Fejezetek az evolúciós játékelméletből

Vizsgadolgozat az Elméleti evolúcióbiológia című kurzushoz

Pipek Orsolya Anna

X9L24X

Bevezetés

A klasszikus játékelmélet atyjának hagyományosan Neumann Jánost tekinti a szakirodalom, akinek 1928-as cikke óta tekinthető a terület önálló matematikai tudományágnak. A lényege tulajdonképpen abban áll, hogy „játékokat”, konfliktus- és döntéshelyzeteket matematikai formalizmussal fogalmaz meg és ezen keretrendszeren belül keresi az ún. optimális stratégiát a játékot játszó játékosok számára, azzal a feltételezéssel, hogy mindegyikük racionálisan igyekszik nyereményét maximalizálni. Természetesen az esetek nagy részében – ahogy a mindennapokban is – a játékosok érdekellentétben állnak, így a legkedvezőbb döntés meghatározása nem triviális feladat.

Bár eredetileg a játékelmélet fő alkalmazási területe a közgazdaságtan volt, ahol cégek, értékesítők és vevők viselkedését modellezték vele, mára már elterjedt a politikában, biológiában és még a filozófiában is.

Az evolúciós játékelmélet eredeti megfogalmazása Maynard Smith nevéhez fűződik, aki 1973-ban használta elsőként a hagyományos játékelmélet matematikai eszközeit biológiai kontextusban. Az analógia szerint ebben az esetben a vizsgált populáció tagjai a játékosok, kiknek stratégiáit a genetikai adottságaik szabják meg (gyorsaság, bátorság, kooperációs hajlam, stb.). A különféle stratégiák közül azok tekinthetők sikeresnek, melyek a rendszer fejlődése során képesek fennmaradni. Így tehát szigorú matematikai formalizmus segítségével modellezhetők a Darwini evolúciós elvek, ami a kapott eredményeket sokkal szilárdabbá és megbízhatóbbakká teszi.

Hagyományos játékelméleti összefoglaló, alapfogalmak, példák [1]

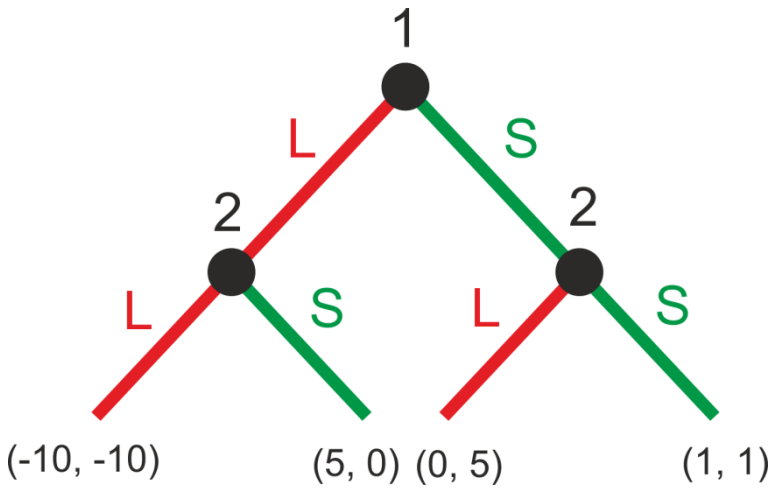
A játékelméletben vizsgált játékok minden esetben jól definiált matematikai objektumok. Ez azt jelenti, hogy feltétlenül rögzíteni kell az alábbi paramétereket:

- játékosok (akik a játékot játsszák)
- a döntéshelyzet fellépésekor a játékosok számára elérhető döntési lehetőségeket
- a számszerűsíthető nyereményt minden döntési lehetőség esetén

A játékosok önzők és intelligensek is, vagyis mindenki a saját nyereményének maximalizálására törekszik és ismeri a szabályokat, nyereményeket. Továbbá minden játékos tudja az összes többi játékosról is, hogy hozzá hasonlóan gondolkodik. Játékosból lehet csak kettő (kétszemélyes játékok) vagy természetesen több is. A döntés történhet egyszerre vagy váltakozva, utóbbi esetben az egyén mindig az előző játékos döntésére reagálhat. Nyeremény szempontjából lehet a játék zéróösszegű (mikor az egyik játékos vesztesége egy másik nyeresége) vagy nem zéróösszegű is. A döntési lehetőségek száma lehet véges (például együttműködés vagy defektálás), de végtelen is (például p valószínűséggel együttműködés, egyébként defektálás). Utóbbi esetben gyakran a nyereményt is egy p-től függő, folytonos függvény adja meg. Természetesen előfordul olyan eset is, ahol a nyeremény mindenképpen valamilyen diszkrét értéket vesz fel.

A fentiek alapján tehát világos, hogy mivel a játék paraméterei rendkívül sokszínűek lehetnek, a definiálható játékok száma is végtelen. Reprezentálni nyilvánvalóan azokat a játékokat egyszerű, ahol a döntési lehetőségek száma véges (és preferáltan kevés). Erre alkalmas lehet például egy fagráf, amennyiben a játékosok váltakozva döntenek. Az 1. ábrán szereplő gráfban például két játékos (1 és 2) játszik egymás ellen. Elsőként 1 dönt, aki kétféle lehetőség (S és L) között választhat. Ezek után dönt a 2 játékos, aki szintén ugyanezen lehetőségek közül választ, már ismerve az 1 játékos döntését. A döntési helyzeteket a gráf csúcsai, a választható lehetőségeket pedig az élek reprezentálják. A legalsó sorban a játékosok nyereményei (U_1, U_2) láthatók a különböző döntések után. A gráf alapvetően bármilyen döntési helyzetet jellemezhet, de egy idevágó biológiai példa, ha egy hím (1) és egy nőstény

(2) dönt arról, hogy gondoskodik-e (S) utódjáról vagy magára hagyja (L). Amennyiben a hím úgy dönt, hogy marad, a nősténynek jobban megéri, ha ő tovább áll és idejét további szaporodásra fordítja. Ha azonban a hím magára hagyja az utódot, a nőstény elsődleges érdeke, hogy ő maradjon, hiszen ha mindketten távoznak, az utód életképtelen lesz. Ha mindketten maradnak, egyikük se jár igazán jól, de mivel a gondoskodás terhei megoszlanak kettőjük között, nagyobb a nyereményük, mintha egyedül maradtak volna az utóddal. Ez az utóbbi eset azonban akkor nem áll elő, ha nem egyszerre döntenek. Az első döntése a másik szülő döntését egyértelműen meghatározza.



1. ábra. Játékok reprezentálása fagráffal

Egy másik módja a játék reprezentálásának, ha ún. nyereménymátrixba foglaljuk az egyes döntésekkel elérhető nyereményeket. Ez nyilvánvalóan kétszemélyes játékok esetén praktikus, N szereplő esetén ugyanis a mátrix helyett egy N dimenziós tenzorra lenne szükség. Erre egy példa az alábbi $\hat{A}$ nyereménymátrix, amely az 1. ábrával analóg nyereményeket mutat:

$$\hat{A} = \begin{pmatrix} (1,1) & (0,5) \\ (5,0) & (-10,-10) \end{pmatrix}$$

Itt az 1 játékos a sorok közül, míg a 2 játékos az oszlopok közül választ. A matematikai kezelhetőség érdekében praktikus lehet a fenti mátrixot az egyes játékosokra vonatkozó nyeremények alapján az alábbi módon kettészedni, vagyis:

$$\hat{A}_1 = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 5 & -10 \end{pmatrix} \qquad \hat{A}_2 = \begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 5 & -10 \end{pmatrix}$$

Ekkor ha az 1 játékos stratégiáját egy s_1, a 2 játékosét pedig egy s_2 egység hosszúságú oszlopvektor írja le, akkor az egyes játékosok nyereménye:

$$U_1 = {s_1}^T \widehat{A_1} s_2 \qquad U_2 = {s_2}^T \widehat{A_2} s_1$$

Ha $\hat{A}_1 = \hat{A}_2$, a játékot szimmetrikusnak nevezzük.

A legegyszerűbb esetben az s vektorok egyik eleme 1, a többi pedig 0. Ezeken hívjuk tiszta stratégiáknak. Lehetséges azonban, hogy bár s továbbra is egységvektor, több mint egy eleme nem 1. Ezek az ún. kevert stratégiák. A gyakorlatban ezt kétféleképpen is értelmezhetjük. Az egyik a valószínűségi értelmezés, mely a kevert stratégiát úgy tekinti, mint

egy valószínűségi eloszlást a lehetséges döntéseken. Tehát a fenti példát követve az $s = (p, 1-p)$ vektor azt jelenti, hogy p valószínűséggel gondoskodik a szülő és 1-p valószínűséggel tovább áll. Ezzel szemben a populációs értelmezés szerint egy ilyen vektor azt jelenti, hogy a számos ($N \to \infty$) egyedből álló populáció tagjai közül Np egyed gondoskodik, a többi pedig nem. A kétféle megfogalmazás között matematikai különbség valójában nincs, a nyeremények továbbra is a fenti módon számolhatók.

Az 1-es játékos $s_1^{(-)}$ stratégiáját szigorúan dominálja az $s_1^{(+)}$ stratégia, ha tetszőleges s_2-re teljesül, hogy ${s_1^{(-)}}^T \hat{A}_1 s_2 < {s_1^{(+)}}^T \hat{A}_1 s_2$. Vagyis az ellenfél tetszőleges stratégiája mellett $s_1^{(+)}$ nagyobb nyereményt hoz, mint $s_1^{(-)}$.

