

TÖBB FAJRA VONATKOZÓ EVOLÚCIÓS STABILITÁSI FOGALMAK¹

Garay József

tudományos főmunkatárs, MTA Elméleti Biológiai és Ökológiai Kutatócsoport
ELTE Növényrendszertani és Ökológiai Tanszék – garayj@ludens.elte.hu

1. Bevezetés

Az evolúciós stabilitás az evolúciós játékelmélet alapvető fogalma. Ez az elmélet olyan folyamatokkal foglalkozik, amelyek során az egyedek játékelméleti értelemben vett kifizetése, illetve utódszáma nemcsak saját, hanem a velük kölcsönható egyedek viselkedésétől, illetve fenotípusától is függ. Ilyen esetek az ökológiában mindennaposak, gondoljunk csak a területüket védő madarakra vagy a ragadozó-préda kapcsolatban álló fajok egyedeire. Egy fajon belüli viselkedés-ökológiai jelenségek modellezése során frekvenciáfüggő modelleket használhatunk, amikor is az egyedek utódszámát befolyásolja a populáción belüli fenotípusok relatív aránya. Az evolúciós játékelmélet klasszikus modellje ilyen. A fajok közötti ökológiai kölcsönhatások azonban denzitásfüggőek, így a koevolváló fajokra kidolgozandó evolúciós stabilitási modelleknek denzitásfüggőnek kell lenniük.

Elsőként összefoglaljuk azokat a legfontosabb feltételeket, amelyeket általában használunk a különböző modellezés-módszertani megközelítések kapcsán. Jelen dolgozat keretében kellően nagy és teljesen kevert populációkkal foglalkozunk. Ha a populáció kellően nagy, akkor egyetlen egyed kivétele a populációból lényegében nem befolyásolja a populációban a tulajdonságok eloszlását. Teljesen kevert egy populáció

akkor, ha a populáció egyedeinek páronkénti kölcsönhatása véletlenszerű abban az értelemben, hogy két típus kölcsönhatásának gyakorisága a különböző típusok relatív arányával, illetve denzitásával arányos. E területen kidolgozott elméletek döntő többsége aszexuális populációkra vonatkozik (vö. Garay – Varga 1998), és lényegében a tulajdonságok evolúciójának leírására törekszik. Ez az egyszerűsítő feltétel lehetővé teszi, hogy elkerüljük a tulajdonságok genetikai öröklődéséből adódó matematikai nehézségeket, hiszen aszexuális öröklődés esetén – a mutációktól eltekintve – az utódok és a szülők azonos tulajdonságokkal rendelkeznek. Egy másik fontos feltétel a mutáció ritkaságára vonatkozik, amely két következményt jelent. Egyrészt azt, hogy az egy időben megjelenő mutánsok egyedszáma kicsiny. Másrészt pedig azt, hogy a mutáció időben ritka, vagyis a természetes kiválasztódás folyamatának elég idő áll rendelkezésre az újabb mutánsok megjelenése előtt ahhoz, hogy a kevésbé rátermett tulajdonságokkal rendelkező egyedeket kiszelektálja.

Az evolúciós stabilitási fogalom alapfogolata roppant egyszerű, nevezetesen a következő tulajdonságú stratégiát (fenotípust) nevezzük evolúciósan stabilisnak. Ha ezzel a tulajdonsággal rendelkezik a populáció túlnyomó többsége, akkor a populációban a ritka mutánsok nem képesek elterjedni. Az első három fejezetben ennek az alapgon-

¹ A kutatást az OTKA (T037271) támogatta.

dolatnak egy fajra vonatkozó különböző matematikai megfogalmazásait tekintjük át, majd a több fajra vonatkozó lehetséges általánosítással foglalkozunk.

2. Klasszikus evolúciós stabilitási fogalom

John Maynard Smith és George R. Price (1973) vezették be az evolúciósan stabilis stratégia (ESS) fogalmát: „Egy stratégia ESS, ha ezt a stratégiát alkalmazó populációban a ritka mutánsok nem képesek elterjedni, azaz a mutánsok átlagos utódszáma kisebb, mint a rezidens egyedeké.”

Vegyük észre, hogy e fogalom egy adott populációra vonatkozik és az utódszámok összehasonlítására épül.

Előzőnőlhetség

Tekintsünk most egy elegendően nagy egyedszámú populációt, amelynek $(1-\varepsilon)$ hányada rezidens, míg ε hányada mutáns egyedből áll (ε valamely 0 és 1 közötti szám). Tegyük fel, hogy a rezidensek és mutánsok egy-egy fenotípussal rendelkeznek. Az a feltétel, hogy a mutánsok ritkák, azt jelenti, hogy a mutánsok ε relatív aránya (tetszőlegesen) kicsiny. Tegyük fel, hogy a rezidensek és a mutánsok csak kölcsönhatási tulajdonságaikban térnek el, így utódszámuk is csak ezektől függ. Jelölje a_{rr} , illetve a_{mm} rendre egy rezidens egyed utódszámát (já-tékelméleti szóhasználattal kifejtését), ha egy másik rezidens, illetve mutáns egyeddel hat kölcsön, a_{mr} illetve a_{mm} pedig rendre egy mutáns egyed kifejtését, ha egy rezidens, illetve egy másik mutáns egyeddel lép kölcsönhatásra. Tegyük fel, hogy a párok véletlenszerűen lépnek kölcsönhatásra, a fitnesszek frekvenciafüggőek, és a különböző kölcsönhatásokból származó fitnesszértékek összeadódnak, a rezidensek átlagos nyeresége (kifizetése) tehát

