



universität
wien

DIPLOMARBEIT

Titel der Diplomarbeit

Evolutionäre Spieldynamiken in endlichen Populationen

angestrebter akademischer Grad

Magister der Naturwissenschaften (Mag.rer.nat.)

Verfasser:	Magdalena Vass
Matrikelnummer:	0305654
Studienkennzahl lt. Studienblatt:	A 405
Studienrichtung lt. Studienblatt:	Mathematik
Betreuer:	Univ.-Prof. Dr. Karl Sigmund

Wien, im September 2009

Inhaltsverzeichnis

Kapitel 1. Einführung in die evolutionäre Spieltheorie	5
1. Evolutionäre Spiele	11
2. Endliche Populationen	17
3. Geburts- und Todesprozesse	19
4. Selektionsdynamik	22
Teil 1. Klassifikation von Dynamiken	25
Kapitel 2. Moran-Prozess	27
1. Neutraler Drift	27
2. Konstante Selektion	28
3. Frequenz-abhängige Selektion	30
4. One-third-law	38
5. Fixierungszeiten	43
Kapitel 3. Paarweiser Vergleich	45
1. Das Modell mit Fermi-Verteilung	45
2. Fixierungszeiten	49
Kapitel 4. Wright-Fisher-Prozess	51
1. Das frequenz-abhängige Wright-Fisher-Modell	51
2. One-third-law unter schwacher Selektion	54
3. Fixierungszeiten	55
Kapitel 5. Best-Reply-Dynamiken	57
1. Das Modell	58
2. Analyse des Modells	60
3. Fixierungszeiten	62
Kapitel 6. Weitere Dynamiken	65
1. Payoff-Stochastik	65
2. Evolutionäre Dynamiken auf 2 Levels	67
Kapitel 7. Zusammenfassung	69
Teil 2. Analyse von Spieldynamiken	73
Kapitel 8. Ausgewählte Spiele	75
1. Das Gefangenendilemma	75

2. Snowdriftgame	77
3. Hirschjagdparabel	78
4. Wiederholte Spiele	79
Kapitel 9. Wiederholtes Gefangenendilemma	81
1. Wiederholtes Gefangenendilemma mit Komplexitätskosten	82
2. Fehler in der Matrix	83
3. Beispiele unter einem frequenz-abhängigen Moran-Prozess	84
4. Beispiele unter paarweisem Vergleich mit Fermi-Verteilung	86
Kapitel 10. Iteriertes Snowdriftgame	89
1. Beispiele unter einem frequenz-abhängigen Moran-Prozess	89
2. Beispiele unter einem paarweisen Vergleich mit Fermi-Verteilung	91
Literaturverzeichnis	93
Abstract	95

KAPITEL 1

Einführung in die evolutionäre Spieltheorie

Die Anfänge der Spieltheorie liegen im Jahr 1944, als John von Neumann und Oskar Morgenstern, die Begründer dieser Theorie, ihr Buch *The Theory of Games and Economic Behavior* [27] veröffentlichten. In diesem Buch übertragen sie Probleme bei Gesellschaftsspielen, wie Schach oder Poker, auf ökonomische Entscheidungsfragen. Allgemein kann man Entscheidungssituationen betrachten und mit der Spieltheorie herausfinden, welche Entscheidungsmöglichkeit, rational betrachtet, die beste oder zumindest eine gute ist. So kann man zum Beispiel eine berühmte Szene aus dem Film *Rebels without a cause* spieltheoretisch betrachten. Die zwei Konkurrenten Jim alias James Dean und Buzz führen dort eine Mutprobe durch. Beide rasen in einem gestohlenen Auto auf eine Klippe zu, derjenige, der sich als erster aus dem fahrenden Wagen wirft, verliert, ist das *chicken*, also der Feigling, der andere genießt den Ruf als Helden. Diese Mutprobe kann man als symmetrisches Bimatrix-Spiel betrachten.

DEFINITION 1. Unter einem symmetrischen $n \times n$ -Bimatrix-Spiel in Normalformdarstellung versteht man ein Spiel zwischen zwei Spielern (I, II), die jeweils n Strategien $(e_1, \dots, e_n)$ zu Verfügung haben, und deren Auszahlungen gegeben ist durch folgende Matrix:

$$\begin{array}{c|cccccc}
 & e_1 & e_2 & \cdots & e_i & \cdots & e_n \\
 \hline
 e_1 & (a_{11}, a_{11}) & (a_{12}, a_{21}) & \cdots & (a_{1i}, a_{i1}) & \cdots & (a_{1n}, a_{n1}) \\
 e_2 & (a_{21}, a_{12}) & (a_{22}, a_{22}) & \cdots & (a_{2i}, a_{i2}) & \cdots & (a_{2n}, a_{n2}) \\
 \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\
 e_i & (a_{i1}, a_{1i}) & (a_{i2}, a_{2i}) & \cdots & (a_{ii}, a_{ii}) & \cdots & (a_{in}, a_{ni}) \\
 \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\
 e_n & (a_{n1}, a_{1n}) & (a_{n2}, a_{2n}) & \cdots & (a_{ni}, a_{in}) & \cdots & (a_{nn}, a_{nn})
 \end{array} \tag{1.1}$$

Dabei gibt hier der erste Eintrag in der Klammer immer die Auszahlung für Spieler I an und der zweite die Auszahlung für Spieler II. Die Symmetrie des Spiels macht sich insofern bemerkbar, als die Auszahlungsmatrix P des Spielers I gleich der transponierten Auszahlungsmatrix P^T des Spielers II ist. Also $P = P^T$

Angenommen Jim spielt *chicken*, springt also als erster aus dem Auto, und Buzz erst nach ihm, dann wird er für lange Zeit als Feigling dastehen und verliert viel Ansehen. Falls er aber sitzen bleibt, und Buzz ebenfalls diese Strategie gewählt hat, werden beide in den Abgrund stürzen und sterben, was sicherlich als größerer Verlust gewertet werden kann, als für immer als Feigling abgestempelt zu werden. Wenn beide gleichzeitig aus dem Auto springen, beide also die Strategie *chicken*

gewählt haben, sind beide gleich feig und keiner muss sich vom anderen seine Feigheit vorhalten lassen. Die beste Variante für Jim ist natürlich jene, bei der Buzz vor ihm aus dem Wagen springt und er sich als Held brüsten kann. Bei der Mutprobe zwischen Jim und Buzz handelt es sich um ein symmetrisches 2×2 -Bimatrixspiel, die Auszahlungsmatrix muss also folgende Gestalt haben:

J \ B	<i>sitzen bleiben</i>	<i>chicken</i>
<i>sitzen bleiben</i>	(a, a)	(b, c)
<i>chicken</i>	(c, b)	(d, d)

(1.2)

Um den Annahmen für das Chicken-Spiel gerecht zu werden muss die Anordnung der Auszahlungen also in der Relation $a < c < d < b$ stehen. Die Spielmatrix sei folgendermaßen gegeben:

J \ B	<i>sitzen bleiben</i>	<i>chicken</i>
<i>sitzen bleiben</i>	$(-1, -1)$	$(2, 0)$
<i>chicken</i>	$(0, 2)$	$(1, 1)$

(1.3)

Doch wie sollten sich die beiden jetzt rational verhalten? Angenommen Jim bleibt mit Wahrscheinlichkeit x sitzen und Buzz mit Wahrscheinlichkeit y . Dann ist die Auszahlung $B(x, y)$ für Buzz gegeben durch

$$B(x, y) = -1xy + 0x(1 - y) + 2(1 - x)y + 1(1 - x)(1 - y) = (1 - 2x)y - x + 1 \quad (1.4)$$

Falls Buzz errät, mit welcher Wahrscheinlichkeit x Jim sitzen bleibt, wird er seine Strategie dementsprechend wählen. Wenn Jim mit Wahrscheinlichkeit $x < 1/2$ sitzen bleibt, wird Buzz, der seine Auszahlung maximieren will, mit Wahrscheinlichkeit $y = 1$ den Helden spielen. Für den Fall, dass Jim, $x > 1/2$ wählt, sollte Buzz immer *chicken*, also $y = 0$ spielen. Nur im Fall von $x = 1/2$ gibt es diese Eindeutigkeit der besten Antwort nicht mehr, die Auszahlung für Buzz bleibt für jedes y gleich $1/2$. (siehe Abb. 1)

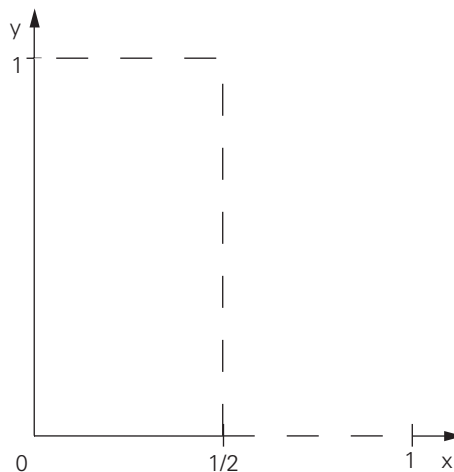


ABBILDUNG 1. Beste Antworten für Buzz

Analog ist die Auszahlung $J(x, y)$ für Jim

$$J(x, y) = (1 - 2y)x - y + 1 \quad (1.5)$$

und Jim, der seine Auszahlung ja auch möglichst groß halten will, wird mit Wahrscheinlichkeit $x = 1$ nicht aus dem Wagen springen, wenn er weiß, dass Buzz $y < 1/2$ gewählt hat, und immer den Feigling spielen für $y > 1/2$. Nur für $y = 1/2$ ist es für Jim egal, welches x er wählt, die Auszahlung bleibt auch für ihn immer $1/2$. (siehe Abb. 2).

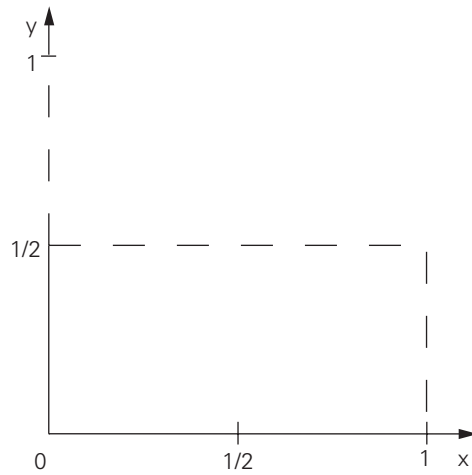


ABBILDUNG 2. Beste Antworten für Jim

Die Schnittpunkte der besten Antworten der beiden Spieler sieht man in Abbildung 3. Sie treffen sich in $(1/0)$, $(0,1)$ und $(\frac{1}{2}, \frac{1}{2})$.

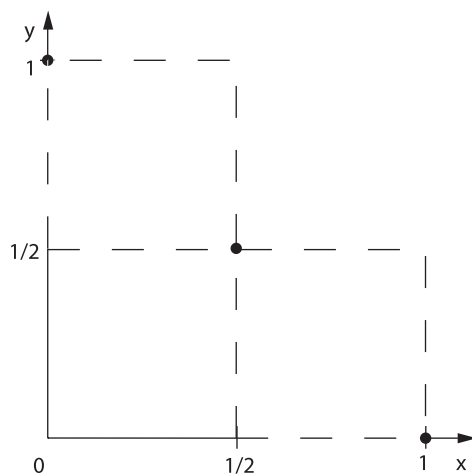


ABBILDUNG 3. Schnittpunkte der besten Antworten von Jim und Buzz

Um die Menge der besten Antworten formal zu definieren, muss man zunächst den Einheitssimplex S_n einführen.

DEFINITION 2. Der Einheitssimplex S_n wird beschrieben durch folgende Menge:

$$S_n = \{z \in \mathbb{R}_n : z_i \geq 0 \text{ und } \sum_{i=1}^n z_i = 1\}$$

Für $n = 1, 2, 3$ sind die Einheitssimplizes in Abbildung 4 dargestellt. Wobei die e_i jeweils die Standardeinheitsvektoren bezeichnen.

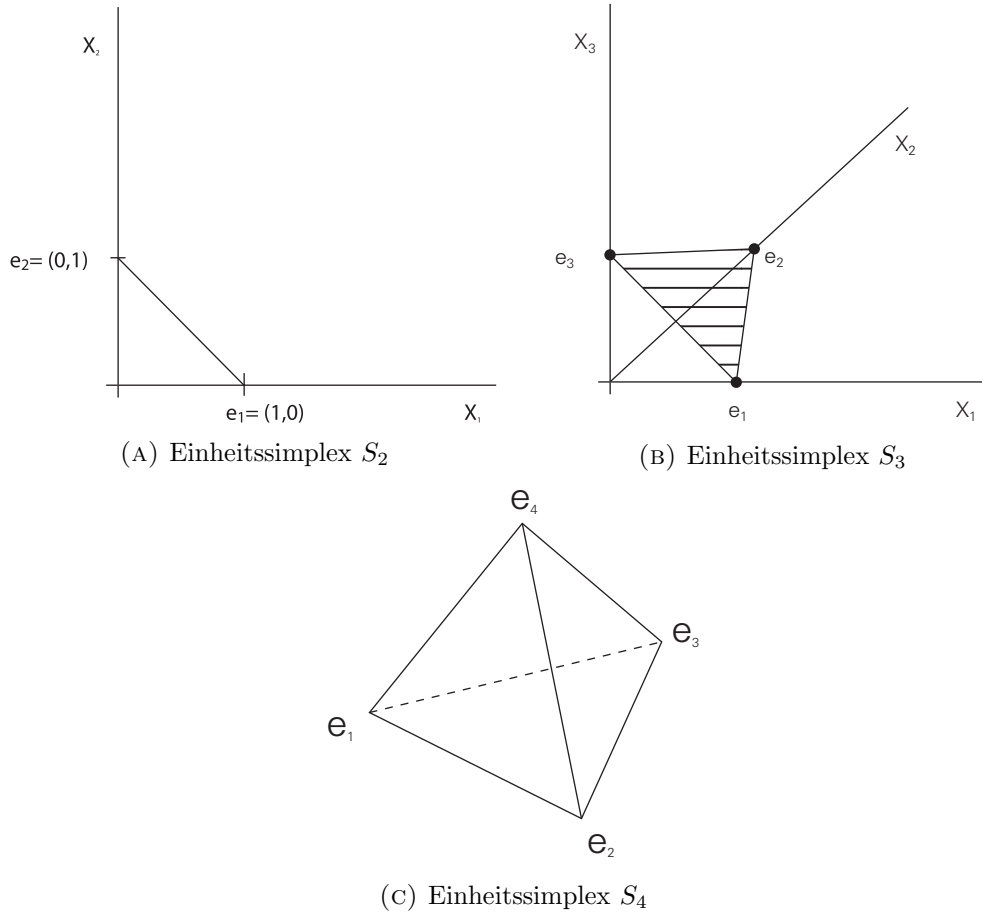
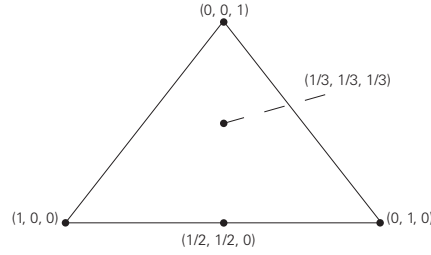


ABBILDUNG 4. Einheitssimplizes

Der Einheitssimplex wird also von den Vektoren e_i der Standardbasis aufgespannt. Für $n = 3$ ergeben sich zum Beispiel die in Abbildung 5 eingezeichneten Elemente.

Die möglichen Strategien eines Spiels in Normalform sind Elemente dieses Einheitssimplex. Wobei die $e_1, \dots, e_n$ die so genannten reinen Strategien angeben und $\underline{x} = (x_1, \dots, x_n) \in \text{int}S_n$ die gemischten Strategien. Für die besten Antworten erhält man dann die folgende Definition:

ABBILDUNG 5. Elemente von S_3

DEFINITION 3. Mit $BR(y) := \operatorname{argmax}_{x \in S_n} xPy \neq \emptyset$ bezeichnet man die Menge der besten Antworten (*best reply*) auf y , wobei P hier die Auszahlung des Spielers I bezeichnet.

Um jeweils ihre Auszahlung zu maximieren suchen Jim und Buzz also jeweils die beste Antwort auf jede Strategie des anderen. Hier kommt das Konzept des Nash-Gleichgewichts zum Tragen, mit dem John Nash 1994 den Wirtschaftsnobelpreis gewann. Diese Theorie besagt, dass es bei einem Spiel zwischen zwei Individuen immer mindestens ein Strategiepaar gibt, so dass keiner der beiden Spielteilnehmer einen Vorteil daraus zieht, einseitig von seiner Strategie abzuweichen. Dieses Strategiepaar nennt man Nash-Gleichgewicht (im Folgenden oft mit NE bezeichnet, vom englischen *Nash-equilibrium*).

