

Válasz Dr. Tóthmérész Béla bírálatára.

Köszönöm a bírálatot, az észrevételt és a kérdéseket.

Az észrevétel: „Egyetértek a szerzővel, hogy a játékelméleti modelleknek igen nagy szerepük lesz a jövőben az ökológiai modellek esetében is. Optimizmusát viszont őszintén csodálom. Szerintem ez a folyamat sokkal rögzesebb lesz és nagyságrenddel hosszabb időt fog igénybe venni az átfogó és sikeres modellek kifejlesztése, mint a populációgenetika esetében.”

Abban teljes mértékben egyetértek, hogy átfogó modellek kifejlesztése nem könnyű feladat, továbbá az elméleti modellek heurisztikus ereje, jóslatainak sikere és sikeres tesztelése komoly kihívás. Én csak arra gondoltam, hogy a fajok közötti ökológiai kölcsönhatások modellezése során a játékelmélet megkerülhetetlen. Szemben például Stephens és Krebs [1] véleményével, hogy az optimális táplálékválasztás esetén az evolúciós játékelmélet nem használható. Abban igazuk volt, hogy a klasszikus evolúciós mátrix játékelmélet direktben nem használható, de az időkényszeres mátrixjátékok már igen [2].

Kérdések a populációgenetika területéről:

1. *„Miként látja a pályázó annak a lehetőségét, hogy az átfogó elmélet megszületésének éppen az lehetne az egyik kulcsmomentuma, hogy a vizsgált folyamatok nem Euklideszi térben, hanem valamilyen általánosabb metrikával jellemezhető térben értelmezendők?”*

Be kell vallanom, hogy ezen a kérdésen nagyjából 15-20 évvel ezelőtt gondolkodtam, és úgy emlékszem, hogy itt a nehézség az volt, hogy az evolúciós mátrixjátékok általában nem szimmetrikusak, ezért nekem nem sikerült a Shahshahni-metrikában gradiens rendszert megadnom olyan egylókuszos modellben, ahol a fitness egy mátrixjáték határozza meg. A másik problémám az volt, hogy nem volt ismert előttem a Shahshahni-metrika biológiai interpretációja. Az ebből adódó intuíció segíthetett volna, hogy mely irányban induljak el. Összegezve: Személy szerint lehetségesnek tartom, de messze nem nyilvánvaló ez a kérdéskör.

Megjegyzem, hogy ezt a kérést a játékdinamikákra (azaz aszexuális populációkra) is megvizsgálták [3,4].

2. *„A másik kérdéskör a populációgenetikai modelleket is érinti, de az ökológiai modellek esetében igazán izgalmas a kérdés. Hofrichter és mtsai (2017) izgalmas összegzését adták azoknak a munkáknak, amik a populációgenetika sztochasztikus modelljeihez kapcsolódnak. Természetesen a geometria ebben az esetben is hangsúlyos szerephez jut. Miként vélekedik ezeknek a modelleknek a szerepéről?”*

A populációgenetika sztochasztikus modelljei, így pl. a Moran-folyamatok [5], ma már szerves részét képezik az evolúciós játékelméletnek. Megjegyzem, a disszertációban nem tárgyalt [6] cikkemben és is használtam a Moran- és a Wright–Fisher folyamatokat [6]. Véleményem szerint e modelleknek

akkor van szerepük, amikor viszonylag kis csoportban élnek a játékosok, mert ekkor a véletlen szerepe fontos valamely fenotípus-fixációjában, és a fixáció valószínűségével mérhetjük az evolúciós sikert.

3. *„A játékelméletben is egyre nagyobb teret kapnak a stochasztikus játékelméleti modellek. Hogyan látja a sztochasztikus játékelméleti modellek alkalmazásának lehetőségét a populációgenetikában.”*

Olyannyira lehetségesnek tartom, hogy jelenleg az egyik kutatási irányom éppen ebben kérdéskörbe esik. A disszertációm beadása után publikáltunk is egy cikket ebben a témakörben [7]. E mostani 2019-es cikkem szorosan kapcsolódik a disszertációm 6. Téziséhez. Ugyanis 6. Tézisemmel azonos genetikai feltételek mellett, ha játékelméleti kölcsönhatás nem teljesen kevert, jelesen az altruizmus csak családon (azaz genetikailag adott csoport) belül valósul meg, akkor az aszexuális és a szexuális modellek jóslatai eltérőek. Ez arra hívja fel a figyelmet, hogy a 6. Tézisem fontos feltétele, hogy a kölcsönhatás jól kevert legyen.

