

# Elméleti evolúcióbiológia

jegyzet Dr. Meszéna Géza előadása alapján, készítette Janosov Milán

2012. május 15.

Bármilyen észrevétel, szerkesztési tördelési, logikai, helyesírási, didaktiai stb. hiba és észrevétel esetén: j.milan.91@gmail.com. A dokumentum LyX-ben készült (de TeX kódokkal).

## 1. előadás

**Theodozyus Dobzansky:**

- neodarwinista frontember: **neodarwinizmus**: először absztrakt elmélet volt, mint ma a húrelmélet. lényege: gének ismerete és evoelm , T.D: mondta ki először
- gének - darwini szelekció összekapcsolása
- muslicákat kutatott (laborállattá tette - természetben is sokféle génállomány, változatos)

**rendszerani magyarázatok az evo-ra:**

- Evol gondolata Darwin előtt is ismert, első tud.magyarázatot ő adta rá
- szerzett tulajdonságok öröklődése: zsiráf sokat nyújtogatta a nyakát, ezért hosszú lett - nem igaz (Lamarck)
- Darwin erre kritika (miért rossz): TF.  $\exists$  olyan mechanizmus - izmok sokat használjuk, erősebb lesz. ehhez kell valamilyen mechanizmus, ami a használatból fejleszt, de miért? nem magyarázta, csak eltolta a kérdést, géneket (szekvenálásuk) még nem ismerték. Darwin mondta, h
- máig nincs elméleti modell, ami a fehérje szekvenciái alapján elmondja, mit fog csinálni. amit tudunk,
  - hogy  $E_m$  in felületre törekszik - ez rengeteg paraméter mellett globmin keresés, ma még reménytelen
  - szerkezet empirikusan megáll. -> kis változtatásokkal tudunk vizsgálni az empirikus felületet iterálva
  - inverz probléma: ahhoz, hogy az izmok erősebbek legyenek, milyen változások történjenek a génekben - ez a visszafejtés még sokkal bonyolultabb (funkcióból szekvencia túl bonyolult ahhoz, hogy biokém módon kialakuljon

->**a szerzett tulajdonságok nem igazán öröklődnek**

**evo évfordulói**

- 1859-1909: fikció

- 1909-1959: neodarwini szintézis: alapgondolata, a folytonosnak látszó tulajdonságokat sok gén kódolja - már ismert a gén és a genetikai diverzitás fogalma
- 1959-2009: fajok genetikai elemzése, nagy adatbázisok

alapvető tudományos szemlélet: megcáfolhatóság -> találj permi nyulat (Halden)

- Newton tv-k korlátozott (véges) mérésszám, de a tapasztalati kereteken belül igaz
- geológiai rétegek - kauzalitás: van egy minta, ami jóval régebbi, mint egy másik, ám a régebbi evolúciós sorrendben mégis korábban volt, nem ellentmondás, mert egy leletre nem lehet illeszteni - így evolúció alapján (is) skálázható az idő
- ember - dínó lábnyomok
- evo elméletet sérthetné..

*kézcsontok evolúciója*

- 5 ujj, kivétel madár ahol 2 (melyek az vitatott) összenőttek
- közös: egy vastag felkar és két vékony alkar csont, 5 ujj  
homológia: ez a fgtln hasonlóság (vs analógia)
- denevér-madár
  - nem a leszármazásuk, hanem funkciójuk közös - repülni akartak
  - denevér madár? def: emlős szoptat, madár szárnya van és repül
  - mindkettőben ugyana azok a csontok, de másként alkotnak szárnyat: ez a csontokra nézve homológia, a szerepükre (repülés) analógia
  - ha genomban tudnánk keresni, összehasonlíthatnánk, vzsg ott is teljesen más lenne a denevér ill. a madár szárnya

*kopoltyúevolúció*

- tendencia: embriók sokkal jobban hasonlítanak egymásra, mint a kifejlett egyedek (kisbaba, cápacsemete) - ezt Darwin állapította meg (de nem igaz): egyedfejlődés  $\alpha$ törzsfjlődés szval valid tendencia, de nem tv erősségű
- ív -> kopoltyú/gége, artériák idegek elhelyezkedése arra intelligens tervezés ellen mutat

*bálmák*

akauzális leletek: evo téren korábbi kellett volna legyen, de 4 mill évvel régebbinek bizonyult. mg-  
yarázat, hogy 'egy lelet nem lelet', nincs rá statisztika, lehet outlier.. Discovery Insitute inelligens tervezés szem

illusztrálva: fotoérzékeny folt, majd üreg - blende kisebb látószög de nagyobb 'élesség', jobb leképzés -> mégjobb, ha van benne folyadék... egy reális példa, nem bizonyított.

*fehérjeszintézis és riboszóma, ATP szintáz*

minden élőlényben közös rész és mechanizmus

*coli baci*

ostora van, erre is kitaláltak egy reálisnak tűnő magyarázatot...

**Univerzum tervezettsége:**

- He atomnak lennie kell olyan gerjesztett állapotának, ami miatt összejöhet a fúzió és a nehezebb atommagok létre -> és meg is találták, bár gyanús, h nem véletlen (ez intelligens tervezésre vall, pont ott a gerkj áll)
- azért is tűnhetne tervezettnek, mert vákuum E-je kb. 0, húrelm szerint 120 nagyságrenddel nagyobb, de tapasztalat szerint mégis 0: educated guess: nem tervezett, hanem minden univerzum, amiben  $E \neq 0$  szétfelfűvódna

## populáció - férfi:nő 50:50

- tipikus arány, habár
  - egynejtűség <-> vezérhím
  - pl. hullóknél erős nem-T függés
- *helyzet: több nő:* ha van egy gén, ami az ivarányt tudja befolyásolni, annál több utódja lesz, mert kevesebb hím több nővel (...), ezért arányaiban nézve egy férfinak több utódja lesz, így ha egy nőben úgy változik ez a gén, h több férfi utóda legyen, kiegyenlőtítés indul. (u.ez fordítva is igaz, nemek arányának várható értéke u.az lesz)
 

pl. 90:10 alaphól, majd egy nőben 11:89-re változik, és mivel egy férfinak több relatívutódja van, jobban szétterjed ez a gén. (a mutáció iránya marad, fokozatosan változik az arány)

plpl. a mutálódott anyuka 8l 2f helyett 7l 3f-t csinál. a fiúk több lánnyal relatíve, ezért ezt a mutáns gént jobban terjesztik

  - ily módon természetesen szelektálódnak azok a gének, melyek kevésbé/jók az egyedek számára (kevesebb utód relatívban)
  - ajánlott: Dawkins Az önző gén
- *majdnembiztos esemény*

Ha  $P=1$  majdnembiztos, ha  $P=0$ , majdnemlehetetlen. pl. a  $[0,1]$  intervallumon  $1/2$ -re bökni egyenletes eloszlás esetén, 0, de ha egy  $\delta$  intervallumot nézünk körülötte már nem, csak tart hozzá

  - 50:50 a férfi nő arány, n egyed, utódok születnek akik az anyjuk vezetéknévét öröklök. ekkor a vezetéknévek nem nőnek, sőt, általában homogenizálódnak.
  - ha a vezetéknévek mutálódnak (valóság), akkor nincs homogenizálódás, mindig keletkeznek új nevek az eltűnök helyére (random módon)
  - ha van, ha nincs mutáció öröklődik a név, esetleg nem pont ugyan az. de elég sok idő után a kezdeti n egyedből csupán egy leszármazottjai maradnak (homogenizálódás+mutáció), azaz  $\forall$  élő egyed egy ősegyed leszármazottja.
  - így pl. anyai ági névöröklődés, némiképp változik is, lesz egy időpillanat, mikorra mindenkinek közös ősanya lesz, a kezdeti generáció többi tagja kihal

## 2. előadás

*Mi a valószínűsége, hogy két random kiválasztott egyed közös őstől származik?*

- vizsgáljuk egynyári növényt,  $N$  egyedünk van. az időegység legyen  $t$  és egész (generációs idő),  $P(t)$  valószínűség pedig fejezze ki azt, hogy két egyed azonos leszármazású - feltételezzük, hogy generációként nem változik a létszám ( $N$  'férőhelyes' a rét)
  - Ha a szülő közös:  $P(A)=1/N$  (az egyiknek biztosan van szőlje az  $N$  között, annak, hogy a másik egyednek is ugyan az a szülője, annak  $1/N$  az esélye). Ha felmenő közös, akkor  $P(B)=(1-1/N)P(t)$ . A  $P(A)$  és  $P(B)$  pedig a  $P(t)$  utáni generációt írják le, azaz:

$$P(t+1) = \frac{1}{N} + \left(1 - \frac{1}{N}\right)P(t) \quad (1)$$

$$(2)$$

- A valósi tér (stabil)fixpontja a  $P(t+1)=P(t)=1$   
 $1$ -től való eltérés:  $1 - P(t+1) = 1 - \frac{1}{N} - \left(1 - \frac{1}{N}\right)P(t) = (1 - 1/N)(1 - P(t)) \rightarrow 1 - P(t)$
- def.  $P(0)=0$ . Ekkor:

$$1 - P(t) = \left(1 - \frac{1}{N}\right)^t = \left[1 - \frac{1}{N}\right]^{t/N} = e^{-t/N} \quad (3)$$

Ez az exp lecsengés adja a folyamat valószínűségi térbeli dinamikáját.

- megj.: emberiség 7mrd fő,  $N \sim$  generációk száma is a homogenizálódásig, generációs idő 20 év  $\rightarrow$  140mrd év lenne
- megj2.: humán mitokondriális törzsfa, 2000' Nature cikk
  - ez alapján 170+/-50k éve volt a közös ősrünk
  - mitokondriális - csak anyai ágat vizsgál ( $\sim$  régen baci volt, ma már sejttel szimbiózis), gén-szekvenálás, visz.gyorsan mutálódik ezért jól alkalmazható evo vizsgálatokra
  - azt mutatja, hogy Afrikából eredünk, első elágazások a törzsfán feketéknél vannak
  - független információ az emberi változatok skálázásához - csimpánz
  - kérdés: a leszármazás sorrendje, sok lelet van (és mi tényleg eltérő, hisz minden emberi egyed is eltérő)
  - Mekkora generáció ez a 170k?  $170/(2*20) = 4250 \ll 7\text{mrd}$ . Valami nem stimmel
- $N \rightarrow N(t)$  kicsit más lesz a leírás:

$$Q(t) = 1 - P(t) = e^{t/N} \quad (4)$$

$$\frac{Q(t+1) - Q(t)}{1} = -\frac{1}{N}Q(t) \quad (5)$$

$$\frac{dQ(t)}{dt} = -\frac{Q(t)}{N} \quad (6)$$

$$(7)$$

Időfüggéssel:

$$\frac{dQ(t)}{dt} = -\frac{Q(t)}{N(t)} \quad (8)$$

$$Q(t) = e^{\int_0^t dt' \frac{1}{N(t')}} = e^{\overline{(1/N)}t} \quad (9)$$

Itt az  $\overline{(1/N)}$  harmonikus átlagot jelöl, amit folytonos (időfüggő) esetben ez az integrál határoz meg. A reciprokok miatt nagy létszámok (pl. mai 7mrd fő) szinte nullák, ilyen módon az adódik, hogy a kezdeti populáció nem volt több, mint 10k.

**adaptív evolúció: microcephalia** (mint példa)

- betegséget okoz, túl kicsi fej - életképtelen egyed
- D és nemD típusú gén D:nemD - 70:30% elterjedtség, D közös őse 30k, nemD 990k év
- nukleációs gén: férfiben és nőben anyai és apai kromoszóma =\* (2\*2) = \*4
- $170 \cdot 4 \approx 990$ , nagyságrendileg jó, de ez valójában azt jelenti, hogy közös anyai őse 170k, mindenki közös őse 990k éve
  - MÁS az effektív populáció: 4N fős populáció, 2N nő és 2N fér
  - míg a korábbi esetben N egyed, anyai öröklődés
  - fixálódási idő eltérő = coalescence time (170/990)
  - megj.: férfi Y kromoszóma közös őse 40k+nagyhiba jön ki

**neutrális elmélet:** olyan mutáció, aminek se előnye, se hátránya nincs (Motoo Kimura)

- evolúció során felhalmozódó mutációk nagy része ilyen
- főbb jellemzők:
  - hátrányos mutánsok kiesnek és nem is tudunk róluk
  - előnyös mutánsok nagyon ritkán keletkeznek
  - biokémiai okokból nagyon sok neutrális mutáns van
- szekvenciaváltozás zöme így kb. áll. sebesség, de az evol. sebesség nagyon eltérő lehet
- pl.
  - pl. számítógépprogramban mi az esélye annak, h random átírt karakter jobbá/rosszabbá tesz
  - fehérjék évmilliók alatt optimalizáltak magukat a mutációkkal
  - D-nél előnyös történt (vszg)
  - hemoglobin: hem csoportot rögzít, 1-2 funkciós csoport, könnyebben mutálódik
  - hiszton: rengeteg funkccsop, ha benne történik változás, ritkán lezsjó, mert 'befekszik a DNS árkaiba' annak szerkezetét merevítve, ha elromlik nem passzol bele..
- **nem minél előnyösebb annál gyorsabb, hanem minél inkább mindegy, annál gyorsabb alapon megy**
- Pl.: N tagú populáció amiben van egy neutrális mutálódott egyed

- Végtelen idő után az esélye, hogy a mutáció fixálódik,  $1/N$  - ez minden megjelenő mutációra igaz. Most tegyük fel, hogy ugyanaz a nukleotid kétszer mutálódik.
- Ha a mutáció bekövetkezési valószínűsége  $M$ , és  $1/N$  valószínűséggel fixálódik. Egy generációban a mutánsok száma így  $MN$ , míg ebből amikben a fixálódott a mutáció:  $NM/N=M$ .
- Hamming-távolság: a DNS szekvenciákban lévő különbség,  $\sim$  közös őstől mért távolság (feltéve, hogy a mutáció sebessége kb. állandó, és  $M$  kicsi)  
Ezért 'genetikai óráknak' is szokás tekinteni a neutrális mutációt, hisz nem okoz semmilyen fejlődésre előnyös/hátrányos változást (ezért jogos az állandó sebesség feltételezése). Viszont fajonként más a generációs idő, és tapasztalat, hogy a rövidebb életű állatok mutációs órája gyorsabban jár - de ettől függetlenül ez egy egészen jó modell.