$$W_r(\varepsilon) = (1 - \varepsilon)a_{rr} + \varepsilon a_{mr}$$

míg a mutánsok átlagos nyeresége

$$W_m(\varepsilon) = (1 - \varepsilon)a_{mr} + \varepsilon a_{mm}$$

A mutánsok akkor nem képesek elterjedni, ha az átlagos utódszámuk kisebb, mint a rezidenseké, azaz

$$W_r(\varepsilon) > W_m(\varepsilon)$$

Mivel a populáció elegendően nagy, feltehető, hogy ε tetszőlegesen kicsiny lehet. Ekkor könnyen látható, hogy az utódszámra vonatkozó egyenlőtlenség akkor teljesül, ha $a_{rr} \geq a_{mm}$ és $a_{rr} = a_{mm}$ esetén $a_{mr} > a_{mm}$. E feltételek a következőt jelentik: a mutánsok kiszelektálódnak, ha a rezidens-rezidens kölcsönhatás nagyobb kifizetést biztosít a rezidenseknek, mint a rezidens-mutáns kölcsönhatás a mutánsoknak. Továbbá neutralitás esetén, amikor az előbbi kifizetések azonosak ($a_{rr} = a_{mm}$), a rezidens-mutáns kölcsönhatás a rezidenseknek nagyobb kifizetést biztosít, mint a mutánsoknak a mutáns-mutáns kölcsönhatás. A rezidens tulajdonság akkor evolúciósan stabilis, ha az összes lehetséges mutáció esetén teljesülnek a fenti egyenlőtlenségek, azaz nincs olyan mutáns, amely képes elterjedni a rezidens populációban.

Természetes, hogy ha a populáció nem lehet tetszőlegesen nagy, akkor létezhetnek olyan mutációk, amelyek csak egy bizonyos mutációs küszöb alatt nem képesek elterjedni, de fölötte igen. Ilyenkor természetesen más feltételek adódnak, hiszen N számú egyedből legalább egy mutáns, és így nem használható az előbbi „ ε -os” technika, hiszen nem hanyagolhatjuk el, hogy az egyedek önmagukkal nem állhatnak kölcsönhatásban, illetve azt sem, hogy egy mutáns egyed kivétele a populációból eltorzítja a populáció átlagos fenotípus-összetételét.

A fenti gondolatmenettel könnyen jellemezhetjük azt az esetet is, amikor a mutánsok képesek „előzőnőlni” a rezidenset, ez akkor következik be, ha $a_{rr} \leq a_{mm}$ esetén $a_{mr} \leq a_{mm}$. Abban az esetben, ha $a_{rr} < a_{mm}$ és $a_{mr} < a_{mm}$, a mutánsok nem tudják teljesen kiszorítani a rezidenseket, így együttélés alakul ki. Ha

viszont $a_r < a_{mm}$ és $a_{mm} < a_{mm}$, akkor a rezidens tulajdonság a természetes szelekció eredményeként eltűnik.

Mátrixjátékok

A mátrixjátékok keretében az egyedek tulajdonságait a következőképpen írjuk le. Tekintsünk az egyszerűség kedvéért két lehetséges viselkedési típust, mint például az agresszív területvédelmet és a harc imitációját pózolással. Egy másik példa keretében az együttműködést vagy az együttműködés elutasítását. Ezeket a viselkedési típusokat tiszta stratégiának nevezzük, mert az egyedek egy adott kölcsönhatáskor csak az egyiket alkalmazzák, és a különböző kölcsönhatásból származó kifizetések összeadódnak. Tegyük fel továbbá azt is, hogy a kifizetések közvetlenül az utódszámokkal vannak megadva. Jelölje a_{ij} az i -edik tiszta stratégiát alkalmazó egyed kifizetését, ha egy j -edik tiszta stratégiát alkalmazó egyeddel lép kölcsönhatásra. E kifizetéseket az úgynevezett kifizetómátrixban foglaljuk össze:

$$A := \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix}$$

Két alapmodell vezethető be: az egyik a polimorfmodell, amelyben minden egyednek genetikailag rögzített tiszta stratégiája van. Az elnevezést az indokolja, hogy ebben az esetben a populációban egyidejűleg több tiszta viselkedési típus is előfordulhat. A másik a monomorf modell, amelyben minden egyed mindkét tulajdonsággal rendelkezhet, és ezeket a rezidens populáció minden egyede ugyanazon eloszlás szerint alkalmazza. Ebben az esetben ezeket az eloszlásokat tekintjük az egyedekre jellemző stratégiáknak. E modellben tehát a rezidens populáció minden egyede azonos (esetleg kevert) stratégiával rendelkezik.

