KOSMOS
PROBLEMY NAUK BIOLOGICZNYCH

Tom 58 2009
Numer 3–4 (284–285)
Strony 443–458

Polskie Towarzystwo Przyrodników im. Kopernika

KRZYSZTOF ARGASIŃSKI

Instytut Nauk o Środowisku
Uniwersytet Jagielloński
Gronostajowa 7, 30-387 Kraków
E-mail: krzysztof.argasinski@uj.edu.pl

METODY TEORII GIER EWOLUCYJNYCH

WSTĘP

W biologii ewolucyjnej oraz związanych z nią dziedzinach często mamy do czynienia z hipotezami, które sprawiają wrażenie paradoksów. W takich sytuacjach metody oparte na analizach czysto opisowych przestają być skuteczne i należy się odwołać do bardziej ścisłych narzędzi. Od dawna dla biologów zastanawiającym faktem było występowanie w przyrodzie konfliktów zrytualizowanych, czyli takich, w których nie odbywa się prawdziwa walka, tylko konkurujące osobniki straszą się nawzajem, aż któryś z nich oddali się. W rozgrywkach tych rzadko dochodzi do poważnych obrażeń wśród uczestniczących osobników. Przykładami takich zachowań są walki godowe, obrona terytorium czy ustalanie pozycji w grupie. Pierwotnie uznawano je za przykłady świadczące o działaniu dla „dobra gatunku". Jak wiadomo to tłumaczenie okazało się fałszywe (patrz artykuł ŁOMNICKIEGO „Poziomy doboru, adaptacje" w tym zeszycie KOSMOSU). Wobec tego problem powrócił jako otwarty. Należało znaleźć uzasadnienie tłumaczące go na poziomie interakcji pojedynczych osobników. To zainspirowało Johna Maynarda Smitha do wykorzystania metod teorii gier w celu wyjaśnienia tego zjawiska. Tak narodziła się nowa dziedzina nauki — teoria gier ewolucyjnych. Jest to relatywnie młody kierunek, powstały w drugiej połowie lat 70. XX w., będący więc wciąż w fazie intensywnego rozwoju.

Teoria gier ewolucyjnych, która wyrosła z klasycznej teorii gier, ma na celu badanie mechanizmów doboru naturalnego oraz dynamiki procesów społecznych. Teoria ta znalazła bardzo szerokie pole zastosowań, głównie dzięki wpływowi paradygmatu ewolucyjnego na wiele pozornie niezwiązanych ze sobą dziedzin wiedzy, począwszy od biologii, psychologii i nauk społecznych, aż po informatykę i badania nad sztuczną inteligencją. Jest ona owocem spotkania się dwóch odrębnych i posiadających poważny dorobek działów matematyki. Z jednej strony jest to klasyczna teoria gier, mająca fundamenty osadzone w pracach Johna von Neumanna, Oskara Morgensterna czy Johna F. Nasha, z drugiej, matematyczne modele genetyki populacyjnej. Teoria doboru naturalnego stworzona przez Darwina, zmatematyzowana została przez ojców neodarwinizmu Sewalla Wrighta, Johna B. Haldane'a i Ronalda S. Fishera. Następnie rozwijana była przez ich następców, z których jako najważniejszych należałoby wymienić George'a Price'a i Williama Hamiltona, których teoria dostosowania włącznego (ang. inclusive fitness) zrewolucjonizowała współczesną biologię i odbiła się szerokim echem w psychologii, antropologii i naukach społecznych. Hamilton rozważał pojęcie ewolucyjnej stabilności. Wprowadzając pojęcie strategii nieeliminowalnej (ang. unbeatable strategy) wytyczył właściwy kierunek dalszych dociekań. Wreszcie uczeń Haldane'a, były inżynier lotniczy John Maynard Smith, wraz z Georgem Price'm, publikuje w 1973 r. artykuł pod tytułem *The logic of animal conflict*, w którym pojawia się fundamentalne pojęcie strategii ewolucyjnie stabilnej (ESS). Moment

ten można uznać za narodziny teorii gier ewolucyjnych. W 1982 r. ukazuje się książka Maynarda Smitha pod tytułem *Evolution and the theory of games*. Stanowi ona syntezę prac wcześniej publikowanych w różnych czasopismach i jest jedną z pierwszych monografii na temat teorii gier ewolucyjnych. Potem nastąpił gwałtowny rozwój teorii dzięki pracy takich naukowców jak Josef Hofbauer, Martin Nowak czy Ross Cressman. Nastąpiło swoiste sprzężenie zwrotne i metody stworzone na potrzeby biologii zaczęły być wykorzystywane w ekonomii, czyli na polu zajmowanym przez klasyczną teorię gier.

CZYM JEST GRA DLA MATEMATYKA?

Aby zrozumieć czym jest gra dla matematyka, zajmijmy się najprostszym przypadkiem gier dwuosobowych. Struktura matematyczna opisująca grę wygląda wtedy następująco: mamy
zbiór strategii czystych $(s_1, ..., s_n)$, gdzie przez strategie czyste rozumiemy elementarne akcje podejmowane przez graczy (np. kooperacja, zdrada, atak, ucieczka). W przypadku, kiedy obydwaj gracze dokonają wyboru swoich strategii, możemy określić wypłatę w grze. Tak więc funkcją wypłat nazywamy funkcję $W(s_x, s_y)$, której argumentami są strategie obydwu graczy, natomiast wartością jest wypłata jaką otrzymuje gracz x stosujący strategię s_x w konfrontacji z graczem y stosującemu strategię s_y. Klasyczna teoria gier, wywodząca się od von Neumanna i Morgensterna, opiera się na założeniu racjonalności graczy. Oznacza to, że każdy z graczy biorących udział w grze dąży do osiągnięcia jak największego wyniku. Wynika to z faktu, że pierwotnie teoria gier była projektowana jako narzędzie ekonomiczne, służące wsparciu procesów decyzyjnych w sytuacjach biznesowych. Tak więc głównym celem teorii stało się dostarczenie kryteriów wyboru strategii zapewniających maksymalną wypłatę. Należy zauważyć, że cel ten przyświeca obydwu graczom, oraz że wypłata danego gracza zależy od strategii przyjętej przez drugiego. Zatem charakteryzacja opisująca optymalne strategie powinna traktować obydwu graczy jako integralny układ i uwzględniać strategie przyjęte przez każdego z nich. Dochodzimy więc do fundamentalnego pojęcia równowagi Nasha. Układem strategii w równowadze Nasha nazywamy strategie s_x i s_y, takie że

$$W(s_x, s_y) > W(s, s_y) \text{ dla } s \text{ różnego od } s_x$$

i

$$W(s_y, s_x) > W(s, s_x) \text{ dla } s \text{ różnego od } s_y$$

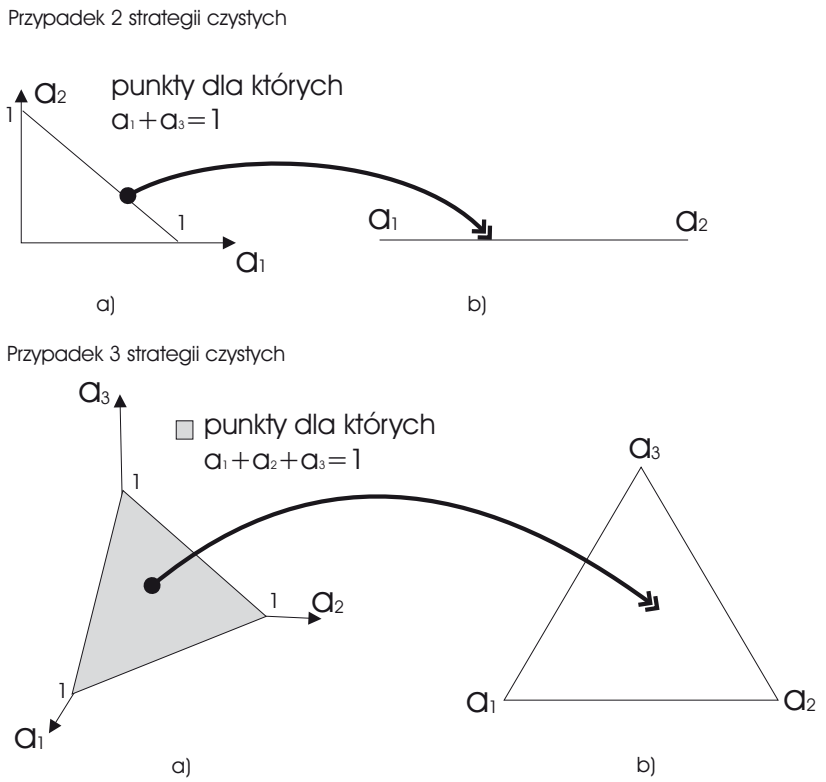
Zatem gdy układ jest w równowadze Nasha, żadnemu z graczy nie opłaca się zmienić swojej strategii, przy założeniu, że nie zmieni jej przeciwnik.