# 3. Előadás - Természetes szelekció

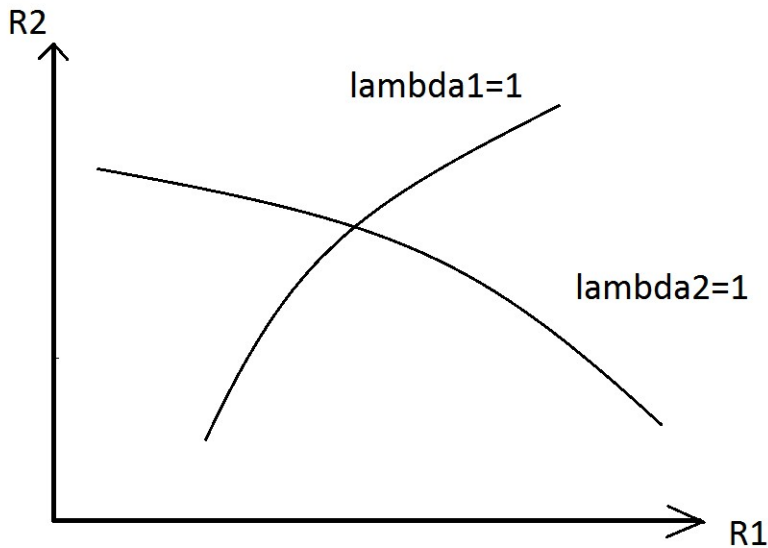
## 1. Darwin - fajok eredete (felolvasás)

- Szerinte a rendszertani besorolásoknak kevésbé van értelme, fajon belül is vannak kis különbségek, minden egyed picit eltér, ha jobban akkor már más fajnak hívják, de a lényegen a katalogizálás nem változtat
- Mértani sor szerint növekedhet a populáció, de ez exp elszállna ( $\sim$  sakktábla-búzaszemek), az létszám viszont finoman változik  $\rightarrow$  sok egyed elpusztul
  - Középkorban kb. működött, akár 8-10 gyerek átlagos családban, 1-2 élte meg a felnőttkort
  - Elefántok példája: 100 évig él, 30-90 év között szaporodik és 6 utódot hoz létre (a két elefánt), 750 év alatt 1.9 millió elefánt kellene legyen (ez most sok vagy valós, BB?)
  - Mindkét példában (elsőben főleg) erős a biológiai visszacsatolás, legfőképp táplálék terén
- Az alkalmazkodás is egy fontos szerepet játszik darwinizmusban: ha például egy virág termését viszi a szél, akkor a termés azért olyan, hogy vigye a szél.

### juhok:

állítás az, hogy bizonyos hegyi fajták 'kihalasztják' egymást.

- $\exists \forall$  juh fajra (i) rá jellemző (és eltérő)  $c_{ei}$  egyensúlyi fűkoncentráció, amin a  $\lambda = \frac{N(t+1)}{N(t)}$  szaporodási ráta 1 és t a generációs idő (TF. diszkrét).
- Egyensúly: a fűkoncentráció annyi legyen, hogy az egyedek száma állandósuljon
- Vegyük a következő egyszerű esetet: Két juh faj, 1 féle táplálék. A 1-es juh fajhoz hozzárendelhetünk egy bizonyos fűkoncentrációt ( $R_1^*$ ), amelyen a faj egyensúlyban van ( $\lambda_1 = 1$ ). Tételezzük fel, hogy a 2-es juh faj, egy magasabb fűkoncentrációnál ( $R_2^*$ ) van egyensúlyban ( $\lambda_2 = 1$ ). Ennek következtében a 2-es juh faj kihál, hiszen az a faj életbenmaradása egy nagyobb fűkoncentrációt igényel. Az esetet az alábbi ábrán jól szemléltethetjük.



- Ábra:  $R$ =Resource, egyfajta táplálék van, tetszőleges kezdeti táplálékmennyiség esetén az a faj fog életben maradni, amelyik hamarabb az egyensúly alá csökken.?? Az ábrán jobbról balra halad az idő - fogy a táplálék összmenyisége.  $T$  pontban a 2. faj növekedési rátája az 1. alá csökken, majd  $R_2^*$  pontban az egyensúly alá kerül. A táplálékot eközben mindketten fogyasztják így csökken, ezért a 2. faj egészen a  $K$  kihalási pontig kényszerül  $\rightarrow$  az 1. beáll az egyensúlyi pontjába - onnan ha ezt úgy definiáljuk, hogy a táplálék mennyiségétől ftgln nem csökken/nő a populáció, akkor attraktor, ha a táplálék tovább fogy, az ő számuk is csökken...
- Ez a Tilman (David Tilman: Resource competition and community structure 1982) féle  $R^*$  szabály. Feltettük, hogy egy fajta táplálék van, minden fajta azon él, egy győztes lesz a kezdeti  $R$ -tól függetlenül

- **kétfajta táplálék:**

- két eltérő forrás (fű és cserje... ),  $R_1, R_2$
- csak a  $\lambda = 1$  görbétet praktikus szemléltetni
- két síkgörbe nagy valószínűséggel metszi egymást, ekkor az a pont, ahol a két faj egymás mellett egyensúlyban élhet
- ha az egyes görbék tengelyekkel párhuzamos egyenesek, akkor a táplálékosztási viszonyok egymástól lineárisan ftgl, az első eset szerint független 'juhrendszert' alkotnak

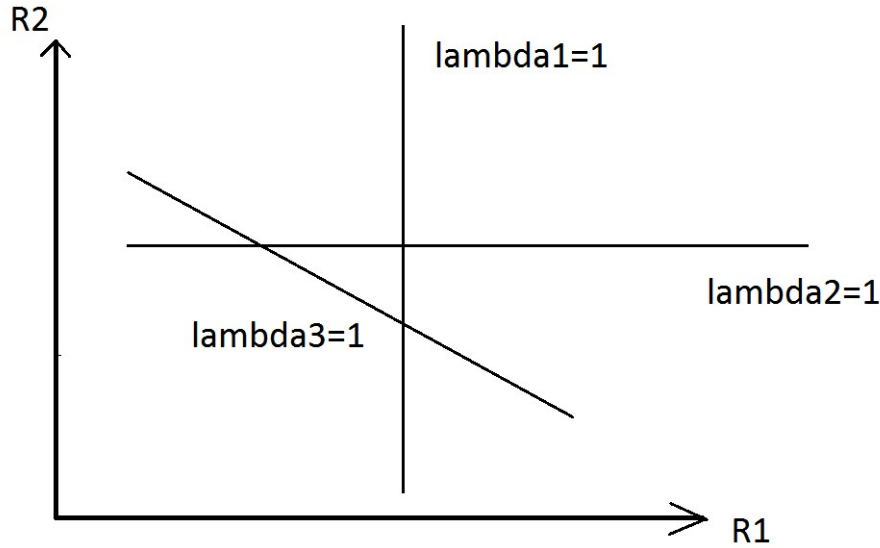
- **magasabbrend**

- Ha van  $R_1, R_2, \dots, R_n$  táplálék, akkor egy  $n$  dimenziós térben lehet ábrázolni az egyensúlyi,  $n-1$  dimenziós hiperfelületeket, melyek metszéspontjai (közelítéssel csak lineáris egyenletrendszer megoldásai) az egyes egyensúlyi állapotok.
- $n=3$  esetén a fajok felületei páronként egy-egy egyensúlyi egyenest határoznak meg, ha ezek metszik egymást, a három faj meg tud egymás mellett élni. Itt nem annyira triviális, hogy mikor melyik eset valósul meg (független pl. ha az egyik juh faj az  $xy$  sík, a másik kettő pedig



egymás 'inverze', pl. forgási paraboloid ami az xy sík fölött/alatt van eltolva, és z irányultságú. Ekkor egymástól függetlenek. [Jól gondolom, és az egyenletrendszer megoldhatósági lehetőségei fogják megadni, hány faj mely fajok élhetnek együtt egyensúlyban? Így van]

- Ha egy éves periódusban vagyunk, de a pl. tavaszi/őszi táplálékigények mások, akkor a  $\lambda$  egyfajta éves átlag, éven belül pedig ezeket külön R-eknek vehetjük
- **összegzés:** egy táplálék esetén egy fog túlélni, kis számú esetén legfeljebb annyi, ahány féle táplálék van
- **niche:** kis fülke a templomban :) / közgáz niche piac, amikor egy gyártó nagyon specifikálja a profilját, ezáltal viszont más piacszegmensekből kiesnek (zenélő piros/lila fogkefebiznisz)
- Absztraktul, a niche, a szabályozó(környezeti) tényezők tengelyei által kifeszített N dimenziós absztrakt térnek azon része(altere), amelyben az adott populáció fennmaradni képes. (! nem tévesztendő össze a topográfiai térrel)
  - niche tengely  $\sim$  ható tényező
  - Ökológiai értelemben táplálékspecifikált egy élőlény.
  - jellemzi a fajgazdagságot (diverzitást)
  - függ a rendelkezésre álló időtől (közép Eu jégkorszak limit, északeu méginkább  $\leftrightarrow$  egyenlítő)
- neutrális megközelítés:  $\lambda(R_i) = \lambda(R_j) \forall i, j$  nincs szelekciós különbség, lényegi tulajdonságokban változás
- **titkosfaj:** pl. van egy madárfej, melyek két eltérő hívóhangot használnak, és a különböző hangot használó madarak csoportja diszjunkt. ez esetben úgy látjuk, hogy a két madárfaj egyforma, 'paramétereik szórása' alapján ugyan annak tűnnek lenni, addig nem tudjuk őket megkülönböztetni, amíg valaki oda nem megy, és el nem kezdi vizsgálni őket ultrahang-detektorral, hogy milyen hangon hívják egymást...
- *kompatatvkizrs:* egy niche-ben egy faj, illetve N féle tápanyag, legfeljebb N faj
- *szablyozvltoz:* minden olyan változó paraméter, amely részt vesz a populáció számának alakulásában (minden hatás, ami hosszú távon egyensúlyba viszi a populációt, vagy akár ki is ölheti)
  - pl. van 2 madárfaj, ami különböző gyümölcsöt esznek, de azonos fajta odúban laknak, amiknek a száma limitált. két gyümölcs két táplálék, lehetnek egyensúlyban, a limit, a szab.változó itt az odúk száma (VAGY MINDKETTŐ? mert végülis a táplálékviszonyok viszik be az egyensúlyba először, de az odúk száma is befolyásolhatja, súlyozhatja azt)
  - Ha az előbbi példában 3 madárfaj lenne akkor az egyik szükségképpen ki fog halni (két merőleges egyenes, egy metszéspont, a harmadik egyenes ezen 0vszg-el megy át, két egyenes metszéspontja fog maradni, ez két fennmaradó fajt jelent)



- Fák egy hegyoldalon: hegyalja, közepe, hegytető. itt szabványozó: táplálék, víz, hőmérséklet... a magasság, T nem, mert az nem változik, azt a rendszer fixen adja - globális paraméterek a lokálissal szemben  
ez így kicsit indefinit, a nich folytonosan oszlik el
- Másik kvázifolytonos példa niche: magevő madarak, kicsi, közepes és nagy magokra specializálódtak, de ezek méretei is eltérnek, ezért az egyes magméreteket jelenti nichek átfednek

Kicsit formalizáljuk az eddigieket  
Az egyensúlyi egyenlet:

$$\lambda_i(\{R_j\}_{j=1}^D) = 1 \quad \forall i \in \{1, 2, \dots, l\} \quad (10)$$