Az (s_1^*, s_2^*) stratégiapárt Nash-egyensúlynak nevezzük, ha

$$U_x^* = {s_1^*}^T \hat{A}_1 s_2^* \geq s_1^T \hat{A}_1 s_2^* \quad \forall\ s_1 \neq s_1^*$$
$$U_y^* = {s_2^*}^T \hat{A}_2 s_1^* \geq s_2^T \hat{A}_2 s_1^* \quad \forall\ s_2 \neq s_2^*$$

Tehát Nash-egyensúly esetén egyik játékosnak sem éri meg egyoldalúan (úgy, hogy társa megmarad a saját stratégiájánál) stratégiát változtatnia. Ekkor mindkét játékos elégedett, hiszen az adott körülményekhez képest a nyereményük maximális. Ez tehát a hagyományos játékelméleti javallat. A fenti példában Nash-egyensúly az $s_1^* = (1,0)$, $s_2^* = (0,1)$ és az $s_1^* = (0,1)$, $s_2^* = (1,0)$ stratégiapár is. Emellett tegyük fel, hogy létezik egy kevert stratégiapár is, ami szintén Nash-egyensúlya a játéknak. Ehhez legyen $s_1 = (p, 1-p)$ és $s_2 = (q, 1-q)$. Ekkor a játékosok nyereménye:

$$U_1 = (p \quad 1-p)\begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 5 & -10 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} q \\ 1-q \end{pmatrix} = pq + (1-p)(15q - 10)$$
$$U_2 = (q \quad 1-q)\begin{pmatrix} 1 & 0 \\ 5 & -10 \end{pmatrix}\begin{pmatrix} p \\ 1-p \end{pmatrix} = qp + (1-q)(15p - 10)$$

Érthető, hogy a Nash-egyensúly megtalálásához U_1-t és U_2-t kell maximalizálnunk, U_1-et p és U_2-t q függvényében. A lokális szélsőérték-keresés hagyományos módszerei szerint tehát az alábbi összefüggésnek kell teljesülnie:

$$\frac{\partial U_1}{\partial p} = \frac{\partial U_2}{\partial q} = 0$$

Vagyis

$$q - 15q + 10 = -14q + 10 = 0 \qquad q = \frac{5}{7}$$
$$p - 15p + 10 = -14p + 10 = 0 \qquad p = \frac{5}{7}$$

Tehát a keresett, kevert Nash-egyensúlyt eredményező stratégiapár:

$$s_1^* = (5/7,\ 2/7)$$
$$s_2^* = (5/7,\ 2/7)$$

Pareto-optimálisnak nevezünk egy (s_1^P, s_2^P) stratégiapárt, ha nem tudunk olyan másik stratégiapárt választani, ami az egyik játékos nyereményét növeli anélkül, hogy a másikét csökkentenénk. A Nash-egyensúly nem minden esetben Pareto-optimális.

Az alábbiakban néhány nagyon tipikus játékot vázolunk fel, a szemléletesség kedvéért egy életszerű szituáció megnevezésével, a nyereménymátrix alakjával és a Nash-egyensúlyok felsorolásával együtt.

Harmónia-játék

A két játékos arról dönt, hogy elmennek-e fagyizni vagy fáradtságos munkával kitakarítják a házat. Ha ugyanazt az opciót választják, akkor az adott programmal telik a délutánjuk, ha nem jutnak megegyezésre, akkor unatkoznak.
Nyereménymátrix:

$$\hat{A} = \begin{pmatrix} (1,1) & (0,0) \\ (0,0) & (-1,-1) \end{pmatrix}$$

Nash-egyensúly:

$$s_1^* = (1,0) \qquad s_2^* = (1,0)$$

Ez a Nash-egyensúly Pareto-optimális.

Amennyiben csak arról döntenek, hogy elmenjenek-e fagyizni és csak akkor mennek, ha mindketten igent mondanak, a nyereménymátrix a következő lesz:

$$\hat{A} = \begin{pmatrix} (1,1) & (0,0) \\ (0,0) & (0,0) \end{pmatrix}$$

Ekkor a Nash-egyensúlyok:

$$s_1^* = (1,0) \qquad s_2^* = (1,0) \qquad \text{(Pareto-optimális)}$$
$$s_1^* = (0,1) \qquad s_2^* = (0,1) \qquad \text{(nem Pareto-optimális)}$$

Koordinációs-játék

A két játékos arról dönt, hogy elmennek-e fagyizni vagy bicikliznek a környéken. Ha ugyanazt az opciót választják, akkor az adott programmal telik a délutánjuk, ha nem jutnak megegyezésre, akkor unatkoznak.
Nyereménymátrix:

$$\hat{A} = \begin{pmatrix} (1,1) & (0,0) \\ (0,0) & (1,1) \end{pmatrix}$$

Nash-egyensúlyok:

$$s_1^* = (1,0) \qquad s_2^* = (1,0) \qquad \text{(Pareto-optimális)}$$
$$s_1^* = (0,1) \qquad s_2^* = (0,1) \qquad \text{(Pareto-optimális)}$$

Nemek harca

Egy házaspár mindkét tagja szeretné az estét a párjával együtt tölteni, de a feleség színházba menne szívesebben, a férj pedig inkább futballmeccsre. A legfontosabb számukra, hogy közösen töltsék el az időt, az csak másodlagos, hogy az általuk választott programon. Emellett a feleség számára a színház nagyobb örömöt jelent, mint a férjnek a meccs.
Nyereménymátrix:

$$\hat{A} = \begin{pmatrix} (4,2) & (0,0) \\ (0,0) & (2,3) \end{pmatrix}$$

Nash-egyensúlyok:

$$s_1^* = (1,0) \qquad s_2^* = (1,0) \qquad \text{(Pareto-optimális)}$$
$$s_1^* = (0,1) \qquad s_2^* = (0,1) \qquad \text{(Pareto-optimális)}$$

Fogolydilemma

Két bűnözőt elfog a rendőrség és mindkettőjüket egymástól függetlenül, külön szobában hallgatják ki. Mindkettőjüknek ugyanazt a két lehetőséget kínálják fel: vagy beköpik a társukat, vagy hallgatnak. Ha mindketten köpnek, mindketten 3 hónap büntetést kapnak. Ha az egyikük köp, a másik hallgat, előbbit azonnal szabadon engedik, utóbbi viszont 1 évet ül a börtönben. Ha mindketten hallgatnak, 1 hónap múlva mindkettőjüket szabadon engedik bizonyítékok hiányában.
Nyereménymátrix:

$$\hat{A} = \begin{pmatrix} (1,1) & (0,5) \\ (5,0) & (3,3) \end{pmatrix}$$

Nash-egyensúly:

$$s_1^* = (1,0) \qquad s_2^* = (1,0) \qquad \text{(nem Pareto-optimális)}$$

Héja-galamb (Hawk-Dove), gyáva nyúl (chicken game) vagy hólapátolás (Snowdrift) játék

A) Két játékos osztozkodik valamin (például madarak egy adott területen). Mindketten kétféle stratégiát követhetnek: az agresszív (héja) és a konfliktuskerülő (galamb) stratégiát. Ha két galamb találkozik, igazságosan elosztoznak. A galamb a héja elől elmenekül, így a terület a héjáé. Két héja harcolni kezd egymással, amiben mindketten sokkal nagyobb kárt szenvednek, mint amennyit a területen nyerhettek volna.

B) Két játékos egymással szemben halad az úton autóval. A vagány nem rántja el a kormányt, míg a gyáva igen. Ha két gyáva találkozik, sérülésmentesen, de dicsőség nélkül távoznak mindketten. A vagány a gyávát gyáva nyúlnak nevezheti. Két vagány azonban életveszélyesen megsebesítheti egymást.

C) Egy ikerház kapuja egy téli éjjel teljesen behavazódik. A két lakó (játékos) csak akkor tud munkába indulni, ha valamelyikük (vagy mindketten) ellapátolják a havat. Ha az egyikük egyedül lapátol, a másik a melegben egy kávé mellett megvárja, mire ki tud állni a garázsból a kocsival.

Nyereménymátrix:

$$\hat{A} = \begin{pmatrix} (-10,-10) & (2,0) \\ (0,2) & (1,1) \end{pmatrix}$$

Tiszta Nash-egyensúlyok:

$$s_1^* = (1,0) \qquad s_2^* = (0,1) \qquad \text{(Pareto-optimális)}$$
$$s_1^* = (0,1) \qquad s_2^* = (1,0) \qquad \text{(Pareto-optimális)}$$

Kevert Nash-egyensúly:

$$s_1^* = (1/11,\ 10/11) \qquad s_2^* = (1/11, 10/11)$$

Adományozó játék

Két játékos egymástól függetlenül arról dönt, hogy hajlandó-e valamilyen x összeget befizetni annak érdekében, hogy ellenfele egy $y > x$ összeget kaphasson. Az alábbi nyereménymátrixból világos látszik, hogy össznyereményük akkor lesz optimális, ha

mindketten hajlandóak adományozni. Ha azonban önző szempontokat tekintünk, mindkét játékos akkor jár jól (akármit is döntsön a társa), ha az adományozás ellen dönt.
Nyereménymátrix:

$$\hat{A} = \begin{pmatrix} (0,0) & (y,-x) \\ (-x,y) & (y-x,y-x) \end{pmatrix}$$

Nash-egyensúly:

$$s_1^* = (1,0) \qquad s_2^* = (1,0) \qquad \text{(nem Pareto-optimális)}$$

Szarvasvadászat játék

Két vadász egymástól függetlenül arról dönt, hogy szarvast vagy nyulat vadásszanak. A szarvast csak akkor tudják becserkészni, ha közösen dolgoznak, ekkor fél-fél szarvast kapnak. Ha egyikük a szarvas, másikuk a nyúl mellett dönt, a szarvasra vadászó üres kézzel megy haza, a nyúlra vadászó pedig egy nyúllal. Ha mindketten nyúlra vadásznak, mindketten egy-egy nyulat kapnak.
Nyereménymátrix:

$$\hat{A} = \begin{pmatrix} (5,5) & (0,1) \\ (1,0) & (1,1) \end{pmatrix}$$

Nash-egyensúly:

$$s_1^* = (1,0) \qquad s_2^* = (1,0) \qquad \text{(Pareto-optimális)}$$
$$s_1^* = (0,1) \qquad s_2^* = (0,1) \qquad \text{(nem Pareto-optimális)}$$

Kő-papír-olló játék

Két játékos egymástól függetlenül dönt arról, hogy melyiket választja a kő, a papír és az olló szimbólumok közül. A követ legyőzi a papír (becsomagolja), a papírt legyőzi az olló (szétvágja) és az ollót legyőzi a kő (összetöri).
Nyereménymátrix:

$$\hat{A} = \begin{pmatrix} 0 & -1 & 1 \\ 1 & 0 & -1 \\ -1 & 1 & 0 \end{pmatrix}$$

Kevert Nash-egyensúly:

$$s_1^* = (1/3,\ 1/3,\ 1/3) \qquad s_2^* = (1/3,\ 1/3,\ 1/3)$$

A fentiek játékok közül az egyetlen nem szimmetrikus játék a Nemek harca és az egyetlen háromstratégiás a Kő-papír-olló. Ezeken kívül mindegyik másik (tehát a szimmetrikus, kétstratégiás játékok) jellemezhető egyetlen 2×2-es nyereménymátrixszal, ami a két játékosra megegyezik. Ennek az általános alakja a következő:

$$\hat{A} = \begin{pmatrix} P & T \\ S & R \end{pmatrix}$$

Szimmetrikus játék lévén a két játékos kétféle tiszta stratégia közül választhat. Ezek közül az $D = (1,0)$ stratégia az ún. deflektor vagy élősködő stratégia, a $C = (0,1)$ pedig az együttműködő (cooperative) stratégia. Ennek értelmében a fenti mátrixelemek jelentése a következő:

