$ kevert ESS, akkor $(\mathbf{q}^* - \mathbf{x}^*)\mathbf{G}(\mathbf{x}^* - \mathbf{q}^*) > 0$, így minden $\gamma \in (0,1)$ esetén a fenti egyenlőtlenségnek mindkét oldala szigorúan pozitív. Továbbá az is szükséges, hogy rögzített $\gamma \in (0,1)$ esetén a fenti egyenlőtlenség egyszerre teljesüljön $\varepsilon = 0$ -ra és $\varepsilon = 1$ -re. Ha $\varepsilon = 1$, akkor az egyenlőtlenség mindig teljesül, hiszen $\mathbf{x}^*$ maximum hely. Az $\varepsilon = 0$ estre vezessük be a következő számot:

$$\tilde{\gamma} := \frac{(\mathbf{q}^* - \mathbf{x}^*)\mathbf{G}(\mathbf{x}^* - \mathbf{q}^*)}{\mathbf{x}^*\mathbf{G}\mathbf{x}^* - \mathbf{q}^*\mathbf{G}\mathbf{q}^* + (\mathbf{q}^* - \mathbf{x}^*)\mathbf{G}(\mathbf{x}^* - \mathbf{q}^*)}.$$

Nyilván $\tilde{\gamma} \in (0,1)$, és minden $\tilde{\gamma} < \gamma < 1$ esetén a maximális $\mathbf{x}^*$ lecseréli a kevert ESS-t a $\mathbf{q}^*$ -ot. Ez azt jelenti, ha az azonos fenotípusú egyek között (pl. klónok, homozigóta monogám családok) eléggé gyakori a kölcsönhatás, és ezzel párhuzamosan a nem azonos fenotípusú egyedek között meg kellően ritka a kölcsönhatás, akkor az ESS-t lecseréli az azonos fenotípusok közötti fitnessmaximalizáló (formálisan $\mathbf{q}\mathbf{G}\mathbf{q}$) fenotípus, azaz az ESS nem az evolúció végállapota.

Jegyzet

További részletek e tárgyban itt találhatók: Garay J., Varga Z. (2011) Survivor's dilemma: Defend the group or flee? Theor. Pop. Biol. 80: 217-225.

1.4. Az irigységről

Ebben a fejezetben egy klasszikus evolúciós modellből indulok ki, amelyet többszintű szelekciós modellé fejleszték.

Az egyenlőségre törekvő emberekre jellemző az „*other-regarding preference*” (Dawes et al. 2007), azaz saját költségükön megváltoztatják mások nyerségét, vagy csökkentve a túl sokat nyerő bevételét (Zizzo 2003), vagy növelve a túl keveset nyerő bevételét. Ehhez kapcsolódik az egyenlőtlenségtől való averzió, amikor az emberek hajlamosak elutasítani az egyenlőtlen helyzeteket (Fehr és Schmidt 1999). Nem csak 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 közgazdasági játékelmélet alapján (amelynek racionális játékos a csak saját nyereségét maximalizálja) ez a jelenég, nevezetesen egy játékos saját költségén változtatja másik játékos nyereségét anélkül, hogy ez növelné saját nyereségét, nehezen értelmezhető (Dawes et al. 2007). Ilyenkor a közgazdászok egy úgynevezett hasznossági függvényt (*utility function*) vezetnek be, amely kombinációja mindkét játékos nyereségfüggvényének, és ezt tekintik kifizető függvénynek, hogy kezelni, magyarázni tudják e jelenséget (Lehmann 2001, Goel és Thakor 2005).

E fejezetben, a darwini relatív előnyre (egy fenotípus átlagfitneszének és a populáció átlagfitneszének különbségére) támaszkodva, kimutatom, hogy az „*other-regarding preference*” milyen feltételek mellett lehet evolúciósan előnyös. Ismert, hogy a biológiában a fitness maximalizálása nem mindig garantálja a maximális relatív előnyt (Garay és Varga 2005). Erre most két példát hozok. Egyrészt a Hamilton-féle rosszindulat (Hamilton 1970, 1971) (amikor egy egyed saját költségén kárt okoz versenytársának) evolúciósan akkor előnyös, ha az okozott kár nagyobb, mint a károkozás áráként elszenvedett kár, és e rosszindulatú kölcsönhatás főképpen nem rokonok között történik. Másrészt az adakozás altruista cselekedetnek tekinthető, ha csökkenti az adakozó és növeli a kedvezményezett fitneszét. Az altruista táplálékmegosztás jól ismert jelenség a főemlősöknél (Burkart et al. 2007; Kasper et al. 2008). Az adakozás nem vár el közvetlen vagy közvetett előnyöket (Nowak és Sigmund 2005a), bármiféle viszonzást a jövőben (Garay 2009), nem rokonsági viszonyhoz kötött, nem mellékterméke egy önző cselekedetnek (lásd „by-product” altruizmus Fruth és Hohmann 2002), és nem olyan egyedek között történik, akik közösen nevelik kicsinyeiket (Burkart et al. 2007).

1.4.1. Az irigység és az adakozás

Először ismertetek egy humán kísérletet (Dawes et al. 2007), 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. Eztán a résztvevők, névtelenül, három lehetséges akció egyikét választhatták: nem csináltak semmit, adakoztak vagy kárt okoztak. A *neutrális közönyös* nem csinált semmit. Az *adakozó* saját $-c$ költségén segít valakinek, akinek a nyeresége b . A *rosszindulatú* saját $-c$ költségén árt valakinek, akinek 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:

	árt	ad
szegény gazdagnak	28,2% Irigység	17,2% Klütaimnésztra-stratégia
gazdag szegénynek	13,6% Rosszindulat	31,7% Adakozás

1.4.1. táblázat: Az egyszerűség okán írtam be a fenti táblázatba, mely cselekedetet, viselkedést minek nevezem. Például, *Klütaimnésztra-stratégiát* követ valaki, ha ő sikertelen, akkor adakozik a legsikeresebbnek, de sem nem irigy, sem nem rosszindulatú. Jelen szakaszban azt vizsgáljuk meg, hogy a táblázatban bevezetett viselkedések mikor lesznek evolúciósan előnyösek. Vegyük észre, hogy az irigység és az adakozás csökkenti az egyedek közötti különbséget, míg a rosszindulat és a Klütaimnésztra-stratégia növeli azt.

Tekintsünk egy aszexuális populációt. Megjegyzem, e feltétel kizárja a nemektől függő emberi irigység vizsgálatát. Ismeretes, a férfiúi irigység főképpen anyagi forrásokra, státuszra és szexuális teljesítményre, míg a női irigység főképpen a szexuális vonzerőre (ruhák, ékszerek) irányul (Hill és Buss 2006). Az egyedek viselkedése függjön saját és társa sikerének különbségétől, azaz tekintsük az „*other-regarding preference*”-t a fenotípusnak! Ehhez nyilvánvalóan az kell, hogy az egyedek pontosan ismerjék társaik nyereségét (pl. mennyi

élelmet halmozta fel, hány gyermekük van). A kölcsönhatás kettőnél több egyedet tartalmazó csoportokban történik. Bár ismert, hogy az együttműködés evolúciója során az egyenlőtlenségtől való averzió fontos szerepet játszhatott (Fehr és Fischbacher 2003; Taylor et al. 2007; Johnson et al. 2009), most nem tekintjük a fogolydilemmát mint a nyereség forrását. Most egy egyszerű sorsolással áll elő az egyedek nyeresége (vö. Dawes et al. 2007; Lehmann 2001). A véletlen forráskiosztás fontos, hiszen ez fog különbségeket generálni az egyedek között. Továbbá nem ismétléses játékot tekintünk, így nincs lehetősége a jövőbeli bosszúnak (Li et al. 2010), büntetéseknek (Scheuring 2010) vagy szociális normáknak (Ohtsuki és Iwasa 2006). Az egyedeknek legyen genetikailag rögzített a stratégiájuk és minden azonos genotípusú egyednek azonos a kifizetése. Ehhez az kell, hogy az egyedek képességei, adottságai között ne legyen különbség, azaz ugyanolyan erősek, agresszívek, ugyanúgy tudnak ártani, kárt okozni, stb.). Az irigy és a rosszindulatú típusok kárt okoznak társaiknak. A károkozás most legyen költséges cselekedet, ami a kárvallottnak csökkenti a rátermettségét, például elpusztítja az összegyűjtött, elraktározott ételét, vagy megöli a célszemély gyermekét. A fő szempont az, hogy a károkozás nem hoz egyik érintettnek sem közvetlen hasznot, viszont költséges.

Az irigység feltételes rosszindulat

Annak támogatására, hogy az irigységnek lehetnek evolúciós gyökerei, két példát említenék. Ha a mexikói Tzintzuntzan faluban egy asszony terhes, akkor ezt a családjá, amíg lehet, addig titokban tartja, amikor már nem titkolható, a család sohasem büszkélkedik a terhességgel, mivel az újszülöttek nagyon kíváncsiak, és az anya meg a baba is szenvedhetnek mások irigységétől (Foster 1967). A csimpánzoknál előfordul, hogy egy nőstény megöli egy másik nőstény kicsinyét (Townsend et al. 2007; Pusey et al. 2008). Ennek közvetlen hatása az lehet, hogy csökken a forrásokért folytatott verseny. Közvetett hatása pedig az, hogy így a gyermekgyilkos anya növeli saját utódainak relatív arányát a következő generációkban (Dobson et al. 2000).

Az irigység jól ismert az emberi közösségekben (Schoeck 1966), tiltják a monoteista vallások (lásd Tíz Parancsolat), fontos szerepet játszik a bűnözésben, a közgazdaságban, a forradalmakban (Schoeck 1966) és a népi történetekben, ahol egy fontos indok, hogy a „kiirtandó” célcsoport a múltban igazságtalan előnyöket élvezett (Dutton et al. 2005).

A darwini evolúcióban a rátermettség függ a túléléstől és az utódszámtól, ezért a károkozás vagy a célzott egyed összegyűjtött élelmének, vagy utódjának elpusztítása.

Definiáljuk most a *rosszindulatú fenotípust*: saját kárán feltétel nélkül okoz kárt úgy, hogy nincs belőle konkrét előnye.

Irigység (Smith és Kim 2007) akkor ébred az emberekben, amikor összehasonlítják saját tulajdonukat mások tulajdonával. Az irigy ember titkolja, ha kárt okoz valakinek (Schoeck 1966). A névtelenség fontos feltétel a humán kísérletekben is (Dawes et al. 2007), ami kizárja a károkozás megtorlását. Erre támaszkodva, a következő definíciót adjuk az *irigy fenotípusra*: az irigy csak azoknak okoz kárt, akik sikeresebbek nála, a károkozás valószínűsége nő a fitneszkülönbséggel, és eltitkolja tettét. Megjegyezem, a fitneszkülönbség nemcsak az embernél növeli az irigység fokát (Vickery et al. 2003). A kannibál háromtűskés pikó (*Gasterosteus aculeatus*), ha fajtársának több ikrája van, akkor több ikrát eszik meg (FitzGerald 1992).

Most tekintsük azt az esetet, amikor minden egyed alapbevétele ugyanabból a véletlen eloszlásból származik, ebben az esetben már lesz kapcsolat az irigység és a darwini relatív előny között.

Legyen a csoportméret $n > 2$ rögzített, és $0 \leq m \leq n$ jelölje az irigyek számát, $N-m$ pedig legyen a közönyösök száma. A közönyös fenotípus nem változtatja meg társa nyereségét (azaz nem mutatja az other-regarding preference-t). Mivel most a bevétel egy véletlen nyereség, így a közönyös stratégia az ésszerű, hiszen ez maximalizálja a bevételt.

Mikor érdemes irigynek lenni? Akkor, ha a várható fitness csökkenése egy irigy egyednek kisebb, mint a közönyösé. Be kell vezetni néhány jelölést. Az irigy egyed megpróbálja megrongálni más tulajdonát. A károkozás valószínűségét jelölje $p(X, Y)$, ahol X az irigy, Y az áldozat fitnessét jelöli. Az irigység fokozódik az egyedek közti különbséggel (Dawes et al. 2007). Mivel nincs információnk a növekedés jellegéről, tekintsük a következő függvényt

$$p(X, Y) = \begin{cases} 0 & \text{if } X \geq Y \\ q(Y - X)^\alpha & \text{if } X < Y. \end{cases}$$

Az egyszerűség kedvéért tegyük fel, hogy kezdetben minden egyed kap egy véletlen fitnessértéket egymástól függetlenül, két különböző érték közül $a_1 > a_2$. Jelölje q a titkos károkozás esélyét. Ha növeljük α -t, akkor az irigyek egyre érzékenyebbek lesznek a fitneszkülönbségre. Az irigységnek azonban ára van, jelölje ezt az árat $c(X, Y)$, de az egyszerűség kedvéért legyen $c(X, Y) = c$. Tegyük fel, hogy minden egyes irigy megpróbál az összes nála sikeresebb egyednek kárt okozni, de csak egyetlen egyszer. A károkozás mértéke legyen $d(X, Y)$, és az egyszerűség kedvéért legyen fix része az áldozat fitnessének,

$d(X,Y) = dY$. Természetesen c , d , q és α nemnegatív paraméterek és az első három általában kicsi. Vegyük észre, sem a neutrális, sem a rosszindulatú stratégia átlagosan nem csökkenti az egyenlőtlenségeket a csoporton belül, de az irigység igen, ha a károkozás ára kisebb, mint maga a kár, $c < da_2$, de nem eredményez teljes egyenlőséget.

Irigyek és közönyösök

Most irigyeknek és közönyösöknek egy jól kevert populációját vizsgáljuk. Két esetet tekintünk:

Először tegyük fel, hogy a károkozás additív (Dawes et al. 2007), azaz az irigyek különböző támadásainak hatása összeadódik, részletesebben, ha egy egyednek az alapfitnesze Y volt, és őt megtámadta k számú irigy, akinek a fitnesze rendre $X_1, X_2, \dots, X_k$, akkor az áldozat elszenvedett kára

$$d(X_1, Y) + d(X_2, Y) + \dots + d(X_k, Y) = kdY.$$

Az irigyek előnye abból adódódik, hogy senki sem okoz magának kárt, tehát átlagosan a közönyösöket eggyel több kártétel érheti, mint az irigyeket. Így az irigység elterjed, ha egy irigy egyedre nézve a kártételek várható ára kisebb, mint az elszenvedett károk várható összege. Ez az állítás összhangban van Hamilton eredményével (Hamilton 1970, 1971b), szem előtt tartva, hogy esetünkben az irigyek mind az irigyeknek, mind a közönyösöknek azonos valószínűséggel okoznak kárt. Azt találtuk, hogy az irigyek telítődés nélkül terjednek akkor és csak akkor, ha

$$c < \frac{a_2}{n-1} d,$$

függetlenül attól, hogy hány irigy van a populációban. Ez azt jelenti, ha a fenti egyenlőtlenség igaz, akkor az irigy fenotípus szigorú ESS; ha nem igaz, akkor a közönyös fenotípus szigorú ESS. Továbbá, mivel az irigység feltételes rosszindulat, a csak rosszindulatú egyedeket tartalmazó csoportban több kártétel történik, mint a csak irigyekből álló csoportban, így az irigység csökkenti a rosszindulatú versengés árát (azaz a károkozás árának és kártétel értékének összegét).

Másodszor tegyük fel, hogy a károkozás multiplikatív, és a kumulatív kár független a károkozások sorrendjétől, akkor k független károkozásnak eredménye a $1 - (1-d)^k$. Most az irigység akkor terjed el, ha az összes károkozás ára plusz az $m-1$ irigytől elszenvedett kár kisebb, mint az m irigytől elszenvedett kár, formálisan

$$c < \left(1 - \frac{1}{2}(a_2 - a_1)^\alpha qd\right)^{k-1} \frac{da_2}{n-1}.$$

Ez feltétel függ attól, hogy hány irigy van a csoportban, így most létezik kevert evolúciósan stabilis állapot. Az $a_1=1$, $a_2=2$, $n=10$, $\alpha=1$, $q=0.1$ és $d=0.2$ paraméterértékek mellett az 1.4.2. táblázat tartalmazza az irigység árának küszöbértékeit. Ha c kisebb, mint a c_m küszöb, akkor az irigység elterjed, ellenkező esetben a közönyös lesz a jobb.

k	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
c_k	0.04444	0.04400	0.04356	0.04312	0.04269	0.04226	0.04184	0.04142	0.04101	0.04060

1.4.2. táblázat: Küszöb értékek az irigység árára

Például, ha $c_m=0.04269$, akkor $m=5$ a kevert ESS, azaz ha az irigyek száma kisebb, mint 5, akkor az irigyek száma nő, ha nagyobb, mint 5, akkor a közönyösök száma nő. Csupán összehasonlítás végett: ha $c < 0.04444$, az additív modellben azonos paraméter mellett az irigy fenotípus szigorú ESS (irigység jobb minden m -re).

Megjegyzem, ez a modell is jól példázza, hogy a klasszikus evolúciós mátrixjátékok 8. feltétele (a kifizetések additívak, azaz az egymást követő kölcsönhatások nyereményei összeadódnak) lényegesen befolyásolja a klasszikus modell jóslatát.

A közönyös, az irigy meg a rosszindulatú

Legyen most a hatás additív, és tekintsük a közönyösök, az irigyek és a rosszindulatúak egy kevert populációját. Ha a kártétel ára nagyobb, mint a kártétel, akkor a közönyös nyer. Ha kártétel nagyobb, mint kártétel ára, akkor a rosszindulatú nyer, mivel a feltétel nélküli kártétel jobban növeli a relatív előnyt, mint az irigy feltételes károkozása. Következésképpen az irigy és a rosszindulatú fenotípusok sohasem élhetnek együtt ebben a modellben.

Most szeretném megmutatni, hogy a Hamilton-féle rokonszelekció gondolköre releváns ebben a kérdésben. Legyen az *irigy-rosszindulatú* stratégia a következő: irigy a testvéreivel és gonosz a nem testvérekkel. Nyilván az egyedeknek tudniuk kell, kik a testvéreik és kik nem azok, és ami fontos, hogy a viselkedés függ a rokonsági foktól. Azt találtuk, hogy kevert populációkban az irigy-rosszindulatú fenotípus kiszelektálja a közönyös és a rosszindulatú fenotípusokat, mivel a családokon belül kevesebb a károkozás, mint a

családokon kívül, feltéve hogy az irigy-rosszindulatú egyedek képesek nem nulla valószínűséggel ($\lambda > 0$) felismerni családtagjaikat.

Ha $\lambda = 1$, akkor az, hogy egyszerre megfigyelhessük az irigy és rosszindulatú károkozásokat, függ a csoport és a család méretétől is. Ha az ökológiailag meghatározott csoport mérete nagyobb, mint a család mérete, akkor e két viselkedési módot egyszerre is láthatjuk. Ha viszont csak családok alkotják a csoportokat, akkor a csoportokban kellő idő eltelte után csak irigy károkozást figyelhetünk meg, mivel minden család csak irigy-rosszindulatú fenotípusú egyedekből fog állni. Nyilván egyetlen irigy-rosszindulatú családban a rosszindulatú mutánsnak relatív előnye van a nem mutáns családtagjaival szemben. A következő generációban azonban a rosszindulatú mutánsnak már minden családtagja rosszindulatú, és így már hátrányba kerül a rosszindulat.

Evolúció irigy populációban

Tekintsünk most egy irigy populációt, ahol a hatás additív. Most egy háromlépéses játékot tekintünk, ahol e lépések sorrendje rögzített:

1. Véletlen nyeremény: Minden egyed egy véletlen sorsoláson kap élelmet (a_1 -et vagy a_2 -öt).
2. Adakozás: Az irigy-adakozó típus minden szegényebb egyednek növeli a fitnessét (például egy rögzített mennyiségű ételt ad).
3. Károkozás: Minden irigy-adakozó és irigy egyed azonos irigységi szabályt használva csökkenti azon egyedek fitnessét, akik sikereesebbek, mint ők.

Első szempillantásra a fenti lépések rögzített sorrendje erős megkötésnek tűnik, de nem ez a helyzet. Tekintsünk ugyanis két adakozó típust! Az első amint sokat nyer, egyből adakozik. A második nem adakozik azonnal, így lesz egy időszak, amíg nagy fitnesskülönbség lesz a játékosok között. Következésképpen, a várakozó-adakozót több kártétel éri az irigy populációból, mint az azonnal-adakozót. Ezért tehetjük fel, hogy az adakozás megelőzi a kártételeket.

Klütaimnésztra stratégia

Aiszkhülosz drámájában, amikor Agamemnon hazaérkezett a trójai háborúból, felesége Klütaimnésztra, aki meg akarta őt ölni, ezért fel akarta kelteni férje iránt az emberekben az irigységet, hogy ez által pusztítsa el Agamammont (Schoeck 1966). Továbbá, Dawes és munkatársai (2007) humán kísérletében, 16.9%-ban a szegények adtak a gazdagoknak (lásd az 1.4.1. táblázatot). A következőképpen definiáljuk a Klütaimnésztra stratégiát: Amikor Klütaimnésztra típusnak alacsony a fitnessze, akkor a legsikereesebbnek ad b -t, de sem nem

rosszindulatú, sem nem irigy. A Klütaimnésztra típus rendelkezik other-regarding preference-szel, de nem csökkenti a csoporton belüli különbségeket, hiszen a szegényt még szegényebbé, a gazdagot még gazdagabbá teszi. Nyilván a közömbös és a rosszindulatú populációkban kiszelektálódik. Ezzel szemben irigy populációban a legsikeresebb, akit a Klütaimnésztra adakozása még sikeresebbé tett, az irigyek céltáblája lett, következésképpen az irigyek csökkenteni fogják a fitneszt. 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. Azt találtuk, ha

$$d < (n-1)c, \text{ és } 2n < (k-1)qd + (n-2)qc,$$

akkor a Klütaimnésztra-stratégia nyeri a darwini versenyt $(n-k-1)$ közönyös és k irigy ellenében. Más szavakkal: a Klütaimnésztra-stratégia elterjed, ha a csoportban $(n-k-1)$ közönyös és k irigy van.

Az adakozás feltételhez kötött jótékonykodás

A jótékonykodás költséges adakozás, amely növeli az átlag alatti egyedek bevételét (túlélését élelemadakozás esetén) és altruista viselkedés, hiszen más egyed fitneszt növeli az adakozó fitneszköltségén. Nyilván az adakozás csökkenti a különbségeket a csoporton belül, hiszen az adott érték kétszeresével csökken az adakozó és a kedvezményezett közötti különbség. Nyilván a közönyös és a rosszindulatú rezidens populációban az adakozás csökkenti az adakozó relatív előnyét és így nem tud elterjedni. Ezzel szemben az irigy-adakozó egyrészt ad egy sikertelenebbeknek, másrészt kárt okozva elvesz a sikeresebbektől. Tegyük fel, hogy az adakozás és a kártétel additívan növeli, illetve csökkenti az egyedek fitneszt. Tekintsünk egy n tagú csoportot, melyben k irigy-adakozó és $n-k$ irigy egyed van. Azt találtuk, ha az adakozás mértéke relatíve kicsi a fitnesz különbséghez képest (más szavakkal: nincs túladakozás, azaz adakozás után az adakozó még mindig sikeresebb marad, mint a kedvezményezett), formálisan

$$nb < a_2 - a_1,$$

és a kártétel ára kicsi abban az értelemben, hogy minden k esetén az

$$n + \frac{n^2 - k(n-2)}{2}qc < \frac{n^2 + k(n-2)}{2}qd$$

egyenlőtlenség teljesül, akkor az irigy-adakozó lecseréli az irigy fenotípust (elterjed a rezidens irigy populációban, és végül uralkodó típusná válik). Általában van egy előzőnölhetőségi küszöb az adakozásra nézve, ez alatt a küszöb alatt az irigy fenotípus az ESS, fölötté az irigy-adakozó. Ennek oka az, hogy amikor m sikeres irigy-adakozó

mindegyike ad b értékű adományt t sikertelen irigynek, akkor a fitneszkülönbség az adakozók és a kedvezményezettek között $tb + mb$ -vel csökken. Ezért ha az adakozók száma nő, akkor a fitneszkülönbség csökken, emiatt meg a kártételek valószínűsége is csökken. Úgy is fogalmazhatnánk, hogy modellünkben az adakozás egy „megvesztegetésszerű” viselkedés, amely csökkenti a különbséget a sikeres és a sikertelen egyedek között, ezzel csökkentve a károkozás valószínűségét, és végső soron azt éri el, hogy az irigyek „közönyösebbek” legyenek a mások sikere iránt.

1.4.2. Mikor ne legyünk se gonoszak se irigyek? Többszintű szelekciós modell

Az előző modellben azt láttuk be, melyek a rosszindulat és az irigység evolúciós előnyei. Ezzel szemben széleskörűen elfogadott, hogy a természetben viszonylag ritkán figyelhetők meg rosszindulatú stratégiák (Jensen 2010). Emberi szemszögből az irigység negatív tulajdonságnak minősül, és például egyes tételes vallások tiltják (lásd Tíz Parancsolat). Felvetődik tehát e szakasz kérdése: Van-e olyan darwini szelekciós szituáció, amikor a rosszindulat és az irigység kiszelektálódik? Nyilván plusz struktúrát kell még figyelembe venni, hiszen a csoporton belüli versengésben a rosszindulat győzött az 1.4.1. szakasz modelljében.

Most egy többszintű evolúciós játékot fogunk vizsgálni. A többszintű szelekciós szituációban (Okasha 2006) 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 és Wilson 2007), esetünkben a ragadozók támadásai. Tekintsünk egy területvédő fajt, ahol a szaporodás a csoporton belül történik, és a csoporttagok között az 1.4.1-ben leírt kölcsönhatások valósulnak meg. A fiataloknak meg kell élniük a szaporodási kort, ehhez túl kell élniük a ragadozók támadásait. Feltesszük, hogy a csapaton belül zajló kölcsönhatások és a csapatokat érő hatások matematikai értelemben függetlenek. 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). Megemlítettem, a nagyobb csapatokban a ragadozótámadás túlélésének a valószínűsége nagyobb lehet, hiszen a „több szem többet lát” elve (Treves 2000) okán nagyobb a menekülés esélye; továbbá a tömeg összezavaró hatása okán (Smith és Warburton 1992) is csökken egy támadás sikere, így végül nagyobb csapatban nagyobb a túlélési esély.

Most meg kell adni a szelekciós szituációt. Én a szelekciós szituáción mindazokat a feltételeket értem, amelyek ahhoz kellenek, hogy ki tudjuk számítani a fenotípusok átlagfitneszét. Ez természetesen sokszintű szelekció esetén sok a feltétel, amelyeket a most következő 5 pontban sorok fel.

1. Szaporodási időszak: n felnőtt egyed alkot egy csoportot, így a csoportméret rögzített. A szaporodási időszakban a csoporton belül zajló kölcsönhatások egy evolúciós játékkal megadhatók. Jelölje R a rezidens, M a mutáns fenotípust, és a kevert csoportban legyen n_R rezidens és $n_M < n$ mutáns egyed, nyilván $n = n_R + n_M$. A csak rezidenseket tartalmazó csoportban a rezidens típus átlagos egyedi termékenységét jelölje $w_R(n, 0)$. A rezidensek és mutánsok kevert csoportjában e típusok átlagos termékenységét jelölje rendre $w_R(n_R, n_M)$ és $w_M(n_R, n_M)$.

2. Túlélési időszak: Mielőtt a fiatal egyedek egy új szaporodási csoportot formálnak, ragadozók támadásait kell túl élniük. Feltesszük, hogy e túlélési folyamat és az evolúciós játék a szaporodási szakaszban függetlenek és minden egyes, azonos csapathoz tartozó fiatalnak azonos a túlélési valószínűsége, amely csak csoportjának méretétől függ. Formálisan, az egyedi túlélési valószínűségek függvényét jelölje

$$P: n_i \rightarrow [0, 1], \text{ ahol } n_i \text{ a megtámadott csoport mérete.}$$

3. Új csoport kialakulásának szabálya: Mivel most csak az evolúciós stabilitást vizsgáljuk, azaz arra keresünk feltételt, hogy a ritka mutáns haljon ki, a csoport kialakulási szabályai nem játszanak fontos szerepet.

4. Mutációs folyamat: Mivel a mutáció ritka, első pillantásra nem kell feltétlenül figyelembe venni a mutáns-mutáns kölcsönhatásokat, hiszen a csoportméret rögzített. Tekintsünk most G számú n méretű csoportot és jelölje a mutációs rátát μ . Ekkor a mutánsok száma a csoportokban binomiális eloszlást követ, és annak a valószínűsége, hogy egy adott csoportban pontosan m számú mutáns legyen $q_m := \binom{n}{m} \mu^m (1 - \mu)^{n-m}$. Ha μ nagyon kicsi n -hez képest, akkor minden k -ra $q_k > q_{k+1}$, azaz a legvalószínűbb, hogy a csoportban nincs mutáns, aztán ennél kisebb valószínűségű, hogy egy, aztán hogy kettő és így tovább. Ha azonban G elég nagy, akkor nem zárhatjuk ki, hogy a csoportok egynél több mutánst tartalmazzanak. Továbbá ha G és n nem túl nagyok, akkor eltekinthetünk attól, hogy kettőnél több mutáns van.

5. Szelekciós hatókörnyezet: Amikor majd egy fenotípus az átlagos fitnessét számítjuk ki, meg kell mondanunk, hány darab csoport határozza meg az átlagfitnesszt. A probléma az, hogy tetszőleges számú csoportot lehet elhelyezni egy síkon. Ha a mutáció ritka, akkor a mutánsokat tartalmazó csoportok átlagosan mesze vannak egymástól. A síkon feloszthatjuk nem átfedő módon a teljes populációt úgy, hogy minden részpopulációba csak egyetlen kevert (mutáns és rezidens egyaránt tartalmazó) csoport kerüljön. Jelölje K a csak rezidens típusból álló csoportok átlagos számát a kevert csoport környezetében (az osztályozás során kapott nem átfedő részpopulációkban). Nyilván K függ a mutációs rátától. Mivel $G(1-\mu)^n$ és $G(1-(1-\mu)^n)$ várható értéke a mutánsokat tartalmazó és nem tartalmazó csoportok számának, így

$$K_\mu \approx \frac{(1-\mu)^n}{1-(1-\mu)^n}.$$

Megemlítem, hogy van egy további komplikáció is, ha a populáció kicsi, például egy szigeten él, akkor előfordulhat, hogy $K_\mu \gg G$. Most csak a két szélsőséges esetet vizsgáljuk, amikor K tetszőlegesen nagy, illetve $K=1$.

Szelekció a csoporton belül

Most ismét tekintsük a fenti 3-lépés játékot, ahol az irigyek károkozási valószínűségét azonos szabály adja meg, mint az előző alszakaszban. A különbség annyi, hogy most csak a következő fenotípusokat tekintjük:

1. Rosszindulatú: Feltétel nélkül kárt okoz mindenkinek.
2. Irgy: Csak a sikeresebbeknek okoz kárt.
3. Közönyös: Nem okoz kárt és nem adakozik.
4. Adakozó: Csak adakozik.

A paraméterek is legyenek azonosak, egy kivétellel! Az adakozáskor, az adakozó költsége legyen b , de a kedvezményezett nyeresége legyen most B . Gondoljunk éhínség idejére, amikor kis mennyiségű élelem lényegesen növelheti az életben maradás esélyét. Amúgy az altruizmus evolúcióját vizsgáló modellek általános feltétele, hogy $b < B$ legyen.

Többszintű szelekciós ESS

Tekintsük az általános esetet, amikor a csoporton belüli kölcsönhatás és a csoportmérettől függő predációs nyomás együtt határozza meg a típusok átlagos fitnessét! Ekkor a rezidensek és a mutánsok átlagos fitnesszei a következők:

$$\overline{W}_R := \frac{KnP(w_{RT})w_R(n,0) + n_R P(w_{MT})w_R(n_R, n_M)}{Kn + n_R}$$

$$\overline{W}_M := \frac{P_M(w_{MT})n_M w_M(n_R, n_M)}{n_M} = P_M(w_{MT})w_M(n_R, n_M),$$

ahol $w_{RT} := nw_R(n,0)$, és $w_{MT} := n_R w_R(n_R, n_M) + n_M w_M(n_R, n_M)$ teljes utódszámot jelenti a csak rezidenseket tartalmazó és a kevert csoportokban. Mivel nem átfedők a generációk, így a fitness a következő generációt megért leszármazottakból számítandó. Vegyük észre, hogy $\overline{W}_R$ jobboldalának számlálója nem más, mint a következő generációt megélt rezidens felnőtteinek a száma, akik a $K+1$ csoport valamelyikében születtek.

Követve a darwini dogmát, a következőt mondhatjuk: A rezidens fenotípus *ML-ESS*, ha relatív előnye minden kellően ritka mutáns fölött pozitív, formálisan

$$\overline{W}_R - \overline{W}_M > 0,$$

vagy részletesebben kiírva

$$Kn[P(w_{RT})w_R(n,0) - P(w_{MT})w_M(n_R, n_M)] + n_R P(w_{MT})[w_R(n_R, n_M) - w_M(n_R, n_M)] > 0.$$

Tetszőlegesen nagy K , tetszőlegesen kis mutációs rátával

Ha a mutációs ráta tart 0-hoz, akkor $K \rightarrow +\infty$. Ebben az esetben, a fenti relatív előny akkor és csak akkor szigorúan pozitív, ha teljesülnek az alábbi feltételek:

(i) *Egyensúlyi feltétel*: Minden lehetséges mutáns esetén

$$P(w_{RT})w_R(n,0) - P(w_{MT})w_M(n_R, n_M) \geq 0.$$

(ii) *Stabilitási feltétel*: Ha valamely mutánsra egyelőség áll fenn az egyensúlyi feltételben, akkor arra a mutánsra legyen igaz, hogy

$$w_R(n_R, n_M) - w_M(n_R, n_M) > 0.$$

Az egyensúlyi feltétel azt követeli meg, hogy a rezidens csoport magasabb egyéni fitnesszt biztosítson tagjainak, mint a kevert csoport a mutánsainak. Ha feltesszük, hogy a túlélési valószínűségeket megadó függvény monoton növekszik a csoport létszámával, akkor az egyensúlyi feltétel azt követeli meg, hogy a mutáns egyszerre ne tudja saját és csoportja termékenységét növelni. A stabilitási feltétel azt igényli, hogy a kevert csoportban a rezidens termékenysége nagyobb legyen, mint a mutánsé.

Többszintű szelekció esetén, a csoporton belüli verseny és a csoport által meghatározott túlélés nyilván egyszerre befolyásolja a típusok evolúciós sikerét. Megmutattuk azonban, hogy ha a mutáció elegendően kicsi, akkor bármely a csoporton belül játszott játékhoz található olyan P túlélési függvény (amely szigorúan nő a csoport teljes termékenységével), amely biztosítja, hogy a csoporton belüli játék azon stratégiája legyen az ML-ESS, amely maximalizálja a csoport termékenységét. Ez esetünkben azt jelenti, hogyha nagy a predációs nyomás, akkor az adakozó legyőzi a közönyöst, az irigyet és a rosszindulatút is.

Véges populáció, véges $K=1$ értékkel

Most az a kérdés vetődik fel, mi történik, ha a populáció nem tetszőlegesen nagy és a mutáció nem tetszőlegesen kicsi? Ebben az esetben is használható a darwini dogma (egy fenotípus elterjed, ha nagyobb a fitnessze, mint az átlagnak), de mivel a mutációs rátával nem tarthatunk nullához, a fenti ML-ESS definíció analitikus átfogalmazása nem alkalmazható, hiszen feltételei nem teljesülnek.

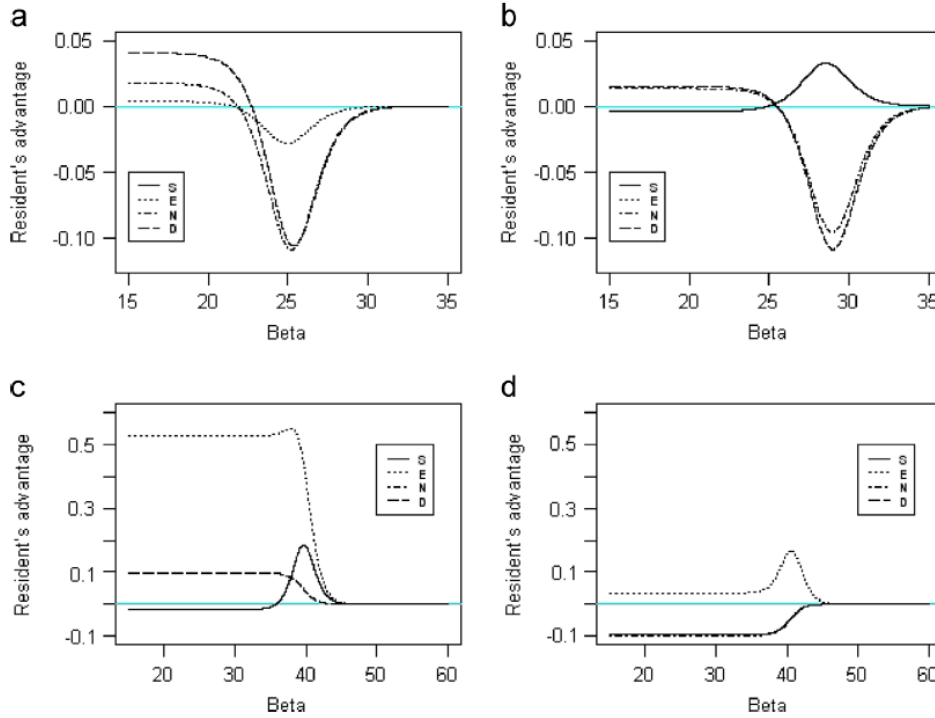
Ezt az esetet szimulációs módszerrel vizsgáltuk. Ehhez szükség van egy egyszerű, elméleti túlélési valószínűség függvényre. Mi a következőt használtuk

$$P(w_T) := \frac{1}{1 + \exp(-(w_T - \beta))},$$

ahol w_T a kérdéses csoport teljes termékenysége és a pozitív β paraméter annak a csoportméretnek felel meg, amikor a csoport tagjainak fele él túl. Vegyük észre, amikor β

nő, akkor a túlélési valószínűség adott csoportméret mellett csökken. Következésképpen β jellemzi a ragadozói nyomást. Annak bemutatására, hogy nemcsak a ragadozó nyomás határozza meg az evolúció végállapotát, két példát adunk meg.

1.4.1. példa: Most az adakozás hatása nem túl nagy. Az 1.4.1. ábra a rezidensek relatív előnyét adja meg β függvényében, és minden más paraméter azonos függetlenül attól, melyik típus a rezidens. $n = 20$, $n_2 = 3$, $a_1 = 1$, $a_2 = 3$, $q = 0.1$, $c = 0.003$, $d = 0.15$, $\alpha = 1$, $b = 0.01$, és $B = 0.06$.