Az evolúciós stabilitásnak a mátrixjátékokra érvényes pontos megadásához induljunk ki a monomorf modelltől. Legyen p_i

az i -edik tiszta stratégia alkalmazásának valószínűsége a rezidens populációban. Ekkor az egyedek viselkedése egy $\mathbf{p} := (p_1, p_2)$ ($0 \leq p_1, p_2 \leq 1$) és $p_1 + p_2 = 1$ eloszlásvektorral jellemezhető. Most tekintsük a mutánsok megjelenése utáni populációt, ahol $(1 - \epsilon)$ relatív arányban vannak jelen a \mathbf{p}^* stratégiával rendelkező rezidens, ϵ relatív arányban vannak jelen a \mathbf{p} stratégiával rendelkező mutáns egyedek. Tehát a populációban megfigyelhető átlagos stratégia $\mathbf{x} := (1 - \epsilon)\mathbf{p}^* + \epsilon\mathbf{p}$. Feltéve, hogy a populáció teljesen kevert, azaz a kölcsönható egyedek véletlenszerűen lépnek kapcsolatba, továbbá az egyedek minden egyes kölcsönhatáskor egymástól függetlenül választják meg az alkalmazandó tiszta stratégiát. Ekkor egy rezidens egyed átlagos, frekvenciafüggő nyeresége, ha az egész populációval szemben játszik, a következőképpen írható fel:

$$W(\mathbf{p}^*, \mathbf{x}) := a_{11}p^*_1x_1 + a_{12}p^*_1x_2 + a_{21}p^*_2x_1 + a_{22}p^*_2x_2$$

Itt újra kihasználtuk azt az egyszerűsítő feltételt, hogy a populáció elegendően nagy, azaz egy egyed kivétele a populációból elhanyagolható módon változtatja meg a populációra jellemző átlagos stratégiát. Alkalmazva a mátrixokra vonatkozó számolási szabályokat, kapjuk:

$$W(\mathbf{p}^*, \mathbf{x}) = \mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{x} = (1 - \epsilon)\mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p}^* + \epsilon \mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p}$$

Egy mutáns egyed átlagos kifizetése ehhez hasonlóan

$$W(\mathbf{p}, \mathbf{x}) = \mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{x} = (1 - \epsilon)\mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p}^* + \epsilon \mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p}$$

Azt mondjuk, hogy \mathbf{p}^* evolúciósan stabil stratégia (ESS), ha minden lehetséges mutáns \mathbf{p} stratégia esetén

$$W(\mathbf{p}^*, \mathbf{x}) > W(\mathbf{p}, \mathbf{x})$$

Egyszerű számolás segítségével belátható, hogy e meghatározás egyenértékű a következő definícióval: \mathbf{p}^* evolúciósan stabilis stratégia (ESS), ha a következő két feltétel teljesül:

Egyensúlyi feltétel minden \mathbf{p} esetén:

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

Stabilitási feltétel, ha valamely $\mathbf{p} \neq \mathbf{p}^*$ esetén $\mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p}^* = \mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p}$, akkor $\mathbf{p}^* \mathbf{A} \mathbf{p} > \mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p}$

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

Az ESS egyensúlyi feltétele azonos a matematikai játékelmélet Nash-féle egyensúlyi fogalmával, és azt jelenti, hogy egy stratégia akkor egyensúlyi, ha egy mutáns részpopuláció más stratégiaválasztással nem tudja növelni a nyereségét, feltéve, hogy a rezidens egyedek kitartanak a korábbi stratégiájuk mellett. A stabilitási feltétel azt követeli meg, hogy a tiszta mutáns populációt a rezidensek képesek előzőlni.

Az eddigiekben azt a kérdést vizsgáltuk, hogy egy populáció rezidens tulajdonsága mikor a lehető legjobb darwini szempontból, azaz mikor lehetetlen benne bármilyen lehetséges mutáns elterjedése. A természetes szelekció időben zajló folyamat, így természetes lépés megvizsgálni, hogy az ESS milyen dinamikai tulajdonságokkal rendelkezik.

Monomorf replikátordinamika

Mivel csak egy fajon belüli tulajdonságokat vizsgálunk, így csupán a mutánsok frekvenciájának változását nyomon követve leírhatjuk a természetes szelekció folyamatát. A korábbi feltevésünknek megfelelően egy időben csak egy \mathbf{p}^* rezidens és egy \mathbf{p} mutáns típus van a rendszerben. A mutánsok epszi-on arányának változási sebességére a következő differenciálegyenlet, az úgynevezett monomorf replikátordinamika adódik:

$$\dot{\varepsilon} = \varepsilon (W_m(\mathbf{p}^*, \mathbf{p}, \varepsilon) - \bar{W}(\mathbf{p}^*, \mathbf{p}, \varepsilon)).$$

E dinamika nevét onnan kapták, hogy a replikáció tökéletes, azaz az utódok a szülőkkel azonos tulajdonságokkal rendelkeznek, mivel a vizsgált időtartam alatt nincs mutáció. A replikátordinamika a következő darwini alapelven nyugszik: azon tulajdonságok

relatív aránya nő a populációban, amelyek nagyobb átlagos utódcszámra vezetnek, mint a teljes populáció átlaga.

Ha mátrixjáték írja le az egyedek fitnessét, a fenti egyenlet a következő alakú:

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

Vegyük észre, hogy a monomorf dinamikában a stratégiák rögzítettek, és csak a mutánsok relatív aránya változik a szelekció folyamán. Egyszerű számolással belátható, hogy \mathbf{p}^* akkor és csak akkor ESS, ha minden lehetséges \mathbf{p} mutánsra a fenti dinamikának a zéró lokálisan stabilis egyensúlyi helye.