Ez összesen  $l \cdot D$  egyenlet, ha  $D \leq l$ , akkor van az egyenletrendszernek egyértelmű megoldása.  $D$  a szabályozó tényezők száma egy  $N_i$  egyedszámú populációban, ahol  $l$  faj van - a fajokat  $i$  indexeli.

$$\dim R = D \quad (11)$$

$$\lambda_i(\underline{R}, \underline{\epsilon}) = 1 \quad (12)$$

$\underline{R}$  és  $\underline{\epsilon}$  közigazvektor, utóbbi a nem visszaható külső tényezőket jelenti. De igazából  $\underline{R}$  függ  $\underline{N}$ -től:  
\underline{R}

$$\lambda_i(\underline{R}(\underline{N}), \underline{\epsilon}) = 0 \quad (13)$$

$$\sum_j \frac{\partial \lambda_i}{\partial \underline{R}} \frac{\partial \underline{R}}{\partial N_j} dN_j + \frac{\partial \lambda_i}{\partial \underline{\epsilon}} d\underline{\epsilon} = 0 \quad (14)$$

$$\sum_j A_{ij} dN_j + \frac{\partial \lambda_i}{\partial \underline{\epsilon}} d\underline{\epsilon} = 0 \quad (15)$$

$$dN_j = \sum_i A_{ji}^{-1} + \frac{\partial \lambda_i}{\partial \underline{\epsilon}} d\underline{\epsilon} \quad (16)$$

$$A_{ij} = \mathbf{S}_i \mathbf{I}_j \quad (17)$$

$$(18)$$

Kicsit pontosabban, mi micsoda:

$$\mathbf{S}_i = \frac{\partial \lambda_i}{\partial \underline{R}} \quad (19)$$

$$(\mathbf{S}_i)_j = \frac{\partial \lambda_i}{\partial R_j} \quad (20)$$

$$\dim(S) = \dim(I) = l \quad (21)$$

$$\mathbf{I}_j = \frac{\partial \underline{R}}{\partial N_j} \quad (22)$$

$$A = \begin{pmatrix} \mathbf{S}_1 \mathbf{I}_1 & \mathbf{S}_1 \mathbf{I}_2 & \cdots & \cdots & \mathbf{S}_1 \mathbf{I}_l \\ \mathbf{S}_2 \mathbf{I}_1 & \mathbf{S}_2 \mathbf{I}_2 & & & \\ \vdots & & \ddots & & \\ \vdots & & & \ddots & \\ \mathbf{S}_l \mathbf{I}_1 & & & & \mathbf{S}_l \mathbf{I}_l \end{pmatrix}$$

Ha A invertálható (determinánsa nem nulla), akkor rendben. Ha 0-hoz nagyon közeli, akkor a paramétereiben ( $R, \epsilon$ ) egy kicsi változás  $N$ -ben már nagyon nagy változást okoz, ez pedig nem túl realiztikus.

Megj: pl ha  $S_1 = S_2$ , akkor már a mátrix nem invertálható. Tehát az összes  $\underline{S}, \underline{I}$  független kell, hogy legyen.

## 4. előadás

- diszkrétén exp növő populáció leírása

$$N_{i+1} = \lambda N_i \quad (23)$$

$$N_i = \lambda^i N_0 \quad (24)$$

- folytonos modell

$$\frac{dN(t)}{dt} = bN - dN = rn \quad (25)$$

$$r = b - d \quad (26)$$

$$N(t) = N_0 e^{rt} = N(0) e^{t/\tau} \quad (27)$$

- $d \cdot dt$  annak a valószínűsége, hogy a  $dt$  idő alatti elhalozás,  $d$  a halálozási ráta
- $b \cdot dt$  annak a  $dt$  alatti születés valószínűsége,  $b$  a születési ráta
- $[b]=[d]=1/\text{idő}$
- $\tau$  jellemző 'relaxációs' idő
- ha  $r > 0$ ,  $N(t)$  divergens, ha  $r < 0$ , konvergens
- ez egy igen egyszerű modell, mégcsak  $b, d$  nem is időfüggő (olyan alapvető és egyszerű modell evolúcióban, mint mechanikában a tehetetlenségi mozgás, majd kiterjesztjük szépen...)

- **kemosztát példa:** egy edényben cukros víz és belőle táplálkozó baciok vannak. benn keveredik (pl. mágneses keverő) az oldat, míg egy csővön további cukros víz áramlik be, és van kiáramlási lehetőség is.
  - bent szaporodik ( $b$ ) vagy kikerül ( $d$ ) = mi a kérdés, mit akarunk vizsgálni? csak azt, ami a tartályban van, vagy érdekel a halálozási ráta - kiáramlás is?
- **replikátor:** olyan rendszerek, melyek önmagukat reprodukálják (többször).
  - kristályszerkezetek nem ilyenek, replikátor „semmiből” nem keletkezik, míg a kristályosodás megfelelő termo feltételek mellett magától (is) megindulhat (fagyás túlhűtés stb.)
  - Legyenek A és B egy-egy replikátor:

$$N_{i+1}^A = \lambda_A N_i^A \quad N_i^A = \lambda_a^i N_0^A \quad (28)$$

$$N_{i+1}^B = \lambda_B N_i^B \quad N_i^B = \lambda_b^i N_0^B \quad (29)$$

$$\frac{N_i^A}{N_i^B} = \left( \frac{\lambda_A}{\lambda_b} \right)^i \frac{N_0^A}{N_0^B} \quad (30)$$

Ebben a kétreplikátoros rendszerben a rendszer ún. fitness paramétere a  $\lambda_A/\lambda_B$ . Ha ez nagyobb, mint 1, a populációk aránya végtelen, ha kisebb 1-nél, akkor 0 (az egyik faj túlsúlyba kerül). Most nézzük meg ugyan ezt folytonos modellben:

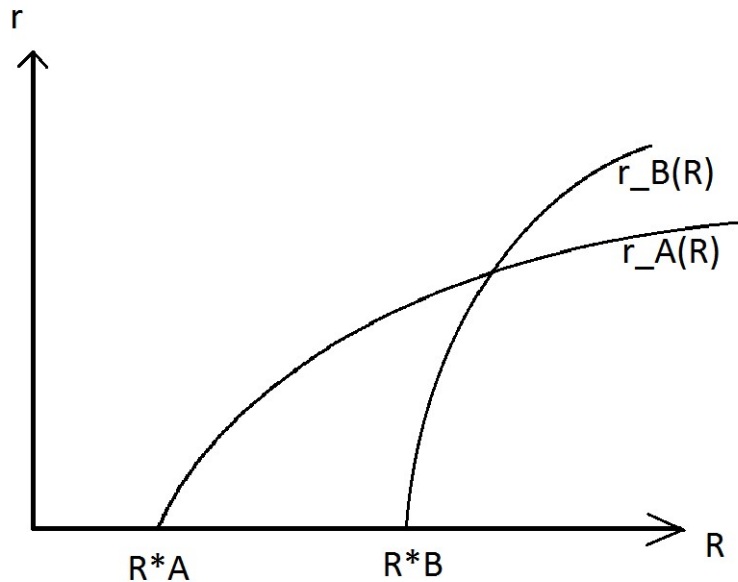
$$\frac{d \frac{N^A(t)}{N^B(t)}}{dt} = \frac{\dot{N}^A - \dot{N}^B N^A}{(N^B(t))^2} = \frac{1}{N^B} \frac{dN^A}{dt} - \frac{N^A}{(N^B)^2} \frac{dN^B}{dt} = \frac{N^A}{N^B} (r_A - r_B) \quad (31)$$

$$def : \tag{32}$$

$$\frac{dN^i}{dt} = N^i r_i \quad i = A, B... \tag{33}$$

$$\frac{N^A(t)}{N^B(t)} = \frac{N^A(0)}{N^B(0)} \cdot e^{(r_A - r_B)t} \tag{34}$$

Jelen folytonos esetben a fitness definíciója:  $r_A - r_B$ . A populációk aránya időben végtelenhez tart, ha a fitness pozitív, míg nullához, ha negatív. Az arányban természetesen fontos A és B sorrendje, melyiket melyikhez viszonyítjuk.



- **Korlatos modell** - logisztikus növekedés

$$r(N) = r_0 - \alpha N \tag{35}$$

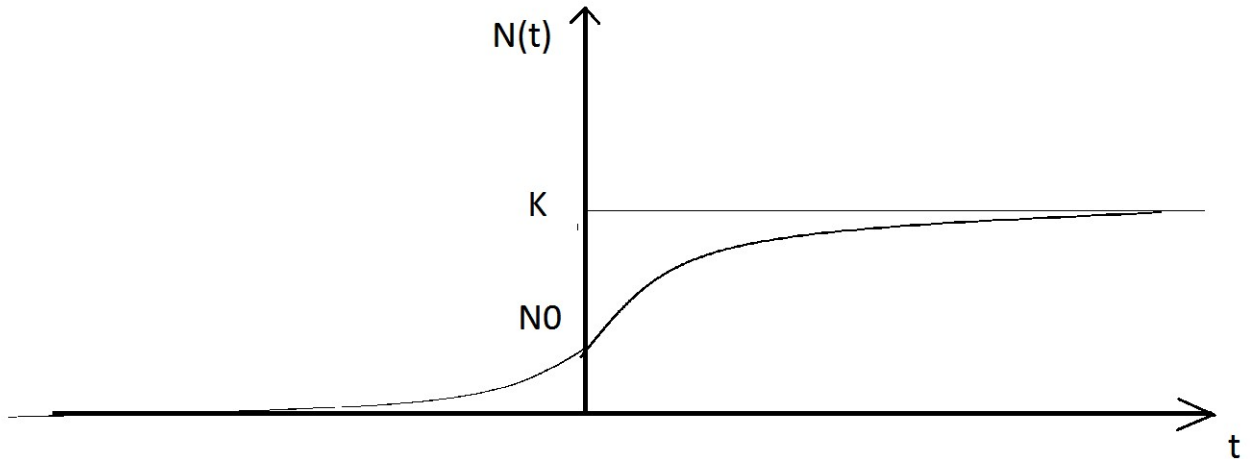
Ahol  $r_0$  a kezdeti növekedési ráta,  $\alpha$  arányossági tényező,  $N/K$  az eltartóképesség,  $K$  az egyensúlyi egyedszám.

$$\frac{dN}{dt} = r(N) = r_0 \left(1 - \frac{N}{K}\right) \tag{36}$$

$$\frac{dN}{\left(1 - \frac{N}{K}\right)} = r_0 \cdot dt \quad \text{integrálva}$$

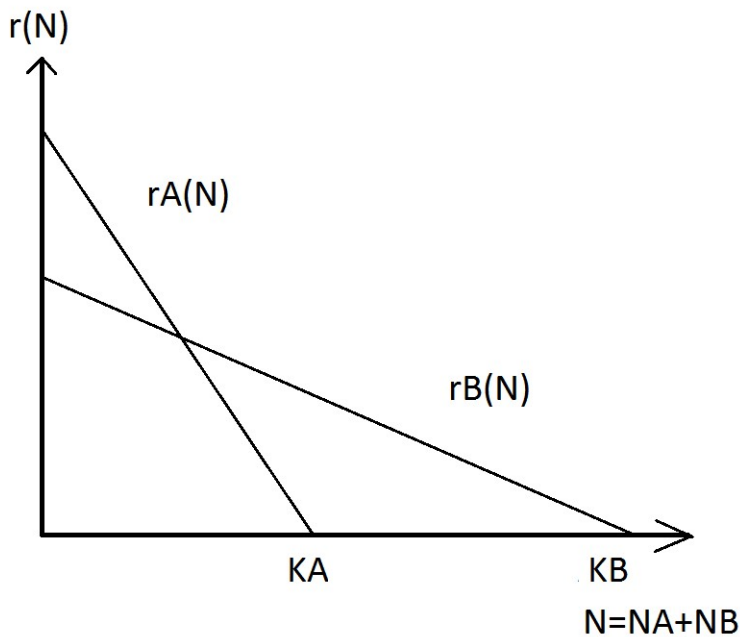
$$N(t) = \frac{N_0 e^{r_0 t}}{1 - \frac{N_0}{K} + \frac{N_0}{K} e^{r_0 t}} \tag{38}$$

Ha  $t$  végtelenhez tart, a populáció száma  $K$ -hoz, ami nem meglepő (de konzisztenciaellenőrzésre nem rossz). A függvény exp. nő, majd bekonvergál  $K$ -hoz.