- P: a közös élősködésért járó büntetés (punishment)

    - (pl. a Fogolydilemmánál a 3 hónap büntetés, ha mindketten beárulják a másikat)
- T: élősködésre ösztönző jutalom (temptation)
    - (Fogolydilemmánál az azonnali szabadulás, ha csak az egyikük vall és a másik hallgat)
- S: az önzővel szemben önzetlen játékos vesztesége (sucker's payoff)
    - (Fogolydilemmánál az 1 éves börtönbüntetés)
- R: a közös önzetlenség jutalma (reward)
    - (Fogolydilemmánál az 1 hónap után való szabadulás)

A fenti mátrixelemek konkrét értékétől függően különböző játékok definiálhatók. Hagyományosan társadalmi dilemmának azokat a játékokat nevezzük, ahol az egyén mindaddig profitál az önző stratégiával, amíg az összes játékos önzőn nem dönt, utóbbi esetben mindenki veszteséget könyvel el és bekövetkezik az ún. társadalmi katasztrófa. Az esetek többségében igaz, hogy $R > P$, tehát a kooperáció jobb döntés, mint a közös élősködés. (Ez a Koordinációs játékra például nem igaz, ott ugyanis $R = P$.) Az egyszerűség kedvéért gyakran érdemes a mátrixelemeket úgy átskálázni, hogy $P = 0$ és $R = 1$. Ez az alábbi transzformációval az X mátrixelemre triviálisan megtehető:

$$X' = \frac{X - P}{R}$$

Mostantól tehát S és T alatt valójában S'-t és T'-t értjük. Miért választanánk tehát mégis az élősködést, ha a közös kooperációval jobban járunk?

- Ha $T > R = 1$, akkor a közös kooperációnál még jobban járunk akkor, ha mi élősködünk, társunk pedig kooperál. Ezt természetesen társunk is tudja.
- Ha $S < P = 0$ és társunk az élősködés mellett dönt, akkor még mindig az az optimálisabb döntés számunkra, ha mi is élősködünk.

S és T értékétől függően a fent megismert játékok valamelyike áll elő, ezt az alábbiakban foglaljuk össze:

- Fogolydilemma: $S < 0$ $T > 1$
- Szarvasvadászat: $S < 0$ $T < 1$
- Héja-galamb játék: $S > 0$ $T > 1$
- Harmónia játék: $S > 0$ $T < 1$

Evolúciós játékelmélet

A hagyományos játékelmélettel szemben az evolúciós játékelméletben nem cél előre meghatározni az optimális stratégiákat. Sőt, valójában azt is kár feltételezni, hogy az egyedek racionális, logikus döntések alapján választanák meg a használni kívánt stratégiájukat. A biológiában jellemzően nem egy algoritmikus döntést nevezünk stratégiának, hanem genetikailag öröklődő tulajdonságok összességét. Az optimális stratégia (genetikai adottságok) meghatározása pedig az evolúció feladata. Egy jó stratégia érthetően nagyobb nyereményt eredményez, mint egy rossz. Biológiai értelemben nyeremény alatt elsősorban a fitneszt értjük, aminek feltételezhetően valamilyen növekvő függvénye a reprodukciós képesség. Vagyis evolúciós körökben nem az a sikeres, akinek több pénze van, hanem aki több utódot hoz világra. Ez azt jelenti tehát, hogy a sikeres stratégiával (adottságokkal) rendelkezők nagyobb arányban tudják továbbörökíteni a génállományukat, vagyis azok az egyedek fognak elszaporodni, akik a sikerhez szükséges genetikai tulajdonságokkal rendelkeznek.

Egy evolúciós játékelméleti modellt ennek értelmében a következő lépésekből kell felépíteni:

1. Kezdeti populáció definiálása (a jelenlévő stratégiák részarányának megadása a populációban).
2. Játék a populáció tagjai között.
    a. A populáció tagjai kétszemélyes játékot játszanak egymással, az összes lehetséges párosítás szerint egyszer. (Térbeli játékok esetén ez annyiban módosul, hogy az egyed csak a közvetlen környezetében lévő z darab másik egyeddel játszik.)
    b. A játékszabályokat (nyereségek, választási lehetőségek) a nyereménymátrix definiálja.
    c. A játék során szerzett nyeremény arányos lesz az egyed fitneszével.
3. Replikátor dinamika
    a. Minden játékos a szerzett nyereménytől (fitnesztől) függően szaporodik.
    b. A szaporodás pontos szabályait a replikátor egyenlet definiálja. (Ez tipikusan egy olyan elsőrendű differenciálegyenlet, mely azt írja le, hogy egy adott stratégia sűrűségének az időegység alatti megváltozása milyen viszonyban van a stratégiának a játék során szerzett nyereményével.)
4. Új populáció meghatározása a replikátor egyenlet segítségével.
5. → 2. Újabb játék a populáció tagjai között.

Az evolúciós játékelméleti modellek tehát mindig egy iterált folyamat viselkedésével foglalkoznak. Az egyik fő feladat meghatározni az ún. evolúciósan stabil stratégiákat (ESS).

Biológiai szempontból egy stratégiát tipikusan egy adott faj képvisel. (Tehát a genetikájukban kódolt tulajdonságok összessége jelenti a stratégiájukat.) Ekkor értelemszerűen kevert stratégiák (kevert fajok) jellemzően nem fordulnak elő, minden egyed tehát a tiszta stratégiák valamelyikét játssza. Tekintsünk egy N darab egyedből álló populációt ($N \to \infty$). Legyen jelen összesen Q-féle faj. Ekkor N_i jelenti az i. fajhoz tartozó egyedek darabszámát, $\rho_i = N_i/N$ pedig a részarányukat. A rendszer adott állapotát egy Q dimenziós $\boldsymbol{\rho} = (\rho_1, \rho_2, \dots, \rho_Q)$ egységvektor írja le. Legyen a populáció tagjai közti versengést reprezentáló játék nyereménymátrixa $\hat{A}$. Ekkor $\boldsymbol{\rho}^*$ ESS akkor és csak akkor, ha minden ettől eltérő $\boldsymbol{\rho}'$ stratégia („mutáció”) életképtelen, vagyis:

$$\boldsymbol{\rho} = (1-\varepsilon)\boldsymbol{\rho}^* + \varepsilon\boldsymbol{\rho}'$$
$$\boldsymbol{\rho}^{*T}\hat{A}\boldsymbol{\rho} > \boldsymbol{\rho}'^{T}\hat{A}\boldsymbol{\rho} \qquad \forall\, \varepsilon \text{ esetén}$$

Visszahelyettesítve:

$$\boldsymbol{\rho}^{*T}\hat{A}(1-\varepsilon)\boldsymbol{\rho}^* + \boldsymbol{\rho}^{*T}\hat{A}\varepsilon\boldsymbol{\rho}' > \boldsymbol{\rho}'^{T}\hat{A}\,(1-\varepsilon)\boldsymbol{\rho}^* + \boldsymbol{\rho}'^{T}\hat{A}\varepsilon\boldsymbol{\rho}'$$

Ez minden ε-ra akkor tud teljesülni, ha tagonként teljesül, hogy:

1. $\boldsymbol{\rho}^{*T}\hat{A}\boldsymbol{\rho}^* > \boldsymbol{\rho}'^{T}\hat{A}\boldsymbol{\rho}^*$
    (Tehát egy $\boldsymbol{\rho}^*$ populációban egy $\boldsymbol{\rho}'$ mutáns nem tud elterjedni, mert kisebb a nyereménye. Vagyis $\boldsymbol{\rho}^*$ Nash-egyensúly.)
2. $\boldsymbol{\rho}^{*T}\hat{A}\boldsymbol{\rho}' > \boldsymbol{\rho}'^{T}\hat{A}\boldsymbol{\rho}'$
    (Tehát egy $\boldsymbol{\rho}'$ populációt a $\boldsymbol{\rho}^*$ meghódít, mert nagyobb a nyereménye.)

Nagyon fontos megjegyezni, hogy az ESS-ek nem feleltethetők meg egy az egyben a rendszer stacionárius (időben állandó) állapotaival, bár minden ESS stacionárius állapot is egyben. (De nem minden stacionárius állapot ESS!) Ahhoz, hogy a stacionárius állapotokat

megkeressük, ismernünk kell a rendszer időfejlődését vezérlő dinamikai egyenletet. Ez a fent említett replikátor egyenlet, ami tulajdonképpen a rendszer mozgásegyenletének felel meg. Ennek többféle alakja ismert, az egyik legelterjedtebb közülük az alábbi Maynard-Smith formula:

$$\dot{\rho}_i = \rho_i \frac{(\hat{A}\boldsymbol{\rho})_i - \boldsymbol{\rho}\hat{A}\boldsymbol{\rho}}{\boldsymbol{\rho}\hat{A}\boldsymbol{\rho}}$$

Ez az összefüggés kvantitatívan írja le azt a feltételt, hogy a jól teljesítő stratégiák szaporodnak, a gyengék ritkulnak. A tört számlálójában az i. faj nyereményének és az átlagos nyereménynek a különbsége szerepel, így egy átlagon felüli nyereménnyel rendelkező faj részarányának időderiváltja pozitív (részarányuk az időben nő), míg egy átlagon aluli nyereménnyel rendelkező fajé negatív (részarányuk az időben csökken). A nevezőben szereplő átlagnyeremény csak normálási célokat szolgál.

Rögtön látható, hogy tetszőleges homogén populáció stacionárius állapota a rendszernek. Ekkor $\rho_k = 1$ $(k \in (1, 2, \dots Q))$ és $\rho_l = 0 \; \forall \, j \neq k, j \in (1, 2, \dots Q)$. Tehát ha $i = k$, akkor $(\hat{A}\boldsymbol{\rho})_i - \boldsymbol{\rho}\hat{A}\boldsymbol{\rho} = 0$ (az átlagos nyeremény megegyezik a k. faj nyereményével), ha pedig $i \neq k$, akkor $\rho_i = 0$. Vagyis minden esetben $\dot{\rho}_i = 0$, az állapot stacionárius. Vegyük példának a fent ismertetett kő-papír-olló játékot: ha a populáció minden egyede a „csak kő” stratégiát követi, az a rendszernek stacionárius állapota lesz. Ha azonban akár kis mértékben is megjelenik egy „csak papír” stratégiát játszó mutáns, az a teljes populációt képes meghódítani. Így tehát láthatjuk, hogy a stacionárius állapot nem feltétlenül ESS.