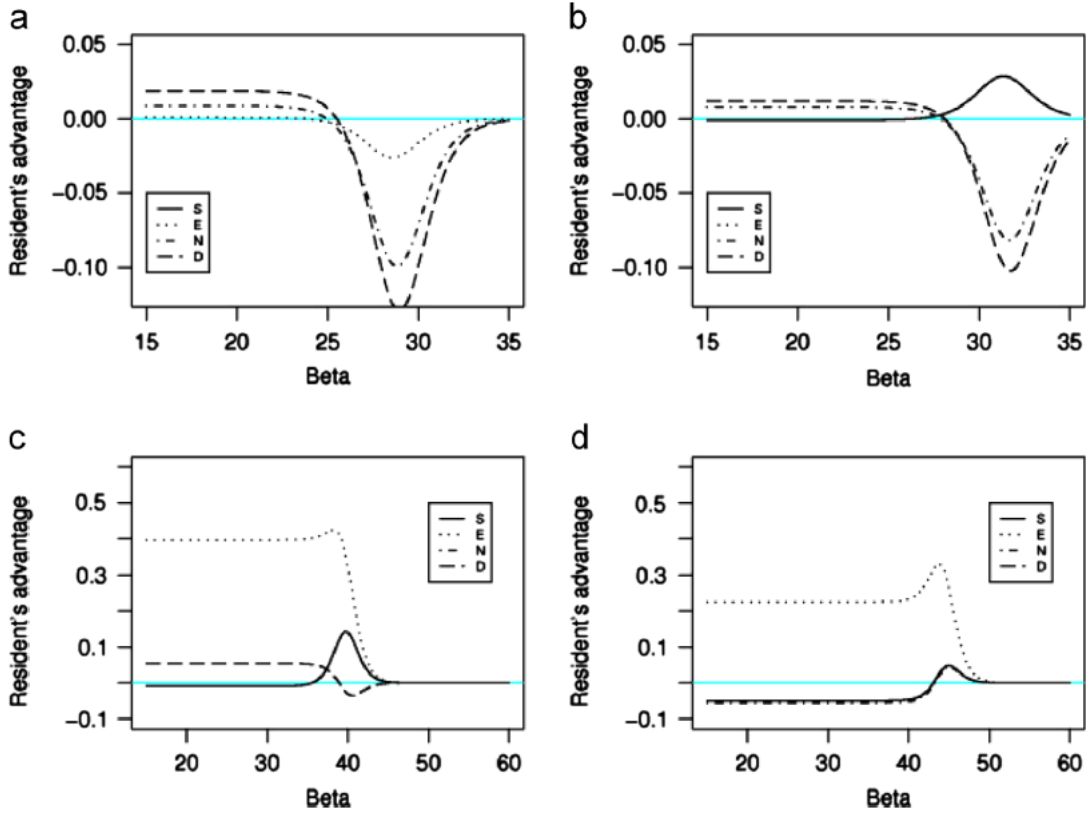
1.4.1. a) ábra a rezidens rosszindulat fenotípus relatív előnyét mutatja a többi ritka mutáns (irigy, közömbös és adakozó) szemben. Azt találtuk, hogy a rosszindulatú stratégia szigorú lokális ML-ESS, ha a predáció intenzitása $\beta \in (0, 21.46)$.

1.4.1. b) ábra a rezidens irigy fenotípus relatív előnyét mutatja a többi ritka mutáns (rosszindulat, közömbös és adakozó) szemben. Azt találtuk, hogy az irigy stratégia szigorú lokális ML-ESS, ha a predáció intenzitása $\beta \in (24.94, 25.48)$.

1.4.1. c) ábra a rezidens közömbös fenotípus relatív előnyét mutatja a többi ritka mutáns (rosszindulat, irigy és adakozó) szemben. Azt találtuk, hogy az közömbös stratégia szigorú lokális ML-ESS, ha a predáció intenzitása $\beta > 35.82$.

1.4.1. d) ábra a rezidens adakozó fenotípus a relatív előnyét mutatja a többi ritka mutáns (rosszindulatú, irigy és közömbös) szemben. Azt találtuk, hogy az adakozó a választott paraméterek mellett soha sem lehet szigorú lokális ML-ESS.

1.4.2. példa: Most adakozás hatása legyen nagyobb, $B=1$. Ekkor, ha kellően nagy mind az adakozás, mind a ragadozó hatása a fiatalok túlélésére, akkor az adakozás is szigorú lokális ML-ESS lehet. A többi paraméter azonos az 1.4.1. példabeli értékekkel.



1.4.2. a) ábra a rezidens rosszindulat fenotípus relatív előnyét mutatja a többi ritka mutánnal (irigy, közömbös és adakozó) szemben. Azt találtuk, hogy a rosszindulatú stratégia szigorú lokális ML-ESS, ha a predáció intenzitása $\beta \in (0, 23.68)$.

1.4.2. b) ábra a rezidens irigy fenotípus relatív előnyét mutatja a többi ritka mutánnal (rosszindulat, közömbös és adakozó) szemben. Azt találtuk, hogy az irigy stratégia szigorú lokális ML-ESS, ha a predáció intenzitása $\beta \in (26.35, 27.88)$.

1.4.2. c) ábra a rezidens közömbös fenotípus a relatív előnyét mutatja a többi ritka mutánnal (rosszindulat, irigy és adakozó) szemben. Azt találtuk, hogy a közömbös stratégia szigorú lokális ML-ESS, ha a predáció intenzitása $\beta \in (35.52, 38.92)$.

1.4.2. d) ábra a rezidens adakozó fenotípus relatív előnyét mutatja a többi ritka mutánnal (rosszindulatú, irigy és közömbös) szemben. Azt találtuk, hogy az adakozó stratégia szigorú lokális ML-ESS, ha a predáció intenzitása $\beta > 43.22$.

Ezután a paramétereket egyenként változtatva megnéztük, hogy a példákban látott eredmények milyen robosztusak. Ha csak az a_2 paramétert változtattuk, mialatt többit nem, a rosszindulatú volt a legjobb bármely ragadozó intenzitás mellett. Azután az irigy stratégia a legjobb, ha alacsony a predáció intenzitása. Tovább növelve az a_2 paramétert a közönyös és az adakozó stratégiák a legjobbak az egyre nagyobb és nagyobb predációs intenzitásra. Hasonlóan, ha csak a c paramétert növeljük (a többit nem változtatjuk), akkor először a rosszindulatú, azután az irigy már nem lesznek a legjobbak bármely predációs intenzitásra. Ha c elég nagy, akkor a közönyös a legjobb kis predációs nyomás estén, és az adakozó a legjobb, ha nagy a predációs nyomás.

Végül a b paramétert növelve azt találtuk, hogy bármely predációs intenzitás mellett az irigy már nem lehet a legjobb. Összességében a közönyös és az adakozó stratégiák nagyon robosztusak a paraméterek változtatásával szemben, míg a rosszindulatú és az irigy stratégiák nagyon érzékenyek, és utóbbiak csak finom paraméterbeállítások mellett optimálisak.

Összefoglalva: Azt találtuk, hogy ha kicsi a predáció hatása a túlélésre, akkor a rosszindulatú a legjobb stratégia. Ahogy nő a predáció hatása, eleinte az irigy, aztán a közönyös és végül az adakozó stratégia lesz az evolúciós kiválasztódás végállapota.

Jegyzetek

1. E fejezet állításainak bizonyítása és a szükséges számítások az alábbi két publikációban található meg:

Garay, J., Móri T.F. 2011. Is envy one of the possible evolutionary roots of charity? Biosystems 106: 28-35.

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.

2. A többszintes szelekciós mechanizmust arra az esetre is megvizsgáltuk, amikor a csoportok közötti területért folytatott harc, háborúk növelik meg a halálozási rátát. Hasonló eredményeket kaptunk erre a szelekciós szituációra is, lásd 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.

1.5. Mátrixjáték időkényszerrel

Mint az 1.3 fejezetben, úgy e fejezet modelljében is sérül a klasszikus evolúciós mátrixmodell 6. feltétele, azaz a kölcsönhatások valószínűsége nem lesz azonos a fenotípusok frekvenciáinak szorzatával.

A valóságban minden kölcsönhatásnak van idővonzata. Ezt általában sem a közgazdasági, sem az evolúciós játékelméletben nem szokás figyelembe venni. Az ökológiában viszont az aktivitásfüggő időkényszerek fontos szerepet játszanak. Gondoljunk csak a Holling-féle funkcionális válaszokra (Holling 1959), amelyek figyelembe veszik, hogy az aktív ragadozók száma kisebb, mint teljes ragadozószám, mivel a sikeres vadászat után a zsákmányt el kell fogyasztani, és meg kell emészteni. Felvetődik a kérdés: Milyen hatása van az időkényszereknek az egy fajon belül zajló játékokra vonatkozó evolúciós stabilitás fogalmára?

Két kutatási terület motiválja e kérdésfeltevést: Egyrészt a kleptoparazitizmusra kidolgozott, igen összetett modellek többsége polimorf modell (Broom et al. 2008, 2009, Broom és Ruxton 1998, Broom és Rychtar 2013). Most egy monomorf modell kerül ismertetésre. Másrészt az elmúlt évtizedekben talán legtöbbet vizsgált játék a fogolydilemma, amely eredeti formájában időkényszerek segítségével van megadva. Ésszerű feltenni, hogy a foglyok pénzért rabolnak. A foglyok viselkedése együtt határozza meg melyikük, mennyi időt tölt börtönben, ahonnan nem lehet rablással pénzt szerezni. Természetes megvizsgálni, vajon a kooperáció evolúciósan stabilis lehet-e, ha figyelembe vesszük, hogy a börtönbüntetés lényegében várakozási idő? Tudomásom szerint mi voltunk az elsők, akik a fogolydilemmát ebből a szempontból is vizsgáltuk.

Általános modell

Tekintsünk páronkénti kölcsönhatásokat! Most minden egyes kölcsönhatásnak legyen két következménye! Egyrészt van egy bevétel, amely növeli az egyed fitneszét (ezt most egy klasszikus mátrixjáték kifizető mátrixa határozza meg). Másrészt minden kölcsönhatás után a játékosoknak várakozniuk kell, és csak a kölcsönhatástól függő várakozási idő letelte után játszhatnak újra. A lényeg: a kölcsönhatásnak két következménye van: bevétel és várakozási idő, és mindkettő függ a kölcsönható egyedek stratégia választásától. A játékosok célja, hogy maximalizálják a nyereségüket, ha hosszú időn át játszanak egy ilyen típusú játékot.

Most adjuk meg formálisan is a játékot! Tekintsünk n tiszta stratégiát, és a fenotípusokat mint kevert stratégiákat e tiszta stratégiákon megadott $\mathbf{p} = (p_1, p_2, \dots, p_n)$ eloszlásokkal, adjuk meg. Ha az egyik játékos az i -edik, a másik játékos a j -edik tiszta stratégiáját használja, akkor az i -edik játékos bevételét jelölje a_{ij} , és várakozási idejét pedig τ_{ij} . (Ez alatt az időtartam alatt nem játszat új játékot az i -edik tiszta stratégiát használó játékos). A lényeg, hogy minden játékosnak két állapota van: aktív és inaktív, és a csak az aktív játékos kész új játékokra. Két mátrix adja meg ezt a játékot: a bevételi mátrix $\mathbf{A} = (a_{ij})_{n \times n}$ és az időkénszermátrix $\mathbf{T} = (\tau_{ij})_{n \times n}$.

Az evolúciós stabilitás heurisztikus levezetése

Kövessük, amennyire csak lehet a klasszikus, mátrixjátékokra vonatkozó alapmodellt. Tegyük fel, hogy az aszexuális populáció kellően nagy, a generációk nem átfedőek. Az egyedek kizárólag a stratégiáikban különböznek, minden más, a természetes szelekció szerint fontos szempontból azonosak.

Tekintsük a monomorf szelekciós szituációt, egy rezidens populációt, amelyben minden egyed fenotípusa $\mathbf{p}^*$. A mutáció kellően ritka, jelölje szokás szerint a mutánsok arányát ε , így a rezidensek aránya $\varepsilon^* = 1 - \varepsilon$. A kölcsönhatás legyen teljesen kevert, de most abban az értelemben, hogy bármely aktív egyed bármelyik másik aktív egyeddel azonos valószínűséggel lép kölcsönhatásba. Úgy is mondhatjuk, hogy az aktív egyedek részpopulációja teljesen kevert. Jelölje a generáció életidejét D , és ez legyen elég nagy, hogy életük során az egyedek kellően sok játékban részt tudjanak venni.

Miután az egyedek befejezték egy kölcsönhatást, elkezdenek társat keresni a következő játékhoz, ez újra időt igényel. E keresési idő függ a keresési folyamattól. Ha például mindkét aktív játékos megteszi az út felét egymás felé, akkor a találkozásukig csak az út felének megtételéhez szükséges időre van szükség, azaz $\tau_s = \frac{\tau_0}{2}$. (Ugyanez igaz, ha az egyedek keresési idői független, azonos átlagú exponenciális eloszlásúak). Természetesen lehetséges, hogy egy aktív egyed egy inaktívat talál, ekkor a keresési folyamat újratezdődik. Egy kölcsönhatás egy keresés kezdetétől a következő keresés kezdetéig tart, ezt egy aktivitási

fordulónak nevezhetjük, időtartama a keresési idő plusz a kölcsönhatás időtartama, azaz $\tau_s + \tau_{ij}$.

A heurisztikus levezetés a következő két feltételen alapszik:

1. *Feltétel:* A teljes populáció stacionárius állapotban van: minden azonos fenotípusú egyednek azonos az aktivitási eloszlása.
2. *Feltétel:* Mindkét fenotípus teljes bevétele a rendelkezésükre álló D idő alatt egyenlőnek tekinthető az átlagos bevételükkel a stacionárius állapotban.

Mind a rezidens, mind a mutáns fenotípusnak fitnessét úgy fogjuk kiszámítani, hogy tekintünk egy rezidens, illetve egy mutáns egyedet, akik az egész populációval játszanak (vö. 1.1. szakasszal). Mivel a kölcsönhatások teljesen keverték, így egy egyednek (fenotípusától függetlenül) a következő találkozási valószínűség-eloszlása van, amely az egész populáció stacionárius eloszlásán alapul

$$(r, \varepsilon - r, r^*, \varepsilon - r^*).$$

Ahol r és r^* az aktív (kölcsönhatásra kész) mutáns, illetve rezidens egyedek relatív gyakorisága, és hasonlóan $\varepsilon - r$ és $\varepsilon - r^*$ az inaktív (kölcsönhatásra nem kész) mutáns, illetve rezidens egyedek relatív gyakorisága. Hangsúlyozzuk, ez a találkozási eloszlás a stacionárius eloszláson alapul, azaz $r, \varepsilon, r^*, \varepsilon^*$ relatív frekvenciák időben állandóak. A fő követelmény az, hogy nem periodikusan változik az egész populációban az aktívok-inaktívok aránya. Valószínűség-számítási szakkifejezéssel a rendszer aperiodikus. Továbbá, a találkozási eloszlás nem függ az rezidens és a mutáns fenotípusától.

Most egy mutáns egyed aktivitási fordulójának várható időtartama

$$E_p = \tau_s + r\mathbf{pTp} + r^*\mathbf{pTp}^*.$$

Valóban, τ_s a keresési idő, amely az új játékosárs megtalálásához szükséges, és r és r^* valószínűséggel talál egy másik aktív mutánst, illetve egy aktív rezidenst, mivel az aktív részpopuláció teljesen kevert. Továbbá átlagosan a mutáns-mutáns és a mutáns-rezidens kölcsönhatások során a mutáns fenotípusú egyednek az átlagos várakozási ideje rendre $\mathbf{pTp}$ és $\mathbf{pTp}^*$. Hasonlóan, egy rezidens egyed aktivitási fordulójának várható időtartama

$$E_{p^*} = \tau_s + r\mathbf{p}^*\mathbf{T}\mathbf{p} + r^*\mathbf{p}^*\mathbf{T}\mathbf{p}^*.$$

Az időkénszer lényegében azt határozza meg, hogy egy egyed élete során hány játékot játszhat. Átlagosan egy mutáns és egy rezidens a D generációs élettartam alatt várható értékben

$$G(\mathbf{p}, \mathbf{p}^*, \varepsilon) = \frac{D}{E_p} \quad \text{és} \quad G(\mathbf{p}^*, \mathbf{p}, \varepsilon) = \frac{D}{E_{p^*}}$$

játékot játszik.

Mivel a kölcsönhatások jól keverték végig a D időtartam alatt (minden aktív egyed azonos valószínűséggel lép kölcsönhatásra a többi aktív egyeddel, azaz aktív mutáns egyeddel r -rel, míg aktív rezidens egyeddel r^* -gal), így élete során egy mutáns egyed teljes bevételének várható értéke

$$G(\mathbf{p}, \mathbf{p}^*, \varepsilon)(r\mathbf{p}\mathbf{A}\mathbf{p} + r^*\mathbf{p}\mathbf{A}\mathbf{p}^*).$$

Valóban, $r\mathbf{p}\mathbf{A}\mathbf{p} + r^*\mathbf{p}\mathbf{A}\mathbf{p}^*$ az átlagos bevétele egy mutánsnak egy aktivitási fordulóban. Hasonlóan, egy rezidens egyed teljes kifizetésének várható értéke

$$G(\mathbf{p}^*, \mathbf{p}, \varepsilon)(r\mathbf{p}^*\mathbf{A}\mathbf{p} + r^*\mathbf{p}^*\mathbf{A}\mathbf{p}^*).$$

Most már fel tudjuk írni az evolúciós stabilitás feltételét: nevezetesen a mutáns fenotípus fitnesze legyen kisebb, mint rezidensek fitnesze, formálisan

$$\frac{r\mathbf{p}\mathbf{A}\mathbf{p} + r^*\mathbf{p}\mathbf{A}\mathbf{p}^*}{\tau_s + r\mathbf{p}\mathbf{T}\mathbf{p} + r^*\mathbf{p}\mathbf{T}\mathbf{p}^*} < \frac{r\mathbf{p}^*\mathbf{A}\mathbf{p} + r^*\mathbf{p}^*\mathbf{A}\mathbf{p}^*}{\tau_s + r\mathbf{p}^*\mathbf{T}\mathbf{p} + r^*\mathbf{p}^*\mathbf{T}\mathbf{p}^*}.$$

Ha a populáció kellően nagy, és mutáció kellően ritka, akkor követve Maynard Smith intuitív definícióját azt mondhatjuk, $\mathbf{p}^*$ ESS, ha minden kellően ritka $\mathbf{p} \neq \mathbf{p}^*$ mutánsra, a fenti egyenlőtlenség teljesül.

Hangsúlyozom, hogy a fenti definíció tartalmazza speciális esetként az eredeti mátrixjátékokra vonatkozó ESS-definíciót. Valóban, ha minden kölcsönhatás ugyanannyi ideig tart, $\tau_{ij} = \tau$ minden i -re és j -re, akkor $E_p = E_{p^*}$, és így visszakapjuk Maynard Smith eredeti, mátrixjátékokra vonatkozó ESS-definícióját (lásd az 1.1.1. definíciót).

Ebben a levezetésben a legfontosabb feltétel az első volt, az, hogy létezik stacionárius eloszlás, hiszen ha az aktív és az inaktív állapotok a populációban ciklikusan változnának,

akkor heurisztikánk nem működne, mert a változások sebessége a cikluson hatással lenne egy kölcsönhatás átlagos kifizetésére éppúgy, mint annak átlagos időtartamára. A második feltétel eléggé ésszerű, hiszen ha létezik stacionárius egyensúly, akkor a konvergencia ehhez általában gyors, továbbá ha a G élettartam eléggé nagy, akkor a rendszernek az egyensúlytól távol töltött ideje relatíve eléggé rövid lesz.

A matematikai nehézség abban rejlik, hogy a stacionárius eloszlás függ a T időkénszermátrixtól, valamint a rezidens és a mutáns stratégiáktól. Most, ha $\varepsilon \rightarrow 0$, akkor $r \rightarrow 0$, és azt kapjuk, hogy

$$\frac{\mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p}^*}{\tau_s + r^*(0) \mathbf{p}^* \mathbf{T} \mathbf{p}^*} < \frac{\mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p}^*}{\tau_s + r^*(0) \mathbf{p}^* \mathbf{T} \mathbf{p}^*},$$

ahol $r^*(0)$ az r^* határértékét jelöli, ha a mutánsok relatív frekvenciája tart nullához, $\varepsilon \rightarrow 0$, így $r^*(0)$ az aktív rezidens egyedek relatív aránya a csak rezidenseket tartalmazó stacionárius populációban.

Most számoljuk ki $r^*(0)$ -t! Ehhez tekintsünk egy csak rezidensekből álló stacionárius populációt! Ekkor egy tetszőleges rezidens egyed egy aktivitási fordulójának a hossza

$$\tau_s + r^*(0) \mathbf{p}^* \mathbf{T} \mathbf{p}^* \text{ körének}$$

Ez alatt az idő alatt ez az egyed τ_s ideig aktív. Következésképpen egy tetszőleges rezidens egyed időarányosan

$$\frac{\tau_s}{\tau_s + r^*(0) \mathbf{p}^* \mathbf{T} \mathbf{p}^*}$$

részben aktív. Mivel stacionárius populációban vagyunk, ez pontosan annak a valószínűsége, hogy egy tetszőlegesen választott egyed aktív, azaz a következő egyenletet kapjuk

$$r^*(0) = \frac{\tau_s}{\tau_s + r^*(0) \mathbf{p}^* \mathbf{T} \mathbf{p}^*}.$$

Ennek egyetlen pozitív megoldása

$$r^*(0) = \frac{2}{1 + \sqrt{1 + \frac{4}{\tau_s} \mathbf{p}^* \mathbf{T} \mathbf{p}^*}}.$$

Így a heurisztikus számolásunk a következő Nash-egyensúlyban végződik: minden $\mathbf{p} \neq \mathbf{p}^*$ mutáns stratégiára

$$\frac{\mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p}^*}{\tau_s + \frac{2}{1 + \sqrt{1 + \frac{4}{\tau_s} \mathbf{p}^* \mathbf{T} \mathbf{p}^*}} \mathbf{p}^* \mathbf{T} \mathbf{p}^*} > \frac{\mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p}^*}{\tau_s + \frac{2}{1 + \sqrt{1 + \frac{4}{\tau_s} \mathbf{p}^* \mathbf{T} \mathbf{p}^*}} \mathbf{p} \mathbf{T} \mathbf{p}^*}$$

Felvetődik a kérdés: Mindig létezik-e, illetve létezik-e egyáltalán a fent megkövetelt időkénszerez ESS? A következő példák hangsúlyozzák a kapcsolatot a klasszikus mátrixjátékok és az időkénszerez mátrixjátékok között.

1.5.1 példa: Tekintsünk egy mátrixjátékot, amelynek teljesen kevert Nash-egyensúlya van, azaz $\mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p}^* = \mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p}^*$ minden $\mathbf{p}$ -re. Ekkor a mátrixjáték kevert Nash-egyensúlyi stratégiája $\mathbf{p}^*$ egyben időkénszerez ESS is akkor és csak akkor, ha $\mathbf{p}^*$ egyúttal kevert Nash-egyensúlya a $\mathbf{T}$ mátrixnak is, azaz minden $\mathbf{p}$ -re $\mathbf{p}^* \mathbf{T} \mathbf{p}^* = \mathbf{p} \mathbf{T} \mathbf{p}^*$ is teljesül.

1.5.2. példa: Ha legalább az egyik $\mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p}^* \geq \mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p}^*$ és $\frac{\mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p}^*}{\mathbf{p}^* \mathbf{T} \mathbf{p}^*} \geq \frac{\mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p}^*}{\mathbf{p} \mathbf{T} \mathbf{p}^*}$ egyenlőtlenség szigorú minden $\mathbf{p}$ -re, akkor $\mathbf{p}^*$ időkénszerez ESS is. Vegyük észre, hogy itt is két játék Nash-feltételét követeltük meg, az egyik a klasszikus mátrixjáték, a másik játéknak pedig $\frac{\mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{q}}{\mathbf{p} \mathbf{T} \mathbf{q}}$ a kifizető függvénye, és e játékoknak azonos a Nash-féle egyensúlyuk, és legalább az egyik Nash-egyensúly szigorú kell, hogy legyen.

1.5.3. példa: Ha $\mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p}^* \geq \mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p}^*$ és $\mathbf{p}^* \mathbf{T} \mathbf{p}^* \leq \mathbf{p} \mathbf{T} \mathbf{p}^*$ közül legalább az egyik egyenlőtlenség szigorú minden $\mathbf{p} \neq \mathbf{p}^*$ esetén, akkor $\mathbf{p}^*$ időkénszerez ESS. Tekintsünk egy pozitív komponensű $\mathbf{A}$ mátrixot, amelyre $\mathbf{p}^*$ szigorú ESS. Legyen $\mathbf{T} = -\mathbf{A} + \mathbf{C}$, ahol a $\mathbf{C}$ mátrix minden eleme $1 + \max a_{ij}$. Világos, hogy a $\mathbf{T}$ mátrix minden eleme szigorúan pozitív, és a $\mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p}^* \geq \mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p}^*$ feltétel maga után vonja a $\mathbf{p}^* \mathbf{T} \mathbf{p}^* \leq \mathbf{p} \mathbf{T} \mathbf{p}^*$ feltétel teljesülését is. Tehát, ebben a speciális

játékosztályban létezik időkényszeres ESS. Vegyük észre, hogy ebben a játékosztályban az egyed képes úgy stratégiát választani, hogy egyszerre tudja maximalizálni a bevételeit és minimalizálni egy aktivitási kör átlagos időtartamát.

1.5.4. példa: Megemlítem, hogy az a klasszikus mátrixjátékokban jól ismert tény, hogy nullösszegű mátrixjátékokban nem létezik ESS (Hofbauer és Sigmund 1998), öröklődik az időkényszeres mátrixjátékokra is.

Társzerzőim folytonos idejű Markov-modellek felhasználásával megmutatták, hogy ha keresési és a várakozási idők független exponenciális eloszlásúak, amelyek várható értékei a $\mathbf{T}$ mátrix megfelelő komponensei, akkor a Markov-folyamatnak mindig létezik stacionárius eloszlása, és határértékben ugyanazt az eredményt adja, mint a heurisztikus számításom.

Foglydilemma mint időkényszeres mátrixjáték

Most azt vizsgáljuk meg, hogy ha időkényszereket is figyelembe veszünk, lehet-e a „nem vall” stratégia evolúciósan stabilis. Két játékot vizsgálunk, és mindkettőben a bűnözők célja egész életük során a legtöbb zsákmányra szert tenni.

Foglyok osztozási játéka

Induljunk ki a foglydilemma eredeti történetéből, és tekintsük a letöltendő börtönbüntetések mint várakozásiidő-mátrixot, azaz

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} \text{Tagad} & \text{Vall} \end{array} \\ \begin{array}{cc} \text{Tagad} & \text{Vall} \end{array} & \begin{array}{cc} 2 \text{ év} & 4 \text{ év} \\ 1 \text{ év} & 3 \text{ év} \end{array} \end{array} \quad \text{így} \quad \mathbf{T} := \begin{pmatrix} 2 & 4 \\ 1 & 3 \end{pmatrix}.$$

Jól ismert a klasszikus mátrixmodell jóslata: „Vall!” Az eredeti történet azonban nem részletezi, hogy a bűnözők, mielőtt letartóztatják őket, mit tehetnének még meg. Ésszerű feltételezni, hogy a zsákmányt elrejtik, és nem felezik el rögtön a rablás után. Ha a bűnözők ismerik a foglydilemmát, megállapodhatnak abban, hogyan osztják szét a zsákmányt, ha letartóztatják őket, és szembe kerülnek a foglydilemmával. Ésszerű feltételezni, mindketten

belegyeznek abba, hogy az kap többet a zsákmányból, aki tagad, ha társa vall. Tekintsük tehát a következő osztozkodási mátrixot

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} \text{Tagad} & \text{Vall} \end{array} \\ \begin{array}{c} \text{Tagad} \\ \text{Vall} \end{array} & \begin{array}{cc} \frac{1}{2} & \frac{1+s}{2} \\ \frac{1-s}{2} & \frac{1}{2} \end{array} \end{array}, \quad \text{így } \mathbf{A} := \begin{pmatrix} \frac{1}{2} & \frac{1+s}{2} \\ \frac{1-s}{2} & \frac{1}{2} \end{pmatrix}.$$

Felvetődik a kérdés, van-e olyan s osztozkodási paraméter, amely esetén a racionális játékos tagadni (azaz kooperálni) fog? Az egyszerűség kedvéért legyen $\tau_0 = 2$ (azaz egy betörés megszervezése hosszú folyamat a börtönbüntetésekhez képest). Ekkor, ha $s \leq s_1 = 0.188$, akkor csak a „Vall” stratégia szigorú ESS. Ha $s \geq s_2 = 0.25$ akkor csak a „Tagad” stratégia szigorú ESS. Ha $s_1 < s < s_2$, akkor létezik egyetlen kevert ESS.

Fogolydilemma időkényszerrel

Most legyen a bevételmátrix a jól ismert fogolydilemmának megfelelő, azaz

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} \text{Kooperál} & \text{Defektál} \end{array} \\ \begin{array}{c} \text{Kooperál} \\ \text{Defektál} \end{array} & \begin{array}{cc} R=3 & S=1 \\ T=4 & P=2 \end{array} \end{array}, \quad \text{így } \mathbf{A} := \begin{pmatrix} 2 & 4 \\ 1 & 3 \end{pmatrix}.$$

Jól ismert, hogy a fogolydilemmát a következő két egyenlőtlenség adja meg: $T > R > P > S$ és $2R > T + S$. Feltehető, hogy $S > 0$, ami csak azt jelenti, hogy a rablás kifizetődő. Az egyszerűség kedvéért legyen $\tau_0 = 2$. Most meg kell adni a várakozási időket. Ha a defektornak eléggé hosszú a várakozási ideje, akkor időátlagban kisebb lehet a teljes bevétel. Másrészt, ha a defektoroknak nő az átlagos várakozási idejük, akkor csökken az aktív defektorok aránya, ezért a kooperátorok közötti kölcsönhatás egyre gyakoribb lesz, ami növeli a kooperátorok bevételét. Az egyszerűség kedvéért tekintsük a következő várakozási mátrixot:

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} \text{Kooperál} & \text{Defektál} \end{array} \\ \begin{array}{c} \text{Kooperál} \\ \text{Defektál} \end{array} & \begin{array}{cc} \tau_{11}=1 & \tau_{12}=1 \\ \tau_{21}=t & \tau_{22}=t \end{array} \end{array}, \quad \text{így } \mathbf{T} := \begin{pmatrix} 1 & 1 \\ t & t \end{pmatrix}.$$

Ebben a játékban, egyrészt ha $t \leq t_1 = 1.872$, akkor a defektor az egyetlen ESS. Másrészt, ha $t \geq t_1 = 4.982$ akkor a kooperátor az egyetlen ESS. Végül, ha $t_1 < t < t_2$ akkor bistabilis a

játék, azaz két tiszta ESS van, mind a csak kooperátorokból mind a csak defektorokból álló rezidens populációk evolúciósan stabilis.

E szakasz elején azzal indítottam, hogy e modellben is sérül a klasszikus mátrixjáték azon feltétele, hogy a kölcsönhatások arányosak a fenotípusok frekvenciáival. Ahogy a példák már kimondatlanul is utaltak arra, hogy most lényegében két mátrixjáték van kombinálva: az egyik a bevétel, ami növelendő, a másik az időátlag, ami csökkenetendő. Ugyanis rövidebb várakozási idők több játékot és így több nyereséget biztosítanak.

Végül megjegyzem, az időkényszerek figyelembevétele mátrixjátékok esetén eleinte egyszerűnek tűnt. Azonban ez volt az egyik olyan feladat eddigi munkásságom során, amely matematikai szempontból sokkal nehezebbnek bizonyult és társszerzőim kellően alapos matematikai felkészültsége nélkül nem is lett volna kezelhető.

Jegyzetek

1. A matematikai bizonyítások és további eredmények itt találhatóak: Garay J., Császár V., Móri T.F. (2016) Evolutionary stability for matrix games under time constraints. J. Theor. Biol. 415: 1–12.
2. Bevezettük és megvizsgáltuk a replikátordinamikának azt a változatát, amely az időkényszeres mátrixjátékokra vonatkozik. Azt már beláttuk, hogy ha csak két tiszta stratégia van, akkor a polimorf replikátordinamikának egyensúlyi helye akkor és csak akkor lokálisan aszimptotikusan stabilis, ha ennek a polimorf egyensúlynak megfelelő monomorf stratégia időkényszeres ESS. A probléma nehézségét az adja, hogy a polimorf populációk stacionárius eloszlása más, mint a monomorf populációk stacionárius eloszlása. Garay, J., Cressman, R., Móri, T.F. Varga, T. (2018) The ESS and replicator equation in matrix games under time constraints. J. Math. Biol. 76: 1951–1973.

1.6. Túlélési játékok: A túlélők dilemmája: fuss vagy védekezz?

A ESS alapmodelljének 8. feltétele az, hogy az egymást követő kölcsönhatások hatásai, nyeresémei összeadódnak. Most olyan modelleket vizsgállok, ahol a kölcsönhatások hatásai összeszorzódnak.

A kooperáció kialakulásának előfeltétele, hogy az egyedek együtt, csoportban éljenek. Hamilton (1971) „önző horda” elmélete a következő magyarázatot adja a csoportok kialakulására: Ha nincs biztonságos menedék, ahova el lehetne rejtőzni egy ragadozó támadása előtt, akkor a legbiztonságosabb, ha egy zsákmány más zsákmány állatok mögé „bújik” el. Így a legbiztonságosabb hely egy lehetőleg nagy csoport közepén van. Lényegében véve, egy zsákmány egyedtársai kárára növelheti saját túlélését, ha a ragadozó más egyeddel lakik jól.

Én a következő kérdést vizsgáltam: Milyen feltételek esetén alakulhat ki kooperatív, illetve altruista védekezés egy önző hordában? Az egyszerűség kedvéért tekintsünk két egyedet! A közös védekezést akkor tekintem altruistának, ha mindkét egyed tisztában van azzal, hogy melyiket támadta meg a ragadozó, és ekkor a meg nem támadott altruista egyed a megtámadott társának saját testi épségének kockáztatásával is segít (Wilson 1975). A közös védekezést akkor tekintem kooperatívnak, ha az egyedek nem tudják, melyiküket fogja megtámadni a ragadozó, és azt kell eldönteniük védekezzenek-e vagy meneküljenek.

A teljesség igénye nélkül megemlítek néhány konkrét biológiai példát a ragadozó elleni közös védekezésre. A vészjelzés altruista tulajdonságnak tekinthető, hiszen míg a jelző egyed felhívja magára a ragadozó figyelmét, addig a csapattársak, időben értesülve a veszélyről, képesek menedéket keresni (Krebs és Davies 1978; Edmunds 1974). Az ijesztgetés, a ragadozó színlelt megtámadása (mobbing, Krebs és Davies 1978; Edmunds 1974) ugyancsak veszélyes védekezési mód. Ismertek esetek, amikor a zsákmányállatok együtt megtámadják a ragadozót (Edmunds 1974). A keleti pézsmatulkok (*Ovibus moschatus*) védekező gyűrűt vonnak a kicsinyek köré farkasfalka támadása esetén. Az afrikai elefántok (*Loxodonta africana*) és a kafferbivalyok (*Syncerus caffer*) védekezés közben meg is ölhetik a rájuk támadó oroszlánokat (Hayward és Kerley 2005).

E fejezetben a következő szelekciós szituációt tekintjük. A ragadozó egy támadás során csak egy prédát képes elejteni. A ragadozó sokszor megtámadja ugyanazt a csoportot, ezért a zsákmányállatok célja túlélni nem egyetlen egy, hanem sorozatos ragadozóátadást.

Tekintsünk azonos zsákmányállatokat, vagyis feltesszük, hogy minden egyed azonos védekezési, menekülési és észlelési képességekkel rendelkezik, így stratégiahalmazaik és kifizetési függvényeik is azonosak. A zsákmányok aszexuálisan szaporodnak, és a viselkedésük genetikailag rögzített. Ez utóbbi feltétel miatt 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) reciprocitás módszere és annak eredményei most nem alkalmazhatók. A csoportokat nem rokon egyedek alkotják, ezért a rokonszelekciós (Hamilton 1964) okoskodás nem használható. Továbbá a csoport kialakulása során semmilyen információval nem rendelkeznek egymásról az egyedek, ezért sem a csoportszelekciós módszer (Nowak 2006), sem a „fenotipikus azonosságon alapuló csoportképződés” (Burtsev és Turchin 2006) módszere nem alkalmazható. Tegyük fel továbbá azt is, hogy az egyedek nem rendelkeznek memóriával, így nem képesek büntetni sem 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 és Johnstone 2002) sem alkalmazható, azaz nem azért kell egy egyednek védekeznie a ragadozó ellen, hogy a csoport tagja lehessen. Hangsúlyozom, hogy az itt felsorolt feltételek kizárják, hogy esetükre alkalmazzuk a most felsorolt, az együttműködés evolúciós kialakulását magyarázó evolúcióelméleti hipotéziseket.

Ismert, hogy a csoport mérete befolyásolja a védekezés hatékonyságát. Általában a csoportméret csökkenésével csökken a csoport védekezőképessége is (Wilson 1975). Most az egyszerűség kedvéért csak két egyedből álló csoportot vizsgálunk. A csoportok csak egyszer alakulnak meg, és ha meghal az egyik egyed, az nem pótlódik. Ez akkor reális feltétel, ha csoportok területvédők (territoriálisak), és a terület tulajdonosa nem alkot új csoportot a betolakodókkal.