Lehet olyan, pl. diszkrét időben is modellezni, csak matekja nehezebb  
 - Lehet ez a függvény kváziszinuszos, pl. sáskahad hirtelen elszaporodik (sok élelem), majd annyira gyorsan elszaporodik, hogy fel is éli a felgyűlt sok élelmet és éhínség lesz, visszazuhan a populáció... majd akumulálódik a táplálék és újra robban a népesség. (késleltetett DE)

- **Két logisztikus:**



Ugyanaz a két faj tápláléka, az A előbb csökken egyensúlyi létszámra, a táplálék tovább fogyatkozik, ez kihal, B győz és marad egyensúlyi állapotban.  
 Ez az R-r kapcsolat pesszimizációs elv, és ekvivalens a korábbi  $R^*$  szabállyal.

**Lotka-Volterra modell:** logisztikus modell több fajra

- **Lotka-Volterra egyenlet:**

$$r_i = r_{0i} - \sum_{j=1}^L a_{ij} N_j \quad (39)$$

$$\underline{r} = \underline{r}_0 - (a\underline{N}) \quad (40)$$

Ebből:

$$\frac{dN_i}{dt} = r_i(\underline{N})N_i \quad (41)$$

Ahol  $i$  a fajindex,  $L$  az összes faj száma,  $a_{ij}$  kompetíciós e.h., a komp.mátrix. Vigyázat, a szumma mindig ki van rva (nem használunk  $E$  konvenciót), az  $i$  sosem összegzőindex! A fenti  $L$ - $V$  képletben a szummás tag az  $L$  dimenziós  $(a\underline{N})$  vektor  $i$ -edik komponense.

Ha az  $a_{ij}$  versengési tag nagy, akkor az  $i$ -edik elől  $j$ -edik sokat eleszik. Ha az együttható  $0$ , akkor nincs versengés. Általában  $a_{ij} \neq 0$  míg  $a_{ii} > 0$ .

• **A modell  $L=2$  esetén**

$$r_1 = r_{01} - a_{11}N_1 - a_{12}N_2 = r_{01} \left( 1 - \frac{N_1 + \alpha_{12}N_2}{K_1} \right) \quad (42)$$

$$r_2 = r_{02} - a_{21}N_1 - a_{22}N_2 = r_{02} \left( 1 - \frac{N_2 + \alpha_{21}N_1}{K_2} \right) \quad (43)$$

$$K_1 = \frac{r_{01}}{0_{11}} \quad K_2 = \frac{r_{02}}{0_{22}} \quad (44)$$

$$\alpha_{12} = \frac{a_{12}}{a_{11}} \quad \alpha_{21} = \frac{a_{21}}{a_{22}} \quad (45)$$

$$(46)$$

Itt létezik kölcsönös invázió: míg az egyik egyensúlyban van, a másik el tud kezdeni növekedni és 'megtámadja' az egyensúlyi populációt. A fajokra nézve ha ez felcserélési szimmetriát is tud, akkor együtt tudnak élni.

– *1. egyensúly:*  $r_1 = 0$  (1. egyensúlyban)  $N_2 \approx 0$  (nagyon kicsi). Kérdés, fel tud-e nőni a populáció:

$$r_2 = r_{02} \left[ 1 - \frac{\alpha_{21}K_1}{K_2} \right] > 0 \quad (47)$$

$$\frac{K_1}{K_2} < \frac{1}{\alpha_{21}} \quad (48)$$

– *2. egyensúly:*  $r_2 = 0$  (2. egyensúlyban)  $N_1 \approx 0$  (nagyon kicsi). Kérdés, fel tud-e nőni a populáció:

$$r_1 = r_{01} \left[ 1 - \frac{\alpha_{12}K_2}{K_1} \right] > 0 \quad (49)$$

$$\alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2} \quad (50)$$

– A  $LV$  egyenletből  $L=2$ -re így megkaptuk az egyes egyensúlyi feltételeket. Ha mindkettő teljesül, kölcsönösen meg tudnak élni egymás mellett:

$$\alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2} < \frac{1}{\alpha_{21}} \quad (51)$$

$$\alpha_{12}\alpha_{21} < 1 \quad (52)$$

$$\frac{a_{12}a_{21}}{a_{11}a_{22}} < 1 \quad (53)$$

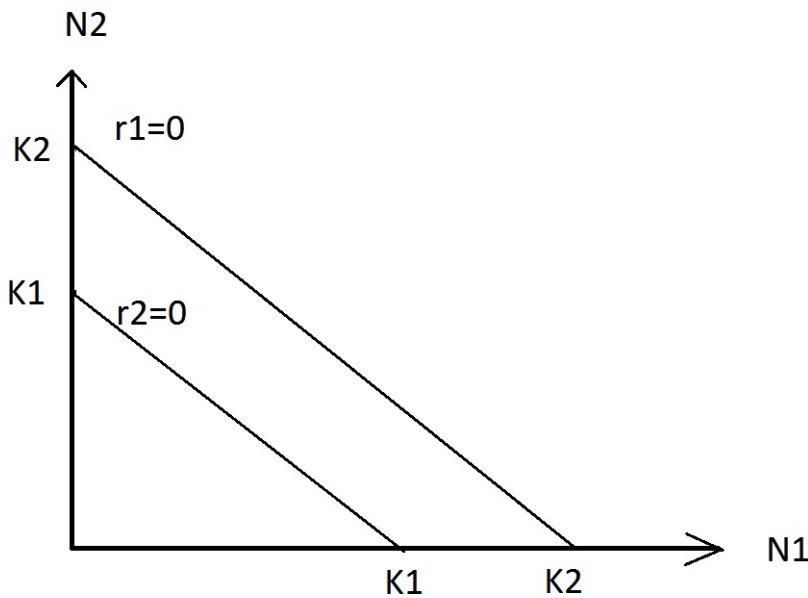
$$\det(a) > 0 \quad (54)$$

A fenti formulák egyformán a kölcsönös együttélést \lejelzik. Érdekes észrevenni, hogy itt  $a$ -nak van inverze (múlt óra végének fényében...). Ha egymást nagyon gyilkolja a két faj, akkor  $a_{12}$  és  $a_{21}$  nagyobb, mint  $a_{11}$  és  $a_{22}$ , akkor nincs egyensúly.

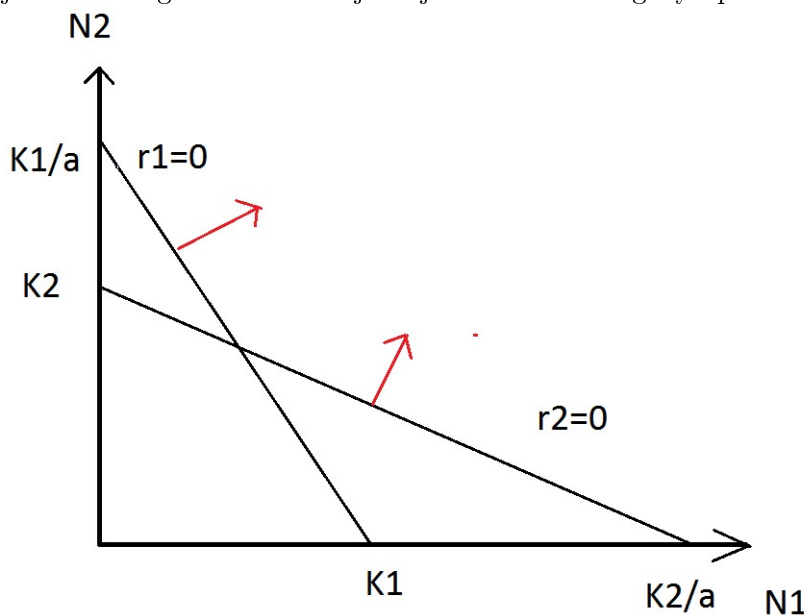
– ritka előny: ha az, hogy ritka ( $N$  kicsi) előnyt jelent (fel tud nőni)

- Legyen  $a_{11} = 1, a_{12} = a_{21} = \alpha$ .
  - ekkor  $\alpha_{12} = \alpha_{21} = \alpha^2 < 1$  amiből  $a_{12} = a_{21} < 1$
  - $r_i = r_{i0} - N_i - \alpha N_i$

–  $\alpha = 1$  nincs együttélés



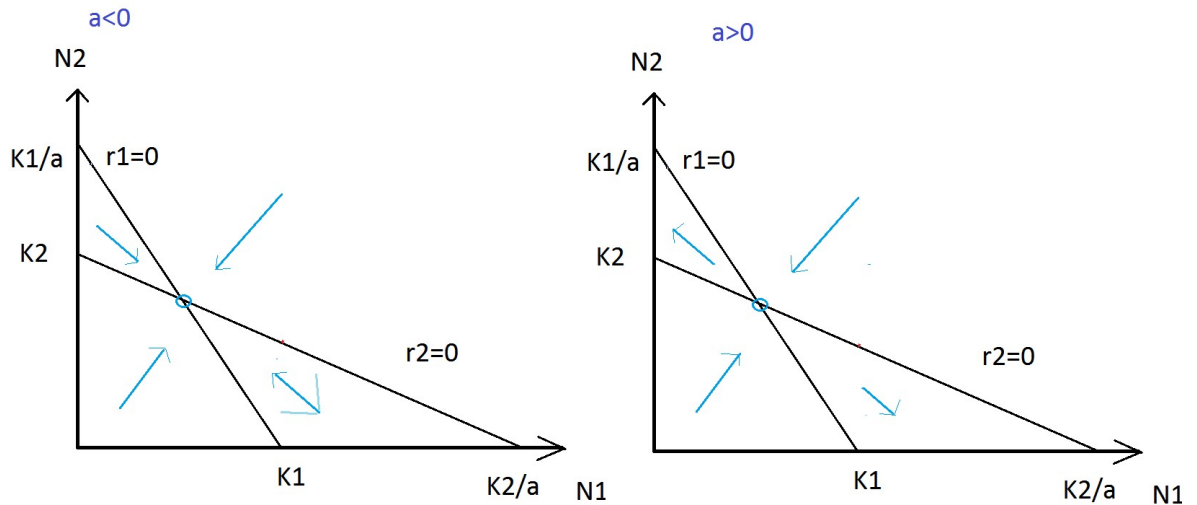
–  $\alpha < 1$  lesz metszéspont, mindkét faj saját létszámától függ jobban: a piros nyíllal jelölt, adott fajhoz tartozó grad vektor a saját fajához tartozó tengellyel párhuzamos komponense a nagyobb.





Elvben nem kizárt (de fizikai megfontolások!), hogy negatív  $N_1$ -re adódjon a metszéspont. Ezt kizárja, ha a fenti egyensúlyi feltétel ( $\det a > 0$ ) teljesül.

- Egy populáció (logiszt.) állapota hogyan változik, ha valamilyen külső feltétel módosul, pl. lehűlés. Az egyensúlyi létszám arányos  $r_0$ -val, ami csökken, ha kevesebb a táplálék, így csökken a  $K$  is.  $K$  definíciója, hogy az egyensúlyi populációt adja, amikor pont annyi élelem van, amennyi fogy, ezért nem igaz, hogyha csökken a hőmérséklet, előbb-utóbb kihal a populáció. (Mert kevesebben lesznek, de fajlagosan több táplálék marad, az nem valószínű, hogy a táplálék abban a tempóban fogy, mint ahogy ők. Ha meg dinnyét esznek és minden dinnye megfagy egy hét alatt, akkor vissza).
- Az alábbi ábrán a ritkaság előnyösségét teszteljük voltaképpen. A kék nyilak azt jelzik, hogy adott  $(N_1, N_2)$  kezdőállapotra merre fog mozdulni a populáció, ha  $\alpha > 1$ . Ha kisebb, mint 1, akkor a fordítottja történik. A folyamatot a (38-40) egyenletek jellemzik. Azt látjuk, hogy ha mindkét fajból kevés van, akkor a metszéspont instabil attraktor lesz, mert picit kibillentve elcsúszhat az egyensúly. A  $< 0$  esetben viszont minden esetben stabil.



# 5. Előadás

Az előző óra végéhez:

$$r_1 = r_{01} - a_{11}N_1 - a_{12}N_2 = r_{01} - \underline{a}_1 \underline{N} \tag{55}$$

$$r_2 = r_{02} - a_{21}N_1 - a_{22}N_2 = r_{02} - \underline{a}_2 \underline{N} \tag{56}$$

$$\underline{a} = \begin{pmatrix} a_{11} & a_{12} \\ a_{21} & a_{22} \end{pmatrix} \underline{N} = \begin{pmatrix} N_1 \\ N_2 \end{pmatrix} \quad \underline{a}_1 = \begin{pmatrix} a_{11} \\ a_{12} \end{pmatrix} \quad \underline{a}_2 = \begin{pmatrix} a_{21} \\ a_{22} \end{pmatrix} \tag{57}$$

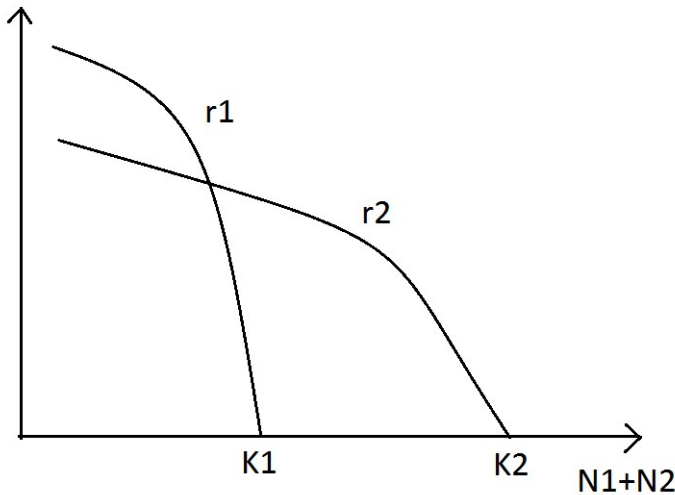
Ilyen jelölésekkel is leírhatjuk az N 'helyvektor' által leírt r görbék alakulását az a mátrix különféle elemeire.