Polimorf replikátordinamika

Most tekintsünk egy olyan populációt, amelyben az egyedek csak tiszta stratégiával rendelkeznek. Ekkor \mathbf{p}_i jelölje az i -edik tiszta stratégia részarányát a populációban. Ha most is egy mátrixjáték adja meg a különböző fenotípusok átlagos utódcszámát, akkor a fentiekhez hasonlóan a replikátordinamika a következő alakú:

$$\dot{p}_i = p_i ((\mathbf{A} \mathbf{p})_i - \mathbf{p} \mathbf{A} \mathbf{p}),$$

Ahol $(\mathbf{A} \mathbf{p})_i$ az $(\mathbf{A} \mathbf{p})$ vektor i -edik koordinátáját jelöli. Az evolúciós játékelmélet dinamikus alaptétele kimondja, hogy ha egy \mathbf{p}^* stratégia ESS, akkor a lokálisan aszimptotikusan stabilis egyensúlyi helye a replikátordinamikának.

A fordított állítás nem igaz, ismeretes ugyanis olyan példa, amikor a replikátordinamika lokálisan stabilis egyensúlyi helye nem ESS. (Hofbauer – Sigmund, 1998)

3. Folytonos evolúciós stabilitás

Ilan Eshel (1983) olyan példából indult ki, amikor az egyedeknek „végtelen sok” tiszta stratégiája lehet. Például a csoportban élő állatok esetén az egyedek közelsége csökkenti a predáció esélyét, ugyanakkor az elérhető táplálék mennyiségét is. Ilyenkor

az egyedeknek optimálisan kell megválasztaniuk a csoport többi egyedétől való megfelelő távolságot (Hamilton, 1971). Egy másik probléma, hogy mennyit érdemes befektetnie egy egyednek a kompetitív tulajdonságokba: például egy hím pávának mekkora faroktollat „érdemes” növesztenie, ha a párosodásért folyó versenyben annál sikeresebbek a hosszabb tollú egyedek, minél nagyobb a hosszkülönbség a versengő egyedek farktollai között, de a hosszú tollak növelik a predációs esélyt. E példákban minden egyed egy folytonos skálán választja konkrét stratégiáját, és szemben a Maynard Smith-féle modellel, itt minden egyed képes valamelyest változtatni stratégiáján az aktuális menetben. Eshel (1983) az ilyenfajta perturbációra alapozta az általa bevezetett fogalmat. Azt mondjuk, hogy ha a \mathbf{p}^* stratégia ESS *folytonosan stabilis* (CSS – continuously stable strategy), ha valahányszor a populáció átlagos stratégiája eléggé közel van \mathbf{p}^* -hoz, akkor azon egyedeknek van szelekciós előnyük, amelyek egyedi stratégiája még közelebb van \mathbf{p}^* -hoz. Formálisan: \mathbf{p}^* CSS, ha \mathbf{p}^* -nak van olyan δ sugarú környezete, hogy ha $\delta > |\mathbf{p}^* - \mathbf{x}| > |\mathbf{p}^* - \mathbf{p}| > 0$, akkor $W(\mathbf{p}, \mathbf{x}) > W(\mathbf{x}, \mathbf{x})$. Itt \mathbf{p}^* , \mathbf{x} , \mathbf{p} stratégiák és $W: S \times S \rightarrow R$ a páronkénti konfliktusból származó fitnessfüggvény.

4. Adaptív dinamika

Tekintsük a következő esetet (Marrow et al., 1996; Dieckmann – Law, 1996; Geritz et al., 1997), ahol a jobb áttekinthetőség kedvéért páronkénti kölcsönhatást és additív fitness feltételezünk:

$$\begin{aligned} \dot{n} &= n(W(x, x, n, m) + W(x, y, n, m)) \\ \dot{m} &= m(W(x, x, n, m) + W(x, y, n, m)) \end{aligned}$$

ahol n , illetve m a rezidens, illetve a mutáns denzitását, míg x , illetve y a rezidens illetve a mutáns fenotípusát jelöli. Természetes az a követelmény, hogy a rezidens populáció

ökológiai szempontból stabilis egyensúlyban legyen, azaz n^* legyen lokálisan aszimptotikusan stabilis egyensúlyi pontja a rezidens dinamikának:

$$\dot{n} = nW(x, x, n, 0)$$

Így természetesen $W(x, x, n^*, 0) = 0$. Ha a mutáció nagyon ritka abban az értelemben, hogy a mutánsok kezdetben alacsony denzitással rendelkeznek, akkor az adaptív dinamikai iskola szerint a mutánsok sorsát az úgynevezett invazív fitnessz, azaz $W(y, x, n_1^*, 0)$ előjele határozza meg. Ha pl. $W(y, x, n_1^*, 0) > 0$, akkor a ritka mutánsok denzitása nő. Az adaptív iskola *szingulárisnak* nevezi az olyan x^* stratégiákat, amelyekre

$$\left. \frac{\partial W(y, x^*, n_1^*, 0)}{\partial y} \right|_{y=x^*} = 0$$

Kétféle szinguláris x^* stratégia van; evolúciósan stabilnak nevezzük azt, amelyre

$$\left. \frac{\partial W^2(y, x^*, n_1^*, 0)}{\partial y^2} \right|_{y=x^*} < 0,$$

(vö. folytonos stabilitási fogalom). Az x^* szinguláris stratégiát „elágazási” pontnak nevezzük, ha

$$\left. \frac{\partial W^2(y, x^*, n_1^*, 0)}{\partial y^2} \right|_{y=x^*} > 0,$$

E stratégia nevét onnan kapta, hogy ekkor evolúciós elágazás játszódik le, hiszen a mutáns képes együtt élni a rezidens populációval.