1.6.1. Altruista túlélőjáték

Altruista túlélő játék, ha a ragadozó csak egyszer támad

Most matematikai formába öntjük, mi történik egyetlen ragadozó támadás során. Mivel a kéttagú zsákmánycsoportban minden zsákmány azonos, ezért a ragadozó $\frac{1}{2}$ valószínűséggel választ ki egyet közülük, és azt megtámadja. Mindkét zsákmány tudja, kit támadott meg a

ragadozó. A megtámadott egyed védekezik, és nem tudja társára hárítani a támadást (például nem bújhat el mögé). A meg nem támadott egyednek két tiszta stratégiája van:

a) Segít a védekezésben, azaz a megtámadott társának akár saját élete vagy testi épsége árán is segít. E tiszta stratégia nyilván altruista, hiszen egyszerre csökkenti a segítő és növeli a megtámadott életben maradási esélyét. Vegyük észre, ez az altruista védekezés nem ad közvetlen nyereséget (by-product) a segítőnek (Sachs et al. 2004). Altruista segítségnyújtás esetén a ragadozó támadásának négy kimenetele lehet, különböző valószínűségekkel:

Valószínűség	Megtámadott egyed	Segítő egyed
β_1	Túlél	Túlél
β_2	Elpusztul	Túlél
β_3	Túlél	Elpusztul
β_4	Elpusztul	Elpusztul

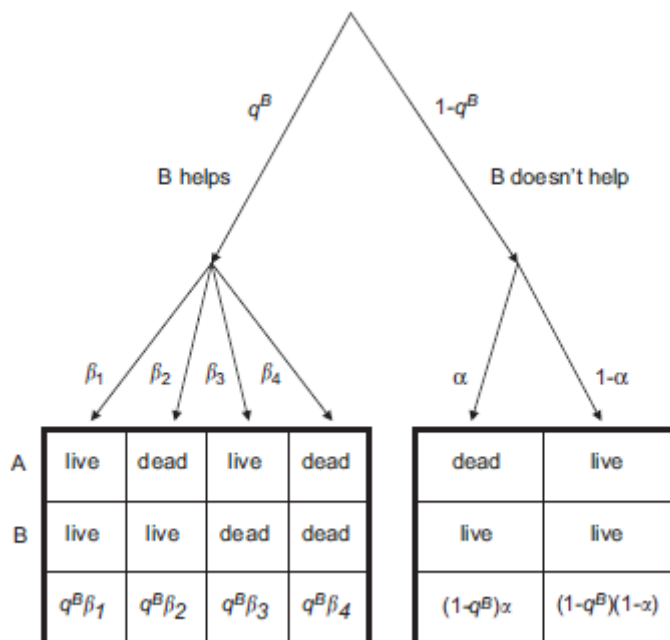
Nyilván $\sum_{i=1}^4 \beta_i = 1$. Aszerint hogy milyen β_2 és β_3 viszonya, beszélhetünk altruista segítségről

ha $\beta_2 > \beta_3$. Ellenben, ha $\beta_3 > \beta_2$, azaz a segítő nagyobb valószínűséggel pusztul el, mint a megtámadott, ezt nevezhetjük „önfeláldozó” segítségnek. A későbbi eredmények ezekre az egyenlőtlenségekre nem érzékenyek.

b) Másik tiszta stratégia az önzés, azaz ha nem segít a megtámadottnak. Ekkor nyilván az önző biztosan túlél. Segítség nélkül a megtámadott egyed α valószínűséggel pusztul el, míg $1 - \alpha$ valószínűséggel túléli a támadást.

Nyilván felteendő a $\beta_2 < \alpha$ egyenlőtlenség, amely azt garantálja, hogy a segítő ténylegesen megnövelje a megtámadott életben maradási esélyét. Továbbá a $\beta_1 > 1 - \alpha$ egyenlőtlenség azt jelenti, hogy az altruista segítségnyújtás növeli a csoport túlélési esélyét. Az $\beta_1 > 2(1 - \alpha)$ egyenlőtlenség szinergizmust jelent, hiszen két egyed védekezése nem additívan növeli közös túlélésük esélyét (Kun et al. 2006).

A könnyebb kezelhetőségért nevezzük el a csoport két tagját A-nak és B-nek. Jelölje $q_A \in [0,1]$ és $q_B \in [0,1]$ az A és a B egyedek kevert stratégiáját. Tehát az A egyed q_A valószínűséggel fog segíteni a B-nek. Az 1.6.1.1. ábra áttekinti, mi történik egy támadás során.



1.6.1.1. ábra: Tekintsük azt az esetet, amikor a ragadozó az A egyedet támadta meg. Ekkor a B egyed vagy segít, vagy nem segít, rendre q_B , illetve $1-q_B$ valószínűségekkel. Ha B segít, akkor $q_B \beta_1$ annak a valószínűsége, hogy mind a két egyed túlélje a támadást, és így tovább. Hasonló folyamat valósul meg, ha a ragadozó a B egyedet támadja meg.

Az 1.6.1.1. ábráról leolvasható mi történik egy adott támadás esetén, ha a ragadozó az A egyedet támadja meg. Ekkor a B egyed túlélési valószínűsége

$$P(B \text{ survives} | A) = q_B(\beta_1 + \beta_2) + (1 - q_B).$$

Mivel $\beta_1 + \beta_2 < 1$, így ez a túlélési valószínűség szigorúan monoton csökken q_B -ben, így maximumát a $q_B = 0$ esetén veszi fel. Ennek az a nyilvánvaló oka, hogy ha B nem segít, akkor biztosan túléli az adott támadást, ha viszont segít, akkor nem biztos a túlélése. Mivel az A és a B egyedek azonosak minden tekintetben, így hasonló állítás igaz az A egyedre is.

Most vegyük figyelembe azt is, hogy a ragadozó véletlenül, azonos valószínűséggel választja ki áldozatát a csoportból. Tegyük fel, hogy a ragadozó zsákmányválasztása és a túlélési folyamatok függetlenek, így a következő túlélési valószínűségeket kapjuk:

$$P_{AB}(q_A, q_B) := P(A \text{ túlél} \& B \text{ él}) = (1 - \alpha) - \frac{1}{2}(q_A + q_B)[1 - \alpha - \beta_1] \quad (1.6.1.1)$$

$$P_{A0}(q_A, q_B) := P(A \text{ túlél} \& B \text{ elpusztul}) = \frac{1}{2}[\alpha + q_A(\beta_2 - \alpha) + q_B\beta_3] \quad (1.6.1.2)$$

$$P_{0B}(q_A, q_B) := P(A \text{ elpusztul} \& B \text{ túlél}) = \frac{1}{2}[\alpha + q_A\beta_3 + q_B(\beta_2 - \alpha)] \quad (1.6.1.3)$$

$$P_{00}(q_A, q_B) := P(A \text{ elpusztul} \& B \text{ elpusztul}) = \frac{1}{2}(q_A + q_B)\beta_4. \quad (1.6.1.4)$$

Ezekből megkaphatjuk az A egyed túlélési valószínűségét:

$$P_A(q_A, q_B) := P_{AB}(q_A, q_B) + P_{A0}(q_A, q_B) = 1 - \frac{1}{2}\alpha + \frac{1}{2}q_A(\beta_1 + \beta_2 - 1) + \frac{1}{2}q_B(\alpha + \beta_1 + \beta_3 - 1).$$

Mivel $\beta_1 + \beta_2 < 1$, így ez a túlélési valószínűség szigorúan monoton csökken q_A -ben, így maximumát a $q_A = 0$ esetén veszi fel. Nyilván hasonló állítás igaz a B egyedre is.

Összefoglalva: Ha a ragadozó csak egyetlen egyszer támadja meg a csoportot, akkor az önző stratégia szigorú ESS.

Vegyük észre, ha $1 - \alpha < \beta_1$, akkor a csoport túlélése (A és B együtt él túl) a $q_A = q_B = 1$ esetén maximális, azaz amikor A és B is altruista.

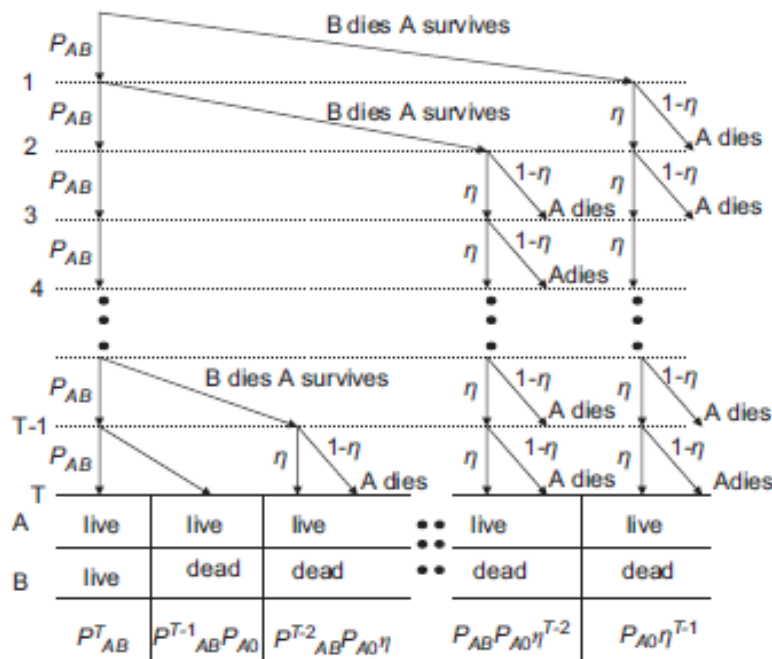
Altruista túlélőjáték, ha sokszor támad a ragadozó

Az egyszerűség kedvéért most is csak két zsákmányt tartalmazó csoportokat tekintünk. Most a zsákmányoknak a célja: túlélni átlagosan T támadást. Ekkor a meg nem támadott zsákmányok dilemmája az, hogy egy konkrét támadást, egyedül vagy csapattársával együtt élje túl?

A lehető legegyszerűbb véletlen folyamattal modellezzük ezt az esetet. A zsákmányok nem tudják, mikor támad a ragadozó, azaz T csak a várható értéke a ragadozó támadásai számának. A ragadozó azonos valószínűséggel találja meg a kétfős csoportot és az egyedül élő túlélőt. Ha a ragadozó talál zsákmányt, mindenképpen támad. Ez kizárja, hogy a ragadozó is „játékos” legyen, abban az értelemben, hogy neki is legyen stratégiája, pl. ha vannak már egyedül élők, akkor azokat részesítené előnyben. Mivel a ragadozó azonos valószínűséggel találja meg a párokat és a magányos prédát, minden zsákmányegyednek várható értékben azonos, T számú támadást kell túlélnie. Ez előnyt jelent a csoportban élőknek, hiszen a

csoportban élőkön kisebb a predációs nyomás, mert minden csoportban élőt azonos valószínűséggel veszi célba ragadozó zsákmányként. Ezt az irodalomban „hígítási előnynek” („dilution effect”, lásd Foster és Treherne 1981) nevezik. A jelen modellben a „ragadozóveszélyt” a ragadozó hatékonysága (milyen valószínűséggel öli meg a megtámadott zsákmányt) és a ragadozó támadási gyakorisága együttesen jellemzi.

További egyszerűsítő feltételünk, hogy a ragadozó sikeres támadása után, a túlélő egyednek egyedül kell túlélnie a további támadásokat. Jelölje η a magányos zsákmány túlélési valószínűségét! Mivel a csoportban élők általában előbb veszik észre cserkésző ragadozót, a „több szem többet lát” elve okán („many eyes” hipotézis lásd Treves 2000), és azért mert a csoportban élők össze is zavarhatják a ragadozót („confusion effect” lásd Jeschke és Tollrian 2007), feltehető, hogy $1-\alpha > \eta$. A következő 1.6.1.2. ábra összefoglalja a zsákmányok túlélését leíró véletlen folyamatot:



1.6.1.2. ábra: Ez az ábra megadja, hogy az A egyed miképpen és milyen valószínűséggel éli túl a T támadást. Például, ha a B egyed a $(T-k)$ -edik támadás során pusztul el, akkor az A egyed túlélési valószínűsége $P_{AB}^{T-k-1} P_{A0} \eta^k$, hiszen átlagosan k támadást kell egyedül túlélnie. Nyilván az A egyed túlélési valószínűsége a fa levelein lévő valószínűségek összege, hiszen az A túlélése úgy következhet be, ha a B is túlél, vagy a $T-1$ -edik, vagy a $T-2$ -dik, ..., vagy az első támadás során pusztul el a B egyed, és ezen események teljes eseményrendszert alkotnak. A B egyedre hasonló számítás igaz.

Vegyük észre, hogy $T=1$ mellett visszkapjuk az előző esetet!

Az 1.6.1.2. ábra alapján, ha a csapatban (q_A, q_B) -stratégisták vannak, akkor az A egyed átlagos túlélési valószínűsége

$$P_A(q_A, q_B) := P_{AB}(q_A, q_B)^T + P_{A0}(q_A, q_B) \frac{P_{AB}(q_A, q_B)^T - \eta^T}{P_{AB}(q_B, q_B) - \eta} \eta. \quad (1.6.1.5)$$

Az egyes támadásokra érvényes (1.6.1.1-4) formulák felhasználásával, (1.6.1.5) a következő alakba írható:

$$\begin{aligned} P_A(q_A, q_B) = & \left[(1-\alpha) - \frac{1}{2}(q_A + q_B)[1-\alpha-\beta_1] \right]^T + \\ & + \frac{1}{2}(\alpha + q_A(\beta_2 - \alpha) + q_B\beta_3) \frac{\left[(1-\alpha) - \frac{1}{2}(q_A + q_B)[1-\alpha-\beta_1] \right]^T - \eta^T}{(1-\alpha) - \frac{1}{2}(q_A + q_B)[1-\alpha-\beta_1] - \eta} \eta. \end{aligned} \quad (1.6.1.6)$$

Az egyszerűség kedvéért tegyük fel, hogy a T támadást túlélő zsákmányegyedek szaporodás után elpusztulnak, de utódszámuk azonos, azaz a termékenységük független a q stratégiától. Ekkor a természetes szelekció annak a típusnak kedvez, amelyik a szaporodási kort a legnagyobb valószínűséggel éri el. Csoportban az ismétlődő támadásokat egy konkrét zsákmányegyednek könnyebb túlélni, hiszen a ragadozó egyes támadásai alatt, akár csoporttársára is támadhat, továbbá a “több szem többet lát” elv okán, a csoport korábban észreveheti a ragadozót. Ezért, egy adott időpontban költséges segítség egy későbbi időpontban megtérülhet, ami esetünkben így is van. Valóban, tekintsünk csak két egymást követő támadást! Tegyük fel, hogy az első támadásban a ragadozó az A egyedet támadja meg. Ekkor ha B segít, halálozási rátája $\beta_3 + \beta_4$, ez tekinthető a segítsége árának. A segítő nyeresége a következő támadás során valósul meg, azáltal hogy nincs egyedül. A következő támadás során a csoportban élő segítőnek az átlagos túlélési valószínűsége $P_{AB}(q_A, 1)P_B(q_A, 1) + P_{0B}(q_A, 1)\eta$, ezzel szemben a magányos egyedé η . Érezhető, hogy a segítség előnye a jövőbeli következménnyel jellemezhető, formálisan $P_{AB}(q_A, 1)P_B(q_A, 1) + P_{0B}(q_A, 1)\eta - \eta$. A jövőbeli előny nagyobb a jelenben fizetendő áránál, ha

$$P_{AB}(q_A, 1)P_B(q_A, 1) + P_{0B}(q_A, 1)\eta > \eta + \beta_3 + \beta_4. \quad (1.6.1.7)$$

Most párosítsuk a segítő a lehető legrosszabb társsal, azaz az A egyed legyen önző, $q_A = 0$!

Ekkor (1.6.1.7) a következő alakra hozható

$$(1-\alpha+\beta_1)(1-\alpha+\beta_1+\beta_2)+2\beta_2\eta>4\eta+4\beta_3+4\beta_4. \quad (1.6.1.8)$$

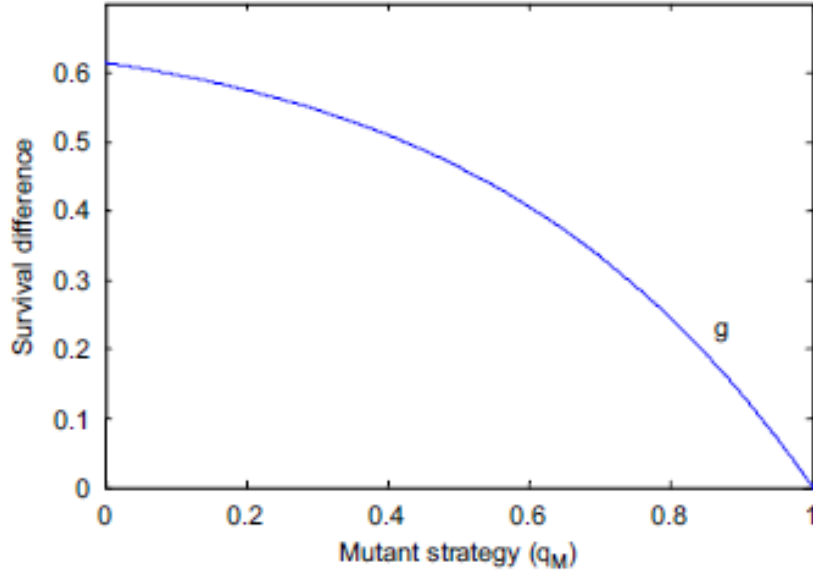
Összefoglalva: Ha az (1.6.1.8) feltétel teljesül, akkor megéri altruista módon segíteni a megtámadott társnak.

Most ebben a modellben három szempont szerint is megvizsgáljuk az altruizmus evolúciós előnyeit.

Először, adjunk feltételt arra, hogy az altruista segítség mikor lesz ESS? Tekintsük a monomorf modellt! Legyen a rezidens populáció altruista, $q_R=1$, és jelölje a mutánsok stratégiáját $q_M \neq 1$. Az ESS egyensúlyi feltétele szigorú, ha rezidensek átlagos túlélési rátája szigorúan nagyobb, mint a mutánsoké, azaz $P_R(1,1) > P_M(q_M,1)$. Ez az elégséges feltétel a következő alakba írható

$$\beta_1^T + \frac{1}{2}(\beta_2 + \beta_3)\eta \frac{\beta_1^T - \eta^T}{\beta_1 - \eta} - \left[(1-\alpha) - \frac{1}{2}(q_M+1)[1-\alpha-\beta_1] \right]^T > \frac{\frac{1}{2}(\alpha + q_M(\beta_2 - \alpha) + \beta_3)\eta \left[(1-\alpha) - \frac{1}{2}(q_M+1)[1-\alpha-\beta_1] \right]^T - \eta^T}{(1-\alpha) - \frac{1}{2}(q_M+1)[1-\alpha-\beta_1] - \eta}.$$

Ha e feltétel teljesül minden lehetséges mutánsra, $q_M \in]0,1]$, akkor az altruizmus szigorú ESS, lásd 1.6.1.3 ábra.

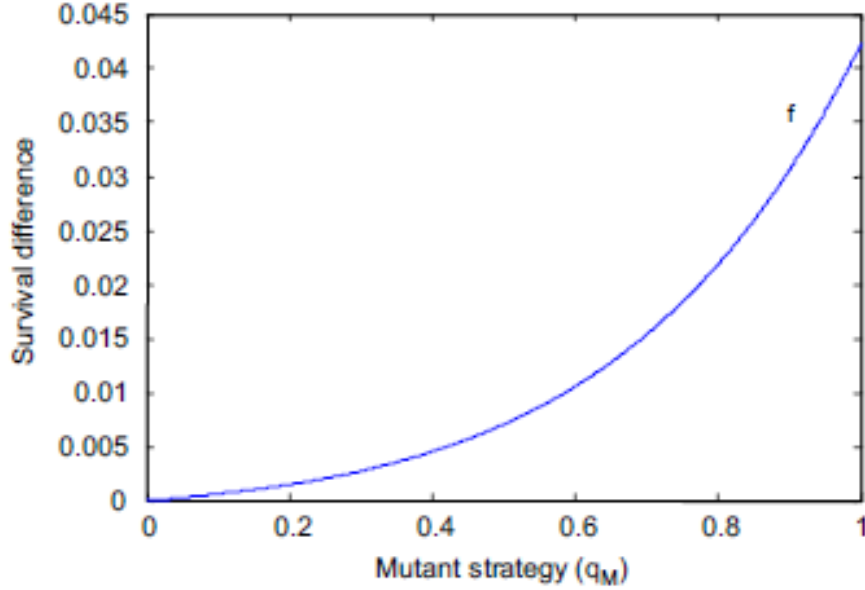


1.6.1.3. ábra: Az altruizmus szigorú ESS. Ezen az ábrán az altruista relatív előnye van ábrázolva, azaz $g(q_M) = P_R(1,1) - P_M(q_M,1)$, a következő paraméterválasztás mellett: $\beta_1=0.95$, $\beta_2=0.02$, $\beta_3=0.01$, $\alpha=0.6$, $\eta=0.2$, és $T=8$.

Másodszor, nézzük meg, hogy az altruizmus elterjed-e a Hamilton-féle önző hordában? Fogalmazzuk át ezt kérdést! Egy önző, rezidens populációban (azaz ahol $q_R = 0$) elterjed-e egy olyan mutáns, amely ha nem is mindig, de legalább esetenként altruista (azaz $q_M > 0$)? Az altruista mutáns akkor sikeres, ha átlagos túlélési rátája nagyobb, mint a rezidensé (azaz $P_R(0,0) < P_M(q_M,0)$), ez a mi esetünkben kifejtve a következő egyenlőtlenség teljesülését követeli meg minden $q_M \in]0,1]$:

$$\left[(1-\alpha) - \frac{1}{2} q_M [1-\alpha-\beta_1] \right]^T + \frac{1}{2} (\alpha + q_M (\beta_2 - \alpha)) \eta \frac{\left[(1-\alpha) - \frac{1}{2} q_M [1-\alpha-\beta_1] \right]^T - \eta^T}{(1-\alpha) - \frac{1}{2} q_M [1-\alpha-\beta_1] - \eta} - (1-\alpha)^T - \frac{1}{2} \alpha \eta \frac{(1-\alpha)^T - \eta^T}{(1-\alpha) - \eta} > 0,$$

lásd az 1.6.1.4. ábrát.

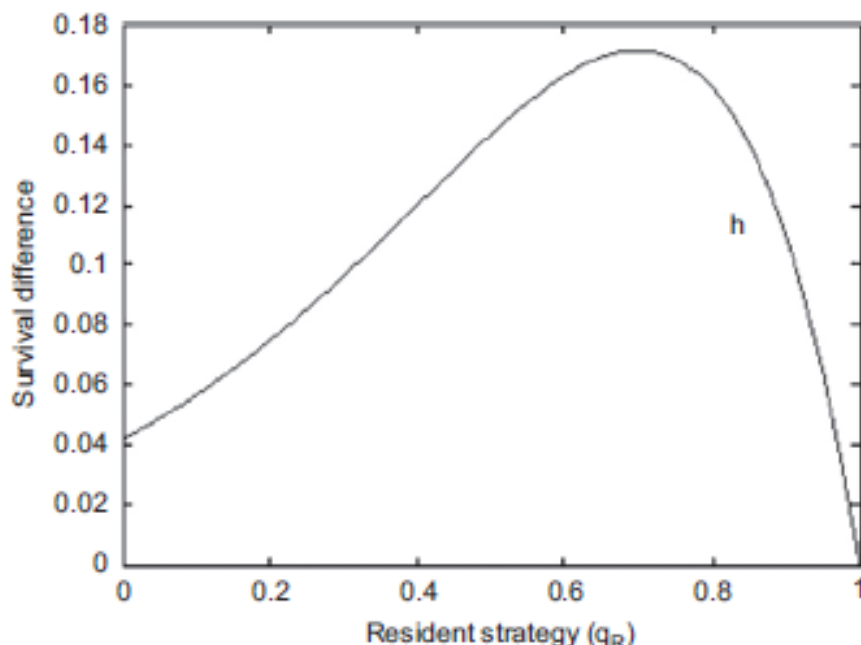


1.6.1.4. ábra: Az altruizmus elterjed az önző rezidens populációban, hiszen az altruizmus relatív előnye az önzőkhöz képest $f(q_M) = P_M(q_M, 0) - P_R(0, 0)$. Ez a függvény szigorúan pozitív, ha $q_M \in]0, 1]$. A paraméterek a következők: $\beta_1=0.95$, $\beta_2=0.02$, $\beta_3=0.01$, $\alpha=0.6$, $\eta=0.2$, és $T=8$.

Harmadszor, nézzük meg, hogy egy nem mindig altruisztikus rezidens populációban ($0 < q_R < 1$), elterjed-e a mindig altruista ($q_M=1$) mutáns? Ehhez az kell, hogy $P_R(q_R, q_R) < P_M(1, q_R)$ legyen, ami kifejtve minden $q_R \in]0, 1]$ -ra

$$\begin{aligned} & \left[(1-\alpha) - \frac{1}{2}(1+q_R)[1-\alpha-\beta_1] \right]^T - [(1-\alpha) - q_R[1-\alpha-\beta_1]]^T \\ & + \frac{1}{2}(\beta_2 + \beta_3 q_R) \frac{\left[(1-\alpha) - \frac{1}{2}(1+q_R)[1-\alpha-\beta_1] \right]^T - \eta^T}{(1-\alpha) - \frac{1}{2}(1+q_R)[1-\alpha-\beta_1] - \eta} \eta \\ & - \frac{1}{2}(\alpha + q_R(\beta_2 + \beta_3 - \alpha)) \frac{[(1-\alpha) - q_R[1-\alpha-\beta_1]]^T - \eta^T}{(1-\alpha) - q_R[1-\alpha-\beta_1] - \eta} \eta > 0. \end{aligned}$$

A következő, 1.6.1.5. ábrán megmutatjuk, hogy a mindig altruista típus most is elterjed.



1.6.5. ábra: A teljesen altruista típus elterjed a nem teljesen altruista populációban, hiszen relatív előnye $h(q_R) = P_M(1, q_R) - P_R(q_R, q_R)$ pozitív minden $q_R \in [0, 1]$ -re. A paraméterek a következők: $\beta_1=0.95$, $\beta_2=0.02$, $\beta_3=0.01$, $\alpha=0.6$, $\eta=0.2$, és $T=8$.

Összefoglalva: A most bemutatott kölcsönhatás attól mondható altruistának, hogy 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. Lényeges különbség van az optimális megoldások között aszerint, hogy a zsákmányoknak egyszer vagy sokszor kell a ragadozó támadásával szembenéznie. Ha csak egyszer támad a ragadozó, akkor az önző viselkedés az ESS, ha sokszor támad, akkor az altruista stratégia az ESS.

1.6.2. Kooperatív túlélőjáték

Hasonlóan az előző modellhez, most is csak két tagja lesz a zsákmánycsoportnak. Ha egyiküket megöli a ragadozó, a túlélő magányosan éli tovább az életét. A zsákmányok célja túlélni a támadásokat. Ez újra azon a feltételen alapul, hogy minden egyed utódszáma azonos, és ezért a fitnesszek közötti lehetséges eltérésekért csak túlélés lehet a felelős. Most feltesszük azt is, hogy a ragadozó egy támadás alkalmával, legfeljebb egy zsákmányt öl meg. Továbbá, most azt az esetet tárgyaljuk, amikor a zsákmányok időben észreveszik a cserkelő ragadozót,

de arról nincs információjuk, hogy a ragadozó melyiküket támadja majd meg. Mivel ez most egy másik modell, ezért ezt jelölésekben is hangsúlyozni fogom.

A zsákmányoknak most két választásuk van: védekezni vagy menekülni. A védekezést és a menekülést mint tiszta stratégiákat jelölje δ és φ . Mivel két zsákmány egyed van csoportban, ezért bevezetjük a következő indexelést is: δ_I és φ_I , ahol I vagy az A vagy a B egyedet jelölheti. Ekkor egy csapat, egy támadás során négyféleképpen viselkedhet:

Mindkét zsákmány védekezik: mivel a zsákmányegyedek azonos képességűek, ezért halálozási valószínűségeik azonosak, $p_{A0}(\delta_A, \delta_B) = p_{0B}(\delta_A, \delta_B)$, mindketten azonos $p_{AB}(\delta_A, \delta_B)$ valószínűséggel élik túl a támadást, és mivel a ragadozó csak egyiküket képes megölni, ezért $p_{AB}(\delta_A, \delta_B) = 1 - 2p_{A0}(\delta_A, \delta_B)$.

A védekezik B menekül: A védekező A egyed b és $p_{0B}(\delta_A, \varphi_B) = 1 - b$, valószínűséggel éli túl, illetve pusztul el a támadásban. Ezzel szemben a menekülő B egyed biztosan túléli a támadást, $p_B(\delta_A, \varphi_B) = 1$.

B védekezik A menekül: Ekkor $p_{A0}(\varphi_A, \delta_B) = 1 - b$, és $p_A(\delta_A, \varphi_B) = 1$.

Mindkét zsákmány menekül: Mivel a két zsákmány azonos, így $p_{A0}(\varphi_A, \varphi_B) = p_{0B}(\varphi_A, \varphi_B)$, ezért $p_{AB}(\varphi_A, \varphi_B) = 1 - 2p_{A0}(\varphi_A, \varphi_B)$.

Kooperatív túlélőjáték, ha a ragadozó csak egyszer támad

Megmutatom, hogy ez a túlélőjáték azonos a jól ismert fogolydilemmával. Használva a fenti jelöléseket, minden egyedre kapjuk a következő túlélési mátrixot

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} \text{védekzi} & \text{menekül} \end{array} \\ \begin{array}{c} \text{védekezik} \\ \text{menekül} \end{array} & \begin{array}{cc} a & b \\ 1 & d \end{array} \end{array}, \mathbf{A} := \begin{pmatrix} a & b \\ 1 & d \end{pmatrix},$$

ahol $a := p_{AB}(\delta_A, \delta_B) + p_{A0}(\delta_A, \delta_B)$, és $d := p_{AB}(\varphi_A, \varphi_B) + p_{A0}(\varphi_A, \varphi_B)$. Megjegyzem, hogy $a = 1 - p_{A0}(\delta_A, \delta_B)$, és $d = 1 - p_{A0}(\varphi_A, \varphi_B)$. E túlélési mátrixot tekinthetjük a kifizetési mátrixnak.

Először tekintsük azt az esetet, amikor

$$1 > a > d > b > 0. \quad (1.6.2.1)$$

Mivel a ragadozó egy támadásban csak egyetlen zsákmányt ölhet meg, ezért $p_{AB}(S, S) + 2p_{A0}(S, S) = 1$, ahol $S \in \{\delta, \varphi\}$, így az (1.6.2.1) a következő alakban írható:

$$1 > p_{AB}(\delta_A, \delta_B) > p_{AB}(\varphi_A, \varphi_B) > 2b - 1, \quad (1.6.2.2)$$

ami a következő alakra hozható

$$0 < p_{A0}(\delta_A, \delta_B) < p_{A0}(\varphi_A, \varphi_B) < 1 - b < 1.$$

Másodszor tekintsük a

$$2a > 1 + b. \quad (1.6.2.3)$$

esetet! Mivel feltettük, hogy a ragadozó egy támadásban legfeljebb egy prédát ejthet el, (1.6.2.3) a következő alakba is átírható

$$p_{AB}(\delta_A, \delta_B) = 1 - 2p_{A0}(\delta_A, \delta_B) > b. \quad (1.6.2.4)$$

A túlélési játékban a fenti egyenlőtlenségeknek a következő a biológiai értelmezése:

- $a > d$ teljesül, ha a közös védekezés hatásosabb, mint a közös menekülés.
- $d > b$ teljesül, ha menekülni jobb, mint egyedül védekezni.

A (1.6.2.3) egyenlőtlenség teljesül, ha az együttes túlélés szempontjából a közös védekezés hatásosabb, mint ha egyikük védekeznék, a másik pedig menekülne.

Jól ismert, hogy a (1.6.2.1) és (1.6.2.3) egyenlőtlenségek együtt definiálják a fogolydilemmát. Megemlítem, most azt történt, hogy akarva-akaratlanul a fogolydilemma felbukkant a zsákmányok túlélési dilemmájából, és nem az, hogy egyszerűen feltettük, hogy a túlélési folyamatot a fogolydilemmával modellezzük. Van azonban négy fontos különbség a fogolydilemma és a túlélési játék között:

- Most a mátrix komponensei valószínűségek.
- A játék ismétlésekor nem összegeződnek, hanem szorzódnak a mátrix elemei.
- A játékosok elpusztulhatnak.
- Ha egy játékos társa elpusztul, akkor a túlélő egyedül folytatja a harcot a túlélésért. Ez játékelméleti szempontból azt jelenti, hogy a játék során változik a játékosok száma.

Ha (1.6.2.1) és (1.6.2.3) teljesül, akkor jól ismert, hogy ha a ragadozó csak egyszer támad, akkor a menekülés szigorú ESS, vagyis az A egyed saját túlélési esélyét a meneküléssel maximalizálja, függetlenül attól, hogy mit tesz a B egyed.

Kooperatív túlélőjáték, ha sok támadást kell túlélni

Újra legyen a támadások száma valószínűségi változó, és jelölje T ennek várható értékét. Feltesszük, hogy a ragadozó azonos valószínűséggel találja meg a párokat és a magányos egyedeket, és ha talál zsákmányt, mindig támad, azaz minden egyednek élete során azonos számú támadást kell túlélnie.

Most vezessük be az egyedek stratégiáit! Jelölje az A egyed stratégiáját $\mathbf{q}_A \in S_2 := \{x \in R^2 : x_i \geq 0, x_1 + x_2 = 1\}$, $\mathbf{q}_A := (q_A, 1 - q_A)$, és az A egyed q_A valószínűséggel védekezik, míg $1 - q_A$ valószínűséggel menekül. Hasonlóan a B egyednek jelölje a stratégiáját $\mathbf{q}_B \in S_2$, $\mathbf{q}_B := (q_B, 1 - q_B)$.

Jelölje $P(\mathbf{q}_A, \mathbf{q}_B)$ az A és B egyed együttes átlagos túlélési valószínűségét egy támadásban $P(\mathbf{q}_A, \mathbf{q}_B)$:

$$P(\mathbf{q}_A, \mathbf{q}_B) := q_A[q_B p_{AB}(\delta_A, \delta_B) + (1 - q_B)b] + (1 - q_A)[q_B b + (1 - q_B)p_{AB}(\varphi_A, \varphi_B)]. \quad (1.6.2.5)$$

Továbbá jelölje $Q(\mathbf{q}_A, \mathbf{q}_B)$ annak az átlagos valószínűségét, hogy A túlél és B elpusztul egy támadásban:

$$Q(\mathbf{q}_A, \mathbf{q}_B) := q_A q_B p_{A0}(\delta_A, \delta_B) + (1 - q_A)[q_B(1 - b) + (1 - q_B)p_{A0}(\varphi_A, \varphi_B)]. \quad (1.6.2.6)$$

Jelölje továbbá η a magányos zsákmányok túlélési valószínűségét! Most követve az 1.6.1.2 ábrán megadott folyamatot kapjuk, hogy az A egyed átlagos túlélési valószínűsége

$$P_A(\mathbf{q}_A, \mathbf{q}_B) := P(\mathbf{q}_A, \mathbf{q}_B)^T + \sum_{t=0}^{T-1} P(\mathbf{q}_A, \mathbf{q}_B)^{T-1-t} Q(\mathbf{q}_A, \mathbf{q}_B) \eta^t. \quad (1.6.2.7)$$

Zárt alakban,

$$P_A(\mathbf{q}_A, \mathbf{q}_B) = P(\mathbf{q}_A, \mathbf{q}_B)^T + Q(\mathbf{q}_A, \mathbf{q}_B) \frac{P(\mathbf{q}_A, \mathbf{q}_B)^T - \eta^T}{P(\mathbf{q}_A, \mathbf{q}_B) - \eta}. \quad (1.6.2.8)$$

Hasonlóan adódik a B egyed $P_B(\mathbf{q}_A, \mathbf{q}_B)$ átlagos túlélési valószínűsége.

Nilván, egyetlen támadás során is mindkét zsákmány túlélésének $P(\mathbf{q}_A, \mathbf{q}_B)$ valószínűsége, maximális a „védekezz” tiszta stratégia esetén, ellenben egyetlen támadás során az A egyed $Q(\mathbf{q}_A, \mathbf{q}_B)$ túlélési valószínűsége akkor maximális, ha az A egyed menekül és a B egyed védekezik. Viszont ha sok támadást kell túlélni, akkor az A egyed $P_A(\mathbf{q}_A, \mathbf{q}_B)$ átlagos túlélése akkor maximális, ha az együttes túlélési valószínűség maximális. Az ok ésszerű, az A egyed

csak egyetlen egyszer húzhat hasznát társa halálából, de ha sok támadás alatt a társa él, akkor már maga a társa létezése is segíti az A egyed túlélését, hiszen például csökkenti az egyedre ható predációs nyomást.

Összefoglalva, a másodjára bemutatott kölcsönhatás azért mondható kooperatív, mert a résztvevők nem tudják, hogy a ragadozó kit fog megtámadni, ezért már a támadás előtt el kell döntenie mindegyik „játékosnak”, hogy menekülni vagy védekezni fog, anélkül hogy ezt megbeszelnék. Most is, mint az altruista esetben, lényeges különbség van az optimális megoldások között, aszerint, hogy egyszer vagy sokszor kell a zsákmányoknak a ragadozó támadásával szembenézniük. Ha csak egyszer támad a ragadozó, akkor az önző viselkedés az ESS, ha sokszor támad, akkor a kooperatív stratégia az ESS.

Formálisan az volt az újítás az itt tárgyalt két játékban, hogy a klasszikus játékelmélet a 8. alapfeltétele: „A kölcsönhatások hatásai összeadódnak.”, most nem teljesül. Erre az adta a lehetőséget, hogy a biológiában a rátermettséget a termékenység és a túlélés együtt határozzák meg. Megjegyzem, a termékenység lényegében additív, míg a túlélés lényegében multiplikatív tényező. Valóban a szaporodási kor elérésének a valószínűsége, az addig egymást követő támadások túlélési valószínűségeinek a szorzata, így a túlélési játékok eleve multiplikatívak. Felvetődik a kérdés, hogy a multiplikatív jelleg miatt adódik-e, hogy mind az altruista, mind a kooperatív játékokban az önző stratégia nem ESS? A válasz nemleges. (Megjegyzem, matematikailag egy szorzat logaritmusát véve additív modellt kapunk.) Az igazi ok abban rejlik, hogy a társa elvesztése után az önző egy sokkal rosszabb, számára veszélyesebb helyzetben találja magát. Matematikai szóhasználatkal élve, tekintsünk egy n -személyes túlélőjátékot, ahol a játékosok n számának a 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 pusztta léte is növeli a túlélési esélyt, és ezért érdemes segíteni még az önző társat is, hogy mint „pajzs” védjen a ragadozó ellen.

Jegyzetek

1. E fejezethez további részletek találhatók a következő dolgozatokban:

Garay J. (2009) Cooperation in defence against a predator. J. Theor. Biol. 257: 45-51

és

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

2. Az altruista túlélőjáték egy általánosabb vizsgálata megtalálható a következő dolgozatban:

Wakeley, J., Nowak M. (2019) A two-player iterated survival game. Theor. Pop. Biol. 125: 38-55.

