

Evrimsel ekoloji

Erol Akçay

University of Pennsylvania

eakcay@sas.upenn.edu

Matematiksel Evrim Yazokulu

9 Eylül 2013

Nesin Matematik Köyü, Şirince, İzmir

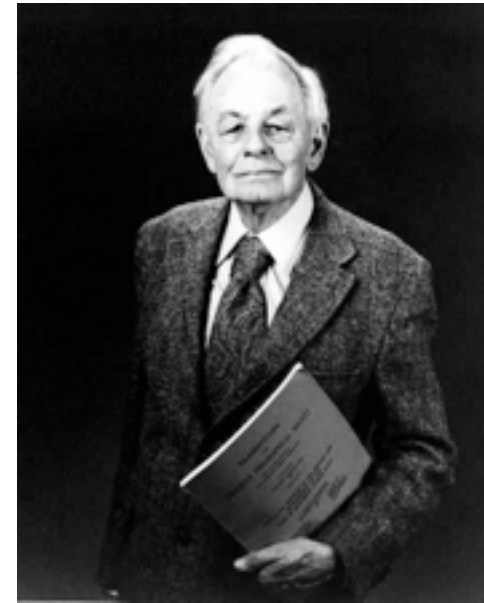
Evrimsel ekoloji nedir?

Canlılar çevrelerine ve birbirlerine nasıl adapte olurlar?

Evrin “oyununun” ekolojik “sahne”ye konması

Bir çok konu başlığı:

- ~ Yiyecek arama, avcılardan kaçma
- ~ Eş seçimi ve üreme sistemleri
- ~ Türler arası etkileşimler: av-avcı, asalaklık, mutualizm
- ~ ve daha bir çok konu

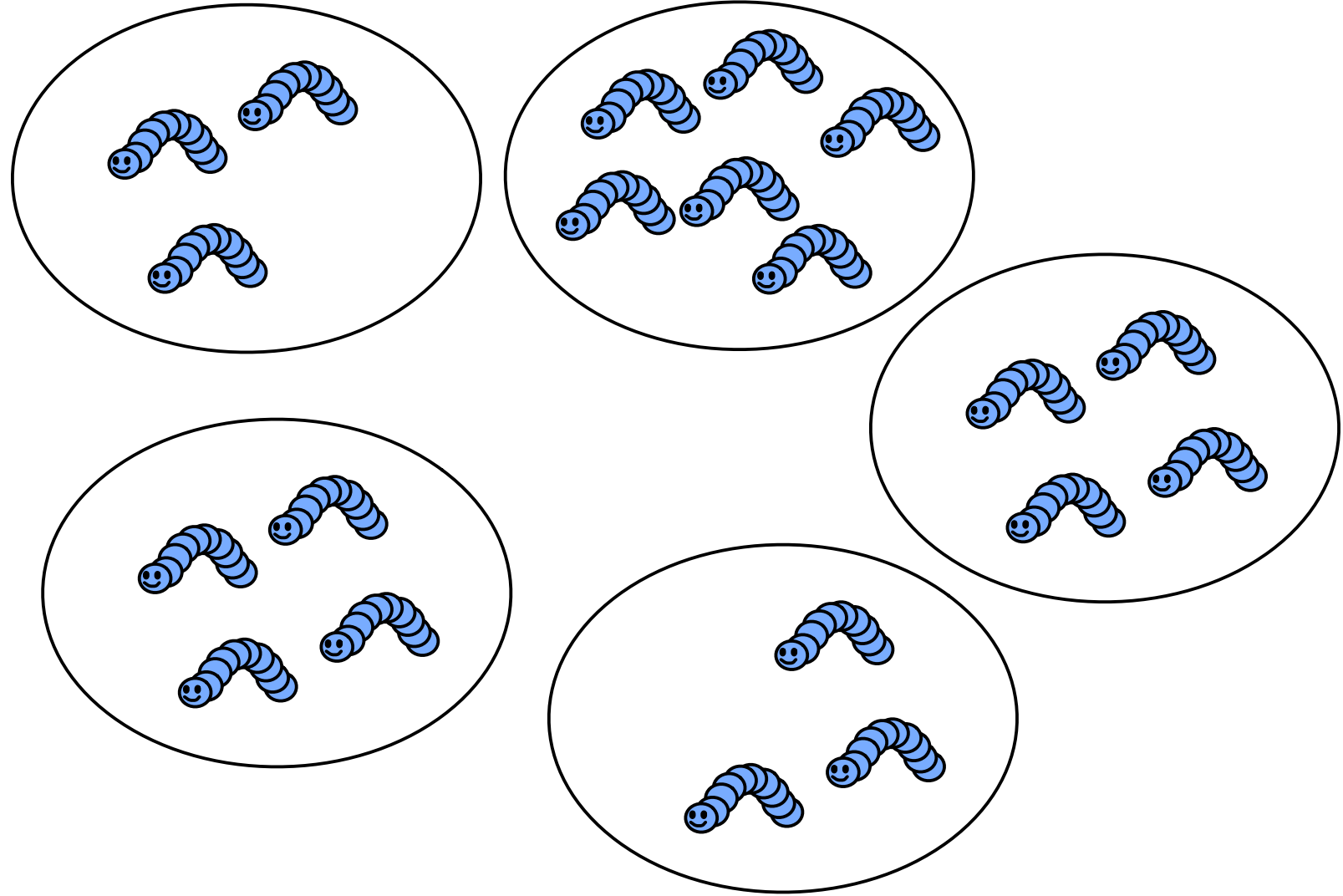


Evelyn Hutchinson

Ders planı

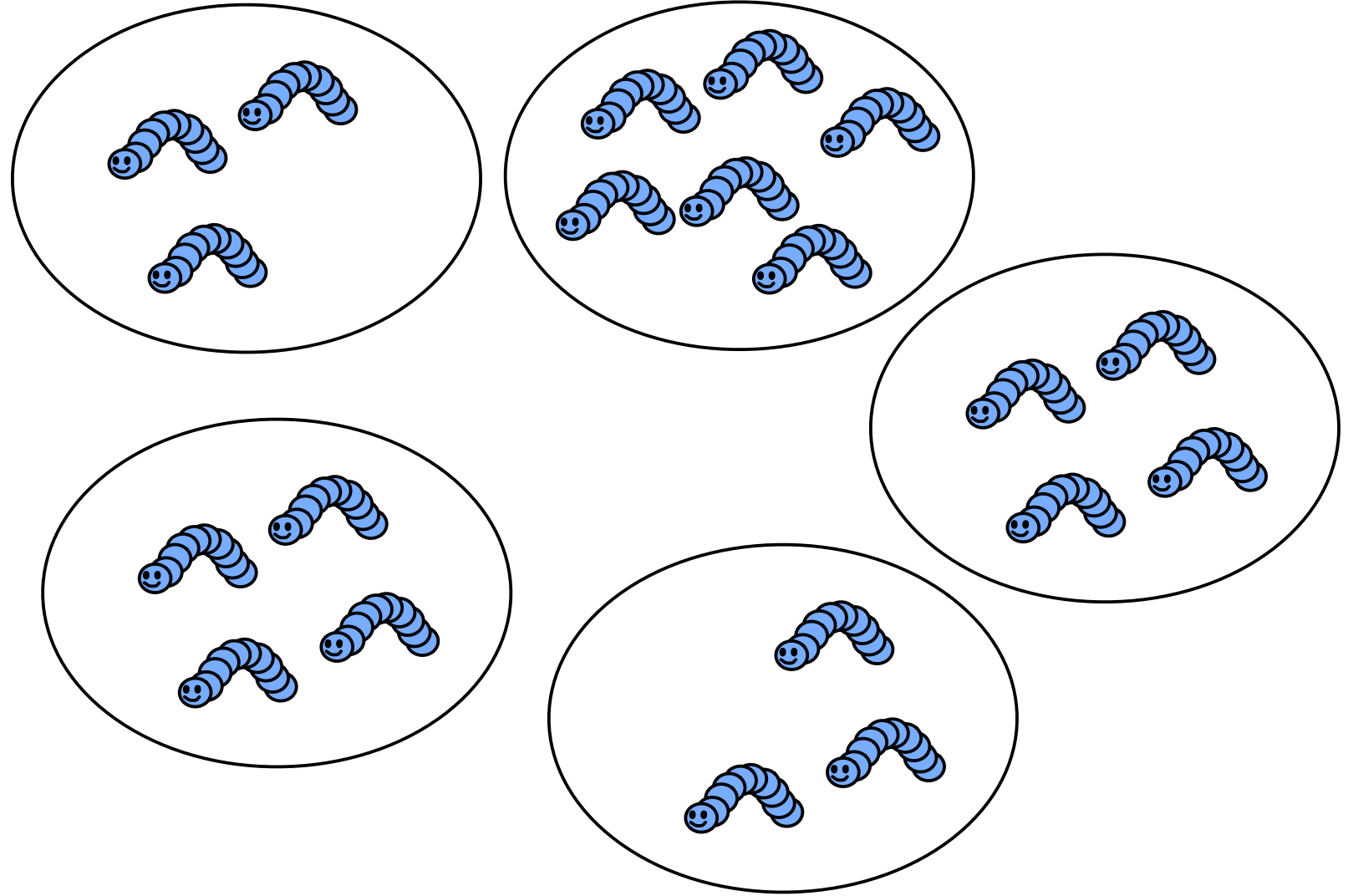
1. Eniyilik (optimalite) modelleri: yiyecek arama örneği
2. Evrimsel oyun kuramı ve evrimsel olarak dengeli stratejiler
3. Akraba seçilimi ve özgeciliğin evrimi