5. Több fajra vonatkozó, dinamikus evolúció-ökológiai stabilitás

Az eddig áttekintett gondolatmenetek hasonlóak abból a szempontból, hogy az evolúciós változást, illetve stabilitást a fitness fogalmának segítségével formalizálták. Pontosabban, a rezidens (vagy a folytonos stabilitás esetén a „majdnem rezidens”) fenotípus átlagos fitnessét hasonlították össze az új, mutáns fenotípusokéval, továbbá mindegyik megkö-

zelítést egy fajon belüli evolúciós változások jellemzésére dolgozták ki (vö. Hammerstein – Riechert, 1988; Garay – Varga 2000; Meszéna et al., 2001). Véleményem szerint a többfajos koevolválódó rendszerek modellezésére a dinamikus szemlélet tűnik alkalmasabbnak (Garay – Varga, 2000; Cressman et al., 2001; Cressman – Garay, 2003 a, b). Ennek fő oka az, hogy a mutánsok sorsa alapvetően az egész rendszer ökológiai viselkedésén múlik. Például elképzelhető, hogy a kezdeti állapotban valamely faj mutánsainak fitnessze kisebb, mint saját rezidenseié, de más fajok rovására mégis teret tud nyerni, és így beépülhet az adott ökológiai rendszerbe.

Az ökológiai kölcsönhatások nyilván játékelméleti konfliktusoknak foghatók fel. Például a prédák sikeres elejtése függ mind a ragadozó gyorsaságától, erejétől, mind a prédák védekezési, illetve menekülési képességétől. Általában a koevolúciós szituációk alapvetően játékelméleti konfliktusok, mivel a kölcsönható egyedek nyeresége nemcsak a saját, hanem a velük kölcsönhatásban álló más fajok egyedeinek tulajdonságaitól függ.

Az elméleti ökológia a különféle denzitásfüggésre „hegyezze ki” a matematikai modelleket. Ezzel szemben az evolúciós stabilitási vizsgálatok lényegében egy populáción belüli változatok relatív arányának időbeli változását modellezik. Fontos feladat e két terület közötti kapcsolat megteremtése. A felállítandó modellnek nyilván denzitásfüggőnek kell lennie, továbbá figyelembe kell vennie a fajokon belüli diverzitást, nevezetesen azt, hogy a mutáció a fajokon belül új ökotípusokat produkál. Az egyik kiindulási lehetőség a Maynard Smith-féle gondolatkör, nevezetesen a monomorf modell, amikor a mutáció kellően ritka. Induljunk ki az egyik alapvető ökológiai szituációból, a jól ismert Lotka–Volterra-modellből. Természetesen a kölcsönhatási paraméterek függenek a fajok egyedeinek tulajdonságaitól. Jelölje $x_i \in S_i$ az i -edik faj azon aktuális stratégiáját, amit

a faj minden egyede használ (S_i az i -edik faj lehetséges tulajdonságainak halmaza). Jelölje $a(x_i, x_j)$ az x_i fenotípussal rendelkező egyednek az x_j fenotípusú egyeddel szembeni kölcsönhatási együtthatóját. Így a következő rezidens rendszert kapjuk:

$$\dot{n}_i = n_i \left(r_i + \sum_{j=1}^n a(x_i, x_j) n_j \right)$$

A koevolúció vizsgálatával kapcsolatban nyilvánvaló követelmény, hogy a kiindulási rezidens rendszer koegzisztáljon. Mi ennél többet teszünk fel, nevezetesen, hogy a fenti Lotka–Volterra-dinamikának létezzen aszimptotikusan stabilis belső egyensúlyi pontja.

Követve Maynard Smith ritkasági feltételét, feltesszük, hogy a mutáció minden fajon belül legfeljebb egy mutáns klón megjelenését okozhatja. Jelölje a i -edik fajban a mutánsok fenotípusát y_i , denzitását pedig m_i . Élve azzal az egyszerűsítéssel, hogy a rezidensek és a mutánsok alapfitnessze azonos, az ezen esetre vonatkozó koevolúciós Lotka–Volterra rendszer egzakt módon megoldható. Fel kell hívnunk a figyelmet arra is, hogy ez az ökológiai modell a monomorf replikátordinamikának több fajra vonatkozó, denzitásfüggő általánosítása. E modellépítés lehetőséget teremt arra, hogy természetes módon megadhatjuk Maynard Smith ESS-fogalmát: első lépésben tegyük fel, hogy az

$$\mathbf{x}^* = (x_1^*, x_2^*, \dots, x_n^*) \in \prod_{i=1}^n S_i$$

rögzített fenotípusvektor esetén az

$$\mathbf{n}^* = (n_1^*, n_2^*, \dots, n_n^*) \in R_+^n$$

csupa pozitív koordinátájú denzitásvektor lokálisan aszimptotikusan stabilis. E feltétel ökológiai szempontból azt jelenti, hogy az adott rezidens ökoszisztéma típusai stabilisan együtt élnek. Az evolúciós stabilitás alapfogalata az, hogy ha a mutáció ritka, azaz minden fajon belül legfeljebb csak egy mutáns fenotípus jelenhet meg, és az is csak kis denzitással, akkor a mutánsok kihalnak, azaz