A dinamikát természetesen tetszőleges alakú mozgásegyenlet meghatározhatja (a replikátor egyenlet ezek közül egy speciális eset), általánosan tehát egy dinamikai rendszert egy $\dot{\boldsymbol{\rho}} = f(\boldsymbol{\rho})$ leképezés definiál. A rendszer stacionárius (egyensúlyi) állapotának vagy fixpontjának nevezzük $\boldsymbol{\rho}^*$-t, ha $\dot{\boldsymbol{\rho}}^* = f(\boldsymbol{\rho}^*) = 0$. Stabilitása alapján $\boldsymbol{\rho}^*$

- (Lyapunov-)stabil, ha minden $\varepsilon > 0$-hoz létezik $\delta > 0$, hogy ha $\|\boldsymbol{\rho}(0) - \boldsymbol{\rho}^*\| < \delta$, akkor $\|\boldsymbol{\rho}(t) - \boldsymbol{\rho}^*\| < \varepsilon$ minden $t > 0$ esetén
  (Tehát „minden olyan állapot, ami a fixpont közeléből indul, az a fixpont közelében is marad”.)
- instabil, ha nem stabil
- vonzó, ha létezik olyan $\delta > 0$, hogy ha $\|\boldsymbol{\rho}(0) - \boldsymbol{\rho}^*\| < \delta$, akkor
$$\lim_{t\to\infty} \|\boldsymbol{\rho}(t) - \boldsymbol{\rho}^*\| = 0$$
- aszimptotikusan stabil (= attraktor), ha (Lyapunov-)stabil és vonzó
  (Tehát „minden olyan állapot, ami a fixpont közeléből indul, az a fixpontba konvergál”.)
- globális attraktor, ha (Lyapunov-)stabil és minden $\boldsymbol{\rho}(t)$ esetén
$$\lim_{t\to\infty} \|\boldsymbol{\rho}(t) - \boldsymbol{\rho}^*\| = 0$$

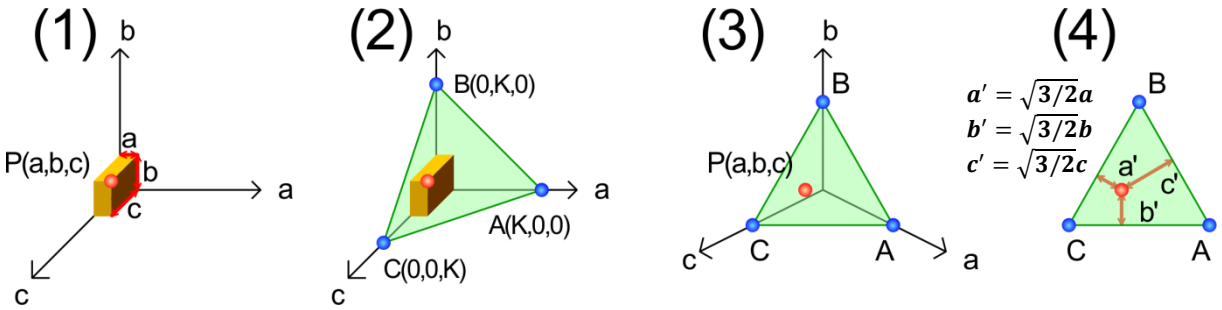
Megjegyzések:

- instabil fixpont is lehet vonzó
- egyensúlyi állapot nem csak fixpont, hanem határciklus is lehet (oszcilláló mozgás)
- ESS-ek mindig attraktorok
- A belső ESS-ek (lásd. lentebb) mindenképpen globális attraktorok

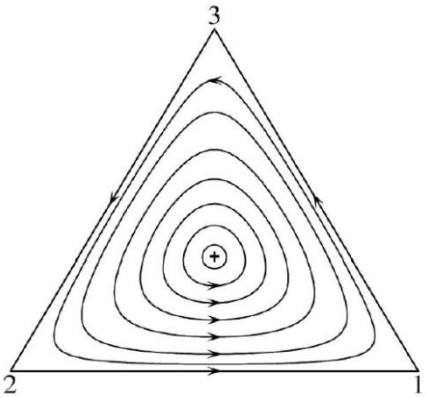
Mint a legtöbb dinamikai rendszer esetén, most is célszerű a rendszert a fázistérben felrajzolt trajektóriákkal jellemezni. A fázistér alapvetően egy Q dimenziós tér, melynek minden pontja a rendszer egy adott állapotát jelenti. A trajektóriák az időben egymást követő

állapotokat összekötő folytonos vonalak. (Az időfejlődés irányát hagyományosan a vonalra rajzolt nyilakkal szemléltetjük.)

Esetünkben azonban, a hagyományos dinamikai rendszerekkel ellentétben, egy $\boldsymbol{\rho}(t)$ állapotnak csak $Q-1$ független paramétere van, hiszen az egyes komponensek a fajok populációbeli részarányát mutatják meg, így összegük minden esetben 1. Ez jelentősen leegyszerűsíti a fázistér felrajzolását. Egy kétstratégiás játék esetén a fázistér egy szakasz, egy háromstratégiás játéknál pedig egy szabályos háromszög lesz (2. ábra). Ez lehetővé teszi, hogy például a kő-papír-olló játék dinamikáját két dimenzióban szemléltessük, az ilyen ábrázolásokat nevezzük ternary diagramoknak (3.ábra) A játékelméletben egyik legelterjedtebb ábrázoló software, a Dynamo [3] ilyen és ehhez hasonló ábrák felrajzolására alkalmas különféle nyereménymátrixok és dinamikai egyenletek esetén. A program emellett megadja a vizsgált játék Nash-egyensúlyát és a dinamikai rendszer ESS-eit is. Belső ESS-nek azokat nevezzük, melyek a szabályos háromszög belsejében, tehát nem a csúcsain vagy élein helyezkednek el.



2. ábra. Kétdimenziós fázisdiagram rajzolása a háromdimenziós egység hosszúságú állapotvektor ismeretében [2]



3. ábra. Kő-papír-olló játék fázisdiagramja a hagyományos nyereménymátrixot használva [1]

Látható, hogy a fenti modellalkotási lépéseket figyelembe véve tetszőleges evolúciós modell definiálható. A rendszerek sokszínűségét a nyereménymátrix és a dinamikát vezérlő egyenlet szabad megválasztása biztosítja. Azokról az esetekről még szót sem ejtettük, melyeknél sztochasztikus elemek is megjelennek, ezzel hibákat, perturbációkat okozva a rendszerben.

A továbbiakban az általánosságot félretéve néhány konkrét problémát és érdekességet ragadunk ki az evolúciós játékelmélet témaköréből.

A hagyományos modelleken túl [7]

A szakirodalomban igazán részletesen vizsgált evolúciós játékelméleti modellek (például a héja-galamb játék, vagy a fenti példánkhoz hasonló szülői gondviselés játék, ahol a szülők arról döntenek, hogy mennyit (időt, munkát stb.) kívánnak az utód nevelésére fordítani) rendkívül leegyszerűsített eseteket írnak le, mely az esetek többségében csak alig releváns, ha valódi biológiai kontextusba helyezzük őket. Nyilvánvalóan minden modell célja és lényege, hogy a valóságnak egy kiragadott szeletét írja le, elhanyagolva a jelentéktelennek ítélt részleteket. Ehhez értelemszerűen feltételezéseket kell tenni különböző paraméterek fontosságáról. Fontos kérdés azonban, hogy a rutinszerűen használt feltételezések mennyire korrektek és mennyiben módosítják a vizsgált rendszer tulajdonságait.

A fent említett két játék az alábbi közös feltételezésekkel él:

- *egyedek közti eltérések:* a játékokban bár az egyedek dönthetnek különbözőképpen, a képességeik azonban azonosak (a nőstény és a hím ugyanannyira képes az utódjáról gondoskodni)
- *döntéshozatal:* a fenti példákban a játékosok egyszerre döntenek és amint ez a döntés megszületett, nincs lehetőségük azon változtatni
- *környezeti hatások:* a játékosok környezetét mindkét fenti játék elhanyagolja, a nyereménymátrix a környezettől függetlenül, előre definiálva van
- *az evolúció hatására változó tulajdonság:* a szülői gondviselés játékban az a folytonos változó, ami a befektetett munkát jellemzi, a héja-galamb játéknál pedig annak a valószínűsége, hogy a héja stratégiát választja az egyed
- *mechanizmus:* a játékok feltételezik, hogy az analitikusan meghatározott optimális viselkedés elérhető

A következőkben az olyan biológiában ismert effektusokat veszünk sorra, melyek a fenti öt feltételezés helyességét kétségbe vonják és egy átfogóbb, több részletre kiterjedő elméleti vizsgálatért kiáltanak. Az egyed aktuális állapotára, mint egy vektorra tekinthetünk, melynek komponensei különböző jellemzőket számszerűsítenek. (Például gondolhatunk a méretre, gondoskodó készségre, harckészségre, aktuálisan nevelt utódok számára stb.) A stratégia olyan döntési szabály, ami az egyed aktuális állapotának függvényében adja meg a következő lépést az egyed számára, és amelyet részben a genetika, részben pedig az evolúció határoz meg. Így az egyed viselkedését egy adott szituációban a stratégiája és az aktuális állapota közösen szabják meg.

Egyedek közti eltérések hatása

Az esetek nagy részében a rendszernek csak a stacionárius, sőt, evolúciósan stabil állapotával kívánunk foglalkozni. Feltételezhető, hogy a legtöbb esetben egy tranziens szakasz után a populáció ilyen állapotba evolválódik. Ekkor egy adott fajon belül minden egyed elvileg ugyanazt az evolúciósan stabil stratégiát követi. A fentiek alapján azonban előfordulhat, hogy az egyedek között viselkedésbeli eltérések mutatkoznak, egyrészt a stratégiabeli különbségek miatt, másrészt pedig az aktuális állapot különbözősége miatt is. Lehetséges továbbá, hogy egy adott egyed is másféle viselkedést mutat két azonos szituációban, ha a két esetben az állapotvektora különbözik. Emellett gyakran egy kismértékű random zaj is keveredik a döntéshozó folyamatba, ami sztochasztikussá teszi a rendszert.

A továbbiakban ezen viselkedésbeli eltérések hatásait vázoljuk fel néhány példa alapján.