Eniyilik modelleri



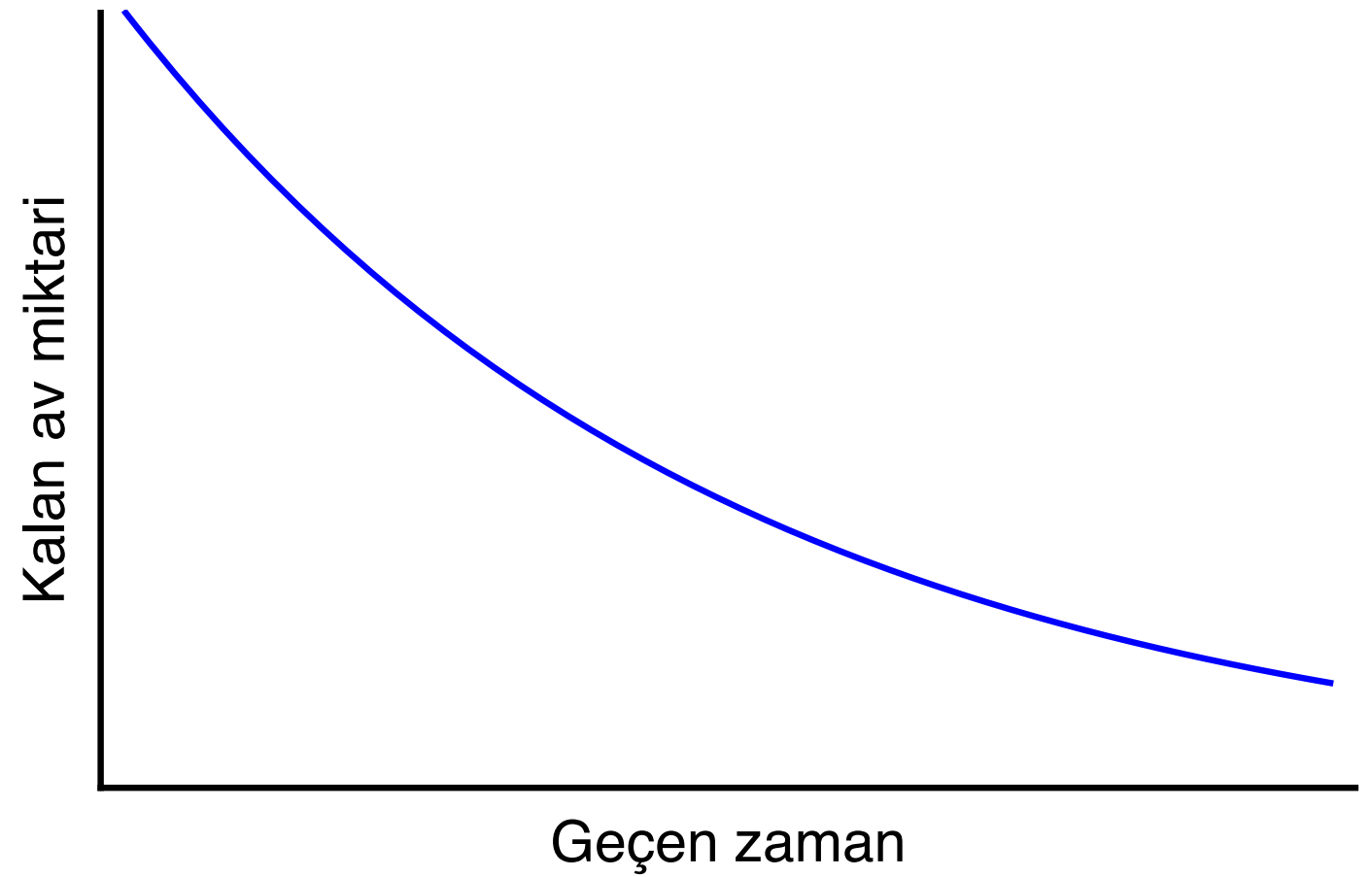
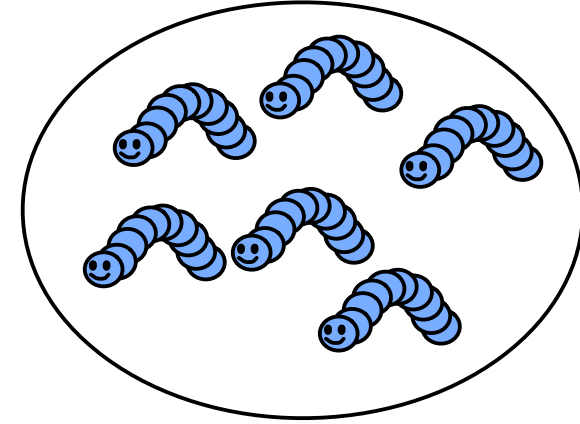
Enerji alım oranını en yükseğe çıkarmak için
hangi bölgede ne kadar vakit geçirmeli?

Eniyilik modelleri



Bölgelere rastgele iniyor
Bölgede kalma zamanına karar vermesi gerek

Eniyilik modelleri

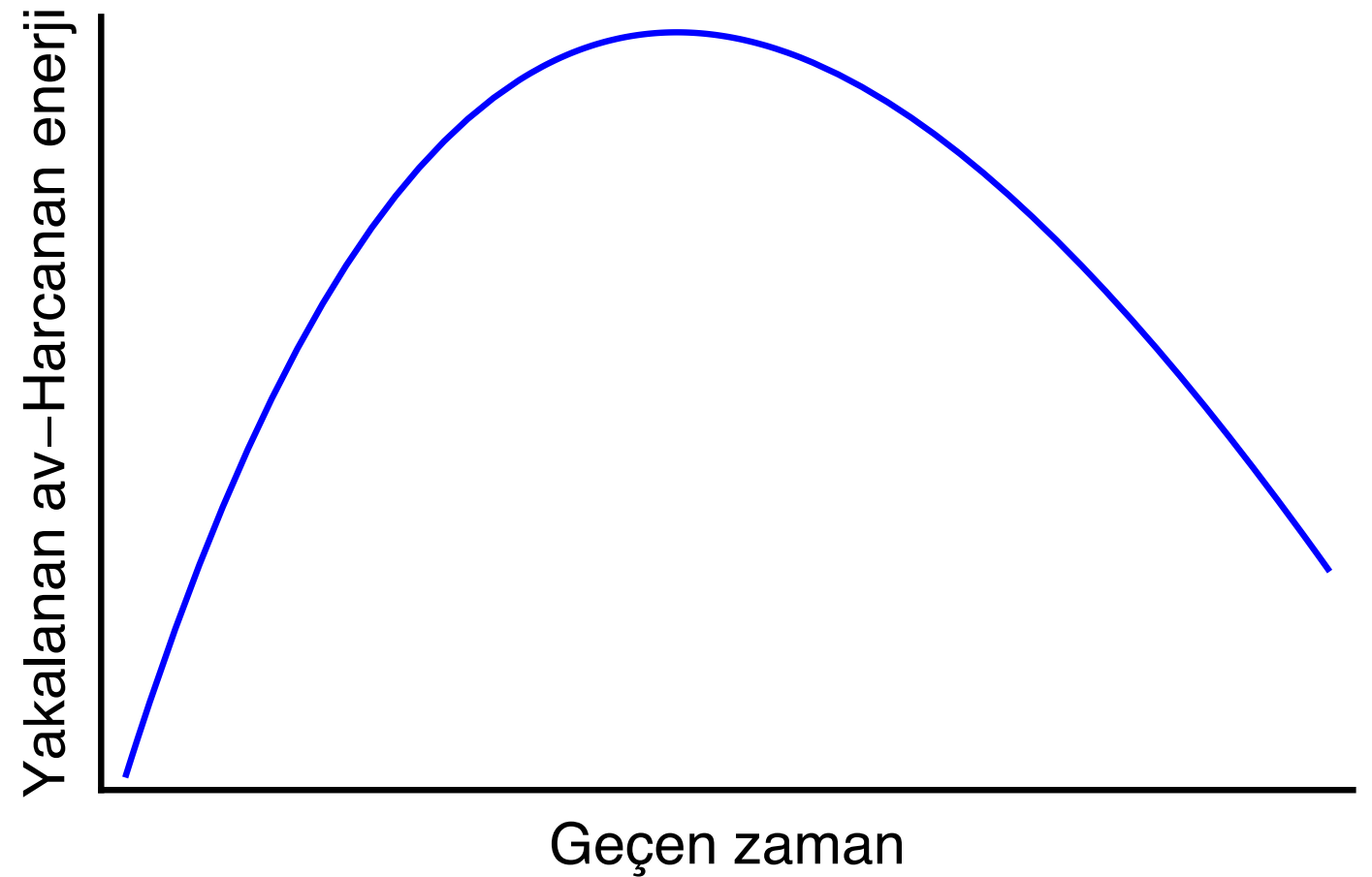
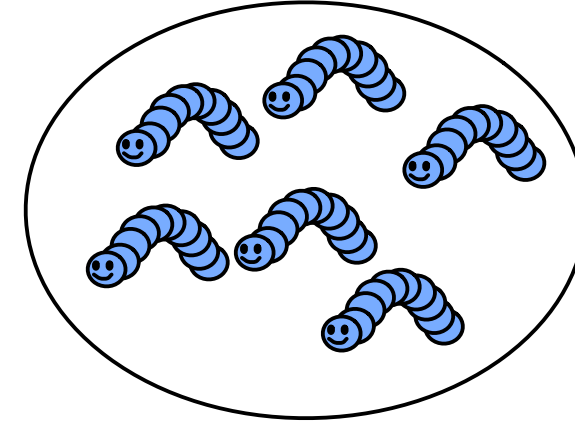