Kérdések az elméleti ökológia területéről:

4. *„Kérdésem az, hogyan látja az általánosabb, átfogóbb játékelméleti modellek készítésének lehetőségét és sikerességét az ökológiában?”*

Mivel véleményem szerint, a fajok közötti ökológiai kölcsönhatások modellezése során a játékelmélet megkerülhetetlen. Ezért is dolgozom ezen a területen.

Matematikai szempontból válaszolnék részletesebben e kérdésre. A legáltalánosabb feltételek esetén, kevés fajra lehetségesnek tartom a lokális, de analitikus eredmények elérését. Ha azonban 3 vagy több faj szerepel a problémában, és a biológiai kölcsönhatások finomabb szempontjait is beépítjük a modellbe, akkor a konkrét nem lineáris függvények miatt és/vagy implicit egyenletek okán általában nem lehet tisztán analitikusan kezelni a problémát, azaz zárt formában felírni sem a megoldást, sem az előírandó feltételeket. Vagy ha még is, akkor az „öles” képletek interpretációja ütközik nehézségekbe. Ezért gondolom úgy, hogy a jövőben a szimulációs vizsgálatoknak egyre nagyobb szerepük lesz e területen is.

A modellek sikere nehezen jósolható meg, hiszen ezt csak az idő döntheti el. Itt a problémát abban látom, hogy a biológiai részletek figyelembevétele a modell matematikáját könnyen elbonyolítja, így a modell megértéséhez szükséges matematikai ismeretekkel az átlagos ökológusok nem minden esetben rendelkeznek.

5. *„Mennyire látja fontosnak a modellezés szempontjából az ökológiai folyamatok sztochasztikus jellegének kiemelését?”*

Megkerülhetetlen tartom. Ha a populációk kicsik, akkor meg nem is alkalmazható determinisztikus leírás [6]. Ha feltehető, hogy a populáció kellően nagy, akkor leggyakrabban alkalmazott modellezési módszere első lépésben egy sztochasztikus modellel írrom le a jelenséget, amelynek aztán az átlagát építem be a determinisztikus modellembe [7,8]. Például, állapotfüggő, szekvenciális és időkényszerrel terhelt kölcsönhatások esetére kidolgoztam egy olyan funkcionális választ leíró módszert, amellyel

viszonylag könnyen levezethető az ökológiai játék kifizető függvénye. E módszer, lényegében a Wald-féle azonosságon nyugszik, amely a valószínűség számítás ismert tétele [9-11].

Irodalom

- [1] Stephens, D.W., Krebs, J.R. (1986) *Foraging Theory*. Princeton University Press: Princeton.
- [2] Garay, J., Cressman, R., Xu, F., Broom, M., Csiszár, V., Móri, T.F. (2020) When optimal foragers meet in a game theoretical conflict: A model of kleptoparasitism. *J. Theor. Biol.* **502**, 110306
- [3] Hofbauer, J., Sigmund, K. (1998) *Exolutionary games and population dynamics*. Cambridge Univ. Press.
- [4] Mertikopoulos P., Sandholm, W.H. (2018) Riemannian game dynamics. *J. Economic Theor.* **177**, 315-364.
- [5] Szabó, Gy., Fáth, G. (2007) Evolutionary games on graphs, *Physics Reports*, **446**, 97-216.
- [6] Garay, J., Móri, T.F. (2012) Monogamy has a fixation advantage based on fitness variance in an ideal promiscuity group. *Bull. Math. Biol.* **74**, 2676–2691.
- [7] Garay, J., Garay, B.M., Varga, Z., Csiszár, V., Móri, T.F. (2019) To save or not to save your family member's life? Evolutionary stability of self-sacrificing life history strategy in monogamous sexual populations. *BMC Evolutionary Biology* **19**, 147.
- [8] Garay, J. (2009) Cooperation in defence against a predator. *J. Theor. Biol.* **257**, 45-51.
- [9] Garay, J., Móri, T. (2020) When is predator's opportunism remunerative? *Community Ecol.* **11**, 160-170
- [10] Cressman, R., Křivan, V., Brown, J.S., Garay J. (2014) Game-theoretic methods for functional response and optimal foraging behavior. *PLoS One* **9**, e88773
- [11] Garay, J. (2019) Technical review on derivation methods for behavior dependent functional responses. *Community Ecol.* **20**, 28-44

Budapest, 2020. november 9.



Garay József