- Ism.: egyensúlyi állapot  $K_i = \frac{r_{0i}}{a_{ii}}$  a populációméret, együttéléshez  $\alpha_{12} < \frac{K_1}{K_2} < \frac{1}{\alpha_{21}}$ .
  - Ha  $\det(a) > 0$ ,  $\underline{a}_1 \underline{a}_2 = |\underline{a}_1| |\underline{a}_2|$
  - $\alpha_{12} \alpha_{21} = 1$ , ha  $\alpha_{21} = \alpha_{12} \rightarrow K_1 = K_2$ . Ebben az esetben:

$$r_1 = r_{01} - a_{11}(N_1 + N_2) \tag{58}$$

$$r_2 = r_{02} - a_{22}(N_1 + N_2) \tag{59}$$

Azaz csak az összlétszám számít! Van együttélés, ha a két egyensúlyi populációszám ( $K_i$ ) egyenlő. Másképpen (ábra) a nagyobb K nyeri a versenyt, ha nincs nagyobb, akkor neutrális együttélés valósul meg, a kezdeti létszám arány megmarad, befagy (<-> kísérlet növényekkel, stabil egyensúlyba kerül a keverék, de az arány változott - nem neutrális).



A L-V modell lineáris, de ez nem törvényszerű, csak jól kezelhető, praktikus. A fenti egyensúlyi leírások viszont kihasználták a linearitást (pl.  $\det a > 0 \dots$ ). Általában és valójában viszont r és N vektorok között tetszőleges kapcsolat fennállhat, viszont leginkább a fixpont körül érdekel minket a rendszer viselkedése, ott pedig közelíthetünk lineárisan. Ha lineárisan közelítünk, akkor a lineáris L-V modell is jöhet. De pl. kölcsönös invázió nem valósítható meg, mert ahhoz közel 0-ról indul valamely N komponens (faj létszám), ami viszont általában elég távol eshet a fixponttól, ahol érvényes a linearizálás, így a 0 körüli értékre nem.

- Vizsgáljuk az egyensúlyt ha  $\mathbf{N}$  faj van, míg a szabályozó tényezőket  $\mathbf{R}$  jelöli, az egyéb tényezők  $\mathbf{E}$ .

$$\mathbf{r}(\mathbf{R}(\mathbf{N}), \mathbf{E}) = 0 \quad (60)$$

$$a = -\frac{\partial \mathbf{r}}{\partial \mathbf{n}} = -\frac{\partial \mathbf{r}}{\partial \mathbf{R}} \frac{\partial \mathbf{R}}{\partial \mathbf{n}} \quad (61)$$

Az a mátrixnál konvenció a -1 szorzó. A fajokat indekkeljük i,j-vel 1-től L-ig.

$$a_{ij} = -\frac{\partial r_i}{\partial n_j} - \frac{\partial r_i}{\partial \mathbf{R}} \frac{\partial \mathbf{R}}{\partial n_j} = \mathbf{I}_i \mathbf{S}_j \quad (62)$$

- $\mathbf{I}_i$ : az i-edik fajhoz tartozó impakt vektor, növekedési rátával arányos (hogyan hatnak rá a szabályozó tényezők)
- $\mathbf{S}_j$ : a j-edik fajhoz tartozó szenzitivitás vektor, mennyire terhelik az egyes fajok a szabályozó faktorokat (~forrásokat)

- Ha  $D=L$  ahol  $L$  a fajok száma és  $\dim \mathbf{R} = D$ . Legyen  $\mathbf{I}$  a  $b f \mathbf{I}_i$  vektorok egymás alá 'fektetésével' kapott négyzetes mátrix, míg  $\mathbf{S}$  az  $\mathbf{S}_j$  vektorok egymás mellé 'állításával kapott'. Ekkor igaz:

$$\det a = (\det \mathbf{I})(\det \mathbf{S}) \neq 0 \rightarrow \det \mathbf{I} \neq \det \mathbf{S} \neq 0 \quad (63)$$

Ez a determinánsokra vonatkozó egyensúlyi feltétel azt jelenti, hogy a fajonkénti  $\mathbf{I}_i$  és  $\mathbf{S}_j$  vektorok lineárisan függetlek.

- Vissz az egyensúlyi egyenlethez:

$$-a \frac{\partial \mathbf{r}}{\partial \mathbf{n}} d\mathbf{n} + \frac{\partial \mathbf{r}}{\partial \mathbf{E}} d\mathbf{E} = 0 \quad (64)$$

$$d\mathbf{n} = a^{-1} \frac{\partial \mathbf{r}}{\partial \mathbf{E}} d\mathbf{E} \quad (65)$$

Itt már észrevettük, hogy az inverzben, mert benne szerepel az  $1/\det$  a szingularitás van, azaz ahogy 0-hoz tart a  $\det a$ , végtelenhez a  $d\mathbf{n}$ , túl kicsi változásra  $\mathbf{E}$ -ben (pl. hőmérséklet) valószínűtlenül nagy változás a populációban.

- Ha  $D > L$ ,  $\mathbf{I}$  mátrix mérete  $L \times D$  (sor-oszlop), míg  $\mathbf{S}$  mátrix mérete  $D \times L$  (és így visszakapjuk, hogy a  $L \times L$ -es).

Ha van 3 féle táplálék, de csak 2 féle faj, akkor szignifikáns vizsgálatokhoz elég a 2 féle táplálékot vizsgálunk, ezáltal  $\mathbf{I}$  és  $\mathbf{S}$ -ből képezhetünk egy-egy alacsonyabb dimenziójú altérbe:  $\mathbf{I}^*$ ,  $\mathbf{S}^*$ . Ezekben az alterekben a dimenzióknak megfelelő paralelepipedon térfogatát fejezik ki az adott mátrixok determinánsai:

$$\det a = (\det \mathbf{I}^*)(\det \mathbf{S}^*) \leq V_I V_S \quad (66)$$

- Ha  $D < L$ , a vektorok lineárisan függetlenek, így az  $\mathbf{I}$   $\mathbf{S}$  mátrixoknak is vannak ilyen sorai, amiből következően a determináns 0.

## Kompetíciós elmélet - történeti áttekintés

- Thomas Malthus: alapesetben minden populáció exp jelleggel növekszik
- Darwin: a növekedés szükségképpen korlátokba ütközik.
- Gause: fajok együttélésének feltétele az ökológiai differenciálódás
- Lotka, Volterra: a lineáris modell
- Grinnel, Elton: ökológiai niche fogalmának bevezetése, egy nicheben *természetesen* csak egy faj lehet.
- Hardin: kompetitív kizárás: terepen nem igazolódik, fő gond, hogy túl bizonytalan, indefinit alapfogalmakra épít (rokonsági viszonyok, faji különbözőségek). / közlegelők tragédiája tanmese
- MaxArthur: már vizsgált r-K stratégia
- Grime: korábbi r-K stratégiát kiterjesztve RKS stratégia:
  - S=stressz: eredendően rossz életkörülmények, azokhoz alkalmazkodik, pl. hideghez, szárazsághoz, kevés faj lassan fejlődik
  - R=zavar: hirtelen a fentiben zavar lesz, vagy akár jobb körülmények esetén is, időközönként az egész elusztul (pl. leég az erdő), és a csekély kezdeti forrásokból ők elszaporodnak, jellemzően gazok. versenyezni, hosszabb távon rossz körülmények között megélni nem képesek, ezért nagyobb karakterisztikus időn a következő katasztrófa előtt elvesztik jellemzően elsőségüket, kiszorulnak.
  - K=kompetitív: itt a legjobb versenyző győz, nem szélsőségesen rosszak a körülmények, nincsenek kataklizmák
- Clesson: fluktuáló környezet elmélete. statisztikai alapok, időben állandó paraméterekkel - átlagos növekedési ráta a meghatározó
- Tilman: növényi kompetíció, R\* szabály. Grime nagy ellenfele, aki javbasolja ellenpéldának: van egy víz R tápláléksűrűséggel, és benne néhány különböző fa. ezek körül tekintsünk egy-egy V térfogatot, melyből fogyasztanak a fák, csökken a koncentráció - a képzeletbeli leválasztási falon át pedig diffundál be (matekkal korrektül leírták). Ekkor nem fogja egyik fa sem kihalsztani a másikat, hiába él meg kisebb koncentráció mellett... ezzel viszont a baj: szaporodást nem veszi figyelembe, pedig az úgymond van.

L-V modell még egy példa: vizsgáljunk egy  $n_i(x_i)$  kvázifolytonos függvényt, ha  $x$  értékek egy-egy csőr-méretet jelentenek (ami alkalmazkodott a táplálékhoz), míg  $n$  az adott csőrrel élő egyedszámot. Versenyezzen most ily módon  $x_i, x_j$ . Tegyük fel Gauss-eloszlást:

$$a_{ij} = e^{-\frac{(x_i - x_j)^2}{2\sigma^2}} \quad (67)$$

$$r_i = r(x_i) = r_0(x_1) - \sum_{j=1}^L a_{ij}n_j \quad (68)$$

Próbatöltéses analógiára folytonos eloszlással modellezve:

$$r(x) = r_0(x) - \int a(x-y)n(y)dx \quad (69)$$

Várakozás: együttélő madárfajok csőrmérete kül. legyen, jelentősen a  $\sigma$ -hoz képest, ami a specializálódottsággal arányos. Egyensúlyban minden  $x$ -re akkor van a rendszer, ha  $r(x)=0$  (pl. (27) formula  $N(t)$ )

időben áll.). Ekkor észrevesszük, hogy két függvény konvolváltja szerepel a jobboldalon. (A végtelen tartományra vett integrálás nem teljesen korrekt, de a végtelenben feltehetjük, hogy 0 a függvényünk [kicsit mintha kompakt tartójú lenne])

$$r_0(x) = \int_{-\infty}^{\infty} a(x-y)n(y)dy \quad (70)$$

$$r_0 = a * n \quad (71)$$

$$(72)$$

Az utóbbi kifejezés Fourier-térben sima szorzatként:

$$\tilde{r}_0(z) = \tilde{a}(z)\tilde{n}(z) \quad (73)$$

$$\tilde{a}(z) \propto e^{-\frac{z^2}{2}\sigma^2} \quad (74)$$

$$r_0(x) \propto e^{-\frac{x^2}{2\omega^2}} \quad (75)$$

$$\tilde{r}_0(z) \propto e^{-\frac{z^2}{2}\omega^2} \quad (76)$$

$$\rightarrow \quad (77)$$

$$\tilde{n}(z) = \frac{\tilde{r}_0(z)}{\tilde{a}(z)} \propto e^{-\frac{z^2}{2}(\omega^2-\sigma^2)} \quad (78)$$

$$n(x) \propto e^{-\frac{x^2}{2(\omega^2-\sigma^2)}} \quad (79)$$

Az  $n$  félértékszélessége  $\sqrt{\omega^2 - \sigma^2}$  míg az  $a$  függvényé  $\sigma$ . A növekedési ráta félértékszélessége ezen félértékszélességek négyzetösszege (sokkal jobban szétterül a Gauss).

# 6. előadás

- kezdés történeti áttekintéssel -

**Mayr:** biológiai faj definiálta (ma is sok, nem kizárólag diszjunkt def.). Szerinte két fő út a def-hez: különbségek kategorizálása (de ez elég határozatlan, értelmetlen, 'miben' különbözünk a csimpázoktól, pl.). A másik pedig a faj fogalmának pontosabb megfogása. Ez alapján *azonos biológiai fajba tartozó egyedek képesek közös utód létrehozására*.