Dochodzimy teraz do problemu istnienia równowag w poszczególnych grach. Okazuje się, że w przypadku skończonej liczby strategii czystych, często nie da się wybrać pary strategii, które byłyby w równowadze. Aby rozwiązać ten problem, należy wprowadzić tzw. strategie mieszane. W skrócie mówiąc, strategia mieszana jest to wektor $S = (a_1, ..., a_n)$, taki że współczynniki a_i sumują się do jedynki. W klasycznej teorii gier wartości a_i interpretujemy jako prawdopodobieństwa, z jakimi dany gracz może zagrać i-tą strategię czystą. Wypłatą strategii mieszanej $S_1 = (a^1_1, ..., a^1_n)$ (górny indeks oznacza numer strategii, nie potęgę) przeciwko $S_2 = (a^2_1, ..., a^2_n)$ jest wartość oczekiwana:

$$W(S_1, S_2) = a^1_1 W(s_1, S_2) + ... + a^1_n W(s_n, S_2),$$

gdzie $W(s_i, S_2) = a^2_1 W(s_i, s_1) + ... + a^2_n W(s_i, s_n)$ dla każdego i. Ujmując to słowami, wyliczamy średnie ważone uwzględniające częstości występowania strategii czystych w danych strategiach mieszanych. Poniżej pojawi się również inna interpretacja, bardzo istotna z punktu widzenia gier ewolucyjnych, które nie są konfliktami dwuosobowymi, lecz rozgrywają się pomiędzy osobnikami należącymi do danej populacji. W danej grze, w strategiach mieszanych może istnieć wiele układów strategii w równowadze (nawet nieskończenie wiele).

Powyższy aparat pojęciowy służy opisowi konfliktów pomiędzy dwoma konkurującymi graczami. Jest on intuicyjnym przedstawieniem fundamentalnych idei wywodzących się z prac von Neumanna, Morgensterna i Nasha i stanowiących podstawy teorii gier. Struktury te w prosty sposób można rozszerzyć na bardziej złożone przypadki gier z udziałem większej liczby graczy. Wtedy funkcje wypłat powinny zależeć od strategii wybranych przez każdego z nich. Liczba graczy może być dowolnie duża (oczywiście należy mieć na uwadze złożoność obliczeniową pozwala-



Ryc. 1. Intuicyjne przedstawienie współrzędnych opisujących częstości względne (b), w odniesieniu do klasycznego układu współrzędnych kartezjańskich (a).

Zbiory wszystkich możliwych wartości częstości względnych są to figury złożone punktów których współrzędne kartezjańskie (wykresy a) sumują się do jedynki (tzw. simpleksy).

jącą na rozwiązanie danego problemu). Wtedy koncepcja równowagi jest dokładnie taka sama. Układ jest w równowadze, jeśli żadnemu z graczy nie opłaca się zmienić swojej strategii, pod warunkiem, że nie zmienią jej inni. W wiele konfliktów angażuje się tylu graczy, że wpływ akcji pojedynczego z nich jest tak mały, że można go pominąć. W takiej sytuacji funkcja wypłat zależy od uśrednionej strategii charakteryzującej całą populację. Jest to strategia mieszana, tylko że w tym przypadku współczynniki a_i oznaczają wartości prawdopodobieństwa spotkania gracza stosującego *i*-tą strategię czystą. Wtedy strategię mieszaną *s* nazywamy profilem populacji lub średnią strategią populacji. W ogólnym przypadku *S* jest profilem w równowadze, jeśli

$$W(S, S) \geq W(s, S) \text{ dla dowolnej strategii } s \text{ różnej od } S.$$

Zatem średnia wypłata żadnej strategii nie może przewyższać średniej wypłaty w populacji $W(S, S)$. Można udowodnić, że w tym przypadku każda strategia czysta wchodząca w skład strategii *S* (czyli taka, że jej $a_i > 0$) osiąga taką samą wypłatę. Jeśli gracz zacznie grać strategią czystą nie wchodzącą w skład *S*, to jego wypłata się pogorszy. W tym przypadku, ponieważ działanie pojedynczego gracza jest nieistotne, dopiero zmiana strategii przez większą frakcję graczy może spowodować pogorszenie średniej wypłaty. Wobec tego globalny stan populacji *S* jest opłacalny dla każdego gracza z danej populacji i leży w jego interesie, aby się nie zmieniał. Siłą rzeczy profil populacji określa również proporcje występowania osobników grających poszczególnymi strategiami w populacji. W tym przypadku dla każdej strategii proporcje wynoszą:

$a_i = m_i/(m_1 + ... + m_n)$ gdzie m_i — liczba osobników grających *i*-tą strategią.

Dzięki temu stany populacji możemy przedstawiać na wykresach. Wszyscy ze szkoły przyzwyczajeni są do układu współrzędnych kartezjańskich (wykresy z lewej strony na Ryc. 1), ale w tym przypadku wygodniejszy będzie inny sposób. Ponieważ współczynniki a_i sumują się do jedynki, zbiór wszystkich możliwych stanów populacji można przedstawić w postaci tzw. simpleksu (patrz Ryc. 1, wykresy z prawej strony), czyli wielokąta, którego wierzchołki odpowiadają stanom homogenicznym (wszystkie osobniki grają tą samą strategią). Zatem w przypadku rozpatrywania dwóch strategii czystych będzie to odcinek <0, 1>, trzech strategii trójkąt, a czterech czworościan foremny. Dany stan będzie po prostu punktem należącym do wnętrza lub brzegu wielokąta. Intuicyjnie podobny do simpleksów charakter mają na przykład diagramy wyboru koloru w progra-

mach graficznych, gdzie na trójkącie mamy umieszczone kolory o różnym udziale składowych (czerwieni, zieleni, i niebieskiego), wierzchołki odpowiadają czystym składowym, natomiast inne kolory znajdują się wewnątrz. Dzięki temu zmiany stanu populacji w czasie mogą być przedstawione jako odpowiednie krzywe na wykresie.

Dochodzimy teraz do następującego problemu. W przypadku gier z liczbą graczy większą niż dwa (w szczególności nieskończoną), warunek charakteryzujący stany w równowadze obejmuje sytuację, w której pojedynczy gracz wybiera swoją strategię przy ustalonych strategiach pozostałych graczy. Z tego wynika, że racjonalnemu graczowi nie opłaca się zmiana strategii w konflikcie z innymi racjonalnymi graczami, jeśli gra znajduje się w stanie równowagi. Oczywiście w życiu nie mamy do czynienia z hiperracjonalnymi jednostkami. W szczególności trudno tego wymagać od wszystkich organizmów żywych, które również angażują się w konflikty między sobą w codziennej walce o przetrwanie. Zauważmy, że w sytuacji, w której gracze mogą z jakiś przyczyn zmieniać swoje strategie, konsekwencje mogą być bardzo poważne. W przypadku, gdyby pewna znacząca liczba graczy odstąpiła od swoich strategii, dany układ mógłby przestać być opłacalny dla pozostałych graczy, co zmusiłoby ich do zmiany strategii. W efekcie ustaliłby się nowy układ w równowadze, który również jest narażony na rozbicie przez spontaniczną zmianę strategii pewnej liczby graczy. Mamy zatem problem odporności stanów zrównoważonych na zaburzenia. Przez zaburzenie rozumiemy nagłą zmianę strategii przez pewną frakcję graczy. W naturze przyczyną zaburzeń może być na przykład skłonność do popełniania przez graczy błędów przy wyborze strategii. W przypadku zastosowań czysto biologicznych jest to pojawienie się mutantów w obrębie populacji lub migracja z zewnątrz (inwazja), tudzież katastrofy eliminujące nielosowo pewną liczbę graczy. Widać więc, że w podejściu ewolucyjnym musimy się pożegnać z założeniem racjonalności graczy. W ramach nowego paradygmatu zadaniem teorii jest badanie, w jaki sposób i które stany będą wybierane przez proces ewolucyjny, a nie jak w klasycznej teorii gier dostarczanie kryteriów wyboru strategii. Może okazać się, że stany maksymalizujące wypłatę są nieodporne nawet na drobne zaburzenia. W związku z tym odporność profili na zaburzenia staje się kwestia zasadniczą. W następnym punkcie zajmiemy się metodami, które stanowią rozwiązanie tego problemu.

POJĘCIE EWOLUCYJNEJ STABILNOŚCI

Zajmijmy się teraz bardziej formalnym ujęciem ewolucyjnego podejścia do teorii gier. Pierwotnie teoria gier ewolucyjnych była po prostu przeniesieniem metod ekonomicznych na grunt biologii, z pewnymi modyfikacjami wynikającymi z argumentów przedstawionych powyżej. Wprowadzenie zacznijmy więc od zapoznania się z pierwotnymi problemami, które wymagały tych metod, czyli od modeli doboru naturalnego. W tym przypadku przez strategie czyste rozumiemy cechy fenotypowe osobników (wzorce zachowań, cechy morfologiczne), natomiast wypłata jest interpretowana jako darwinowskie dostosowanie (fitness, czyli najczęściej liczba potomstwa). Osobniki nie podejmują żadnych decyzji, wchodzą w interakcje i ponoszą tego konsekwencje. W zależności od posiadanej strategii mają różną liczbę potomstwa, które dziedziczy po nich strategię czystą[1]. W wyniku tych różnic względne proporcje występowania danych strategii czystych w populacji (profile-strategie mieszane) zmieniają się z pokolenia na pokolenie. W ten sposób działa proces ewolucyjny odpowiedzialny za zmiany i wybór profilu populacji. Pewne stany populacji nie będą się zmieniać pod wpływem działania tego procesu. Łatwo zauważyć, że muszą to być stany, w których każda strategia ma taką samą wypłatę (czyli liczbę potomstwa), co nasuwa analogię do równowagi Nasha. Budowa modelu polega na opisaniu danego konfliktu (np. pomiędzy osobnikami agresywnymi i płochliwymi, czy osobnikami produkującymi potomstwo w różnych proporcjach płci). Najpierw określa się strategie, jakimi będą się posługiwać osobniki, aby na nich opisać funkcje wypłat,

[1]Dla uproszczenia przyjęto, że każdy osobnik może stosować jedynie strategię czystą. Problem można też sformułować dla sytuacji, gdy osobnik może stosować strategie mieszane, ale zapis staje się bardziej złożony, gdyż mamy dwa poziomy mieszania: osobniczy i populacyjny.

które możliwie realistycznie opisują kształt interakcji pomiędzy nimi, oraz wywoływane przez nie zmiany dostosowania (fitness). Następnie potrzebne są kryteria charakteryzujące stany populacji faworyzowane przez dobór naturalny. Dochodzimy do najważniejszego w teorii gier ewolucyjnych pojęcia stabilności ewolucyjnej. Najpierw zapoznamy się z najprostszym przypadkiem.

