

Válasz Dr. Szabó György bírálatára.

Köszönöm a bírálatot, a kritikai észrevételt és a kérdéseket.

Kritikai észrevétel:

eredményekhez. Mindössze egy kritikai észrevételem van: A célok ismertetésénél a dolgozatban van néhány állítás, ami csak a populációdinamika matematikai elemzésén belül érvényes. Néhány esetben az említett kérdések különböző változatait numerikusan már vizsgálták.

Vizsgálataim során, szinte mindig, analitikus eszköztárral dolgozom. Mostanában numerikus vizsgálatokat is egyre gyakrabban szükség van azokban az esetekben, amikor az analitikus vizsgálat nem lehetséges (ld. bifurkációs 3.4.3 és 3.4.5 ábráim).

Disszertációmban arra törekedtem, hogy saját, a biomatematika szűkebb részterületén elért eredményeimet mutassam be. Terjedelmi okokból nem is törekedhettem eredményeim teljes beágyazására, ezért az irodalomból a disszertációmhoz kapcsolható numerikus vizsgálatok eredményeit nem tekinthettem át.

Mivel a feltett kérdései igen általánosan értelmezhetők, így mielőtt konkrét válaszokat adnák, a szubpopuláció néhány lehetséges értelmezését kell - a teljesség igény nélkül - megemlítenem.

*Szubpopuláció a populációgenetikában:* A gének frekvenciáira vonatkozó modellekben a „szubpopuláció” lényegében géneloszlással adható meg. Én ebben az értelemben használtam e fogalmat, és azt mutattam meg, hogy a géneloszlásokkal lehet adni statikus feltételt, amely biztosítja a replikátordinamika lokális stabilitását.

*Szubpopuláció az ökológiai modellekben:* Itt e fogalmat már többféle értelemben lehet használni. A szigetmodelleknél a szubpopulációk geográfaiilag különülnek el. Elkülönülhetnek lokális élőhely szerint, amikor a lokális feltételek befolyásolják pl. a kompetíció paramétereit, a táplálékhiányt vagy a ragadozó sikert (ld. a disszertációm élőhelyválasztásra vonatkozó eredményeit).

*Szubpopuláció az evolúciós játékelméletben:* Itt nyilván a monomorf és a polimorf szelekciós szituációt kell megemlítenünk. Polimorf esetben az egyedeknek tiszta stratégiájuk van, így csak szubpopuláció képes kevert egyensúlyi helyzetet megvalósítani.

1. Kérdés

Az evolúciósan stabil alléleloszlások elemzésénél került felszínre a szubpopulációk létezése.

1.) Tekinthetőek-e ezek a szubpopulációk az eredeti populációdinamikai modell olyan állandósult megoldásainak, amelyeknél egy vagy több faj hiányzik, ugyanakkor kielégítenek valamilyen stabilitási feltételt? Lehet-e szűkíteni vagy bővíteni ezeket a stabilitási feltételeket?

Mindkét kérdésre a válasz többszörösen igen.

Az ökológia területén a lokális adaptációra [1] és a rezsimshiftre [2] vonatkozó vizsgálatokat kell megemlítenem, ahol több, fajszámban akár különböző lokálisan aszimptotikusan stabilis egyensúlyi hely lehet. E kérdéskörhöz két, a disszertációmban nem tárgyalt, az ökológia és a játékelmélet ötvözését célzó cikkem említhető meg [3,4].

A játékelméletben használatos replikátordinamika és a Lotka-Volterra-dinamika lényegében ekvivalens [5]. Ezért az evolúciós játékelméletben finomított stabilitási fogalmak átvihetők az ökológia területére is. Véleményem szerint a legfontosabb stabilitási koncepciók a következők lehetnek: erős stabilitás [6] és előzőnövelhetőség [7].

Ellenben olyan vizsgálatot nem ismerek, ahol a szubpopulációs evolúciobiológiai-játékelméleti szemlélet a lehetséges különböző ökológiai stabilitásfogalmakkal lennének összekapcsolva ökológiai kontextusban.

2.) A populációdinamikán belül történtek-e már olyan elemzések, amelyek a szubpopulációk közötti kölcsönhatást/játékot elemzi biológiai példákban?

Egyrésztől, sajnos a biológia még nem áll ott, ahol fizika, ugyanis viszonylag kevés olyan kísérletről tudok, ahol az elméleti jóslatokat konkrét fajokon tesztelték. Másrésztől, e kérdést igen általános is lehet, így elméleti szempontból sem nyilvánvaló a vizsgálata pl. többfajos rendszerek estében.

Szűkebb esetre ismert a következő példa: A gyíkoknál (*Uta stansburiana*) a kő – papír - olló játékot és a hozzátartozó populációdinamikát figyelték meg [8]. Itt lényegében 3 hím fenotípus (poligám, monogám és nőstényimitátor) ciklikus együttélése valósul meg a természetben, ami az egybeesik a játékelmélet jóslatával.

[1] Kawecki, T.J. and Ebert, D. (2004), Conceptual issues in local adaptation. *Ecology Letters*, 7: 1225-1241.

[2] Scheffer, M. (2009). *Critical transitions in nature and society*. Princeton University Press.

- [3] Cressman, R., Garay J. (2006) A game-theoretic model for punctuated equilibrium: Species invasion and stasis through coevolution. *Biosystems* 84 (1), 1-14
- [4] Cressman, R., Koller, M., Garay, M.B., Garay J. (2020) Evolutionary Substitution and Replacement in N-Species Lotka–Volterra Systems. *Dynamic Games and Applications* 10 (3), 695-718
- [5] Hofbauer, J., Sigmund, K. (1998) *Evolutionary Games and Population Dynamics*. Cambridge University Press: Cambridge.
- [6] Cressman, R. (1992) *The Stability Concept of Evolutionary Game Theory. A Dynamic Approach*, Lecture Notes in Biomathematics, Springer
- [7] Apaloo J (2006) Revisiting matrix games: the concept of neighborhood invader strategies. *Theor. Pop. Biol.* 69:235-242
- [8] Hoffman, M; Suetens, S; Gneezy, U; Nowak, M (2015). An experimental investigation of evolutionary dynamics in the Rock-Paper-Scissors game. *Scientific Reports*. 5: 8817..

Budapest, 2020. november 1



Garay József