**Tilman** '07-es cikke: fák 'életkörülményeiről'

- Felvesz vizet és CO<sub>2</sub>-t, fotoszintézissel szénhidrogéneket állít elő, talajból vízben oldott N-vel pedig fehérjéket készít (+ vesz fel és beépít nyomelemeket)
  - CO<sub>2</sub> nem szabályozótényező, mert egy kis növénypopuláció nem befolyásolja érdemben a globális arányt (a bioszféra nem ilyen, ott már nyilván számít!!).
  - A víz már szabályozó, függ attól, hogy mennyi van körülötte a talajban, hogy mennyit szívott fel belőle.
  - A napfény mennyiségének eloszlása viszonylag homogén, az eső kevésbé. Ahol kevés eső van, ott alkalmazkodás (gyökérzet, kaktuszok), verseny. Ha van elég víz, akkor már egymással a napfényért versenyeznek - elég a víz ahhoz, hogy nagy fák nőjenek. Itt egyensúlyt kell találniuk a magasságukkal: felvett/pumpált víz és benne tápanyagok vs. magassággal szerzett előny (+napfény)
- **1. kísérlet:** szabályozó tényezők a víz(nitrát), és a napfény intenzitása
  - Tápanyag szegény+gazdag talaj keverékével változik a talaj N tartalma, amiből a bacik nitritet gyártanak
  - Mérték a magasságot, össztömeget, intenzitást a talajszinten (~ mennyire dús), R\* a nitráttartalom függvényében.
  - Fentiek alapján a mért grafikonokról leolvashatóak az egyes egyensúlyi állapotok, amikre beállt a rendszer. Ezek alapján az egyensúlyi görbék is meghatározhatóak, mérési hiba miatt azok 'burkolóját' érdemes tekinteni -> a sáv fölött növekszik, alatta kihal. Így össze is lehet hasonlítani az egyes fajokat. Ezt meg is tették, ki is jött, hogy a kisebb N- és fényigényűek élnek meg jobban, kihalszta a másikat. Ha az egyensúlyi görbék metszik egymást, van közös egyensúlyi pont, amin megvalósul az együtélés. A kísérletek ezt is alátámasztották. 4 növényt összeengedve csak kettő élt túl.
  - Úgy tűnik, Tilman kísérletileg bizonyította a modelljét. Ellenérv lehet, hogy valóságban 2-4 fajból álló rendszer nincs, inkább több 100 féle fa. De ez egy modell (def), és jelenleg jobbat nem tudunk.

**L-V modell:** vissza a niche-tengely menti vizsgálathoz (x,y-val paraméterezve, ezek szab.tényezők).

n a populációszám, r a fitness függvény (korábbiak), a(x-y) z L-V modell kompetíciós paramétere ha x és y verseng:

$$\frac{dn(y)}{dt} = r(y)n(y) \quad (80)$$

$$r(y) = r_0(y) - \int_{-\infty}^{\infty} a(y-x)n(x)dx \quad (81)$$

$$(82)$$

Tegyük fel Gauss-t:

$$r_0(y) = e^{-y^2/(2\sigma^2)} \quad (83)$$

$$a(y-x) = e^{-(x-y)^2/(2\omega^2)} \quad (84)$$

$$r_0 = a * n \quad (85)$$

$$\tilde{r}_0 = \tilde{a} \cdot \tilde{n} \quad (86)$$

$$n(x) = e^{-\frac{x^2}{2(\sigma^2-\omega^2)}} \quad (87)$$

Fontos, hogy  $\sigma^2 > \omega^2$  különben nem lehetne inverz F trafózni, a nevező nagyon gyorsan nullához tartana. Ehhez a számlálónak még gyorsabban kell nullához tartania

- $r_0$ -t perturbáljuk egy éles Gaussal, akkor az F transzformált diszkrét 'frekvenciákra' bomlik, ez megfelelő a különélő fajoknak, amik nem halnak ki.
- $r(y)$ : két függvény különbségéből áll elő, melyeknek maximumuk van, de ez skálázódhat úgy, hogy az eredménynek már minimuma legyen. A fitness minimum azt jelenti, hogy bár a legtöbb van egy táplálékból, ezért azt eszi mindenki, mégis fogynak, mert mindenki azt eszi ezért az fogy a legjobban -> populáció fitness minimumba viszi saját magát (adaptív dinamika). Elsőre kicsit fura, mert a fitness alavetően nő (és ez megszokottabb), aztán átcsap minimumba.

*allopatrikus populáció*: térben szeparálódik egy faj, és a függetlenül (de párhuzamosan) zajló evol miatt lesznek új fajok (Galapagosz-szigetek pintyei). Ellenrkvént a Viktória-tóban megfigyelt bölcsőszájú halak esete, egy helyen gyorsan fok faj létrejön térbeli szétválás nélkül, és biztosan rokonok, ez az *adaptív radiáció*.

Vissz a a számoláshoz:

$$r(y) = r_0(y) - \int a(y-x')n(x')dx' \quad (88)$$

$$\frac{dn_1}{dt} = (r_1 - r_2)\frac{n_1}{n_2} \quad (89)$$

- Gyakoriságfüggő szelekció: a fitness függ attól, hogy az egyes fajok milyen gyakorisággal fordulnak elő a populációban ( $\sim n$  sűrűség).
- Feltételezünk folytonos esetet és aszexuális populációt.
- Legyen  $S_x(y)$  az  $y$  (ritka) fitnessse, ha  $x$  (egyensúlyi=) az elterjedt faj
- Stratégiának nevezzük az  $r(y) = r_0(y)$ ... kapcsolatot
- $n(x') = \delta(x-x')K(x)$
- def. az egyensúlyi létszámra:  $K(x) = \frac{r_0(x)}{a(0)}$  ahol  $a(x-x)=a(0)=1$  (def).

Ezekből:

$$S_x(y) = r_0(y) - r_0(x)a(y-x) \quad (90)$$

$$S_x(x) = 0 \quad (91)$$

- Egy  $S_y(x) - x$  grafikonon az  $y=x$  egyenes 0-t ad, azt jelenti, hogy beteszünk ugyan olyan fajból egy keveset 'ritka' címen, nem történik semmi. Nézzük, mi van ha x-hez közel teszünk be másik fajt (mutánst). Ha  $y > x$  irányba mozdulunk,  $S_x(y)$  így felfelé, túlél, Fordított esetben kihál.
- Reprezentatív az ún. páros elterjedés térkép, itt x-y kapcsolatot ábrázolunk. A főatlóban def. szerint 0-k szerepelnek. Ez mentén az elterjedés az előbbi alapján lépcsőszerűen megy fel.
- Ahol 'megmarad', +, ahol kihál, ott -. Kölcsonös invázió: tükrözzük x-t és y-t a főatlóra. Az így keletkezett +-os részek metszete olyan tartomány, amelyen a két stratégia kölcsönösen képes megtámadni egymást. A metszéspont pedig, ahol együtt tudnak élni egyensúlyban - ez egy ún. szinguláris pont.
- Lokális fitness gradiens:  $D(x) = \left. \frac{\partial S_x(y)}{\partial y} \right|_{y=x}$ ,  $D'(x^*)=0$ . A második derivált dönti el a szélsőérték minőségét, így ha  $D'' < 0$  maximum, ha  $D'' > 0$  minimum van. Ha  $D'' < 0$ , evolutionary stable strategy-ről beszélünk



# 7. előadás

## speciáció

- genetikai izoláció (megszűnik a kapcsolat a két populációrészt között)
- nichekre specializálódás, szegregáció  
lehet, hogy sok faj jön létre úgy, hogy hamar ki is hal (nem talál magának niche-t), de a titkos fajok ellenpélda (indefinit, gondolatébresztő)
- térbeli fejlődése
  - szimpatrikus: u.azon a helyen él a két faj (J.M. Smith)
  - allopatrikus: külön helyen élnek, kezdetektől fogva (erős gen. izoláció itt jellemző, Mayr)
  - parapatrikus: egymás mellett fejlődnek, átmenet az előző kettő között
- **Galapagoszi pintyek**
  - 13 féle, rokon fajok egy szigetcsoporthban ( $\sim$  kis távolság), legközelebbi rokonok Dél-Afrika, evo-ra klasszikus, alappélda
  - tápláléknichek szerinti szegregáció (csőméret)
  - adaptív radiáció
  - allopatrikus speciáció (sok sziget, régen szétszóródtak)
- **bölcshszájú halak**
  - fajon belül színeltérések
  - reprodukív izoláció (nőstény hímekeket a színük alapján válszt)
  - sokáig titkos fajoknak hitték őket, neutrális fajpároknak (de a szaporodási dolog...)
  - szexuális szelekció: nőstény válogat, olyan hímet keres, ami neki megfelel. Ennek a felismerőmechanizmusa nem ismert, feltehetőleg egymáshoz alkalmazkodtak, a hím olyan, hogy felismerje őt a nőstény, a nőstény meg olyan hímet ismer fel, amelyet fel szeret ismerni (kicsit furán hangzik)
  - pl. van megvilágítottság ( $\sim$  szín) -függés
- **tüskés pikó**
  - Vancouver-sziget, Enos-tó
  - eltérő élőhelyek: fenéklakó/szabadúszó
  - feltehetőleg egy tóban azért van két faj, mert a nicheket kitöltik, nem pedig, mert valahol kialakult két faj, és ők terjedtek (tavak-kicsi halak nehézkes)
- **baktériumtenyészet**
  - bacik gélben, biz. idő múlva kül. térbeli eloszlások szerint telepek kezdenek kialakulni, ezek mindegyike más-más faj (niche)
- **Andrew Hendry vizsgálatai**

- Galapagosz-szk pintyek tanulmányozása
- eltérő nichek -> szelekció hibridek ellen ('két szék között a padalá) + csak hasonlók (majdnai faj) párosodnak -> szelekció, ökológiai szelekció
- Érdekes a nichek okozta differenciákat vizsgálni, ezek okozta tulajdonságváltozásokat:
  - \* 2d-ben főkomponens analízis (Gauss, ebből ellipszis Taylor-soros közelítéssel kiszámítható, mint 'hibakontúr')
  - \* csőr méret: harapás erőssége, geometria, táplálék
  - \* mekkora átfedés a niche-ekben: máig változik, pl. időjárástól - szárazság kevesebb étel nagyobb verseny, majd csapadék-tápanyagdúsabb időszak ekkor mindenki azt eszik, amit szeretne
  - \* nemek csőrmérete fajon belül korrelál (tapasztalat)

## Genetika valeségi modellek

### valsám ismétlés

Legyenek  $x_i$  véletlentől függő ún. val változók  $p_i$  bekövetkezési valseggel. Ekkor várhatóértékük és szórásuk:

$$\bar{x} = \sum_{i=0} p_i x_i \quad (92)$$

$$\sigma_x^2 = \overline{(x - \bar{x})^2} = \sum p_i (x_i - \bar{x})^2 \quad (93)$$

- Legyenek most X és Y valváltozók:

$$\overline{X+Y} = \bar{X} + \bar{Y} \quad (94)$$

$$\sigma_{X+Y}^2 = \overline{(X+Y - \bar{X} - \bar{Y})^2} = \sigma_X^2 + \sigma_Y^2 + 2Cov(X, Y) \quad (95)$$

Az utóbbi lépés nulla várhatóértékű X és Y esetén könnyen következik, de definíció alapján könnyen belátható tetszőleges DE független X és Y valváltozó esetén ( $M(XY)=M(X)M(Y)$  ahol M a várható érték).

- Pl. legyen  $X^2 + Y^2 = 1$ , ezek ekkor egy egységkörrel reprezentálható valváltozók.  $Cov(X, Y)=0$  (valsám gyak 5/1), viszont látszik, hogy adott X-re Y nem lehet tetszőleges, tehát nem független, így a 0 kovariancia nem jelent függetlenséget (ám a 0 kovarianciának elégséges feltétele a függetlenség).
- **Példa:** legyenek  $x_i$  mennyiségek aszexuálisan öröklődők. Mindegyikből legyen  $n_i$  és  $n = \sum n_i$ , továbbá jellemezzék őket  $r_i$  növekedési ráták. A számolásokban a fenti alapismeretek mellett az első összefüggést, a fitness definícióját (emlékeztetőként) használjuk, és a várhatóérték fejlődésére hajtunk:

$$\dot{r}_i = r_i \cdot n_i \quad (96)$$

$$\bar{x} = \sum p_i x_i \quad (97)$$

$$p_i = \frac{n_i}{n} \quad (98)$$

$$\dot{\bar{x}} = \sum \dot{p}_i x_i = \dots? \quad (99)$$

$$(100)$$

Mellékszámítás:

$$\dot{p}_i = \frac{\dot{n}_i}{n} = \frac{\dot{n}_i}{n} - \frac{n_i \cdot \dot{n}}{n^2} \quad (101)$$

$$\dot{n} = \sum \dot{n}_i = \sum r_i n_i = n \sum p_i r_i = n \bar{r} \quad (102)$$

Ahol  $\bar{r}$  az átlagos növekedési ráta. Ezekből:

$$\dot{p}_i = p_i r_i - p_i \bar{r} = p_i (r_i - \bar{r}) \quad (103)$$

$$\dot{\bar{x}} = \sum \dot{p}_i x_i = \sum p_i (r_i - \bar{r}) x_i \approx \sum p_i (r_i - \bar{r}) x_i = cov(r, x) \quad (104)$$

A végén két dolgot használtunk a fenti Cov def. mellett:  $\sum p_i = 1$  teljes eseményrendszer, valamint a várhatóérték valószínűséggel súlyozva nullát ad, ezért a kerekítő egyenlőségjel igazából nem csak kerekítés, hanem éles egyenlőség, csak a 'csalást' jelölte, mert az  $x$  várhatóértékének levonásával kivontunk egy nullát.