STRATEGIA EWOLUCYJNIE STABILNA

Na termin ten (ang. evolutionarily stable strategy, ESS) często można się natknąć podczas lektury tekstów z zakresu biologii ewolucyjnej. W skrócie mówiąc, oznacza on strategię, która będzie faworyzowana przez dobór i nie będzie eliminowana przez konkurencyjne strategie. Mało kto pamięta dziś, że jest to pojęcie po raz pierwszy użyte przez MAYNARDA-SMITHA i PRICE'a (1973) i ma ono ściśle zdefiniowany matematyczny sens. Przypomnijmy, że w tym przypadku wypłata jest interpretowana jako darwinowskie dostosowanie osobnika przejawiającego daną strategię. Załóżmy więc, że mamy daną pierwotną populację złożoną z osobników o strategii, na przykład jakimś sposobie zachowania, oznaczanej przez S. W środowisku zamieszkiwanym przez osobniki S mogą z jakichś przyczyn pojawić się mutanty przejawiające inną strategię s. Poniższe warunki charakteryzują strategię, która będzie odporna na inwazję dowolnej konkurencyjnej strategii s należącej do uprzednio zdefiniowanego zbioru strategii:

Strategia S jest <u>ESS</u> jeśli dla innych strategii (oznaczmy je przez s) zachodzą następujące warunki:

1) $W(s, S) \leq W(S, S)$ — warunek Nasha

i

2) $W(s, s) < W(S, s)$ — warunek stabilności

jeśli w pierwszym warunku zachodzi równość. Pierwszy warunek oznacza, że osobnik o strategii zmutowanej nie będzie miał większej liczby potomstwa, kiedy znajdzie się w populacji złożonej z osobników o strategii S. Warunek ten dopuszcza sytuację, w której obydwie strategie mają taką samą wypłatę. Wtedy ich proporcje w populacji nie zmieniają się, ponieważ liczba potomstwa osobnika nie zależy od jego strategii. Aby temu zapobiec, musi być spełniony drugi warunek. Oznacza on, że osobniki S będą sobie lepiej radzić w populacji złożonej z osobników s. W skrócie mówiąc, warunek pierwszy mówi, że mutant s nie jest w stanie zdominować populacji osobników S, natomiast drugi, że odwrotna sytuacja jest możliwa. Jest to najprostsza charakteryzacja opisująca strategie tworzące homogeniczne populacje odporne na spontaniczne pojawianie się mutantów. Rycina 2 pokazuje przykładowe trajektorie procesu ewolucyjnego w przypadku istnienia dwóch strategii ewolucyjnie stabilnych (strategie czyste a_1 i a_2).

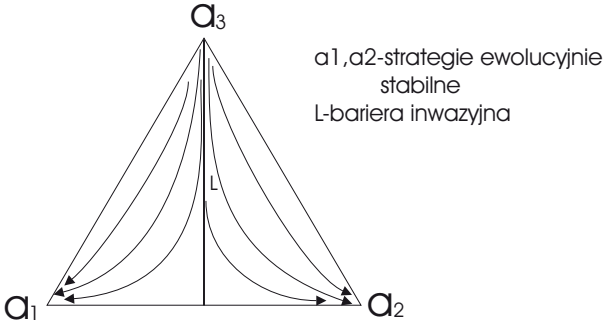
STANY EWOLUCYJNIE STABILNE

Strategia ewolucyjnie stabilna (ang. evolutionarily stable states, ESStates) jest podstawowym pojęciem dość łatwym do intuicyjnego zrozumienia. Jednakże w przyrodzie często mamy do czynienia z populacjami, w obrębie których osobniki o pewnych strategiach aby egzystować muszą wchodzić w interakcje z osobnikami o całkiem odmiennych strategiach (np. fenotypach). W takich sytuacjach to nie pojedyncze strategie mają być faworyzowane przez proces ewolucyjny, tylko pewne szczególne stany populacji, w których będą współistnieć w określonych proporcjach osobniki o odmiennych strategiach. Mówimy wtedy o <u>stanach ewolucyjnie stabilnych</u>:

S jest <u>stanem ewolucyjnie stabilnym</u>, jeżeli

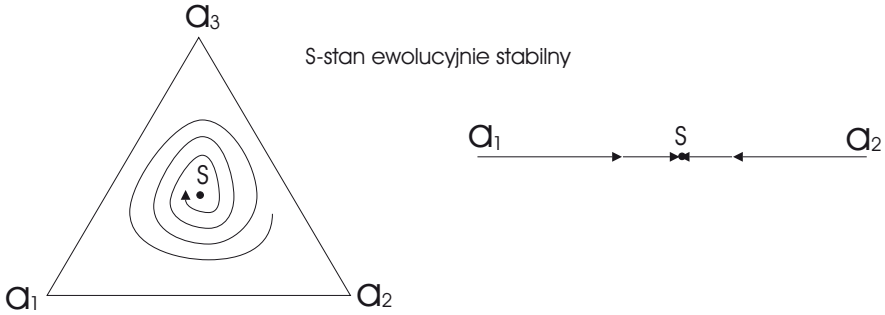
$W(S, s) > W(s, s)$ dla każdego stanu $s \neq S$ w pewnym otoczeniu S.

Tym razem mamy tylko jeden warunek, który mówi, że średnia wypłata osobnika z podpopulacji o średniej strategii S, znajdującej się w populacji o średniej strategii s będzie wyższa niż średnia wypłata w całej populacji, jeżeli s jest pewnym odchyleniem proporcji



Ryc. 2. Trajektorie ewolucji populacji, w której występują trzy strategie.

Prosta L jest barierą inwazyjną rozdzielającą obszary przyciągania strategii $a1$ i $a2$, które są ewolucyjnie stabilne. Strategia a3 jest zawsze eliminowana z populacji.



Ryc. 3. Przykłady stanów ewolucyjnie stabilnych, rozumianych jako proporcje występowania różnych strategii, odporne na zaburzenia.

Na rycinie przedstawione są również przykładowe trajektorie powrotu do stanu ewolucyjnie stabilnego po zaburzeniu.

stanu *S*. Granicę tego odchylenia, za którą warunek ten przestaje być spełniony nazywamy barierą inwazyjną. Zatem populacja znajdująca się w stanie *S* stanowi coś w rodzaju homeostatu, ponieważ z pewną ograniczoną tolerancją po odchyleniu proporcji powrócą one ponownie do stanu *S*. Na Rycinie 3 znajdują się przykładowe trajektorie zbiegające do stanów ewolucyjnie stabilnych. Ta charakteryzacja ma trochę inny charakter niż strategia ewolucyjnie stabilna, ponieważ dotyczy proporcji osobników w całej populacji. Poprzednio interesowała nas strategia pojedynczego osobnika. Tu mamy opis, w jaki sposób (w jakich proporcjach) osobniki mogą koegzystować, więc jest to w pewnym sensie wyższy poziom organizacji. Z matematycznego punktu widzenia jest to jednak pewne uogólnienie poprzednio wprowadzonego pojęcia ESS. Strategia ewolucyjnie stabilna może być interpretowana jako homogeniczny stan, w którym występują osobniki tylko jednego rodzaju (osobniki *S* w proporcji 1).

ZBIORY EWOLUCYJNIE STABILNE

Zauważmy, że z samej definicji stanu ewolucyjnie stabilnego wynika, że w jego bezpośrednim sąsiedztwie nie może być innego stanu ewolucyjnie stabilnego. Pojawiają się jednak sytuacje, w których proces ewolucyjny zbiega nie do jednego konkretnego stanu, ale do zbioru stanów sąsiadujących ze sobą. Mówimy wtedy o zbiorach ewolucyjnie stabilnych. Jest to uogólnienie stanu ewolucyjnie stabilnego na szerszą klasę obiektów. Zbiory ewolucyjnie stabilne definiuje się następująco:

Spójny (nieskładający się z kilku rozłącznych części) zbiór *L* jest zbiorem ewolucyjnie stabilnym, jeśli dla każdej strategii *S* należącej do *L*:

$$W(s, S) \leq W(S, S)$$

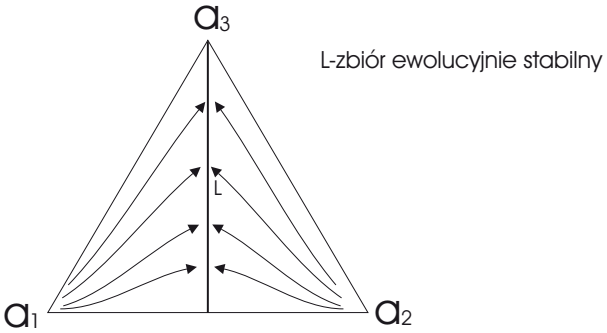
oraz

$$W(s, s) < W(S, s)$$

dla *s* nie należącego do *L*, jeśli zachodzi równość w pierwszym warunku.