1) A kis hibák stabilizálják a rendszert

Tekintsük a játékelméleti összefoglaló részbeli legelső példánkban definiált játékot, ahol a szülők arról döntenek, hogy magára hagyják-e az utódot. Ennek a játéknak az egyik Nash-egyensúlya, ha a nőstény tovább áll, a hím pedig gondoskodik az utódról. Ha azonban valamilyen „hiba" folytán a hím mégsem tud gondoskodni (pl. elpusztul), a nőstény akkor tenné jobban, ha ő gondoskodna az utódról. Emiatt ezt a Nash-egyensúlyt nem tekintjük ún. aljáték-tökéletes egyensúlynak. Lazán fogalmazva egy Nash-egyensúly akkor aljáték-tökéletes, ha a játékosok minden szituációban a legjobb döntést választják (a néha előforduló hibáktól eltekintve).

Ha tehát a játékban megjelennek a hibák (például ha a hím elpusztul), egy olyan mutáns nőstény hatékonyabb lenne, mint aki mindig tovább áll, aki csak akkor áll tovább, ha a hím gondoskodik és akkor marad, ha a hím tovább áll. Ugyanez a mutáns nőstény egy hiba nélküli szituációban is ugyanígy megállná a helyét, hiszen akkor tovább állna, mint nem mutáns társai.

Ez annyit jelent, hogy a fenti Nash-egyensúly nem evolúciósan stabil. Így azt látjuk, hogy az esetleges ritka hibák megjelenése lehetővé teszi, hogy olyan stratégiák alakuljanak ki, amelyek evolúciósan stabilak és várhatóan aljáték-tökéletesek is.

2) A gyakori mutációk megváltoztatják a stratégiateret és az egyensúlyi állapotot is [8]

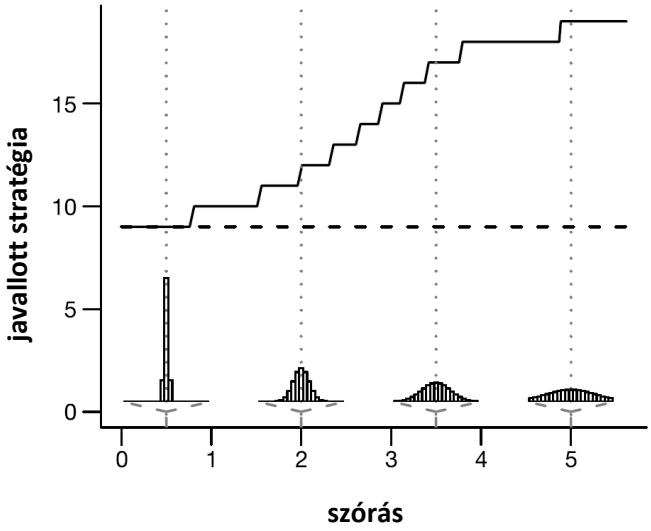
Tekintsünk egy N-szer ismételt Fogolydilemma játékot. A két játékos ismeri N-t és minden körben egyszerre dönt arról, hogy kooperál vagy élősködik. Amennyiben az egyikük élősködik, a játék azzal a körrel véget ér. Legyen $T > P + R$. Mivel akármit is dönt ellenfelünk, mi mindig akkor járunk jobban, ha élősködünk, ezért ha elérjük az N. kört, ott mindenképpen praktikus élősködnünk. Ezt természetesen a társunk is tudja, így ő már az előző, $N - 1$. körben is élősködni fog, mert abból többet tud nyerni, ha csak ő élősködik és mi kooperálunk, mintha mindketten élősködnénk. Mi azonban tudjuk a társunkról, hogy így gondolkodik, így mi már az $N - 2$. körben élősködni fogunk és így tovább. Az egyetlen stabil megoldás tehát az, ha a legelső körben mindketten élősködünk és ezzel vége a játéknak.

Egyensúlyban tehát a teljes populáció így viselkedik. Tegyük azonban fel, hogy némi variáció mégis felüti a fejét a populációban és nem mindenki élősködik az első körben. Ekkor jelentősen meg tud változni az egyensúlyi helyzet, hiszen ha megfelelően sokan vannak a populációban, akik nem a fenti stratégiát követik, akkor megéri az első körben kockáztatnunk és adni egy esélyt annak, hogy társunk esetleg kooperál, hiszen akkor kellően sok kör alatt többet nyerünk, mintha az első körben élősködnénk.

McNamara et al. [8] egy olyan modellt vizsgáltak, ahol egy adott stratégiát a kooperáló körök száma definiál. Tehát egy n stratégiát követő egyed n körön keresztül végig kooperál és az $n + 1$. körben élősködik. Minden kör után az egyedek aszexuálisan szaporodnak. Az utódok száma arányos az egyed teljes addigi nyereményének és egy K konstansnak az összegével. Az utódok stratégiája $1 - 2\varepsilon$ valószínűséggel szintén n, ε valószínűséggel $n + 1$ és ε valószínűséggel $n - 1$. (A stratégiák genetikailag öröklődnek és nem egyéni, aktuális döntéssel dőlnek el.) A modellben $T = 5, R = 3, P = 1, S = 0$.

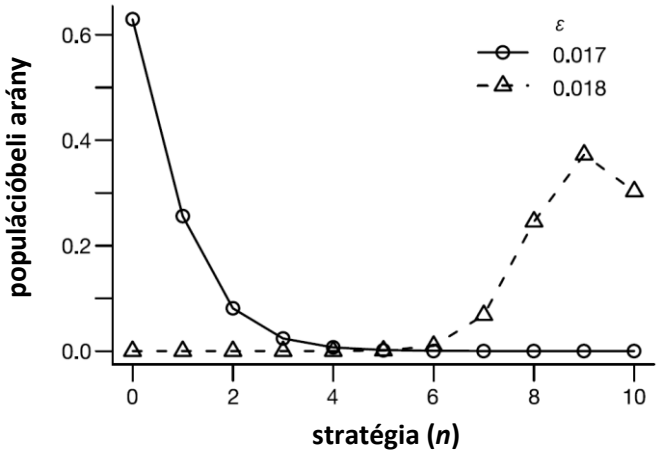
Amennyiben a populáció homogén és mindenkinek a stratégiája n, az egyed akkor jár a legjobban, ha a stratégiája $n - 1$. Ha azonban a populációban különböző stratégiák keveréke jelenik meg $E(n)$ átlaggal, akkor analitikusan belátható, hogy a legjobb, ha az egyed stratégiája $E(n)$-nél nagyobb. Ezt úgy lehet megérteni, hogy a populáció jó részének az átlagnál nagyobb a stratégiája, ami miatt az egyén számára megéri kockáztatni, mert a közös kooperációval nagyobb nyereményt tud hosszabb távon szerezni, mint az élősködéssel. Minél nagyobb a populációbeli $P(n)$ eloszlásnak az átlag körüli szórása, annál inkább érdemes

kockázatot vállalni, így a javallott stratégia annál magasabb $E(n)$-nél. Ennek a szemléltetésére készült numerikus analízis eredményeit láthatjuk a 4. ábrán.



4. ábra. A szórás hatása a javallott stratégiára ($E(n) = 10, N = 20$) [8]

Ha a szimulációt egy homogén $n = 0$ stratégiájú (mindenki az első körben élősködik) populációból indítjuk, csak akkor jöhet létre kellően nagy szórás a populáción belül, ha az ε mutációs ráta kellően nagy. Vagyis létezik egy olyan ε_{krit} érték, amire ha $\varepsilon < \varepsilon_{krit}$, akkor az $n = 0$ stratégia a stabil, viszont $\varepsilon > \varepsilon_{krit}$ esetén egy $n \neq 0$ stratégia. Ezt az átmenetet szemlélteti az 5. ábra, amiről leolvasható, hogy az adott modellben $0.017 < \varepsilon_{krit} < 0.018$.



5. ábra. A stratégiák eloszlása a populációban különböző mutációs ráták esetén [8]

A fentiekből tehát látható, hogy az egyedek közti különbségek hatására a modell egyensúlyi helyzete is merőben megváltozhat, így érdemes lenne ezeket a hatásokat beleépíteni a vizsgált rendszerekbe, hiszen csak így várható el, hogy a valóságra vonatkozóan releváns következtetéseket vonhassunk le belőlük.

3) Egy adott tulajdonság varianciája a populációban befolyásolja egy másik tulajdonság evolúcióját

A fentiekben láttuk, hogy egy adott tulajdonság (~ stratégia) evolúciója (esetünkben a kooperativitás mértéke) függhet attól, hogy a populációban milyen annak az eloszlása, illetve milyen az eloszlás varianciája (fent a szórása). Gyakran előfordul azonban, hogy egy adott tulajdonság időbeli fejlődése nem a saját varianciájától, hanem egy másik tulajdonságétól függ hasonló módon.

Biológiai helyzetekben gyakorta előfordul, hogy ha a játékosok „nem kedvelik egymást", abbahagyhatják a játékot és új partnert kereshetnek (például a házastársak elválhatnak egymástól). Tipikusan egy új társ keresése játékelméleti értelemben költséges, így az elválás mellett dönteni csak akkor kifizetődő, ha viszonylag nagy valószínűséggel tudunk „jobb" partnert találni az előzőnél. Jobb alatt számos tulajdonságra gondolhatunk, az előző példánk alapján egy „jobb" társ egy kooperálóbb társat jelentene. Ha kooperativitás szempontjából a populáció homogén, érhető módon teljesen felesleges válogatósnak lennünk, hiszen nincs rá esély, hogy egy együttműködőbb partnert találhassunk.

Egy ilyen problémát modellez McNamara et al. [6], akik azt vizsgálják, hogy a kooperáció és a válogatósság milyen kapcsolatban vannak egymással evolúciójuk során. A modellben egy végtelen nagy populáció tagjai párokban játszanak egy adományozó játékot, ahol mindkét fél arról dönt, hogy mekkora x összeget ajánl fel (kooperáció) a pár közös érdekében. Mindkét játékos emellett meghatároz egy y értéket (válogatósság), aminél kisebb mértékű kooperációt nem fogad el a társától, hanem a következő kör játék előtt új partnert keres. Az x és y tulajdonságok genetikailag meghatározottak és a játék során nem változnak egy adott egyedre vonatkozóan. Egy páros akkor és csak akkor marad együtt a következő körre, ha $x > y'$ és $x' > y$, tehát a játékosok kölcsönösen megfelelnek egymás elvárásainak. (Ahol a vesszős mennyiségek a társ tulajdonságait jellemzik.) Világos, hogy ha egy páros az első körben kölcsönösen megfelelt egymásnak, akkor a tulajdonságok egyeden belüli állandósága miatt egészen addig együtt maradnak, míg egyikük el nem pusztul. A halandóságot az biztosítja, hogy minden kör után az egyedek bizonyos valószínűséggel elpusztulnak. Ha a páros egyik tagja elpusztul, a másik pedig életben marad, akkor az utóbbinak új pár után kell néznie a következő körre. Az új párok a párnélküli egyedekből véletlenszerűen formálódnak.