2. fejezet: Mátrixjáték egyfajos szexuális populációkban

A klasszikus evolúciós mátrixjáték alapmodelljének első feltétele az, hogy a populáció aszexuális. E szakaszban azt vizsgáljuk meg, hogy egy mendeli populáció stabilis alléleloszlásához tartotó fenotípuseloszlás mikor lesz az aszexuális populációkban megvalósuló ESS.

Evolúciós stabilitás szexuális populációkban

E szakaszban egy pánmiktikus mendeli populációt vizsgálunk, ahol egy lókuszt több allélja egyértelműen meghatározza a zigóta viselkedését.

Már Maynard Smith (1982) felvetette a következő kérdést: *Mikor evolválódik egy szexuális populáció ESS-be?* Az irodalomból ismertek esetek, amikor igen, és amikor nem. Nem valósulhat meg például, ha csak heterozigóta kódolja az ESS-et. Maynard Smith már felhívta a figyelmet arra, hogy az ESS megvalósulása a szexuális populációban az egyik kulcskérdés. Eshel (1982) megmutatta, hogy egy lókuszt és n allél esetén, ha additív az öröklődésmenet, akkor ESS-be evolválódik a szexuális populáció. Cressman et al. (1996) egy lókuszt 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 az ESS-sel). Weissing (1996) viszont szkeptikus volt a polimorf esettel kapcsolatban, ami a vizsgálatom tárgya volt.

E problémát én alkérdésekre bontottam (lásd e szakasz alszakaszait), külön-külön megoldva ezeket, hogy megadhassunk egy választ Maynard Smith fenti kérdésére.

Tekintsünk egy kellően nagy, pánmiktikus, diploid, mendeli, szexuális populációt, amelyben minden egyed fenotípusát egy autoszómás lókuszt m allélja egyértelműen meghatározza. Az allélok mindkét nemből azonos eloszlásúak, és az ivarárány 1:1. Lényeges, hogy az egyedek fenotípusa genetikailag rögzített, így nem képesek „akaratuk” szerint, szabadon változtatni azt. Tegyük fel, hogy a zigótapopuláció egyedei közötti frekvenciafüggő játékelméleti konfliktus határozza meg a zigóták fitneszét. E konfliktus mátrixjátékkal megadható és fennállnak a mátrixjátékokra vonatkozó biológiai feltételek, de természetesen most nem aszexuális populációt tekintünk!

2.1. Hogyan jellemezhető egy stabilis alléleloszlás?

Jelölje $A_1, \dots, A_m$ az autoszómás allélokat, mivel a zigótáknak genetikailag egyértelműen meghatározott a fenotípusa, és két zigóta között játékelméleti konfliktus áll fenn, azért legyen a genotípusok kifizető mátrixa, $G = [a_{ij,kl}]$, ahol $a_{ij,kl}$ jelöli az $A_i A_j$ genotípusú egyed kifizetését, ha $A_k A_l$ genotípusú egyeddel hat kölcsön. A mendeli öröklés okán a G mátrix az ij és ji sorai, valamint a kl és lk oszlopai azonosak, de a játékelméleti

konfliktus miatt $\mathbf{G}$ nem szimmetrikus, hiszen általában $a_{ij,kl} \neq a_{kl,ij}$. Jelölje $s_{ij} \in S_n$ a $A_i A_j$ genotípus fenotípusát! Mendeli populációban $s_{ij} = s_{ji}$.

Tegyük fel, hogy az evolúciós mátrixjáték alapmodelljének minden feltétele teljesül, csak az első, az aszexualitásra vonatkozó feltétel nem. Ha $\mathbf{A}$ jelöli a fenotipikus kifizető mátrixot, akkor

$$a_{ij,kl} = s_{ij} \mathbf{A} s_{kl}.$$

Vegyük észre, az $\mathbf{A}$ mátrix és $A_i A_j \rightarrow s_{ij} \in S_n$ genotípus - fenotípus megfeleltetés együtt határozzák meg a genotípusok $\mathbf{G}$ kifizető mátrixát.

Jelölje p_i az A_i allél relatív frekvenciáját, és tegyük fel, hogy Δt idő alatt az $A_i A_j$ genotípusok számának növekedése:

$$\Delta t \left[x_{ij} \sum_{k,l} a_{ij,kl} p_k p_l \right],$$

ahol x_{ij} az $A_i A_j$ genotípusú egyedek aktuális száma. Követve a replikátordinamika levezetésének lépéseit, a következő dinamikát kapjuk

$$\dot{p}_i = p_i (w_i(\mathbf{p}) - \bar{w}(\mathbf{p})) \quad (i \in \overline{1, m}).$$

Ahol $w_i(\mathbf{p})$ az A_i marginális fitnessze, $\bar{w}(\mathbf{p})$ pedig az egész allélpopuláció átlagos fitnessze, ha ez a populáció a $\mathbf{p}$ állapotban van, formálisan

$$w_i(\mathbf{p}) := \sum_j p_j \sum_{k,l} a_{ij,kl} p_k p_l,$$

$$\bar{w}(\mathbf{p}) := \sum_{i,j} p_i p_j \sum_{k,l} a_{ij,kl} p_k p_l.$$

Kifejtve kapjuk, hogy

$$\dot{p}_i = p_i \left[\sum_j p_j \sum_{k,l} a_{ij,kl} p_k p_l - \sum_{i,j} p_i p_j \sum_{k,l} a_{ij,kl} p_k p_l \right] \quad (i \in \overline{1, m})$$

Hangsúlyozom, a levezetés folyamán kihasználtuk a populációgenetika szokásos feltételét, nevezetesen azt, hogy a populáció mindig Hardy-Wienberg egyensúlyban van.

Az evolúciós stabilitási feltétel megadásához szükség van a következő probléma kezelésére: Hogyan adható meg egy olyan zigótapopuláció genotípuseloszlása, amelyben a zigóták egyik allélja az $\mathbf{y} \in S_m$ eloszlású, míg a másik allélja a $\mathbf{z} \in S_m$ eloszlású allél populációkból érkezik? A keresett eloszlás lényegében a Hardy-Wienberg-egyensúly egyik általánosítása, és a következőképpen adható meg

$$(y_1 z_1, \dots, y_1 z_m, y_2 z_1, \dots, y_2 z_m, \dots, y_m z_1, \dots, y_m z_m)^T.$$

Ezt az $\mathbf{y}$ és $\mathbf{z}$ vektorok diadikus szorzatának nevezzük, jelölje ezt $\underline{\mathbf{y}\mathbf{z}}$. E jelölésmód sokat segíthet a számítások során. Például jelölje a rezidens alléleloszlást $\mathbf{p}^*$, melyben a mutáció létrehoz egy $\mathbf{p}$ eloszlást. Ekkor, ha $0 < \varepsilon < 1$ jelöli a mutációs rátát, a kevert populáció alléleloszlása

$$\mathbf{x} = (1 - \varepsilon)\mathbf{p}^* + \varepsilon\mathbf{p}.$$

Továbbá azon zigóták eloszlása, amelyek tartalmaznak legalább egy allélt a perturbáló allél-részpopulációból, így adódik:

$$\underline{\mathbf{p}\mathbf{x}} = \varepsilon\underline{\mathbf{p}\mathbf{p}} + (1 - \varepsilon)\underline{\mathbf{p}\mathbf{p}}^*.$$

Ezen túl igaz a következő egyenlőség:

$$\underline{\mathbf{x}\mathbf{x}} = \varepsilon\underline{\mathbf{p}\mathbf{x}} + (1 - \varepsilon)\underline{\mathbf{p}^*\mathbf{x}} = \varepsilon^2\underline{\mathbf{p}\mathbf{p}} + \varepsilon(1 - \varepsilon)\underline{\mathbf{p}\mathbf{p}}^* + (1 - \varepsilon)\varepsilon\underline{\mathbf{p}^*\mathbf{p}} + (1 - \varepsilon)^2\underline{\mathbf{p}^*\mathbf{p}^*}.$$

Továbbá a diadikus szorzat használata áttekinthetőbbé teszi a képleteinket, hiszen a $\mathbf{G} \in \mathbf{R}^{m^2 \times m^2}$ mátrixra

$$\underline{\mathbf{u}\mathbf{v}\mathbf{G}\mathbf{w}\mathbf{z}} = \sum_{i,j,k,l} u_i v_j a_{ij,kl} w_k z_l \quad (\mathbf{u}, \mathbf{v}, \mathbf{w}, \mathbf{z} \in \mathbf{R}^m),$$

$$\overline{W}(\mathbf{x}) = \underline{\mathbf{x}\mathbf{x}\mathbf{G}\mathbf{x}\mathbf{x}} \quad (\mathbf{x} \in S_m)$$

$$W_i(\mathbf{x}) = \mathbf{e}^i \underline{\mathbf{x}\mathbf{G}\mathbf{x}\mathbf{x}} \quad (\mathbf{x} \in S_m),$$

ahol $\mathbf{e}^i$ az i -edik m -dimenziós bázisvektor. Végül a fenti alléldinamika a következő alakba írható

$$\dot{p}_i = p_i [\mathbf{e}^i \underline{\mathbf{p}\mathbf{G}\mathbf{p}\mathbf{p}} - \underline{\mathbf{p}\mathbf{p}\mathbf{G}\mathbf{p}\mathbf{p}}].$$

Az evolúciósan stabilis alléleloszlás (ESAD) alapötlete a klasszikus mátrix játékokból jött, hiszen ott volt olyan vélemény, hogy polimorf populációkban részpopulációkat is lehetne játékosnak tekinteni.

Azt mondjuk, hogy egy $\mathbf{p}^*$ alléleloszlás ESAD, ha minden kellően ritka perturbáló $\mathbf{p}$ alléleloszlás esetén a $\mathbf{p}^*$ részpopuláció fitnessze nagyobb, mint a populáció átlag fitnessze. (A $\mathbf{p}^*$ allél-részpopuláció a kevert $\mathbf{x}$ populációval pánmixis során alkot zigótákat).

2.1.1. definíció: $\mathbf{p}^* \in S_m$ ESAD, ha $\mathbf{p}^*$ valamely környezetéből vett minden $\mathbf{x} \neq \mathbf{p}^*$ esetén

$$\sum_i p_i^* W_i(\mathbf{x}) > \sum_i x_i W_i(\mathbf{x}), \text{ azaz}$$

$$\underline{\mathbf{p}}^* \underline{\mathbf{x}} \underline{\mathbf{G}} \underline{\mathbf{x}} \underline{\mathbf{x}} > \underline{\mathbf{x}} \underline{\mathbf{x}} \underline{\mathbf{G}} \underline{\mathbf{x}} \underline{\mathbf{x}}.$$

Vegyük észre, hogy e definícióban nem a rezidens és a perturbáló részpopulációk átlagos fitnessét hasonlítjuk egymáshoz, hanem a rezidenst populáció és az egész perturbált populáció fitnesszei vannak összehasonlítva. Ez azt jelenti, hogy a mátrix-ESS-re vonatkozó ekvivalens megfogalmazást (lásd az 1.1.4 tételt és az 1.2.1. definíciót) sikerült a szexuális populációra kiterjeszteni.

A következő tétel adja meg e szakasz 2.1. alcímében megfogalmazott kérdésre a választ.

2.1.2. tétel: Ha $\mathbf{p}^* \in S_m$ ESAD, akkor $\mathbf{p}^*$ lokálisan stabilis aszimptotikus egyensúlyi helye a fenti allélokra vonatkozó dinamikának.

Az evolúciósan stabilis alléleloszlás (ESAD) bevezetésének a 2.1.2. tétel adta meg az értelmét, hiszen mostantól egy erősen nem lineáris dinamikára, csupán egy egyenlőtlenség segítségével tudjuk garantálni egy alléleloszlás aszimptotikus stabilitását. Ami még fontos, ez az egyenlőtlenség magában foglalja a klasszikus mátrixjáték kifizető mátrixát.

Az ESAD megadásakor $\mathbf{p}^*$ allél-részpopuláció a kevert $\mathbf{x}$ populációval pánmixis során alkotott zigótapopuláció fitnessét hasonlítottuk össze az egész populáció fitnessével. Ha mátrixjátékkal adjuk meg a fitnesszt, akkor kezelniük kell az ESAD definíciójában szereplő zigótapopulációk átlagos stratégiáját. Ehhez be kell vezetnünk az *öröklődési rendszert leíró*

függvényt: Tekintsünk két, $\mathbf{x}, \mathbf{z} \in S_n$ allélpopulációt, és az ezek pánmixise során létrejött zigótapopuláció megadására alkalmazzuk a fent bevezetett diadikus szorzatot:

$$\underline{\mathbf{xz}} := (x_1z_1, x_1z_2, \dots, x_1z_n, x_2z_1, x_2z_2, \dots, x_2z_n, \dots, x_nz_1, \dots, x_nz_n)^T.$$

Ezen kívül bevezettük már a következő jelölést: $s_{ij} \in S_n$ az A_iA_j genotípus fenotípusa, és ezt az információt is megadhatjuk (listázhatjuk) azzal az indexezéssel, amelyet a diadikus szorzatnál használunk.

$$\mathbf{S} := (s_{11}, s_{12}, \dots, s_{1n}, s_{21}, s_{22}, \dots, s_{2n}, \dots, s_{n1}, s_{n2}, \dots, s_{nn}) \in \mathbf{R}^{n \times n^2},$$

de ez most egy mátrix, amelynek oszlopai az $s_{ij} \in S_n$ vektorok. Vegyük észre, hogy $\mathbf{S}$ -ben két információ van: a) Melyek a genetikailag rögzített viselkedések (stratégiák)? b) Mi a genotípus-fenotípus megfeleltetés? Most megadjuk az *öröklődési rendszert leíró függvényt*:

$$\mathbf{S}: S_n \times S_n \rightarrow S_n \quad \mathbf{Sxz} := \sum_{i,j} x_i z_j s_{ij} \in S_n,$$

ahol $\mathbf{x}, \mathbf{z} \in S_n$ alléleloszlás. Vegyük észre $\mathbf{Sxz}$ annak a zigótapopulációnak a fenotípuseloszlása, amely $\mathbf{x}$ és $\mathbf{z}$ eloszlású allélpopulációk pánmixisével keletkezett.

E jelölést használva,

$$\underline{\mathbf{p}}^* \underline{\mathbf{x}} \underline{\mathbf{G}} \underline{\mathbf{x}} \underline{\mathbf{x}} = (\underline{\mathbf{S}} \underline{\mathbf{p}}^* \underline{\mathbf{x}}) \underline{\mathbf{A}} (\underline{\mathbf{S}} \underline{\mathbf{x}} \underline{\mathbf{x}}),$$

$$\underline{\mathbf{x}} \underline{\mathbf{x}} \underline{\mathbf{G}} \underline{\mathbf{x}} \underline{\mathbf{x}} = (\underline{\mathbf{S}} \underline{\mathbf{x}} \underline{\mathbf{x}}) \underline{\mathbf{A}} (\underline{\mathbf{S}} \underline{\mathbf{x}} \underline{\mathbf{x}}).$$

Ezért az ESAD definíciójában szereplő egyenlőtlenség újrafogalmazható a következő alakban:

$$(\underline{\mathbf{S}} \underline{\mathbf{p}}^* \underline{\mathbf{x}}) \underline{\mathbf{A}} (\underline{\mathbf{S}} \underline{\mathbf{x}} \underline{\mathbf{x}}) > (\underline{\mathbf{S}} \underline{\mathbf{x}} \underline{\mathbf{x}}) \underline{\mathbf{A}} (\underline{\mathbf{S}} \underline{\mathbf{x}} \underline{\mathbf{x}}).$$

E formalizációnak az az előnye, hogy szétválk a fenotípusos szelekciót leíró $\underline{\mathbf{A}}$ kifizető mátrix a genetikai jelenségeket (pánmixis, genotípus-fenotípus megfeleltetés, öröklődési rendszer) megadó, az öröklődési rendszert leíró $\underline{\mathbf{S}}$ függvénytől.

2.2. Domináns-recesszív öröklésmenet

Milyen genotípus-fenotípus megfeleltetés képes biztosítani, hogy a szexuális populációban minden lehetséges fenotípuseloszlás megvalósuljon genetikai egyensúlyban?

Nyilván, ha az aszexuális mátrixjátékban az ESS olyan fenotípuseloszlás, amelyet a szexuális populáció nem képes genetikai egyensúlyban megvalósítani, akkor a szexuális populáció nem képes ESS-be fejlődni. Ezért a fenotipikus ESS megvalósulásának egy szükséges feltétele ezen ESS genetikai elérhetősége.

Tekintsünk most n számú $A_1, \dots, A_n$ allélt, amelyek egy autoszómás lókuszhhoz tartoznak, és n tiszta stratégiát kódolnak. Pontosabban minden $A_i A_j$ genotípus fenotípusa egy tiszta stratégia ($s_{ij} \in S_n$). Ha minden tiszta stratégiát pontosan egy homozigóta kódol, és a heterozigóták fenotípusát vagy domináns-recesszív öröklésmenet, vagy anyai öröklésmenet, vagy ezek keveréke határozza meg, akkor minden fenotípus eloszlás, amely előállhat aszexuális populációban, előáll szexuális populációban is, sőt ekkor a genotípus-fenotípus leképezés invertálható is.

Az, hogy ez szükséges feltétel, nyilvánvaló, hiszen, ha n allél kódol n tiszta stratégiát, akkor a tiszta stratégia, mint a szexuális populáció állapota csak úgy állhat elő, hogy homozigóta kódolja a kérdéses tiszta stratégiát. A fordítottja már messze nem triviális, és ennek kezeléséhez matematikus segítség kellett (Garay és Garay 1998).

2.3. Az ESS mikor szolgáltat ESAD-t?

E szakasz azt vizsgálja, ha az $\mathbf{A}$ mátrix olyan, hogy létezik $\mathbf{q}^* \in S_n$ ESS, akkor minek kell még teljesülnie ahhoz, hogy a most tekintett szexuális populációban legyen ESAD, és ha van, akkor az ESAD-ben a szexuális populáció fenotipikus képe éppen az ESS legyen.

Erre a következő két választ adhatjuk:

2.3.1. tétel: Tegyük fel, hogy $\mathbf{q}^* \in S_n$ ESS, és az $\mathbf{S}$ öröklődési rendszert leíró függvény teljesíti a következő két feltételt:

(i) Létezik egyetlen $\mathbf{p}^* \in S_m$, hogy $\mathbf{S} \mathbf{p}^* \mathbf{p}^* = \mathbf{q}^*$,

és

(ii) ha $\mathbf{p} \in S_m, \mathbf{p} \neq \mathbf{p}^*$, akkor $\mathbf{Spp}^* \neq \mathbf{q}^*$.

Ekkor $\mathbf{p}^*$ ESAD.

Az (i) feltétel azt követeli meg, hogy a szexuális populáció öröklődési rendszere képes legyen megvalósítani az ESS-t. A (ii) feltétel pedig azt követeli meg, hogy a $\mathbf{p}^*$ és $\mathbf{p}$ alléleloszlású ivarsejtek pánmixiséből (pl. $\mathbf{p}^*$ a hím ivarsejtek és $\mathbf{p}$ a petesejtek eloszlása) előálló zigótapoluláció fenotípusos eloszlása ne legyen ESS.

2.3.2. tétel: Tegyük fel, hogy $\mathbf{q}^* \in S_n$ ESS, és az öröklődési rendszert leíró $\mathbf{S}$ függvény teljesíti a következő feltételt: csak egyetlen egy $\mathbf{p}^* \in S_m$ létezik, amelyre $\mathbf{Sp}^* = \mathbf{q}^*$. Ekkor $\mathbf{p}^*$ ESAD.

Most vagyunk abban a helyzetben, hogy választ tudjunk adni Maynard Smith idézett kérdésre: Az első válasz abból adódik, ha alkalmazzuk a 2.1.2. tételt vagy a 2.3.1. tételt, a 2.3.2. tétellel kombinálva azt kapjuk, hogy a szexuális populáció fenotípusosan az ESS-be evolválódik. A válasz részletesen kifejtve a következő:

1. Tekintsünk egy mendeli populációt, ahol egy autoszómás lókuszt n allélja genetikailag határozza meg a zigóták fenotípusát, és egy mátrixjáték adja meg a zigóták fitnessét. Ekkor, ha a genetikai rendszer képes egyértelműen előállítani az ESS mint fenotípuseloszlást, akkor a szexuális populáció ESS-be evolvál.

Ha figyelembe vesszük, hogy ha minden tiszta stratégia megvalósul homozigóta állapotban, és domináns-recesszív az öröklődés, akkor $\mathbf{S}$ invertálható, és a következő választ adhatjuk:

2. Tekintsünk egy szexuális populációban egy domináns-recesszív öröklődési rendszert, amelyben n allél határoz meg n egyedi fenotípust, és minden egyes tiszta stratégia előáll egy homozigóta fenotípusaként. Ha létezik ESS, akkor ez előáll egyetlen alléleloszlás fenotípusos képeként, és ez az alléleloszlás ESAD. Ennek következményeként a szexuális populáció ESS-be evolválódik.

2.4. Az ESAD fenotípus képe mikor lesz aszexuális ESS?

Az előzőekben azt tettük fel, hogy létezik ESS, és az öröklődési rendszert leíró függvényre tett feltételekkel biztosítottuk, hogy az aszexuális és a szexuális populációban zajló evolúció fenotípusan ugyanaz legyen. Most a fordított kérdést vizsgáljuk: Ha feltesszük, hogy létezik ESAD, mit kell még megkövetelnünk ahhoz, hogy az ESAD fenotípus képe ESS legyen?

Az alapötlet a következő: Aszexuális populációban, genetikai kényszerek nélkül, a mutációk minden fenotípus állapotba elvihetik a populációt, és ezért az ESS-nek minden lehetséges mutánsnál jobbnak kell lennie. Ezzel szemben a szexuális populáció genetikai kényszerei megakadályozhatnak bizonyos fenotípus összetételeket a szexuális populációban. Emiatt lehetséges, hogy az **A** kifizető mátrixra a szexuális populációban kevesebb feltétel is elég ahhoz, hogy létezzék ESAD, mint ami az aszexuálisban garantálja az ESS létét. Gondoljunk továbbá arra az esetre is, amikor a szexuális populáció nem képes megvalósítani az ESS-nek megfelelő fenotípuseloszlást, pl. heterozigóta kódolja azt a tiszta stratégiát, amely szigorú ESS az aszexuális populációban. Ezért az gondolhatjuk, hogy két feltételre nagy valószínűség szerint szükség lesz:

a) Elérhetőség: a szexuális populáció genetikai egyensúlyában megvalósuljon az ESS. b) A szexuális populáció „le tudja tapogatni” fenotípusan az ESS egy környezetét.

Az az igazi kérdés az, hogy kell-e ennél több? A következő 2.4.1. lemma azt mondja ki, hogy a fenti a) és a b) feltételek egyszerre teljesülnek a már jól ismert öröklődési rendszerünkben.

2.4.1. lemma: Ha minden lehetséges k -adik tiszta stratégiához (e_k -hoz) van olyan A_k allél, hogy $\underline{S}e_k e_k = e_k$, és az öröklődési rendszer domináns-recesszív, akkor minden $\mathbf{p}^* \in \text{int } S_n$ alléleloszláshoz létezik a $\mathbf{q}^* := \underline{\mathbf{S}}\mathbf{p}^*\mathbf{p}^*$ fenotípuseloszlásnak olyan környezete, hogy e környezethez tartozó minden $\mathbf{q}$ fenotípuseloszláshoz létezik olyan $\mathbf{p} \in S_n$ alléleloszlás, amelyre $\underline{\mathbf{S}}\mathbf{p}\mathbf{p}^* = \mathbf{q}$.

Erre a lemmára alapul a következő,

2.4.2. tétel: Tekintsünk egy szexuális populációt, amelyben domináns-recesszív az öröklődési rendszer, és egy lókuszt n allélja homozigótaként n tiszta stratégiát kódol. Tegyük fel, hogy $\mathbf{p}^* \in S_n$ ESAD, és $\mathbf{q}^* := \mathbf{S}\mathbf{p}^*$. Ekkor

a) $\mathbf{q}^*$ kielégíti az ESS egyensúlyi feltétlét.

b) A $(\mathbf{q}^* - \mathbf{q})\mathbf{A}(\mathbf{q}^* - \mathbf{q}) \neq 0$ ($\mathbf{q} \in S_n, \mathbf{q} \neq \mathbf{q}^*$) regularitási feltétel mellett az ESAD $\mathbf{q}^*$ fenotípus képe ESS.

Összefoglalva: Tekintsünk egy szexuális populációt, amelyben domináns-recesszív az öröklődési rendszer, egy lókuszt n allélja homozigótaként n tiszta stratégiát kódol. Tegyük fel, hogy a populáció egyedeinek fitnessét egy evolúciós mátrixjáték adja meg. Ekkor a szexuális és az aszexuális modellek lényegében a kifizető mátrixra kirótt azonos feltételek mellett evolúciósan stabilisak.

Végezetül vegyük észre, hogy a fenti eredmények a polimorf aszexuális modellre és a Fisher-féle szelekciós modell egy általánosított változatára vonatkoznak (amikor a zigóták fitnessét egy mátrixjáték adja meg). A monomorf eset nyílt kérdés.

Jegyzetek

1. E fejezet állításainak bizonyítását és a néhol szükséges számításokat és levezetéseket az alább felsorolt cikkeimben lehet megtalálni. A cikkek sorrendje követi e fejezet szakaszainak a sorrendjét.

Garay, J., Varga Z. (1998) Evolutionarily stable allele distributions. J. Theor. Biol. 191: 163-172

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., Varga Z. (1998) 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.

2. Redundáns esetre (amikor nagyobb az allélok száma, mint a tiszta fenotípusoké) szintén megmutattuk, hogy ha az ESS realizálódik a szexuális populáció genetikai egyensúlyi halmazában, akkor az alléldinamikára nézve az ESS-nek megfelelő alléleloszlások halmaza aszimptotikusan stabilis lesz. A részletek a következő cikkemben találhatóak:

Cressman, R., Garay, J., Varga, Z. (2003) Evolutionarily stable sets in the single-locus frequency-dependent model of natural selection. J. Math. Biol. 47: 465-482.

3. fejezet: Többfajos Evolúciós stabilitás az ökológiában

Az ökológia is telis-tele van játékeleméleti kölcsönhatásokkal. Például, a ragadozó-zsákmány és a parazita-gazda kapcsolatban a felek ellenérdekeltek, hiszen, ami az egyik faj egyedeinek előnyös az a másik faj egyedeinek hátrányos. Ezek a szelekciós szituációk emlékeztetnek a zéró-összegű játékokra, amikor az egyik játékos a másik játékos pénzét nyeri el (Riechert és Hammerstein 1983). Az is tagadhatatlan, hogy az evolúcióban az ökológia kulcs szerepet játszik. Ennek egyik sokszor idézett megfogalmazása Hutchinson metaforája is: "Az evolúció az ökológia színpadán zajlik".

A klasszikus evolúciós mátrixjátékok frekvenciafüggő fitneszekre vonatkoznak, ami egy fajon belül zajló evolúciós folyamatokra összpontosít. Ezzel szemben az ökológiai problémák denzitásfüggők (Cressman és Dash 1987) és többfajosak. Továbbá, a fő szempont a következő: Amíg a klasszikus ESS megvalósulhat úgy is, hogy eközben a faj kihal (mivel csak a frekvenciafüggés a lényeges), addig egy ilyen tulajdonságú „megoldáskonceptió” az ökológiában üres.

A továbbiakban ismertetem, hogy miként alkalmaztam az evolúciós stabilitás gondolatát az elméleti ökológia területén.

3.1. Evolúciós stabilitás Lotka-Volterra-rendszerekben

A cél kifejleszteni egy általános, az evolúciós ökoszisztémákra vonatkozó, denzitásfüggő evolúciós stabilitási koncepciót. Kérdésben megfogalmazva: Hogyan adható meg az ESS több fajra vonatkozó, denzitásfüggő általánosítása abban az értelemben, hogy speciálisan az egyetlen fajra vonatkozó monomorf esetben visszkapjuk a klasszikus ESS-definícióbeli egyensúlyi és stabilitási feltétel megfelelőjét (lásd alább a (3.1.5)-(3.1.6) feltételeket). Tehát az alapmodell két feltételét is gyengítjük: nem egyetlen fajt tekintünk, és a 9.-et, amely frekvenciafüggő kölcsönhatásokat feltételez.

E kérdés igazi előzménye társ szerzőm két fajra kidolgozott evolúciós stabilitási fogalma volt (Cressman 1992). Ő az erős stabilitás fogalmára építve próbálta formalizálni több fajra az evolúciós stabilitást, de ezen az úton ezt nem lehet kivitelezni, és a könyvében példát is adott erre. Ezután én két előtanulmányt publikáltam e témakörben (Cressman et al. 2001, Garay és Varga 2000).

Ahogy korábban is, nekem az egyik mindenkor szemponthoz, hogy minden, az evolúciós stabilitásra vonatkozó általánosításomban Maynard Smith eredeti ESS-fogalma mint speciális eset benne legyen. Ehhez az kell, hogy az általa kidolgozott klasszikus, monomorf esetből induljak ki (vö. 1.1. szakasz), és most is ezt teszem. Továbbá, a mutáció legyen minden fajon belül nagyon ritka, azaz a mutánsok denzitása kicsi, és a szelekciónak van elég ideje kiszelektálni a kevésbé rátermett típust.

Heurisztikusan két feltétel kell ahhoz, hogy egy ökoszisztéma evolúciósan stabilis legyen:

- (i) A rezidens ökoszisztémának stabilisan léteznie kell. Ehhez az az egyszerűbb feltétel elégséges, ha az ökoszisztémának mint dinamikus rendszernek, van aszimptotikusan stabilis egyensúlyi állapota. Megjegyzem, azaz az eset, amikor aszimptotikusan stabilis határciklus biztosítja az együttlélést, még az evolúciós stabilitás szempontjából nem vizsgált probléma, de azt gondolom, matematikailag igen nehéz kérdés lehet.
- (ii) Az ökoszisztéma egyensúlya aszimptotikusan stabilis marad, ha minden egyes fajban legfeljebb egyetlen ritka mutáns fenotípus jelenik meg.

Vegyük észre, hogy a (ii) feltétel dinamikus, nem pedig statikus, mint az ESS, az ESAD és az időkénszerezes mátrixjátékokra vonatkozó evolúciós stabilitási feltételek (lásd az 1.1.2. és a

2.1.2 definíciókat). Ennek oka a következő: Amikor elkezdtem vizsgálni, mi is lehet a jó megközelítése a többfajos ESS tárgyalásának, én is a statikus egyenlőtlenségekkel próbálkoztam. Ezeket könnyű felírni mindegyik fajra, sőt a szükséges tételek is könnyen bizonyíthatók, de amikor példát keresnénk az eredményekre, kiderül, hogy a statikus egyenlőtlenség-rendszer túl erős, azaz nem létezhet olyan, pl. Lotka-Volterra-rendszer, amely kielégítené azt. Ezt a matematikában úgy mondják, üres a statikus definíció. Ezért aztán dinamikus megközelítésen dolgoztam. Az igazi ok azonban az, hogy az evolúció és az egymással kölcsönható fajok denzitásainak változása is csak dinamikusan kezelhető.

Mivel az ökológiai modellek jelentős hányada a Lotka-Volterra-modellhez kapcsolható, amely viszonylag egyszerű, és sokat tudunk viselkedéséről, ezért ez a legmegfelelőbb kiindulási modell egy elméleti ökoszisztéma leírásához. Továbbá, a Lotka-Volterra-modellben és a klasszikus evolúciós mátrixjátékok modelljében is, az egyedek fitnesze bilineárisan függ a kölcsönható típusok denzitásától, illetve relatív frekvenciájától. További hasonlóságok is vannak a két modell között: Egyik sem veszi figyelembe, hogy a kölcsönhatások térben zajlanak, vagy, hogy vannak genetikai kényszerek. Mindkettő feltételezi viszont, hogy a kölcsönhatások két egyed között jönnek létre és teljesen kevertek. Az is fontos szempont, hogy a Lotka-Volterra-modell lényegesen egyszerűbb, mint a sokkal általánosabb Kolmogorov-modell.

Monomorf modell

Tekintsük a következő Lotka-Volterra-rendszert:

$$\dot{x}_k = x_k \left(r_k + \sum_{i=1}^N m_{ki}^{RR} x_i \right) \quad (k \in \overline{1, N}), \quad (3.1.1)$$

ahol x_k , ill. r_k a k -adik faj rezidens fenotípusának denzitása, ill. belső növekedési rátája, továbbá m_{ki}^{RR} jelöli az k -adik és az i -edik faj rezidenseinek kölcsönhatási paraméterét a k -adik faj rezidensének szempontjából. (Azért van m_{ki}^{RR} felső indexében RR , mert ez két rezidens fenotípus kölcsönhatási paramétere). E modellnek alapfeltevése, hogy a k -adik faj rezidens fenotípusának (így minden egyedének átlagban) a fitnesze $r_k + \sum_{i=1}^N m_{ki}^{RR} x_i$, amely az m_{ki}^{RR} kölcsönhatási paraméterek révén lineáris az adott $\mathbf{x} = (x_1, \dots, x_N)$ denzitásvektorban.

Most tekintsük a mutációt! Mivel a mutáció ritka, így maximum egyetlen mutáns fenotípus jelenhet meg minden egyes fajban. Két szélső eset lehetséges:

1. Egyszerre csak egyetlen mutáns fenotípus jelenik pontosan egy fajban, azaz egyetlen egy mutáns fenotípus van az egész rendszerben.
2. Minden fajban éppen egy mutáns fenotípus jelenik meg, azaz pontosan n mutáns fenotípus lesz a rendszerben.

Mivel nem zárható ki az, hogy több fajon belül is egy időben megjelenjék mutáns, ezért mi a 2. esetet vizsgáljuk. Gondoljunk például arra, hogy először megjelenik az i -edikben, de még mielőtt kihalna az i -edik fajból a mutáns, megjelenik a k -adikban és így tovább. Tekintsük hát a következő monomorf evolúciós Lotka-Volterra-rendszert:

$$\begin{aligned}\dot{x}_k &= x_k \left(r_k + \sum_{i=1}^N m_{ki}^{RR} x_k + \sum_{i=1}^N m_{ki}^{RI} y_k \right) \\ \dot{y}_k &= y_k \left(r_k + \sum_{i=1}^N m_{ki}^{IR} x_k + \sum_{i=1}^N m_{ki}^{II} y_k \right), \quad (k \in \overline{1, N}),\end{aligned}\quad (3.1.2)$$

ahol x_k és y_k a k -adik faj rezidens, illetve mutáns fenotípusainak a denzitása. Azért, hogy a kölcsönhatások következményeire tudjunk koncentrálni, feltettük, hogy a k -adik faj minden egyedének azonos a belső növekedési rátája, r_k . Ez azt jelenti, hogy minden fajon belül a mutációk csak és kizárólag a kölcsönhatásokat érintik. Játékelméleti szóhasználatból élve, m_{ki}^{RR} , ill. m_{ki}^{RI} jelölik az k -adik és az i -edik faj rezidenseinek, ill. mutánsának a kölcsönhatási paraméterét a k -adik faj rezidensének szempontjából (I az angol „Invader” szó rövidítése). Hasonlóan, m_{ki}^{IR} , ill. m_{ki}^{II} a k -adik faj mutánsainak a „kifizetése”, ha az i -edik faj rezidenseivel, ill. mutánsaival hatnak kölcsön.

Összefoglalva, az N dimenziós rezidens Lotka-Volterra-rendszerünk a mutációk után $2N$ -dimenziós Lotka-Volterra-rendszer lett, amely továbbra is invariáns az $\mathbf{R}_+^N := \{(\mathbf{x}, \mathbf{y}) = (x_1, \dots, x_N, y_1, \dots, y_N) \mid x_k > 0 \text{ and } y_k > 0 \ (k \in \overline{1, N})\}$ pozitív ortánsra és annak lapjaira nézve.

Egyfajos monomorf modell

Első kérdésünk az, hogy $N=1$ esetén modellünkéből visszkapjuk-e a klasszikus ESS definíciót.

Mivel a monomorfikus evolúciósan stabilis ökoszisztémában a rezidensnek élnie kell, ezért azt követeljük meg, hogy a következő, egy dimenziós

$$\dot{x} = x(r + m^{RR}x)$$

Lotka-Volterra-rendszernek legyen aszimptotikusan stabilis $x^* > 0$ egyensúlya, ami akkor és csak akkor teljesül, ha $r > 0$, és $m^{RR} < 0$. Megjegyzem, a későbbiekben is az egyensúlyban vett linearizáció módszerének fontos szerepe lesz, ami a mostani esetünkben arra vezet, hogy a $x^* m^{RR} = -r$, feltétel garantálja az x^* lokális aszimptotikus stabilitását. Ebben az egyszerű esetben x^* globálisan is aszimptotikusan stabilis.

Tekintsük az egyfajos monomorf evolúciós Lotka-Volterra-rendszert:

$$\begin{aligned}\dot{x} &= x(r + m^{RR}x_k + m^{RI}y) \\ \dot{y} &= y(r + m^{IR}x + m^{II}y).\end{aligned}\tag{3.1.3}$$

Az evolúciós stabilitás most az követeli meg, hogy az ökológiai kölcsönhatásnak a következményeként (azaz ökoszisztéma dinamikája okán) a ritka mutáns haljon ki. Matematikai szóhasználat: A rezidens típus evolúciósan stabilis, ha minden kellően ritka mutáns esetén a fenti 3.1.3. monomorf evolúciós Lotka-Volterra-rendszernek az $(x^*, 0)$ egyensúlyi helye lokálisan aszimptotikusan stabilis a pozitív ortánsra nézve. A rendszert az egyensúlyban linearizáva kapjuk, hogy

$$\begin{bmatrix} \dot{x} \\ \dot{y} \end{bmatrix} \cong \begin{bmatrix} x^* m^{RR} & x^* m^{RI} \\ 0 & r + x^* m^{IR} \end{bmatrix}.$$

Most a két sajátérték $x^* m^{RR} < 0$ és $r + x^* m^{IR} = x^* (m^{IR} - m^{RR})$.

Ha $m^{IR} < m^{RR}$, akkor $(x^*, 0)$ lokálisan stabilis, hiszen mindkét sajátérték negatív. Ha $m^{IR} > m^{RR}$, akkor $(x^*, 0)$ instabilis. Tartsuk szem előtt, hogy mivel a mutánsok ritkák, ezért minden egyed szinte csak rezidens egyeddel hat kölcsön. Ha tehát, a mutáns fenotípusnak kisebb a kifizetése, mint a rezidensnek, amikor mindketten rezidens egyeddel hatnak kölcsön, akkor a mutáns kihal, ha pedig nagyobb, akkor elterjed.