DEFINITION 4. Das Strategiepaar $(\bar{x}, \bar{y})$, $\bar{x}, \bar{y} \in S_n$, ist ein Nash-Gleichgewicht (NE), wenn $\bar{x} \in BR(\bar{y})$ und $\bar{y} \in BR(\bar{x})$. Das heißt:

$$(\bar{x}, \bar{y}) \text{ NE} \Leftrightarrow xP\bar{y} \leq \bar{x}P\bar{y} \quad \forall x \in S_n \text{ und} \quad (1.6)$$

$$\bar{x}P^\top y \leq \bar{x}P^\top \bar{y} \quad \forall y \in S_n \quad (1.7)$$

Falls beide Male $<$ statt $\leq$ gilt, spricht man von einem strikten NE.

Bei der Mutprobe zwischen Jim und Buzz wären also sowohl die reinen Strategiepaare $(\bar{x}, \bar{y}) = ((1, 0)(0, 1))$ (Jim bleibt mit Wahrscheinlichkeit 1 im Auto und Buzz springt sicher früher aus dem Wagen) und der umgekehrte Fall $((0, 1), (1, 0))$ ein NE aber auch das gemischte Strategiepaar $((\frac{1}{2}, \frac{1}{2}), (\frac{1}{2}, \frac{1}{2}))$. Wenn man zunächst den Fall betrachtet, bei dem Jim den Helden und Buzz den Feigling spielt, sieht man, dass die Auszahlung für Jim 2 und für Buzz 0 beträgt. Beschließt aber Buzz, ohne dass Jim seine Strategie wechselt, doch sitzen zu bleiben, verringert er seinen Output um 1. Er wird also bei seiner Strategie bleiben. Auch Jim hat keine Veranlassung, seine Wahl zu ändern, da er so seine Auszahlung von 2 auf 1 verringern würde. Umgekehrt, mit Buzz als Helden und Jim als Feigling, ergibt sich dies analog. Aber auch vom gemischten Strategiepaar hat keiner einen Grund einseitig abzuweichen, da niemand dadurch seinen Output vergrößern kann. Wenn es aber mehrere NEs gibt, wie kann man dann entscheiden, welches man wählen soll?

Allgemein ist ein symmetrisches 2×2 -Bimatrix-Spiel mit den Strategien A und B schon durch die Auszahlungsmatrix P des Spielers I gegeben, da die Auszahlung von Spieler II einfach $P^\top$ ist.

$$P = \begin{matrix} & \begin{matrix} A & B \end{matrix} \\ \begin{matrix} A \\ B \end{matrix} & \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \end{matrix} \quad (1.8)$$

Diese Matrix wird folgenderweise interpretiert: Ein Spieler, der Strategie A spielt, erhält Auszahlung a , wenn der Spielgegner ebenfalls A spielt, und b , falls dieser B wählt. Ebenso erhält er, wenn er Strategie B spielt, c gegen einen Spieler mit Strategie A und d gegen einen Spieler mit Strategie B . Bezüglich der Nash-Gleichgewichte ergeben sich für solche Auszahlungsmatrizen folgende Bedingungen:

- (1) A ist ein striktes Nash-Gleichgewicht, wenn $a > c$
- (2) A ist ein Nash-Gleichgewicht, wenn $a \geq c$
- (3) B ist ein striktes Nash-Gleichgewicht, wenn $d > b$
- (4) B ist ein Nash-Gleichgewicht, wenn $d \geq b$

BEISPIEL 1. Man betrachte folgende Auszahlungsmatrix:

$$\begin{matrix} & \begin{matrix} A & B \end{matrix} \\ \begin{matrix} A \\ B \end{matrix} & \begin{pmatrix} 6 & -3 \\ 2 & 4 \end{pmatrix} \end{matrix}$$

Angenommen Spieler 1 wählt Strategie A und Spieler 2 ebenfalls, das heißt beide Spieler erhalten 6, dann kann kein Spieler seine Auszahlung vergrößern, wenn er einseitig zu Strategie B wechselt, denn dann erhält dieser nur noch 2. Daher ist Strategie A ein Nash-Gleichgewicht. Falls nun beide Spieler Strategie B spielen, ergibt sich ebenfalls, dass ein einseitiges Strategie wechseln nur zu einer Auszahlungsverringerung führt, nämlich von 4 zu -3, daher ist auch B strikte Nash-Gleichgewichte. Anhand der vorhin getroffenen Bedingungen sieht man sofort, dass sowohl A als auch B ein striktes Nash-Gleichgewicht sind, da $a = 6 > 2 = c$ und $d = 4 > -3 = b$.

BEISPIEL 2. Angenommen die Auszahlungsmatrix lautet

$$\begin{matrix} & \begin{matrix} A & B \end{matrix} \\ \begin{matrix} A \\ B \end{matrix} & \begin{pmatrix} 2 & 0 \\ 3 & 1 \end{pmatrix} \end{matrix}$$

Wenn nun beide Spieler Strategie A wählen, dann kann ein Spieler seine Auszahlung von 2 auf 3 erhöhen, wenn er zu Strategie B wechselt. Strategie A kann also kein Nash-Gleichgewicht sein. Falls aber beide Spieler Strategie B spielen, hat keiner der beiden einen Anreiz die gewählte Strategie zu ändern. B ist hier also ein Nash-Gleichgewicht. Das passt auch mit den vorhin getroffenen Bedingungen zusammen, da $a = 2 < 3 = c$ und $d = 1 > 0 = b$.

Oft gibt es aber mehr als ein Nash-Gleichgewicht (siehe Beispiel 1), und das Problem besteht dann darin auszuwählen, welches dieser Gleichgewichte gespielt werden soll. Dazu gibt es zum Beispiel die Konzepte der Paretoeffizienz und Risikodominanz. Das Strategiepaar (A, A) heißt paretoeffizient, wenn die Auszahlung beider Spieler in allen anderen Gleichgewichten kleiner ist. Doch nicht immer muss das paretoeffiziente Gleichgewicht auch das beste sein. Denn es könnte ja sein, dass der Gegenspieler

sich irrt und unabsichtlich nicht das Nash-Gleichgewicht spielt. Dann ist es von Interesse, um wie viel sich die Spieler durch diesen Fehler verschlechtern würden im Vergleich zu einem anderen NE.

DEFINITION 5. Ein NE-Paar (A,A) eines symmetrischen 2×2 -Spiels heißt risikodominant, wenn

$$(c - d)^2 > (b - a)^2 \quad (1.9)$$

BEISPIEL 3. Das Spiel mit Auszahlungsmatrix aus Beispiel 1

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} A & B \end{array} \\ \begin{array}{c} A \\ B \end{array} & \begin{pmatrix} 6 & -3 \\ 2 & 4 \end{pmatrix} \end{array}$$

hat 2 NEs in reinen Strategien. Strategiepaar (A,A) ist natürlich das paretoeffiziente, da $6 > 4$, doch das risikodominante ist (B,B) , da der Verlust von 4 zu 2 kleiner ist als der von 6 zu -3, genauer $(c - d)^2 = 4 \leq 81 = (b - a)^2$.

1. Evolutionäre Spiele

Dieser Abschnitt hält sich, in weiten Teilen, an das Kapitel 2 aus Nowaks *Evolutionary Dynamics* [17]. Im Gegensatz zur *klassischen* Spieltheorie behandelt die evolutionäre Spieltheorie keine perfekt rational handelnden Wesen. Es werden nicht mehr einzelne Spieler betrachtet, die bewusst einer Entscheidungssituation gegenüberstehen, sondern Populationen von Individuen, die verschiedene Strategien repräsentieren. Spieler und Strategie werden in der evolutionären Spieltheorie gleichgesetzt. Es können Fehler in der Strategiewahl passieren und genauso kann es auch zu einem Lerneffekt kommen, wenn man bemerkt, dass andere Strategien bessere Auszahlungen erzielen. Dies erfolgt allerdings nur durch Beobachtung und Imitation der anderen Spielteilnehmer und nicht etwa durch exakte Berechnung der höchsten Auszahlung. Evolutionäre Spieltheorie beruht eben nicht auf Rationalität, sondern beschreibt eine Population von Spielern, die eine fixe Strategie innehaben und zufällig mit anderen Individuen interagieren. Die Payoffs all dieser Interaktionen werden addiert, wobei diese als Fitness interpretiert werden und Spielerfolg als Reproduktionserfolg. Erfolgreiche Strategien pflanzen sich schneller fort, wohingegen nicht erfolgreiche Strategien übertrumpft werden. Das entspricht gerade der natürlichen Selektion. Da jeder Spieler in der evolutionären Spieltheorie mit seiner Strategie identifiziert wird, gibt es auch keine gemischten Strategien in dem Sinn, wie sie im vorigen Abschnitt beschrieben wurden. Die gemischten Strategien entsprechen hier gemischten Populationen. Es geht also nicht mehr um die Wahrscheinlichkeit, mit der ein einzelner Spieler eine bestimmte reine Strategie spielen wird, sondern darum, welcher relative Anteil der Bevölkerung eine bestimmte reine Strategie spielt. Die drei wichtigen Säulen der evolutionären Spieltheorie ergeben sich aus:

- Reproduktion
- Selektion/Lernen
- Mutation/Fehler.

Evolution benötigt zunächst eine reproduzierende Bevölkerung. Bei jeder Reproduktion verdoppelt sich ein Individuum und dadurch entsteht eine Kopie des ursprünglichen. (siehe Abb. 6)

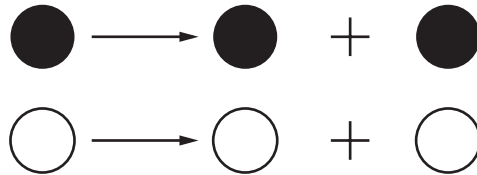


ABBILDUNG 6. Reproduktion

Selektion kommt immer dann zum Tragen, wenn es in einer Population verschiedene Arten von Individuen, beziehungsweise Strategien, gibt und diese unterschiedliche Reproduktionsraten aufweisen. Wenn eine Bevölkerung zum Beispiel nur aus den zwei verschiedenen Strategietypen A und B besteht, die jeweils die Reproduktionsraten a und b besitzen, dann hängt die Selektionsdynamik vom Verhältnis a zu b ab. Wenn nämlich $a > b$, wird sich schlussendlich Strategie A durchsetzen und wenn $a < b$, Strategie B . Selektion kann also als Anpassung beziehungsweise Lernerfolg der einzelnen Individuen gewertet werden. (siehe Abb. 7)

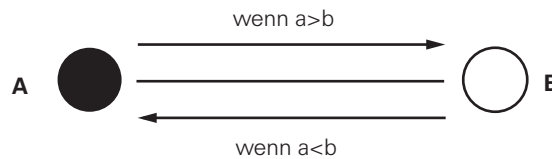


ABBILDUNG 7. Selektionsdynamik

Einerseits werden Mutationen als Fehler in der Reproduktion interpretiert, der Nachkomme verfolgt also nicht die gleiche Strategie wie der Erzeuger, andererseits kann auch einfach eine neue Strategie in die Population eingeführt werden, beziehungsweise ein bestehendes Individuum seine Strategie zufällig ändern. Mutationen können also entweder während der Reproduktion auftreten oder ohne Reproduktion. (siehe Abb. 8)

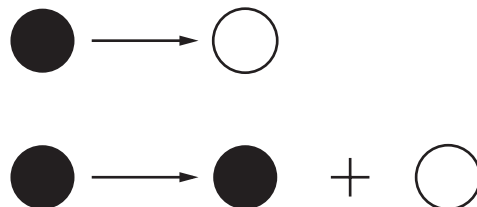


ABBILDUNG 8. Mutation

Einige Merkmale evolutionärer Spiele, die sich in so gut wie allen Arbeiten, die im Folgenden behandelt werden, finden, sind (siehe [8], [12]), dass sich die Spieler, die

alle einer Population der Größe N angehören, paarweise treffen, so dass man die einzelnen Interaktionen als 2-Personenspiele betrachten kann. Außerdem handeln die Individuen, wie oben schon erwähnt nicht strategisch, können aber durch die Betrachtung der vergangenen Entscheidungen dazulernen (Selektion). Wenn man das Lernen nicht auf das einzelne Individuum bezieht, sondern auf die Gesamtpopulation, müssen diese Einzelspieler nicht einmal denken können. Darum können mit diesen evolutionären Modellen auch die Interaktionen von Tieren, Genen oder sonstigen lebenden Organismen beschrieben werden.

Das oben beschriebene Chicken-Spiel ist in der evolutionären Spieltheorie unter dem Namen Falken-Tauben-Spiel bekannt. Es beschreibt die Situation an einer Wasserstelle, die nur eine begrenzte Wassermenge zur Verfügung stellen kann. Es gibt eine Population von Vögeln, die sich in Falken und Tauben teilen lässt, wobei hier ein Falke bereit ist, um sein Wasser zu kämpfen und mit der Gefahr lebt, schwer verwundet zu werden, eine Taube hingegen dem Kampf aus dem Weg geht und sich das Wasser mit anderen Vögeln teilt. Trifft eine Taube auf einen Falken, so überlässt sie diesem die Wasserstelle und verzichtet auf ihr Wasser. Der Falke erlangt so also, ohne zu kämpfen, daher auch ohne Verlust, die gesamte Wasserstelle. Die Fitness, also der Reproduktionserfolg, ist umso größer, je mehr Wasser ein Vogel zu Verfügung hat. Angenommen, die Auszahlung die gesamte Wasserstelle zu besitzen beträgt G (vom englischen *gain*), die Kosten eines verlorenen Kampfes betragen C (vom englischen *cost*), wobei $G < C$ sei, dann ergibt sich für die Auszahlungsmatrix:

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} \text{Falke} & \text{Taube} \end{array} \\ \begin{array}{c} \text{Falke} \\ \text{Taube} \end{array} & \left(\begin{array}{cc} \frac{G-C}{2} & G \\ 0 & \frac{G}{2} \end{array} \right) \end{array} \quad (1.10)$$

Die Größenrelation der Einträge entsprechen den Werten des Chicken-Spiels. Die Spieler, in diesem Fall Tiere, treffen zufällig und paarweise aufeinander. Die relative Häufigkeit der Falken betrage x , die der Tauben daher $1-x$. Deswegen ist die mittlere Auszahlung für einen Falken gegeben durch

$$x \frac{G-C}{2} + (1-x)G = G - x \frac{G+C}{2}$$

und die einer Taube

$$0x + (1-x) \frac{G}{2} = \frac{G}{2} - x \frac{G}{2}$$

Wenn also $x = 0$ oder sehr klein, ist die Auszahlung der Falken größer als die der Tauben und es werden sich mehr Falken herausbilden. Wenn aber $x = 1$ oder nahe 1, ist es genau umgekehrt und die Häufigkeit der Tauben wird ansteigen. Gleich ist die Auszahlung nur für $x = \frac{G}{C} \in (0, 1)$. Dieses Gleichgewicht entspricht dem inneren NE des Chicken-Spiels.