A játék során a $W(x, x')$ nyeremény a két fél felajánlásának mértékétől függ. Világos, hogy az egyén számára az a kedvező, ha társa sokat ajánl fel a közjó érdekében, ő pedig keveset. Ezt tehát a nyeremény-függvénynek tükröznie kell. A modellben két általános esetet vizsgálnak. Az egyikben a Fogolydilemmához hasonlóan a nyeremény pozitív része csak a társunk kooperációjától függ, a negatív része (tehát a költség) pedig csak a saját kooperációnk mértékétől, vagyis $W(x, x') = B(x') - C(x)$. A másik általánosított eset a Hólapátolás játékhoz hasonlít, amikor a költség szintén csak a saját befektetésünk mértékétől függ, a nyeremény pozitív része azonban a páros két tagjának közös kooperációjától, tehát $W(x, x') = B(x + x') - C(x)$. A két eset közti legalapvetőbb különbséget az adja, hogy míg a Fogolydilemma esetén az egyetlen Nash-egyensúlyban a kooperáció mértéke nulla, addig a Hólapátolás játéknál a közös kooperáció is egyensúlyi állapothoz vezet. A kooperáció optimális mértékét B és C függvények konkrét alakja szabja meg.

Mivel új pár keresése minden esetben költséges, ezért amennyiben két játékos először játszik együtt, a nyereményük egy konstans S értékkel kevesebb a fent definiáltnál, tehát $W(x, x') - S$. Az egyéb külső effektusokból származó nyereményt egy konstans A értékkel szimbolizáljuk, így végül egy új párosnál a nyeremény $W(x, x') - S + A$, egy régi párosnál pedig $W(x, x') + A$.

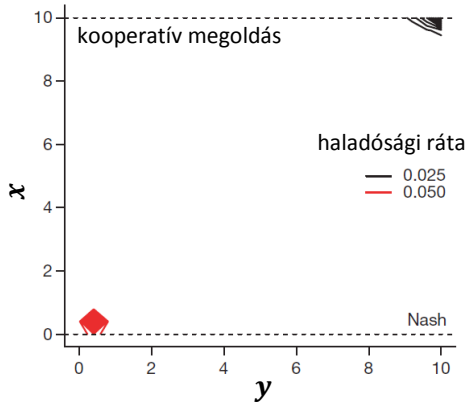
Minden kör után az egyének a nyereményükkel arányos számú utódot hoznak aszexuálisan világra, akik „hasonló" kooperációs és válogatósság tulajdonságokkal rendelkeznek, mint az szülőjük. Mivel az elemzéshez numerikus szimuláció szükséges, az

egyébként folytonos x és y értékeket diszkretizálni kell egy $(G+1) \times (G+1)$-es rácson. Ez azt jelenti, hogy egy (i,j) (ahol $i \in (0,1,\dots G)$ és $j \in (0,1,\dots G)$) osztályba sorolt egyed esetében $x = (i/G) \cdot x_{max}$ és $y = (i/G) \cdot y_{max}$, ahol x_{max} a kooperativitás, y_{max} pedig a válogatósság maximális mértéke. Ezzel tehát biztosítjuk, hogy minden játékost két egész számmal tudunk jellemezni. Ekkor már definiálhatók a tulajdonságok öröklődésének szabályai: egy (i,j) egyed $m(i|k)m(j|l)$ valószínűséggel hoz létre (k,l) utódot, ahol $m(p|q)$ az alábbi átmeneti valószínűségek:

- $m(p|p) = 1 - \mu$
- $m(p|p+1) = \mu/2$
- $m(p|p-1) = \mu/2$
- egyébként 0.

Tehát két kör között az egyedek a fenti módon szaporodnak és M halandósági rátával elpusztulnak. A populáció létszámának megőrzése érdekében az elpusztult egyedek helyét az utódok közül véletlenszerűen kiválasztott egyedek veszik át, akik ekkor pár nélkül kerülnek a populációba.

A 6. ábra a $W(x,x') = B(x') - C(x)$ nyereménnyel definiált szimuláció esetében az egyensúlyi eloszlást mutatja a kétféle tulajdonság által kifeszített paramétertérben különböző halandósági ráták esetén. A kontúrdiagramot úgy kell tekinteni tehát, mint egy domborzati térképet, ahol a szintvonalak az azonos létszámmal rendelkező osztályokat kötik össze az $x - y$ síkon.

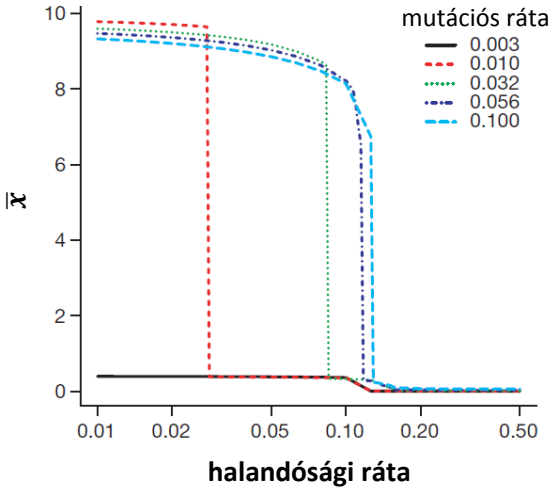


6. ábra. Az evolúciósan stabil eloszlás kétféle halandósági ráta esetén [6]
($\mu = 0.01, x_{max} = 10$)

Mit is jelent ez kvalitatívan? Látható, hogy nagy halandóság esetén mindenki a Nash-egyensúlynak megfelelő stratégiát követi, míg alacsony halandóság esetén a teljes társadalom a teljes kooperáció szintjére fejlődik. Amennyiben komoly valószínűsége van annak, hogy a magas halandósági ráta miatt amúgy sem érjük meg a következő kör játékot, akkor egyetlen ismétlés nélküli körre kell optimalizálnunk a nyereményünket, tehát a Nash-egyensúly által megszabott értéket kell befektetnünk a közjó érdekében. Ekkor teljesen felesleges válogatósnak lennünk, mert valószínűleg nem lesz időnk új párt választani.

Ha azonban várhatóan sokáig élünk és játszunk, akkor érdemes egy olyan partnert keresnünk, aki kooperatívabb. Ha kellően nagy a variancia a kooperativitást illetően, akkor ez nagy eséllyel lehetséges is. Ez azt jelenti, hogy a kooperatív egyedek előnyt élveznek az élősködőkkel szemben, mert tőlük nem válik el a párjuk. Ez azt motiválja, hogy a populációban az átlagos kooperativitás növekedjen, ami pedig azt jelenti, hogy érdemes egyre válogatósabbnak is lennünk, hiszen egyre többen vannak, akik hajlandóak a kooperációra. Ez a pozitív visszahatás végül azt idézi elő, hogy a populáció nagy része nagyon kooperatív és nagyon válogatós is lesz.

Érhető, hogy ez a mechanizmus csak akkor tud jól működni, ha kellően nagy a variancia az egyedek kooperativitásában (vagyis elég nagy a mutációs ráta). Ha ugyanis minden egyed nagyjából ugyanannyira kooperatív, akkor felesleges válogatósnak lenni, mert alig van esélye, hogy találunk egy jobb partnert. Ha pedig senki nem válogatós, akkor felesleges túlzottan kooperálni, mert úgyis biztosak lehetünk benne, hogy párunk nem válik el tőlünk. Ez tehát azt eredményezi, hogy mindenki a Nash-egyensúlynak megfelelő mértékben kooperatív (vagyis egyáltalán nem). A 7. ábra. a mutációs ráta hatását szemlélteti az egyensúlyi átlagos kooperativitásra.



7. ábra. Az átlagos egyensúlyi kooperativitás a halandósági ráta függvényében különböző mutációs ráták esetén [6]

A fentiekből látható tehát, hogy a két tulajdonság rendkívül szorosan összekapcsolódik az evolúciójuk során. Az egyikben megjelenő variancia a másik átlagos növekedését okozza, ami következésképpen az eredeti tulajdonság átlagát is növeli a populációban.

Döntéshozatal

Ahogy már említettük, a játékok jelentős részében a játékosok egyszerre döntenek, anélkül, hogy ismernék a másik választását és döntéshozatal után már nincs lehetőségük másik alternatívát választani. Emellett tipikusan azt is szokás feltételezni, hogy a játékosok képességeikben megegyeznek. Utóbbi feltételezés szerint egyensúlyban a populáció homogén és minden játékos ugyanazt az evolúciósan stabil stratégiát követi. Emiatt nem problematikus az a feltételezés, hogy a játékosok nem ismerik a másik döntését, mert egy ilyen szituációban valójában a játékos pontosan *tudja*, hogy ellenfele mit fog választani, hiszen ugyanazt a stratégiát követik.

Az a feltételezés azonban korántsem megalapozott, hogy a játékosok azonosak lennének. Ha pedig ezt nem feltételezzük, akkor teljesen abszurdnak és gyakran életidegennek tűnik az olyan szituáció, ahol úgy kell valamiről lehetőleg közösen optimális döntést hoznunk, hogy a partner döntését nem ismerjük. Sokkal ésszerűbb egy olyan mechanizmussal dönteni, hogy a partnerek mindig egymás „előzetes döntéseire” (ajánlataira) reagálva ajánlanak valamit és egy tranziens, egyezkedős szakasz után hozzák csak meg a végleges döntésüket.

McNamara et al. [9] egy olyan modellt javasolnak, ahol a szülők egy egyezkedéses szakasz után arról döntenek, hogy melyikük mennyi energiát kíván fektetni az utód gondozásába. Minél több energiát áldoznak erre, annál kisebb lesz a jövőbeli reprodukciós sikerük. Emellett a szülők q „gondozási képességükben” is különböznek. Egy jó képességű egyednek ugyanaz az energiabefektetés kisebb költséggel jár, mint egy rossz képességűnek.

Az egyezkedés során a két fél addig variálja az általuk befektetni kívánt energia mértékét, amíg az valamilyen konstans határértékhez kezd konvergálni. Amennyiben az egyezkedés egyik körében az egyik fél u energiabefektetést ajánl fel, partnere egy $r(u, q)$ válaszfüggvény szerint reagál erre. Az egyed által így felajánlott befektetés függ a társa előző ajánlatától és az egyed q képességétől is. A játékosokra 1-es és 2-es indexekkel hivatkozva az 1-es játékos nyereménye:

$$W_1 = B(u_1 + u_2) - K(u_1, q_1)$$

A „haszon" attól függ, hogy a két szülő közösen mennyi energiát fordít utódja gondozására, míg az adott szülő vesztesége függ a saját energiabefektetésétől és a saját képességétől.