Kalan av miktarı (ve av bulma hızı) zamanla düşer

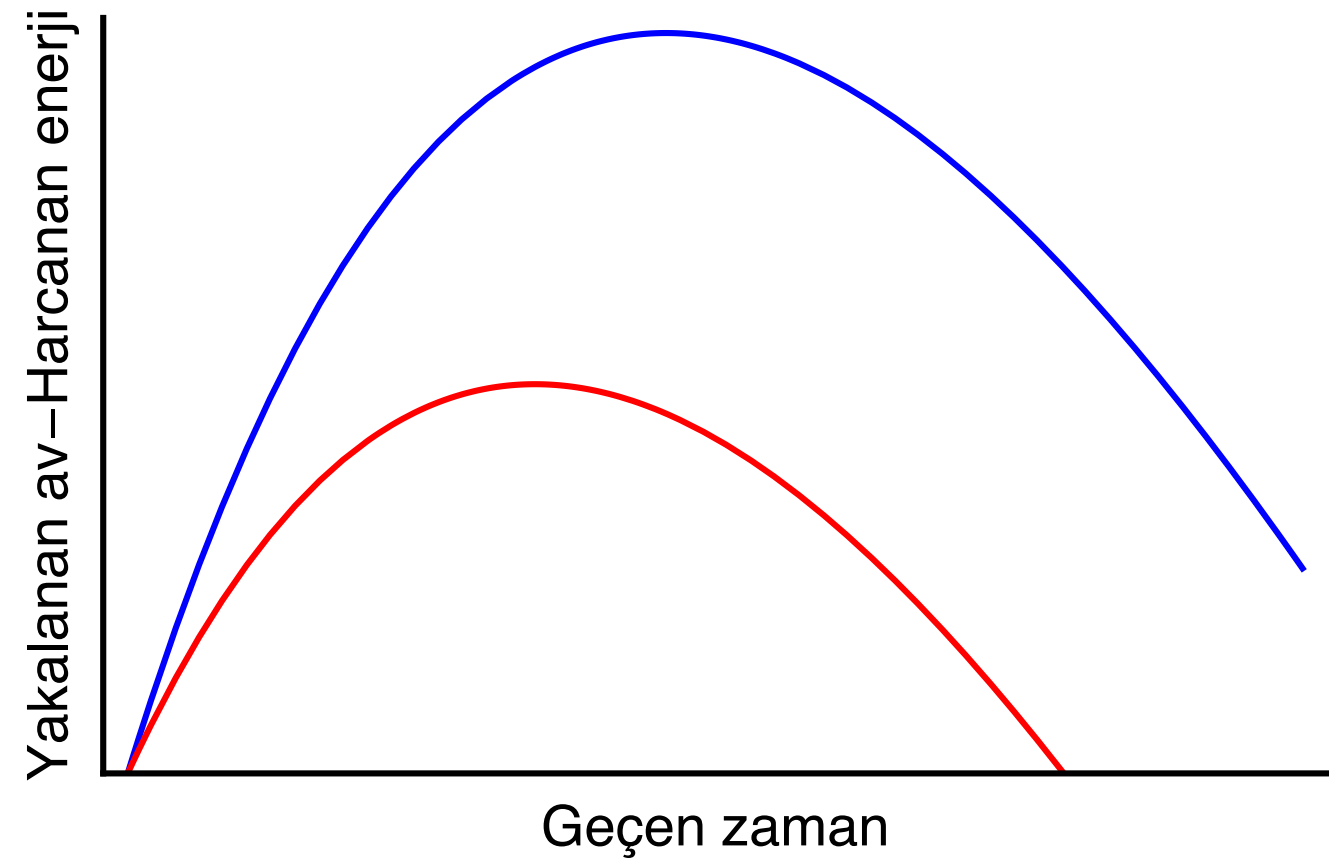
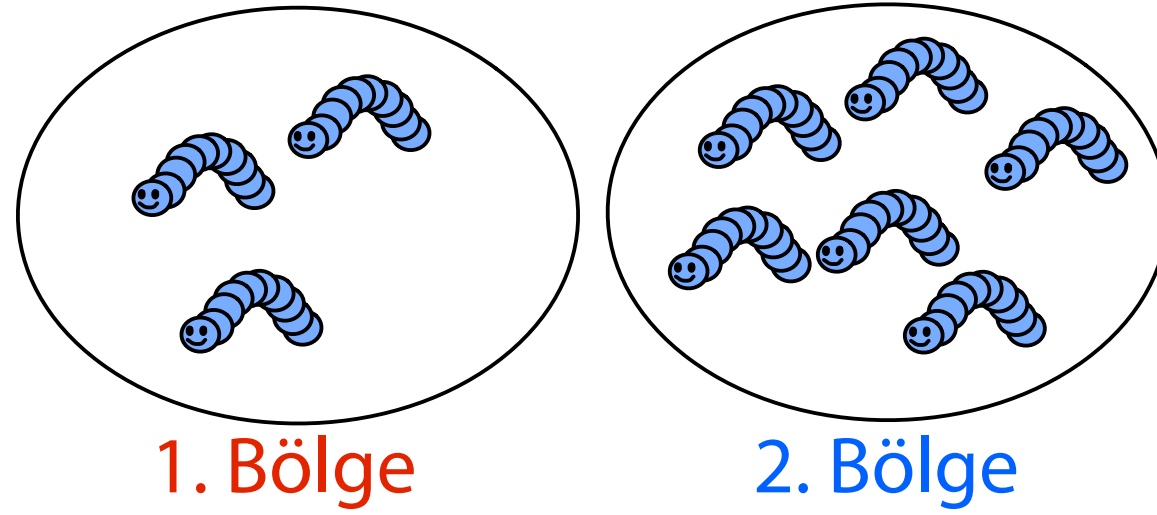
Eniyilik modelleri



Net enerji alımı (kazanılan-harcanan enerji) tepe yaptıktan sonra düşmeye başlar



Eniyilik modelleri



Farklı bölgelerin av miktarı ve net kazanç fonksiyonları farklı olacak.

Charnov 1976 modeli

p_i : i tipi bölgelerin sıklığı

E_s : Bölgeler arası seyahat ederken harcanan toplam enerji

T_s : Bölgeler arası seyahat ederken harcanan zaman

E_{Ai} : i tipi bölgede avlanırken birim zamanda harcanan enerji

$h(t_i)$: i tipi bölgede geçen zamana (t_i) göre av bulma hızı

$g(t_i)=h(t_i)-t_i \cdot E_{Ai}$: i tipi bölgeden t_i zamanında net enerji kazanımı

Charnov 1976 modeli

Bir av arama döngüsü:

Bölgeye in (i tipi) $\Rightarrow$ t_i kadar zaman geçir $\Rightarrow$ başka bölgeye uç

Bir döngünün beklenen süresi: $\sum_i p_i t_i + T_s$

Bir döngüden beklenen enerji kazanımı: $\sum_i p_i g_i(t_i) - E_s$

Varsayım: Doğal seçim, enerji/zamanı maksimize etmeye çalışır

$$\max \left(\frac{\sum_i p_i g_i(t_i) - E_s}{\sum_i p_i t_i + T_s} \right) = \max(H)$$

Charnov 1976 modeli

Herhangi bir j bölgesinde geçen zamanı ele al

Birinci derece koşulu: $\frac{\partial H}{\partial t_j} = 0$

$$\frac{\partial H}{\partial t_j} = \frac{\partial}{\partial t_j} \left(\frac{\sum_i p_i g_i(t_i) - E_s}{\sum_i p_i t_i + T_s} \right) = \frac{p_j g'_j(t_j)}{\sum_i p_i t_i + T_s} - \frac{\sum_i p_i g_i(t_i) - E_s}{\left(\sum_i p_i t_i + T_s \right)^2} p_j = 0$$

$$p_j \left(g'_j(t_j) - \frac{\sum_i p_i g_i(t_i) - E_s}{\sum_i p_i t_i + T_s} \right) = (g'_j(t_j) - H) = 0$$

p_j sıfırdan büyük olduğu için, parantezin içindeki değer sıfır olmalı

Ders planı

1. Eniyilik (optimalite) modelleri: yiyecek arama örneği
2. Evrimsel oyun kuramı ve evrimsel olarak dengeli stratejiler
3. Akraba seçilimi ve özgeciliğin evrimi

Evrimsel oyun kuramı

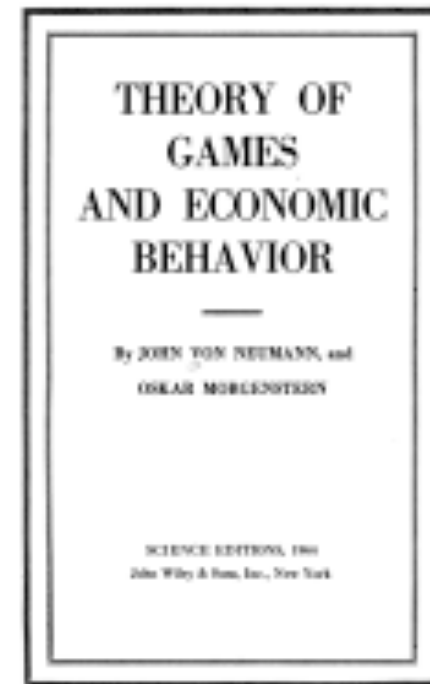
Oyun kuramı: bireyler arasındaki etkileşimlerin modellenmesi