Für die allgemeine Auszahlungsmatrix

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} A & B \end{array} \\ \begin{array}{c} A \\ B \end{array} & \left(\begin{array}{cc} a & b \\ c & d \end{array} \right) \end{array}$$

und da der Payoff in der evolutionären Spieltheorie mit der Fitness gleichgesetzt wird, erhält man für 2×2 -Spiele folgende erwartete Fitness der beiden Strategien

$$f_A = ax_A + bx_B \quad (1.11)$$

$$f_B = cx_A + dx_B \quad (1.12)$$

In diesen Gleichungen wird angenommen, dass die Wahrscheinlichkeit auf einen A -Spieler zu treffen gleich x_A ist und die für einen B -Spieler gleich x_B , außerdem treffen sich die Spieler zufällig und paarweise. Die Selektionsdynamiken der beiden Strategien ist durch folgende Gleichungen gegeben:

$$\dot{x}_A = x_A[f_A - \Phi] \quad (1.13)$$

$$\dot{x}_B = x_B[f_B - \Phi] \quad (1.14)$$

mit der durchschnittlichen Fitness $\Phi = x_A f_A + x_B f_B$. Da $x_A + x_B = 1$, kann man eine Variable x einführen, sodass $x_A = x$ und $x_B = 1 - x$. Daher lässt sich die Gleichung (1.13) umformen zu

$$\dot{x} = x(1 - x)[f_A - f_B] \quad (1.15)$$

Wenn man nun die linearen Fitnessfunktionen (1.11) und (1.12) in die Gleichung (1.15) einsetzt, wobei hier wieder $x_A = x$ gilt, erhält man

$$\dot{x} = x(1 - x)[(a - b - c + d)x + b - d] \quad (1.16)$$

Anhand dieser Gleichung kann man die verschiedenen Selektionsszenarien, fünf verschiedene gibt es, klassifizieren:

- (1) A dominiert B . Das heißt, in diesem Spielszenario ist es, egal was der Spielpartner spielt, immer besser Strategie A zu wählen. In einer Population von A - und B -Typen, wird die durchschnittliche Fitness eines A -Individuums die des B -Individuums also immer übertreffen. Daraus folgt, dass die Selektion schlussendlich immer zum Zustand einer reinen A -Population führen wird. Dieser Selektionsfall tritt genau dann ein, wenn $a \geq c$ und $b \geq d$ und mindestens eine der beiden Ungleichungen strikt ist. (Abb. 9)

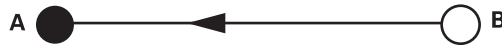


ABBILDUNG 9. A dominiert B

- (2) B dominiert A . Dieser Fall verläuft analog zu (1), mit den Ungleichungen $a \leq c$ und $b \leq d$, wobei mindestens eine Ungleichung strikt sein muss. (Abb. 10)



ABBILDUNG 10. B dominiert A

- (3) A und B sind bistabil. Dieser Fall tritt ein, wenn $a > c$ und $b < d$. In diesem Spielszenario sollte man immer versuchen, die gleiche Strategie wie der Gegner zu spielen, das heißt also A ist best reply für A und B für B . Der schlussendliche Zustand der Population hängt von der Anfangsbedingung ab, da es einen instabilen Fixpunkt im Inneren des Intervalls $[0,1]$ gibt, gegeben durch

$$x^* = \frac{d - b}{a - b - c + d}. \quad (1.17)$$

Falls die Anfangsbedingung $x(0)$ kleiner als dieser Wert ist, $x(0) < x^*$, wird das System zu einer reinen B -Population konvergieren. Falls die Anfangsbedingung größer als der innere Fixpunkt ist, $x(0) > x^*$, landet es im Zustand einer reinen A -Population. Nur im unwahrscheinlichen Fall, dass die Anfangsbedingung genau gleich dem Fixpunkt ist, $x(0) = x^*$, bleibt die Bevölkerung polymorph. (Abb. 11)



ABBILDUNG 11. A und B sind bistabil

- (4) A und B koexistieren stabil. Dies ist der Fall für $a < c$ und $b > d$. Bei diesem Spielszenario sollte man immer versuchen eine andere Strategie zu spielen als der Gegner. A ist also best reply für B und B ist best reply für A und die Bevölkerung strebt zum stabilen inneren Gleichgewicht (1.17). (Abb. 12)



ABBILDUNG 12. A und B koexistieren

- (5) A und B sind neutral. Dies ist der Fall, wenn $a = c$ und $b = d$. Hier ist es ganz egal, welche Strategie man spielt, man wird immer genau die gleiche Auszahlung erzielen wie der Spielgegner. In diesem Fall ist jedes Verhältnis aus A - und B -Spielern ein Gleichgewicht für die Selektionsdynamiken. (Abb. 13)

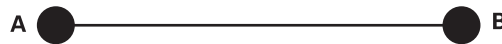


ABBILDUNG 13. A und B sind neutral

Diese Selektionsszenarien lassen sich in drei interessante Fälle einteilen:

- Dominanz einer Strategie
- Bistabilität
- Polymorphie

Unter diesen möglichen Selektionsszenarien versucht jeder Spielteilnehmer immer die Strategie mit der größtmöglichen Auszahlung zu finden. In der evolutionären Spieltheorie hat sich als Pendant eines Nash-Gleichgewichts das Konzept der evolutionär stabilen Strategie (ESS) durchgesetzt. Eine ESS ist also eine Strategie, die nicht von einer anderen verdrängt werden kann. Falls ein einzelner B -Mutant in eine reine A -Population eingesetzt wird, und die Selektion das Eindringen von B verhindert, dann ist A eine ESS. Angenommen es gäbe eine infinitesimal kleine Menge ϵ von B -Mutanten, dann ist die relative Häufigkeit von A gleich $1 - \epsilon$. In dieser Bevölkerung ist die Fitness von A größer als jene von B , wenn

$$a(1 - \epsilon) + b\epsilon > c(1 - \epsilon) + d\epsilon. \quad (1.18)$$

Da ϵ infinitesimal klein ist, kann man die ϵ -Terme weglassen und erhält

$$a > c. \quad (1.19)$$

Falls $a = c$ sein sollte führt Ungleichung (1.18) zu

$$b > d \quad (1.20)$$

Daher folgt für die Definition einer ESS:

DEFINITION 6. Die Strategie A ist eine ESS, wenn entweder

- (1) $a > c$ oder
- (2) $a = c$ und $b > d$

Falls A ein striktes NE ist, ist es ebenfalls ESS. Unter diesen Umständen widersteht sich also die Selektion dem Eindringen von B in eine A -Population. Jede ESS ist auch immer ein NE, aber nicht jedes NE ist auch eine ESS. Diese Definition einer ESS gilt nur für unendlich große Populationen und eine infinitesimal kleine Anzahl von Eindringlingen.

BEMERKUNG. Allgemein ist eine ESS für beliebige symmetrische Bimatrix-Spiele folgendermaßen definiert:

DEFINITION 7. Eine Strategie $\bar{x}$ ist genau dann eine evolutionär stabile Strategie (ESS), wenn folgende zwei Bedingungen gelten:

- (1) $xP\bar{x} \leq \bar{x}P\bar{x}, \forall x \in S_n$ und
- (2) $xP\bar{x} = \bar{x}P\bar{x} \Rightarrow xPx < \bar{x}Px$

Der erste Teil ist genau die Definition eines Nash-Gleichgewichts, also dass $\bar{x}$ die beste Antwort auf sich selbst sein muss. Da dies aber die Möglichkeit offen lässt, dass es auch noch eine andere beste Antwort auf $\bar{x}$ gibt, ist diese Bedingung allein noch keine Garantie dafür, dass keine andere Strategie eindringen kann. Erst der zweite Teil der Definition garantiert das. Auch hier sieht man also, dass jede ESS zwar ein NE ist, aber nicht jedes NE eine ESS. Allgemeiner kann man über dynamischen Systeme (wie zum Beispiel Gleichung (1.13)) folgendes bemerken: Ein Attraktor ist ein asymptotisch stabiler Fixpunkt des dynamischen Systems. Alle Bahnen innerhalb eines bestimmten Attraktionsbassins streben stabil zu dieser Menge. Ein Attraktor ist definiert als die kleinste Menge, die nicht mehr in mehrere Attraktoren mit verschiedenen Attraktionsbassins geteilt werden kann. Ein dynamisches System kann mehrere Attraktoren mit verschiedenen Attraktionsbassins besitzen. So sind sowohl

stabile Fixpunkte Attraktoren, als auch Grenzzyklen. Jedes Nash-Gleichgewicht ist ein Fixpunkt des dynamischen Systems. Und weiters ist jeder lyapunov-stabile Punkt $\bar{x}$ ein NE, wobei lyapunov-stabil bedeutet, dass, wenn das dynamische System in einer Umgebung des Fixpunkts startet, es für alle Zeit in dessen Umgebung bleibt. Formal ist diese Definition gegeben durch:

DEFINITION 8. Ein Punkt x^* eines dynamischen Systems heißt lyapunov-stabil, wenn $\forall \epsilon > 0 \exists \delta > 0$, sodass aus $\|x(0) - x^*\| < \delta$, folgt dass $\|x(t) - x^*\| < \epsilon \forall t$.

Eine Strategie ist genau dann eine ESS, wenn sie asymptotisch und nicht nur lokal (Nash-Gleichgewicht) stabil ist, wobei asymptotisch stabil wie folgt definiert ist:

DEFINITION 9. Ein Punkt x^* eines dynamischen Systems ist genau dann asymptotisch stabil, wenn er lyapunov-stabil ist und zusätzlich gilt $\lim_{t \rightarrow \infty} \|x(t) - x^*\| = 0$.

Mit Hilfe des Attraktionsbassins, kann man auch den Begriff der Risikodominanz bei 2×2 -Spielen allgemeiner beschreiben. Es ist nämlich immer jene Strategie risikodominant, die das größere Attraktionsbassin besitzt.

2. Endliche Populationen

In der Natur ist die Anzahl der Individuen jeder Population endlich. Jedoch können viele biologische Probleme mit deterministischen Differentialgleichungen beschrieben werden, da die Anzahl der Individuen so groß ist, dass sie als unendlich wahrgenommen werden kann. Viele Populationen sind dafür aber nicht groß genug, und benötigen daher eine stochastische Betrachtung. Die Anzahl der Individuen wird dann nicht mehr als kontinuierliche Variable angegeben sondern mit der natürlichen Zahl N . Meist ist die Analyse von Differentialgleichungen einfacher als die von stochastischen Prozessen. Darum versucht man meist ein biologisches Problem zunächst mit einem deterministischen Modell zu betrachten, und erst wenn dies wichtige Aspekte nicht ausreichend erklärt, zu stochastischen Analysen zu wechseln. Ein Beispiel für so einen biologischen Effekt ist *random drift*. Dieses Phänomen beschreibt die Möglichkeit, dass ein neutraler, oder sogar von der Selektion benachteiligter Mutant in eine Population eindringen und diese auch übernehmen kann. Dies steht sehr im Unterschied zu unendlichen Populationen, bei denen sich eine von der Selektion benachteiligte Strategie niemals durchsetzen wird. Um die Entwicklung dieser endlichen Populationen zu betrachten benötigt man zunächst allgemein stochastische Prozesse.

DEFINITION 10. Ein stochastischer Prozess ist eine Folge von Zufallsvariablen X_t , wobei $t \in T$. T heißt der Parameterraum des Prozesses und beschreibt alle möglichen Zeitpunkte des Systems. Der Zustandsraum, also die Menge aller möglichen Werte, welche die Zufallsvariablen annehmen können, ist gegeben durch $X = \{X_t | t \in T\}$

Einen besonderen und wichtigen stochastischen Prozess stellt die Markov-Kette dar. Dieser Prozess ist diskret in Parameter- und Zustandsraum und seine zukünftigen Zustände hängen nur von der Gegenwart ab. Formal gilt also folgende Definition:

DEFINITION 11. Ein stochastischer Prozess $\mathbb{X} = \{X_t, t \in \mathbb{N}_0\}$ mit dem diskreten Zustandsraum X , heißt Markov-Kette genau dann, wenn

$$P(X_{t+1} = j | X_t = i, X_{t-1} = i_{t-1}, \dots, X_0 = i_0) = P(X_{t+1} = j | X_t = i)$$

Für so eine Markov-Kette kann man Übergangswahrscheinlichkeiten p_{ij} , also die Wahrscheinlichkeit ausgehend von einem Zustand i zum Zeitpunkt t , zum Zeitpunkt $t + 1$ im Zustand j zu landen, definieren.

DEFINITION 12. Die Übergangswahrscheinlichkeiten p_{ij} einer Markov-Kette sind definiert durch

$$p_{ij} = P(X_{t+1} = j | X_t = i)$$

Um eine natürliche Population mit zwei verschiedenen Individuen A und B zu beschreiben, verwendet man hier den diskreten Zustandsraum $X = \{0, \dots, N\}$, $N \in \mathbb{N}_0$. Jedes $i \in X$ beschreibt die Anzahl der A -Individuen zu einem bestimmten Zeitpunkt und die Anzahl der B -Typen zum gleichen Zeitpunkt ist damit durch $N - i$ gegeben. Die Übergangswahrscheinlichkeiten p_{ij} bedeuten also sowohl eine Veränderung der Anzahl der A -Bevölkerung von i zu j als auch eine Veränderung im B -Teil der Population von $N - i$ zu $N - j$. Die Gesamtgröße N der Population bleibt konstant. Hier werden homogene Markov-Ketten verwendet, also Markov-Ketten, bei denen die Übergangswahrscheinlichkeiten p_{ij} unabhängig von t sind. Für diese stochastischen Prozesse kann man folgendermaßen eine Übergangsmatrix U definieren.

DEFINITION 13. Die Übergangsmatrix U einer homogenen Markov-Kette ist definiert als

$$U = \begin{pmatrix} p_{00} & \cdots & p_{0j} & \cdots & p_{0N} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ p_{i0} & \cdots & p_{ij} & \cdots & p_{iN} \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ p_{N0} & \cdots & p_{Nj} & \cdots & p_{NN} \end{pmatrix} \quad (1.21)$$

wobei $\sum_{j=0}^N p_{ij} = 1$ für $i = 0, \dots, N$. Daher ist die Übergangsmatrix eine stochastische Matrix.

Die Zustände $i \in X$ können verschiedene Merkmale aufweisen, so können sie zum Beispiel rekurrent, transient oder absorbierend sein.

DEFINITION 14. Ein Zustand $i \in X$ einer Markov-Kette $\mathbb{X}$ heißt

- rekurrent, wenn die Wahrscheinlichkeit wieder in diesen Zustand zurückzukehren gleich 1 ist.
- transient, wenn er nicht rekurrent ist, wenn also die Wahrscheinlichkeit, dass der Prozess in diesen Zustand zurückkehrt < 1 ist.
- absorbierend, wenn $p_{ii} = 1$, die Wahrscheinlichkeit diesen Zustand zu verlassen also gleich 0 ist.

Wenn man eine Markov-Kette nach sehr langer Zeit betrachtet, nennt man die vorliegende Verteilung die *stationäre Verteilung*.

DEFINITION 15. Ein Vektor π heißt stationäre Verteilung einer Übergangsmatrix P , wenn $\pi P = \pi$.

Eine stationäre Verteilung ist also ein linker Eigenvektor der Übergangsmatrix zum Eigenwert 1.

3. Geburts- und Todesprozesse

Eine sehr wichtige Rolle in der Beschreibung von stochastischen Modellen in endlichen Populationen spielen die Geburts- und Todesprozesse (siehe Kapitel 2 und 3), sehr einfache Markov-Ketten. In diesem Prozess werden entweder nur Übergänge in die Nachbarzustände zugelassen, oder der Prozess bleibt im Ursprungszustand. Diese Ereignisse werden jeweils als Tod oder Geburt eines Individuums der Population interpretiert, daher kommt auch der Name. Für unsere Populationsmodelle beschreibe dieser Prozess eine Bevölkerung mit der konstanten Größe N , zu jedem Zeitpunkt können nur drei Ereignisse eintreten: Ein A -Individuum stirbt (und eine B -Individuum kommt hinzu), ein A -Individuum wird geboren (und verdrängt ein B -Individuum), oder gar nichts passiert. Ein solcher stochastischer Prozess, auf dem diskreten Zustandsraum $X = \{0, \dots, N\}$, hat zwei absorbierende Zustände $i = 0$ und $i = N$. Wenn also nur noch A -Spieler beziehungsweise nur noch B -Spieler in der Population vorhanden sind, können keine Individuen der anderen Strategie mehr geboren werden. Zu jedem Zeitschritt kann der Zustand i also entweder gleich bleiben, oder sich zu $i - 1$ oder $i + 1$ (entspricht Tod beziehungsweise Geburt eines Individuums) ändern.

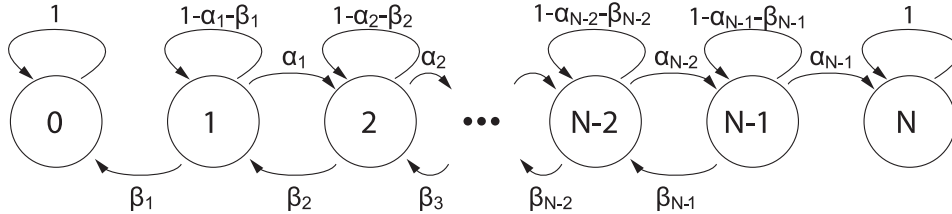


ABBILDUNG 14. Geburts- und Todesprozess

Mit α_i bezeichne man die Geburtsrate für den Zustand i , β_i sei seine Todesrate. Die Übergangswahrscheinlichkeiten für $i \in \{1, \dots, N-1\}$ sind also definiert durch

$$p_{i,i-1} = \beta_i, \quad p_{i,i+1} = \alpha_i, \quad p_{ii} = 1 - \alpha_i - \beta_i \quad (1.22)$$

Und daher ist die Übergangsmatrix U des Geburts- und Todesprozesses gegeben durch

$$U = \begin{pmatrix} 1 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 0 \\ \beta_1 & 1 - \alpha_1 - \beta_1 & \alpha_1 & \cdots & 0 & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \ddots & \vdots & \vdots & \vdots \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & \beta_{N-1} & 1 - \alpha_{N-1} - \beta_{N-1} & \alpha_{N-1} \\ 0 & 0 & 0 & \cdots & 0 & 0 & 1 \end{pmatrix} \quad (1.23)$$

Angenommen es gebe zwei Typen A und B , wobei i die Anzahl der A -Individuen und $N-i$ die der B -Individuen ist, dann definiert man mit x_i die Wahrscheinlichkeit,

dass sich A in der Bevölkerung fixiert, wenn die Anzahl der A -Typen anfänglich i ist. Da $i = 0$ und $i = N$ absorbierende Zustände sind, folgt daraus, dass $x_0 = 0$ und $x_N = 1$. Für die übrigen Anfangszustände $0 < i < N$ gilt

$$x_i = \beta_i x_{i-1} + (1 - \alpha_i - \beta_i) x_i + \alpha_i x_{i+1}. \quad (1.24)$$