- Ha  $x = r_i \bar{r} = \sigma_r^2 >= 0$ . Ez a Fischer-féle alaptörvény (ha csak szelekcióval, pl. környezet pusztulásával nem számolunk).

### • A példa diszkrét időben

- Legyen  $n=2$ , relatív gyakoriság és diszkrét növekedési ráta ekkor:

$$(1) \quad p \quad W_1 \quad (105)$$

$$(2) \quad 1 - p \quad W_2 \quad (106)$$

- A következő generációra:

$$p' = \frac{W_1 p \cdot N}{N \cdot [W_1 p + (1 - p)W_2]} = \frac{W_1 p}{W_1 p + W_2(1 - p)} = \frac{W_1 p}{\bar{W}} = \frac{W_1}{\bar{W}} \cdot p \quad (107)$$

$$\bar{W} = W_1 \cdot p + W_2 \cdot (1 - p) \quad (108)$$

A következő generációra  $\bar{W}$ .

- gyakoriság megváltozása:

$$\Delta p = p' - p = \frac{W_1 - \bar{W}}{\bar{W}} \quad (109)$$

$$W_1 - \bar{W} = W_1 - (W_1 p + (1 - p)W_2) = (1 - p)(W_1 - W_2) \quad (110)$$

$$S = W_1 - W_2 \quad (111)$$

$$\Delta p = \frac{W_1 - W_2}{\bar{W}} \cdot p \cdot (1 - p) = \frac{S \cdot p \cdot (1 - p)}{\bar{W}} \quad (112)$$

$$\sigma_w^2 = p(W_1 - \bar{W})^2 + (1 - p)(W_2 - \bar{W})^2 = S^2 \cdot (1 - p)^2 p + S^2 \cdot p^2(1 - p) \quad (113)$$

$$\sigma_w^2 = S \cdot p(1 - p) \quad (114)$$

- Átlagosan a fitnessz változása:  
to

$$\Delta \bar{W} = W_1 \Delta p - W_2 \Delta p = (W_1 - W_2) \Delta p = S \Delta p = \frac{S^2 p(1-p)}{\bar{W}} \quad (115)$$

$$\Delta \bar{W} = \frac{\sigma_w^2}{\bar{W}} \geq 0 \quad (116)$$

Ez azt mondja, hogy a megváltozás mindig pozitív, az átlagfitnessz monoton növekszik!!! Ha folyamatosan csak nőne (szigorúan monoton), akkor elszállna a populáció mérete. Ezért az a magyarázat, hogy egyensúly, majd új mutáns, ez felnő, majd újra egyensúly... azaz lépcső szerűen nő exponenciálisan ( $>0$ ), majd stagnál egyensúlyban ( $=0$ ).

## 8. előadás

# 9. előadás

korábbi óra: Mendel elmélete a génekre (borsós kísérletek) <-> ütközne azzal, amit Darwin gonolt.

- Genetikai érték tulajdonság:  $G = m + x_1 + x_2 + \dots + x_{12} + x_{13} \dots + x_{123} + \dots x_{345}$  ahol  $m$  átlag, a többindexes mennyiségek pedig a megfelelő gének közti kölcsönhatásokat jelentik - additív esethez egy korrekciós tag.
  - paraméteztéstől függően additívvá tehető (pl. testméret: térfogat/lineáris mennyiség)
  - diploid populációra pl. azonosak minden  $k$ -re az  $x_{2k}$  és  $x_{2k+1}$ , ebből  $D$  dominancia esetén az eredeti modell így módosul:  $x_1 + x_2 \rightarrow x_1 + x_2 + D$
- $G$  sok *független* valváltozótól függ ( $x_i$ ), akkor Gauss-eloszlású. Ez a CHT-ből következik:
  - Legyenek  $\{x_i\}$  és  $Y = \frac{1}{K} \sum_1^K x_i$  valváltozó. CHT azt mondja, hogyha  $K$  végtelenhez tart, akkor  $Y$  eloszlása Gausshoz ( $\sigma^2 1/K$ ).
  - **Pl. egyenes illesztése:**vannak mért  $(x_i, y_i)$  melyekre egy  $y = ax + b$  egyenes szeretnénk illeszteni. Definiáljuk az egyelőre ismeretlen  $a, b$  paraméterű egyenestől vett eltéréseit a mérési pontjainkat  $F$ -ben. Az optimális  $a, b$  paramétereket szélsőértékszámítással kapjuk meg.

$$F(a, b) = \sum_i^L (y_i - ax_i - b)^2 \tag{117}$$

$$\frac{\partial F}{\partial b} = \sum_i^L 2[y_i - ax_i - b] = \bar{y} - a\bar{x} - b = 0 \tag{118}$$

$$\frac{\partial F}{\partial a} = \sum_i^L 2 \cdot [(y_i - ax_i - b)(-x_i)] = \sum (y_i - \bar{y})x_i - a \sum (x_i - \bar{x})x_i = \tag{119}$$

$$= \sum (y_i - \bar{y})(x_i - \bar{x}) - a \sum (x_i - \bar{x})(x_i - \bar{x}) = \tag{120}$$

$$= Cov(x, y) - aVar(x) \tag{121}$$

$$a = \frac{Cov(x, y)}{Var(x)} = \frac{Var(x + y) - Var(x) - Var(y)}{Var(x)} \tag{122}$$

- **rklds-** szülők és gyerek jellemző mérete generációnkénti változással
  - $G_n = \frac{1}{2}G_M + \frac{1}{2}G_F + e$  ahol  $n$  az új generáció,  $M$ =male,  $F$ =female,  $e$  pedig egy eltérési faktor.  $Var(G_n) = \frac{1}{4}Var(G_M) + \frac{1}{4}Var(G_F) + Var(e)$
  - Állandósult populáció esetén  $Var(G_n) = Var(G_M) = Var(G_F)$  amiből  $\frac{1}{2}Var(G_n) = Var(e)$  adódik.
  - Ha  $e=0$ , akkor minden utód mérete a szülők méretének átlaga. Minden szülő pár átlagolást jelent, azaz feleződik a populáció átlagtól való eltérése.
  - Megjegyzendő, hogy az azonos testsúly/méret nem ekvivalens az azonos génállománnyal: vizsgáljuk az  $A$  és  $B$  szülők lehetséges gyerekeit,  $C$ -t és  $D$ -t mint rekombinált génállományt, egy kétbites rendszerben:

$$A = ++---- \tag{123}$$

$$B = -++--- \tag{124}$$

$$C = +++--- \tag{125}$$

$$D = -+---- \tag{126}$$

(a rekombinálásnál feltettük, hogy függetlenek)

- Legyen A és B lókus, több alléllal (wikipédia biológiában kevésbé jártasaknak [mint e sorok írója]: az allél a kromoszóma egy adott lókusán elhelyezkedő gén variációja). Legyen  $P_{ij}$  annak a valószínűsége, hogy az A lókuszon  $i$ , a B-n  $j$  kromoszómát választunk ki véletlenszerűen.

$$P_i^A = \sum_j P_{ij} \quad P_j^B = \sum_i P_{ij} \quad (127)$$

- Ha nincs rekombináció,  $P_{ij}$  minden génre ugyan az. Legyen rekombináció valószínűsége  $r$ , az új generációt pedig  $P'_{ij}$ .

$$P'_{ij} = (1-r)P_{ij} + rP_i^A P_j^B \quad (128)$$

$$(P'_{ij} - P_i^A P_j^B) = (1-r)(P_{ij} - P_i^A P_j^B) \rightarrow 0 \quad (129)$$

Ez utóbbi határérték azt jelenti, hogy függetlenné ( $P_{ij} = P_i P_j$ ) konvergál a két generáció - kapcsolódási egyensúly (linkage equilibrium).

- Gyenge szelekciót jellemző fitness legyen  $W_{ij} = 1 + S_{ij}$  ahol  $S_{ij} \ll 1$

$$P'_{ij} - P_i^A P_j^B = (1-r)(P_{ij} P_i^A P_j^B)(1 + S_{ij}) + S_{ij} P_i^A P_j^B \quad (130)$$

Egyensúlyt keresünk:

$$P'_{ij} = P_{ij} \quad (131)$$

$$P'_{ij} - (1-r)P_{ij}(1 + S_{ij}) = rP_i^A P_j^B(1 + S_{ij}) \quad (132)$$

$$P_{ij} = \frac{rP_i^A P_j^B(1 + S_{ij})}{1 - (1-r)(1 + S_{ij})} = \frac{rP_i^A P_j^B(1 + S_{ij})}{r - (1-r)S_{ij}} = \quad (133)$$

$$= \frac{rP_i^A P_j^B(1 + S_{ij})}{r[1 - \frac{1-r}{r}S_{ij}]} \approx P_i^A P_j^B(1 + S_{ij})(1 + \frac{1-r}{r}S_{ij}) \quad (134)$$

$$P_{ij} = P_i^A P_j^B \left(1 + \frac{S_{ij}}{r}\right) \quad (135)$$

Ez a gyenge szelekciós limit. Ha valamelyik (A,B) előnyösebb a másikonál, akkor gyakorás az ő irányába billen a linkage eq-ból.

# 10. Előadás

*Kooperáció (együttműködés) és altruizmus (önzetlen segítség)*

## 1. Csoportszelekció

- Pl. farkasfalka eredményessége: akkor jó, ha csoportban és mindenki aktívan vadászik, ez a csoportnak előnyös. Az egyén számára viszont az az előnyös, ha elsunnyogjam hátul lassan fut stb. Ha viszont mindenki ezt a taktikát követi, akkor a vadászat sikertelen lesz, a közösség is, és hátrányba kerül a csoport más, kevésbé 'elzüllött' csoporttal szemben - hisz a csoportok versengenek egymással, bennük nem kéne legyen versengés éppen ezért.
- Gyakorlat azt mutatja, hogy ilyen nincs (~nem a csoport érdekei tartják fenn a kooperációt)

## 2. Rokonszelekció

- Pl. méhek lemondanak a szaporodásról, és mindent a királynő szaporodásáért tesznek (génszinten tudják ezt).
- Legyen
  - B=benefit: altruizmusból fakadóan a másik előnye
  - C=cost: ez az altruista költsége
  - r=rokonsági fok, def.: gének identikus kópiája megtalálható másik egyedben (ez egy valség)
- Ha  $rB > A$ , akkor van szelekció az önzetlen viselkedésre (egy gén egy másik számára lehet előnyös)

## 3. reciprocitás (kölcönösség)

'Azért segítek, mert azt hiszem, hogy majd visszasegít, és ha visszasegít, az hasznos lesz nekem'. Kérdés, hogy találkozunk-e még, szándékában fog-e állni, hogy segítsen, és hasznos lesz/lenne-e az egyáltalán?

*evolúciós játékelmélet:* alaptételként, az emberek racionálisan közelítik az érdekeiket (célfüggvény extrémkeresés)

- pl. két korlátlanul intelligens ember, akik a másik fél minden lépését ki tudják számolni, tervezni vele, egymással sakkoznak... végtelen ciklus
- pl. üzleti életben, tudja, hogyan kell alakítani a célfüggvényét, ha tudja (tudni véli), a többiek hogyan cselekednek a piacon
- **Nash-egyensúly:** piaci szereplők alkudoznak, majd egyensúly alakul ki akkor, amikor már minden résztvevő - a többi akkor lefixálva - bármerre is mozdul, rosszabb, kedvezőtlenebb helyzetbe kerül.
- Ellenpl. kooperációra: fák magasra nőnek, több fény, de nehezebb pumpálni, jobban járnának egy konszenzusos megoldással...

A játékelméletben feltesszük, hogy van természetes szelekció, nincs szuperintelligens lény és nincs rokonszelekció.



## Fogolydilemma

Alapprobléma: van két betörő, akiket alapos gyanúval, de bizonyítékok nélkül fogtak el a rendőrök. Ha az egyik vall, a másik nem, akkor 5 év a büntetés, ha mindketten allanak, 3 év, ha egyik sem, 1 év (gyorshajtás...).