John von Neumann



Oscar Morgenstern



(1944)

Tutsak ikilemi

İki tutsak, polis suçlarını kanıtlayamıyor, itiraf etmeleri gerek

İkinci
oyuncu

Birinci
oyuncu

Kazanç matrisi:
Kimin ne yaptığına
göre kim ne
kazanıyor

Strateji: bir ya da
öbür davranışı
seçme “planı”

Tutsak ikilemi

İki tutsak, polis suçlarını kanıtlayamıyor, itiraf etmeleri gerek

Birinci oyuncu

	İnkar et (işbirliği)	Gammazla (ihamet)
İnkar et	3 , 3	0 , 5
Gammazla	5 , 0	1 , 1

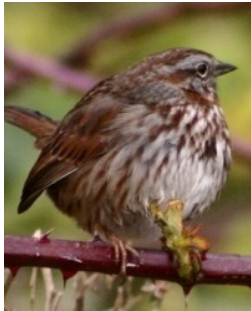
İkinci oyuncu

Kazanç matrisi:
Kimin ne yaptığına göre kim ne kazanıyor

Strateji: bir ya da öbür davranışı seçme "planı"

Tutsak ikilemi

İki şarkı serçesi, birbirlerine komşu bölgeleri var



	Barişçıl ol	Çatış
Barişçıl ol	3 , 3	0 , 5
Çatış	5 , 0	1 , 1



John Nash

Nash dengesi

Bir strateji profili, öyle ki:

Hiçbir oyuncu, diğerlerinin stratejileri sabit tutulursa, kendi stratejilerini değiştirerek daha iyi bir kazanç elde etmesi mümkün değil

EQUILIBRIUM POINTS IN *N*-PERSON GAMES

By JOHN F. NASH, JR.*

PRINCETON UNIVERSITY

Communicated by S. Lefschetz, November 16, 1949

One may define a concept of an *n*-person game in which each player has a finite set of pure strategies and in which a definite set of payments to the *n* players corresponds to each *n*-tuple of pure strategies, one strategy being taken for each player. For mixed strategies, which are probability

Vol. 36, 1950

MATHEMATICS: G. POLYA

49

distributions over the pure strategies, the pay-off functions are the expectations of the players, thus becoming polylinear forms in the probabilities with which the various players play their various pure strategies.

Any *n*-tuple of strategies, one for each player, may be regarded as a point in the product space obtained by multiplying the *n* strategy spaces of the players. One such *n*-tuple counters another if the strategy of each player in the countering *n*-tuple yields the highest obtainable expectation for its player against the *n* - 1 strategies of the other players in the countered *n*-tuple. A self-countering *n*-tuple is called an equilibrium point.

The correspondence of each *n*-tuple with its set of countering *n*-tuples gives a one-to-many mapping of the product space into itself. From the definition of countering we see that the set of countering points of a point is convex. By using the continuity of the pay-off functions we see that the graph of the mapping is closed. The closedness is equivalent to saying: if $P_1, P_2, \dots$ and $Q_1, Q_2, \dots, Q_n, \dots$ are sequences of points in the product space where $Q_n \rightarrow Q$, $P_n \rightarrow P$ and Q_n counters P_n then Q counters P .

Since the graph is closed and since the image of each point under the mapping is convex, we infer from Kakutani's theorem¹ that the mapping has a fixed point (i.e., point contained in its image). Hence there is an equilibrium point.

In the two-person zero-sum case the "main theorem"² and the existence of an equilibrium point are equivalent. In this case any two equilibrium points lead to the same expectations for the players, but this need not occur in general.

* The author is indebted to Dr. David Gale for suggesting the use of Kakutani's theorem to simplify the proof and to the A. E. C. for financial support.

¹ Kakutani, S., *Duke Math. J.*, 8, 457-459 (1941).

² Von Neumann, J., and Morgenstern, O., *The Theory of Games and Economic Behavior*, Chap. 3, Princeton University Press, Princeton, 1947.

Evrimsel olarak dengeli strateji

Bir strateji, öyle ki:

Popülasyondaki bütün bireyler aynı stratejiyi uyguluyorsa,

a) o strateji bütün alternatiflerden daha yüksek yetiye sahip

b) eğer aynı s.d. sahip bir strateji varsa, baştaki strateji bu alternatife karşı daha yüksek yetiye sahip



John Maynard Smith



George Price

NATURE VOL. 246 NOVEMBER 2 1973

15

The Logic of Animal Conflict

J. MAYNARD SMITH

School of Biological Sciences, University of Sussex, Falmer, Sussex BN1 9QG

G. R. PRICE

Galton Laboratory, University College London, 4 Stephenson Way, London NW1 2HE

Tekrarlanan oyunlar



...

Strateji: bir oyun planı (1. elde bir davranış, ikincide başka, vs. vs.)

Hep Çatış -- Hep Barışçıl ol stratejileri sıkıcı

Şartlı stratejiler: Önceki eldeki davranışa göre davranışını değiştir.

“Kısasa kısas”: İlk elde barışçıl ol, sonra rakip ne yaptıysa aynısını yap.

Tekrarlanan oyunlar



	Bariřçıl ol	Çatıř
Bariřçıl ol	3 , 3	0 , 5
Çatıř	5 , 0	1 , 1



	Bariřçıl ol	Çatıř
Bariřçıl ol	3 , 3	0 , 5
Çatıř	5 , 0	1 , 1



...

Strateji: bir oyun planı (1. elde bir davranıř, ikincide bařka, vs. vs.)

Hep Çatıř -- Hep Bariřçıl ol stratejileri sıkıcı

řartlı stratejiler: Önceki eldeki davranıřa göre davranıřını deęiřtir.

“Kısasa kısas”: İlk elde bariřçıl ol, sonra rakip ne yaptıysa aynısını yap.

Evrimsel kazanç matrisi

Oyunun tekrarlanma ihtimali: δ

Tek el kazanç matrisi
 $t > r > p > s$

Evrimsel kazanç matrisi

	Barışçıl ol	Çatış
Barışçıl ol	r, r	s, t
Çatış	t, s	p, p

Tek el kazanç matrisi
 $t > r > p > s$

Oyunun tekrarlanma ihtimali: δ

	Hep Barışçıl ol	Hep Çatış	Kısasa Kısas
Hep Barışçıl ol			
Hep Çatış			
Kısasa kısas			

Evrimsel kazanç matrisi

Oyunun tekrarlanma ihtimali: δ

Tek el kazanç matrisi
 $t > r > p > s$

$$\frac{1}{1-\delta} r \quad \frac{1}{1-\delta} r \quad \frac{1}{1-\delta} s \quad \frac{1}{1-\delta} t$$

$$\frac{1}{1-\delta} t \quad \frac{1}{1-\delta} s \quad \frac{1}{1-\delta} p \quad \frac{1}{1-\delta} p$$

Evrimsel kazanç matrisi

	Barişçıl ol	Çatış
Barişçıl ol	r, r	s, t
Çatış	t, s	p, p

Tek el kazanç matrisi
 $t > r > p > s$

Oyunun tekrarlanma ihtimali: δ

	Hep Barişçıl ol	Hep Çatış	Kısasa Kısas
Hep Barişçıl ol	$\frac{1}{1-\delta} r, \frac{1}{1-\delta} r$	$\frac{1}{1-\delta} s, \frac{1}{1-\delta} t$	
Hep Çatış	$\frac{1}{1-\delta} t, \frac{1}{1-\delta} s$	$\frac{1}{1-\delta} p, \frac{1}{1-\delta} p$	
Kısasa kısas			

Evrimsel kazanç matrisi

Oyunun tekrarlanma ihtimali: δ

Tek el kazanç matrisi
 $t > r > p > s$

$$\begin{array}{cccccc}
 \frac{1}{1-\delta}r & \frac{1}{1-\delta}r & \frac{1}{1-\delta}s & \frac{1}{1-\delta}t & \frac{1}{1-\delta}r & \frac{1}{1-\delta}r \\
 \frac{1}{1-\delta}t & \frac{1}{1-\delta}s & \frac{1}{1-\delta}p & \frac{1}{1-\delta}p & \boxed{t + \frac{\delta}{1-\delta}p} & \\
 & & & & s + \frac{\delta}{1-\delta}p & \\
 \frac{1}{1-\delta}r & \frac{1}{1-\delta}r & s + \frac{\delta}{1-\delta}p & & \boxed{\frac{1}{1-\delta}r} & \frac{1}{1-\delta}r \\
 & & t + \frac{\delta}{1-\delta}p & & &
 \end{array}$$

Evrimsel kazanç matrisi

	Barişçıl ol	Çatış
Barişçıl ol	r, r	s, t
Çatış	t, s	p, p

Tek el kazanç matrisi
 $t > r > p > s$

Oyunun tekrarlanma ihtimali: δ

	Hep Barişçıl ol	Hep Çatış	Kısasa Kısas
Hep Barişçıl ol	$\frac{1}{1-\delta} r, \frac{1}{1-\delta} r$	$\frac{1}{1-\delta} s, \frac{1}{1-\delta} t$	$\frac{1}{1-\delta} r, \frac{1}{1-\delta} r$
Hep Çatış	$\frac{1}{1-\delta} t, \frac{1}{1-\delta} s$	$\frac{1}{1-\delta} p, \frac{1}{1-\delta} p$	$t + \frac{\delta}{1-\delta} p$ $s + \frac{\delta}{1-\delta} p$
Kısasa kısas	$\frac{1}{1-\delta} r, \frac{1}{1-\delta} r$	$s + \frac{\delta}{1-\delta} p$ $t + \frac{\delta}{1-\delta} p$	$\frac{1}{1-\delta} r, \frac{1}{1-\delta} r$

Evrimsel kazanç matrisi

Oyunun tekrarlanma ihtimali: δ

Hep çatış her zaman evrimsel olarak dengeli (neden?)