Durch Umformung erhält man die Gleichung

$$\beta_i (x_i - x_{i-1}) = \alpha_i (x_{i+1} - x_i). \quad (1.25)$$

Sei nun $y_i := x_i - x_{i-1}$, wodurch folgt, dass $\beta_i y_i = \alpha_i y_{i+1}$. Mit $\gamma_i := \frac{\beta_i}{\alpha_i} = \frac{p_{i,i-1}}{p_{i,i+1}}$ erhält man daher die Gleichung

$$y_{i+1} = \gamma_i y_i. \quad (1.26)$$

Da $x_0 = 0$ und $x_N = 1$, führt ein Aufsummieren von y_i von 1 bis N beziehungsweise bis m zu

$$\sum_{i=1}^N y_i = (x_1 - x_0) + (x_2 - x_1) + \dots + (x_N - x_{N-1}) = x_N - x_0 = 1 \quad (1.27)$$

beziehungsweise

$$\sum_{i=1}^m y_i = x_m - x_0 = x_m. \quad (1.28)$$

Aus Gleichung (1.26), und da $y_1 + y_2 + \dots + y_N = 1$ und $y_1 = x_1 - x_0 = x_1$, erhält man

$$x_1 + \gamma_1 x_1 + \gamma_2 \gamma_1 x_1 + \dots + \gamma_{N-1} \gamma_{N-2} \dots \gamma_1 x_1 = 1 \quad (1.29)$$

Als die Fixierungswahrscheinlichkeit ρ_A einer Strategie A , wird jene Wahrscheinlichkeit bezeichnet, mit der sich ein einzelnes A -Individuum in einer reinen B -Population durchsetzen kann. Daher gilt $x_1 = \rho_A$. Wenn man aus Gleichung (1.29) also x_1 heraushebt erhält man für die Fixierungswahrscheinlichkeit ρ_A

$$\rho_A = x_1 = \frac{1}{1 + \gamma_1 + \gamma_1 \gamma_2 + \dots + \gamma_{N-1} \gamma_{N-2} \dots \gamma_1} \quad (1.30)$$

$$= \frac{1}{1 + \sum_{i=1}^{N-1} \prod_{k=1}^i \gamma_k}. \quad (1.31)$$

Wegen (1.28) gilt, dass $x_m = y_1 + \dots + y_m = x_1(1 + \gamma_1 + \dots + \gamma_{m-1} \gamma_{m-2} \dots \gamma_1)$. Für die Wahrscheinlichkeit ρ_B , dass sich ein einzelnes B -Individuum in einer reinen

A -Population durchsetzt, gilt daher

$$\rho_B = 1 - x_{N-1} \quad (1.32)$$

$$= x_N - x_{N-1} \quad (1.33)$$

$$= x_1(1 + \gamma_1 + \dots + \gamma_{N-1}\gamma_{N-2}\dots\gamma_1 - 1 - \gamma_1 - \dots - \gamma_{N-2}\gamma_{N-3}\dots\gamma_1) \quad (1.34)$$

$$= \frac{1 + \gamma_1 + \dots + \gamma_{N-1}\gamma_{N-2}\dots\gamma_1 - 1 - \gamma_1 - \dots - \gamma_{N-2}\gamma_{N-3}\dots\gamma_1}{1 + \gamma_1 + \dots + \gamma_{N-1}\gamma_{N-2}\dots\gamma_1} \quad (1.35)$$

$$= \frac{\gamma_{N-1}\gamma_{N-2}\dots\gamma_1}{1 + \gamma_1 + \dots + \gamma_{N-1}\gamma_{N-2}\dots\gamma_1} \quad (1.36)$$

$$= \frac{\prod_{k=1}^{N-1} \gamma_k}{1 + \sum_{i=1}^{N-1} \prod_{k=1}^i \gamma_k} \quad (1.37)$$

Die Idee hinter dieser Theorie der Fixierungswahrscheinlichkeiten ist, dass in einer homogenen Bevölkerung der Strategie B ein einzelner A -Mutant produziert wird. Die Wahrscheinlichkeit, dass dieser einzelne A -Mutant eine Abstammungslinie bildet, die schlussendlich die Gesamtpopulation übernimmt, ist genau die Fixierungswahrscheinlichkeit ρ_A . Das Verhältnis der beiden Fixierungswahrscheinlichkeiten ist durch den einfachen Ausdruck

$$\frac{\rho_B}{\rho_A} = \prod_{k=1}^{N-1} \gamma_k \quad (1.38)$$

gegeben. Falls $\rho_B/\rho_A > 1$ ist es wahrscheinlicher, dass sich ein einzelner B -Mutant in einer A -Bevölkerung durchsetzt, als umgekehrt.

Angenommen $\alpha_i = \beta_i \forall i$, das heißt die Wahrscheinlichkeit für den Übergang in den Zustand $i + 1$ ist die gleiche wie für den Übergang in den Zustand $i - 1$. Für die Fixierungswahrscheinlichkeit ρ_A folgt aus Gleichung (1.31), da $\gamma_i = 1$, dass

$$\rho_A = x_1 = \frac{1}{N} \quad (1.39)$$

BEISPIEL 4. Man habe eine Population der Größe $N = 100$ und die Geburtsbeziehungsweise Todesraten seien für alle i gleich. Also $\alpha_i = \alpha, \forall i \in \{1, \dots, N - 1\}$ und $\beta_i = \beta \forall i \in \{1, \dots, N - 1\}$ unabhängig von i . Für den Fall $\alpha = \beta = 1/2$ ergibt sich $\rho_A = 0.01$ und ebenso $\rho_B = 0.01$. Das Verhältnis der beiden Fixierungswahrscheinlichkeiten

$$\frac{\rho_B}{\rho_A} = \prod_{k=1}^{N-1} \gamma_k = 1$$

Keine der beiden Strategien wird sich also mit größerer Wahrscheinlichkeit durchsetzen.

BEISPIEL 5. Für $N = 100$ und $\alpha_i = \alpha = 4/6$ und $\beta_i = \beta = 1/6$ erhält man für das Verhältnis der Fixierungswahrscheinlichkeiten

$$\frac{\rho_B}{\rho_A} = \prod_{k=1}^{N-1} \frac{\beta}{\alpha} = 2.48921 \times 10^{-60}.$$

Dieses Verhältnis ist sehr viel kleiner als 1, es ist also unwahrscheinlicher, dass sich ein einzelner B -Mutant in einer A -Population durchsetzt als umgekehrt. Auch die Fixierungswahrscheinlichkeiten bestätigen dies: $\rho_A = 0.75$ und $\rho_B = 1.8669 \times 10^{-60}$

BEISPIEL 6. In diesem Beispiel seien die α_i und β_i sehr wohl abhängig von i . Es sei $\alpha_i = \frac{99}{100}i$ und $\beta_i = \frac{98}{100}i$. Das Verhältnis der beiden Fixierungswahrscheinlichkeiten beträgt hier 0.366014. Es ist also lang nicht so eindeutig wie in Beispiel 5. Die Fixierungswahrscheinlichkeiten bewegen sich zumindest in ähnlichen Größenordnungen und betragen: $\rho_A = 0.0158402$ und $\rho_B = 0.00579771$.

4. Selektionsdynamik

Die Fitness beziehungsweise Auszahlung (für evolutionäre Spieltheorie ist das ja das gleiche) war im vorigen Abschnitt vollkommen irrelevant. Es wurden ausschließlich die Geburts- und Todesraten für die verschiedenen Bevölkerungszusammenstellungen betrachtet und daraus die Fixierungswahrscheinlichkeiten berechnet. Diese Geburts- und Todesraten kann man aber sehr wohl in Abhängigkeit einer Auszahlungsmatrix und des Anteils der 2 Strategien in der Bevölkerung setzen. Wenn, wie bis jetzt immer angenommen, der Anteil der A -Spieler in der Bevölkerung i ausmacht und jener der B -Spieler $N - i$, dann ist für eine Auszahlungsmatrix

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} A & B \end{array} \\ \begin{array}{c} A \\ B \end{array} & \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \end{array}$$

die durchschnittliche Auszahlung (Fitness) eines A -Individuums gegeben durch

$$F_i = \frac{a(i-1) + b(N-i)}{N-1}, \quad (1.40)$$

da ein A -Spieler mit Wahrscheinlichkeit $(i-1)/(N-1)$ auf einen anderen A -Spieler treffen kann und mit Wahrscheinlichkeit $(N-i)/(N-1)$ auf einen Spielgegner der Strategie B . Analog erhält man für die Fitness eines B -Spielers

$$G_i = \frac{ci + d(N-i-1)}{N-1}. \quad (1.41)$$

Doch muss die Fitness nicht ausschließlich von diesen durchschnittlichen Auszahlungen abhängen. Man kann auch einen bestimmten Selektionsparameter s einführen, der bestimmt, mit welcher Stärke die durchschnittliche Auszahlung auf die Fitness der Individuen eingeht. Für diesen Parameter muss gelten, dass $0 \leq s \leq 1$ und man schreibt dann für die Fitness von A :

$$f_i = 1 - s + s \frac{a(i-1) + b(N-i)}{N-1} \quad (1.42)$$

und für die Fitness von B

$$g_i = 1 - s + s \frac{ci + d(N-i-1)}{N-1} \quad (1.43)$$

Wenn man hier also für $s = 0$ wählt, geht das Spiel überhaupt nicht in die Fitness der Spieler ein, dann ist diese einfach konstant 1. Wählt man im Gegensatz dazu $s = 1$,

tritt der Fall $f_i = F_i$ und $g_i = G_i$ ein. Für diese Gleichungen lassen sich stochastische Prozesse formulieren, mit dem Zustandsraum $X = \{0, \dots, N\}$, deren Zustände $i = 1, \dots, N - 1$ transient sind und nur die Zustände $i = 0$ und N absorbierend. Der Zusammenhang zwischen den Fitnesswerten und den Übergangswahrscheinlichkeiten hängt vom jeweils gewählten Prozess ab und wird in den folgenden Kapiteln jeweils besprochen (siehe besonders Kapitel 2). Der Prozess wird also mit jedem beliebigen Anfangszustand in endlicher Zeit einen der beiden absorbierenden erreichen und dort für immer bleiben. Das heißt nichts anderes, als dass die Population nach endlicher Zeit nur noch aus Individuen einer Strategie bestehen wird. Dies gilt auch, wenn die Selektion überhaupt keine Rolle spielt (Kapitel 2, Abschnitt 1), da sich hier mittels random drift früher oder später eine Strategie fixieren wird. Um herauszufinden, in welchem absorbierenden Zustand diese Fixierung vermutlich stattfinden wird, muss man die Fixierungswahrscheinlichkeiten der Strategien A und B im Vergleich zu der eines neutralen Mutanten betrachten. Sind die Fixierungswahrscheinlichkeiten größer, als die eines neutralen Mutanten, so sagt man, dass die Selektion das Fixieren dieser Strategie bevorzugt. Doch nicht nur die Fixierungswahrscheinlichkeit ist in endlichen Populationen entscheidend, sondern auch, ob die mutante Strategie überhaupt in eine monomorphe Population eindringen kann. Diese Invasionsdynamik hängt ausschließlich vom Größenverhältnis der Fitness der beiden Strategien ab. Ist $f_i > g_i \forall i$, so bevorzugt die Selektion das Eindringen der Strategie A , ist das Ungleichungszeichen umgedreht, so bevorzugt die Selektion das Eindringen von B . Alle möglichen Selektionsszenarien und eine genaue Analyse dieser Selektionsdynamiken folgt im Kapitel 2, Abschnitt 3. Außerdem wird man anhand dieser Analyse sehen, dass sich allein durch Änderung der Bevölkerungsgröße die Dynamik des Prozesses verändern und komplett umdrehen kann.

Teil 1

Klassifikation von Dynamiken

KAPITEL 2

Moran-Prozess

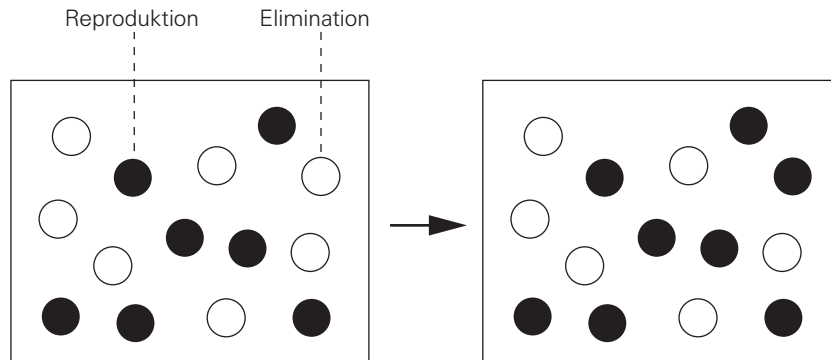


ABBILDUNG 1. Reproduktion und Elimination zweier Individuen

In der evolutionären Analyse von Spielen in endlichen Populationen ist derzeit der Moran-Prozess am verbreitetsten. (zum Beispiel: Nowak *et al.* [16], Imhof *et al.* [9], Taylor *et al.* [20]), da er relativ einfach zu analysieren ist und trotzdem interessante Ergebnisse liefert. Die Grundidee hinter diesem Prozess liegt darin, dass man ausgehend von einer Population der Größe N zu jedem Zeitschritt ein Individuum auswählt, das kopiert (reproduziert) wird und eines das eliminiert wird (siehe Abb. 1). Die Bevölkerungsgröße N bleibt also konstant. Man kann dies auch als Lernprozess interpretieren, in dem man annimmt, dass ein zufällig gewählter Spieler einen anderen imitiert. Wieder gebe es zwei verschiedene Typen von Spielern A und B , wobei die Anzahl der A -Spieler i betrage und die der B -Individuen $N - i$. Dieser Prozess wird als Markov-Kette mit Zustand i betrachtet. Das heißt, der nächste Zustand ist ausschließlich vom jetzigen Zustand abhängig und von keinem der vorhergehenden. Die nächsten drei Abschnitte beschreiben einen Moran-Prozess zunächst unter neutraler Selektion, dann unter konstanter und schlussendlich unter frequenz-abhängiger Selektion.

1. Neutraler Drift

Zunächst sei die Selektion neutral, das heißt, der Payoff der Spieler geht gar nicht in den Prozess mit ein. Da pro Zeitabschnitt maximal ein A -Spieler hinzukommen kann, beziehungsweise verschwinden, handelt es sich hier um einen Geburts- und Todesprozess, wie schon in Kapitel 1, Abschnitt 3 beschrieben. Die Übergangsmatrix

ist also tridiagonal und, für $i = 1, \dots, N-1$, gegeben durch die Übergangswahrscheinlichkeiten:

$$\begin{aligned} p_{i,i+1} &= \frac{i}{N} \frac{N-i}{N} \\ p_{i,i-1} &= \frac{N-i}{N} \frac{i}{N} \\ p_{i,i} &= \left(\frac{i}{N}\right)^2 + \left(\frac{N-i}{N}\right)^2 \end{aligned} \quad (2.1)$$

Der Zustand $i+1$ wird erreicht, wenn ein A -Individuum zur Reproduktion und ein B -Individuum zur Elimination ausgewählt wird. Diese werden jeweils unter den Wahrscheinlichkeiten i/N und $(N-i)/N$ gewählt. Dies folgt auch analog um den Zustand $i-1$ zu erreichen, also dass sich ein B -Spieler fortpflanzt und ein A -Spieler stirbt. Die Wahrscheinlichkeit im gleichen Zustand i zu bleiben setzt sich aus den Einzelwahrscheinlichkeiten zusammen, dass ein A -Individuum sowohl zu Fortpflanzung als auch zur Elimination ausgewählt wird, und der, dass ein B -Individuum für beides gewählt wird. Für alle $j \neq i, i+1, i-1$ ist die Übergangswahrscheinlichkeit $p_{ij} = 0$. Die Wahrscheinlichkeiten p_{00} und p_{NN} seien gleich 1, die Zustände $i = 0$ und $i = N$ sind also absorbierend.

Da

$$p_{i,i-1} + p_{i,i+1} + p_{i,i} = \left(\frac{i}{N}\right)^2 + \left(\frac{N-i}{N}\right)^2 + 2\frac{i}{N} \frac{N-i}{N} \quad (2.2)$$

$$= \left(\frac{i}{N} + \frac{N-i}{N}\right)^2 = 1, \quad (2.3)$$

ist die Übergangsmatrix U eine stochastische und von folgender Gestalt:

$$U = \begin{array}{c|cccccc} & 0 & 1 & 2 & \dots & & N \\ \hline 0 & 1 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 0 \\ 1 & \frac{1}{N} \frac{N-1}{N} & \left(\frac{1}{N}\right)^2 + \left(\frac{N-1}{N}\right)^2 & \frac{1}{N} \frac{N-1}{N} & \dots & 0 & 0 & 0 \\ 2 & 0 & \frac{2(N-2)}{N^2} & \left(\frac{2}{N}\right)^2 + \left(\frac{N-2}{N}\right)^2 & \frac{2(N-2)}{N^2} & \dots & 0 & 0 \\ \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots & \vdots \\ N & 0 & 0 & 0 & \dots & 0 & 0 & 1 \end{array} \quad (2.4)$$

Da hier $p_{i,i-1} = p_{i,i+1}$ gilt, folgt aus der Gleichung (1.31) aus Kapitel 1, Abschnitt 3, dass die Fixierungswahrscheinlichkeiten für beide Strategien gleich sind und es gilt

$$\rho_A = \rho_B = \frac{1}{N} \quad (2.5)$$

Alle Individuen besitzen also die gleiche Wahrscheinlichkeit, dass sich ihre Nachkommenschaft in der Bevölkerung fixieren wird.