A harmadik eset, $m^{IR} = m^{RR}$ mind biológiai, mind matematikai szempontból igen fontos, hiszen a biológiában a mutáns neutralitásának felel meg. Ekkor pedig a matematikában nem használható a linearizációs módszer, hiszen van nulla saját értéke a Jacobi-mátrixnak. Ezen elfajuló eset vizsgálatára dolgozták ki a centrális sokaság módszerét, amelyet használva belátható, hogy ha $m^{IR} = m^{RR}$, akkor a $m^{II} < m^{RI}$ feltétel garantálja, hogy $(x^*, 0)$ lokálisan aszimptotikusan stabilis legyen.

Összefoglalva: Egy faj esetén a rezidens fenotípus evolúciósan stabilis, ha

(i) a mutánsok megjelenése előtt ökológiai szempontból stabilis, azaz

$$r > 0, \text{ és } m^{RR} < 0, \quad (3.1.4)$$

(ii) a megjelenő mutánsok pedig kihálnak, azaz

$$m^{IR} \leq m^{RR}, \quad (3.1.5)$$

és

$$\text{ha } m^{IR} = m^{RR}, \text{ akkor } m^{II} < m^{RI}. \quad (3.1.6)$$

Vegyük észre, ha mint kifizetési mátrixot írjuk fel a kölcsönhatásokat jellemző paramétereket, akkor a következőt kapjuk:

$$\begin{pmatrix} m^{RR} & m^{RI} \\ m^{IR} & m^{II} \end{pmatrix}.$$

Ekkor az $m^{IR} \leq m^{RR}$ feltétel nem más, mint a Nash-egyensúlyi feltétel, és az utolsó feltételünk, azaz ha $m^{IR} = m^{RR}$, akkor $m^{II} < m^{RI}$, a jól ismert stabilitási feltétel. Tehát, a második és harmadik feltétel megfelel a mátrix játékok körében definiált klasszikus ESS feltételeinek.

Összességében elmondhatjuk, hogy Lotka-Volterra-dinamika esetén a denzitásfüggő ökológiai stabilitás, és a frekvenciafüggő evolúciós stabilitás világosan szétválik. Megjegyzem, a frekvencia függő mátrixjátékoknál előfordulhatott az az eset, amikor a rendszer ESS evolválódik, de közben a faj kihal, hiszen az alapmodell nem vett figyelembe semmiféle denzitásfüggést. Ez most nem történhet meg, mert az (i) egzisztenciafeltételünk ezt kizárja.

Többfajos monomorf modell

Az ökológiai stabilitás biztosítása végett tegyük fel, hogy a rezidens Lotka-Volterra-modellnek van belső egyensúlyi helye $\mathbf{x}^* = (x_1^*, \dots, x_N^*) \in \mathbf{R}_+^N$, amely aszimptotikusan stabilis. Pontosabban, erősen stabilis abban az értelemben, hogy $\mathbf{x}^*$ hiperbolikus, azaz a Jacobi-mátrixának $\mathbf{x}^*$ -ben nincs nulla valós részű sajátértéke.

A mutációk után a rezidens állapot monomorfán evolúciósan stabilis, ha a (3.1.2) monomorf evolúciós Lotka-Volterra-rendszer $(\mathbf{x}^*, \mathbf{y}^*) = (x_1^*, \dots, x_N^*, 0, \dots, 0) \in \mathbf{R}_+^{2N}$ egyensúlyi helye lokálisan aszimptotikusan stabilis. Ez biológiailag azt jelenti, hogy a ritka mutánsok kihalnak. A következő tételeket igazoltuk:

3.1.1. tétel: Tegyük fel, hogy a (3.1.1) rezidens Lotka-Volterra-rendszer a stabilis $\mathbf{x}^* \in \mathbf{R}_+^N$ egyensúlyi helye hiperbolikus. Legyen $\lambda_k := r_k + \sum_{i=1}^N m_{ki}^{IR} x_i^*$ a k -dik faj mutáns fenotípusának az átlagos fitnesze az $(\mathbf{x}^*, \mathbf{0}) \in \mathbf{R}_+^{2N}$ egyensúlyi helyen. Ha $(\mathbf{x}^*, \mathbf{0})$ egy monomorfán evolúciósan stabilis ökológiai egyensúly, akkor kielégíti a következő feltételeket:

(i) Egyensúlyi feltétel: $\lambda_k \leq 0$ minden $k = 1, \dots, N$.

(ii) Stabilitási feltétel:

- Ha $\lambda_k < 0$ minden $k=1, \dots, N$, akkor $(\mathbf{x}^*, \mathbf{0})$ alapértelmezésénél fogva kielégíti a stabilitási feltételt, és automatikus monomorfán evolúciósan stabilis ökológiai egyensúlya (3.1.2)-nek.
- Ha valamely k -ra $\lambda_k = 0$, akkor $(\mathbf{x}^*, \mathbf{0})$ monomorfán evolúciósan stabilis ökológiai egyensúlya (3.1.2)-nek akkor és csak akkor, ha $\mathbf{M} := \mathbf{M}^{II} - \mathbf{M}^{IR} (\mathbf{M}^{RR})^{-1} \mathbf{M}^{RI}$ B-mátrix,

ahol, a $\mathbf{M}^{II} \in \mathbf{R}^{N \times N}$ mátrix komponensei az m_{kl}^{II} -k, a mutánsok közötti kölcsönhatás paraméterei, hasonlóan az $\mathbf{M}^{IR}, \mathbf{M}^{RI} \in \mathbf{R}^{N \times N}$ mátrixok komponensei a mutánsok és a rezidensek közötti kölcsönhatás paraméterei, rendre m_{kl}^{IR} és m_{kl}^{RI} , és így természetesen $\mathbf{M} \in \mathbf{R}^{N \times N}$.

Az $\mathbf{M} \in \mathbf{R}^{N \times N}$ mátrix B-mátrix, ha valamely k -ra minden $\mathbf{x} \in \mathbf{R}_+^N$ -re $x_k \sum_{l=1}^N M_{kl} x_l < 0$

(Hofbauer és Sigmund 1998). Első ránézésre e feltétel nehezen értelmezhetőnek tűnik, de

lényegében azt jelenti, ha a mutánsok mindegyike neutrális (egyenlőség teljesül az egyensúlyi feltételben), akkor az $(\mathbf{x}^*, \mathbf{0})$ egyensúlyi hely egy környezetében mindig van legalább egy olyan mutáns amelynek denzitása szigorúan monoton csökken. Vegyük észre, hogy $N=1$ esetén $\lambda_1 = 0$ azzal ekvivalens, hogy $m^{IR} = m^{RR}$. Ekkor az 1×1 -es B -mátrix a következő alakba írható fel: $m = m^{II} - m^{IR} \left(\frac{1}{m^{RR}} \right) m^{RI} = m^{II} - m^{RI}$, azaz visszakaptuk a klasszikus ESS stabilitási feltételét. Ez pontosan megmutatja, miért nem lenne elég, ha csak szigorú egyenlőtlenséget követelnénk meg a 3.1.1. tételben. Ugyanis ha mindegyik fenotípus kevert stratégiát használ, akkor a játékelméleti Nash-féle egyensúlyban a tiszta stratégiák kifizetései egyenlők, így minden mutáns neutrális.

E fejezetben megmutattam azt, hogy lehet denzitásfüggő és több fajos esetben matematikai formába önteni a Darwini dogmán alapuló evolúciós stabilitás fogalmát. Vegyük észre, most a klasszikus evolúciós mátrixmodellnek két feltételét is gyengítettem.

Jegyzetek

1. E fejezet főtételeinek bizonyítása megtalálható a következő közleményben, ahol további állítások is olvashatók például a polimorf modellre vonatkozóan: Cressman, R., Garay, J. (2003) Evolutionary stability in Lotka-Volterra systems. J. Theor. Biol. 222: 233-245.

2. Legjobb tudásom szerint eddig csak mi javasoltunk több fajra vonatkozó evolúciós stabilitási fogalmat. Magának a végleges feltételnek a megadása sem volt egyszerű, a 3.1.1. tétel előzményei a következő két cikkben olvashatóak:

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

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

3. Kolmogorov-típusú dinamikák esetén, a B -mátrix feltétel csak elégséges (és nem szükséges) feltétele a többfajos monomorf evolúciós stabilitásnak, lásd, Cressman, R., Garay, J. (2003) Stability in N-species coevolutionary systems. Theor. Pop. Biol. 64: 519-533.

4. A 3.1.1. tétel alkalmazása azért nehéz, mert egy mátrix B-mátrix voltának ellenőrzése meglehetősen technikás. A B-mátrixokat két területen alkalmaztam a következő két cikkemben:

Cressman, R., Garay, J. (2006) A game-theoretical model for punctuated equilibrium: species invasion and stasis through coevolution. *BioSystems* 84: 1-14,

és

Cressman, R., Garay, J (2009) A predator-prey refuge system: Evolutionary stability in ecological systems. *Theor. Pop. Biol.* 76: 248-257.

3.2. Ideális szabad eloszlás, mint evolúciósan stabilis stratégia

E szakaszban megmutatom, hogy az ökológiai szituációkat hasznos lehet evolúciós játékelméleti szempontból is vizsgálni, hiszen ily módon új, tisztán ökológiai eredmények is adódnak.

Az eredetileg egy fajra vonatkozó ideális szabad eloszlás (ideal free distribution, IFD, lásd Fretwell és Lucas 1970) modelljében az egyedek szabadon mozoghattak bármely élőhelyek között és pontos információkkal rendelkeztek az egyes élőhelyek minőségéről. Az élőhelyek minősége a faj szempontjából, nem azonos. Egyrészt, ha a források kimeríthetők, akkor saját fajtársak (Parker 1978, Parker és Stuart 1976, Milinski és Parker 1991, Sutherland 1996), illetve más versengő fajok (Lawlor és Maynard Smith 1976, Brown 1990, 1998, Possingham 1992, Grand és Dill 1999, Grand 2002, Guthrie és Moorhead 2002, Krivan és Sirot 2002, Krivan 2003) is kimeríthetik egy adott élőhely forrásait. Másrészt, a predációs nyomás is változhat aszerint, hogy melyik élőhelyen, mekkora a zsákmányállatok és a ragadozók denzitása (Krivan és Schmitz 2003). Nyilván ebben a szelekciós szituációban egy fenotípus fitnesze függ a versenytársai és a ragadozó viselkedésétől is, azaz játékelméleti konfliktus áll fenn, és az egyedek stratégiája maga az élőhely választása. Az sem kétséges, hogy mind a versengés, mind a predáció esetén az egyes foltokban a kérdéses denzitások (amíg versengés esetén a fajtársak, addig ragadozás esetén a ragadozók denzitása) határozzák meg a fenotípusok fitneszét.

Két alaphelyzetet hasonlítunk össze: 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.

Egyfajos élőhely-szelekció

Tegyük fel, hogy egyetlen faj egyedei két lehetséges élőhely közül választhatnak. Minden élőhelyen az egyedek kifizetése denzitásfüggő. Az egyszerűség kedvéért azt is feltételezzük, hogy a denzitás növekedtével a fenotípusok kifizetése lineárisan csökken, nevezetesen

$$V_i = r_i \left(1 - \frac{m_i}{K_i} \right),$$

ahol m_i az aktuális populációdensitás, ha csak egyetlen egyed lenne a területen, akkor r_i lenne a kifizetés, és végül K_i az i -edik élőhelye eltartó képessége. Mivel két élőhelyünk van, a populáció mérete nyilván $M = m_1 + m_2$, továbbá a teljes populáció $p_i = \frac{m_i}{M}$ -ed része van az i -edik élőhelyen, így $\mathbf{p} = (p_1, p_2)$ a populáció állapota.

Most legyen a populáció a $\mathbf{p}$ állapotban, és tekintsünk egy egyedet, amely a populációtól eltérő $\mathbf{p}' = (p'_1, p'_2)$ stratégiát használ. Ekkor ezen egyed kifizetése

$$V(\mathbf{p}', \mathbf{p}) = p'_1 V_1(p_1) + (1 - p'_1) V_2(p_2), \quad (3.2.1)$$

hiszen az IFD-modell additív, azaz azon egyednek, amely p'_1 és p'_2 időt tölt az 1-es, illetve a 2-es élőhelyen, a kifizetése összeadódik. Feltesszük, hogy az első élőhely jobb, mint a második, formálisan, $r_1 > r_2$.

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, azaz $V_1(p_1) = V_2(p_2)$. Ebből adódik, hogy

$$p_1 = \begin{cases} 1, & \text{ha } M < K_1 \frac{r_1 - r_2}{r_1}; \\ \frac{r_2 K_1}{r_2 K_1 + r_1 K_2} + \frac{K_1 K_2 (r_1 - r_2)}{r_2 K_1 + r_1 K_2}, & \text{egyébként.} \end{cases} \quad (3.2.2)$$

Nyilván az az egyensúlyi állapot akkor stabilis, ha benne az a ritka mutáns, amely a populációtól eltérő $\mathbf{p}' = (p'_1, p'_2)$ stratégiát használ, nem tud elterjedni, azaz

$$V(\mathbf{p}', \mathbf{p}) < V(\mathbf{p}, \mathbf{p}),$$

vagy, ha $V(\mathbf{p}', \mathbf{p}) = V(\mathbf{p}, \mathbf{p})$, akkor

$$V(\mathbf{p}', \mathbf{p}') < V(\mathbf{p}, \mathbf{p}'). \quad (3.2.3)$$

Ha (3.2.2) egyenlőséggel megadott egyensúlyi stratégia kevert, akkor minden mutáció neutrális, és ha a populáció kellően nagy, azaz $M > K_1 \frac{r_1 - r_2}{r_1}$, akkor

$$V(\mathbf{p}', \mathbf{p}') - V(\mathbf{p}, \mathbf{p}') = - \frac{\{-K_1 K_2 r_1 + K_2 M p'_1 r_1 + K_1 [K_2 + M(p'_1 - 1)] r_2\}^2}{K_1 K_2 M (K_2 r_1 + K_1 r_1)} < 0.$$

Nyilván, ahhoz hogy mind a két élőhely használatban legyen, az kell, hogy a jobb élőhely forrásait az ott élők lecsökkentsék a rosszabb minőségű helynek a szintjére. Összegezve: az IFD felfogható evolúciósan stabilis stratégiának.

Replikátordinamika mint IFD-dinamika

Az IFD azon a feltevésen alapszik, hogy az egyedek jól informáltak, és szabadon (idő-, energia- és egyéb kényszerektől mentesen) mozoghatnak az élőhelyek között. Ahhoz azonban, hogy beálljon az IFD, időnek kell eltelnie, amely alatt az egyedek ide-oda vándorolnak.

A replikátordinamikát eredetileg nem átfedő generációkkal rendelkező populációk esetében a fenotipikus összetétel, illetve alléleloszlás változásának leírására vezették be. Azt, hogy a replikátordinamikát használhassuk az egyedek életük során bekövetkező viselkedésváltozásainak leírására, meg kell indokolnunk. Az indokláshoz induljunk az imitálásból, amely azt jelenti, hogy egy egyed imitálja (eltanulja, lemásolja) társa stratégiáját, ha neki nagyobb a nyeresége. Ha a sikeresebb stratégiára való átállás valószínűsége lineárisan függ a két egyed nyereségének különbségétől, akkor Schlag (1997) belátta, hogy ez a tanulási szabály a replikátordinamikára vezet, amely a mostani esetünkben a következő alakra hozható

$$\frac{dp}{dt} = p_1(1 - p_1)(V_1 - V_2).$$

Vegyük észre Schlag ötlete az volt, hogy a tanulás, illetve más egyedek sikeres viselkedésnek átvétele analóg a szaporodás folyamatával.

Az 1.1. szakasz 1.1.7. tétele garantálja, hogy az IFD globálisan aszimptotikusan stabilis. Azaz, ha az egyedek mindig követik azokat az egyedeket, akiknek nagyobb a nyereségük, mint a sajátjuk, akkor az élőhelyeken optimális módon fognak eloszlani.

IFD két élőhelyen versengő két faj esetén

Tekintsünk két fajt, és egyedeiknek legyenek a két élőhelyen a következő kifizetések

$$V_i(\mathbf{p}, \mathbf{q}, M, N) = r_i \left(1 - \frac{p_i M}{K_i} - \frac{\alpha_i q_i N_i}{K_i} \right), \quad i = 1, 2,$$

$$W_i(\mathbf{p}, \mathbf{q}, M, N) = s_i \left(1 - \frac{\beta_i p_i M}{L_i} - \frac{q_i N_i}{L_i} \right), \quad i = 1, 2, \quad (3.2.6)$$

ahol M és $\mathbf{p} = (p_1, p_2)$, illetve N és $\mathbf{q} = (q_1, q_2)$ a teljes populáció mérete és rezidens fenotípusa az 1-es, ill. a 2-es faj esetében. K_i és r_i , illetve L_i és s_i az i -edik élőhely eltartó képessége és a belső növekedési rátája az 1-es, ill. 2-es fajra nézve. Végül a α_i és a β_i a fajok közötti versengés együtthatói az i -edik élőhelyen.

Most tekintsünk egy-egy egyedet mindkét fajból, amelyek eltérnek a rezidens populációk élőhelyhasználatától, jelölje az 1-es fajban $\mathbf{p}' = (p'_1, p'_2)$ illetve a 2-es fajban $\mathbf{q}' = (q'_1, q'_2)$ az új stratégiákat, amelyek kifizetései a következők:

$$V(\mathbf{p}', \mathbf{p}, \mathbf{q}) = p'_1 V_1(\mathbf{p}, \mathbf{q}) + (1 - p'_1) V_2(\mathbf{p}, \mathbf{q}),$$

$$W(\mathbf{q}', \mathbf{p}, \mathbf{q}) = q'_1 W_1(\mathbf{p}, \mathbf{q}) + (1 - q'_1) W_2(\mathbf{p}, \mathbf{q}).$$

Ekkor a két fajra vonatkozó Nash-féle egyensúlyi feltétel a következő: $\mathbf{p} = (p_1, p_2)$ és $\mathbf{q} = (q_1, q_2)$ Nash-egyensúly, ha minden $\mathbf{p}' = (p'_1, p'_2)$ és $\mathbf{q}' = (q'_1, q'_2)$ esetén

$$V(\mathbf{p}', \mathbf{p}, \mathbf{q}) \leq V(\mathbf{p}, \mathbf{p}, \mathbf{q}),$$

$$W(\mathbf{p}', \mathbf{p}, \mathbf{q}) \leq W(\mathbf{q}, \mathbf{p}, \mathbf{q}) \quad (3.2.7)$$

Most tekintsük azt az esetet, amikor mindkét faj használja mindkét élőhelyet, akkor a kevert Nash-féle egyensúlyban igaz, hogy

$$V_1(\mathbf{p}, \mathbf{q}) = V_2(\mathbf{p}, \mathbf{q}), \quad (3.2.9.a)$$

$$W_1(\mathbf{p}, \mathbf{q}) = W_2(\mathbf{p}, \mathbf{q}). \quad (3.2.9.b)$$

Ha van kevert a Nash-féle egyensúly, akkor a stabilitási feltétel a következő: $\mathbf{p} = (p_1, p_2)$ és $\mathbf{q} = (q_1, q_2)$ evolúciósan stabilis, ha minden $\mathbf{p}' = (p'_1, p'_2)$ és $\mathbf{q}' = (q'_1, q'_2)$ stratégiára, amelyek közel vannak $\mathbf{p}$ -hez, ill. $\mathbf{q}$ -hoz, az alábbi egyenlőtlenségek közül legalább az egyik teljesül,

$$V(\mathbf{p}', \mathbf{p}, \mathbf{q}) < V(\mathbf{p}, \mathbf{p}, \mathbf{q}),$$

$$W(\mathbf{p}', \mathbf{p}, \mathbf{q}) < W(\mathbf{q}, \mathbf{p}, \mathbf{q}).$$

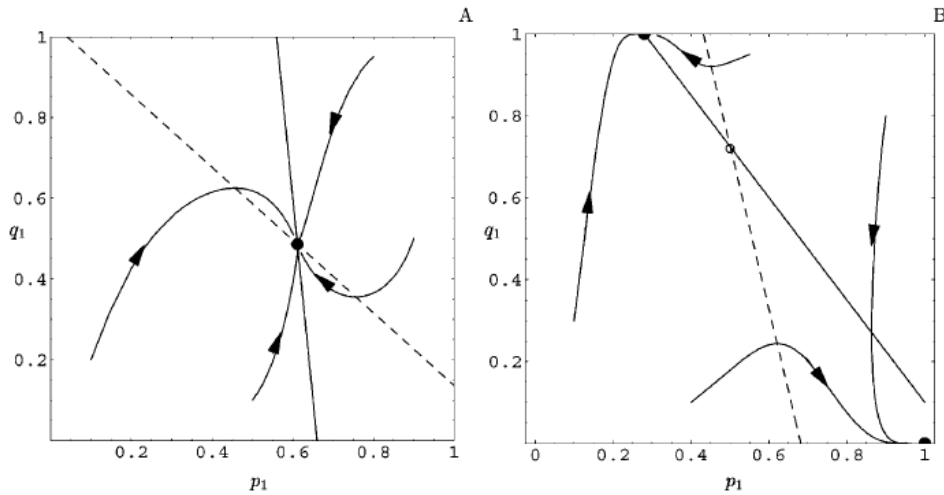
Vegyük észre, itt ugyanaz a feltétel, mint amelyet a B-mátrix megkövetelt (lásd 3.1. szakasz): minden, az egyensúlyhoz közeli állapotban legalább az egyik „mutáns” rosszabbul „teljesítsen” mint saját rezidense.

Most a replikátordinamika a következő alakú

$$\frac{dp_1}{dt} = p_1(1-p_1)(V_1(\mathbf{p}, \mathbf{q}) - V_2(\mathbf{p}, \mathbf{q})),$$

$$\frac{dq_1}{dt} = q_1(1-q_1)(W_1(\mathbf{p}, \mathbf{q}) - W_2(\mathbf{p}, \mathbf{q})).$$

E dinamika fázisportréja az 3.2.1 ábrán látható.



3.2.1. ábra: A replikátor stabilis (A) és instabilis (B) kevert Nash-féle egyensúly esetén. A folytonos vonal az 1-es faj izoklinje, amelyet a (3.2.9.a) egyenlőség ad meg. A szaggatott vonal a 2-es faj izoklinje, amelyet a (3.2.b) egyenlőség ad meg. A közös paraméterek: $K_1=15$, $K_2=10$, $L_1=12$, $L_2=10$, $r_1=1$, $r_2=1$, $s_1=1$, $s_2=1$, $M=3$ és $N=3$. Az ábra (A) részábráján, ahol instabilis a kevert Nash-féle egyensúly, a versengést megadó paraméterek: $\alpha_1=0.1$, $\alpha_2=0.1$, $\beta_1=0.9$ és $\beta_2=0.9$. Az ábra (B) részábráján, ahol stabilis a kevert Nash féle egyensúly, a versengést magadó paraméterek: $\alpha_1=0.8$, $\alpha_2=0.8$, $\beta_1=4$ és $\beta_2=4$.

IFD két élőhelyen élő ragadozó és zsákmányfaj esetén

Tekintsünk egy zsákmány és egy ragadozó fajt, és egyedeinek a két élőhelyen legyenek a következők a kifizetések

$$V_i(\mathbf{p}, \mathbf{q}, M, N) = r_i \left(1 - \frac{\sigma p_i M}{K_i} - \alpha_i q_i N_i \right), \quad i = 1, 2,$$

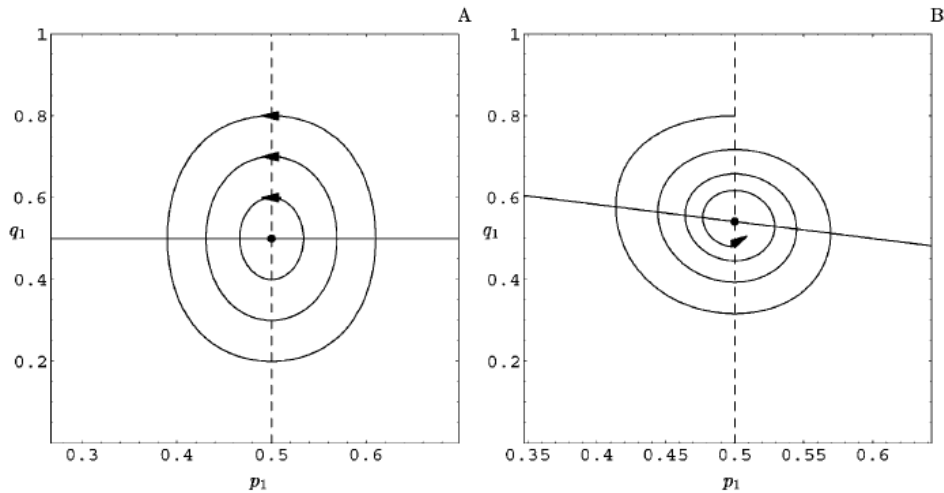
$$W_i(\mathbf{p}, \mathbf{q}, M, N) = s_i (-1 + \beta_i p_i M), \quad i = 1, 2, \quad (3.2.10)$$

ahol V_i a zsákmány és W_i a ragadozó nyereségét jelöli, σ a zsákmányfajon belüli versengés mértéke, míg s_i a ragadozó halálozási rátája. Az általánosság megszorítása nélkül feltehető, hogy $s_1 > s_2$. Most a replikátordinamika a következő alakú:

$$\frac{dp_1}{dt} = p_1(1-p_1) \left[r_1 - r_2 - \sigma M \left(\frac{r_1 p_1}{K_1} - \frac{r_2 p_2}{K_2} \right) - N(r_1 \alpha_1 p_1 - r_2 \alpha_2 p_2) \right],$$

$$\frac{dq_1}{dt} = q_1(1-q_1) [-(s_1 - s_2) + M(r_1 \alpha_1 p_1 - r_2 \alpha_2 p_2)].$$

E dinamika fázisportréja a 3.2.2. ábrán látható.



3.2.2. ábra: Itt a ragadozó és préda élőhely-hasznosítási eloszlásokra vonatkozó replikátordinamika megoldásai láthatóak, amikor az IFD-t perturbáltuk. A) eset, amikor nincs a prédák között versengés ($\sigma=0$). B) eset, amikor van a prédák között versengés, $\sigma=0.5$. A további paraméterek a következők: $\alpha_1=0.1$, $\alpha_2=0.1$, $\beta_1=0.9$ és $\beta_2=0.9$, $K_1=15$, $K_2=10$, $r_1=1$, $r_2=1$, $s_1=1$ és $s_2=1$.

Ökológiai időskála

Sok faj esetén, a lokális élőhelyek közötti migráció sokszor lényegesen rövidebb idő alatt zajlik le, mint a szaporodási, generációs idő. Ezekben az esetekben a két folyamat elkülöníthető abban az értelemben, hogy a denzitások változását leíró populációdinamikákba bele van építve az optimális viselkedést leíró dinamika egyensúlyi helye, hiszen e dinamikák más-más időléptékben mozognak. Vegyük észre, korábban mindig állandó denzitásokat feltételeztünk, amikor megvizsgáltuk mi az optimális. Most már mondhatjuk, hogy az evolúciósan stabilis IFD. Valóban, tegyük fel, hogy az optimális viselkedés a populációban szinte azonnal beáll, ha bármilyen kicsit is változnak a denzitások. Most vizsgáljuk meg, milyen dinamikus rendszerek adódnak, ha feltételezzük, hogy minden denzitás esetén a populációk az optimális IFD-t használják.

Egyfajos modell: Most egy Kolmogorov féle populációdinamikával van dolgunk, nevezetesen

$$\frac{dM}{dt} = MF(M),$$

ahol M a faj denzitása, és $F(M)$ a faj egyedeinek fitnessze, de ez most az optimális IFD használata esetén

$$F(M) = p_1(M) \left(1 - \frac{p_1(M)M}{K_1} \right) + (1 - p_1(M)) \left(1 - \frac{(1 - p_1(M))M}{K_1} \right),$$

ahol $p_1(M)$ -et a (3.2.2) egyenlet adja meg.

Most lássuk be, hogy mindkét élőhely az egyensúlyban telítődik! Mivel egyensúlyban mindkét élőhelyen azonosak a fitnessértékek (ez következik a teljesen kevert Nash-féle feltételből), másrésről a dinamikai egyensúlyban $F(M) = 0$, de $F(M)$ nem negatív tagú összeg, ebből következik, hogy

$$1 - \frac{p_1(M)M}{K_1} = 0,$$

és

$$1 - \frac{(1 - p_1(M))M}{K_1} = 0.$$

Ez pontosan az, amit belátni kívántunk. Megjegyzem, ugyanez az eredmény adódik, ha a faj egyedei nem vándorolnak szabadon a két élőhely között.

Két versengő fajt leíró modell: Először tekintsünk ugyanazokkal a paraméterekkel két versengő fajt, amelyek nem vándorolnak! Ekkor a különböző élőhelyeken a következő modell használható:

$$\frac{dm_i}{dt} = m_i r_i \left(1 - \frac{m_i}{K_i} - \frac{\alpha_i n_i}{K_i} \right) \quad i=1,2$$

$$\frac{dn_i}{dt} = n_i s_i \left(1 - \frac{n_i}{L_i} - \frac{\beta_i m_i}{L_i} \right) \quad i=1,2.$$

Tegyük fel, hogy létezik együttélés! Ekkor az egyensúlyi helyet a következő egyenlőségek adják meg:

$$m_i^* = \frac{K_i - \alpha_i L_i}{1 - \alpha_i \beta_i} \quad i=1,2$$

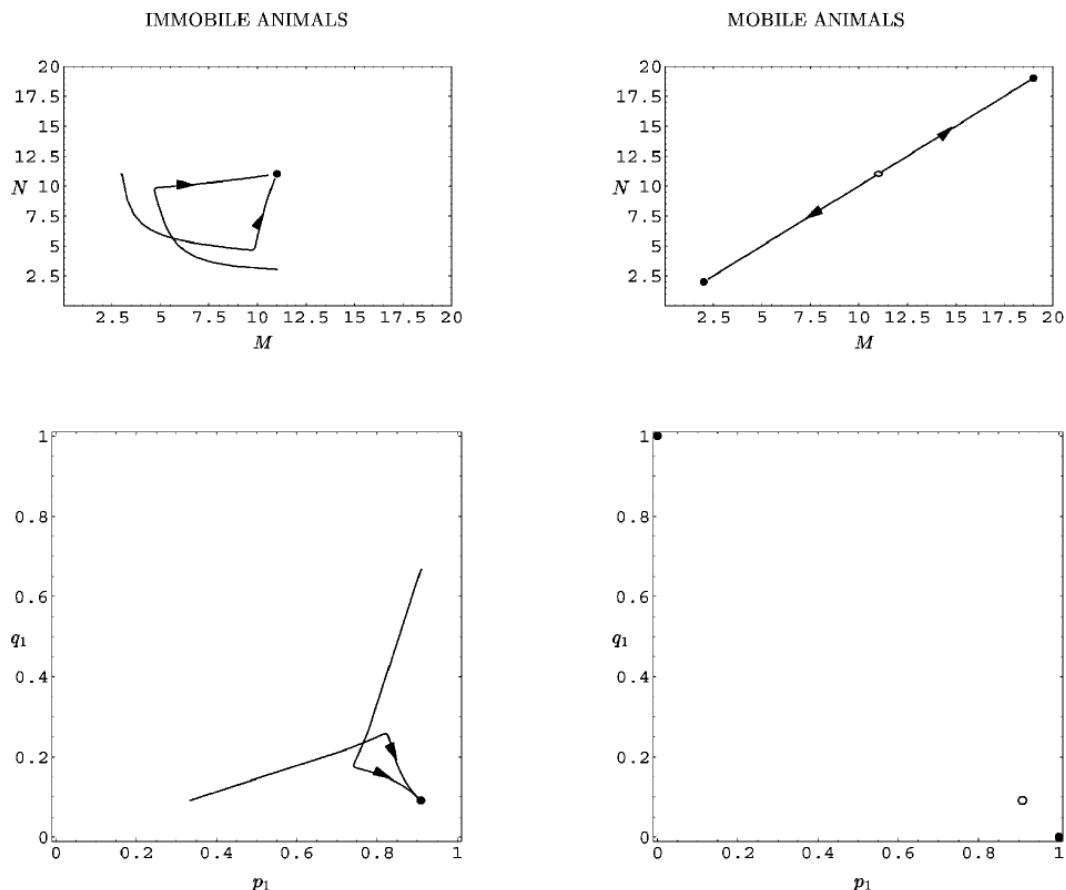
$$n_i^* = \frac{L_i - \beta_i K_i}{1 - \alpha_i \beta_i} \quad i=1,2.$$

Másodjára tekintsünk két mobilis versengő fajt, amelyek minden denzitás mellett IFD-t használnak, rendre $\mathbf{p}(M, N)$ -t és $\mathbf{q}(M, N)$ -t! Ekkor a populációdinamika a következő:

$$\frac{dM}{dt} = M(p_1 V_1(\mathbf{p}, \mathbf{q}, M, N) + (1 - p_1) V_2(\mathbf{p}, \mathbf{q}, M, N)),$$

$$\frac{dN}{dt} = N(q_1 W_1(\mathbf{p}, \mathbf{q}, M, N) + (1 - q_1) W_2(\mathbf{p}, \mathbf{q}, M, N)).$$

A mobilis fajokat és a helyben élő fajokat leíró két dinamikának azonos az egyensúlyi helye. A stabilitásukkal azonban más a helyzet, míg a nem mobilis fajok együtt élnek mindkét élőhelyen, addig a mobilis fajok szétválnak, és az egyik az egyik, míg a másik a másik élőhelyet választja, lásd a 3.2.3. ábrát.



3.2.3. ábra: A felső sor ábráin két versengő faj M és N denzitásának változásait leíró populációdinamikának két-két megoldása látható. Az *alsó sorban* e fajoknak a két élőhely közötti eloszlásának dinamikája látható. A *bal oszlopban* a nem mobilis fajokra vonatkozó megoldások láthatók. A *jobb oszlopban* a mobilis, az IFD-t követő fajpárok vannak. A *jobb alsó* ábrán az látható, hogy a mobilis fajok azonnal szegregálódnak, elkülönülnek. A *bal alsón* az látható, hogy a nem mobilis fajok együtt élnek mindkét élőhelyen. A paraméterek minden részábra esetén a következők: $\alpha_1=9$, $\alpha_2=0.1$, $\beta_1=0.1$ és $\beta_2=9$, $K_1=19$, $K_2=2$, $L_1=2$, $L_2=19$, $r_1=1$, $r_2=0.1$. $s_1=0.1$ és $s_2=1$.

Végül megjegyezzük, hogy a nem mobilis és a mobilis, IFD-t követő ragadozó és prédafajok esetén a populációdinamikai modellek minőségileg azonos eredményt adnak.

Jegyzet: Az itt vizsgált problémáról további részletek találhatók a következő dolgozatban:

Cressman, R., Krivan, V., Garay, J. (2004) Ideal free distributions, evolutionary games, and population dynamics in multiple-species environments. *Am. Nat.* 164: 473-489.

3.3. Csordában vagy magányosan?

Bevezetjük az opportunista játékos fogalmát, aki valamilyen valószínűséggel mindig használja minden tiszta stratégiáját.

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, Dehn 1990,); több szem többet lát („many eyes hypothesis” lásd Treves 2000); a védekezés hatékonyabb (lásd 1.6. szakasz). Például, terepi kutatások (Hass és Valenzuela 2002) alapján a fehérorrú ormányos medve (*Nasua narica*) esetében a felnőttek halálozásának 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 mégis 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) Opportunista: neki is van prédapreferenciája, de ha véletlenül találkozik az éppen nem preferált prédájával, akkor azt egy adott, egyénél kisebb valószínűséggel megtámadja.

A matematikai játékelmélet szóhasználatával élve: A céltudatos játékos képes használni tiszta stratégiákat (csak egy típusú zsákmányt öl), azaz stratégiahalmaza a $[0,1]$. Ezzel szemben az opportunista játékos, mindig támad egy adott $0 < r < 1$ valószínűséggel, így stratégiahalmaza, csak $[r, 1-r]$. Az r az oportunizmus szintjét adja meg, hiszen ha egy ragadozó a nem preferált zsákmánytípussal találkozik, akkor r valószínűséggel megpróbálja kihasználni az alkalmat. Nyilván ha $r=0$, akkor nem opportunista a ragadozó, ha pedig $r=1$, akkor a ragadozó minden zsákmányt megtámad, amit csak megtalál, azaz nincs zsákmánypreferenciája.

Céltudatos ragadozó

Most megnézzük, hogy a zsákmányállatok csordáinak kialakulására milyen hatással van a céltudatos ragadozó.

Ha különböző ragadozói tevékenységet, képességeket követel meg a magányos és a csoportos zsákmányokra való vadászat, akkor a ragadozó tipikusan „céltudatos” (Huggard 1993a), azaz nem változtat eredeti célján: abban az esetben, ha véletlenül találkozik egy másik fajta zsákmánnyal, azt nem támadja meg. További bonyodalom, hogy ha ugyanaz a zsákmányállat két eltérő élőhelyen él, akkor a ragadozó az élőhelynek megfelelően, más és más stratégiát alkalmazhat. Ekkor a ragadozó azáltal, hogy kiválasztja az élőhelyet, ahol vadászni fog, egyúttal a zsákmányának a típusát is kiválasztja. Például, az afrikai szavannák nyílt területein a zsákmányok nagyobb csordákat alkotnak (Hayward és Kerley 2005), és az oroszánok a kisebb csordákat részesítik előnyben (Scheel 1993). Észak Amerikában, a jávorszarvascsordák mérete a füves területeken nagyobb, mint fenyvesekben, és a farkasok sikere függ a különböző területek jellegétől (Huggard 1993a, b, Hebblewhite és Pletscher 2002, Kunkel et al. 2004, Hebblewhite et al. 2005). Továbbá a bölényeknél a területpreferencia fontos szempontja elkerülni a farkasok támadását (Fortin and Fortin 2009, Fortin et al. 2009).

Most egy aszimmetrikus játék keretében vizsgáljuk a problémát, hiszen a résztvevők ellenérdekeltek, és mind a zsákmányok túlélése és ezzel együtt a ragadozók sikere együttesen mindkét faj viselkedésétől függ, ahogy ezt a fenti példákkal érzékeltettük.

1. Zsákmány tiszta stratégiái: 1. Magányos: ez lehet akár kis csordához vagy kis csapathoz való tartozás. 2. Csorda: azaz nagy csapatban való élet.
2. Ragadozó tiszta stratégiái: Magányos típusra vagy csordára vadászik.