Kısasa kisasın dengeli olması için koşul:

$$\frac{1}{1-\delta}r > t + \frac{\delta}{1-\delta}p$$

yani oyunun tekrarlanma olasılığı yeterince büyükse:

$$\delta > \frac{t-r}{t-p}$$

$1-\delta$

Evrimsel kazanç matrisi

Barışçıl ol	Çatış

Oyunun tekrarlanma ihtimali: δ

Hep çatış her zaman evrimsel olarak dengeli (neden?)

Kısasa kısasin dengeli olması için koşul:

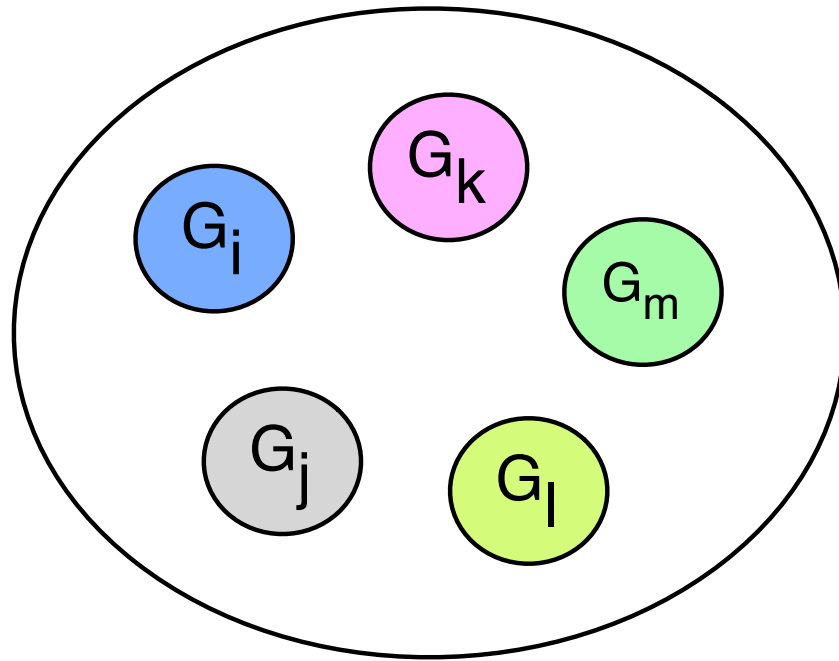
$$\frac{1}{1-\delta}r > t + \frac{\delta}{1-\delta}p$$

yani oyunun tekrarlanma olasılığı yeterince büyükse:

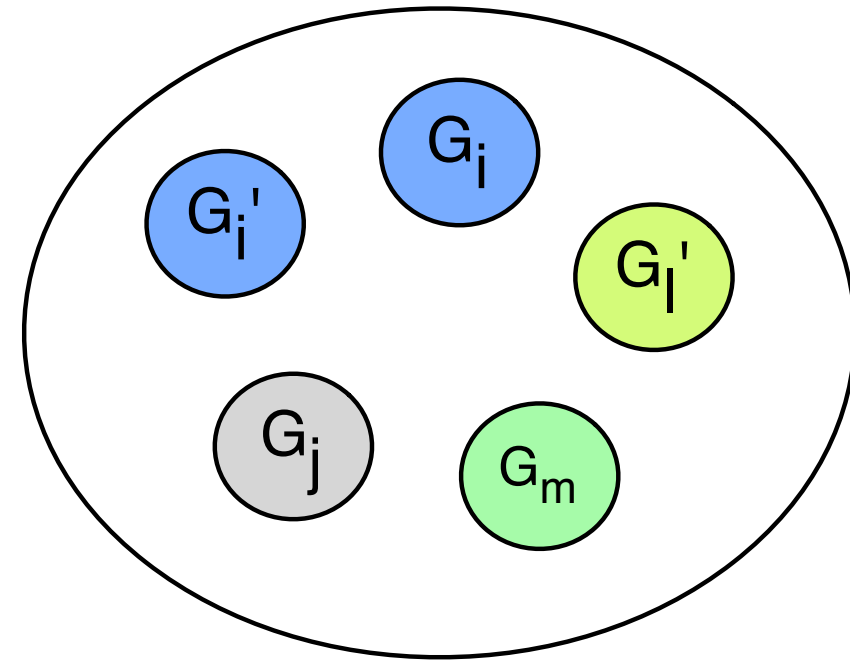
$$\delta > \frac{t-r}{t-p}$$

Kısas		$1-\delta$	
-------	--	------------	--

Price denklemi

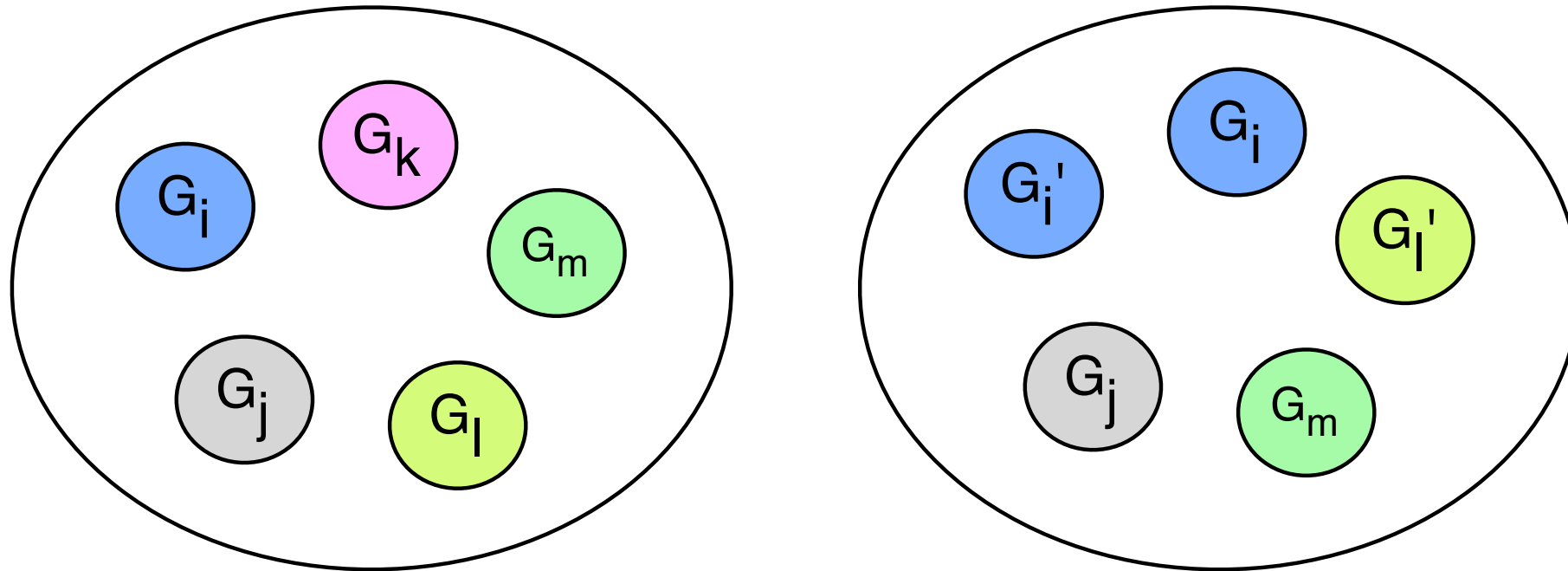


$T=1$ zamanındaki popülasyon



$T=2$ zamanındaki popülasyon

Price denklemi



T=1 zamanındaki popülasyon

T=2 zamanındaki popülasyon

Popülasyonların bir zamandan öbürüne nasıl değiştiğini beimleyen çok genel bir özdeşlik.

$$\Delta \bar{G} = \text{cov}(G_i, w) + E(\Delta G_i w)$$

Ortamala özelliğin
değişimi

Seçilim etkisi

İletim etkisi (mutasyon,
çevresel değişim, vs.)