Stany znajdujące się w obrębie zbioru ewolucyjnie stabilnego są równoważnymi atraktorami (punktami przyciągającymi) z punktu widzenia procesu ewolucyjnego. To, który stan będzie osiągnięty, zależy od przebiegu trajektorii procesu (Ryc. 4). Należy zauważyć, że stan ewolucyjnie stabilny jest to szczególny przypadek (jednoelementowy) zbioru ewolucyjnie stabilnego. Przykładem zbioru ewolucyjnie stabilnego jest proporcja płci w populacji. O ile w całej populacji pierwotna proporcja płci wynosi 1:1, osobniki produkujące potomstwo o dowolnej proporcji płci mają identyczne dostosowanie. Zatem zbiór ewolucyjnie stabilny stanowią wszystkie możliwe proporcje strategii (takich jak produkowanie tylko męskiego, tylko żeńskiego potomstwa, potomstwa obu płci w różnych proporcjach), o ile tylko sumarycznie w całej populacji pierwotna proporcja płci będzie jak 1:1.

Należy tu zwrócić uwagę na pewien ważny aspekt interpretacyjny. Zasadniczo modele teorii gier są deterministyczne (oczywiście istnieją modele stochastyczne, ale stanowią one odrębną podklasę zagadnień) i przed-



Ryc. 4. Przykład zbioru ewolucyjnie stabilnego (L) oraz trajektorii zbieżności.

Istotne jest, że stan populacji zbiega do któregoś z elementów zbioru L, natomiast żaden z tych elementów nie jest wyróżniony względem innych.

stawione powyżej charakteryzacje również. Zarówno w przypadku strategii jak i stanów ewolucyjnie stabilnych model wskazuje nam dokładnie, w jakich stanach populacja powinna się stabilizować pod warunkiem, że bariera inwazyjna nie została przekroczona. Jednak pojawienie się zbiorów ewolucyjnie stabilnych wprowadza swego rodzaju nieprzewidywalność do zagadnienia modelowania procesów ewolucyjnych. Każdy zbiór ewolucyjnie stabilny również posiada swój basen przyciągania. Z tego wynika, że spontanicznie pojawiające się odchylenia poza granice zbioru ewolucyjnie stabilnego będą tłumione, jeśli nie przekroczą bariery inwazyjnej. Jednak mogą one powodować, że populacja będzie losowo przyjmować różne stany należące do danego zbioru ewolucyjnie stabilnego. W skrócie mówiąc, populacja wybita z jednego stanu stacjonarnego powróci do zbioru ewolucyjnie stabilnego, ale niekoniecznie tego samego stanu. Ponieważ zaburzenie ma charakter losowy, to siłą rzeczy kolejny stan stacjonarny populacji również jest wybierany losowo. Tak więc przedstawiliśmy najważniejsze charakteryzacje stanów w równowadze dodatkowo odpornych na zaburzenia. W dotychczasowych rozważaniach często powoływaliśmy się na jakiś bliżej nieokreślony „proces ewolucyjny", który powinien prowadzić do stanów zgodnych ze statycznymi charakteryzacjami. Było to niejako założenie *ad hoc*. W następnym punkcie bliżej zajmiemy się przebiegiem ewolucji w czasie i metodą jego opisu.

DYNAMIKI EWOLUCYJNE

Powyżej przedstawione struktury matematyczne dostarczają odpowiedzi na pytanie, jakie strategie będą faworyzowane przez dobór naturalny. Możemy być również zainteresowani przebiegiem tego procesu w czasie. Robi się to formułując równania różniczkowe lub dyskretne układy dynamiczne, które opisują przebieg ewolucji w czasie jako ruch w przestrzeni stanów populacji. Jak to się robi, pokażmy na przykładzie podstawowego modelu doboru naturalnego znanego pod nazwą dynamika replikatorów (ang. replicator dynamics). Jest to układ równań różniczkowych, którego rozwiązania opisują zmiany względnych częstości występowania poszczególnych strategii. Ma on następującą postać:

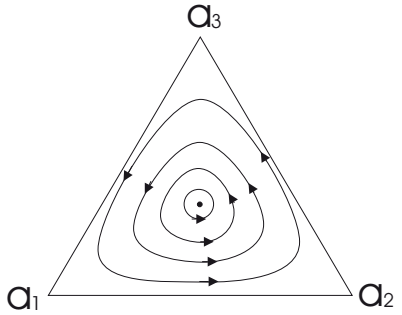
$$a_i' = a_i(W(s_i, S) - W(S, S)) \quad \text{dla } n = 1, \dots, n\text{-}1$$

gdzie s_i to strategie osobnicze, a S-średnia strategia populacji, a funkcja W opisuje dostosowanie.

Zatem i-te równanie opisuje zmienność w czasie i-tej składowej profilu oznaczającej proporcję występowania w populacji osobników grających i-tą strategią czystą. W 1978 r. TAYLOR i JONKER po raz pierwszy wykorzystali równania dynamiki replikatorów w modelach opartych na metodach teorii gier. Równania te wyprowadza się z prawa Malthusa, opisującego wykładniczy wzrost populacji ($m'=md$, gdzie m-liczebność osobników i d-liczba potomstwa pojedynczego osobnika). W przypadku gier ewolucyjnych mamy układ n równań, ponieważ każda strategia może mieć inną liczbę potomstwa (czyli wypłatę interpretowaną jako przyrost *per capita*):

$$m_i' = m_i W(s_i, S)$$

opisujących zmiany liczebności osobników grających i-tą strategią. Ponieważ nie interesują nas liczebności, ale proporcje występowania strategii, po zamianie zmiennych z liczebności m_i na częstości $a_i = m_i/(m_1 + \dots + m_n)$ otrzymujemy przedstawione powyżej równania replikatorowe. Czyli z niejako „fizycznego" prawa przyrostu populacji wyprowadziliśmy formuły opisujące zmiany profilu populacji w czasie. Josef Hofbauer udowodnił twierdzenie, które mówi, że trajektorie będące rozwiązaniami równań replikatorowych dążą do stanów



Ryc. 5. Przykład dynamiki cyklicznej.

Jest to przykład populacji, w której nie istnieją strategie, stany lub zbiory ewolucyjnie stabilne. W centrum znajduje się punkt stacjonarny który jest równowagą Nasha, nie jest on jednak ewolucyjnie stabilny.

ewolucyjnie stabilnych w obrębie ich barier inwazyjnych. Istnieje kilka wersji dynamiki replikatorowej. Powyższe rozważania miały na celu pokazać, w jaki sposób rozszerza się strukturę gry o dynamiczną analizę procesu ewolucyjnego (w powyższym przypadku doboru naturalnego). W przypadku, kiedy żaden stan populacji nie spełnia kryteriów ewolucyjnej stabilności, dynamika pozwala na opis dynamicznych zjawisk zachodzących w ewoluującej populacji. Wtedy równania replikatorowe mogą mieć np. rozwiązania w postaci zamkniętych cykli (patrz Ryc. 5), ale mogą się zdarzyć nawet zachowania chaotyczne (patrz Ryc. 8).

W kolejnym podrozdziale zapoznajmy się z przykładem zastosowania powyżej wprowadzonych pojęć.

PRZYKŁAD: GRA JASTRZĄB–GOŁĄB

Zajmijmy się ponownie problemem zrytualizowanych konfliktów między zwierzętami, opisanym na początku artykułu. Spróbujmy przygotować prosty model oparty na przedstawionych powyżej narzędziach teorii gier ewolucyjnych i zastosować go do analizy procesu ewolucji zachowań. Prześledźmy teraz kolejne kroki budowy modelu, opisującego to zagadnienie. Załóżmy, że mamy daną populację zwierząt (np.gra jastrząb-gołąb; ang. hawk-dove game), które losowo dobranymi parami wchodzą w jakiś konflikt (czyli grają w naszą grę). Może to być konflikt o niepodzielną cząstkę pokarmu albo o partnerkę. W zależności od temperamentu mogą one walczyć lub uciekać. Zatem zbiór strategii będzie zawierał dwie strategie czyste:

— strategia jastrzębia: pomimo eskalacji konfliktu walczy dalej ryzykując odniesienie obrażeń;

— strategia gołębia: w podobnej sytuacji ucieka.

Teraz napiszmy funkcję wypłat dla tej gry. Załóżmy, że każdy osobnik jest w stanie mieć N potomstwa, które dziedziczy jego strategię. Angażując się w konflikt ta liczba może się zmienić w zależności od jego wyniku. Zdefiniujmy, że:

V — średni zysk w dostosowaniu (statystycznie tyle więcej potomstwa wyprodukuje, jeśli wygra);

C — strata (tyle mniej, jeśli przegra).

Zatem osobniki agresywne (jastrzębie) w konflikcie z łagodnymi (gołębie) będą średnio miały $N + V$ potomstwa (bo zawsze zwyciężą więc zwiększą dostosowanie). W przypadku konfliktu jastrzębia z jastrzębiem mamy 50 procent szans na zwycięstwo każdego z konkurentów. Wobec tego osobnik z prawdopodobieństwami równymi 0,5 wygra walkę lub odniesie obrażenia, gdyż rozważamy konflikt symetryczny, równie silnych graczy. Wtedy wartość oczekiwana zmiany dostosowania wynosi $0{,}5V–0{,}5C$. Z kolei osobniki łagodne (gołębie) w konfrontacji z „jastrzębiami" zawsze uciekają nie ponosząc obrażeń, ale też nie zdobywając zysku, czyli zmiana ich dostosowania wynosi 0. W przypadku spotkania gołębia z gołębiem mamy prawdopodobieństwo 0,5, że jego przeciwnik się wystraszy i ucieknie. Wtedy dany osobnik wygrywa walkę i zwiększa dostosowanie o V; w przeciwnym wypadku to on ucieka i nie otrzymuje nic. Zatem w przypadku konfliktu między dwoma gołębiami średnia zmiana dostosowania wynosi $0{,}5V$. W przypadku kiedy osobniki wchodzą w interakcje parami, funkcje wypłat zapisuje się w tzw. formie macierzowej. Nie wnikając w detale matematyczne jest to tabela zawierająca wypłaty wszystkich możliwych par strategii (Tabela 1).