Minden más szempontból az egyedek azonosak. Például minden magányos zsákmányt azonos valószínűséggel öl meg a ragadozó. Hasonlóan, a csorda egyedei is azonos valószínűséggel esnek áldozatul a ragadozóknak.

Az egyszerűség végett feltesszük, hogy a fitnesskülönbség a két zsákmánytípus között csak és kizárólag a ragadozó által meghatározott túlélési valószínűségek eltéréséből adódik. Nyilván, az ökológia egyik fontos kérdése az optimális csoportméret (Gerard et al. 2002). Azért élünk ezzel az egyszerűsítő feltétellel, mert a zsákmányok közötti erős versengés elfedheti a ragadozó hatását. Nyilván negatív korreláció van a csoport nagysága (azaz a tömeg nyújtotta biztonság) és az élelemért folytatott versengés között. Azonban, ha a ragadozó

hatása a döntő, és a zsákmányok denzitása messze van az eltartó képességtől, akkor az élelemért zajló versengés nem számottevő. Például, Hebblewhite et al. (2002) a Banff Nemzeti Parkban (Alberta, Kanada) azt találták, hogy a farkasok visszatelepítése után a jávorszarvas-populáció létszáma 50-70%-kal csökkent.

Másrészről azt is feltesszük, hogy a ragadozónak akár többszöri támadása is ugyanarra a zsákmányegyedre, ha túléli az, nem befolyásolja a zsákmány termékenységet.

A ragadozó fitnesze csak a megölt zsákmányok számától függ, azaz a sikertelen támadásoknak nincs költsége.

Jelölje $x > 0$ a zsákmányok denzitását, p a rezidens egyedek csordastratégiáját, azaz px zsákmányegyed alkot csordát, $(1-p)x$ pedig magányos.

Hasonlóan, a rezidens ragadozó kevert stratégiáját azzal adjuk meg, hogy ideje s -ed részében a csordát támadja és ideje $(1-s)$ -ed részében magányosokat támad.

Jelölje f_H annak valószínűségét, hogy a ragadozó megkeresi a csordát, megtalálja azt és elejt egy zsákmányt a csordából egységnyi időegység alatt. Hasonlóan, jelölje f_s annak valószínűségét, hogy a ragadozó keresi a magányos zsákmányt, megtalálja azt és el is ejti egységnyi időegység alatt. Nyilván ezek a valószínűségek függnak p -től. Feltehető, hogy e valószínűségek szigorúan pozitívak, ha van megfelelő zsákmánytípus, és nullát vesznek fel, ha nincs. Továbbá az adott zsákmánytípus gyakoribbá válásával e valószínűségek szigorúan nőnek (például, a gyakoribb zsákmánytípust, könnyebb észrevenni). Összegezve, f_H szigorúan nő px -ben, míg f_s szigorúan nő $(1-px)$ -ben.

A fenti feltételekből következően a zsákmányok fitnesze, az időegység alatti túlélésük valószínűségével mérhető. (Ez gyakran használt feltétel a ragadozói nyomás vizsgálatokor, lásd Hebblewhite és Pletscher 2002). Nevezetesen, a csordában a túlélési valószínűség

$$W_H(p, s, x) = 1 - s \frac{f_H(px)}{px}. \quad (3.3.1)$$

Valóban, a ragadozó egységnyi idő alatt s valószínűséggel támad csordára, $\frac{1}{px}$ valószínűséggel szemel ki egy egyedet a csordából célpontnak (vö. Dehn 1990), és ezt $f_H(px)$ valószínűséggel ejti el. Feltehető, hogy a predációs lépések függetlenek (pontosabban szorzatteret alkotnak), így e valószínűségek szorzata, $s \frac{f_H(px)}{px}$ adja a halálozási esélyt a csordában. Hasonlóan, a magányosok túlélési esélye

$$W_s(p, s, x) = 1 - (1-s) \frac{f_H([1-p]x)}{(1-p)x}. \quad (3.3.2)$$

Ugyancsak célszerű bevezetni egy támadásra jutó túlélési valószínűségeket:

$$F_H(px) = \frac{f_H(px)}{px}. \quad (3.3.3a)$$

és

$$F_S([1-p]x) = \frac{f_H([1-p]x)}{(1-p)x}. \quad (3.3.3b)$$

A ragadozó fitnessze egyrészt az időegység alatti sikeres támadások valószínűségétől, azaz $f_H(px)$ -től és $f_H([1-p]x)$ -től, másrészt a vadászat energiaráfordításától függ. Jelölje időegység alatt a csorda, illetve a magányos zsákmány vadászatára fordított energiát C_H , illetve C_S . (Például, a Sziklás hegységben (Montana, USA) Kunkel et al. (2004) a farkasok vadászatba fektetett költségét, az egy nap alatt megtett távolsággal mérték.) Ha az energia egysége egy átlagos zsákmány energiatartalma, akkor a ragadozó bevétele, ha csordára támad,

$$V_H = f_H(px) - C_H, \quad (3.3.4a)$$

ha pedig magányosra, akkor

$$V_S = f_H([1-p]x) - C_S. \quad (3.3.4b)$$

Mármint a fentiek alapján bevezettünk egy kétfajos evolúciós játékot (Broom és Rychtar 2013, Brown és Vincent 1992, Hofbauer és Sigmund 1998), ahol a típusok fitnesszei függenek a zsákmány p és a ragadozók s átlagos stratégiájától. Ez a játék a kétfajos élőhely-szelekciós modellek (Hugie és Dill 1994, Cressman et al. 2004) speciális esetének tekinthető, de mi most speciálisan egy, a prédák viselkedéséhez alkalmazkodó ragadozót és olyan zsákmányokat tekintünk, amelyek csak egymásra hárítani tudják a ragadozó támadását azáltal, hogy csordába tömörülnek (azaz nincs más menedékük, vö. Cressman és Garay 2009). A másik feltételünk az volt, hogy a ragadozók hatása lényegesebb, mint a fajon belüli versengés (vö. Brown 1992, Brown et al. 2001), ami ugyancsak egyszerűsíti a modellt. Ezek a feltételek teszik azonban lehetővé, hogy a legvilágosabban megvizsgáljuk, hogy a ragadozóknak mi is pontosan a hatása arra, hogy a zsákmányok csordába tömörülnek-e vagy sem.

Célunk rögzített zsákmánydenzitás mellett megtalálni egy stabilis (p^*, s^*) játékelméleti egyensúlyt. Most a stabilitáson dinamikus stabilitást értünk, és ehhez meg kell

adnunk egy szabályt, ahogy a p és az s stratégiák, a tiszta stratégiák fitnessértékeinek megfelelően változni fognak. Ha $W_H > W_S$, akkor azt várjuk, hogy a magányosok csatlakoznak a csordához (azaz p növekszik). Ha $V_H > V_S$, akkor a ragadozó a csordát gyakrabban támadja (azaz s növekszik). Fő feltételünk az, hogy a tiszta stratégiák fitnesskülönbségeivel arányosan változnak a stratégiák:

$$\dot{p} = k[W_H(p, s, x) - W_S(p, s, x)] \quad (3.3.5.a)$$

$$\dot{s} = l[V_H(p, s, x) - V_S(p, s, x)], \quad (3.3.5.b)$$

ahol k és l pozitív, és függ (p, s, x) -től. A (10.5) dinamika akkor lesz replikátordinamika (Hofbauer és Sigmund 1998), ha $k = p(1-p)$, és $l = \alpha s(1-s)$, ahol az $\alpha > 0$ szám azt jellemzi, hogy a ragadozó milyen gyorsan változtatja stratégiáját a zsákmányhoz képest. Ezt a dinamikát fogjuk használni mind a céltudatos, mind az opportunisták eset vizsgálatakor (lásd a 3.3.1 és a 3.3.2 ábrákat), ahol a (p, s) stratégiapárt a $\{(p, s) | 0 \leq p \leq 1 \text{ és } 0 \leq s \leq 1\}$ egységnégyzet pontjai reprezentálják.

Megjegyzem, a (3.3.5.a) modell nagyon hasonló az IFD modellhez (lásd a 3.2. szakaszt), mivel mindkét ökológiai játék struktúrája azonos: a zsákmánynak is és ragadozónak is van két-két tiszta stratégiája. Ellenben az IFD-nél a fenti dinamika egyensúlyának aszimptotikus stabilitása csak szükséges, de nem elégséges az evolúciós stabilitáshoz.

Nyilván kétféle egyensúlyi pont lehetséges: vagy a határon van, vagy kevert, és vizsgálatainkat eszerint bontjuk fel.

A)1. *Határon fekvő egyensúly*

A határon aszimptotikusan stabilis egyensúlyi helye van (3.3.5)-nek akkor és csak akkor, ha $f_S(x) < C_S - C_H$, vagy $f_H(x) < C_H - C_S$. Ekkor ez ESS és globálisan is aszimptotikusan stabilis a (3.3.5)-dinamikára nézve. Például, ha minden zsákmány magányos, és $f_S(x) < C_S - C_H$ (azaz a sikeres támadás valószínűsége kisebb, mint a magányos és csorda támadás költsége), akkor $(p^*, s^*) = (0, 1)$. Ha a zsákmány energiatartalmát egységnyiinek vesszük, akkor $f_S(x) < C_S - C_H$ azt is jelenti, hogy a ragadozónak a magányosokra vadászva jóval kisebb a bevétele, mint a költsége.

Mindkét szélén lévő egyensúlyban a ragadozó egyféle prédára vadászna csak, de a zsákmányok a másik stratégiát választják. Úgy is fogalmazhatnánk, hogy a zsákmányok „viselkedési menedékben” vannak, és mentesek a predációtól.

A)2. Kevert egyensúly

Ha nincs a határon egyensúly, akkor a modellünkben pontosan egy belső egyensúly lehet, azaz olyan (p^*, s^*) , ahol $0 < p^* < 1$, és $0 < s^* < 1$. Ebben a kevert egyensúlyban mindkét fajra a tiszta stratégiák nyereségeinek meg kell egyezniük, azaz

$$W_H = W_S, \quad (3.3.6a)$$

$$V_H = V_S. \quad (3.3.6b)$$

Ha a vadászat költségei azonosak, vagyis ha $C_S = C_H$, akkor $p^* = s^*$, azaz a ragadozó ugyanolyan időarányban vadászik csordára és magányos zsákmányokra, mint amennyit egy zsákmány állat tölt ezekben az állapotokban. Ennek az okát könnyű megérteni. Nézzük meg, hogy ha a ragadozó és a zsákmányállatok nagy része kitart a kevert stratégia mellett, akkor egy zsákmány jobban jár-e, ha változtat a stratégiáján! Nem, mert bármelyik tiszta stratégiát választja is, ezzel növeli a ragadozó sikerét éppen az általa választott stratégiával (emlékezzünk: f_H szigorúan nő px -ben, míg f_S szigorúan nő $(1-px)$ -ben), azaz a zsákmányegyed, amelyik eltér az egyensúlyi stratégiától, rosszabbul jár, mintha nem változtatott volna.

Ha a vadászat költségei nem azonosak, vagyis ha $C_S \neq C_H$, akkor a ragadozó több időt tölt a kisebb költséggel járó típus vadászatával, mint amennyi az aránya ezeknek a zsákmányoknak: ha $C_S > C_H$, akkor $s^* > p^*$ (lásd 3.3.1.B ábra). Az, hogy a ragadozó követi a préda viselkedését egy általánosan megfigyelt jelenség (vö. Hugie és Dill 1994, Brown és Kotler 2004).

A még megválaszolandó problémák a stabilitási kérdések. Egyrészt belátható, hogy (p^*, s^*) aszimptotikusan stabilis egyensúlyi helye a (3.3.5) dinamikának akkor és csak akkor,

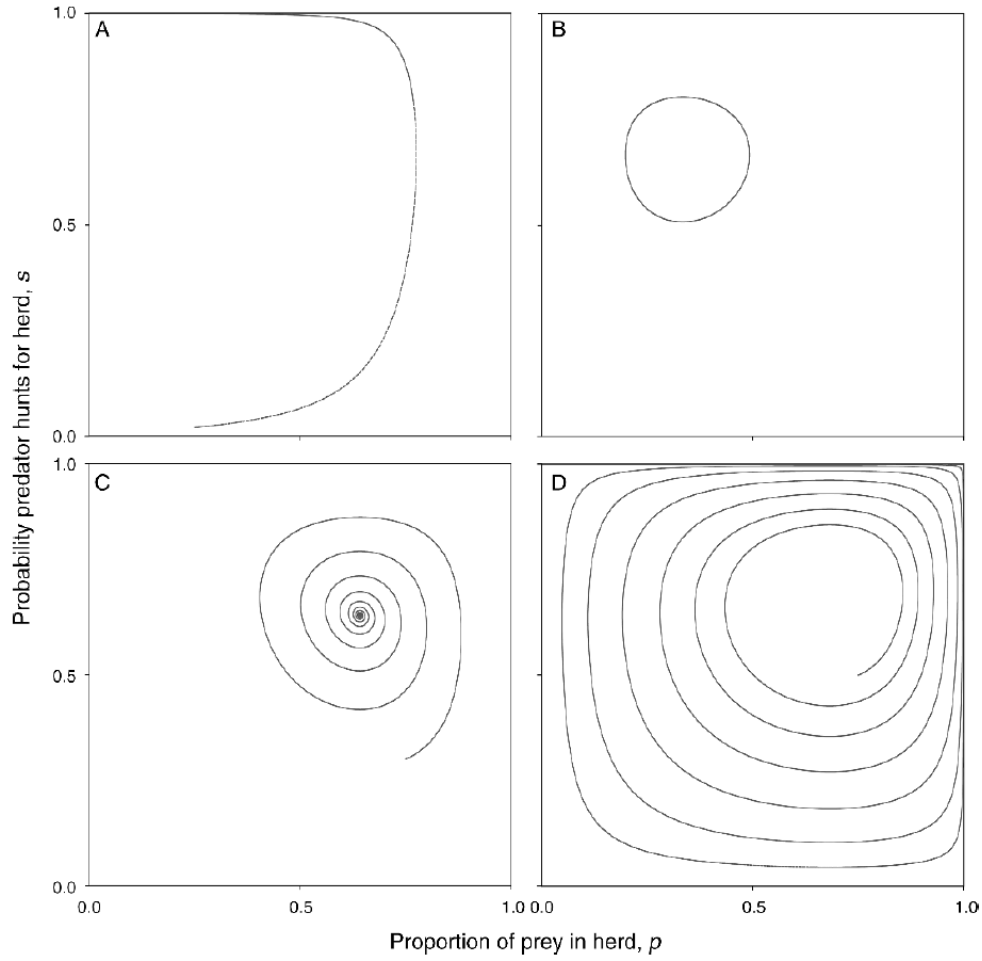
ha p^* ESS a zsákmánypopulációra nézve, amit az biztosít, ha a zsákmányegyed eltér ettől a stratégiától, akkor rosszabbul jár, mintha nem változtatott volna.

Másrészről azt kell jellemeznünk, hogy a (p^*, s^*) , mikor aszimptotikusan stabilis egyensúlyi helye a (3.3.5) dinamikának.

Ha az $f_S(x)$ és $f_H(x)$ függvények szigorúan konvexek a zsákmány x denzitásában, akkor a (p^*, s^*) aszimptotikusan stabilis (lásd 3.3.1.C ábra). A függvények szigorú konvexitás azt jelenti, hogy a ragadozó sikere a zsákmány denzitásának növekedésével, a lineáris növekedésnél gyorsabb ütemben nő. Például, ha a csorda egyedszámának növekedtével az állatok már akadályozzák egymást a menekülésben, vagy ha a magányosak számának növekedtével az észlelési idejük radikálisan csökken.

Ha az $f_S(x)$ és $f_H(x)$ függvények szigorúan konkávok a zsákmány x denzitásban (például a biztonság nő a sokasággal), akkor a (p^*, s^*) egyensúly instabilis. Ekkor viselkedési ciklusok alakulnak ki állandó egyedszám mellett (lásd 3.3.1.D ábra), ha pedig az $f_S(x)$ és $f_H(x)$ függvények lineárisak, akkor zárt, periodikus ciklusok (lásd 3.3.1.B ábra). Más esetben heteroklinikus ciklusok közelítik meg a határt.

Tekintsünk most azt az esetet amikor $f_S(x)$ és $f_H(x)$ nem mindenütt növekvő függvényei a zsákmány denzitásának. Például, $f_H(x)$ eleinte nőhet, de ha zsákmányállatok csoportlétszáma elér egy kritikus szintet, amely ahhoz kell, hogy hatékonyan meg tudják védeni magukat a ragadozó támadásakor, innentől csökkenni fog. Ha $V_H - V_S$ csökkenő függvény a (p^*, s^*) egyensúlyban, akkor (p^*, s^*) instabilis egyensúly. Másrészről, léteznie kell legalább egy olyan (p^*, s^*) egyensúlynak, ahol a fitnesszek $V_H - V_S$ különbsége növekvő, és ez az állapot stabilis akkor és csak akkor, ha p^* ESS a zsákmányokra nézve.



3.3.1. ábra: A céltudatos ragadozóra vonatkozó (3.3.5) replikátordinamikának a megoldásai az óramutató járásával ellentétesen haladnak. Most $\alpha=1$, $x=1$, a túlélési függvények pedig $f_H(u) = (u+1)^a - 1$ és $f_S(u) = 2(u-1)^a - 1$, ahol u jelöli a megfelelő zsákmányok denzitását, és az a paraméter határozza meg a túlélési függvények szigorúan konkáv, illetve szigorúan konvex voltát. Ha $a=1$, és $C_H=1$, $C_S=4$, akkor a $(p^*, s^*) = (0, 1)$ egyensúly globálisan aszimptotikusan stabilis (lásd A). Ha $a=1$, és $C_H=1$, $C_S=2$, akkor a $(p^*, s^*) = (1/3, 2/3)$ egyensúly körül periodikus megoldások vannak (lásd B). Végül legyen $C_S = C_H$, ekkor van $p^* = s^*$ belső egyensúly, amely vagy aszimptotikusan stabilis, ha $a=2$, és ekkor $p^* = 5 - \sqrt{19} \approx 0.64$ (lásd C); vagy instabilis, ha $a=0.5$, és ekkor $p^* \approx 0.68$ (lásd D).

Opportunista ragadozó

Most olyan esetet vizsgálunk, amikor a ragadozó viselkedése rugalmas. Például, az oroszlánok a nagyobb zsákmányokat kedvelik, 190-550 kg között (Hayward és Kerley 2005), és ha vannak, akkor kisebb csordákra támadnak (van Orsdol 1984, Funston et al. 2001). Az oroszlánok azonban opportunistá vadászok, hiszen ha aktív cserkelés nélkül, hirtelen a közelükben feltűnik egy vad, megtámadják (Schaller 1972). Továbbá Huggard (1993a) farkasok esetében megkülönböztetett „véletlen” és „akaratlagos” zsákmányelejtést. A vadászat alatt a farkasok viszonylag gyorsan és célirányosan közelítik meg azokat a füves térségeket, ahol a farkasok célzott zsákmányai, a jávorszarvasok legelni szoktak. Az őzek gyakran a „véletlen” zsákmányai a farkasoknak, ugyanis amikor a farkasfalka a közelükben halad a füves területek felé, és az őzek megugranak, akkor, ha már útjukba került az őz, a farkasok gyakran elejtik őket. Ezen esetekre alapozva bevezettünk egy matematikai modellt az ilyen típusú „opportunizmusra”.

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). Az, hogy r állandó egy erős leegyszerűsítés, de már ezzel is meg tudjuk mutatni, hogy mi a különbség a céltudatos és az opportunistá ragadozó zsákmányra gyakorolt hatása között.

Ha $r = 0$, akkor a ragadozó céltudatos, kitart stratégiája mellett és nem használja ki a véletlen lehetőségeket. Ha pedig $r = 1$, akkor a ragadozó minden zsákmányt megtámad, amivel véletlenül találkozik, azaz nincs játékelméleti értelemben vett stratégiája sem, hiszen nincs hatással a saját fitneszére.

Ezeket a szélsőséges eseteket nem tekintve, most összpontosítsunk arra az esetre, amikor $0 < r < 1$. Ahhoz, hogy az opportunistá ragadozónak a prédákra gyakorolt hatását a legkönnyebben ki tudjuk mutatni, tegyük fel, hogy minden támadásnak azonos a költsége, azaz $C_s = C_H = C$, ugyanis ekkor az opportunizmus „ára” csökken. Ez utóbbit valójában nullának is vehetjük, hiszen ha egyenlők, akkor lényegében nem befolyásolják azt, hogy mi is az opportunistá ragadozó célja. Továbbá azt is feltettük, ha kevés tagja van csordának, akkor egyikük megölési valószínűsége a magányoséval azonos. Végül a céltudatos ragadozó esetéhez hasonlóan, az $f_H(px)$ és $f_H([1-p]x)$ függvények növekedjenek px -ben, illetve

$[1-p]x$ -ben, és vagy szigorúan konkávok vagy szigorúan konvexek legyenek. Most a ragadozó tiszta stratégiáinak kifizetései a következők: Ha csordára támad, akkor

$$V_H = f_H(px) + rf_S([1-p]x),$$

hiszen, ha a csorda a ragadozó célja, de közben találkozik egy magányos zsákmánnyal, akkor r valószínűséggel megtámadja azt. Hasonlóan, ha a ragadozó magányost céloz meg, akkor

$$V_S = f_S([1-p]x) + rf_H(px).$$

Továbbá a zsákmányegyed túlélése is változik:

$$W_H(p, s, x) = 1 - [s + (1-s)r] \frac{f_H(px)}{px},$$

és

$$W_S(p, s, x) = 1 - [(1-s) + sr] \frac{f_H([1-p]x)}{(1-p)x}.$$

Most a kétfajos evolúciós játékunkat a fenti négy kifizető függvény és az oportunizmus r foka adja meg. A következőkben megadjuk e játék lehetséges megoldásait, azaz a (3.3.5) dinamika stabilis (p^*, s^*) egyensúlyi helyeit vizsgáljuk.

B)1. Egyensúlyi tiszta stratégiák: Legyen a (p^*, s^*) stabilis egyensúlyi hely olyan, hogy minden zsákmány a csordában van, azaz $p^* = 1$. Ekkor a ragadozó egyensúlyi stratégiája az, hogy a csordát támadja, azaz $s^* = 1$. $(p^*, s^*) = (1, 1)$ akkor és csak akkor ESS, ha egy zsákmányállatnak a csordában kisebb a halálozási valószínűsége, mint ha magányos lenne, formálisan

$$rF_S(0) > F_H(x). \quad (3.3.7)$$

Az F_S -t és F_H -t feljebb, a (3.3.3) képletek definiálják. Lényegében az oportunista ragadozó képes a zsákmányállatokat csordában tartani, hiszen bár a csordát támadja, de oportunista módon megtámadja az esetleg a csordából kivált magányos egyedeket is, és ezeket nagy valószínűséggel el is ejti. Ez az eredményünk harmóniában van Hamilton (1971) eredményével, hiszen minden zsákmány csordában van és a ragadozó a csordát támadja. (3.3.2.A ábra)

Hasonló okoskodással, egyetlen olyan ESS létezik, amikor minden préda magányos és a ragadozó a magányos prédákat preferálja akkor és csak akkor, ha

$$rF_H(0) > F_S(x). \quad (3.3.8)$$

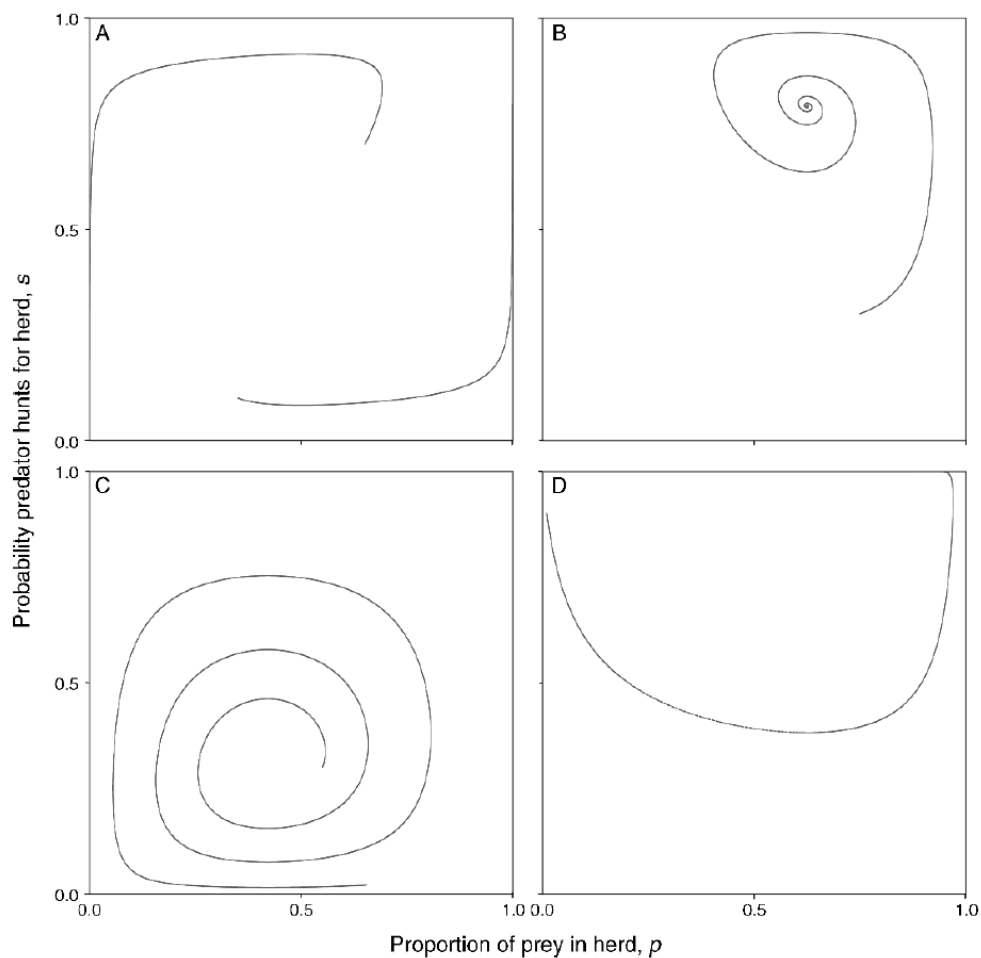
B)2. Belső egyensúly: Ha létezik (p^*, s^*) belső egyensúly, akkor az egyetlen, és p^* független az opportunizmus r fokától (azaz az opportunisták, és a céltudatos ragadozókra ugyanaz adódik). Továbbá az is igaz, hogy

$$s^* = p^* + \frac{r}{1-r}(2p^* - 1), \quad (3.3.9)$$

és így $s^* > p^*$ akkor és csak akkor ha $p^* > 1/2$. Ezért a belső egyensúlyban a ragadozó a gyakoribb zsákmánytípust mindig nagyobb arányban támadja, mint amekkora relatív frekvenciája van ennek a zsákmánytípusnak.

Ezentúl, ha létezik belső egyensúly (p^*, s^*) , és ha az f_H és f_H függvények szigorúan konvexek, akkor nincs másik egyensúly a határon sem, és (p^*, s^*) lokálisan aszimptotikusan stabilis ESS (lásd 3.3.2B ábra). Ha viszont az f_H és f_H függvények szigorúan konkávok, akkor az egyensúlyi hely instabilis. Ekkor vagy spirálisan távolodnak a megoldások az egyensúlytól (lásd a 10.2.C) ábrát), vagy egy tiszta stratégiához tartanak, mint a B1. esetben. Vegyük észre, hogy az opportunisták és céltudatos belső egyensúlyi helyek azonos feltételek mellett stabilisak.

B)3. Egyensúlyok a széleken: Ha az f_H és f_H függvények szigorúan konvexek és r elég nagy, akkor (3.3.9) megoldása nem elégíti ki azt a feltételünket, hogy $0 < s^* < 1$ (lásd 3.3.2.D ábra). Ilyenkor a $(\hat{p}, \hat{s})$ egyensúly a határon van és globálisan aszimptotikusan stabilis.



3.3.2. ábra: Az opportunista ragadozóra vonatkozó (3.3.5) replikátordinamikának az óramutató járásával ellentétes lefutású megoldásai, ha $x=1$, és $C_S = C_H$. Az A panelben (ahol $f_H(u) = (u+1)^a - 1 = f_S(u)$, $a=0.5$, és $r=0.9$), két megoldást ábrázoltunk, az egyik a $(p^*, s^*) = (1,1)$ -hez, míg a másik a $(p^*, s^*) = (0,0)$ -hoz tart, és mindkét egyensúly lokálisan aszimptotikusan stabilis. A másik három panelben $f_H(u) = (u+1)^a - 1$, és $f_S(u) = (u-2)^a - 2^a$. Legyen $r=0.4$. Ekkor, $a=2$ esetén van egyetlen belső globálisan aszimptotikusan stabilis egyensúly (lásd B), $a=0.5$ esetén pedig ez az egyensúly instabilis (lásd C). Továbbá, ha $a=2$ és $r=0.7$, akkor a határon van egy globálisan aszimptotikusan stabilis egyensúly (lásd D).

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

Most az oportunizmust a matematikai játékelmélet segítségével úgy ragadtuk meg, hogy szűkítettük a ragadozó egyed stratégiáhozalmazát. Ezzel azt értük el, hogy a ragadozó minden útjába kerülő lehetőséget megpróbál esetenként kihasználni. Fontos, megjegyezni, hogy az oportunista nem véletlen kereső. A véletlen keresőnek még stratégiája sincs, mindig mindent megtámad, amivel találkozik, azaz még csak nem is optimális táplálékkereső.

Jegyzetek

1. További részletek és a bizonyítások megtalálhatók a következő közleményben:

Cressman, R., Garay, J. (2011) The effects of opportunistic and intentional predators on the herding behavior of prey. *Ecology* 92: 432-440.

2. Vizsgáltuk még az oportunizmusnak optimális szintjét. Egyrészt megmutattuk, hogy a zsákmány becslésén alapuló zsákmánypreferencia akkor nyereséges, ha a helyes zsákmánypreferenciából bejövő átlagos nyereség nagyobb, mint a helytelen zsákmánypreferenciából eredő átlagos veszteség. Továbbá az optimális oportunizmus, ugyancsak a zéró-egy törvényen alapul, azaz a ragadozó vagy teljesen oportunista, vagy egyáltalán nem az, lásd:

Garay, J., Móri, F.T. (2010) When is the opportunism remunerative? *Community Ecol.* 11:160-170.

3. Az alábbi közleményben egy optimális táplálékkeresési modellben megvizsgáltuk, hogy a céltudatos keresőképet használó vagy az oportunista véletlen kereső egyed gyűjt-e több energiát. Mivel e cikkben nem kellett játékelméleti modellt használni, így a jelen értekezésben e cikk eredményeit nem tárgyaltam:

Garay, J., Varga, Z., Móri, T.F., López, I., Gámez, M., Gallego, J.R., Cabello, T. (2018) Opportunistic random searcher versus intentional search image user. *Scientific Reports*, 8: 3336.

3.4. Optimális táplálékválasztó ragadozó és élőhelyválasztó zsákmány

E szakaszban kicsit általánosítjuk a játékos fogalmát, megengedve hogy a játékosok játékdinamikáik szerint azonos időben reagáljanak egymás aktuális stratégiáira. Lényegében véve a játékdinamikákkal adjuk meg a játékosok „reagálási” szabályait, azaz hogy miként válaszoljanak ellenfelük aktuális viselkedésére.

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). Pedig a ragadozó-zsákmány kölcsönhatás ellenérdekelt, így nyilván játékelméleti konfliktusnak tekinthető. Tekintsünk egy optimális táplálékkereső ragadozót (amely maximalizálja energiabevitelét) és zsákmányát, amely két élőhely között választhat. A zsákmány populáción belüli, az élőhelytől függő, igen erős versengés nyilván elfedheti vagy torzíthatja a ragadozó hatását a zsákmányok élőhelyhasználatára, ezért a mostani modellünkben a zsákmányok közötti versengést ismét nem vesszük figyelembe. A célunk két kutatási vonal egy evolúciós ökológiai játék keretében való összefonása: az optimális táplálékkeresés elméleti ragadozóját és két folt között ideálisan szabad eloszlást (IFD) választó zsákmánypopulációt mint két „játékost” együtt kívánjuk vizsgálni.

Mivel eddig nem került szóba az optimális táplálékkeresés elmélete, most a szükséges előzményeket röviden át kell tekintenünk. Az optimális táplálék keresés alapmodellje a zsákmányválasztási modell (Charnov 1976a), amelyben a ragadozónak különféle energiatartalmú és kezelési idejű zsákmánytípusból kell úgy választania, hogy maximalizálja az időegység alatt összegyűjtött energia mennyiségét. Nyilván a kezelési idő lényegesen befolyásolja a ragadozó optimális választását, hiszen a nyert energia és a ráfordított idő hányadosa adja meg a különböző zsákmányok értékét. Ebben az esetben a zéró-egy szabály az optimális választás: nevezetesen: ha az értékesebb zsákmány eléggé gyakori, akkor csak ezt kell gyűjteni (a kevésbé értékesebbel nem kell foglalkozni); ha viszont az értékes zsákmány kellően ritka, akkor mindkét típust gyűjteni kell. Az optimális táplálékkeresés másik modellje a folt-használati modell (Charnov 1976b), amikor a ragadozó kimerülő foltokat látogat (amikor is az idő teltével csökken egy adott foltban az időegység alatt összegyűjthető energia mennyiség), és a kérdés az, mennyi ideig kell egy foltot használni. A Charnov-féle marginálisérték-tétel szerint akkor kell elhagyni a foltot, ha az adott foltban belüli időegység

alatti energiahozam azonos lesz az összes folt időegység alatti átlagos energiahozamával. E modellben a folt-használati ideje hasonló szerepet tölt be, mint a kezelési idő, de most a használati idő stratégia és nem fix paraméter. E két modellt már összekapcsolták (Stephens és Krebs 1986; McNamara et al. 1993). A fenti két szabály első ránézésre igen eltérőnek tűnik, pedig nem azok (lásd alább és pl. McNamara 1982).

Az IFD-ről már volt szó a 3.2. szakaszban, így azt nem kell újra ismertetnem. Ellenben meg kell említenem a Holling II és III típusú funkcionális válaszfüggvényeket, amely törteknek a számlálóiban az összegyűjtött átlagos energia, nevezőiben az átlagos idő van, és mind a két átlag a ragadozó és a zsákmány viselkedésétől, valamint a zsákmány denzitástól függ. Az optimális táplálékválasztás elméletében főképpen a Holling II funkcionális válaszfüggvényeket szokás használni. Lényeges hogy a Holling II és a III típus nagy zsákmánydenzitásokra szigorúan konkáv, míg a Holling III kis zsákmány denzitásokra szigorúan konvex. Ez azért fontos, mert mint láttuk az előző (3.3 alatti) szakaszokban, a kifizető függvények szigorúan konvex vagy szigorúan konkáv volta dönti el, hogy az egyensúly stabilis-e, illetve instabilis-e (vö. Cressman és Garay 2009).

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

A biológiában azonban a nincs ok azt feltételezni, hogy mialatt az egyik faj változtatja a stratégiáját, azalatt a másik nem. Más szavakkal mind a ragadozó, mind a zsákmány képes a másik viselkedésének megváltozására azonnal, egy időben reagálni (vö. Katz et al. 2010, 2013; Juliana et al. 2011). Az elsőre nem tűnik túl fontosnak, hogy egy vagy mindkét játékos képes-e adott időben változtatni a stratégiáját. Mint azonban később látni fogjuk, matematikai szempontból igen nagy a különbség. Felvetődik a kérdés, hogyan írjuk le azt, hogy a faj egyedei miként reagálnak a másik faj stratégiaváltoztatásaira? Biomatematikai szemszögből a legkézenfekvőbb, ha ezt játékdinamikákkal adjuk meg. E viselkedésdinamika bevezetésének három következménye van:

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

2. Biológiai szempontból megjelennek a viselkedési ciklusok, amíg a statikus megoldási koncepciók csak egyensúlyi viselkedéseket jósolhatnak. Mit is jelent ez pontosan? Egyrészt, ha a 'nemek csatája' aszimmetrikus játékban van kevert Nash-egyensúly, akkor a replikátordinamika a stratégiák ciklikus változását jósolja (Hofbauer and Sigmund 1998). Az olyan viselkedési ciklusoknak, amelyek a populációdensitások változásával járnak együtt, fontos szerepe van a fajok többféle élőhelyen való együttélésében. (Csupán néhány hivatkozás: Fryxell és Lundberg 1994, 1998; Abrams és Matsuda 2004; Cressman et al. 2004; Abrams et al. 2007; Abrams 2010; Cressman és Krivan 2013). Ezzel szemben a mi dinamikánkkal egy rövidtávon, lényegében azonos denzitás mellett kialakuló viselkedési ciklust találtunk.

3. Végül a két leírási mód eltérő eredményt jósol. A statikus leírás (azaz egyszerre csak az 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, végülis csak ezt az élőhelyet keresi fel. Ekkor azonban a zsákmányoknak a másik élőhely lesz teljesen biztonságos, hiszen a ragadozó azt egyáltalán nem látogatja, ezért a zsákmányok ezt is használatba veszik. Most térjünk a tárgyra!

Szétszóródási-táplálkozási játék (Dispersal Foraging Game, DFG)

A DFG modell figyelembe veszi a különböző élőhelyek típusát, a ragadozók és zsákmányok lehetséges viselkedéseit és e viselkedések hatását a fenotípusok fitnessére (kifizetéseire). A kifizetések az élőhelytől és a ragadozó időkényszereitől fognak függeni.

Élőhelyek: Tekintsünk kétféle élőhelyfoltot: A_1 -et és A_2 -t, amelyek darabszáma legyen y_1 , illetve y_2 , és tegyük fel, hogy e foltok geográfaiilag nem különülnek el. Pontosabban, e foltok legyenek jól keverték, abban az értelemben, hogyha egy ragadozó véletlenül választott útvonalakon látogatja meg a különböző élőhelyez tartó foltokat, akkor ezen utak során az A_1 típusú foltok aránya $d_1 = \frac{y_1}{y_1 + y_2}$, és a A_2 típusú foltok aránya $d_2 = \frac{y_2}{y_1 + y_2}$ legyen. A

modell feltételeit a következő lehetséges példa inspirálta: gondoljunk egy zsákmány rovar

fajra, amely két növényfajon képes megélni. Ezek a növények véletlen-szerűen nőnek egy adott életközösségben, másrészt e növények biológiai adottságaikkal meghatározzák a ragadozójánk sikerét.