2. Konstante Selektion

Angenommen A hat eine bestimmte Fitness r und B hat Fitness 1. Dann ist A selektiv besser gestellt als B , wenn $r > 1$, neutral wenn $r = 1$ und schlechter gestellt, wenn $r < 1$. Hier wird pro Zeitschritt immer ein Individuum je nach Fitness zur Fortpflanzung ausgewählt, das ein zufällig gewähltes anderes Individuum verdrängt.

Wenn man also wieder davon ausgeht, dass die Größe der Bevölkerung konstant N bleibt und die Anzahl der A -Spieler gleich i ist, dann ist die Wahrscheinlichkeit, dass ein A zur Fortpflanzung ausgewählt wird gleich

$$\frac{ri}{ri + (N - i) \cdot 1} \quad (2.6)$$

und die Wahrscheinlichkeit, dass sich ein B fortpflanzen wird ist gleich

$$\frac{N - i}{ri + (N - i) \cdot 1}. \quad (2.7)$$

Die Wahrscheinlichkeit eliminiert zu werden beträgt für einen A -Spieler gleich i/N , die eines B -Spielers $(N - i)/N$. Man erhält folgende Übergangswahrscheinlichkeiten unter konstanter Selektion.

$$\begin{aligned} p_{i,i+1} = \alpha_i &= \frac{N - i}{N} \frac{ri}{ri + (N - i)} \\ p_{i,i-1} = \beta_i &= \frac{i}{N} \frac{N - i}{ri + (N - i)} \\ p_{i,i} &= 1 - \alpha_i - \beta_i \end{aligned} \quad (2.8)$$

Aus Kapitel 1, Abschnitt 3, folgt daher, dass

$$\gamma_i = \frac{\beta_i}{\alpha_i} = \frac{1}{r} \quad (2.9)$$

und daher folgt für x_i , also die Wahrscheinlichkeit, dass sich Strategie A durchsetzt, wenn anfänglich i A -Individuen vorhanden sind, dass

$$x_i = \frac{1 + \gamma_1 + \gamma_2\gamma_1 + \cdots + \gamma_{i-1}\gamma_{i-2} \cdots \gamma_1}{1 + \gamma_1 + \gamma_2\gamma_1 + \cdots + \gamma_{N-1}\gamma_{N-2} \cdots \gamma_1} \quad (2.10)$$

$$= \frac{1 + \frac{1}{r} + \cdots + \left(\frac{1}{r}\right)^{i-1}}{1 + \frac{1}{r} + \cdots + \left(\frac{1}{r}\right)^{N-1}} \quad (2.11)$$

$$= \frac{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^i}{1 - \left(\frac{1}{r}\right)^N}. \quad (2.12)$$

Daher ist die Fixierungswahrscheinlichkeit für Strategie A gegeben durch

$$x_1 = \rho_A = \frac{1 - \frac{1}{r}}{1 - \frac{1}{r^N}} \quad (2.13)$$

Die Fixierungswahrscheinlichkeit für einen Spieler der Strategie B ergibt sich analog durch

$$\rho_B = 1 - x_{N-1} = \frac{\left(1 - \frac{1}{r^N}\right) - \left(1 - \frac{1}{r^{N-1}}\right)}{1 - \frac{1}{r^N}} \quad (2.14)$$

$$= \frac{\frac{1}{r^{N-1}} - \frac{1}{r^N}}{\frac{r^N - 1}{r^N}} \quad (2.15)$$

$$= \frac{1 - r}{1 - r^N} \quad (2.16)$$

Für das Verhältnis der beiden Fixierungswahrscheinlichkeiten, das man heranziehen kann, um zu überprüfen, welche der beiden Strategien sich eher in der anderen Population durchsetzen würde, erhält man

$$\frac{\rho_B}{\rho_A} = \frac{1-r}{1-r^N} \cdot \frac{\frac{r^N-1}{r^N}}{\frac{r-1}{r}} = \frac{r}{r^N} = r^{1-N}. \quad (2.17)$$

Eine Frage, die sich nun stellt, ist, wie groß der selektive Vorteil sein muss um eine hohe Fixierungswahrscheinlichkeit zu erhalten. Im folgenden Beispiel werden für verschiedene Werte r die Fixierungswahrscheinlichkeiten ρ_A berechnet bei einer fixen Populationsgröße N .

BEISPIEL 7.

r	$\Rightarrow$	ρ_A für $N = 10$	ρ_A für $N = 10^3$	ρ_A für $N = 10^6$
10	$\Rightarrow$	0.9	0.9	0.9
2	$\Rightarrow$	0.500489	0.5	0.5
1.5	$\Rightarrow$	0.339216	0.333333	0.333333
1.3	$\Rightarrow$	0.248818	0.230769	0.230769
1.1	$\Rightarrow$	0.14795	0.0909091	0.0909091
0.99	$\Rightarrow$	0.0955383	4.36×10^{-7}	1.58×10^{-4367}
0.9	$\Rightarrow$	0.0594822	1.94×10^{-47}	3.59×10^{-45759}
0.5	$\Rightarrow$	0.000977517	9.33×10^{-302}	1.01×10^{-301030}

Ein Eindringling muss also eine 10 mal höhere Fitness haben als die bestehende Bevölkerung, um sich mit einer Wahrscheinlichkeit von 0.9 zu fixieren. Ist die Fitness nur mehr doppelt so groß, schrumpft auch die Fixierungswahrscheinlichkeit auf zirka 0.5. Für einen Mutanten mit einer nur mehr marginal besseren Fitness, nämlich der 1.1-fachen, ist es noch viel unwahrscheinlicher sich durchzusetzen. Und bei einer nachteiligen Fitness sinkt die Fixierungswahrscheinlichkeit noch rapider. Außerdem fällt auf, dass in vergleichsweise kleinen Bevölkerungen ($N = 10$) die Fixierungswahrscheinlichkeiten höher sind, als für große Populationen ($N = 10^6$). Vor allem bei einer nachteiligen Fitness ($r < 1$) ist die Fixierungswahrscheinlichkeit je größer die Bevölkerung ist umso kleiner. Zusammenfassend kann man also sagen, dass ein Mutant eine sehr viel bessere Auszahlung/Fitness haben muss als die residente Bevölkerung, um sich mit einer großen Wahrscheinlichkeit durchsetzen zu können.

3. Frequenz-abhängige Selektion

Dieser Abschnitt hält sich in weiten Zügen an das Kapitel 6 aus Nowaks *Evolutionary Dynamics* [17]. Wenn man Spiele betrachtet, dann erscheint es sinnvoll, dass die Fitness eines jeden Individuums von den jeweiligen Auszahlungen des einzelnen Spielers abhängt. Angenommen, es handelt sich wieder um ein Spiel mit zwei Strategien A und B in einer Gesamtpopulation der Größe N , mit i A -Spielern und $N - i$ B -Spielern und einer Auszahlungsmatrix der Gestalt

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} A & B \end{array} \\ \begin{array}{c} A \\ B \end{array} & \left(\begin{array}{cc} a & b \\ c & d \end{array} \right), \end{array}$$

dann ist der Payoff für den Typ A gleich

$$F_i = \frac{i-1}{N-1}a + \frac{N-i}{N-1}b, \quad (2.18)$$

da $(i-1)/(N-1)$ die Wahrscheinlichkeit darstellt gegen einen A -Typ zu spielen und $(N-i)/(N-1)$ die Wahrscheinlichkeit für einen B -Gegenspieler. Analog ist die Auszahlung für einen B -Spieler gleich

$$G_i = \frac{i}{N-1}c + \frac{N-i-1}{N-1}d. \quad (2.19)$$

Wie schon weiter oben erwähnt, wird in der evolutionären Spieltheorie die Auszahlung eines Individuum mit seiner Fitness gleichgesetzt. Diese Fitness muss aber nicht ausschließlich von den Eintragungen der Auszahlungsmatrix abhängen, man kann auch noch einen gewisse Selektionsparameter s einführen. Dieser Parameter $s \in [0, 1]$ gibt die Einflussstärke des Spiels auf die Fitness an. Die Fitness der beiden Spieler A und B ist dann gegeben durch

$$f_i = 1 - s + sF_i \quad (2.20)$$

und

$$g_i = 1 - s + sG_i \quad (2.21)$$

Für die Übergangswahrscheinlichkeiten ergibt sich daher:

$$\begin{aligned} p_{i,i-1} &= \frac{i}{N} \frac{(N-i)g_i}{if_i + (N-i)g_i} \\ p_{i,i+1} &= \frac{N-i}{N} \frac{if_i}{if_i + (N-i)g_i} \\ p_{i,i} &= 1 - p_{i,i-1} - p_{i,i+1} \end{aligned} \quad (2.22)$$

Die zwei absorbierenden Zustände dieses Prozess sind, wie oben schon erwähnt, $i = 0$ und $i = N$.

Da es sich hier klarerweise auch um einen Geburts- und Todesprozess handelt, erhält man, wie in Kapitel 1, Abschnitt 3, für die Fixierungswahrscheinlichkeiten ρ_A und ρ_B folgendes:

$$\rho_A = \frac{1}{1 + \sum_{i=1}^{N-1} \prod_{k=1}^i \frac{g_k}{f_k}}, \quad \rho_B = \frac{\prod_{k=1}^{N-1} \frac{g_k}{f_k}}{1 + \sum_{i=1}^{N-1} \prod_{k=1}^i \frac{g_k}{f_k}} \quad (2.23)$$

Neben der Wahrscheinlichkeit, mit der eine Strategie die andere vollkommen ersetzt, ist es auch noch interessant die Invasionsdynamiken zu betrachten, also ob eine mutante Strategie überhaupt in die residente monomorphe Population eindringen kann oder nicht. Um die Invasionsdynamiken zu untersuchen, kann man eine lineare Funktion h_i von i definieren. (vgl. [20] Abschnitt 3)

$$h_i = f_i - g_i \quad (2.24)$$

Die Invasionsdynamiken des Spiels können aus dem Vorzeichen von h_1 und h_{N-1} abgeleitet werden. Wenn $h_1 > 0$ bevorzugt die Selektion das Eindringen von A in eine B -Population beziehungsweise, wenn $h_{N-1} < 0$ das Eindringen von B in eine

A-Population. Im Gegensatz zu der Ungleichung $\rho_A < \frac{1}{N}$, die man oft nicht explizit lösen kann, besteht die Ungleichung $h_1 > 0$ aus einfachen Bedingungen an a, b, c, d und N und lässt sich damit leicht lösen. Die folgende Definition dient der schnelleren Lesbarkeit der Invasionsdynamik und Fixierungswahrscheinlichkeit.

DEFINITION 16. Ein Pfeil $\rightarrow$ oder $\leftarrow$ zwischen zwei Strategien A und B gibt das Vorzeichen von h_1 beziehungsweise h_{N-1} an, wobei ein Pfeil $\leftarrow$ in Richtung der Strategie A bedeutet, dass $h_1 > 0$ und ein solcher Pfeil $\rightarrow$ in Richtung B , dass $h_{N-1} < 0$. Für die relativen Werte der Fixierungswahrscheinlichkeiten ρ_A und ρ_B in Bezug auf $\frac{1}{N}$, geben die Pfeile $\Rightarrow$ oder $\Leftarrow$ Auskunft, wobei ein Pfeil $\Leftarrow$ in Richtung A ausdrückt, dass $\rho_A > 1/N$ und ein Pfeil $\Rightarrow$ in Richtung B , dass $\rho_B > 1/N$.

So heißt $A \Leftarrow B$ zum Beispiel, dass die Selektion das Eindringen von A in einer B -Population bevorzugt und auch die Fixierungswahrscheinlichkeit von A größer, als jene eines neutralen Mutanten ist. Ebenso, kann man diese Werte auch für beide Strategien betrachten, wobei hier immer jene Pfeile für die Invasionsdynamik oder Fixierungswahrscheinlichkeit entscheidend sind, die direkt neben der jeweiligen Strategie stehen. So bedeutet $A \Leftarrow \Leftarrow B$ einerseits, dass die Selektion das Eindringen von A in einer B -Population bevorzugt und auch die Fixierungswahrscheinlichkeit von A größer, als jene eines neutralen Mutanten ist (die linken Pfeile) und zusätzlich, dass die Selektion die Invasion von B in einer A -Population nicht bevorzugt und auch die Fixierungswahrscheinlichkeit von B kleiner als $1/N$ ist (die rechten Pfeile).

Man kann in die Invasionsdynamiken h_i auch die Populationsgröße N einfließen lassen. Mit

$$\xi = a - c, \quad \zeta = d - b \quad (2.25)$$

und

$$\xi' = \xi - \frac{a - d}{N}, \quad \zeta' = \zeta + \frac{a - d}{N} \quad (2.26)$$

kann die Differenz $h_i = f_i - g_i$ der Payoffs zwischen A -Spielern und B -Spielern ausgedrückt werden durch

$$h_i = s \left(\xi' \frac{i}{N-1} - \zeta' \frac{N-i}{N-1} \right) \quad (2.27)$$

Im Gegensatz zu unendlichen Populationen, bei denen es genügt das Vorzeichen von ξ und ζ zu betrachten, um das qualitative Verhalten zu untersuchen, muss man bei endlichen Bevölkerungen die Parameter ξ' und ζ' zu Rate ziehen.

Dann gibt es folgende Möglichkeiten für die Invasionsdynamiken:

- (1) Bistabilität, wenn $\xi' > 0$ und $\zeta' > 0$
- (2) A dominiert, wenn $\xi' > 0$ und $\zeta' < 0$
- (3) B dominiert, wenn $\xi' < 0$ und $\zeta' > 0$
- (4) Polymorphismus, wenn $\xi' < 0$ und $\zeta' < 0$

Allein durch Änderung der Bevölkerungsgröße, kann es also in endlichen Populationen zu einer Veränderung der Dynamik kommen, da sich bei konstant bleibenden Auszahlungen das Vorzeichen von ξ' und ζ' umkehren kann, wenn sich N verändert. Zusammenfassend kann man also sagen, dass in einer endlichen Bevölkerung und

einem Spiel mit 2 Strategien die evolutionären Invasionsdynamiken durch 5 Parameter charakterisiert sind: die Auszahlungen a, b, c, d und die Populationsgröße N . Aus (2.26) folgt die folgende Definition für N -Dominanz:

DEFINITION 17.

$$A \text{ ist } N\text{-dominant} \iff (a - c) > \frac{a - d}{N} \text{ und } (d - b) < \frac{d - a}{N} \quad (2.28)$$

Das ist dann der Fall, wenn $\xi' > 0$ und $\zeta' < 0$, also wenn die Invasionsdynamik $h_i > 0 \forall i$.

BEISPIEL 8. Es sei zum Beispiel folgende Auszahlungsmatrix gegeben

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} A & B \end{array} \\ \begin{array}{c} A \\ B \end{array} & \begin{pmatrix} 11 & 2 \\ 10 & -1 \end{pmatrix} \end{array}$$

Wenn man die Gleichungen aus (2.26) auf diese Matrix anwendet erhält man für die N -Dominanz von B :

$$\begin{aligned} \xi' = \xi - \frac{a - d}{N} < 0 &\iff 1 - \frac{12}{N} < 0 \\ &\iff N < 12 \end{aligned}$$

und

$$\begin{aligned} \zeta' = \zeta + \frac{a - d}{N} > 0 &\iff -3 + \frac{12}{N} > 0 \\ &\iff N < 4 \end{aligned}$$

Analog erhält man für die N -Dominanz von A

$$\xi' = \xi - \frac{a - d}{N} > 0 \iff N > 12$$

und

$$\zeta' = \zeta + \frac{a - d}{N} < 0 \iff N > 4$$

Für $4 > N > 12$ folgt, dass ein stabiles Gleichgewicht im Inneren herrscht, da hier $\xi' < 0$ und $\zeta' < 0$. Daraus folgt also, dass für $N < 4$ Strategie B N -dominiert und für $N > 12$ Strategie A und für $4 < N < 12$ die Bevölkerung polymorph ist.

BEISPIEL 9. Es sei die gleiche Auszahlungsmatrix wie im letzten Beispiel gegeben und die Stärke der Selektion sei $s = 0.5$, dann gibt es bezüglich der N -Dominanz drei verschiedene Szenarien.

- B ist N -dominant: Sei $N = 3$, dann folgt daraus, dass

$$-1.25 = h_1 < 0 \text{ und } -1.75 = h_{N-1} < 0,$$

außerdem gilt für die Fixierungswahrscheinlichkeiten, dass

$$0.181087 = \rho_A < 1/3 = 1/N \text{ und } 0.486922 = \rho_B > 1/3 = 1/N.$$

Das heißt also, dass die Selektion zwar das Eindringen von B bevorzugt, nicht aber das von A , auch die Fixierungswahrscheinlichkeit ist nur für B größer als die eines neutralen Mutanten, also $A \xrightarrow{\rightarrow} \xrightarrow{\rightarrow} B$

- A ist N -dominant: Sei $N = 25$, dann folgt daraus, dass

$$1.27083 = h_1 > 0 \text{ und } 0.3125 = h_{N-1} > 0,$$

außerdem gilt für die Fixierungswahrscheinlichkeiten, dass

$$0.815622 = \rho_A > 1/25 = 1/N \text{ und } 0.0000383008 = \rho_B < 1/25 = 1/N.$$

Daher bevorzugt die Selektion also das Eindringen von A , nicht aber das von B . Die Fixierungswahrscheinlichkeit ist nur für A größer als $1/N$, also $A \xleftarrow{\leftarrow} B$.