Tabela 1.

Strategia przeciwnika / Strategia gracza	Jastrząb	Gołąb
Jastrząb	$(V - C)/2$	V
Gołąb	0	$V/2$

Z technicznego punktu widzenia wystarczy uwzględnić różnice w dostosowaniu pomiędzy poszczególnymi strategiami (czyli nie trzeba uwzględniać wartości N). Korzystanie z tego typu tabel ułatwia używanie tzw. rachunku macierzowego. W tym przypadku nie będzie to jednak potrzebne. Przyjmijmy najpierw, że walcząc można więcej zyskać niż stracić, czyli $V > C$. Jeśli populacja składa się wyłącznie z jastrzębi, średnia wypłata mutanta-gołębia jest niższa, a zatem mutant taki nie będzie rozprzestrzeniać się w populacji. Gdyby natomiast populacja składała się wyłącznie z gołębi, to mutant-jastrząb ma wyższą wypłatę ($V > V/2$); mutacja będzie rozprzestrzeniać się w populacji. Przyjmijmy teraz, ze walcząc można więcej stracić niż zyskać ($V < C$). Intuicja błędnie podpowiada nam, że nie war-

to walczyć. Przyjrzyjmy się jednak macierzy wypłat. Jeśli populacja składa się wyłącznie z jastrzębi, wypłata mutanta-gołębia będzie rzeczywiście wyższa ($(V - C)/2 < 0$) i mutant będzie zwiększał swą częstość. Ponieważ jastrzębie mają wyższą wypłatę, wśród gołębi powinien się ustalić stan ewolucyjnie stabilny (ESState) z udziałem obu czystych strategii.

Aby znaleźć stan ewolucyjnie stabilny, rozszerzmy nasz model o dynamikę replikatorową. W tym celu należy zapisać funkcje wypłat w innej formie.

$s_1 = (1, 0)$ — czysta strategia jastrzębia; w postaci wektorowej strategie czyste zapisuje się jako wektory jednostkowe, oznacza to że strategia jastrzębia będzie stosowana z prawdopodobieństwem 1 (taka strategia może oznaczać również profil populacji złożonej z samych jastrzębi)

$s_2 = (0, 1)$ — czysta strategia gołębia (jak wyżej tylko gołębi)

$S = (a, 1 - a)$ — profil populacji (czyli średnia strategia, a oznacza proporcję jastrzębi w populacji)

$W(s_1, S) = a(V - C)/2 + (1 - a)V$ — średnia wypłata jastrzębia w populacji o profilu S (ważona proporcjami występowania strategii)

$W(s_2, S) = (1 - a)V/2$ — analogicznie dla gołębia

$W(S, S) = aW(s_1, S) + (1 - a)W(s_2,S)$ — średnia wypłata w populacji.

Możemy teraz sformułować równania dynamiki replikatorowej. Ponieważ mamy tylko dwie strategie czyste, wystarczy napisać jedno równanie opisujące zmiany proporcji jastrzębi a (gdyż wtedy analogiczna proporcja gołębi wynosi $1 - a$). Będzie to równanie postaci:

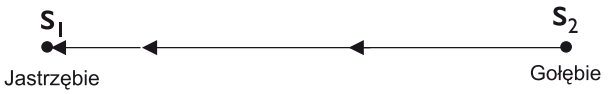
$$a' = a(W(s_1, S) - W(S, S))$$

Po wstawieniu wzorów odpowiadających funkcjom $W(s_1, S)$ i $W(S, S)$ oraz uporządkowaniu otrzymanej formuły dostajemy następujące równanie różniczkowe:

$$a' = a(1 - a)(V - aC)/2$$

Mamy więc sformułowany model ewolucji zachowań w postaci dynamicznej gry ewolucyjnej. Zobaczmy teraz, jakie dzięki niemu otrzymamy przewidywania. Oczywiście można się spodziewać, że w zależności od wartości parametrów V i C, model ten może przejawiać różne zachowania.

Załóżmy że $V > C$, czyli że wygrana w walce przewyższa potencjalną stratę wynikającą z



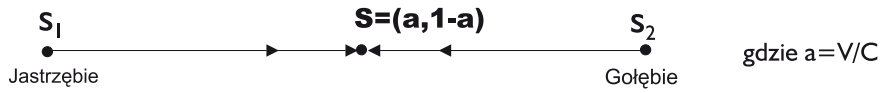
Ryc. 6. W przypadku, gdy oczekiwany zysk jest większy niż koszty obrażeń ($V > C$), strategia Jastrzębia eliminuje strategie Gołębia z populacji, jest więc strategią ewolucyjnie stabilną.

odniesionych obrażeń. Wtedy wypłata jastrzębia jest zawsze większa od wypłaty gołębia. O takim przypadku w terminologii teorii gier mówi się, że strategia jastrzębia dominuje strategię gołębia. Łatwo zauważyć, że wtedy spełnione są również warunki z definicji strategii ewolucyjnie stabilnej. Czyli w tym przypadku strategia jastrzębia będzie jedyną strategią ewolucyjnie stabilną. Doszliśmy intuicyjnie do takiego samego wniosku powyżej, analizując macierz wypłat. Na Rycinie 6 mamy portret fazowy (czyli wykres trajektorii rozwiązań) dynamiki replikatorowej dla tego przypadku. Kropki oznaczają punkty stacjonarne dynamiki. Widać że są tylko dwa. Oba odpowiadają homogenicznym stanom populacji, składającej się z takich samych osobników. Jak widać populacja gołębi s_2 jest niestabilna. Dowolnie mała inwazja jastrzębi prowadzi do całkowitej zagłady gołębi. W przypadku $V = C$ strategia jastrzębia nie jest już dominująca, ponieważ w konfrontacji z innym jastrzębiem, jastrzębie i gołębie otrzymują taka samą wypłatę. Ale w tym przypadku spełniony jest drugi warunek z definicji strategii ewolucyjnie stabilnej. Zatem sytuacja się nie zmienia. Jastrząb nadal jest jedyną strategią ewolucyjnie stabilną. Przejdźmy więc do przypadku $V < C$. Odpowiada on przypadkowi, w którym strata wynikająca z przegranej walki przewyższa ewentualny zysk wynikający ze zwycięstwa. Ponieważ każdy stan ewolucyjnie stabilny jest równowagą Nasha, to wypłaty wszystkich obecnych w nim strategii muszą być równe. Fakt ten, znany w teorii gier jako twierdzenie Bishopa-Canningsa, wykorzystamy teraz do znalezienia nietrywialnych stanów ewolucyjnie stabilnych. Zauważmy, że w przypadku populacji, w której wszystkie osobniki grają tą samą strategią, równość wypłat jest oczywista. Sprawdźmy więc, dla jakich profili populacji wypłaty jastrzębi i gołębi są sobie równe. Należy w tym celu rozwiązać równanie:

$$W(s_1, S) = W(s_2, S)$$

czyli

$$a(V - C)/2 + (1 - a)V = (1 - a)V/2$$



Ryc. 7 W przypadku gdy koszty konfliktu są większe niż oczekiwany zysk ($V < C$), ustala się stan ewolucyjnie stabilny S, będący stabilną proporcją występowania Jastrzębi i Gołębi w populacji. Strategia Jastrzębia nie może być ostatecznie wyeliminowana.

ze względu na a. Łatwo policzyć, że rozwiązaniem jest $a = V/C$. Po sprawdzeniu warunku z definicji stanu ewolucyjnie stabilnego okazuje się, że ta równowaga jest ewolucyjnie stabilna (Ryc. 7). Powyższe rozumowanie wykorzystuje statyczną strukturę gry, łatwo jednak zauważyć, że te same rezultaty można uzyskać znajdując punkty stacjonarne równań dynamiki replikatorowej (Ryc. 7). Tak więc w opisanym przypadku mamy stabilny stan równowagi pomiędzy jastrzębiami i gołębiami. Zwróćmy uwagę, że $a = V/C$ oznacza proporcję jastrzębi. Jeśli C jest dużo większe od V, to ta proporcja jest odpowiednio mała. Inaczej mówiąc, dla ustalonego zysku z walki V, im koszt porażki C będzie wyższy, tym proporcja a będzie mniejsza (czyli stan S będzie położony bliżej S_2).