Időtartamok: Jelölje T a ragadozónak a táplálkozásra szánt idejét, amelyről feltehető, hogy lényegesen rövidebb, mint a zsákmány szaporodási ideje. Tegyük fel, hogy a ragadozó biztosan túléli a T időt, és ezalatt az összes élőhelyfoltoknak csak kis százalékát látogatja meg. Lényeges, hogy T kellően rövid legyen ahhoz, hogy mind a zsákmány, mind a ragadozó stratégiája által meghatározott kifizetések e T időtartam alatt ne változzanak. Ez a funkcionális válaszfüggvények levezetésekor általánosan használt feltevés most ahhoz kell, hogy mi is le tudjuk vezetni a kifizető függvényeket.

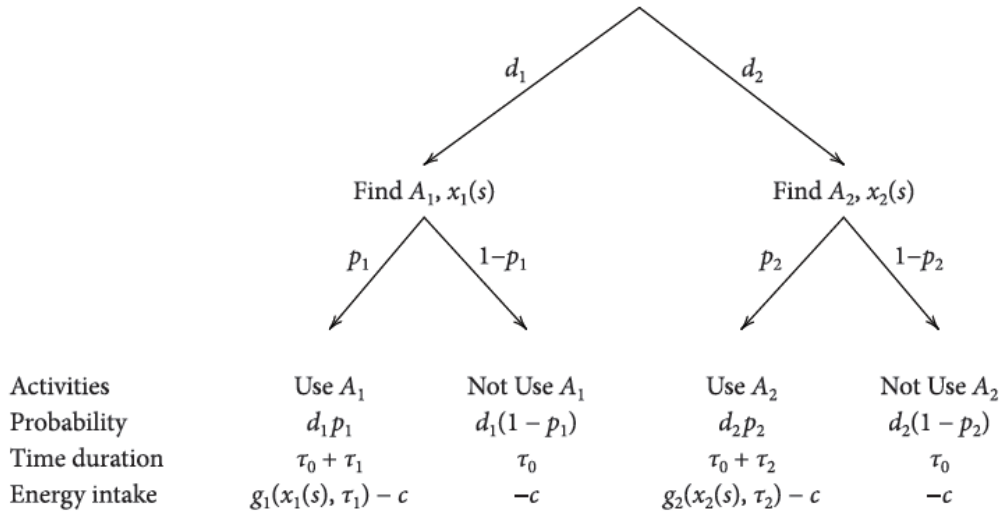
A zsákmány viselkedése: Charnov feltevése az volt, hogy a foltok kimerülnek, azaz a ragadozó energiarátája csökken a foltban töltött idő elteltével, ami akkor teljesülhet, ha foltból a zsákmányok nem tudnak elmenekülni a ragadozó támadásakor. Mielőtt a ragadozó megérkezik, a zsákmányok elfoglalják a foltokat. Jelölje x a zsákmánypopuláció teljes létszámát, s pedig a teljes zsákmánypopuláció átlagos élőhelypreferenciáját, azaz sx és $(1-s)x$ számú zsákmány van az A_1 , illetve az A_2 élőhely foltjaiban. Mi azt tesszük fel, hogy ezek az egyedek egyenletesen oszlanak el mindkét élőhely foltjaiban, azaz nem tekintünk véletlen zsákmányeloszlást az egyes élőhely típusokban (vö. Iwasa et al. 1981; Stewart-Oaten 1982). Összefoglalva, a zsákmány stratégiája egyszerűen megadható s -sel, amelyre teljesül $0 \leq s \leq 1$.

A ragadozó viselkedése: A ragadozó viselkedése bonyolultabb, mint zsákmányé, és több lépésből áll. Az első lépésben a ragadozónak meg kell találnia a következő foltot, ehhez c energiát használ fel τ_0 idő alatt. Feltesszük, hogy a ragadozó nem látogatja meg T alatt kétszer ugyanazt a foltot, és a folt megtalálása nem függ a ragadozó stratégiájától, azaz az A_1 , illetve az A_2 élőhelyfoltok d_1 , illetve d_2 megtalálási valószínűségei állandóak. Követve a klasszikus optimális táplálkozási modellt (pl. Stephens and Krebs 1986), tegyük fel, hogy amint a ragadozó megtalál egy foltot, azonnal felismeri, hogy az adott folt melyik élőhelytípushoz tartozik. Ezután, a ragadozónak két feltételes döntést kell meghoznia:

1. Használatba vétel: Bemenjen-e az éppen megtalált foltba, és elkezdje kiaknázni azt? Jelölje $p_i \in [0,1]$ ($i=1,2$) a ragadozónak azt a stratégiáját, hogy mekkora valószínűséggel megy be és kezdi el használni az A_i élőhelyhez tartozó megtalált foltot. Vegyük észre, hogy ez éppen az optimális táplálékválasztás elméletének a zsákmányválasztási modellje (Charnov 1976a).

2. Használati idő: Ha bent van, mennyi ideig maradjon, aknázza ki a folt adta, de egyre csökkenő lehetőséget? Jelölje $\tau_i \in R_+$ ($i=1,2$) azt a stratégiát, hogy a ragadozó bemegy, és pontosan τ_i ideig marad és „termeli ki” az éppen megtalált A_i élőhelyhez tartozó foltot. Vegyük észre, hogy ez éppen az optimális táplálékválasztás elméletének a folthasználati modellje (Charnov 1976b).

Most, hogy megadtuk mind a ragadozó, mind a zsákmánya lehetséges viselkedéseit, stratégiáit, meg tudjuk adni a ragadozó kifizetését is, amely a T idő alatt összegyűjtött energia. Most a zsákmányok stratégiája egydimenziós, $s \in [0,1]$, míg a ragadozó stratégiája $(\mathbf{p}, \boldsymbol{\tau})$, ahol ($i=1,2$), $\mathbf{p} := (p_1, p_2) \in [0,1] \times [0,1]$, és $\boldsymbol{\tau} := (\tau_1, \tau_2) \in [0, T] \times [0, T]$. Ezeket a stratégiákat jelöltük a játékfán, lásd 3.4.1. ábra. A játék-, illetve döntésfákat két okból vezettük be (Cressman et al. 2014) egyrésről ezek összefoglalják az összes információt, amelyek meghatározzák a kifizetések megadását. Másrésről ezek segítségével jól áttekinthetők a kölcsönhatások.



3.4.1. ábra: Állandónak tartva a stratégiákat, a fenti „játékfa” tartalmaz minden információt, amely a ragadozó kifizetésének a kiszámításához szükséges. A fa gyökerénél indul el a ragadozó egy körre, azzal, hogy d_1 , illetve d_2 valószínűséggel A_1 , illetve A_2 élőhelytípushoz tartozó foltot talál. Az A_1 élőhely típusához tartozó foltban $x_1(s)$, az A_2 -höz tartozó foltban pedig $x_2(s)$ zsákmány van, és ezek a lokális denzitások függenek a zsákmánypopuláció átlagos stratégiájától, s -től. A következő szint a „használatba vétel” szintje, ahol a ragadozó döntése az, hogy az A_i típusú foltot, $p_i \in [0,1]$ valószínűséggel elkezdi kizsákmányolni. Ez a fa generálja a ragadozó aktivitási eloszlását. Minden végpont (levél) megfelel egy aktivitásnak, amely egy keresés megindítástól a következő keresés megindításáig tart. Elvben egy megfigyelő az összes szükséges információt összegyűjtheti: a megfelelő valószínűségeket, az aktivitások időtartamát (ez most függ a ragadozó használati idő-stratégiáitól, a τ_i -ktől is) és minden egyes aktivitás energiamérlegét. Ezekre az információkra alapozva ki tudjuk számítani a ragadozó stratégiafüggő funkcionális válaszát és így az energiabeviteli rátáját is, amely maga a kifizető függvényünk.

A ragadozó kifizető függvénye

Mivel az optimális táplálékkeresés elméletének alapfeltevése az, hogy a ragadozó célja maximalizálni az időegységre jutó nettó energiabevitelt (Turelli et al. 1982), ezért mi is ezt tekintjük a ragadozó kifizető függvényének. Amikor a ragadozó elkezd kizsákmányolni az A_i foltok egyikét, akkor a zsákmányokból nyert nettó energianyereséget, bevételt jelölje $g_i(x_i, \tau_i)$, ez függ a kezdeti lokális $x_i(s)$ zsákmánydenzitástól és attól a τ_i időtartamtól, amelyet a ragadozó egy adott A_i foltban eltölt. A g_i függvényeknek biológiai szempontból ésszerű tulajdonsága, hogy x_i -ben és τ_i -ben is csökkennek, valamint hogy $g_i(x_i, 0) = g_i(0, \tau_i) = 0$ (Stephens és Krebs 1986).

Rögzített stratégiák esetén és d_i megtalálási valószínűségekkel a fenti 3.4.1. ábra alapján adott az aktivitási eloszlás. Például annak a valószínűsége, hogy a ragadozó kizsákmányolja A_1 -et, az $d_1 p_1$, mivel ehhez meg kell találnia és el kell kezdenie kizsákmányolni, és így tovább. Feltéve, hogy a 3.4.1. ábrán megadott paraméterek, stratégiák és g_i , függvények nem változnak a T idő alatt, egy aktivitás várható $E(\tau)$ időtartama a következő

$$E(\tau) = \tau_0 + d_1 p_1 \tau_1 + d_2 p_2 \tau_2. \quad (3.4.1)$$

Hasonlóan, az aktivitások átlagos energia nyeresége

$$E(G) = d_1 p_1 g_1(s, x, \tau_1) + d_2 p_2 g_2(s, x, \tau_2) - c, \quad (3.4.2)$$

ahol c egy folt megtalálásának fix átlagos költsége. Mivel a T időtartam alatt nem változnak d_i -k, és így az aktivitási eloszlás sem, ezért használhatjuk egy korábbi eredményemet, amely szerint a Wald-egyenlőség (Wald 1944) segítségével funkcionális válasz vezethető le (Garay és Móri 2010). Ha $c=0$, és egy zsákmány energiatartalma definíció szerint az energia egysége, akkor a funkcionális válasz, azaz most a ragadozó kifizetése is a következőképpen adható meg.

$$\Psi(s, \mathbf{p}, \tau) = \frac{E(G)}{E(\tau)} = \frac{d_1 p_1 g_1(s, x, \tau_1) + d_2 p_2 g_2(s, x, \tau_2) - c}{\tau_0 + d_1 p_1 \tau_1 + d_2 p_2 \tau_2}. \quad (3.4.3)$$

Ez nem más, mint a ragadozó átlagos nettó energianyeresége az adott feltételek mellett. Megjegyzem, ha a kiindulási feltételek teljesülnek, akkor nem kell további feltétel, hiszen a

d_i -k azért nem változnak, mert a ragadozó nem látogatja meg T időtartam alatt kétszer ugyanazt a foltot, és T idő alatt a foltoknak csak kis részét képes hasznosítani. Továbbá véletlenül találja meg a foltokat, ezért a meglátogatott és a még meg nem látogatott foltokban az élőhelytípusok aránya azonos, és nem változik T időtartam alatt.

Nyilván, ha egy adott foltban a ragadozó tovább tartózkodik, ez két fontos változást von maga után: Egyrészt, mivel minden folt kimeríthető ezért az adott foltban az idő teltével csökken az időegység alatt elejtett zsákmány mennyisége. Másrészt, ha a ragadozó tovább marad egy folt típusban, ez növeli egy aktivitási kör hosszának várható értékét, és így a T idő alatt meglátogatható foltok számát csökkenti. Lényegében bármelyik stratégiáját változtatja is meg a ragadozó, az $E(G)$ átlagos energiabevitel és az aktivitások $E(\tau)$ átlagos időtartama egyszerre változik, ezért nehéz azonnal látni, hogy a ragadozó számára mi is az optimális viselkedés.

A zsákmány kifizető függvénye

Amíg a ragadozó az elejtett zsákmányok számát, addig zsákmányok saját túlélésüket optimalizálják. Az egyszerűség kedvéért tegyük most fel egyrészt azt, hogy a zsákmányok a ragadozó jelenléte nélkül biztosan túlélnek a T időtartamot, azaz a zsákmányok most csak a ragadozó által pusztulhatnak el. Másrészt azt, hogy a két élőhely csak a ragadozó-zsákmány kölcsönhatásban különbözik, azaz mindkét élőhely a ragadozó jelenléte nélkül azonos növekedési rátát biztosítana. E feltételek alapján a zsákmányok fitnesze a túlélési valószínűségükkel adható meg. Mivel a ragadozó által megölt zsákmányok számát előbb már kiszámítottuk, abból kiindulva meg tudjuk adni a zsákmányok túlélési valószínűségét is. Jelölje α a ragadozó egy elejtett prédából származó energianyereségét! (Most nem vesszük figyelembe azt a szokásos feltételezést, hogy a ragadozónak van egy, a foltban eltöltött idővel arányos, lokális keresési költsége is, lásd Stephens és Krebs 1986). Most $\frac{g_i(s, x, \tau_i)}{\alpha}$ adja meg azt, hogy az A_i típusú élőhely egyik foltjában mennyi zsákmányt öl meg a ragadozó. Újra a Wald-féle egyenlőséget használva, mivel az egységnyi idő alatt az A_i típusú élőhely egyik foltjában a megölt zsákmányok várható átlagszáma

$$\frac{d_i p_i}{\tau_0 + d_1 p_1 \tau_1 + d_2 p_2 \tau_2} \frac{g_i(s, x, \tau_i)}{\alpha},$$

és így a zsákmányok túlélési rátája az A_i típusú élőhely egyik foltjában

$$\chi_1(s, x, \mathbf{p}, \tau_1) = 1 - \frac{d_1 p_1}{\tau_0 + d_1 p_1 \tau_1 + d_2 p_2 \tau_2} \frac{g_1(s, x, \tau_1)}{\alpha x s / y_1},$$

$$\chi_2(s, x, \mathbf{p}, \tau_2) = 1 - \frac{d_2 p_2}{\tau_0 + d_1 p_1 \tau_1 + d_2 p_2 \tau_2} \frac{g_2(s, x, \tau_2)}{[\alpha x(1-s)/y_1]}. \quad (3.4.4)$$

Fontos megjegyezni, hogy van egy lényeges különbség a ragadozó és a zsákmány Ψ , illetve χ_i kifizető függvények között. Amíg a ragadozó kifizetése nem függ más ragadozók viselkedésétől, addig a zsákmányegyedek túlélési valószínűségét a zsákmánypopuláció viselkedése is meghatározza. Más szavakkal, amíg a ragadozó azonos az optimális táplálékkeresés elméletének ragadozójával, azaz csak optimalizálja az energiabevitelét, addig a zsákmányok egy „populációs játékot” játszanak (Broom és Rychtar 2013). Mit is jelent ez az utóbbi? Az egyik feltételünk a következő volt: „Mielőtt a ragadozó megérkezik, a zsákmányok elfoglalják a foltokat.” Azaz, az egyes zsákmányok nem keverik folthasználati stratégiáikat. Továbbá túlélőjátékot játszanak, azaz amely egyed elpusztul, az már nem vesz részt a játékban. Ezek okán a zsákmányegyedekre nézve nem vezethetünk be kevert stratégiát. Ezzel szemben a zsákmánypopulációra nézve a χ_i kifizető függvények határozzák meg, hova evolválódik a zsákmányok populációja, hiszen abban a folt típusban nő a zsákmányok szubpopulációja, amelyben nagyobb a túlélési valószínűség. A zsákmányegyedek túlélési valószínűségei azonban függenek mind a ragadozó stratégiájától, mind a zsákmánypopuláció átlagos folthasználatától.

A fenti ragadozó- és zsákmányviselkedések a fent levezetett kifizetőfüggvényekkel együtt adják meg a DFG-t, amely egyesítése az IFD alapmodelljének és Chernov két modelljének az optimális táplálkozás elméletének területéről. A játékok feltételei azonosak e két terület feltételeivel, ezért ha a ragadozó viselkedését fixáljuk, akkor visszakapjuk a DFG-ből az IFD-t, és ha zsákmány viselkedését fixáljuk, akkor a DFG-ből visszakapjuk az optimális táplálékkeresés modelljét.

Most a következő kérdés vetődik fel: Mi legyen a DFG a megoldása? Két esetet vizsgálunk: amikor a zsákmányok és a ragadozó egyszerre nem változtatják meg, illetve, amikor egyszerre megváltoztatják a viselkedésüket.

Statikus megoldási koncepció a Nash-féle paradigmára alapozva

A Nash-féle egyensúly egy olyan megoldási koncepció játékokra, amikor kettő (vagy több) játékos közül egyik sem tudja kizárólag saját stratégiájának megváltoztatásával növelni saját bevételét, ha a többi játékos nem változtatja meg stratégiáját. Most ezt a Nash-féle paradigmát

követve feltesszük, hogy egy adott időpontban csak a zsákmánypopuláció vagy csak a ragadozó változtatja meg stratégiáját, de együtt sohasem. Ekkor azt mondjuk, hogy a megfelelő $(s^*, (p^*, \tau^*))$ pár statikus megoldás (lásd e szakasz alábbi (3.4.5) és (3.4.6) feltételeit).

Megoldás a zsákmányra nézve

Ha a ragadozó nem változtatja meg (p^*, τ^*) stratégiáit, akkor visszakaptuk az egyfajos élőhelyszelekciós játékot (lásd 3.2. szakasz). Ahhoz, hogy egy eloszlás IFD legyen a következők kellene: 1. A használt élőhelyeken a kifizetések azonosak. 2. A nem használt élőhelyeken a kifizetés kisebb, mint a használtakon. Erre alapozva az IFD szükséges feltétele, hogy

$$\chi_i(s^*, x, p^*, \tau^*) \geq \chi_j(s^*, x, p^*, \tau^*), \quad (3.4.5)$$

minden i -re j -re, ha az A_i típusú élőhelyet használja a zsákmánypopuláció. E feltétel azonos a Nash-féle feltétellel. Vegyük észre, hogy a zsákmányegyedek túlélési valószínűségei függenek mind a ragadozó stratégiájától, mind a zsákmánypopuláció átlagos folthasználatától, így formálisan játékelméleti kifizetési függvénnyel van dolgunk. Nyilván a zsákmányegyedek azokat a foltokat részesítik előnyben ahol maximális a túlélésük esélye. A fő szempont az, hogy az egész zsákmánypopuláció nem tekinthető klasszikus értelemben vett játékosnak, hiszen a zsákmányegyedek akár egymás kárára is növelhetik egyedi túlélési esélyüket. Most a „játékos” fogalmához a fenotípus áll legközelebb, hiszen a fenotípusa határozza meg, hogy egy adott típusú egyed milyen típusú foltban tölti idejét, továbbá az egyedek elpusztulnak, így csak a fenotípusra értelmezhető a túlélési ráta.

Az IFD és a Nash-féle egyensúly feltételek egyaránt azt követelik meg, hogy a zsákmány által használt élőhelyfoltokban azonos legyen a zsákmányok túlélése. Ez általában azonban nem vonja maga után azt, hogy a ragadozó nyeresége is azonos legyen az élőhelyfoltokban. Például a zsákmányok természetesen nem veszik figyelembe a ragadozó lehetséges „költségeit” a különböző élőhelyeken.

Megoldás a ragadozóra nézve

Ha a zsákmánypopuláció élőhely használata, az s^* , nem változik, akkor a ragadozó egy optimalizációs kérdéssel találja szembe magát, hiszen eztán már, csak a saját stratégiájától függ a kifizetése. Ekkor a Nash-féle egyensúly (p^*, τ^*) komponensét szokás optimális

táplálkozási stratégiának nevezni (Stephens és Krebs 1986), azaz $(\mathbf{p}^*, \boldsymbol{\tau}^*)$ egy Nash-féle egyensúlyi stratégia a ragadozóra nézve, és minden más (p, τ) stratégiára teljesül, hogy

$$\Psi(s^*, x, \mathbf{p}^*, \boldsymbol{\tau}^*) \geq \Psi(s^*, x, \mathbf{p}, \boldsymbol{\tau}). \quad (3.4.6)$$

Ez a statikus megoldási koncepció, azaz (3.4.5) és (3.4.6) együttes megkövetelése, természetesnek tűnik, hiszen a Nash-féle paradigmára alapozva egyszerűen kombinálja az IFD-koncepciót az előhelyválasztási játékból és az optimális táplálékkereső stratégiát.

Stabilitás szempontjából az eddigiekhez hasonlóan megmutatható, hogy ha mindkét $g_i(s, x, \tau_i)$ függvény szigorúan konvex s -ben (mint a Holling III funkcionális válaszfüggvény kis zsákmánydenzitásokra), akkor az egyetlen IFD stabilis, tehát ESS is, ha mindkét $g_i(s, x, \tau_i)$ függvény szigorúan konkáv is s -ben (mint a Holling II funkcionális válaszfüggvény), akkor instabilis.

Most megmutatjuk az időkénszerű játékokra vonatkozó Nash-féle egyensúly egy egyszerű tulajdonságát.

Az időátlagok szabálya

Tekintsük a problémát olyan általánosan, amennyire csak lehet! Jelölje $\sigma_1 \in S_1$ és $\sigma_2 \in S_2$ két játékos lehetséges stratégiáit S_i pedig stratégiahalmazait. Az 1. játékos kifizető függvénye legyen a bevételi rátája. Ahhoz, hogy ezt a rátát formálisan definiálni tudjuk, szükségünk van a $T: S_1 \times S_2 \rightarrow R_+$ időtartamfüggvényre és a $G: S_1 \times S_2 \rightarrow R_+$ bevételfüggvényre. Vegyük észre, hogy mindkét függvény mindkét játékos stratégiaválasztásától függ! Ekkor az 1. játékos kifizetőfüggvénye legyen

$$\Gamma_1(\sigma_1, \sigma_2) := \frac{G(\sigma_1, \sigma_2)}{T(\sigma_1, \sigma_2)}.$$

Most koncentráljunk csak az 1. játékos szempontjából a Nash-féle egyensúlyra. Tegyük fel, hogy a 2. játékos kitart stratégiája mellett (azaz nem változtatja a σ_2^* stratégiáját). Továbbá a 2. játékos kifizetése tetszőleges lehet. Most az egyszerűség kedvéért éljünk azzal a feltétellel, hogy az 1. játékosnak σ_1^* az egyetlen Nash-féle egyensúlyi stratégiája (azaz a (3.4.6) feltétel szigorú), ekkor az 1. kifizetése szigorúan monoton csökken, ha eltér σ_1^* -től, azaz ha $\sigma_1 \neq \sigma_1^*$, akkor $\Gamma_1(\sigma_1^*, \sigma_2^*) > \Gamma_1(\sigma_1, \sigma_2^*)$, azaz a Nash-féle egyensúly szigorú az 1. játékosra nézve.

Ha az 1. játékos változtat stratégiáján, ennek most egyszerre két következménye is lehet: változik a bevétel $DG(\sigma_1) := G(\sigma_1, \sigma_2^*) - G(\sigma_1^*, \sigma_2^*) \neq 0$, és/vagy változik az időtartam: $DT(\sigma_1) := T(\sigma_1, \sigma_2^*) - T(\sigma_1^*, \sigma_2^*) \neq 0$.

Az *időátlagok szabálya* a következő állítás: Az 1. játékosra nézve a (σ_1^*, σ_2^*) szigorú Nash-féle egyensúly akkor és csak akkor, ha minden más $\sigma_1 \neq \sigma_1^*$ stratégiára

$$DG(\sigma_1)T(\sigma_1^*, \sigma_2^*) < DT(\sigma_1)G(\sigma_1^*, \sigma_2^*). \quad (3.4.7)$$

Ha nem változik az időtartam, azaz $DT(\sigma_1) = 0$, akkor a bevétel nagyobb a szigorú Nash féle egyensúlyban. Megjegyzem, hogy a (3.4.7) formula Mc-Namara (1982, p. 274) „potenciálfüggvényének” egy verziója.

A (3.4.7) egyenlőtlenségből a következő két szabály vezethető le:

„+ *Időátlagszabály*”: Ha a stratégiaváltoztatás megnöveli az időtartamot, azaz $DT(\sigma_1) > 0$,

akkor a Nash-féle egyensúlyban a $\frac{G(\sigma_1^*, \sigma_2^*)}{T(\sigma_1^*, \sigma_2^*)}$ bevételi ráta nagyobb, mint a bevételváltozás és időtartamváltozás hányadosa, formálisan

$$\frac{G(\sigma_1^*, \sigma_2^*)}{T(\sigma_1^*, \sigma_2^*)} > \frac{DG(\sigma_1)}{DT(\sigma_1)}, \quad (3.4.8)$$

minden $\sigma_1 \neq \sigma_1^*$, ha $DT(\sigma_1) > 0$.

„– *Időátlagszabály*”: Ha a stratégia változtatása csökkenti az időtartamot, azaz $DT(\sigma_1) < 0$,

akkor a Nash-féle egyensúlyban a $\frac{G(\sigma_1^*, \sigma_2^*)}{T(\sigma_1^*, \sigma_2^*)}$ bevételi ráta kisebb, mint a bevételváltozás és az időtartamváltozás hányadosa, formálisan

$$\frac{G(\sigma_1^*, \sigma_2^*)}{T(\sigma_1^*, \sigma_2^*)} < \frac{DG(\sigma_1)}{DT(\sigma_1)}, \quad (3.4.9)$$

minden $\sigma_1 \neq \sigma_1^*$ esetén, ha $DT(\sigma_1) < 0$.

A következő két megjegyzés arról szól, hogy a zéró-egy szabály és a Chernov marginálisérték-tétele egyaránt következménye az időátlagszabálynak (amely a Nash-féle egyensúlyra épül). Nyilván ehhez továbbra is fel kell tenni, hogy a zsákmánypopuláció átlagos stratégiája nem változik.

Megjegyzés a zéró-egy szabályhoz: Amikor a ragadozó talál egy A_i élőhelytípusú foltot, akkor a kérdése a következő: „Kizsákmányoljam-e vagy ne?”, azaz döntenie kell p_i^* felől. Ha ki akarja zsákmányolni, akkor itt el kell töltenie τ_i^* időt. Mivel minden egyes folt esetén egymástól független döntések születnek, könnyen látható, ha a ragadozó vált p_i^* -ról p_i re, akkor

$$DG(p_i, \tau_i^*) / DT(p_i, \tau_i^*) = g_i(s^*, x, \tau_i^*) / \tau_i^*.$$

Ezért a (3.4.8) egyenletből azt kapjuk, hogy

$$p_i^* = 1, \text{ ha } \frac{g_i(s^*, x, \tau_i^*)}{\tau_i^*} > \Psi(s^*, \mathbf{p}^*, \tau_i^*). \quad (3.4.10)$$

Azaz az A_i élőhely típusú foltot a ragadozó akkor használja ki 1 valószínűséggel, ha a nettó energiaráta nagyobb, mint az összes használt folt átlagos nettó energiarátája. Hasonlóan $p_i^* = 0$ adódik, ha a (3.4.10) egyenlőtlenség fordított. Ez nem más, mint a zéró-egy szabály: egy élőhelyhez tartozó foltokat vagy mindig használja, vagy sohasem használja egy ragadozó.

Megjegyzés a marginális érték tételéhez: Tekintsünk egy ragadozót, amely τ_i időt eltöltött már egy A_i élőhely típusú foltban, azaz $p_i^* = 1$, és eddig $g_i(s^*, x, \tau_i)$ energiát gyűjtött. Most a ragadozó kérdése: „Menjek vagy maradjak?” Ha a ragadozó még marad, és több időt tölt el itt, akkor könnyen látható, hogy $DT(p_i, \tau_i^*) = d_i \Delta \tau_i$, és

$$DG(p_i, \tau_i^*) = d_i [g_i(s^*, x, \tau_i + \Delta \tau_i) - g_i(s^*, x, \tau_i)].$$

Használjuk újra a (3.4.8) egyenlőtlenséget! Ekkor azt kapjuk, hogy a ragadozó akkor marad, ha

$$\frac{g_i(s^*, x, \tau_i + \Delta \tau_i) - g_i(s^*, x, \tau_i)}{\Delta \tau_i} > \Psi(s^*, \mathbf{p}^*, \tau_i^*),$$

amely egyenlőtlenségből adódik a Chernov-féle marginálisérték-tétel, hiszen pontosan akkor kell elhagynia egy foltot, amikor

$$\frac{d}{d\tau_i} g_i(s^*, x, \tau_i^*) = \Psi(s^*, \mathbf{p}^*, \tau_i^*). \quad (3.4.11)$$

Tehát a ragadozó pontosan akkor hagy el egy foltot, amikor annak megtérülési rátája lecsökkenve elérte az összes folt átlagos megtérülési rátáját.

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 adódik.

Először is, ez az időben elkülönült stratégiaválasztás megtörténhetne például akkor, ha a ragadozók és a zsákmányállatok viselkedésváltozása más-más időskálán történne, és ez szeparálná a stratégiaváltozásokat. A mi esetünk nem ilyen, hiszen azt kutatjuk, hogy a szaporodási ciklusokhoz képest kicsiny T idő alatt mi az optimális megoldása a DFG-nek. Másképpen megfogalmazva, a biológiai „ellenérdekelt felek”, azaz ragadozó és zsákmánya, azonos és rövid időskálán is képesek változtatni stratégiáikat, azaz lényegében egyidejűleg reagálnak a másik viselkedésére.

Másodszor, a véletlen zavarások, perturbációk nem zárhatók ki a biológiából. Esetünkben a préda stratégiája biztosan perturbációkkal terhelt (azonos foltban a prédák lokális denzitása változékony), és a ragadozó is tévedhet, például rosszul azonosítja a megtalált élőhelyet.

Harmadszor, a legfontosabb probléma az, hogy mind a ragadozó, mind a zsákmány képes azon nyomban saját viselkedését az ellenfele viselkedéséhez alakítani (lásd Katz et al. 2010, 2013, Juliana et al. 2011). Ezért meg kell vizsgálnunk, a Nash paradigmájára épülő megoldást egy biológiailag fontos nézőpontból, hogy lássuk azonos eredményt kapunk-e, ha a figyelembe vesszük az egyidejűséget. 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 megoldáskonceptió: Egy stratégiapár (vagy ciklikus megoldás) dinamikus megoldás akkor és csak akkor, ha lokálisan aszimptotikusan stabilis arra a játékdinamikára nézve, amely megadja, hogy a játékosok hogyan adaptálják saját stratégiájukat ellenfelük stratégiájához.

Mivel a DFG egy keveréke a klasszikus és az evolúciós játékoknak, ezért nekünk most két különböző játékelméleti dinamikát kell kombinálnunk.

A zsákmányokra a replikátordinamikát fogjuk használni, mivel az IDF szerint abban élőhelyen nő a zsákmányok denzitása, amelyben nagyobb a túlélés valószínűsége:

$$\dot{s} = s(1-s)[\chi_1(s, x, \mathbf{p}, \boldsymbol{\tau}) - \chi_2(s, x, \mathbf{p}, \boldsymbol{\tau})]. \quad (3.4.12)$$

Hangsúlyozzuk, hogy e dinamika most nem a zsákmányok szaporodásával, hanem Schlag (1997) már idézett ötlete alapján, a tanulásukkal kapcsolatos, azzal, ahogy utánozzák egymás

viselkedését. Azt írja le, hogyan változik a zsákmánypopulációban az élőhelypreferencia adott zsákmány denzitás mellett.

Egy s^* eloszlás, amely IFD akkor és csak akkor volt ESS-e a zsákmány-élőhely játéknak, ha fix $(\mathbf{p}, \boldsymbol{\tau})$ mellett, az s^* egyúttal lokálisan aszimptotikusan stabilis egyensúlyi helye a (3.4.12) replikátor dinamikának.

Nézzük most a ragadozót, állandónak rögzítve a zsákmányok s stratégiáját. Mivel csak egyetlen ragadozónk van, amely nem hat kölcsön más ragadozókkal, ezért nem lehet a klasszikus adaptív dinamikákat használni, hiszen nincs populációstruktúra (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:

$$\dot{p}_1 = p_1(1-p_1) \frac{\partial \Psi(s, p_1, p_2, \tau_1, \tau_2)}{\partial p_1}, \quad (3.4.13)$$

$$\dot{p}_2 = p_2(1-p_2) \frac{\partial \Psi(s, p_1, p_2, \tau_1, \tau_2)}{\partial p_2}, \quad (3.4.14)$$

$$\dot{\tau}_1 = \tau_1(1-\tau_1) \frac{\partial \Psi(s, p_1, p_2, \tau_1, \tau_2)}{\partial \tau_1}, \quad (3.4.15)$$

$$\dot{\tau}_2 = \tau_2(1-\tau_2) \frac{\partial \Psi(s, p_1, p_2, \tau_1, \tau_2)}{\partial \tau_2}. \quad (3.4.16)$$

Ha a zsákmány stratégiáját állandónak vesszük, akkor $(\mathbf{p}^*, \boldsymbol{\tau}^*)$ optimális táplálékválasztási stratégia, ha lokálisan aszimptotikusan stabilis egyensúlyi helye e dinamikának.

Fontos hangsúlyozni, ha minden stratégia egyszerre változik, akkor a fenti (3.4.12-16) differenciálegyenlet-rendszer leírja, hogy a két „játékos”, a prédapopuláció és a ragadozó egy időben, a másik aktuális stratégiájára reagálva hogyan változtatja meg saját stratégiáját. Ezután a dinamikus megoldása e játéknak vagy egy $(s^*, \mathbf{p}^*, \boldsymbol{\tau}^*)$ lokálisan stabilis egyensúlyi hely vagy egy stabilis határciklus lehet.

A két megoldási koncepció összehasonlítása

A két megoldási koncepció összehasonlításakor a kevert megoldásokra koncentrálunk, amikor mind a zsákmányok, mind a ragadozó használja mind a két típusú élőhelyet. Ez azt jelenti, hogy $p_1 = p_2 = 1$ feltétellel élünk, és csak a (3.4.12), (3.4.15) és (3.4.16) dinamikák egyensúlyi

helyét $(s^*, \tau_1^*, \tau_2^*)$ vizsgáljuk, ahol nyilván megkövetelendő, hogy $0 < s^* < 1$ és $\tau_1^*, \tau_2^* > 0$ legyen. A kombinált dinamika ezek után a következő

$$\begin{aligned}\dot{s} &= s(1-s)[\chi_1 - \chi_2], \\ \dot{\tau}_1 &= \tau_1(1-\tau_1)\left(\frac{d}{d\tau_1}g_1 - \Psi\right), \\ \dot{\tau}_2 &= \tau_2(1-\tau_2)\left(\frac{d}{d\tau_2}g_2 - \Psi\right).\end{aligned}\tag{3.4.17}$$

Nyilván, ha $(s^*, \tau_1^*, \tau_2^*)$ dinamikus megoldása a DFG-nek, akkor s^* statikus megoldás is a zsákmányra nézve, mivel s^* kielégíti az (3.4.5)-öt, ugyanis, $\chi_1 = \chi_2$ a dinamikus megoldásban, azaz $(s^*, \tau_1^*, \tau_2^*)$ -ben. A fordított állítás nem igaz.

Mint eddig is többször láttuk már, a stabilitás azon múlt, hogy a kifizető függvények szigorúan konkávak vagy szigorúan konvexek. A következőkben ezeket az eseteket fogjuk megvizsgálni.

Holling III típusú nyereség függvények

Ha a $g_i(x_i(s), \tau_i)$ nyereség függvények szigorúan konvex függvényei az adott foltban lévő zsákmányok denzitásainak $x_i(s)$, $i=1,2$, (ahogy a Holling III típusú funkcionális válaszfüggvényeknél, ha elég alacsony a prédák denzitása A_i típusú foltokban), akkor a zsákmányok kifizető függvényei csökkennek, ahogy nő denzitásuk az adott foltban, azaz $\frac{g_i(x_i(s), \tau_i^*)}{x_i(s)}$ csökkenő függvénye $x_i(s)$ -nek. Ebben az esetben már korábban ismert, hogy

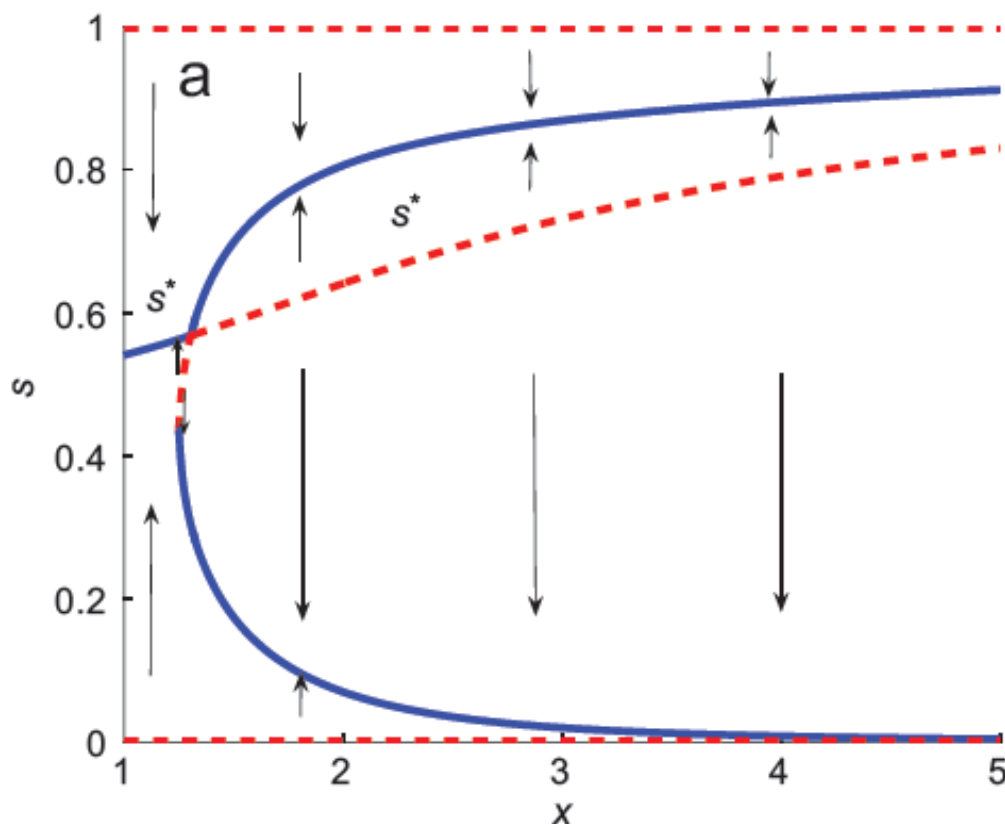
létezik IFD (Fretwell és Lucas 1969), és ez ESS is (Cressman és Krivan 2006). Ennek oka a következő: abban az esetben, ha a ragadozó stratégiája nem változik, és az egyik foltban nőne a zsákmányok denzitása, akkor ahol nő a denzitásuk, ott a ragadozó sikere nő, ahol csökken a denzitás ott pedig csökken. Azaz, ha egy zsákmány átmegy egy másik foltba, akkor nemcsak a foltban már ott lévő egyedek túlélési rátáját csökkenti, hanem sajátját is. Ebből adódik, hogy alacsony zsákmánydenzitások mellett az IFD egyúttal aszimptotikusan stabilis is a (3.4.12) replikátordinamikára nézve, ha a ragadozó τ_1 és τ_2 stratégiái rögzítettek. Nagyobb zsákmánydenzitások mellett már nem ez a helyzet, ahogy majd a Holling II típusú nyereségfüggvények estén látni fogjuk.