$$\mathbf{n}^* = (n_1^*, n_2^*, \dots, n_n^*, 0, 0, \dots, 0) \in R^{2n}$$

lokálisan aszimptotikusan stabilis. E fogalom általánosítása a Maynard Smith-féle evolúciós stabilitási fogalomnak abban az értelemben, hogy egy faj esetén visszakapjuk azt. Most tekintünk azokat a rezidens Lotka–Volterra-dinamikákat, amelyeknek a rezidens egyensúlyi pontban vett linearizáltjának nincs zéró sajátértéke. E modelleszádon belül érvényes a következő tétel: az $(\mathbf{n}^*, \mathbf{x})$ állapot evolúciósan stabilis, ha minden ritka mutáció esetén teljesül az ún. *egyensúlyi feltétel* és *stabilitási feltétel* (Cressman – Garay, 2003a). Az egyensúlyi feltétel azt követeli meg, hogy a mutánsok átlagos fitnessze ne legyen nagyobb, mint a saját fajú rezidenseié, ha mindkettő csak a rezidensekkel vannak kölcsönhatásban. A stabilitási feltétel viszont már az egész rendszerre vonatkozik, és azt követeli meg, hogy azon a felületen, ahol a rezidensek fitnessze 0, a mutánsok denzitása tartson nullához.

Megjegyzendő, hogy a fenti állításhoz hasonló érvényes a Kolmogorov-típusú ökológiai dinamikákra is (Cressman–Garay, 2003b).

6. Két élőhelyen versengő kétfajos modell

E fejezetben egy elméleti példa keretében megmutatjuk, hogy miképpen befolyásolhatja az egyedi viselkedés az ökológiai jelenségeket.

Steve Fretwell és Henry Lucas (1970) vezették be az ideális szabad eloszlás (ideal free distribution) fogalmát, amelyet a következő esetre dolgoztak ki: vegyünk egy olyan fajt, amelynek egyedei több élőhelyen táplálkozhatnak; a táplálék kimeríthető abban az értelemben, hogy a táplálkozó egyedek számának növekedtével az elérhető táplálék mennyisége csökken. Így az eleinte kevesebb élelmet tartalmazó, de kisebb terhelést viselő élőhely értékesebbé válhat, mint az

eredetileg több táplálékot tartalmazó, de jobban kihasznált élőhely. Fretwell és Lucas (1970) megmutatták, hogy ha az egyedek pontos információval rendelkeznek a különböző élőhelyek táplálékmenyiségéről, és szabadon, költség nélkül mozognak, akkor úgy oszlanak meg az élőhelyek között, hogy minden egyednek azonos az átlagos táplálékmenyisége, függetlenül az aktuális élőhelytől.

Tekintsünk most két, egymással versengő fajt, amelyeknek egyedei két eltérő élőhelyen táplálkoznak, és az élőhelyek táplálékforrásai kimeríthetőek. Most két alapeset képzelhető el:

1. Mindkét faj egyedei az élőhelyek között szabadon, költség nélkül mozoghatnak, és az egyedek vándorlása a táplálékban gazdagabb élőhelyek felé irányul. Megadható olyan feltételrendszer, amely esetén ha van belső egyensúly, akkor az evolúciósan stabilis is (Cressman et al., 2004).

2. Az egyedek nem vándorolnak, illetve nem optimalizálják egyedi fitnesszüket.

Az első esetről leírhatók azonos feltételrendszer mellett belátható, hogy ha mindkét élőhelyen mindkét faj nem vándorló egyedei együtt élnek, akkor a megfelelő egyensúlyi denzitások ez esetben is egyensúlyiak. Továbbá ezek az egyensúlyi denzitások garantálják, hogy fajokon belüli egyedi fitnesszek a különböző élőhelyeken azonosak legyenek. Viszont vannak olyan paraméterértékek, amelyek mellett a második esetre vonatkozó aszimptotikus stabilitás nem vonja maga után az első esetre vonatkozó aszimptotikus stabilitást. Azaz míg a nem mozgó egyedek képesek stabilan együtt élni, addig a mozgó és maximális utódszámra törekvő populációk egyedei szeparálódnak a két élőhelyen (Cressman et al., 2004).

E példa nemcsak azt mutatja, hogy a konkrét ökológiai esetek vizsgálatakor fontos figyelembe venni az egyedek viselkedését, hanem azt is demonstrálja, hogy a játékkel

mélet mint modellezés-módszertani eszköz képes olyan esetek kezelésére, amikor az egyedi viselkedés lényegesen befolyásolja az ökológiai jelenségeket.

7. *Néhány különbség a fenti megközelítések között*

Egy faj esetén a koevolúciós Lotka–Volterra-modell a következő alakú:

$$\begin{aligned} \dot{n} &= n(r+a(x,x)n+a(x,y)m) \\ \dot{m} &= m(r+a(y,x)n+a(y,y)m) \end{aligned} \quad (2)$$

Nyilván a rezidens rendszer stabilitásához fel kell tennünk, hogy $r > 0$ és a $(x,x) < 0$. Ekkor az

$$\hat{n} = -\frac{r}{a(x,x)}$$

egyensúlyi pont lokálisan aszimptotikusan stabilis.

Ahhoz, hogy modellezés-módszertani szempontból össze tudjuk vetni a dinamikus megközelítést az Eshel-féle folytonos ESS-sel, valamint az adaptív dinamikai iskola állításával, fel kell tennünk, hogy a versengő egyedek stratégiája egy $I \subset R$ egydimenziós intervallumot fut be, és a mutáció csak kis változást okozhat a rezidensek fenotípusában. Ez utóbbi azt jelenti, hogy ha x a rezidens és y a mutáns fenotípus, akkor az y - x mutációs változás tetszőlegesen kicsiny lehet. E feltétel matematikai szempontból erős megkötés, hiszen maga után vonja, hogy az egyedek kölcsönhatási típusa nem változhat, például kompetícióból nem alakulhat ki kannibalizmus.