Tak więc najpierw sformułowaliśmy, a następnie przeanalizowaliśmy model ewolucji zachowań. W skrócie mówiąc przewiduje on, że jeśli zysk jest większy niż koszt poniesionych obrażeń to opłaca się być agresywnym, w przeciwnym wypadku w zależności od wysokości kosztu agresja mniej popłaca, lecz nie daje się całkowicie wyplenić. Pomimo tego, że model ten jest dość prymitywny, rzuca światło na pewne zjawiska obserwowane w przyrodzie. Chodzi m.in. o fakt, że rytualne konflikty częściej występują wśród drapieżników i zwierząt dobrze uzbrojonych, które są zdolne do zadawania poważnych obrażeń. Natomiast wśród małych roślinożerców często nie ma w ogóle mechanizmów rozładowywania agresji. Model pokazuje jednoznacznie związek występowania „jastrzębi" z względnym kosztem odniesionych obrażeń. Model ten można rozbudowywać uwzględniając nowe aspekty analizowanego problemu, patrząc czy zmieni to jego przewidywania. Można na przykład dołożyć jakieś inne strategie, czy uwzględnić wartość zasobów, o które konkurują osobniki. Wyobraźmy sobie sytuację, w której osobniki inaczej zachowują się, gdy są w posiadaniu danego zasobu, a inaczej, gdy się o niego starają. Można wtedy zdefiniować tzw. strategię legalisty (ang. bourgeoise strategy) (MAYNARD-SMITH 1982; patrz również KRZANOWSKA i współaut. 2002), polegającą na zachowywaniu się jak jastrząb w przypadku obrony posiadanego zasobu i jak gołąb gdy dany zasób jest już zajęty przez innego osobnika. W najprostszych modelach tego typu zakłada się, że osobniki znajdują się w roli posiadacza lub poszukiwacza zasobu z jakimś ustalonym prawdopodobieństwem (np. 0,5). Wtedy strategię legalisty można zdefiniować jako strategię mieszaną, w której proporcje występowania strategii czystych, jastrzębia i gołębia, ważone są prawdopodobieństwami znalezienia się w roli posiadacza lub poszukiwacza zasobu. Można wtedy pokazać, że w przypadku gdy $V < C$, strategia legalisty jest strategią ewolucyjnie stabilną, ponieważ nie angażuje się w konflikty z innymi legalistami (jastrzębie wybijają się same) i nie oddaje łatwo posiadanych zasobów jak czyste gołębie. Można z tego wysnuć wniosek, że poszanowanie cudzej własności nie musi być wytworem złożonej kultury i struktur społecznych. Jest raczej odwrotnie, jest ono jednym z podstawowych fundamentów umożliwiających ich powstanie. Zachowania podobne do strategii legalisty obserwowane są u wielu, często prymitywnych organizmów. Dzięki teorii gier można pokazać, że mogły one wyewoluować poprzez dobór naturalny działający na poziomie osobniczym.

PRZYKŁAD: GRA KAMIEŃ–PAPIER–NOŻYCZKI

Modeli opisujących różne zjawiska biologiczne powstało bardzo wiele. Ciekawym przykładem jest znana wszystkim gra kamień–papier–nożyczki. Polega ona na tym, że obaj gracze mają do wyboru trzy strategie:

kamień – wygrywa z nożyczkami, przegrywa z papierem (papier nakrywa kamień);
papier – wygrywa z kamieniem, przegrywa z nożyczkami (nożyczki tną papier);

nożyczki — wygrywają z papierem, przegrywają z kamieniem (kamień tępi nożyczki).

Można ten konflikt zapisać formalnie w postaci macierzy wypłat. Jeśli przyjmiemy, że wartość 0 oznacza przegraną, 1 rezultat neutralny, a 2 wygraną, to macierz wypłat będzie miała postać przedstawioną w Tabeli 2.

Tabela 2.

str. przeciwnika / str. gracza	kamień	papier	nożyczki
kamień	1	0	2
papier	2	1	0
nożyczki	0	2	1

Okazuje się, że w tej grze nie ma stanów ewolucyjnie stabilnych i po rozwiązaniu równań dynamiki replikatorowej otrzymujemy cykliczne zachowanie przedstawione na Rycinie 5. Pora na pytanie o związek tego modelu z jakąś rzeczywistością biologiczną. Wszak z modelowanego układu, w naturalnych środowiskach można zaobserwować jedynie kamienie, i raczej nie zostawiają one licznego potomstwa. Analogii należy jednak szukać w matematycznej strukturze konfliktu, a nie wśród metaforycznych nazw strategii. Ten typ relacji pomiędzy trzema fenotypami zaobserwowano wśród samców jaszczurek *Uta stansburiana* występujących w Kalifornii (MAYNARD-SMITH 1996). Występują u nich trzy strategie kojarzenia się z samicami i osobniki stosujące różne strategie można odróżnić po kolorze plam na podgardlu. Hipermęskie pomarańczowe samce starają się zdobyć jak najwięcej samic i są agresywne wobec innych samców. Mogą być łatwo oszukane przez samce żółte, podobne do samic, przez co niewywołujące agresji. Korzystają one z faktu, że pomarańczowe samce nie są w stanie upilnować swojego haremu. Z kolei, żółte samce przegrywają z samcami niebieskimi, które są dość wierne i zazdrośnie strzegą swoich partnerek przed zdradą uniemożliwiając pokątne zapładnianie samcom żółtym. Z kolei, niebieskie nie są w stanie oprzeć się agresji samców pomarańczowych. Obserwacje pokazują, że w populacjach tych jaszczurek również można zaobserwować cykliczną dynamikę podobną do rozwiązań dynamiki replikatorowej z Ryciny 5.

INNE ZASTOSOWANIA TEORII GIER EWOLUCYJNYCH

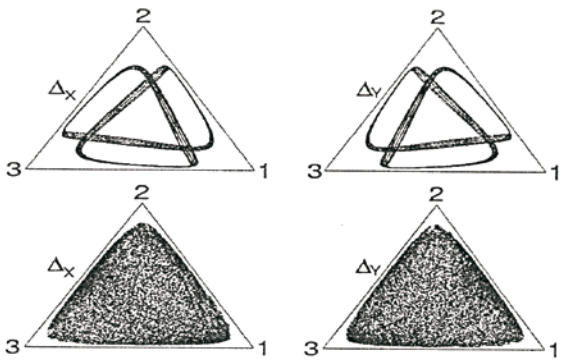
Dotychczas przedstawione pojęcia są dość proste i podstawowe. Miały one na celu przedstawić ogólną filozofię posługiwania się metodami teorii gier ewolucyjnych. Modele te w rzeczywistości mogą być bardzo rozbudowane i skomplikowane. Poza tym jest to teoria relatywnie młoda i wciąż się rozwija. Poniżej podane są krótkie opisy przykładowych rozszerzeń metod opartych na dynamice replikatorów.

MODELE ZALEŻNE OD ZAGĘSZCZENIA

W niektórych zagadnieniach konieczne jest uwzględnianie wpływu zagęszczenia na stan populacji, na przykład gdy osobniki konkurują o jakieś ograniczone zasoby lub wolne siedliska. Wtedy funkcje wypłat zależą nie tylko od względnych proporcji, ale również od liczebności wszystkich osobników.

MODELE WIELOPOPULACYJNE

Jeśli chcemy zbudować model, w którym z jakichś przyczyn osobniki są podzielone na typy posiadające odmienne strategie (np. należą do różnych gatunków lub różnią się płcią), to musi on uwzględniać profile populacji osobników każdego typu. W tym celu powstała teoria modeli wielopopulacyjnych . Ze względu na większą komplikację modele te mogą przejawiać bardzo złożone zachowanie. Na Rycinie 8 mamy przykład dynamiki dla dwóch będących w interakcji populacji oznaczanych X i Y (stąd dwa sympleksy, w



Ryc. 8. Przykłady złożonych trajektorii cyklicznych oraz zachowań chaotycznych (wg SATO i CRUCHFIELDA 2003, ryc. 1, str. 42; http://prola.aps.org/abstract/PRE/v67/i1/e015206, za zgodą autorów i American Physical Society).

celu obserwacji zmienności profili obydwu populacji). W pierwszym przypadku mamy skomplikowane cykle, natomiast w drugim (niższym) chaos. Wyniki te zostały uzyskane w obliczeniach wykonanych przez SATO i CRUTCHFIELDA (2003).

Modeli korzystających z metod teorii gier ewolucyjnych powstało sporo. Dotyczą one m.in. takich zagadnień jak strategie obrony terytorium, doboru partnerów seksualnych czy proporcji płci w miocie. Istnieją nawet modele gier ewolucyjnych dotyczące ewolucji języka (NOWAK 2006), pokazujące, w jaki sposób powstają kody komunikacyjne. Modele te przewidują np. powstawanie zjawisk synonimii i homonimii w ewoluujących dialektach. Tak więc, jak widać, wraz z szaloną ekspansją paradygmatu ewolucyjnego na dziedziny pierwotnie zupełnie z nim niezwiązane rośnie również zakres zastosowań oraz potrzeba rozwoju ewolucyjnej teorii gier i innych metod matematycznych.

INNE DYNAMIKI SELEKCYJNE

Szeroko rozumiane modele teorii gier ewolucyjnych obejmują nie tylko czysto biologiczne modele doboru naturalnego. Innym przykładem procesu prowadzącego do wyboru danych strategii jest imitacja. Można w tym przypadku mówić o modelach ewolucji kulturowej. Wtedy wypłaty osobnika grającego daną strategią nie interpretujemy jako liczby potomstwa dziedziczącego jego strategię, tylko jako użyteczność, jaką daje mu stosowanie danej strategii. Podstawowa wersja dynamiki imitacji oparta jest na następujących założeniach:

— osobniki losowo wchodzą w interakcje, w wyniku których otrzymują wypłatę (czyli grają w grę);

— osobnik, który otrzymał wypłatę porównuje ją z wypłatą losowo wybranego innego osobnika i jeśli jego wypłata jest wyższa to z prawdopodobieństwem zależnym liniowo od różnicy pomiędzy obydwoma wypłatami adaptuje jego strategię.