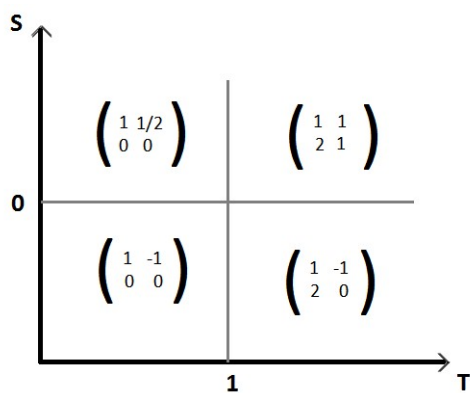
- kontextusfüggés
  - ha több betörést végeztek már, és fognak is, akkor összeszokás miatt lehet, hogy próbálkoznak bevallással
  - egymásról nem is felt. tudnak -> merőben más helyzetek lehetnek az alapproblémában is
- David Axelrod neves játékelméletész, verényt tűzött ki arra, hogy ki alkotja meg a legeredményesebb algoritmust egy többszöri fogolydilemma problémára. Majd ezeket futtatva verseny, mesterséges evolúciós környezetben. A győztes a TFT (tit for tat - szemret szemért) lett, ez a stratégia terjedt el leginkább.
  - TFT: először kooperál, majd azt teszi, amit a másik fél (vall/hallgat megfelelően).

**Különböző stratégiák leírása:** két lehetséges játékmóddal

	<i>C</i> ooperator	<i>D</i> efector
<i>C</i>	<i>R</i> eward	<i>S</i> ucker
<i>D</i>	<i>T</i> emptation	<i>P</i> unishment

$R > P$  azaz előnyösebb kóperálni, különben nincs feladat.

Pl.  $R=1, P=0$ .



Az ábrán különböző RTSP paraméterekkel leírt játékok láthatóak:

- harmóniajáték*: itt akkor is jól jár a kooperátor, ha becsapják ( $S > 0, T < 1$ )
- két vadász*: egyenként nyúlra, vagy együtt szarvasra vadászhatnak.. utóbbi kooperálva érné meleg ( $S < 0, T < 1$ )
- fogolydilemma*: a másik fél bármit is játszik, itt a defektálás a legcélravezetőbb ( $S < 0, T > 1$ )
- héja-galamb játék*: galambot elzavarja a héja, galamb inkább elmegy, két galamb fele-fele, két héja 1) fele-fele 2) 1/2 valséggal az egyik győz, és verekszenek ( $T > 1, S > 0$ )

– utóbbi esetben  $c > v > 0$  feltételekkel,  $v$  a nyereség,  $c$  a harc költsége, ekkor a mátrix:

$$\begin{matrix} & g & h \\ g & v/2 & v \\ h & v & (v-c)/2 \end{matrix}$$

Ekkor nem éri meg a harcot, ha tudjuk, hogy a másik fél héja.

Fontos, hogy véletlen rendszer, nem tudjuk, a másik fél mi pontosan. Kül. aszimmetrikus lenne (pl. altruista mód vak embert átsegítünk az úttesten, míg mi látók vagyunk).

## héja-galamb

Most  $p/q$  folytonos paraméterekkel írjuk le ezt a helyzetet.

	mutáns	rezidens
héja	$p$	$q$
galamb	$1-p$	$1-q$

Nézzük meg, hogyan evolválódik  $p$ . (Ha a jobboldali vektor helyett is a baloldali szerepelne, akkor az egyén várható 'tőkéjének' függvényét kapnák meg,  $p$ -ben.)

$$(p, 1-p) \begin{pmatrix} R & S \\ T & P \end{pmatrix} \begin{pmatrix} q \\ 1-p \end{pmatrix} = W(p|q)$$

$$W(p|q) = pqP + (1-p)(1-q)R + p(1-q)T + (1-p)qS \quad (136)$$

$$= p[qP + (1-q)T - (1-q)R - qS] + (1-q)R + qS \quad (137)$$

Fitnesz lineáris függvénye  $p$ -nek. Az együttható előjele adja meg, hogy nő/csökken. A szélsőértéke az adott tartomány szélén felvett érték. A növekedés feltétele, hogy az együttható pozitív legyen. Ha feltesszük, hogy  $S > P$  és  $T > R$ , ami itt definíció, akkor ez arra vezet, hogy van egy könnyen kiszámítható  $P''$  érték ( $q(P-S) + (1-q)(T-R)$ ), melyre az együttható nulla, alatta csökken, fölötté nő a fitnesz, benne konstans.

# 12. Előadás

Korábban már számoltuk: neutrális mutáns valószínű fixálódásához  $\sim N$  generáció szükséges (annak a valószínűségéhez, hogy két egyed azonos leszármazású)

- neutrális sebesség  $\sim 1/N$
- szelekciós sebesség:  $S$ 
  - Ha  $1/N \gg S$  akkor  $NS \ll 1$ : neutrális sodródás érvényesül
  - Ha  $1/N \ll S$  akkor  $NS \gg 1$ : szelekció érvényesül

Evolúció nem úgy működik, hogy egyenletes sebességgel halad, és egyre komplexebb lényeket hoz létre - ez a fokozatosság hibás kép. 19. századból maradt ránk, mutálódásokkal halmozódik a genetikai bonyolultság, egyre komplexebb, 'tökéletesebb' élőlények jönnek létre.

De ha ez így lenne, akkor kérdezhetnénk a komplexitás növekedési rátáját, 4mrd alatt eljuthattunk ide? Vagy pl. mai ló, vagy 'ősló' 100 mill éve alig/nem komplexebb (bárhogy komplex egy ló). Arra gondolhattak volna, hogy az egysejtűek és az emberek...

Baktériumok pl. 'beálltak' egy adott komplexitásra százmillió évvel ezelőtt, néha kicsit változik a génállomány, de nem lényegi.

## Evolúciós ugrások

Olyan alkalmak, amelyekkor hirtelen a korábbiakhoz képest egészen bonyolult változás történik, 'mindennapi' evoltól bonyolultabb.

- Uniformitarianism : múlt ugyan olyan, mint 'ami ma van'. geológiai kifejezés, pl. üledékes kőzet régen is úgy ülepedett, képződött mint ma, csak ma, emberi skálán nem láttuk. Ez a gondolat a Föld pár ezer évesnél jóval nagyobb korának kitalálásához vezetett. (Lylle)
- Adaptív evolúciós számolás:

$$\dot{\bar{x}} = v_x G \quad (138)$$

Ahol  $G$  fitness gradiens, Gauss szórása a  $v_x$ , ez adja a fitness növekedésének irányát.

Ez adott esetben igen gyors is lehet (a Gauss csúcsa követi a gradiens), és lokális optimumba ugrik

- Punctuated equilibrium: egy faj különböző korokban megtaláltnak, akkor az gyakorlatilag mindig ugyan olyan (pl. ló, esetleg méret különbözik, de alapvetően az a faj) - ez szerint egy faj alapvetően kihalásáig ugyan olyan a viszonylag gyors kialakulásától. Ezért ritkán látni fossziliák között átmeneti típusokat, spec átmenet fajon belül. Még fajkeletkezést is esélyesebb látni, gyorsabb, bár ezt korábban nem gondolták.  
-> gyors speciáció után áll

- via Nat. cikk: madarak fajkeletkezési rátája nagyobb, könnyebben specializálódnak, ha színesek - színnel jól meg tudják magukat különböztetni, ha evolúciósan kettéválnak egy faj színesből új fajok könnyebben keletkeznek, de könnyebben el is veszítik színüket

- Tehát fajképződés nem olyan, mint a folyamatos üledékképződés. Keletkezik egy faj, majd 'úgy marad'.

Forráselemzés:

- [http://en.wikipedia.org/wiki/Geologic\\_time\\_scale](http://en.wikipedia.org/wiki/Geologic_time_scale)
  - Feltételezés: kb. 3.5-9 mrd éve, Jupiter és Szaturnusz pályái rezonanciában -> rengeteg meteor, kvázi sterilizálta a Földet. A linken legelső táblázatot néztük meg vázlatosan.
  - 'Great unconformity' előtt kb nincsenek fossziliák, utána sok. Vajon azért, mert előttem voltak élőlények, és hirtelen alakultak ki, vagy csak nem fosszilizálódtak korábban? Valamiféle véletlen, vagy bonyolult evolúciós ugrás?
- <http://en.wikipedia.org/wiki/Phanerozoic>
  - Nagy kihalások, dinóké nagyon vszg, hogy az a bizonyos meteor.
  - Három fő: nagy külső kataklizma (pl. meteor) // hosszabb belső változás (pl. lehülés) // ökaszisztéma magától is összedőlhet
- List a az evolúciós ugrásokról:
  - élet eredete - RNS világ, prokarióták
  - eukarióta sejt (szexuális reprodukció)
  - soksejtűség (kambriumi robbanás)  
gerinces immunrendszer
  - ember-nyelv

összkép: van sok nagy evolúciós lépés benne, rohamos változások, de van ami beonvergál, megfagy. valóságban is ált., pl. autók befagytak (gőzgép, Otto motor stb...majd beállt), információ nagyot ugrott (vagyis, autóban is változtatott az informatika).

bqf 1. RNS világ, prokarióták

- Manapság nem látjuk, egy új faj feltűnne, szinte biztos, hogy valami egyből megeshi -> gyak.nincs lehetőség baciknál bonyolultabb új élőlények kialakulására (ez a legkisebb élő, de még ez is nagyon bonyolult, pár száz gén a minimum.)
- RNS világ elfogadott gondolat: RNs molekulák önmagukban is képesek katalitikus funkciókat betölteni -> másolódhat, mint egy dns, működhet, mint egy fehérje. pl. ribozin RNS enzim funkciót is tud betölteni (pl. mRNS-t elvág).
- Riboszóma/fehérjeszintáz: fehérjék és főleg RNS-ek alkotják. korábban lehetett egy olyan élővilág, akkor fehérjék helyett is rnsek voltak. az rns-eknek is kellenek másoló molekulák, ezek lemásolják magukat, ezt próbálják is mesterségesen (egymolekulás replikátor). ma kb. 20 nukleotidik tudja magát másolni (/200).

## 2. Eukarióta - szexuális reprodukció

Nem tiszta, hogy mi a pontos definíció, indok, amiért van, de a legvalószínűbb:

- Kondrashov (orosz pop.genetikus): újabb és újabb génvonalak
- Genetikus algoritmus: fizikus körökben divatos, optimum keresése bemeneti paraméterekkel, majd kópiák - a legjobb kópia fog elterjedni, de a terjedés csak lokális minimumba kerül. ha a kópiák között van átkeresztezés.

- Szexuális szelekció nagy költsége: a nőstény a szűk keresztmetszet, szaporodási ráta nőstényed/nőstényutód. férfi nem számít -> ez a kettes faktor az ár (első óra, 50:50 százalék)
- Müller ratchet: véges populáció méret, káros mutációk vannak (neutrális nem érdekes, előnyös ritka), amik ellen szelekció folyik. ha csak kicsit káros, megtörténhet, hogy ez a kicsit káros mutáció fixálódik, ez lesz a referenciaszint egy újabb mutációig.  
majd jön egy másik hasonló, az is kicsit hibás, fixálódik nem lesz szelekció -> szelekció nem fog hatni a kis eltérést mutató mutációkra -> mindig kicsit rosszabb lesz a genetikai állomány (müller racsni).
  - ha túlsok gén van, ez a mechanizmus folyamatos - genomra felső korlát
  - Kondrashov: káros mutációk fitnessse egyre gyorsabban csökken (x,y síkban pozitív x,y-ra kb. egy ellipszis megfelelő része)
  - de akár az is előfordulhat, hogyha már túl sok a mutáns, akkor elindul a szelekció
  - áll.: evolúciónak ellen kell tartania a Müller racsninak, akkor annak a rekombináció segít (parazita - gazdaállat, kitalál valamit, hogy megvédje magát, de erre valami újat kitalála parazita - rekomb itt is előnyt jelent)
- Evol kép: prokarióták be van optimalizálva, de vírusok egész mást hoznak, és/de egyszercsak nagyobb/bonyolultabb sejt felépül, és akár prokariótákat tud fogyasztani
  - mitokondrium beépülése a sejtben: egyik baciban elkezd lenni egy másik, ami tud lélegezni

### 3. soksejtűek

- Sok sejt együtt ÉS köztük munkamegosztás. madárkák, csigák, két vég, tengelyes(kétoldalas) szimmetria, megfelelően van eleje vége hasa és háta, van idegrendszere.
- Ezeknek a bilaterál állatoknak közös ősök van, ez nagy ugrás volt. ugyan az a genom, de mégis, az állat két végén eltérő módon kell viselkedniük (HOX gén, pontosan ma sem értjük, de muslicával játszva kiderült, h pl. új szárnyat lehet vele növeszteni, valamit kontrollálnak).
- közös ősek nem volt pl. vérkeringése, de volt szeme (gerinces-rovar tök más szem, de a kiváltó gén közös).

### 4. ember, nyelv

Nyelv: valami, amivel információkat lehet gyűjteni, felhalmozni, továbbadni (info, kultúra is 'mutálódhat, szelektálódhat'). ++fogalmi gondolkodás

- kőkorszaki homospaiens (ekkor volt még nenadervölgyi is): halat fog, ételt főz, festékek, ékszer, barlangrajzok, zenél, kőszközöket ügyesebben csinálja, halottakat eltemet (neandervölgyi, cro-magnoni nem tesz így - ezek viszont egymással biztosra tudhatóan cseréltek géneket, ha ritkán is)