- Polymorphismus: Sei $N = 9$, dann folgt daraus, dass

$$0.8125 = h_1 > 0 \text{ und } -0.0625 = h_{N-1} < 0,$$

außerdem gilt für die Fixierungswahrscheinlichkeiten, dass

$$0.339766 = \rho_A > 1/9 = 1/N \text{ und } 0.0616145 = \rho_B < 1/9 = 1/N.$$

Daher bevorzugt die Selektion zwar sowohl das Eindringen von A , als auch von B , aber nur die Fixierungswahrscheinlichkeit von A ist größer als $1/N$, also $A \xleftarrow{\leftarrow} B$.

Einige Kombinationen aus Invasionsdynamiken und relativen Fixierungswahrscheinlichkeiten kann man ausschließen. Dies folgt aus den folgenden vier Theoremen, die sich aus den bisher getroffenen Annahmen ableiten lassen (siehe [20], Theorem 1-4)

THEOREM 2.1. *Falls $b > c$ gibt es eine Populationsgröße $N_0 \geq 2$, so dass für alle $N < N_0$ gilt: $\rho_B < \frac{1}{N} < \rho_A$*

BEWEIS. Aus $b > c$ folgt, dass $\rho_B < \frac{1}{N} < \rho_A$, für $N = 2$. Damit A , für alle $N < N_0$, bezüglich der Selektion vorteilhaft ist, muss gelten:

$$\frac{f_1}{g_1} = \frac{b(N-1)}{c+d(N-2)} > 1 \text{ und } \frac{f_{N-1}}{g_{N-1}} = \frac{a(N-2)+b}{c(N-1)} > 1.$$

Das ist äquivalent zu $N(b-d) > b+c-2d$ und $N(a-c) > 2a-b-c$. Es ergeben sich vier Fälle:

- (1) $a > c, b > d$: Da $b > c$, sieht man, dass sowohl $\frac{f_1}{g_1}$ als auch $\frac{f_{N-1}}{g_{N-1}}$ größer als 1 sind, für alle N . Daraus folgt, dass $\rho_B < \frac{1}{N} < \rho_A$ für alle N . Das heißt $N_0 = \infty$
- (2) $a < c, b > d$: $N(a-c) > 2a-b-c$ ist äquivalent zu $N < \frac{2a-b-c}{a-c} = N_0$
- (3) $a > c, b < d$: $N(b-d) > b+c-2d$ ist äquivalent zu $N < \frac{b+c-2d}{b-d} = N_0$.
- (4) $a < c, b < d$: $N(a-c) > 2a-b-c$ und $N(b-d) > b+c-2d$ ist äquivalent zu $N < \min(\frac{2a-b-c}{a-c}, \frac{b+c-2d}{b-d}) = N_0$

Wenn also $N < N_0$, $\frac{f_1}{g_1} > 1$, und daher $\rho_B < \frac{1}{N} < \rho_A$, ist A vorteilhaft bezüglich der Selektion ($A \xleftarrow{\leftarrow} B$). $\square$

Dieses Theorem sagt also aus, dass für genügend kleine Populationen die Bedingung $b > c$ ausreicht, um ein über B dominantes A bezüglich Invasionsdynamik und Fixierungswahrscheinlichkeit zu erhalten. Intuitiv kann man sich das bei einer Bevölkerung der Größe $N = 2$ vorstellen: Man hat genau einen A - und einen B -Spieler,

dann sind die einzig möglichen Auszahlungen b und c , daher ist A dominant, wenn $b > c$.

THEOREM 2.2. *Wenn $h_1 > 0$ und $h_{N-1} > 0$, dann gilt $\rho_B < \frac{1}{N} < \rho_A$*

Klarerweise muss die Selektion, falls sie A begünstigt in eine B -Population einzudringen, sich aber der Invasion eines B -Individuums in einer A -Population widersetzt, auch die Verdrängung von B durch A begünstigen und sich umgekehrt der Verdrängung von A durch B widersetzen.

THEOREM 2.3. *Falls $\rho_A < \frac{1}{N}$ und $\rho_B < \frac{1}{N}$, dann gilt $h_1 < 0$ und $h_{N-1} > 0$.*

Falls sich die Selektion einer Verdrängung von B durch A widersetzt und ebenso umgekehrt, dann muss sie sich ebenfalls der Invasion von A in B und viceversa widersetzen. Und analog gilt deswegen:

THEOREM 2.4. *Falls $\rho_A > \frac{1}{N}$ und $\rho_B > \frac{1}{N}$, dann gilt $h_1 > 0$ und $h_{N-1} < 0$.*

Durch die 4 möglichen Selektionsszenarien (vorteilige/nachteilige Invasion, vorteilige/nachteilige Verdrängung) kommt es zu insgesamt 16 Selektionsszenarien in endlichen Population, von denen wir aber wegen der vorigen Theoreme 8 wieder ausschließen können, und die übrigen acht kann man zu den folgenden 5 zusammenfassen:

- (1) Die Selektion bevorzugt eine Strategie: $A \xleftarrow{\leftarrow} \xleftarrow{\leftarrow} B$ und $A \xrightarrow{\rightarrow} \xrightarrow{\rightarrow} B$

BEISPIEL 10.

$$P = \begin{matrix} & \begin{matrix} A & B \end{matrix} \\ \begin{matrix} A \\ B \end{matrix} & \begin{pmatrix} 2 & 7 \\ 5 & 10 \end{pmatrix} \end{matrix}$$

Für eine Populationsgröße $N = 4$ und eine Selektionsstärke $s = 0.1$, ergibt sich aus (2.26), dass $\xi' = a - c - \frac{a-d}{4} = -1 < 0$ und $\zeta' = d - b + \frac{a-d}{N} = 1 > 0$ und daher ist $h_1 < 0$ und $h_{N-1} < 0$. Aus Theorem 2.2 ergibt sich daher, dass $\rho_A < \frac{1}{N} < \rho_B$. Es handelt sich also um den Fall $A \xrightarrow{\rightarrow} \xrightarrow{\rightarrow} B$. Für die Auszahlungsmatrix P will man sich nun die stationäre Wahrscheinlichkeit für die einzelnen Zustände berechnen. Da es bei einem Moran-Prozess immer zwei absorbierende Zustände gibt, nämlich $i = 0$ (Strategie A stirbt aus) und $i = N$ (Strategie A setzt sich durch), kann man den ganzen Prozess als Markov-Kette mit diesen zwei Zuständen betrachten. Die Übergangswahrscheinlichkeit vom Zustand $i = 0$ zu $i = N$ ist dann die Fixierungswahrscheinlichkeit ρ_A von Strategie A und die vom Zustand $i = N$ zu $i = 0$ die Fixierungswahrscheinlichkeit ρ_B von Strategie B . Aus Gleichung (2.23) folgt, dass $\rho_A = 0.218522$ und $\rho_B = 0.285991$. Für die Übergangsmatrix U ergibt sich daher

$$U = \begin{array}{c|cc} & N(=A) & 0(=B) \\ \hline N(=A) & 1 - \rho_B & \rho_B \\ 0(=B) & \rho_A & 1 - \rho_A \end{array} = \begin{array}{c|cc} & A & B \\ \hline A & 0.714009 & 0.285991 \\ B & 0.218522 & 0.781478 \end{array}$$

Der stationäre Vektor x zu dieser Übergangsmatrix ist der linke Eigenvektor der Matrix zum Eigenwert 1. Das heißt, er ergibt sich aus der Gleichung $xU = 1 \cdot x$. Als stationären Vektor erhält man $(0.433135, 0.566865)$. Das heißt die stationäre Wahrscheinlichkeit für den Zustand A beträgt 0.433135, die für den Zustand B 0.566865. Man kann die stationäre Verteilung auch als den Anteil der Zeit interpretieren, die der Prozess in einem Zustand verbringt. In diesem Fall ist der Zustand mit dem größeren Zeitanteil B , die Population wird also länger ausschließlich aus B -Spielern bestehen als aus A -Spielern.

- (2) Die Selektion bevorzugt eine Strategie und die beiderseitige Invasion: $A \rightleftharpoons B$ und $A \rightleftharpoons B$

BEISPIEL 11.

$$P = \begin{array}{c} A \quad B \\ \begin{array}{c} A \\ B \end{array} \begin{pmatrix} 10 & 5 \\ 4 & 6 \end{pmatrix} \end{array}$$

Wieder sei die Populationsgröße $N = 4$ und die Stärke der Selektion $s = 0.1$. In diesem Fall sind die Invasionsdynamiken der zwei Strategien gegeben durch $\xi' = a - c - \frac{a-d}{N} = 5 > 0$ und $\zeta' = d - b + \frac{a-d}{N} = 2 > 0$. Daher ist $h_1 > 0$ und $h_{N-1} < 0$, es kommt also zu einer Bistabilität bezüglich der Invasion. Hier sind die Fixierungswahrscheinlichkeiten $\rho_A = 0.278804$ und $\rho_B = 0.186752$. Es gilt also $\rho_B < \frac{1}{N} < \rho_A$. Es handelt sich daher um den Fall $A \rightleftharpoons B$. Um die stationäre Verteilung berechnen zu können, benötigt man zunächst wieder wie vorhin die Übergangsmatrix U , die hier gegeben ist durch

$$U = \begin{array}{c|cc} & A & B \\ \hline A & 0.813248 & 0.186752 \\ B & 0.278804 & 0.721196 \end{array}$$

Die stationäre Verteilung dieser Matrix ergibt $(0.598862, 0.401138)$. In diesem Fall wird der Prozess also längere Zeit in A verbringen, als in B .

- (3) Die Selektion bevorzugt Polymorphismus: $A \rightleftharpoons B$

BEISPIEL 12.

$$P = \begin{array}{c} A \quad B \\ \begin{array}{c} A \\ B \end{array} \begin{pmatrix} 14 & 2 \\ 4 & 10 \end{pmatrix} \end{array}$$

Wieder sei die Bevölkerungsgröße $N = 4$ und die Selektionsstärke $s = 0.1$. Die Invasionsdynamiken ergeben dann einen Polymorphismus, da $h_1 < 0$ und $h_{N-1} > 0$, wegen $\xi' = 9 > 0$ und $\zeta' = 9 > 0$. Außerdem sind die Fixierungswahrscheinlichkeiten gegeben durch $\rho_A = 0.194238$ und $\rho_B = 0.20539$, es gilt also $\rho_A < \frac{1}{N}$ und $\rho_B < \frac{1}{N}$. Daher liegt der Fall $A \rightleftharpoons B$ vor. Und die Übergangsmatrix U ergibt sich zu

$$U = \begin{array}{c|cc} & A & B \\ \hline A & 0.79461 & 0.20539 \\ B & 0.194238 & 0.805762 \end{array}$$

Der stationäre Vektor zu dieser Übergangsmatrix ist dann gleich (0.486047, 0.513953). Hier übertrifft die Strategie B mit einer stationären Verteilung von 0.513953 die Strategie A mit einer stationären Verteilung von 0.486047 zwar ein wenig, allerdings, sind diese zwei Werte näher bei einander als in der vorhergehenden Beispielen. Auch bezüglich des stationären Vektors kann man also beinahe von einem Polymorphismus sprechen.

- (4) Die Selektion bevorzugt eine Strategie und widersetzt sich beiderseitiger Invasion: $A \rightrightarrows \leftrightsquigarrow B$ und $A \leftrightsquigarrow \leftrightsquigarrow B$

BEISPIEL 13.

$$P = \begin{array}{c} A \quad B \\ \begin{array}{cc} A & B \\ B & \end{array} \end{array} \begin{pmatrix} 7 & 1 \\ 3 & 10 \end{pmatrix}$$

Bei diesem Beispiel ($N = 4$, $s = 0.1$) handelt es sich um den Fall $A \rightrightarrows \leftrightsquigarrow B$, da $h_1 < 0$ und $h_{N-1} > 0$, und weil die Fixierungswahrscheinlichkeiten durch $\rho_A = 0.15714 < \frac{1}{N}$ und $\rho_B = 0.268136 > \frac{1}{N}$ gegeben sind. Die Übergangsmatrix U ist daher gegeben durch

$$U = \begin{array}{c|cc} & A & B \\ \hline A & 0.731864 & 0.268136 \\ B & 0.15714 & 0.84286 \end{array}$$

Der stationäre Vektor ergibt hier (0.369501, 0.630499), also mit einer stationären Verteilung von 0.630499 einen eindeutigen Vorteil für Strategie B .

- (5) Die Selektion bevorzugt Bistabilität: $A \leftrightsquigarrow \rightrightarrows B$

BEISPIEL 14.

$$P = \begin{array}{c} A \quad B \\ \begin{array}{cc} A & B \\ B & \end{array} \end{array} \begin{pmatrix} 3 & 12 \\ 14 & 4 \end{pmatrix}$$

Wegen $h_1 > 0$ und $h_{N-1} < 0$ und $\rho_A = 0.254415 > \frac{1}{N}$ und $\rho_B = 0.331507 > \frac{1}{N}$ handelt es sich hier für $N = 4$ und $s = 0.1$ um den Fall $A \leftrightsquigarrow \rightrightarrows B$ Mit der Übergangsmatrix U

$$U = \begin{array}{c|cc} & A & B \\ \hline A & 0.668493 & 0.331507 \\ B & 0.254415 & 0.745585 \end{array}$$

erhält man die stationäre Verteilung (0.434213, 0.565787) für die beiden Strategien. Strategie B ist in diesem Fall also ein wenig vorteilhafter als Strategie A .

Man kann hier sehen, dass immer wenn die oberen Pfeile (Invasionsdynamiken) in die gleiche Richtung gehen, die unteren Pfeile (Fixierungswahrscheinlichkeiten), die gleiche Richtung annehmen müssen. Sind die oberen Pfeile nicht gleich orientiert, können sich für die unteren Pfeile alle Variationsmöglichkeiten ergeben. Es gibt also in endlichen Populationen 5 mögliche Szenarien der Selektionsdynamiken. Wenn

man die Bevölkerungsgröße gegen unendlich gehen lässt, folgen daraus die 3 schon bekannten Szenarien (Polymorphismus, Bistabilität, Dominanz), da die Fixierungswahrscheinlichkeit im Vergleich zur Invasionsdynamik immer mehr an Bedeutung gewinnt.

4. One-third-law

Nowak *et al* [16] formulierten 2004 die one-third-law, welche besagt, dass, falls die beiden Strategien A und B jeweils beste Antworten auf sich selbst sind und die Invasionsbarriere der Strategie A , also das innere Gleichgewicht $x^* = (d - b)/(a - c + d - b)$, kleiner als $1/3$ ist, die Selektion für große N und kleine s das Ersetzen von B durch A bevorzugt.