Ebben a modellben a korábbiakkal ellentétben nem az energiabefektetés mértékének kell evolúciósan stabillá válnia, hanem a válaszfüggvényeknek. Az analitikus számolás eredménye azt adja, hogy ha a játékosok rendelkeznek egy, a másik számára nem ismert q képességgel, akkor a végső, evolúciósan stabil válaszfüggvényből következő energiabefektetés mindkét fél részéről kevesebb lesz, mint abban az esetben, ha a q értéke mindkét fél számára ismert és nincs lehetőség egyezkedésre. Erre kvalitatív magyarázatként azt mondhatjuk, hogy az egyezkedés kedvez annak, hogy a két fél felmérje, partnere mennyire hajlandó kompenzálni azt, ha ő kevés energiát fektet be. Amennyiben egyszerre döntenek, sokkal nagyobb a kockázata annak, hogy egyikük sem elég kooperatív és az utód elpusztul, így mindketten hajlamosak nagyobb áldozatot vállalni.

Környezeti hatások

Tekintsünk egy hagyományos héja-galamb játékot az alábbi nyereménymátrixszal:

$$\hat{A} = \begin{pmatrix} (C, C) & (V, 0) \\ (0, V) & (V/2, V/2) \end{pmatrix}$$

A fentiek alapján tudjuk, hogy ennek a rendszernek három Nash-egyensúlya van. Egy nagyon fontos kérdés azonban felmerül: jogos-e lerögzíteni a nyereménymátrix elemeit?

Ennek a kérdésnek a megválaszolására McNamara et al. [10] egy olyan modellt tekint, ahol a hím élete során számos nősténnyel találkozik. Ha a nősténynek nincs aktuálisan párja, a hím párzik vele. Ha azonban a nőstényt egy másik hím is kiszemelte, a két hím héja-galamb játékot játszanak. Ha mindketten a galamb stratégiát követik, az egyikük véletlenszerűen párzik a nősténnyel. Ha az egyikük galamb, a másik héja stratégiát választ, a héja párzik a nősténnyel. Ha mindketten héja stratégiát követnek, a győztes párzik a nősténnyel, a vesztes pedig z valószínűséggel meghal.

Válasszuk a párzás értékét $V = 1$-nek. Ebben az esetben azonban C nem adható meg egy egyszerű számmal, hiszen a halál költsége attól függ, hogy a hím ezzel mekkora jövőbeli reprodukciós nyereménytől esik el. Ez pedig értelemszerűen függ a hím és társai jövőbeli viselkedésétől is. A nyereménymátrix költség eleme tehát csak utólag, a szimulációs eredmények ismeretében definiálható.

Az evolúció hatására változó tulajdonságok

Ahogy azt a fentiekben is láttuk, a tulajdonságokat gyakran célszerű nem önmagukban vizsgálni, hanem más, velük együtt változó tulajdonságokkal párhuzamosan. Ezt nevezzük a tulajdonságok koevolóciójának, melyre tökéletes példa a kooperáció és a válogatósság közötti pozitív visszahatás.

Hasonló példa erre, ha feltételezzük, hogy az utódról való gondoskodás mértéke és az utódról való gondoskodás képessége koevolválnak. Ez azt jelenti, hogy aki ügyesebb a

gondviselésben, az hajlamos nagyobb energiát belefektetni, mert ez számára kevesebb költséggel jár, mint annak, akik ügyetlen. Ekkor azonban a befektetett energia függvényében egyre ügyesebb is lesz és ismét pozitív visszacsatolást tapasztalunk a két tulajdonság között.

Az ilyen modellekkel részben magyarázható a nemi szerepek kialakulása a populáción belül.

Mechanizmus

A játékelméleti közelítések gyakran hajlamosak feltételezni, hogy az egyén az adott játékban optimalizáltan viselkedik. Ennél sokkal ésszerűbb megközelítés, hogy nincs minden lehetségesen felmerülő szituációra optimalizált stratégia kódolva a játékosokba, csak nagyon általános, globális mechanizmusok vezérlik az aktuális viselkedést. Fontos lenne tehát olyan modelleket alkotni, melyek az általános szituációkra keresnek stabil stratégiákat, majd az ebből kapott eredményeket alkalmazni a konkrétan vizsgált helyzetekben.

Szinte minden modell elhanyagolja a múltbeli benyomások hatását a játékosok viselkedésére. Világos, hogy a valóságban erről szó sincs, a „rossz hírnevű" egyedekkel szemben mindenki sokkal óvatosabban, kevésbé kooperálóan viselkedik, mintha nem tudna róla semmit.

A döntési mechanizmus modelljének emiatt szükséges lenne figyelembe vennie a különböző pszichológiai folyamatokat is. Egy pontos elméleti megközelítésnek törekednie kellene arra, hogy a különböző érzelmeket (félelem, bizalom, düh, stb.) is valamilyen módon beágyazza a szimulációkba. Érthető, hogy ez egy rendkívül bonyolult feladat, hiszen nem csak néhány, egyedenként konstans változó bevezetéséről van szó: a bizalom például kialakulhat két egyed között, de meg is szűnhet, a játékosok viselkedésétől függően.

Gyakori példák „irracionális" viselkedésre [5]

Az alábbiakban néhány olyan példát sorolunk fel, melyekben a játékosok viselkedése az egyszerű evolúciós modellek alapján mindenképpen irracionálisnak tűnik. Ez elsősorban azért van, mert a döntéshozatal pszichológiai hátterével a modellek többsége nem törődik, így az ilyen effektusokról nem is tud számot adni. Hasonlóan, a közelítések szinte mindig feltételezik, hogy a környezeti hatások térben és időben állandóak. Ha azonban megengedjük az ilyen jellegű inhomogenitásokat, illetve a pozitív autókorrelációt, a következő példákban felsorolt viselkedésformák magyarázhatóvá, sőt optimálissá válnak, így alátámasztják az evolúcióról alkotott olyan korábbi elképzeléseinket, hogy az tulajdonképpen egy optimalizáló folyamat.

1) Placebo effektus

Széles körben ismert jelenség, hogy bizonyos esetekben hatóanyagmentes gyógymódokkal (cukorkák, műtéti illúzió) a páciens egészsége javulni kezd. Ezt azért érezzük logikátlannak, mert amennyiben az egyén képes felépülni valós külső beavatkozás nélkül, akkor praktikus lenne azonnal ezt az utat választania, ahelyett, hogy egy „külső jelre" várna. Ha azonban egy olyan környezetet tekintünk, ami időben inhomogén, racionális lehet egy beteg számára kivárni egy olyan időpontot, ahol a gyógyuláshoz szükséges energia kisebb, mint megbetegedése idején. Az, hogy ez az időpont mikor jön el, gyakran nem ítélhető meg korrektül és a beteg csak egy gondolati becslést tud tenni arról, hogy az aktuális körülmények között mennyire költséges a gyógyulás. Ebből a szempontból tehát a beadott placebo hamisan azt sugallja a páciensnek, hogy a felépülés költségei lecsökkentek, így racionális döntés a hozzá szükséges energiát most befektetni.

Ezért a jelenségért tehát a környezeti hatások időbeli heterogenitása felelős.

2) Optimizmus és pesszimizmus

Alapvetően azt várjuk a természetes kiválasztódástól, hogy minden környezeti körülményhez az optimális viselkedésformát részesíti előnyben. Ez implicite azt feltételezi, hogy az egyed a körülményeket közvetlenül mérni vagy észlelni tudja, illetve hogy valamilyen módon tudomást szerez róluk.

Ezzel szemben számos esetben tapasztaljuk, hogy az emberek vagy állatok egy olyan viselkedésformát vesznek fel, ami az adott körülmények között nem optimális, viszont ha a körülmények romlanának (pesszimizmus), illetve ha javulnának (optimizmus), akkor már az lenne.

A pesszimizmus ismét magyarázható a környezet időbeli változásaival. Jellemzően az jobban befolyásolja az élőlény fitneszét, hogy nehéz körülmények között mennyire állja meg a helyét (például amikor nagyobb esélye van annak, hogy elpusztul), így célszerű az optimális viselkedést a lehető legrosszabb esethez hangolni. Ezzel a kritikus időszak átvészelhető, a jobb körülmények között pedig egy kevésbé optimális viselkedés gyakran nem jelent komolyabb veszteséget.

Az optimizmus megértéséhez képzeljünk el egy állatot, akinek a reprodukció érdekében elengedhetetlen, hogy ez bizonyos fejlettségi szintet elérjen. Ehhez táplálékra van szüksége. Az állat egész élete során ki van téve a veszélynek, hogy felfalják a ragadozók. Azokban az időszakokban, amikor táplálkozik, ennek nagyobb az esélye, mint akkor, amikor megbújik valahol. Emellett az állatnak nincs információja arról, hogy a környezetben aktuálisan mekkora a „ragadozó ráta”. Amennyiben nagy, akkor az állat viselkedésétől függetlenül nagy esély van rá, hogy felfalják a ragadozók, tehát az „úgy is mindegy” felfogással érdemes minél többet táplálkoznia. Ha pedig kevés a ragadozó, akkor szintén érdemes sokat táplálkozni, mert ez esetben a reprodukciós siker azon múlik, hogy az állat mennyi táplálékhoz jutott. Vagyis az állat a konkrét ragadozó ráta ismerete nélkül egy „effektív rátához” optimalizált viselkedést fog felvenni, ami alapvetően a sok táplálkozást részesíti előnyben. Az effektív ráta tehát a valós ragadozó rátánál kisebb lesz, az állat optimistán becsli meg.

3) „Forró-kéz tévedés” (Hot-hand fallacy)

Szerencsejátékosoknál gyakori, hogy a nyertes játékok egymást követik, ha azonban egyszer elromlik a sorozat, utána vesztes játszmák következnek. Az emberek hajlamosak (hibásan) azt feltételezni, hogy egy nyertes játszma után következő nyertes játszma valószínűsége nagyobb, mint egy vesztes játszma utánié.

Ezt a babonát azzal lehet magyarázni, hogy mivel a környezetei hatások többsége pozitívan autókorrelált, olyan szituációkban is jellemzően mintázatokat vélünk felfedezni, ahol valójában nincsenek. Az evolúció során tehát kialakult bennünk egy olyan döntési mechanizmus, ami szükségessé teszi, hogy a körülöttünk lévő autókorrelációkat detektálni tudjuk.