Stosując się do tych założeń otrzymujemy równania identyczne jak przedstawiona powyżej dynamika replikatorowa:

$$a_i' = a_i(W(s_i, S) - W(S, S)) \text{ dla } n = 1, \dots, n-1$$

Mamy więc do czynienia z dość zdumiewającym faktem, że obydwa przedstawione procesy, jeżeli chodzi o sposób wybierania danych strategii wcale się między sobą nie różnią. Należą one do pewnej szerszej klasy dynamik ewolucyjnych, które łączy pewna ciekawa własność. Przyjrzyjmy się, jak wartości funkcji wypłat wpływają na zachowanie się trajektorii równań replikatorowych. Dla każdego i

$a_i' = 0$ wtedy i tylko wtedy gdy $W(s_i, S) = W(S,S)$

$a_i' < 0$ wtedy i tylko wtedy gdy $W(s_i, S) < W(S, S)$

$a_i' > 0$ wtedy i tylko wtedy gdy $W(s_i, S) > W(S, S)$

Czyli to, czy proporcja występowania danej strategii rośnie czy maleje zależy od tego, czy wypłata jaką daje stosowanie tej strategii jest wyższa czy niższa od średniej wypłaty w populacji. Własność tę nazywamy *dodatniością ze względu na wypłatę (payoff positivity).* Jeżeli patrzeć na ewolucję jako na problem wyboru strategii optymalnych ze względu na maksymalizację wypłaty, to dodatniość ze względu na wypłatę można traktować w rozpatrywanym przypadku jako pewną regułę uczenia. Byłaby to wtedy trochę słabsza wersja tzw. Reguły Hebb'a (patrz np. ŻURADA i współaut. 1996), która rządzi zmianami wartości wag synaptycznych w sieciach neuronowych podczas procesu uczenia. Neurofizjolog amerykański Donald Hebb odkrył, że w procesie uczenia wagi połączeń pomiędzy neuronami są wzmacniane w miarę pobudzania. W konkretnych zastosowaniach informatycznych istnieje inna wersja tej zależności, w której wagi połączeń rzadziej pobudzanych są zmniejszane. Mówimy wtedy o regulacji antyhebbowskiej. W literaturze pod nazwą reguła Hebba można spotkać kombinację obydwu wersji, w której wagi połączeń pobudzanych intensywniej są zwiększane, natomiast dla połączeń słabiej pobudzanych zmniejszane, natomiast wagi połączeń z średnim pobudzeniem pozostają niezmienione. Przypomnijmy, że proporcje występowania strategii z wypłatami poniżej średniej zmniejszają się, natomiast powyżej zwiększają. Kiedy utożsamimy ilość pobudzeń z wartością wypłaty dla i-tej strategii, a jej proporcję występowania a_i z wagą synaptyczną, to analogia staje się jasna. Podobieństwo działania dynamiki replikatorowej do procesu uczenia pozwoliło na zastosowanie tych metod jako technik optymalizacji w zagadnieniach niezwiąza-

nych z biologią, jak optymalna alokacja inwestycji czy analiza obrazów aktywności mózgu uzyskanych przy użyciu magnetycznego rezonansu jądrowego (problematyka praktycznych algorytmów wzorowanych na ewolucji poruszana jest w artykule GECOWA w tym zeszycie KOSMOS).

Zwróćmy uwagę na pewną konsekwencję. Częstym zarzutem wobec teorii darwinowskiej jest jej tautologiczność (przeżycie i rozród najlepiej dostosowanych — które są najlepiej dostosowane? — te które przeżyją i się rozmnożą). Modele matematyczne przedstawione powyżej pokazują, że ta pozorna tautologia wynika z faktu, że kryteria wyboru danych strategii tworzą się w wyniku interakcji poszczególnych osobników i są związane ze specyfiką konkretnego konfliktu pomiędzy nimi. Czyli w skrócie mówiąc, formułując model nie wiemy, które cechy zapewniają wyższe dostosowanie. Wiemy natomiast, jak wyglądają interakcje pomiędzy osobnikami noszącymi dane cechy i jak wpływają na ich dostosowanie (czyli jakie liczby wstawić do macierzy wypłat). Dopiero proces doboru (obrazowany przez dynamikę replikatorową) decyduje, które strategie dają lepsze dostosowanie. Dzięki charakteryzacjom ewolucyjnej stabilności i odpowiednim twierdzeniom wiemy, że pewne stany będą zawsze wybierane przez trajektorie dynamiki i jesteśmy w stanie je identyfikować.

Z kolei analogia pomiędzy procesami ewolucyjnymi a regułami uczenia pokazuje, że wykonują one w pewnym sensie „pracę" rozwiązując problem, jakim jest np. wybór strategii maksymalizującej dostosowanie. Pozwala to na zastosowanie tych metod nie tylko do badań ewolucji kulturowej, ale także w tak odległych od biologii ewolucyjnej zagadnieniach jak analiza portfelowa (dynamika replikatorowa szuka optymalnych inwestycji), czy analiza obrazów mózgu uzyskanych przy pomocy magnetycznego rezonansu jądrowego (identyfikacja oddziałujących ze sobą struktur neuronowych). Tak więc metody te stymulują też rozwój różnych dziedzin wiedzy, zupełnie ze sobą niezwiązanych.

Dochodzimy tu jednak do innego problemu, wokół którego wybuchało większość sporów dotyczących biologicznych podstaw zjawisk społecznych. Chodzi o traktowanie rozwiązań wybieranych przez ewolucję jako właściwych ze społecznego punktu widzenia (stan naturalny jest dobry, bez względu na to, jaki on jest, co prowadzi do uzasadniania wielu zjawisk powszechnie uznawanych za patologie). Takie podejście nosi nazwę „błędu naturalistycznego" (problem ten jest szerzej omawiany w artykule ELŻANOWSKIEGO w tym zeszycie KOSMOSU). Teoria gier pozwala na kategoryczne rozwiązanie tej kontrowersji. Należy po prostu sformułować kryteria optymalności społecznej, co pozwoliłoby badać, czy rozwiązania ewolucyjnie stabilne rzeczywiście je spełniają. Przykładem takiego kryterium jest <u>optymalność w sensie Pareto</u>.

Daną równowagę nazywamy Pareto-optymalną jeśli nie istnieje inna równowaga zapewniająca wszystkim graczom wyższe lub przynajmniej równe wypłaty. Innymi słowy, zmiana profilu gry na profil Pareto-optymalny nie może prowadzić do pogorszenia sytuacji żadnego z graczy. W przedstawionych powyżej prostych modelach kryterium to przyjmuje postać:
S jest <u>równowagą Pareto-optymalną</u> jeśli dla każdej innej <u>równowagi s</u>:

$$W(s, s) \leq W(S, S)$$

Tego typu kryteria pozwalają na badanie, czy dany proces ewolucyjny (dajmy na to dynamika imitacji) prowadzi do stanu, w którym gracze dostają możliwie najwyższą wypłatę, czy do stanów suboptymalnych. Często okazuje się, że rozwiązania proponowane przez „Naturę" wcale nie są najlepszymi[2]. Przy formułowaniu takich kryteriów, można szukać oparcia w licznych pracach z zakresu ekonomii i politologii (wywodzących się z prac V. Pareto i J. Rawlsa i rozwijanych przez m.in. P. Younga), z których wiele bezpośrednio korzysta z aparatu pojęciowego teorii gier, bądź odwołuje się do pokrewnych koncepcji stosowanych w naukach ekonomicznych. Dostarczy to miarodajnych kryteriów pozwalających na ocenę działania procesów ewolucyjnych, co pozwoli wyraźnie oddzielić to „jak jest" od tego „jak być powinno". Tak więc przeszliśmy od zagadnień typowo opisowych do problemów o charakterze normatywnym. Jest to doskonały moment, aby przedstawić wyniki teorii gier ewolucyjnych sugerujące, że nasze normy moralne i wzorce zachowań społecznych również mogą być wytworem ewolucji.

[2]Wiele napięć społecznych wynika z tego, że rozwiązania optymalne w sensie Pareto, a więc społecznie słuszne, są różne od rozwiązań ewolucyjnie stabilnych, rozpatrywanych na poziomie wchodzących w interakcje graczy (osobników lub grup osobników). Rolą państwa jest uchwalanie takich przepisów prawnych i tworzenie takich organów kontrolnych, by oba rozwiązania zbliżały się do siebie.

EWOLUCJA WSPÓŁPRACY

Aby rzucić światło na powyżej postawiony problem, przyjrzyjmy się modelom opartym na sławnym dylemacie więźnia (patrz MIĘKISZ 2001). Jest to gra wymyślona w 1950 r. przez dwóch pracowników RAND Corporation (instytucji doradczej rządu USA), Melvina Dreshera i Merrila Forda (patrz MIĘKISZ 2001, DAWKINS 2007). Pierwotnie był to model sytuacji decyzyjnej, związanej z odstraszaniem atomowym w czasie zimnej wojny. Nazwy dylemat więźnia użył po raz pierwszy Albert Tucker, i to on sformułował następującą interpretację tej gry:

Policja zatrzymała dwóch przestępców. Nie mając wystarczających dowodów do postawienia zarzutów, rozdzielono więźniów i przedstawiono każdemu z nich tę samą propozycję:

— jeśli obaj będziecie zeznawać to dostaniecie po 7 lat

— jeśli obaj odmówicie zeznań wyjdziecie po roku z braku dowodów

— jeśli jeden z was będzie zeznawał a drugi nie, to ten pierwszy zostanie zwolniony natomiast drugi dostanie wyrok 10 lat więzienia

Więźniowie nie mają ze sobą kontaktu i żaden z nich nie wie jak zachowa się drugi. Co powinni zrobić kierując się racjonalnymi przesłankami? Sformalizujmy tę sytuację w postaci macierzy wypłat (Tabela 3):

Tabela 3.