Wie schon weiter oben erwähnt, ist die Strategie A selektiv vorteilhaft, wenn $\rho_A > 1/N$. Für schwache Selektion (sehr kleines s) kann man diese Fixierungswahrscheinlichkeit folgendermaßen berechnen. Die beiden Fitnessfunktionen der Strategien A und B sind wie oben gegeben durch

$$f_i = 1 - s + sF_i = 1 - s(1 - F_i) \text{ und } g_i = 1 - s + sG_i = 1 - s(1 - G_i) \quad (2.29)$$

Für das Verhältnis dieser Funktionen erhält man, wenn man bedenkt, dass $1/(1-\epsilon) \cong 1 + \epsilon$ und man alle Terme ab s^2 vernachlässigt,

$$\frac{g_i}{f_i} = \frac{1 - s(1 - G_i)}{1 - s(1 - F_i)} \quad (2.30)$$

$$\cong [1 - s(1 - G_i)][1 + s(1 - F_i)] \quad (2.31)$$

$$\cong 1 - s + sG_i + s - sF_i \quad (2.32)$$

$$= 1 + s(\underbrace{G_i - F_i}_{=: \alpha_i}) \quad (2.33)$$

$$= 1 + s\alpha_i. \quad (2.34)$$

Daher ist das Produkt $\frac{g_1}{f_1} \dots \frac{g_k}{f_k}$ gegeben durch

$$\frac{g_1}{f_1} \dots \frac{g_k}{f_k} = (1 + s\alpha_1) \dots (1 + s\alpha_k) \quad (2.35)$$

$$\cong 1 + s(\alpha_1 + \dots + \alpha_k). \quad (2.36)$$

Für die inverse Fixierungswahrscheinlichkeit ergibt sich daher

$$\rho_A^{-1} = 1 + \sum_{k=1}^{N-1} (1 + s(\alpha_1 + \dots + \alpha_k)) \quad (2.37)$$

$$= N + s \underbrace{[\alpha_1 + (\alpha_1 + \alpha_2) + \dots + (\alpha_1 + \dots + \alpha_{N-1})]}_{= \sum_{i=1}^{N-1} (N-i)\alpha_i = (*)} \quad (2.38)$$

Die Auszahlungsdifferenzen α_i kann man umformen zu

$$\alpha_i = G_i - F_i = \frac{1}{N-1} [ci + d(N-i-1) - a(i-1) - b(N-i)] \quad (2.39)$$

$$= \frac{1}{N-1} [i \underbrace{(c-d-a+b)}_{=:A} + \underbrace{dN-d+a-bN}_{=:B}] \quad (2.40)$$

$$= \frac{1}{N-1} [Ai + B]. \quad (2.41)$$

Aus dieser Umformung und da

$$(N-1)(*) = (N-1) \sum_{i=1}^{N-1} (N-i)\alpha_i \quad (2.42)$$

$$= \sum_{i=1}^{N-1} (N-i)(Ai + B) = \sum_{i=1}^{N-1} [NB + i(AN - B) - i^2 A] \quad (2.43)$$

$$= (N-1)NB + (AN - B) \underbrace{\sum_{i=1}^{N-1} i}_{=\frac{(N-1)N}{2}} - A \underbrace{\sum_{i=1}^{N-1} i^2}_{=\frac{(N-1)N(2N-1)}{6}}, \quad (2.44)$$

und man deswegen beide Seiten durch (N-1) kürzen kann, folgt für (*)

$$\sum_{i=1}^{N-1} (N-i)\alpha_i = N[B + \frac{AN}{2} - \frac{B}{2} - \frac{A}{6}(2N-1)] \quad (2.45)$$

$$= N[\frac{B}{2} + \frac{AN}{6} + \frac{A}{6}] \quad (2.46)$$

$$= \frac{N}{6} [3B + AN + A] \quad (2.47)$$

$$= \frac{N}{6} [AN + (3B + A)] \quad (2.48)$$

$$= \frac{N}{6} [N(c-d-a+b) + N(3d-3b) - 3d + 3a + c - d - a + b] \quad (2.49)$$

$$= \frac{N}{6} [N(2d-2b+c-a) + (2a+b+c-4d)] \quad (2.50)$$

Wenn man nun (2.50) in die Formel der Fixierungswahrscheinlichkeit einsetzt und da $1/(1 - \epsilon) \cong 1 + \epsilon$, erhält man für diese

$$\rho_A = \frac{1}{N + \frac{sN}{6}[N(2d - 2b + c - a) + (2a + b + c - 4d)]} \quad (2.51)$$

$$= \frac{1}{N} \frac{1}{1 + \frac{s}{6}[N(2d - 2b + c - a) + (2a + b + c - 4d)]} \quad (2.52)$$

$$= \frac{1}{N} \left(1 - \frac{s}{6}[N(2d - 2b + c - a) + (2a + b + c - 4d)]\right) \quad (2.53)$$

$$= \frac{1}{N} \left(1 + \frac{s}{6}[N(a + 2b - c - 2d) - (2a + b + c - 4d)]\right) \quad (2.54)$$

$$= \frac{1}{N} \left[1 + \frac{s}{6}(N\alpha - \beta)\right], \quad (2.55)$$

wobei

$$\alpha := a + 2b - c - 2d \quad \text{und} \quad \beta := 2a + b + c - 4d \quad (2.56)$$

Daher bevorzugt die Selektion das Ersetzen von A durch B bei gegebenem N und schwacher Selektion (kleines s), wenn:

$$N\alpha > \beta \iff a(N - 2) + b(2N - 1) > c(N + 1) + d(2N - 4) \quad (2.57)$$

Für die kleinstmögliche Bevölkerung $N = 2$ führt dies zu der Ungleichung $b > c$. Wenn man hingegen die Bevölkerungsgröße N gegen unendlich gehen lässt, erhält man aus der Ungleichung (2.57)

$$a + 2b > c + 2d \iff a + d + 3b > c + 3d + b \quad (2.58)$$

$$\iff a - b - c + d > 3d - 3b \quad (2.59)$$

$$\iff a - b - c + d > 3(d - b) \quad (2.60)$$

$$\iff \frac{1}{3} > \frac{d - b}{a - b - c + d} = x^* \quad (2.61)$$

Die Ungleichung (2.58) ist also äquivalent dazu, dass $x^* < 1/3$, wobei x^* das binstabile innere Gleichgewicht aus der deterministischen Replikatorgleichung ist, gegeben durch $x^* = (d - b)/(a - b - c + d)$. Ein einzelner A -Mutant kann sich in einer B -Bevölkerung fixieren, wenn das Attraktionsbassin der Strategie B kleiner als $1/3$ ist. Eine Erklärung, warum diese natürliche Bedingung gilt, wird in Nowak *et al.* [16] nicht gegeben, 3 Jahre später geben Ohtsuki *et al.* [18] zumindest eine intuitive.

Man betrachte den Zustandsraum $X = \{0, \dots, N\}$, nun ist es von Interesse wie lange der Prozess in jedem Zustand j , $1 \leq j \leq N - 1$, verweilt, also wie oft er die einzelnen Zustände j erreicht. Dies wird *Verweilzeit des Prozesses im Zustand j* genannt. Die mittlere Verweilzeit $\bar{t}_{ij}$ beschreibt, ausgehend vom Zustand i , die durchschnittliche Zeit, die der Prozess vor der Fixierung bei N oder 0 im Zustand j verbringt. Mit den Übergangswahrscheinlichkeiten p_{ij} erhält man

$$\bar{t}_{ij} = \sum_{k=0}^N p_{ik} \bar{t}_{kj} + \delta_{ij}, \quad \bar{t}_{0j} = \bar{t}_{Nj} = 0 \quad (2.62)$$

Zunächst betrachtet man den Fall eines neutralen Mutanten, das heißt die Übergangswahrscheinlichkeiten sind gegeben durch

$$\begin{aligned} p_{i,i+1} &= \frac{N-i}{N} \frac{i}{N} \\ p_{i,i-1} &= \frac{i}{N} \frac{N-i}{N} \\ p_{ii} &= 1 - 2 \frac{i}{N} \frac{N-i}{N} \end{aligned} \quad (2.63)$$

Wenn man mit einem einzelnen A -Mutanten startet ($i = 1$), erhält man aus den Gleichungen (2.62) und (2.63) die folgende mittlere Verweilzeit:

$$\bar{t}_{1j} = \frac{N}{j} \quad (2.64)$$

Allerdings gilt für den Prozess im Zustand 1, dass meist ein B -Spieler sowohl zur Reproduktion als auch für den Tod ausgewählt wird, da sich viel mehr B -Spieler als A -Spieler in der Bevölkerung befinden. Diese Ereignisse, wo nur zwei B -Spieler miteinander interagieren, sind aber uninteressant, da sich das Verhältnis von A - zu B -Individuen in der Population nicht ändert. Für diese Berechnung sind daher nur die zwei Fälle von Interesse, bei denen entweder ein A -Spieler zur Reproduktion ausgewählt wird und ein B -Spieler stirbt, oder sich ein B -Individuum fortpflanzt und ein A -Spieler eliminiert wird. Diese zwei Ereignisse haben jeweils die Übergangswahrscheinlichkeiten $p_{i,i-1}$ und $p_{i,i+1}$, eines der beiden tritt daher mit Wahrscheinlichkeit $(p_{i,i-1} + p_{i,i+1})$ auf. Die *effektive Verweilzeit* $\bar{\tau}_{ij}$ im Zustand j , wenn der Prozess in i startet, definiert man daher als

$$\bar{\tau}_{ij} = (p_{j,j+1} + p_{j,j-1}) \bar{t}_{ij} \quad (2.65)$$

Wenn man für die Verweilzeit und die Übergangswahrscheinlichkeiten aus (2.64) und (2.63) einsetzt, folgt daher:

$$\bar{\tau}_{1j} = (p_{j,j+1} + p_{j,j-1}) \bar{t}_{1j} \quad (2.66)$$

$$= 2 \frac{N-j}{N} \frac{j}{N} \cdot \frac{N}{j} \quad (2.67)$$

$$= \frac{2(N-j)}{N} \quad (2.68)$$

Dies ist also die effektive Zeit, die der Prozess im Zustand j verweilt, wenn er mit einem einzigen A -Mutant gestartet hat, bevor er sich in N oder 0 fixiert. Betrachtet man nun die durchschnittliche Anzahl von Spielen, die von den zwei Spielern A und B miteinander gespielt werden, kann man sehen, dass ein A -Spieler ($j-1$) andere A -Spieler und $(N-j)$ B -Spieler treffen kann, wenn der Prozess sich im Zustand j befindet. Ein B -Spieler trifft in diesem Zustand analog $N-j-1$ andere B -Spieler und j A -Spieler. Dies kann man in folgender Matrix ausdrücken:

$$\begin{pmatrix} A \rightarrow A & A \rightarrow B \\ B \rightarrow A & B \rightarrow B \end{pmatrix}_j = \begin{pmatrix} j-1 & N-j \\ j & N-j-1 \end{pmatrix} \quad (2.69)$$

Der Ausdruck $A \rightarrow A$ bedeutet hier, die Anzahl der möglichen Interaktionen zwischen A und A im Zustand j . Die tatsächliche Anzahl der Treffen zwischen den

Spielern, wenn man mit einem einzigen A -Mutant anfängt, ist gegeben durch die gewichtete Summe von (2.69) mittels der effektiven Verweilzeit $\bar{\tau}_{1j}$. Für große N erhält man

$$\sum_{j=1}^{N-1} \bar{\tau}_{1j} \begin{pmatrix} A \rightarrow A & A \rightarrow B \\ B \rightarrow A & B \rightarrow B \end{pmatrix}_j = \sum_{j=1}^{N-1} \frac{2(N-j)}{N} \begin{pmatrix} j-1 & N-j \\ j & N-j-1 \end{pmatrix} \quad (2.70)$$

$$= \sum_{j=1}^{N-1} \begin{pmatrix} 2j-2-\frac{2j^2}{N}+\frac{2j}{N} & 2N-2j-2j+\frac{2j^2}{N} \\ 2j-\frac{2j^2}{N} & 2N-2j-2-2j+\frac{2j^2}{N}+\frac{2j}{N} \end{pmatrix} \quad (2.71)$$

$$= \begin{pmatrix} \sum_{j=1}^{N-1} \left(2j-2-\frac{2j^2}{N}+\frac{2j}{N}\right) & \sum_{j=1}^{N-1} \left(2N-4j+\frac{2j^2}{N}\right) \\ \sum_{j=1}^{N-1} \left(2j-\frac{2j^2}{N}\right) & \sum_{j=1}^{N-1} \left(2N-4j-2+\frac{2j^2}{N}+\frac{2j}{N}\right) \end{pmatrix} \quad (2.72)$$

Da $\sum_{j=1}^{N-1} = \frac{N(N-1)}{2}$ und $\sum_{j=1}^{N-1} j^2 = \frac{1}{6}(N-1)N(2N-1)$ und daher $\sum_{j=1}^{N-1} \frac{2j^2}{N} = \frac{1}{3}(N-1)(2N-1)$ folgt weiter, wenn man $\frac{N-1}{3}$ heraushebt, dass

$$\sum_{j=1}^{N-1} \bar{\tau}_{1j} \begin{pmatrix} A \rightarrow A & A \rightarrow B \\ B \rightarrow A & B \rightarrow B \end{pmatrix}_j = \quad (2.73)$$

$$= \frac{N-1}{3} \begin{pmatrix} 3N-6-(2N-1)+3 & 6N-6N+(2N-1) \\ 3N-(2N-1) & 6N-6N-6+(2N-1)+3 \end{pmatrix} \quad (2.74)$$

$$= \frac{N-1}{3} \begin{pmatrix} N-2 & 2N-1 \\ N+1 & 2N-4 \end{pmatrix} \quad (2.75)$$

Für große N erhält man aus dieser Gleichung folgende Approximation:

$$\frac{N-1}{3} \begin{pmatrix} N-2 & 2N-1 \\ N+1 & 2N-4 \end{pmatrix} \approx \frac{N^2}{3} \begin{pmatrix} 1 & 2 \\ 1 & 2 \end{pmatrix} \quad (2.76)$$

Also trifft jeder Spieler circa zwei Mal so oft auf Spieler der Strategie B als auf Spieler der Strategie A . Bis zur Fixierung einer der beiden Strategien sind also circa $1/3$ der Spielgegner A -Spieler und circa $2/3$ B -Spieler. Daher kann man die durchschnittliche Auszahlung eines A -Spielers angeben als $(a+2b)/3$ und die eines B -Spielers mit $(c+2d)/3$. Wenn die durchschnittliche Auszahlung eines A -Spielers größer sein soll als die eines B -Spielers erhält man folgende Ungleichung

$$\frac{a+2b}{3} > \frac{c+2d}{3} \quad (2.77)$$

und sieht, dass diese äquivalent zu der Ungleichung (2.58) ist, also dass $\rho_A > 1/N$. Diese $1/3$ -Regel ist hier nur für neutrale Mutanten gezeigt, für nicht-neutrale verändern sich die Übergangswahrscheinlichkeiten in der Gleichungen von (2.22). Wenn jedoch die Selektion sehr schwach ist, bleiben f_i und g_i nahe bei 1 und man kann zeigen, dass die effektive Verweilzeit in einer Approximation erster Ordnung nicht beeinflusst wird. Trotzdem gilt, je öfter der Zustand j besucht wird, desto wichtiger wird der Fitnessunterschied der beiden Strategien A und B . Aber auch, wenn hier die one-third-law nur für große N und schwache (bzw. keine) Selektion hergeleitet werden konnte, bietet dieser Herleitung doch eine gute intuitive Erklärung für dieses Konzept.

5. Fixierungszeiten

In ihrer Arbeit aus dem Jahr 2006 zeigten Taylor *et al.* [21] eine erstaunliche Eigenschaft der Fixierungszeit eines einzelnen Mutanten. Für den Fall eines frequenz-abhängigen Moran-Prozesses braucht ein einzelner A -Mutant in einer Population von B -Spielern nämlich genauso lang um sich zu fixieren, wie ein B -Spieler in einer reinen A -Population. Dabei ist es egal, welche der beiden Strategien bezüglich der Selektion vorteilhaft ist und welche Stärke die Selektion besitzt. Falls die Fixierung eintritt, dauert diese im Mittel für beide Strategien gleich lang. Und nicht nur der Erwartungswert der Fixierungszeit ist gleich groß, dasselbe gilt für die Varianz und alle höheren Momente.

DEFINITION 18. Die bedingten Fixierungszeiten t_i^N und t_i^0 sind jene Zeiten, die der Prozess benötigt, um ausgehend vom Zustand i den Fixierungszustand N oder 0 zu erreichen. Die unbedingte Fixierungszeit t_i beschreibt die Zeit, die der Prozess braucht, um in einem der beiden Fixierungszuständen, egal welchem, zu landen.

PROPOSITION 2.5 (vgl. [21] Proposition 1). *Die bedingte mittlere Fixierungszeit t_1^N eines einzelnen A -Mutanten ist die selbe, wie die bedingte mittlere Fixierungszeit t_{N-1}^0 eines einzelnen B -Mutanten.*

Antal *et al.* zeigen in ihrer Arbeit (siehe [2], Abschnitt 3) durch explizite Berechnung der beiden Fixierungszeiten ebenfalls, dass diese für beide eindringenden Mutanten gleich ist, unabhängig davon, welche Strategie die vorteilhafte ist. In Simulationen zeigen sie aber, dass diese bemerkenswerte Eigenschaft nicht bestehen bleibt, wenn die Anzahl der Eindringlinge größer als 1 ist. Es gilt also, dass die Fixierungszeit von i A -Mutanten nicht gleich der Fixierungszeit von i B -Mutanten ist, wenn $i > 1$.

KAPITEL 3

Paarweiser Vergleich

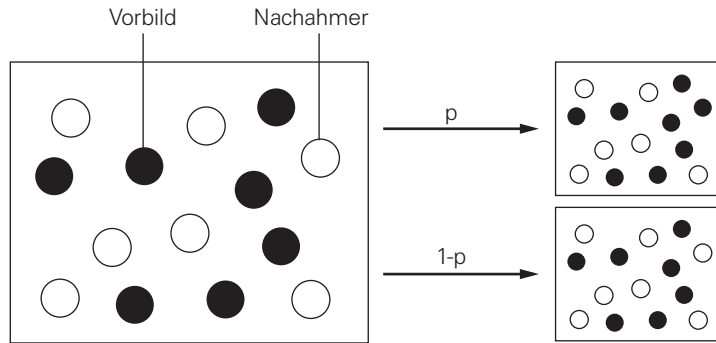


ABBILDUNG 1. Vorbild und Nachahmer

Im letzten Kapitel wurde der Moran-Prozess besprochen, dessen wichtige Eigenschaften, wie die konkrete Berechnung der Fixierungswahrscheinlichkeiten und die one-third-law, nur für kleine Selektion gezeigt werden konnten. In diesem Kapitel wird eine ähnliche Dynamik betrachtet, nämlich jene des *paarweisen Vergleichs*. In dieser Klasse von Dynamiken werden immer zufällig zwei Individuen ausgewählt, wobei eines die Rolle des Vorbilds und eines die des Nachahmers innehat. Abhängig vom Vergleich der verschiedenen Auszahlungen übernimmt der Nachahmer mit Wahrscheinlichkeit p die Strategie des Vorbilds. Wichtig dabei ist zu bemerken, dass der Nachahmer nicht immer zur bessere Strategie wechselt, manchmal entscheidet er sich auch für die schlechtere. Diese evolutionäre Dynamik stimmt für kleine Selektion mit dem Moran-Prozess überein, erlaubt jedoch die Fixierungswahrscheinlichkeit für jede Selektionsintensität zu berechnen. Die Arbeiten von Traulsen *et al.* [23], [25], Altrock & Traulsen [1] und Traulsen & Hauert [22] bilden die Grundlage dieses Kapitels.