4) Nem-tranzitív döntéshozatal

Bizonyos szituációkban előfordulhat, hogy amennyiben két A és B döntési lehetőséggel prezentálják az egyedet, az A-t választja, ha B-vel és C-vel, akkor a B-t, viszont ha A-val és C-vel, akkor a C-t. Ez ellentmond a tranzitivitásnak, amit pedig logikai szempontból alapvetőnek érzünk és kérdés nélkül elvárjuk, hogy teljesüljön.

Ennek a megértéséhez tekintsük McNamara et al. [4] modelljét. Legyen A, B és C háromféle táplálék. Minden X táplálékhoz tartozik egy e_X energiatartalom, egy h_X időtartam, ami a táplálék feldolgozásához szükséges és egy μ_X valószínűség, ami azt mondja meg, hogy az adott táplálék mekkora valószínűséggel tűnik el egységnyi idő alatt. A választás után h_X ideig nem választhatunk új tápanyagot, ami idő alatt lehetséges, hogy valamelyik másik (vagy

az összes) eltűnik. Az egyes tápanyagokból származó profitot az e_X/h_X hányadossal jellemezzük. Ezeket foglalja össze az 1. táblázat.

táplálék	e	h	μ	e/h
A	20	20	0.5	1
B	8	5	0.001	1.6
C	18	10	0.5	1.8

1. táblázat. A rendelkezésre álló tápanyagok tulajdonságai [4]

Ha minden tápanyag folyamatosan jelen lenne (tehát $\mu_X \equiv 0 \; \forall \, X \in \{A, B, C\}$), akkor a táplálékokat a profitjuk szerint rangsorolnánk. Ha tehát a kezdetben A és B állna rendelkezésünkre, B-t választanánk, B és C közül C-t és A és C közül is C-t, ugyanúgy, ahogy mindhárom tápanyag esetén. A tranzitivitás ezzel nem sérül.

Ha azonban a fenti táblázat szerint minden tápanyag esetén fennáll a veszélye, hogy eltűnik, a 2. táblázat szerint alakulnának a döntéseink.

választási lehetőségek	optimális döntés	indoklás
A és B	B	B-nek nagyobb a profitja.
B és C	C	C-nek nagyobb a profitja
A és C	A	Bármelyiket is választjuk, utána jó eséllyel egyik sem lesz már jelen, így érdemes a nagyobb energiatartalmút választani.
A, B és C	C	Ha az A-t választjuk, 20 egység energiát nyerünk és 20 egység időt vesztünk. Ennyi idő alatt választhatjuk inkább egyszer C-t, majd utána kétszer B-t (mivel C addigra eltűnik), ezzel 34 egység energiát nyerve.

2. táblázat. Az optimális döntés alakulása abban az esetben, ha a tápanyagok eltűnhetnek [4]

Látható, hogy ebben az esetben sérül a tranzitivitás, ami elsőre azt sugallná, hogy a döntés nem lehet racionális. Emellett az is megfigyelhető, hogy bár A és C közül A-t választanánk, ha B is jelen van harmadik opcióként, akkor már a C a legjobb döntés, vagyis egy alábbrendelt opció megjelenése megváltoztatja a döntésünket. Ez szintén ellentmond a logikáról alkotott intuíciónknak. Ha azonban minden paramétert figyelembe veszünk, mégis a fentiek lesznek a legracionálisabb döntések.

5) A lehetőségek állapotfüggő értékelése

Laboratóriumi kutatások alátámasztják, hogy az állatok gyakran azt az opciót (például táplálékot) választják, amelyiket a múltban már egyszer hozományozónak találtak, amikor éhesek voltak, annak ellenére, hogy a másik lehetőség jelenleg nagyobb profittal járna.

Ez a szintén irracionálisnak tűnő viselkedés magyarázható egy olyan speciális környezettel, ami időben lassan fluktuál jó és rossz viszonyok között. Ha a környezet kétféle állapotában más az optimális táplálékforrás az állat számára, akkor hajlamos az az opció berögzülni, ami a rosszabb körülmények között az optimális, hiszen ahogy már fent említettük, a globális fitneszre az van nagyobb hatással, hogy ínséges időkben mennyire tud helytállni az egyed.

6) Kontraszt effektusok [11]

Patkányokkal végzett laboratóriumi kísérletekben kimutatták, hogy azok a patkányok, akik nagyobb jutalomfalatokhoz szoktak, mint a többiek, lassabban közelítik meg az eléjük helyezett átlagos méretű táplálékot. Hasonlóan, akik kisebb falatokhoz edződtek, azok az átlagnál gyorsabban rohannak az átlagos méretű táplálékhoz.

Ennek a modellezéséhez tekintsünk egy olyan rendszert, ahol az egyednek bizonyos mértékű energiát kell befektetnie ahhoz, hogy táplálékhoz jusson. Ha az energiabefektetése u, akkor a tápanyagszerzési ráta γu. Emellett bevezetünk egy $M(u)$ halandósági rátát, ami u-ban monoton növő. Az állatnak tehát az az érdeke, hogy a $\gamma u - M(u)V$ értéket maximalizálja, ahol V az egyed jövőbeli reprodukciós sikere, amitől elesik, ha elpusztul. Ekkor az optimális u^* energiabefektetés kielégíti az $M'(u^*) = \gamma/V$ összefüggést. Látható, hogy az optimális viselkedési formát nagyban befolyásolják a jövőre vonatkozó elvárások (tehát V értéke). Mivel $M(u)$ monoton növő, sőt, gyorsuló függvénye u-nak, így u^* γ-val nő, V-vel pedig csökken.

Amennyiben a környezeti hatások pozitív autókorrelációt mutatnak, V értékére komoly hatással van a múltban tapasztalt tendencia is. Ha az egyed hosszú ideig kedvező körülményeket tapasztalt, akkor várhatóan a jövőben is ehhez hasonlóakra tud számítani, így V nagy lesz, ezzel pedig az optimálisan befektetett energia kicsi. Analóg módon a kedvezőtlen körülmények kedvezőtlen jövőbeli kilátásokat sejtetnek, ezért az állatnak keményebben kell dolgoznia (u^* nagy).

Ezzel érthetővé válik, hogy két különböző múltú, egyébként ekvivalens egyed ugyanazt a táplálékot látván miért fektet be különböző mértékű energiát annak megszerzésébe.

Összegzés

A fentiekből láthattuk, hogy már a hagyományos játékelmélet is rendkívül sokszínű és összetett szituációk leírására alkalmas. A paraméterek szabad megválasztása lehetővé teszi, hogy a legkülönfélébb játékokat és stratégiákat definiáljuk, ezzel az alkalmazási területek számát is megnövelve.

Az evolúciós játékelmélet célja elsősorban a biológiai rendszerekben megfigyelt viselkedésformák magyarázatát matematikai formalizmussal megkeresni. Erre a legelterjedtebb módszer a vizsgált modellben numerikusan vagy analitikusan meghatározni az evolúciósan stabil állapotokat, stratégiákat, majd ezeket összevetni a valóságban megfigyelhető döntéshozó mechanizmusokkal.

A hagyományos, egyszerű modellek gyakran kevésnek bizonyulnak arra, hogy a valóság és a modell között releváns hasonlóságot figyelhessünk meg. Ez azonban még nem azt jelenti, hogy az evolúciós játékelmélet teljes megközelítési módja hibás, sokkal inkább a modellek egyszerűségében kell a problémát keresnünk. Ha például figyelembe vesszük az egyedek közti mutációt, vagy a környezet időbeli és térbeli változásának hatásait, sokkal pontosabb eredményeket kapunk.

A jövőben tehát elsősorban arra kell törekedni, hogy a modellek definiálásánál gondosan válasszuk ki a releváns paramétereket és ezeket valamilyen egységes keretrendszerbe foglalva beépítsük a modellbe. Még rengeteg a tennivaló, de az egyre frissebb kutatási eredmények pontossága erősen motiválja a további elméleti vizsgálódásokat.

Hivatkozások

[1] Szabó György Evolúciós játékelmélet című kurzusának jegyzete alapján

[2] "Ternary plot visualisation" by Cmglee - Own work. Licensed under CC BY-SA 3.0 via Wikimedia Commons

[3] http://www.ssc.wisc.edu/~whs/dynamo/

[4] McNamara JM, Trimmer PC, Houston AI. 2014 Natural selection can favour 'irrational' behaviour. Biol. Lett. 10: 20130935. http://dx.doi.org/10.1098/rsbl.2013.0935.

[5] Tim W. Fawcett, Benja Fallenstein, Andrew D. Higginson, Alasdair I. Houston, Dave E.W. Mallpress, Pete C. Trimmer, John M. McNamara. 2014 The evolution of decision rules in complex environments. Trends in Cognitive Sciences Vol. 18, No. 3

[6] John M. McNamara, Zoltan Barta, Lutz Fromhage, Alasdair I. Houston 2008 The coevolution of choosiness and cooperation. Nature Letters doi:10.1038/nature06455

[7] McNamara JM. 2013 Towards a richer evolutionary game theory. J R Soc Interface 10: 20130544. http://dx.doi.org/10.1098/rsif.2013.0544

[8] John M. McNamara, Zoltan Barta & Alasdair I. Houston 2004 Variation in behaviour promotes cooperation in the Prisoner's Dilemma game. Nature Letters doi:10.1038/nature02432

[9] John M. McNamara, Catherine E. Gasson & Alasdair I Houston 1999 Incorporating rules for responding into evolutionary games. Nature Letters, Vol 401.

[10] Houston AI, McNamara JM. 1991 Evolutionarily stable strategies in the repeated hawk-dove game. Behav. Ecol. 2, 219–227. (doi:10.1093/beheco/2.3.219)

[11] John M. McNamara, Tim W. Fawcett, Alasdair I. Houston 2013 An Adaptive Response to Uncertainty Generates Positive and Negative Contrast Effects. Science Vol. 340, p 1084.

[12] John M. McNamara, Alasdair I. Houston, Tamás Székely, James N. Webb 2002 Do parents make independent decisions about desertion? Animal Behaviour, 64, 147–149

[13] Pete C. Trimmer, Alasdair I. Houston, James A. R. Marshall, Mike T. Mendl, Elizabeth S. Paul, John M. McNamara 2011 Decision-making under uncertainty: biases and Bayesians. Anim. Cogn. 14:465–476

[14] John M. McNamara, Pete C. Trimmer, Alasdair I. Houston 2012 It is optimal to be optimistic about survival. Biol. Lett. 8, 516–519