Milyen mutánsok nem képesek előzönölni a rezidens populációt?

Dinamikus szempontból a mutánsok kihalnak, ha az

$$(n, \hat{0}) = \left(-\frac{r}{f(x,x)}, 0\right)$$

rezidens egyensúlyi lokálisan aszimptotikusan stabilis. Két a eset lehetséges.

1. Az első lehetőség az adaptív iskola által vizsgált eset, amikor is a mutánsok növekedési

rátája negatív a rezidens egyensúlyi egy környezetében. Ez az eset akkor áll fenn, ha

$$a(x,x) > a(y,x), \quad (3)$$

és ez garantálja, hogy $(n_1, 0)$ lokálisan aszimptotikusan stabilis egyensúlyi helye legyen a (2) koevolúciós dinamikának.

2. Most tekintsük a neutrális mutánsok esetét, azaz amikor $r + a(y,x)\hat{n} = 0$. Ekkor a rezidens egyensúlyi pontban a mutánsok fitnessze azonos a rezidensek fitnesszével. Első ránézésre ez a speciális eset nem tűnik túl fontosnak. Azonban miként a klasszikus játékelméletben, így a Maynard Smith-féle ESS-definícióban is az egyik fontos eset, hisz ha ez az egyenlőség teljesül az összes lehetséges mutáns fenotípusra, akkor x (Nash-féle) egyensúlyi stratégia. A centrális sokaságok elméletét (Carr, 1981) alkalmazva látható, hogy ebben az esetben a rezidens egyensúlyi lokális aszimptotikus stabilitását a

$$a(x,x) = a(y,x) \text{ és } a(y,y) - a(x,y) > 0 \quad (4)$$

feltétel garantálja.

Egy stratégia akkor lehet evolúciósan stabilis, ha minden lehetséges mutáns stratégiára fennáll a (3) vagy a (4) egyenlőtlenség. Így ha az a függvény másodfokú, akkor a Taylor-féle polinomok felhasználásával egyszerűen belátható, hogy egy x^* stratégia evolúciósan stabilis akkor és csak akkor, ha a következő feltételek teljesülnek:

Egyensúlyi feltétel: minden $y \neq x^*$ mutáns stratégia esetén

$$\frac{\partial a(x^*, x^*)}{\partial_1} (y - x^*) \leq 0,$$

és ha valamely y mellett

$$\frac{\partial a(x^*, x^*)}{\partial_1} = 0, \text{ akkor}$$

$$\frac{\partial^2 a(x^*, x^*)}{\partial_1^2} \leq 0.$$

Stabilitási feltétel: ha valamely y mellett a fenti egyensúlyi feltétel mindkét követelményében egyenlőség áll fenn, akkor

$$\frac{\partial^2 a(x^*, x^*)}{\partial_1 \partial_2} < 0.$$

Vegyük észre, hogy ez a dinamikus szemléleten alapuló stabilitási fogalom árnyaltabb, mint az adaptív iskola evolúciós stabilitási fogalma, amely a mi jelöléseinkkel a

$$\frac{\partial a(x^*, x^*)}{\partial_1} = 0 \quad \text{és a}$$

$$\frac{\partial^2 a(x^*, x^*)}{\partial_1^2} < 0.$$

feltételeket követeli meg minden lehetséges mutánsra.

Nyilván e fogalom a Maynard Smith-féle evolúciós stabilitási fogalom folytonos általánosításának tekinthető. Más oldalról ugyan csak általánosítása az adaptív iskola ESS-fogalmának is, hiszen egyrészt tartalmazza az adaptív dinamika stabilitási feltételét, nevezetesen amikor a ritka mutánsok szigorúan kisebb növekedési rátával rendelkeznek, mint a rezidensek. Ugyanakkor a dinamikus modellnek tekintetbe kell vennie a neutrális esetet is.

Lényeges különbség van azonban az Eschel-féle folytonos és a dinamikus szemléleten alapuló stabilitási fogalmak között, hiszen vannak olyan esetek, amikor mindkettő teljesül, és általában egyik sem vonja maga után a másik teljesülését.

8. Következtetések

A klasszikus evolúciós játékelmélet az egyedek optimális viselkedését vizsgálja olyan esetekben, amikor az egyedek utódszáma nemcsak a saját, de az egyeddel kölcsönhatásban álló más egyedek viselkedésétől is függ. Mivel főképpen egy fajon belüli eseteket vizsgál, emiatt a mutáns és a rezidens egyedek átlagfitneszeinek összehasonlítására épültek az evolúciós stabilitási fogalmak. Mivel a természetes szelekció időben zajló folyamat, így természetes olyan dinamikák bevezetése,

amelyek képesek leírni a különböző tulajdonságú egyedek arányának változását.

Az ökológiában is gyakoriak az ellenérdekelt felek olyan konfliktusai, amikor lényegesen függ az egyedek utódszáma a velük kölcsönhatásban álló egyedek tulajdonságaitól is, például amikor az egyedek életben maradása és szaporodása csak más fajegyedeinek rovására valósulhat meg. Így természetesen vetődnek fel olyan törekvések, amelyek e két terület, az evolúciós játékelmélet és az ökológia alapmodelljeinek egyesítését kísérik meg. E cikk keretében azt a gondolatot fejtettük ki, amely szerint a mutánsok megjelenése után a koevolváló ökológiai rendszerekben nem a rezidens-mutáns fitneszviszonyok döntenek el a koevolváló rendszer jövőjét, hanem az egész rendszer kölcsönhatásai által meghatározott dinamikus változások.