Strategia więźnia II / Strategia więźnia I	milczeć	zeznawać
milczeć	–1	–10
zeznawać	0	–7

W efekcie otrzymujemy funkcję wypłat podstawowego modelu ewolucji zachowań kooperacyjnych. W bardziej fachowym żargonie mówimy od dwóch strategiach, kooperacji i zdradzie. Milczenie utożsamiamy z kooperacją, gdyż milcząc nie obciążamy winą współwięźnia. Z tego samego powodu zeznawanie utożsamiamy ze zdradą. Analizując macierz wypłat widzimy, że w jednorazowym konflikcie zdrada dominuje nad kooperacją, gdyż zawsze prowadzi do lżejszego wyroku (czyli wyższej wypłaty). Czyżby kooperacja była nieopłacalna? Dlaczego więc powszechnie obserwuje się takie zachowania w przyrodzie i społeczeństwach? Aby odpowiedzieć na to pytanie musimy zmienić perspektywę z jednorazowej interakcji na wielokrotne angażowanie się w tego typu sytuację decyzyjną. Jest to bardziej realistyczne, ponieważ w ciągu całego życia podobne sytuacje decyzyjne mogą się zdarzać wiele razy zarówno w przypadku ludzi jak i zwierząt. Prowadzi to do tzw. iterowanego dylematu więźnia. Jest to modyfikacja polegająca na tym, że ci sami gracze grają wielokrotnie i dysponują informacją na temat poprzednich rezultatów, co za tym idzie strategii użytej przez oponenta. Można wtedy definiować strategie warunkowe określane na podstawie wyników poprzednich tur. Pozwala to na konstruowanie strategii, które się „obrażają" kiedy oponent nie kooperuje, lub wybaczają. Wczesne prace pokazujące, że w iterowanym dylemacie więźnia kooperacja może być stanem równowagi, pojawiły się już w latach 60. XX w., jednak prawdziwy rozkwit nastąpił w latach 80. Wtedy to politolog Robert Axelrod zorganizował słynny turniej, w którym mogły startować napisane przez uczestników programy grające w iterowany dylemat więźnia. Do turnieju zgłoszono wiele, często bardzo złożonych programów kodujących strategie. Zwycięzcą okazała się strategia opisana programem, który miał cztery linijki kodu. Była to strategia wet za wet zgłoszona przez Anatola Rapaporta. Polega ona na kooperacji w pierwszej turze, a w kolejnych pod warunkiem, że oponent również kooperuje. W przypadku zdrady należy go „ukarać" i zacząć zdradzać. Późniejsze analizy pokazały, że klasyczny wet za wet jest zbyt nieprzejednany. W niektórych przypadkach, zwłaszcza gdy możliwe jest popełnienie błędu w ocenie zachowania oponenta, strategie skłonne do „wybaczania" (mogące przestawić się z powrotem na kooperację) osiągały nieco lepsze rezultaty. Generalnie strategie osiągające dobre rezultaty charakteryzowały się takimi cechami jak przyjazność (kooperacja na początku), mściwość (karanie zdrady) czy skłonność do wybaczania. Potem nastąpił gwałtowny rozwój badań nad iterowanym dylematem więźnia. Martin Nowak wraz z Karlem Sigmundem stworzyli modele, w których rozpatrywana była alokacja przestrzenna graczy, którzy grali ze swoimi sąsiadami rozmieszczonymi na dwuwymiarowej kracie. W przeprowadzonych symulacjach komputerowych zaobserwowali oni sytuacje tworzenia się „wysp" kooperacji tworzonych przez

grupki kooperujących graczy otoczone przez „ocean" zdrady. Dość ciekawe wyniki przyniosło zastosowanie tzw. algorytmów ewolucyjnych, które pozwoliły strategiom mutować i zmieniać się w trakcie symulacji (algorytmom ewolucyjnym poświęcony jest artykuł Gecowa). Obserwowano sytuacje, w których populację całkowicie dominowała dość oportunistyczna strategia Pawłowa, o dość prostej regule: wygrywasz-nic nie zmieniaj, przegrywasz-zmień strategię. Prowadzi ona do dość zaskakującego rozwiązania: jeśli w poprzedniej turze obaj gracze kooperowali lub obaj zdradzali, w kolejnej należy kooperować, jeśli natomiast zachowywali się odmiennie, należy zdradzać. Strategia ta może dokonać inwazji do populacji stosującej strategię wet-za-wet, ale nie może rozprzestrzeniać się w jednorodnej populacji bez kooperacji. Istnieją modele budowane na tzw. sieciach „małych światów", czyli strukturach posiadających połączenia dalekozasięgowe, dzięki czemu średnia droga w takiej sieci jest bardzo krótka (słynny paradoks sześciu stopni separacji, mówiący że średnio dwie osoby na ziemi dzieli sześć „podań ręki"). Sieci te wierniej odwzorowują tzw. „geometrię społeczną" niż struktury regularne, takie jak krata, w której każdy gracz ma czterech sąsiadów.

GDZIE SZUKAĆ INFORMACJI NA TEMAT TEORII GIER EWOLUCYJNYCH?

Osobom zainteresowanym tematem można polecić literaturę uzupełniającą. Niestety nie ma zbyt wiele pozycji w języku polskim. Jeśli chodzi o pozycje popularyzatorskie, sporo na ten temat znaleźć można w klasycznej pozycji DAWKINSA (2007). Warto też polecić pozycję *Ewolucyjna teoria interakcji społecznych* POLESZCZUKA (2004). Pewne informacje na temat teorii gier ewolucyjnych można znaleźć również w książkach *Zarys mechanizmów ewolucji* (KRZANOWSKA i współaut. 2002) i *Teoria gier* (STRAFFIN 2004). Godne uwagi są również artykuły popularnonaukowe autorstwa Jacka Miękisza zamieszczane w Delcie (MIĘKISZ 2003, 2004). Czytelnicy zainteresowani bardziej zaawansowanymi zagadnieniami powinni zaznajomić się z literaturą zagraniczną. Dla nielubiących matematyki godna polecenia jest książka *Games of Life* SIGMUNDA (1993). Natomiast dobrym wprowadzeniem dla zmatematyzowanych czytelników będzie pozycja *Evolutionary dynamics* (NOWAK 2006). Dla bardziej zaawansowanych czytelników można polecić klasyczną monografię MAYNARDA-SMITHA *Evolution and the Theory of Games* (1982) oraz pozycje *Evolutionary Game Theory* WEIBULLA (1995) i *Evolutionary Games and Population Dynamics* HOFBAUERA i SIGMUNDA (1998).

METHODS OF EVOLUTIONARY GAME THEORY

Summary

An overview of methods of mathematical modeling of evolutionary processes related to evolutionary game theory is presented. These methods are inspired by classical, economical game theory introduced by John von Neumann and Oskar Morgenstern and developed by others, including John Nash, one of the most important researchers involved in development of game theoretic methods. Evolutionary game theory was originated by John Maynard Smith in his pioneering papers with George Price and the book "Evolution and a theory of games". Now the theory is one of the most important tools for modeling evolution of behavior. Introducing replicator dynamics, a system of ordinary differential equations describing changes among frequencies, allowed evolutionary game theory to become an independent and self-consisted mathematical theory. There are discussed basic concepts underlying evolutionary game theoretic framework in the paper. At the beginning, elementary classical game theoretic notions (*strategy set*, *pure and mixed strategies*, *payoff function*) and *Nash equilibrium* concept are introduced. Then I focus on basic static conditions of evolutionary stability, such *evolutionarily stable strategy* (ESS), *evolutionarily stable state* (ESState) and *evolutionarily stable set* (ESSet). Then evolutionary game theoretic framework is extended to dynamical context by introducing replicator dynamics. Mathematical toolbox presented in previous sections is used to prepare an example of application of evolutionary games to biological problems. A rigorously derived and analyzed example is *hawk-dove game*, the model of selection between aggressive and peaceful individuals presented by John Maynard Smith and George Price in their pioneering paper. Also example of *rock-scissor-paper game* is briefly discussed. This is an important example from biological point of view, since it describes cycling dynamics among different male mating strategies of *Uta stansburiana* lizards. Then extensions of basic evolutionary game framework and non-biological applications (in social sciences and economics) are discussed. The last section is devoted to famous *prisoners dilemma*. This is a canonical model used in modeling of evolution of cooperation.

LITERATURA

DAWKINS R., 2007. *Samolubny gen*. Pruszyński i Ska, Warszawa.

HOFBAUER J., SIGMUND K., 1990. *EvolutionarygGames and population dynamics*. Cambridge University Press, Cambridge.

KRZANOWSKA H., ŁOMNICKI A.., RAFIŃSKI J., SZARSKI H., SZYMURA J. M., 2002. *Zarys mechanizmów ewolucji*. Wydawnictwo Naukowe PWN, Warszawa.

MAYNARD-SMITH J., 1982. *Evolution and the theory of games*. Cambridge University Press, Cambridge.

MAYNARD-SMITH J., 1996. *The games lizards play.* Nature, 380, 198–199.

MAYNARD-SMITH J., PRICE G., 1973. *The logic of animal conflict*. Nature 245, 15–18.

MIĘKISZ J., 2001. *Polowanie na jelenia i rownowagi Nasha*. Delta 11, 4–5.

MIĘKISZ J., 2003. *Być albo nie być altruista — dylemat więznia*. Delta 7, 6–7.

MIĘKISZ J., 2004. *Kiedy Darwin spotka Mendla? Teoria gier w genetyce*. Delta 4, 4–5.

NOWAK M., 2006. *Evolutionary dynamics*. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, MA.

POLESZCZUK J., 2004, *Ewolucyjna teoria interakcji społecznych*, Scholar, Warszawa.

SATO Y., CRUTCHFIELD J., 2003. *Coupled replicator equations for the dynamics of learning in multiagents Systems*. Phys. Rev. E 67, 40–43.

STRAFFIN P., 2004. *Teoria gier*. Scholar, Warszawa.

SIGMUND K., 1993. *Games of life*. Oxford University Press, Oxford.

TAYLOR P., JONKER L., 1978. *Evolutionary stable strategies and game dynamics.* Math. BioSci. 40, 145–156.

WEIBULL J., 1995. *Evolutionary game theory.* MIT Press, Cambridge, MA.

ŻURADA J., BARSKI M., JĘDRUCH W., 1996. *Sztuczne sieci neuronowe*. PWN, Warszawa.