Price denklemi

Komşular tarafından etkilenen yeti

$$w = \beta_{w,p_i} p_i + \sum_{j \neq i} \beta_{w,p_j} p_j$$

Kendi fenotipinin etkisi

Başkalarının
fenotiplerinin etkileri

Price denklemi

Price denkleminin “akraba seçilimi” açılımı (eklenebilir gen etkisi)

$$\Delta \bar{G} = \text{cov}(G_i, w) = \beta_{w,p_i} \text{cov}(G_i, p_i) + \sum_{j \neq i} \beta_{w,p_j} \text{cov}(G_i, p_j)$$

Price denklemi

Price denkleminin “akraba seçilimi” açılımı (eklenebilir gen etkisi)

$$\Delta \bar{G} = \text{cov}(G_i, w) = \beta_{w,p_i} \text{cov}(G_i, p_i) + \sum_{j \neq i} \beta_{w,p_j} \text{cov}(G_i, p_j)$$

“Yeti” versiyonu (simetriyi kullandık)

$$\Delta \bar{G} = \text{var}(G_i) (\beta_{w,p_i} + (N - 1)R\beta_{w,p_j})$$


$$R = \text{cov}(G_i, G_j) / \text{var}(G_i)$$

Akrabalık

Price denklemi

Price denkleminin “akraba seçilimi” açılımı (eklenebilir gen etkisi)

$$\Delta \bar{G} = \text{cov}(G_i, w) = \beta_{w,p_i} \text{cov}(G_i, p_i) + \sum_{j \neq i} \beta_{w,p_j} \text{cov}(G_i, p_j)$$

“Yeti” versiyonu (simetriyi kullandık)

$$\Delta \bar{G} = \text{var}(G_i) (\beta_{w,p_i} + (N - 1)R\beta_{w,p_j})$$

Oyun sırasındaki kazançlara dayalı versiyonu (zayıf seçilim)

$$\Delta \bar{G} \propto \text{var}(G_i) (\beta_{F_i,p_i} + (N - 1)r\beta_{F_i,p_j})$$

Price denklemi

Price denkleminin “akraba seçilimi” açılımı (eklenebilir gen etkisi)

$$\Delta \bar{G} = \text{cov}(G_i, w) = \beta_{w,p_i} \text{cov}(G_i, p_i) + \sum_{j \neq i} \beta_{w,p_j} \text{cov}(G_i, p_j)$$

“Yeti” versiyonu (simetriyi kullandık)

$$\Delta \bar{G} = \text{var}(G_i) (\beta_{w,p_i} + (N - 1)R\beta_{w,p_j})$$

Oyun sırasındaki kazançlara dayalı versiyonu (zayıf seçilim)

$$\Delta \bar{G} \propto \text{var}(G_i) (\beta_{F_i,p_i} + (N - 1)r\beta_{F_i,p_j})$$

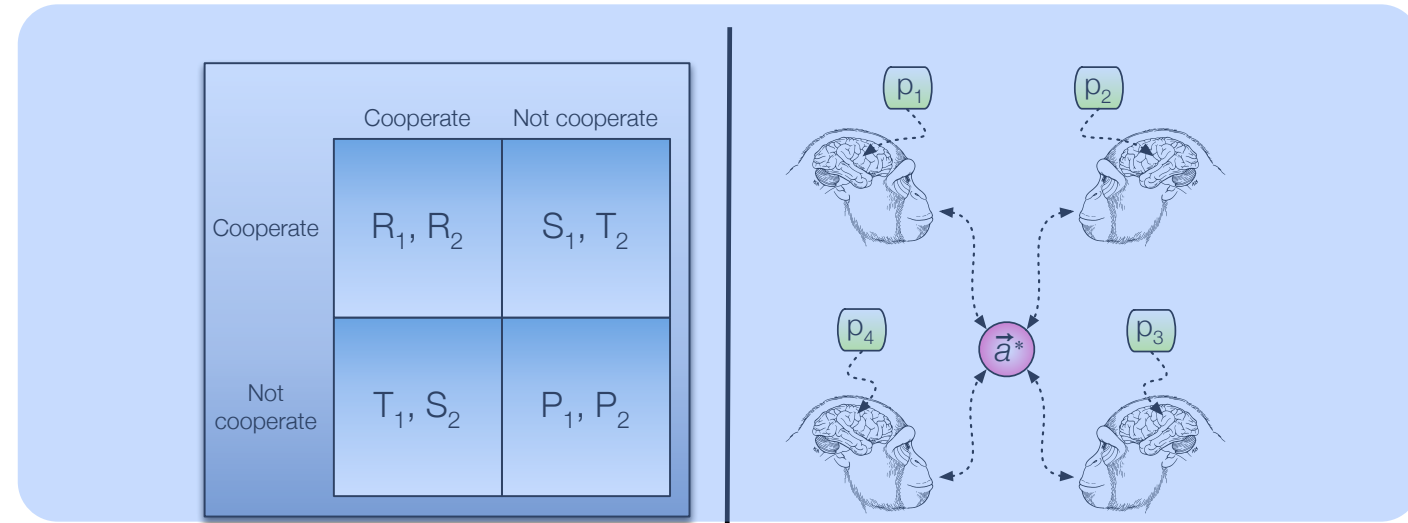
Doğrudan doğurganlık etkisi
(kendi fenotipine bağlı)

Akrabalık
(ölçeklenmiş)

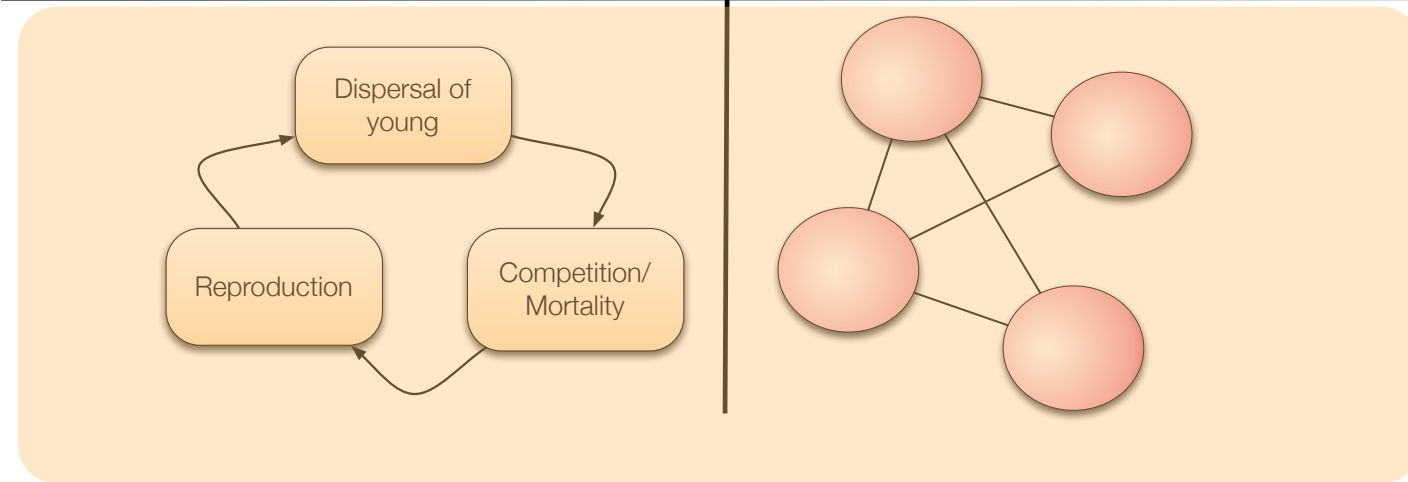
Dolaylı doğurganlık etkisi
(başkalarının fenotiplerine bağlı)

Price denklemleri

Oyun kuramı



Popülasyon yapısı



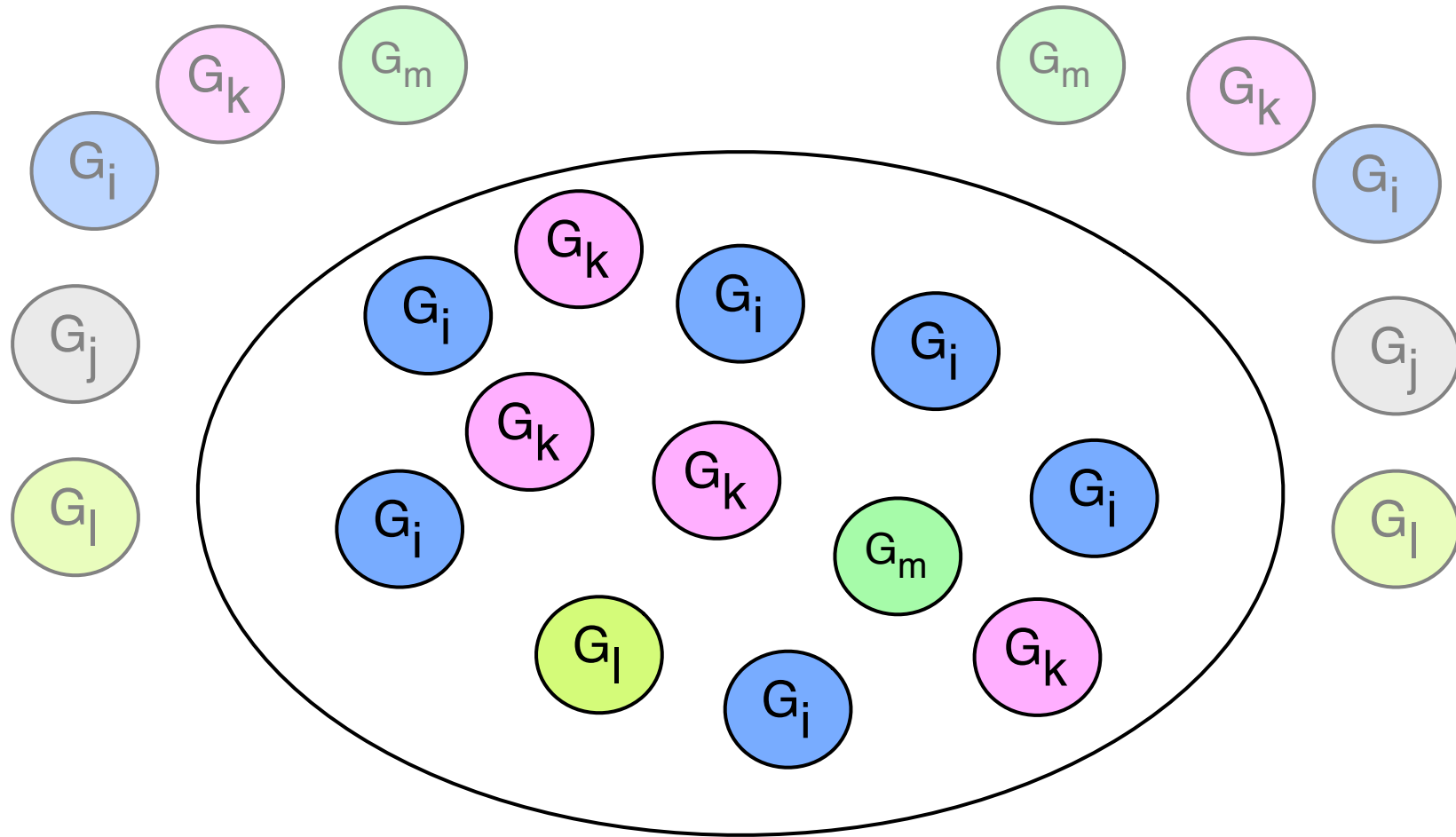
$$\Delta \bar{G} \propto \text{var}(G_i) (\beta_{F_i, p_i} + (N - 1)r \beta_{F_i, p_j})$$