A ragadozó dinamikája rögzített préda stratégia mellett lényegében optimalizációs probléma az élőhelyek használati idejeinek függvényében, azaz τ_1 -ben és τ_2 -ben. Mivel τ_1 és τ_2 pozitívak, ezért a (3.4.15) és (3.4.16) differenciálegyenletek lokális aszimptotikus stabilitása ekvivalens azzal, hogy a nyereség függvények, a $g_i(x_i(s), \tau_i)$ -ik, az egyensúlyi pontban $(s^*, \tau_1^*, \tau_2^*)$, mindkét élőhelyre nézve, a τ_1 és τ_2 változóknak lokálisan szigorúan konkávok. Fordítva az igaz, ha a nyereség függvények globálisan szigorúan konkávok, akkor a stabil egyensúlyi pontja a ragadozóra vonatkozó stratégia dinamikának, egyúttal optimális táplálkozási dinamika is.

Ahhoz hogy szimulációs vizsgálatokat is elvégezhessünk, konkrét bevétel függvényekre van szükségünk. Tekintsük a következő formájú nyereség függvényeket

$$g_i(x_i, \tau_i) = \frac{a_i x_i^2 \tau_i}{x_i^2 + a_i x_i \tau_i + a_i},$$

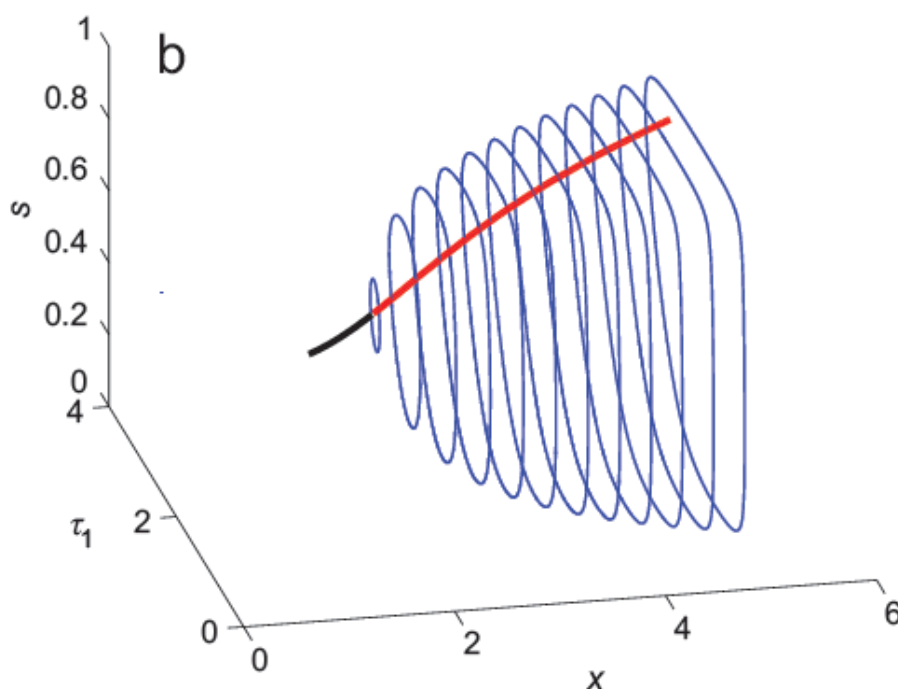
ha a_i pozitív, akkor $g_i(x_i, \tau_i)$ egy tipikus Holling III funkcionális válaszfüggvény (ha x_i kellően kicsi, szigorúan konvex és ha x_i kellően nagy, szigorúan konkáv), amely, ha x_i kellően nagy, akkor $a_i \tau_i$ szinten telítődik. E válaszfüggvények globálisan szigorúan konkávok a τ_i használati időben, és a ragadozó, ha kellően sok időt tölt egy foltban, akkor teljesen ki is tudja meríteni azt. Ezért aztán, ha $(s^*, \tau_1^*, \tau_2^*)$ egyensúlyi helye a (3.4.17) differenciálegyenlet rendszernek, akkor a zsákmány s^* Nash-féle egyensúlyi stratégiája, kis denzitások esetén ESS is, de nagy denzitásokra nem az, amikor a ragadozó stratégiája (τ_1^*, τ_2^*) lásd 3.4.2. ábra. Valójában nagy zsákmánydenzitás esetén két belső ESS lenne, de ezek nem kapcsolódnak most a DFG egyensúlyához, mert amikor a zsákmány egyensúlyban lenne, a ragadozó nincs egyensúlyban, azaz az „ESS-jelölt”-s-ekhez nem a (τ_1^*, τ_2^*) stratégia tartozik.



3.4.2. ábra: Ezen az ábrán a játékdinamikák megoldásai vannak ábrázolva, ha a nyereségfüggvény $g_i(x_i, \tau_i) = \frac{a_i x_i^2 \tau_i}{x_i^2 + a_i x_i \tau_i + a_i}$, ahol $a_1 = 0.3$, és $a_2 = 0.5$. A zsákmányra vonatkozó (3.4.12) replikátordinamikában a ragadozó (τ_1^*, τ_2^*) stratégiái mint x függvényei rögzítettek. A belső s^* egészen $x = 1.3$ -ig globálisan aszimptotikusan stabilis (folytonos kék vonal), aztán $x > 1.3$ esetén instabilis (szaggatott vörös vonal), ekkor a zsákmány két, kevert állapotba evolválódhat, a (3.4.12) szerint (kék vonal) van két lokálisan aszimptotikusan stabilis állapot, de ezek nem felelnek meg a (3.4.17) dinamika egyensúlyának. A többi paraméter $y_1 = y_2 = 1$, $\alpha = 0.5$, $\tau_0 = 0.4$, $d_1 = d_2 = 1/2$, és $c = 0$.

Konzisztencia van a fenti Nash-féle egyensúlyra tett észrevételek és az $(s^*, \tau_1^*, \tau_2^*)$ egyensúlyi pontnak a (3.4.17) dinamikára vonatkozó stabilitási tulajdonságai között, hiszen kis x zsákmánydenzitások esetén aszimptotikusan stabilis egyensúly, míg nagy x -ek esetén stabilis határciklus van, lásd 3.4.3. ábra. A bifurkációs diagram minőségileg olyan, mint amilyent vártunk, a statikus megoldási koncepció $(s^*, \tau_1^*, \tau_2^*)$ egyensúlya kis x -ekre aszimptotikusan stabilis és nagy x -ekre instabilis. Érdekes viszont, hogy az egyensúlyok stabilitását a (3.4.12) dinamika és a (3.4.17) dinamika x -nek más-más értékénél veszíti el. Az s^* , az $x=1.3$ -nál, míg a $(s^*, \tau_1^*, \tau_2^*)$ az $x=1.66$ -nál veszíti el stabilitását a (3.4.12) és a (3.4.17) dinamikákra nézve (lásd 3.4.2.b) ábra). E két érték között $1.3 < x < 1.66$ a $(s^*, \tau_1^*, \tau_2^*)$ stabilis a (3.4.17) dinamika szerint, ellenben a zsákmányra vonatkozó Nash-egyensúly instabilis lenne a ragadozó viselkedésének stabilizáló hatása nélkül. Ez lényeges eltérés a statikus és a dinamikus megoldási koncepciók között.

Vegyük észre, hogy abban az esetben, amikor stabilis viselkedési ciklusok a dinamikus megoldások, helyett, hogy állandó viselkedés jellemezné a zsákmányokat és ragadozóikat, egymás aktuális viselkedéséhez igazítják saját viselkedésüket, amely révén együttesen egy viselkedési ciklust alakítanak ki.



3.4.3. ábra: Ezen az ábrán is a játékdinamikák megoldásai vannak ábrázolva, ha a nyereségfüggvény $g_i(x_i, \tau_i) = \frac{a_i x_i^2 \tau_i}{x_i^2 + a_i x_i \tau_i + a_i}$, ahol $a_1 = 0.3$, és $a_2 = 0.5$. Ha $x < 1.66$, akkor a (3.4.17) dinamika megoldásai a $(s^*, \tau_1^*, \tau_2^*)$ egyensúlyhoz tartanak (fekete vonal), ahol a zsákmányok s^* stratégiája kevert. Nagyobb x -ekre a megoldások egy stabilis határciklushoz (kék ciklusokhoz) tartanak, és a $(s^*, \tau_1^*, \tau_2^*)$ egyensúlyok (vörös vonal) instabilisak. Ha $1.3 < x < 1.66$, akkor $(s^*, \tau_1^*, \tau_2^*)$ stabilis, annak ellenére, hogy s^* instabilis Nash-féle egyensúly a zsákmány folytatott élőhelyszelekciós játékban. A többi paraméter $y_1 = y_2 = 1$, $\alpha = 0.5$, $\tau_0 = 0.4$, $d_1 = d_2 = 1/2$, és $c = 0$.

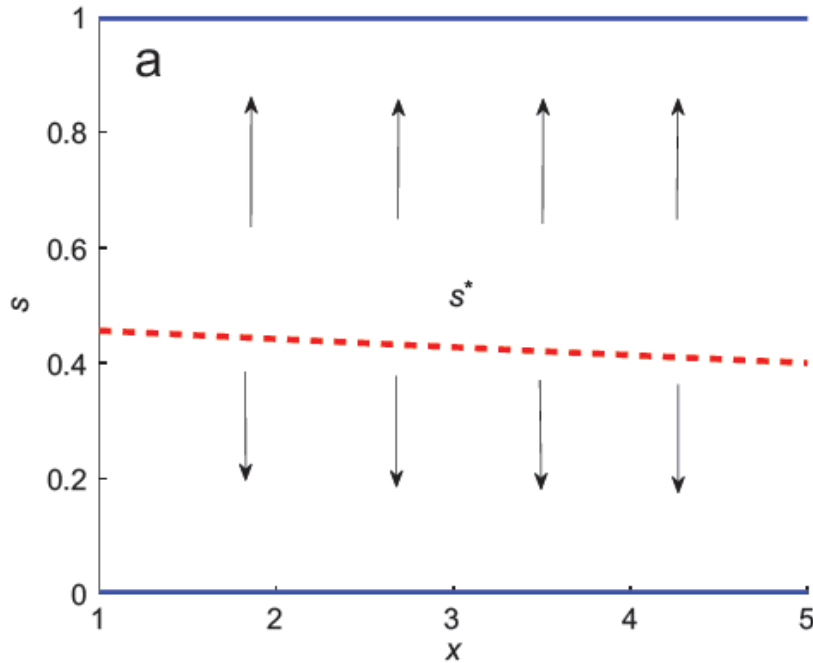
Holling II típusú nyereségfüggvények

Most azt tegyük fel, hogy mindkét élőhelyen, a zsákmányok kifizetőfüggvénye egy növekvő függvény lokális denzitásokban (a Holling II funkcionális válasz esetén, a $g_i(x_i(s), \tau_i)$ növekvő függvény $x_i(s)$ -ben $i=1,2$). Ekkor, ha a zsákmányok túlélése az i -edik élőhelyen maximális, akkor az IFD szerint minden zsákmány azt az élőhelyet használja, és ez a stratégia ESS is. Megjegyzem, lehet bistabilis állapot is, amikor a másik élőhelyre tömörülnek a zsákmányok, kevert ESS viszont nem lehet, hiszen a szigorú konkávitás miatt, ha egy zsákmány élőhelyet vált, akkor saját és az ott élők túlélési valószínűségét is növeli.

Ahhoz hogy szimulációs vizsgálatokat is elvégezhessünk, konkrét bevételi függvényekre van szükségünk. Tekintsük a következő formájú nyereség függvényeket

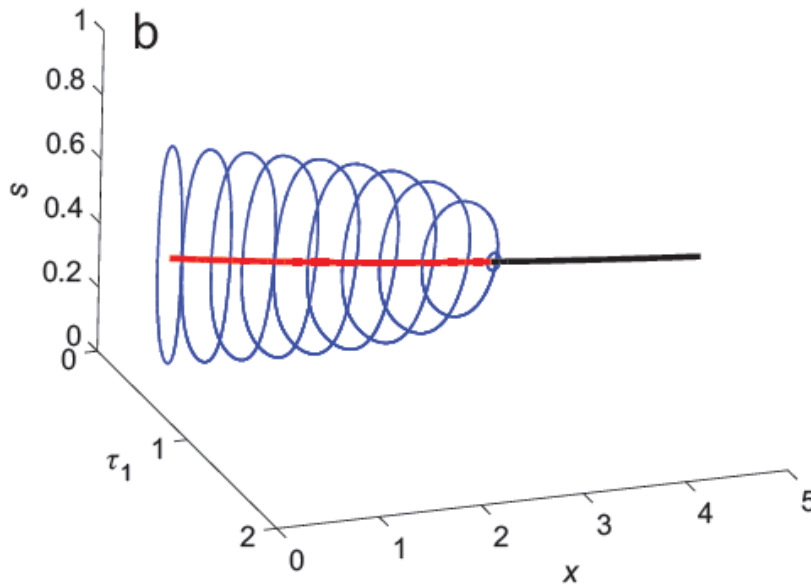
$$g_i(x_i, \tau_i) = \frac{a_i x_i \tau_i}{x_i + a_i \tau_i + 1}$$

Ha a_i pozitív, akkor $g_i(x_i, \tau_i)$ egy tipikus Holling II funkcionális válaszfüggvény a zsákmány denzitásában (globálisan szigorúan konkáv x_i -ben) és amely, ha x_i kellően nagy, akkor $a_i \tau_i$ szinten telítődik. Így, amikor a ragadozó a stratégiáját, (τ_1^*, τ_2^*) -t nem változtatja, és ha $(s^*, \tau_1^*, \tau_2^*)$ egyensúlyi helye a (3.4.17) dinamikának, akkor a zsákmány Nash-féle egyensúlya az s^* , nem ESS, lásd 3.4.4. ábra. Valójában úgy választottuk meg az ábra paramétereit, hogy két ESS legyen, azaz a zsákmányok valamelyik élőhelyet használják csak az ESS-ben. Más oldalról, ez a bevételi függvény is globálisan szigorúan konkáv a használati időben, τ_i -ben, és ha a ragadozó elég sokáig marad, akkor teljesen ki tud meríteni egy lokális foltot. Ezek okán, a (τ_1^*, τ_2^*) stabil egyensúlyi helye a ragadozóra vonatkozó dinamikának, ha a préda nem változtat stratégiáján, az s^* -on.



3.4.4. ábra: Ezen az ábrán is a játékdinamikák megoldásai vannak ábrázolva, Holling II típusú bevételi függvényekkel, $g_i(x_i, \tau_i) = \frac{a_i x_i \tau_i}{x_i + a_i \tau_i + 1}$ ahol $a_1 = 0.9$ és $a_2 = 0.9$. A zsákmányra vonatkozó (3.4.12) replikátor dinamikában, a ragadozó (τ_1^*, τ_2^*) stratégiái, mint x függvényei, rögzítettek. A belső egyensúlyi hely, s^* instabil (szaggatott vörös vonal) és a zsákmányoknak csak az egyik folt használata lesz ESS (kék vonalak). A többi paraméter $y_1 = y_2 = 1$, $\alpha = 0.8$ $\tau_0 = 0.4$, $d_1 = d_2 = 1/2$ és $c = 0$.

Az eddigiek okán azt várnánk, hogy az $(s^*, \tau_1^*, \tau_2^*)$ instabil egyensúly lesz a (3.4.17) dinamikának. Ezzel szemben azt tapasztaltuk, hogy nagy zsákmány denzitások esetén, az $(s^*, \tau_1^*, \tau_2^*)$ stabil egyensúly lesz a (3.4.17) dinamikának, azaz dinamikus megoldása lesz a DFG-nek, lásd 3.4.5. ábra. Ez a példa még világosabban mutatja, mint az 3.4.4 ábra példája, hogy a statikus és a dinamikus megoldási koncepciók eltérő jóslatokat adnak. Úgy is fogalmazhatunk, ha a résztvevők állandóan reagálnak egymás aktuális stratégia változásaira, akkor a ragadozó viselkedése képes stabilizálni a zsákmány kevert élőhely használatát.



3.4.5. ábra: Ezen az ábrán is a játékdinamikák megoldásai vannak ábrázolva, Holling II típusú bevételi függvényekkel, $g_i(x_i, \tau_i) = \frac{a_i x_i \tau_i}{x_i + a_i \tau_i + 1}$ ahol $a_1 = 0.9$ és $a_2 = 0.9$. A bifurkációs diagramon a (3.4.17) játékdinamika van ábrázolva a zsákmány denzitásnak függvényében. Kis x zsákmánydenzitás esetén a rendszer ciklikus (kék összefüggő zárt görbék) és ekkor az egyensúly $(s^*, \tau_1^*, \tau_2^*)$ instabilis (ez utóbbi összecseng azzal, hogy ekkor a zsákmány egyensúlya s^* is instabil, lásd 3.4.4. ábra). Nagy x -ekre a (3.4.17) dinamika megoldásai a stabil egyensúlyhoz $(s^*, \tau_1^*, \tau_2^*)$ tartanak (fekete vonal), ami ellentétes a statikus modell jóslatával. A többi paraméter $y_1 = y_2 = 1$, $\alpha = 0.8$, $\tau_0 = 0.4$, $d_1 = d_2 = 1/2$ és $c = 0$.

Ha az élőhelyek meghatározzák a zsákmányok túlélési esélyét ragadozó támadása esetén, akkor az optimális táplálékkeresés elmélete és az IFD-elmélet egy játékelméleti konfliktus egy-egy résztvevőjére vonatkozik, azzal a feltétellel, hogy a másik résztvevő nem változtatja viselkedését. Nevezetesen, az optimális táplálékkeresés elmélete arra ad választ, miért és hogyan alakul a ragadozó élőhelyhasználati preferenciája, ha a zsákmányeloszlás a két élőhely között nem változik. Az IFD arra ad választ, miért és hogyan alakul a zsákmány élőhelyhasználati preferenciája, ha a ragadozó megoszlása a két élőhely között nem változik. Már többen felhívták a figyelmet arra a lehetőségre, hogy ez a szétválasztás nemcsak hogy erőltetett, de lehetséges, hogy jóslatai sem mindig helytállóak (Lima 2002, Sin és Christensen 2001, és Julliar 2000). Mi azt mutattuk meg, ezek a kritikus vélemények igazak. Azt találtuk,

hogy a játékelméleti modell és az IDF-elmélet jóslatai általában nem azonosak. Példát adtunk olyan esetre, hogy amíg az IDF elmélete azt jósolja, hogy a zsákmányok csak egyetlen élőhelye használatával maximalizálják a túlélési esélyüket, addig a játékelméleti modell azt jósolja, hogy a ragadozó élőhely-preferenciájával stabilizálja azt, hogy a zsákmányok mindkét élőhelyet használják.

Jegyzetek

1. Eredményeinkkel összhangban van az, hogy a *Tetranychus urticae* Koch (Acari: Tetranychidae) nem követi az IFD-t (Julliar 2000). Ennek a zsákmányfajnak kevert az élőhelyhasználata, ragadózója, a *Phytoseiulus persimilis* Athias-Henriot (Acari: Phytoseiidae) jelenlétében. E fajok a biológiai védekezésben fontosak.

2. További részletek találhatók e fejezet anyagához az alábbi közleményekben:

Garay, J. Cressman, R., Xu, F., Varga, Z., Cabello, T. (2015) Optimal Forager against Ideal Free Distributed Prey. Am. Nat. 186: 111- 122.

3. A ragadozó viselkedését leíró parciális adaptív dinamikát én vezettem be egy korábbi cikkemben:

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

4. A viselkedésfüggő funkcionális válaszfüggvények levezetési módszereiről publikáltam egy összefoglaló cikket

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

Zárszó

Vizsgálataim fő tanulságai a következők:

A matematikai játékelmélet szemszögéből nézve az evolúciós mátrixjátékoknak a 6. feltétele a legfontosabb, nevezetesen az, hogy „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.

Másrésről, az evolúciós mátrixmodellnek az általam vizsgált többi feltétele mind gyengíthető abban az értelemben, hogy a biológiai egyensúlyi feltételei megfeleljenek a szelekciós modellben értelmezhető Nash-féle egyensúlyi feltételnek. Természetesen ezen Nash-féle egyensúlyoknak a neutrális mutánsokkal szembeni stabilitása továbbra is az evolúciós játékelmélet legfontosabb kérdése.

Személy szerint úgy gondolom, hogy a közeljövőben az evolúciós játékelmélet egyre fontosabb elméleti alapját adhatja az elméleti ökológiának. Ennek fő oka az, hogy az ökológiai kölcsönhatások természetes és kézenfekvő matematikai modelljeit adja a játékelmélet, ahol a kölcsönható egyek viselkedése határozza meg az egyedek bevételeit. Például, az ideális szabad eloszlás (IFD) problémaköre többfajos evolúciós stabilitási modellel megragadható. A zsákmányok csordába tömörülése is kezelhető játékelméleti problémaként. A játékelmélet erejét talán jól megmutatja az az eredményem, miszerint az időkényszerekkel terhelt játékokra vonatkozó Nash-féle egyensúlyi feltételből adódó „időátlagok szabálya” speciális esetekként tartalmazza Chernov mindkét alapvető eredményét, a nulla-egy törvényt és marginális érték tételét.

Végül visszatérnék a bevezetés első kérdéséhez: Mit tekintünk az evolúciós játékelméletben játékosnak? Szerintem a darwini elvből kell kiindulni, és evolúcióbiológus szemmel nézve az *egy adott replikátortípus populációja* a játékos. Aszexuális modellben ez maga az azonos fenotípusú egyedek halmaza. Genetikai modellben, ahol egy lókuszt sok allélja határozza meg a genotípusokat, és ezek csak tiszta stratégiákat képesek kódolni, akkor egy allél-részp populáció tekinthető játékosnak.

Felhasznált irodalom

- 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.
- Axelrod, R., Hamilton W.D. (1981) The evolution of cooperation. *Science* **211**:1390–1396.
- Brandt, H., Sigmund K. (2004) The logic of reprobation: assessment and action rules for indirect reciprocation. *J. Theor. Biol.*, **231**: 475–485.
- 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.
- Brown, J.S. (1990) Habitat selection as an evolutionary game. *Evolution* **44**:732–746.
- Brown, J.S. (1992) Patch use under predation risk: I. models and predictions. *Annales Zoologici Fennici* **29**: 301–309.
- 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.

- Burkart, J.M., Fehr, E., Efferson, C., van Schaik, C.P. (2007) Other-regarding preferences in a non-human primate: common marmosets provision food altruistically. *PNAS* **104**:19762–19766.
- 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., Garay, J. (2003) Stability in N-species coevolutionary systems. *Theor. Pop. Biol.* **64**: 519-533.
- Cressman, R., Garay, J. (2006) A game-theoretical model for punctuated equilibrium: species invasion and stasis through coevolution. *BioSystem* **84**: 1-14.
- 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. (2011) The effects of opportunistic and intentional predators on the herding behavior of prey. *Ecology* **92**: 432-440.
- Cressman, R., Garay, J., Hofbauer, J. (2001) Evolutionary stability concepts for N-species frequency-dependent interactions. *J. Theor. Biol.* **211**: 1-10.
- Cressman, R., Garay, J., Varga, Z. (2003) Evolutionarily stable sets in the single-locus frequency-dependent model of natural selection. *J. Math. Biol.* **47**: 465-482.
- 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.
- Cressman, R., Krivan, V. (2006) Migration dynamics for the ideal free distribution. *Am. Nat.* **168**: 384–397.

- Cressman, R., Křivan, V., Brown, J., Garay J. (2014) Game theoretic methods for functional response and optimal foraging behavior. *PLoS ONE* **9**:e88773.
- Cressman, R., Krivan, V., Garay, J. (2004) Ideal free distributions, evolutionary games, and population dynamics in multiple-species environments. *Am. Nat.* **164**: 473-489.
- Dawes, C.T., Fower, J.H., Johnson, T., McElreath, R., Smirnov, O. (2007) Egalitarian motives in human. *Nature* **446**: 794–796.
- Dehn, M.M. (1990) Vigilance for predators: detection and dilution effects. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **26**: 337–342.
- Dieckmann, U., Law, R. (1996) The dynamical theory of coevolution: a derivation from stochastic ecological processes. *J. Math. Biol.* **34**: 579–612.
- Dobson, F.S., Chesser, R.K., Zinner, B. (2000) The evolution of infanticide: genetic benefits of extreme nepotism and spite. *Ethol. Ecol.* **12**: 131–148.
- Dutton, D.G., Boyanowsky, E.O., Bond, M.H. (2005) Extreme mass homicide: from military massacre to genocide. *Agress. Viol. Behav.* **10**: 437–473.
- Edmunds, E. (1974). *Defence in Animals*. Longman: London.
- 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.
- Fisher, R.A. (1930). *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon.
- Fisher, R.A. (1958) *The Genetical Theory of Natural Selection*. NewYork: Dover Publications.
- FitzGerald, G.J. (1992) Egg cannibalism in sticklebacks: spite or selfishness. *Behav. Ecol. Sociobiol.* **30**: 201–206.
- Fortin, D., Fortin, M.E. (2009) Group-size-dependent association between food profitability, predation risk and distribution of free-ranging bison. *Anim. Behav.* **78**: 887–892.
- Fortin, D., Fortin, M.E., Beyer, H.L., Duchesne, T., Courant, S., Dancose, K. (2009) Group-size-mediated habitat selection and group fusion-fission dynamics of bison under predation risk. *Ecology* **90**: 2480–2490.

- Foster, G.M. (1967) *Tzintzuntzan: Mexican Peasant in a Changing World*. The Little, Brown and Company: Boston.
- Foster, W.A., Treherne, J.E. (1981) Evidence for dilution effect in the selfish herd from fish predation on a marine insect. *Nature* **293**: 466-467.
- Fretwell, D.S., Lucas, H.L. (1970) On territorial behavior and other factors influencing habitat distribution in birds. *Acta Biotheor.* **19**: 16–32.
- Fruth, B., Hohmann, G. (2002) How bonobos handle hunts and harvests: why share food? In: C. Boesch, G. Hohmann, L. Marchant (eds.), *Behavioural Diversity in Chimpanzees and Bonobos*. pp. 231–243. Cambridge University Press: Cambridge.
- 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.
- Funston, P.J., Mills, M.G.L., Biggs, H.C. (2001) Factors affecting the hunting success of male and female lions in the Kruger National Park. *J. Zoology* **253**: 419–431.
- Garay, J. (2002) Many species partial adaptive dynamics. *BioSystems* **65**: 19-23.
- Garay, J. (2003) When does the variance of replicator fitness decrease? *J. Math. Biol.* **47**: 457–464.
- Garay, J. (2007) Relative advantage and fundamental theorems of natural selection. In: A. Deutsch et al. *Mathematical Modelling of Biological Systems*, vol. II. pp. 63-74. Birkhauser: Boston, Basel, Berlin
- Garay, J. (2009) Cooperation in defence against a predator. *J. Theor. Biol.* **257**: 45–51.
- Garay, J. (2019) Technical review on derivation methods for behavior dependent functional responses, *Commun. Ecol.* (közlésre elfogadva)
- Garay, J., Cressman, R., Móri, T.F. Varga, T. (2018) The ESS and replicator equation in mátrix games under time constraints. *J. Math. Biol.* **76**: 1951–1973.
- 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 matrix 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, F.T. (2010) When is the opportunism remunerative? *Community Ecol.* **11**: 160-170.
- Garay, J., Móri, F.T. (2011) Is envy one of the possible evolutionary roots of charity? *BioSystems* **106**: 28-35.
- Garay, J., Varga Z. (1998) Evolutionarily stable allele distributions. *J. Theor. Biol.* **191**: 163-172
- Garay, J., Varga Z. (1998) When will a sexual population evolve to an ESS? *Proc. R. Soc. Lond. B* **265**: 1007-1010.
- Garay, J. Varga, Z. (1999) Relative advantage: a substitute for mean fitness in Fisher's fundamental theorem? *J. Theor. Biol.* **201**: 215–218.
- Garay, J. Varga, Z. (2000) Strict ESS for n-species systems. *BioSystems* **56**: 131-137.
- 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., (2005) Evolutionary dynamics for economic behaviour: competitor versus optimization. *P.U.M.A* **16**: 399–409.
- Garay J.,Varga Z. (2011) Survivor's dilemma: Defend the group or flee? *Theor. Pop. Biol.* **80**: 217-225.
- Garay J., Varga Z., Móri T.F., López, F.I., Gámez, M., Gallego, J.R. Cabello, T. (2018) Opportunistic random searcher versus intentional search image user. *Scientific Reports* **8**: 3336.
- Gerard, J.F., Bideau, E., Maublanc, M.L., Loisel, P., Marchal, C. (2002) Herd size in large herbivores: encoded in the individual or emergent. *Biology Bulletin* **202**: 275–282.
- Goel, A.M., Thakor, A.V. (2005) Green with envy: implications for cooperate investment distortions. *J. Business* **78**: 2255–2287.
- Grafen, A. (1979) The hawk-dove game played between relatives. *Anim. Behav.* **27**: 905-907.

- Grand, T.C. (2002) Foraging-predation risk trade-offs, habitat selection, and the coexistence of competitors. *Am. Nat.* **159**: 106–112.
- Grand, T.C., Dill, L.M. (1999). Predation risk, unequal competitors and the ideal free distribution. *Evol. Ecol. Res.* **1**: 389–409.
- Guthrie, C.G., Moorhead, D.L. (2002) Densitydependent habitat selection: evaluating isoleg theory with a Lotka-Volterra model. *Oikos* **97**:184–194.
- Haigh, J. (1975) Game theory and evolution. *Advances in Appl. Probability* **7**: 8-11.
- 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 J.F. Eisenberg, W.S. Dillon (eds.) *Man and Beast: Comparative Social Behavior*. 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., Merrill, E.H., McDonald, T.L. (2005) Spatial decomposition of predation risk using resource selection functions: an example in a wolf–elk predator–prey system. *Oikos* **111**: 101–111.
- Hebblewhite, M., Pletscher, D.H. (2002) Effects of elk group size on predation by wolves. *Can. J. Zoology* **80**: 800–809.
- Hebblewhite, M., Pletscher, D.H., Paquet P.C. (2002) Elk population dynamics in areas with and without predation byrecolonizing wolves in Banff National Park, Alberta. *Can. J. Zoology* **80**: 789–799.
- Hill, S.E., Buss, D.M. (2006) Envy and positional bias in the evolutionary psychology of management. *Manage. Decis. Econ.* **27**: 131–143.
- Hines, W.G.S., Maynard Smith, J. (1979) Games between relatives. *J. Theor. Biol.* **79**: 19-30.

- Hofbauer, J., Sigmund, K. (1990) Adaptive dynamics and evolutionary stability. *Appl. Math. Lett.* **3**: 75–79.
- 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.
- Huggard, D.J. (1993a) Prey selectivity of wolves in Banff National Park. I. Prey species. *Can. Zoology* **71**: 130–139.
- Huggard, D.J. (1993b) Prey selectivity of wolves in Banff National Park. II: Age, sex and condition of elk. *Can. J. Zoology* **71**: 140–147.
- Hugie, D. M., Dill, L.M. (1994) Fish and game: a game theoretical approach to habitat selection by predators and prey. *J. Fish. Biol.* **45**: 151–169.
- Jensen, K. (2010) Punishment and spite, the dark side of cooperation. *Phil. Trans. R. Soc. B* **365**: 2635–2650.
- Jeschke, J.M., Tollrian, R. (2007) Prey swarming: which predators become confused and why? *Anim. Behav.* **74**: 387–555.
- Johnson, T., Dawes, C., Fower, J.H., McElreath, R., Smirnov, O. (2009) The role of egalitarian motives in altruistic punishment. *Econ. Lett.* **102**: 192–194.
- 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. Res.* **13**: 869–878.
- Kasper, C., Voelk, B., Huber, L. (2008) Tolerant mouth-to-mouth food transfers in common marmosets. *Primates* **49**: 153–156.
- 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. Res.* **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.

- Krebs, J.R., Davies N.B. (1987) *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*. Blackwell: Oxford.
- Krivan, V. (2003) Ideal free distributions when resources undergo population dynamics. *Theor. Pop. Biol.* **64**: 25–38.
- Krivan, V., Schmitz, O.J. (2003) Adaptive foraging and flexible food web topology. *Evol. Ecol. Res.* **5**: 623–652.
- Krivan, V., Sirot, E. (2002) Habitat selection by two competing species in a two-habitat environment. *Am. Nat.* **160**: 214–234.
- Kunkel, K.E., Pletscher, D.H., Boyd, D.K., Ream, R.R., Fairchild, M.W. (2004) Factors correlated with foraging behavior of wolves in and near Glacier National Park, Montana. *J. Wildlife Manag.* **68**: 167–178.
- Kun, Á.; Boza, G., Scheuring, I. (2006) Asynchronous snowdrift game with synergistic effect as a model of cooperation. *Behav. Ecol.* **17**: 642–650.
- Lawlor, L.R., Maynard Smith, J. (1976) The coevolution and stability of competing species. *Am. Nat.* **110**: 79–99.
- Lehmann, D.R. (2001) The impact of altruism and envy on competitive behaviour and satisfaction. *Int. J. Res. Mark.* **18**: 5–7.
- Li, Y., Jin, X., Su, X., Kong, Peng, C. (2010) Cooperation and charity in spatial public goods game under different strategy update rules. *Physica A* **389**: 1090–1098.
- Lima, S.L. (2002) Putting predators back into behavioral predatorprey 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: Oxford University Press.
- Maynard Smith, J. (1996) The games lizards play. *Nature* **380**:198–199.
- 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.

- Milinski, M., Parker, G.A. (1991) Competition for resources. Pages 137–168 in J. R. Krebs and N. B. Davies, eds. *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*. Blackwell, Oxford.
- 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.
- Ohtsuki, H., Iwasa, Y. (2004) How should we define goodness? Reputation dynamics in indirect reciprocity. *J. Theor. Biol.* **231**: 107–120
- Ohtsuki, H., Iwasa, Y. (2006) The leading eight: social norms that can maintain cooperation by indirect reciprocity. *J. Theor. Biol.* **239**: 435–444.
- Okasha, S. (2006) *Evolution and the Levels of Selection*. Clarendon Press. Oxford
- 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.
- Pusey, A., Murray, C., Wallauer, W., Wilson, M., Wroblewski, E., Goodal, J. (2008) Severe aggression among female *Pan troglodytes schweinfuthii* at Gombe National Park, Tanzania. *Int. J. Primatol.* **29**: 949–973.
- Range, F., Horn, L., Viranyi, Zs., Huber, L. (2009) The absence of reward induces inequity aversion in dog. *PNAS* **106**: 340–345.
- Rechten, C., Avery, M., Stevens, A. (1983) Optimal prey selection: Why do Great Tits show partial preferences? *Anim. Behav.* **31**: 576–584.
- 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.
- Sachs, J.L.; Muller, U.G.; Wilcox T.P., Bull, J.J. (2004) The evolution of cooperation. *Quart. Rev. Biol.* **79**: 135–160.
- Schaller, G.B. (1972) *The Serengeti Lion*. University of Chicago Press: Chicago.
- Scheuring, I. (2010) Egalitarian motive in punishing defectors. *J. Theor. Biol.* **264**: 1293.

- 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.
- Selten, R. (1980) A note on evolutionarily stable strategies in asymmetric animal conflicts. *J. Theor. Biol.* **84**: 93–101.
- Sih, A., Christensen, B. (2001) Optimal diet theory: when does it work, and when and why does it fail? *Anim. Behav.* **61**: 379–390.
- Smith, R.H., Kim, S.H. (2007) Comprehending envy. *Psych. Bull.* **133**: 46–64.
- Stephens, D.W., Krebs J.R. (1986) *Foraging Theory*. Princeton University Press: Princeton.
- Sutherland, W.J. (1996) *From Individual Behaviour to Population Ecology*. Oxford University Press: Oxford.
- 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.
- Taylor, C., Chen, J., Iwasa, Y. (2007) Cooperation maintained by fitness adjustment. *Ecol. Evol. Res.* **9**: 1023–1041.
- Taylor, P.D., Jonker L.B. (1978) Evolutionarily stable strategies and game dynamics. *Math. Biosci.* **40**: 145–156.
- Townsend, S.W., Slocombe, K.E., Thompson, M.E., Zuberbohrer, K. (2007) Female-led infanticide in wild chimpanzees. *Curr. Biol.* **17**: 335–356.
- Treves, A. (2000) Theory and method in studies of vigilance and aggregation. *Anim. Behav.* **60**: 711–722.
- Turelli, M., Gillespie, J.H., Schoener, T.W. (1982) The fallacy of the fallacy of the averages in ecological optimization theory. *Am. Nat.* **119**: 879–884.
- van Orsdol, K.G. (1984) Foraging behavior and hunting success of lions in Queen Elizabeth National Park, Uganda. *African J. Ecology* **22**: 79–99.
- Vickery, W.L., Brown, J.S., FitzGerald, G.J. (2003) Spite: altruism's evil twin. *Oikos* **102**: 413–416.
- Vincent, T.L., Brown, J.S. (2005). *Evolutionary Game Theory, Natural Selection, and Darwinian Dynamics*. Cambridge University Press: Cambridge.

- Wakeley, J., Nowak M. (2019) A two-player iterated survival game. *Theor. Pop. Biol.* **125**: 38-55.
- Wald, A. (1944) On cumulative sums of random variables. *An. Math. Stat.* **15**: 283–296.
- Weissing, F.J. (1996) Genetic versus phenotypic models of evolution: can genetics be neglected in long-term perspective? *J. Math. Biol.* **34**: 533-555.
- Wilson E.O. (1975) *Sociobiology: The New Synthesis*. Harvard University Press: Cambridge.
- Wilson, D.S., Wilson, E.O. (2007) Rethinking the theoretical foundation of sociobiology. *Q. Rev. Biol.* **82**: 327-348.
- Zizzo, D.J. (2003) Money burning and rank egalitarianism with random dictator. *Econ. Lett.* **81**: 263–266.