Egy élőhely-szelekcióra vonatkozó példa keretében szemléltettük, hogy az evolúciós játékelmélet képes kezelni olyan szituációkat, amikor az egyedek optimalizálják utódszámukat. Hangsúlyozzuk: az egyedek viselkedésének fontos ökológiai következményei lehetnek abban az értelemben, hogy az optimalizáló egyedek akkor is szeparálódhatnak külön élőhelyeken, ha a szesszilis egyedek azonos feltételek mellett stabilan együtt élnek az élőhelyeken.

Láttuk, hogy a dinamikus szemlélet speciális esetként magában foglalja a fitnessközpontú szemléletet, hiszen ha a mutánsok fitnesze kisebb, mint a rezidenseké, akkor a koevolúciós dinamika szerint is kihalnak a kevésbé rátermett mutánsok. Általános esetben azonban, amikor a mutánsok neutrálisak, akkor csak a dinamikus stabilitás fogalmának segítségével lehet leírni a koevolváló rendszerekben az evolúciós eseményeket.

E cikk keretében csak a stabilitás kérdését vizsgáltuk. Egy következő lépésben a fajkeletkezést is vizsgálni lehet dinamikus eszközökkel. Természetes, hogy új faj beépüléséhez két feltételnek kell teljesülnie. Az

egyik feltétel az, hogy az új fenotípusú egyedek elterjedhessenek, azaz alacsony mutáns denzitás mellett lokálisan instabilis legyen a csak rezidenseket tartalmazó egyensúly. A másik feltétel az, hogy az új faj képes legyen stabilisan együtt élni a rezidensekkel, azaz az új rendszernek legyen lokálisan aszimptotikusan stabilis belső egyensúlyi helye, és az adott kezdeti állapot ezen egyensúly vonzási tartományába essék. Mint látható, ökológiai

szempontból az új faj beépülése a kibővült dinamikus rendszer minőségi tulajdonságaitól függ.

Kulcsszavak: *evolúciós stabilitás, adaptív dinamika, Lotka–Volterra-modell, evolúció*

A szerző köszönetét fejezi ki Varga Zoltánnak értékes megjegyzéseiért. A kutatást az OTKA (T037271) támogatta.

IRODALOM

- Carr, Jack (1981): Application of Centre Manifold Theory. Springer, Heidelberg
- Cressman, Ross – Garay József (2003a): Evolutionary Stability in Lotka–Volterra System. *Journal of Theoretical Biology*. **222**, 233–245.
- Cressman, Ross – Garay József (2003 B): Stability in N-Species Coevolutionary Systems. *Theoretical Population Biology*. **64**, 519–533.
- Cressman, Ross – Garay J. – Hofbauer, J. (2001): Evolutionary Stability Concepts for N-Species Frequency Dependent Interactions. *Journal of Theoretical Biology*. **211**, 1–10.
- Cressman, Ross – Kriván V. – Garay J. (2004): Ideal Free Distribution, Evolutionary Games, and Population Dynamics in Multiple-Species Environments. *The American Naturalist*. **164**, 476–489.
- Dieckmann, Ulf – Law, Richard (1996): The Dynamical Theory of Coevolution: A Derivation from Stochastic Ecological Processes. *Journal of Mathematical Biology*. **34**, 579–612.
- Eshel, Ilan (1983): Evolutionary and Continuous Stability. *Journal of Theoretical Biology*. **103**, 99–111.
- Fretwell, D. S. – Lucas, H. L. (1970): On Territorial Behavior and Other Factors Influencing Habitat Distribution in Bird. *Acta Biotheoretica*. **19**, 16–32.
- Garay József – Varga Zoltán (1998): Evolutionarily Stable Allele Distributions. *Journal of Theoretical Biology*. **191**, 163–172.
- Garay József – Varga Zoltán (2000): Strict ESS For N-Species System. *Biosystems*. **56**, 131–137.
- Geritz, Stefan A.H. – Metz, J.A.J. – Kisdi É. – Meszéma G. (1997): Dynamical of Adaptation and Evolutionary Branching. *Physical Review Letters*. **78**, 2024–2027.
- Hamilton, William D. (1971): Geometry for the Selfish Herd. *Journal of Theoretical Biology*. **31**, 295–311.
- Hammerstein, Peter – Riechert, Susan E. (1988): Payoffs and Strategies in Territorial Contests: ESS Analyses of Two Ecotypes of the Spider *Agelenopsis Aperta*. *Evolutionary Ecology*. **2**, 115–138.
- Hofbauer, Josef – Sigmund, Karl (1998): *Evolutionary Games and Population Dynamics*. Cambridge, Univ. Press
- Marrow, Paul – Dieckmann, U. – Law, R. (1996): Evolutionary Dynamics of Predator-Prey Systems: An Ecological Perspective. *Journal of Mathematical Biology I*. **34**, 556–578.
- Meszéma Géza – Kisdi, É. – Dieckmann, U. – Geritz, – S. A. H. – Metz, J. A. J. (2001): Evolutionary Optimization Models and Matrix Game in the Unified Perspective of Adaptive Dynamics. *Selection* **2**, 193–210.
- Maynard Smith, John – Price, George R. (1973): The Logic of Animal Conflict. *Nature*. **246**, 15–18.