Doğrudan doğurganlık etkisi
(kendi fenotipine bağlı)

Akrabalık
(ölçeklenmiş)

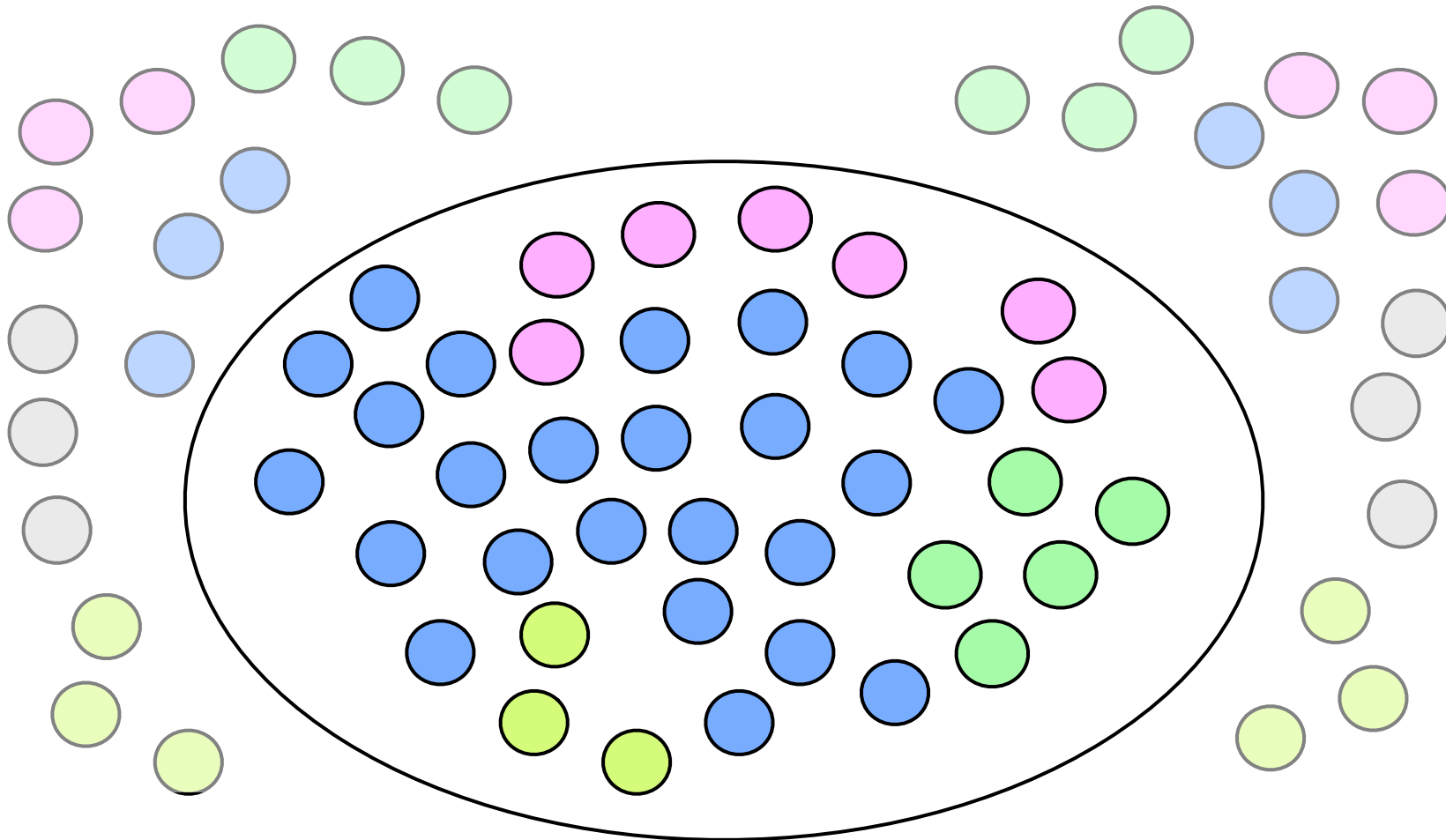
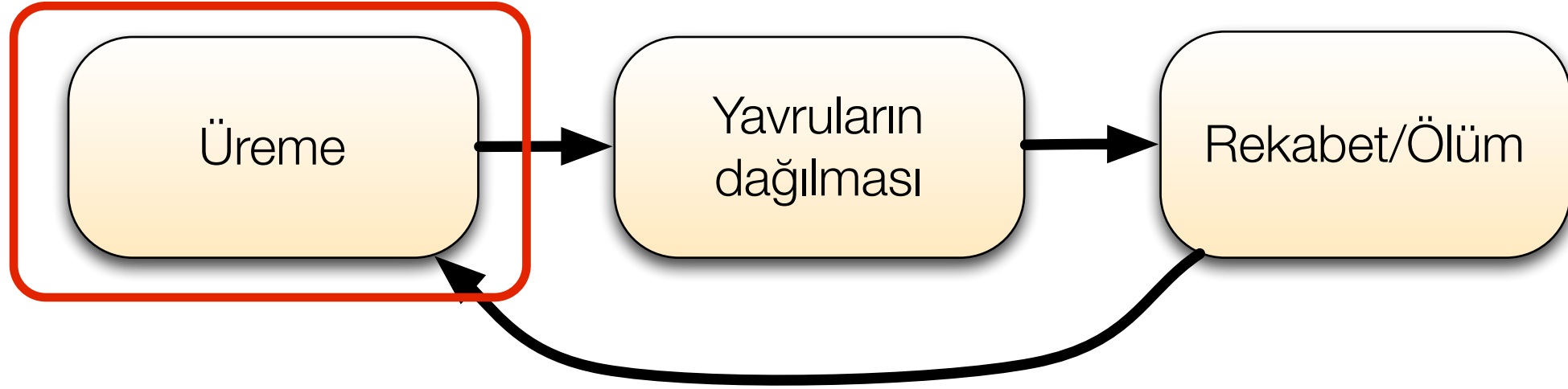
Dolaylı doğurganlık etkisi
(başkalarının fenotiplerine bağlı)

Neden ölçeklenmiş akrabalık?



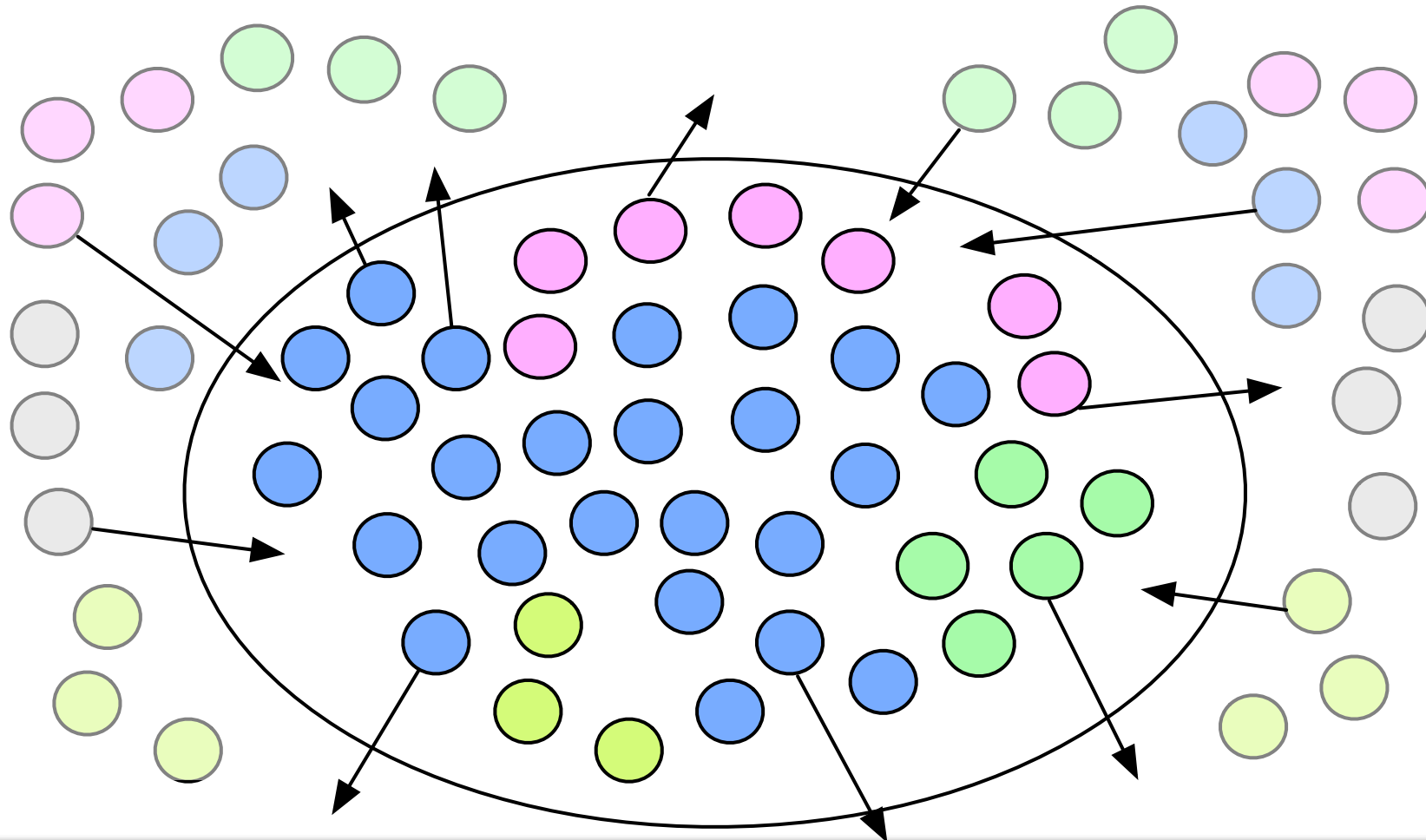
Alt-popölasyon
düzeyinde yüksek
akrabalık

Neden ölçeklenmiş akrabalık?



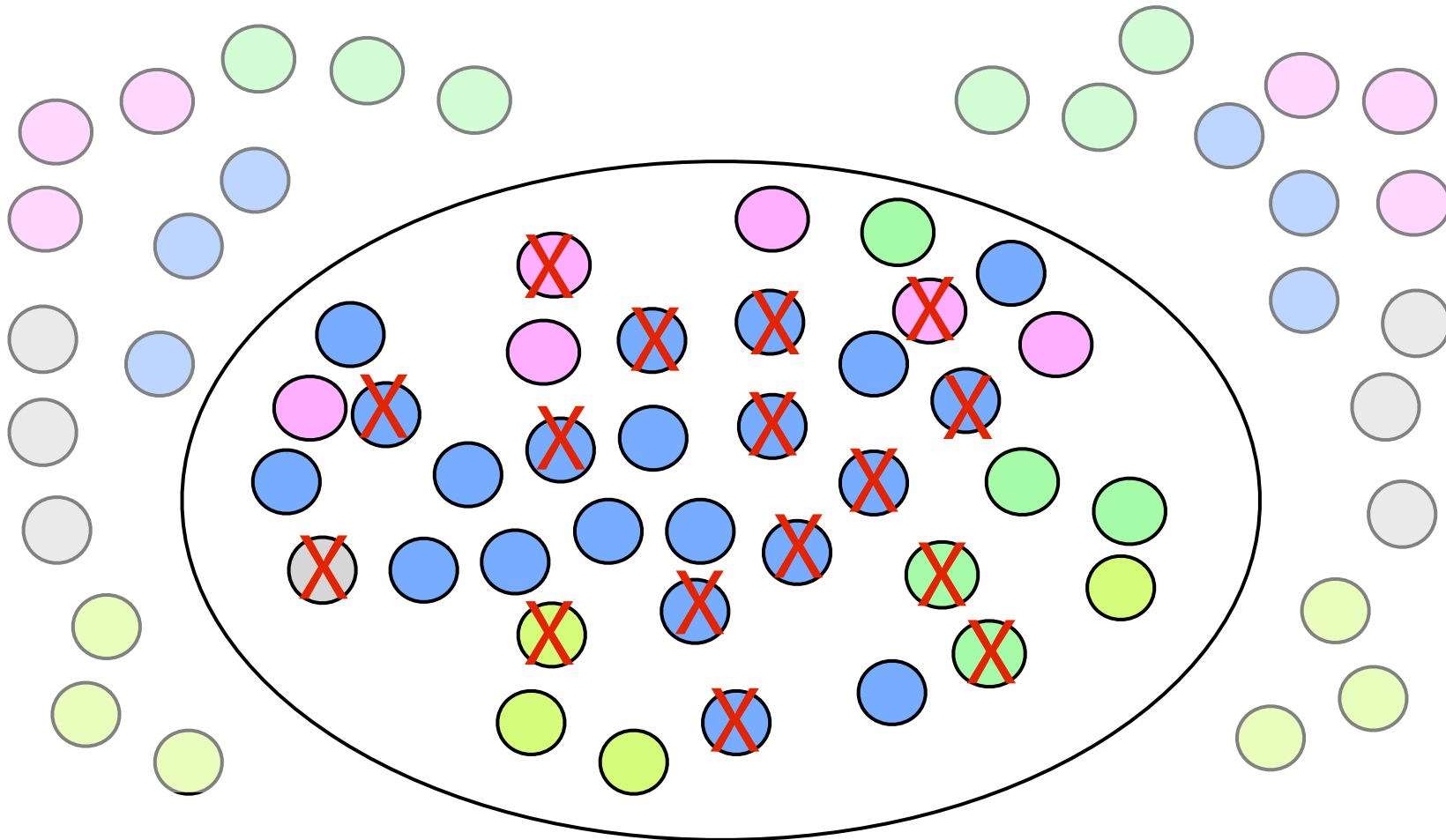
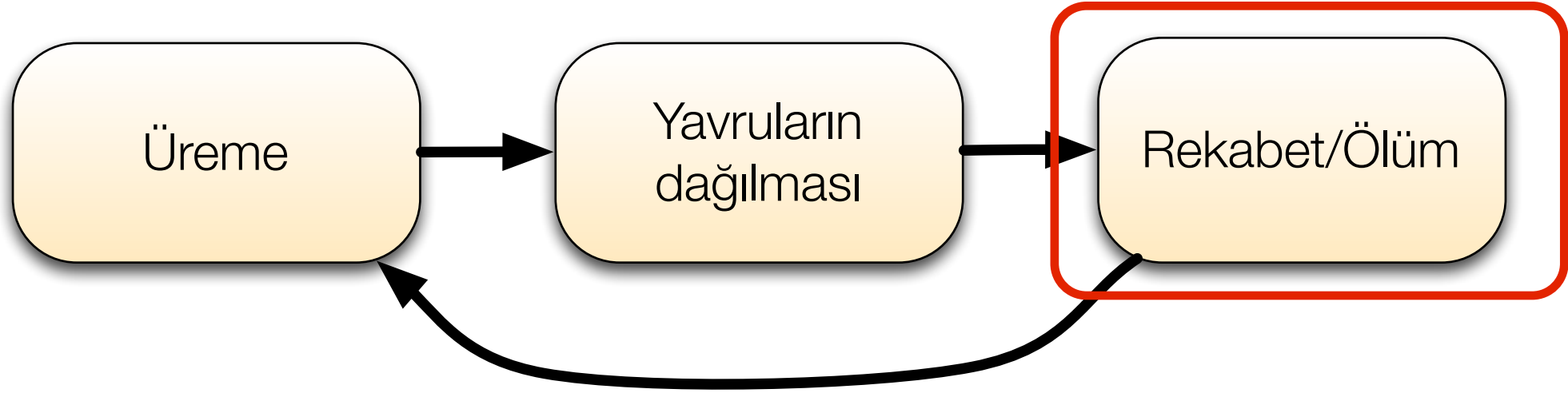
Yavrular arasında
daha da yüksek
akrabalık

Neden ölçeklenmiş akrabalık?



Göç frekansları
popülasyon düzeyine
yaklaştırıyor,
ama tamamen değil

Neden ölçeklenmiş akrabalık?



Akrabalar birbirleri
ile rekabet içinde!

Neden ölçeklenmiş akrabalık?



Yüksek akrabalığa yola açan süreçler (yerel dağılım, popülasyon yapısı) aynı zamanda akrabalar arasında rekabete de yol açar

Yüksek akrabalığın seçilime etkisini kısmen ya da tamamen götürebilir!

Akrabalığı nasıl ölçüyoruz?

Yaşam öyküsü ve demografiye bağlı.

Ada modeli + örtüşen nesiller

$$r = \frac{R - R^*}{1 - R^*}$$

burda
$$R^* = \left[(1 - m)^2 + \frac{m^2}{D - 1} \right] \left(\frac{1}{n} + \frac{n - 1}{n} R \right)$$

m= bucak arası göç oranı; **D**= bucakların (deme) sayısı;

n=bucanın popülasyon büyüklüğü

Özgeciliğin evrimi

Özgecilik: kendisine zarar vermek pahasına başkasına yardım etmek.

$$\Delta \bar{G} \propto \text{var}(G_i) (\beta_{F_i, p_i} + (N - 1)r \beta_{F_i, p_j})$$

$$\beta_{F, p_i} = -c$$

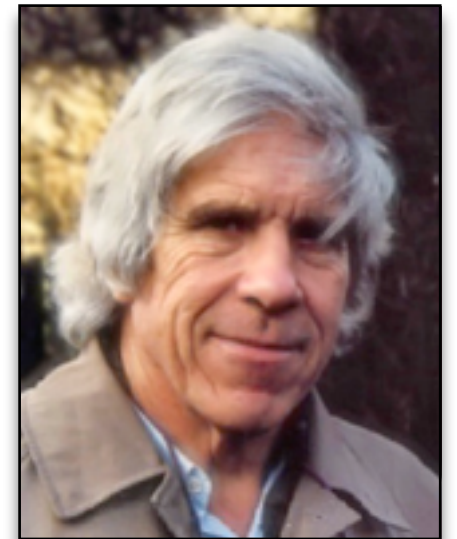
$$\beta_{F, p_j} = b$$

Özgeciliğin evrimi için koşul:

$$-c + (N - 1)rb > 0$$

$$\frac{(N - 1)b}{c} > r$$

Hamilton kuralı



William Hamilton