1. Das Modell mit Fermi-Verteilung

Da in der Physik stochastische Effekte oft mit effektiver Temperatur beschrieben werden, und sich dies dort als sinnvoll erwiesen hat, bleiben wir auch hier bei dieser Terminologie. Im Gegensatz zum Moran-Prozess wird die Stärke der Selektion nicht durch einen Parameter s , wie in Gleichung (1.42) und (1.43), kontrolliert, sondern durch eine Wahrscheinlichkeitsfunktion p , abhängig von der inversen Temperatur β . Diese Temperatur der Selektion kontrolliert hier die Balance zwischen Selektion und random-drift in endlichen Populationen. Der paarweise Vergleich unter Verwendung

der Fermi-Verteilungsfunktion mit endlicher Temperatur, ist folgendermaßen definiert:

Ebenso wie in den vorher gegangenen Kapiteln sei die Auszahlungsmatrix eines 2×2 -Spiels gegeben durch

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} A & B \end{array} \\ \begin{array}{c} A \\ B \end{array} & \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \end{array} \quad (3.1)$$

Die Payoffs der beiden Strategien A und B sind für i A -Spieler und $N - i$ B -Spieler, wie in der vorangegangenen Dynamik, gegeben durch

$$F_i = \frac{i-1}{N-1}a + \frac{N-i}{N-1}b \quad (3.2)$$

und

$$G_i = \frac{i}{N-1}c + \frac{N-i-1}{N-1}d \quad (3.3)$$

Um im Folgenden die Differenz der beiden Auszahlungen vereinfacht darzustellen sei diese definiert als

$$F_i - G_i = ui + v, \quad (3.4)$$

wobei

$$u = \frac{a + d - (b + c)}{N - 1} \quad (3.5)$$

und

$$v = \frac{N(b - d) - (a - d)}{N - 1} \quad (3.6)$$

Zu jedem Zeitschritt vergleicht ein zufällig ausgewähltes Individuum seine Auszahlung mit der eines ebenfalls zufällig ausgewählten anderen Individuums. Ist die des anderen größer, so wechselt ersteres mit Wahrscheinlichkeit $p_i > 1/2$ seine Strategie, falls sie kleiner ist mit Wahrscheinlichkeit $p_i < 1/2$. Die Anzahl der Individuen einer bestimmten Strategie kann sich also maximal um 1 ändern, wenn die beiden ausgewählten Individuen unterschiedliche Strategien spielen. Die Größe N der Gesamtpopulation bleibt gleich. Daraus ergibt sich ein Markov-Prozess mit endlichem Zustandsraum $X = (1, \dots, N)$ und einer tri-diagonalen Übergangsmatrix. Es handelt sich also wieder um einen Geburts- und Todes-Prozess. Die Wechselwahrscheinlichkeit p_i wird hier mit der Fermi-Funktion gleichgesetzt. Diese lautet:

$$p_i = \frac{1}{1 + e^{-\beta(F_i - G_i)}} \quad (3.7)$$

Dies gibt die Wahrscheinlichkeit an, dass ein A -Spieler einen B -Spieler ersetzt, wobei $\beta \geq 0$ die inverse Temperatur angibt, welche hier die Stärke der Selektion bestimmt. Kleines β , also hohe Temperatur, bedeutet beinahe neutrale Selektion, großes β , also niedrige Temperatur, sehr starke. Die inverse Temperatur β kann hier bis zum Grenzfall $\beta \rightarrow \infty$ laufen, wo die Wahrscheinlichkeit ein weniger fites Individuum zu ersetzen gleich 1 ist. Für $\beta \ll 1$ reduziert sich der Prozess genau auf den im vorigen Kapitel beschriebenen frequenz-abhängigen Moran-Prozess.

Die Übergangswahrscheinlichkeiten, wobei i die Anzahl der A -Spieler in der Population angibt, lauten für so einen paarweisen Vergleich

$$\begin{aligned} p_{i,i-1} &= \frac{i}{N} \frac{N-i}{N} \frac{1}{1 + e^{\beta(F_i - G_i)}} \\ p_{i,i+1} &= \frac{i}{N} \frac{N-i}{N} \frac{1}{1 + e^{-\beta(F_i - G_i)}} \\ p_{i,i} &= 1 - p_{i,i-1} - p_{i,i+1}. \end{aligned} \quad (3.8)$$

Wie immer in evolutionären Dynamiken sind die Fixierungswahrscheinlichkeiten der einzelnen Strategien von großem Interesse. Da es sich auch hier um einen Geburts- und Todesprozess handelt, ist die theoretische Herleitung der Fixierungswahrscheinlichkeit die gleiche wie in Kapitel 1, Abschnitt 3. Daher hängt diese Wahrscheinlichkeit ausschließlich von dem Quotienten $\gamma_i = \frac{p_{i,i-1}}{p_{i,i+1}}$ ab. Für den paarweisen Vergleich ergibt dieser Bruch

$$\gamma_i = \exp[-\beta(F_i - G_i)]. \quad (3.9)$$

Die Wahrscheinlichkeit x_i , also die Wahrscheinlichkeit, dass sich in einer Bevölkerung mit i A -Spielern und $N - i$ B -Spielern die Strategie A durchsetzt, beträgt allgemein

$$x_i = \frac{1 + \sum_{k=1}^{i-1} \prod_{j=1}^k \gamma_k}{1 + \sum_{k=1}^{N-1} \prod_{j=1}^k \gamma_k} \quad (3.10)$$

Hier ist man bezüglich der Stärke der Selektion nicht nur auf das Intervall $[0, 1]$ angewiesen, sondern kann β beliebig wählen. Im folgenden Beispiel wird die Fixierungswahrscheinlichkeit $\rho_A = x_1$ für verschiedene inverse Temperaturwerte β berechnet.

BEISPIEL 15. Für die Auszahlungsmatrix

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} A & B \end{array} \\ \begin{array}{c} A \\ B \end{array} & \begin{pmatrix} 11 & 2 \\ 10 & -2 \end{pmatrix} \end{array}$$

ergeben sich folgende Fixierungswahrscheinlichkeiten für die Werte β (vgl. auch Abb. 2)

β	$\Rightarrow$	ρ_A
0.1	$\Rightarrow$	0.316935
0.2	$\Rightarrow$	0.537196
0.5	$\Rightarrow$	0.855837
0.9	$\Rightarrow$	0.9695
1	$\Rightarrow$	0.979311
1.5	$\Rightarrow$	0.997027
2	$\Rightarrow$	0.999572
3	$\Rightarrow$	0.999991
≥ 4	$\Rightarrow$	~ 1

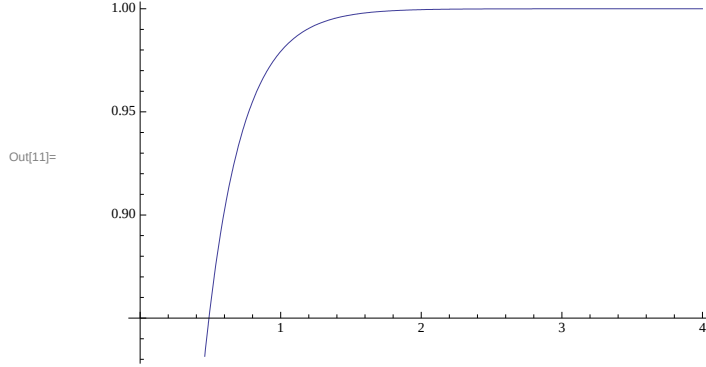


ABBILDUNG 2. Fixierungswahrscheinlichkeiten für β -Werte von 0 bis 4

Wenn man in die Gleichung (3.10) für γ_k das Ergebnis aus Gleichung (3.9) einsetzt und mittels (3.4) vereinfacht, erhält man folgende Wahrscheinlichkeit

$$x_i = \frac{1 + \sum_{k=1}^{i-1} \exp[-\beta k(k+1)\frac{u}{2} - \beta kv]}{1 + \sum_{k=1}^{N-1} \exp[-\beta k(k+1)\frac{u}{2} - \beta kv]}. \quad (3.11)$$

Traulsen *et al.* [23] zeigten in ihrer Arbeit 2006, dass diese Summen als numerische Approximationen des Integrals $\int_{-1/2}^{k-1/2} \prod_{j=1}^i \gamma_j di$ interpretiert werden können. Das Ersetzen der Summen durch diese Integrale führt zu folgendem einfachen Ausdruck

$$x_i = \frac{\text{erf}[\xi_i] - \text{erf}[\xi_0]}{\text{erf}[\xi_N] - \text{erf}[\xi_0]}, \quad (3.12)$$

wobei $\xi_k = \sqrt{(\beta(N-1)/2u(k\frac{u}{2} + \frac{v}{2})}$ und $\text{erf}(x) = (2/\sqrt{\pi}) \int_0^x e^{-y^2} dy$ die Fehlerfunktion darstellt. Für den Fall $u = 0$, also für den Fall dass die Payoff-Differenz unabhängig ist von der Anzahl der A - und B -Spieler, folgt aus Gleichung (3.11),

dass

$$x_i = \frac{1 + \sum_{k=1}^{i-1} e^{-\beta kv}}{1 + \sum_{k=1}^{N-1} e^{-\beta kv}} \quad (3.13)$$

$$= \frac{1 - \frac{e^{-\beta vi}(e^{bv} - e^{\beta vi})}{-1 + e^{\beta v}}}{1 - \frac{e^{-\beta vN}(e^{\beta v} - e^{\beta vN})}{-1 + e^{\beta v}}} \quad (3.14)$$

$$= \frac{e^{\beta(-i+N)v}(-1 + e^{\beta vi})}{-1 + e^{\beta vN}} \quad (3.15)$$

$$= \frac{e^{-\beta vi}(-1 + e^{\beta vi})}{e^{-\beta vN}(-1 + e^{\beta vN})} \quad (3.16)$$

$$= \frac{1 - e^{-\beta vi}}{1 - e^{-\beta vN}}. \quad (3.17)$$

Dies gilt für alle Auszahlungsmatrizen, bei denen $a - c = b - d$ gilt. Diese Bedingung ist durch Nowak & Sigmund auch unter dem Namen *equal gains from switching* bekannt geworden. Gleichung (3.17) stellt die Fixierungswahrscheinlichkeit von i Individuen mit der fixen relativen Fitness $r = e^{\beta v}$ dar (vgl. Kapitel 2, Abschnitt 2). Da die Payoff-Differenz konstant ist, beschreibt dieser paarweise Vergleich eine frequenz-unabhängige Selektion.

Der große Vorteil der Verwendung von Gleichung (3.12) im Gegensatz zu Gleichung (3.10) in diesem Zusammenhang ist, dass man bei zweiterer die Fixierungswahrscheinlichkeit auch für sehr starke Selektion ($\beta \gg 1$) approximieren kann. Für $\beta \rightarrow \infty$ und $u = 0$ erhält man im Falle eines vorteilhaften Mutanten ($v > 0$) die Fixierungswahrscheinlichkeit $x_i = 1 - \delta_{i0}$ und für die eines nachteiligen Mutanten ($v < 0$) erhält man $x_i = \delta_{iN}$. Da die Gleichungen (3.12) und (3.17) Näherungen der Fixierungswahrscheinlichkeit (3.10) sind, mit einem Fehler der Größe N^{-2} , kann man wegen der Nichtlinearität der Fermi-Funktion auch für beliebig große β explizite Werte berechnen.

2. Fixierungszeiten

Wie schon im Kapitel 2 beschrieben, endet jeder evolutionäre Prozess in endlichen Populationen in einem der beiden Fixierungszustände, in dem nur noch Spieler der gleichen Strategien auftreten. Die durchschnittliche Zeit, die der Prozess braucht, um Fixierung einer Strategie zu erlangen, wird Fixierungszeit genannt. Diese Zeit t_i misst wie lang sich der Prozess in den transienten Zuständen $1, \dots, N-1$ aufhält bevor er sich in $i = 0$ oder $i = N$ fixiert. Bestimmt ist diese Zeit durch

$$t_i = 1 + p_{i,i+1}t_{i+1} + (1 - p_{i,i-1} - p_{i,i+1})t_i + p_{i,i-1}t_{i-1} \quad (3.18)$$

Wie schon im Kapitel 2, Abschnitt 5 definiert, gibt es drei verschiedene Arten von Fixierungszeiten. Zwei davon sind bedingte Fixierungszeiten. Die eine beschreibt die Zeit, die der Prozess benötigt um den Zustand N zu erreichen, die andere die Zeitdauer bis zum Zustand 0 . Die unbedingte Fixierungszeit misst die Dauer bis einer der beiden Fixierungszustände, egal welcher, erreicht wird. Die Symmetrie der

bedingten Fixierungszeiten gelten hier ebenso wie beim Moran-Prozess. In Traulsen *et al.* [25] wird gezeigt, dass die bedingte Fixierungszeit t_i^0 , also die Zeit bis zum Fixierungszustand 0 ausgehend vom Zustand i , sich für wachsendes i verlängert. Wenn der Prozess in 0 startet, dann ist $t_0^0 = 0$, und für jede weitere Entfernung des Anfangszustandes von 0 wächst die Fixierungszeit, da bevor der Zustand 0 erreicht werden kann, jeder Zustand zwischen i und 0 angenommen wird. Analog wächst die bedingte Fixierungszeit t_i^N für sinkendes i .

KAPITEL 4

Wright-Fisher-Prozess

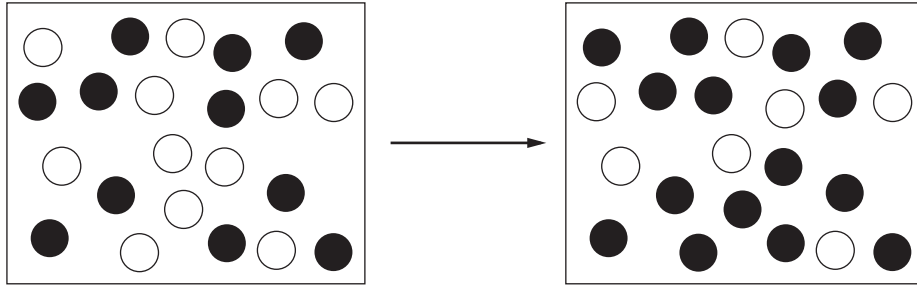


ABBILDUNG 1. Synchrone Fortpflanzung

Die vorher beschriebenen Prozesse beschreiben eine Bevölkerung mit überlappenden Generationen. Das heißt ein einziges Individuum wird pro Zeitschritt ausgewählt, um sich fortzupflanzen und ein zufällig gewähltes anderes zu ersetzen. Im Gegensatz dazu beschreibt der Wright-Fisher-Prozess eine Population mit diskreten Generationen (Imhof & Nowak [11]). Alle Individuen der Bevölkerung pflanzen sich gleichzeitig fort und aus diesem Pool von Nachkommen wird die neue Population gebildet. Auch wenn in der Natur sowohl die synchrone (z.B. Wright-Fisher-Prozess) als auch die asynchrone Fortpflanzung (z.B. Moran-Prozess) vorkommen, so ist gerade in der Populationsgenetik erstere häufiger anzutreffen. Die Analyse dieses Prozess stellt sich aber als schwieriger dar. Denn der Moran-Prozess ist als Geburts- und Todesprozess vergleichsweise einfach und führt zu expliziten Lösungen für die Fixierungswahrscheinlichkeiten. Beim Wright-Fisher-Prozess handelt es sich jedoch um eine allgemeinere Markov-Kette, bei der beinahe alle Übergangswahrscheinlichkeiten strikt größer 0 sind. Daher erlaubt der Prozess keine ähnlich einfachen Ergebnisse. Gewisse Gemeinsamkeiten, aber auch Unterschiede, der zwei Prozesse lassen sich trotzdem zur Analyse nutzen und schlussendlich erhält man die gleiche *one-third-law*, wie für Moran-Prozesse.

1. Das frequenz-abhängige Wright-Fisher-Modell

Um also einen Wright-Fisher-Prozess mit frequenz-abhängiger Fitness zu definieren, betrachte man eine endliche Population der Größe N . Jedes Individuum spielt entweder A oder B . Es sei i die Anzahl der A -Spieler und daher die der B -Spieler $N - i$. Wie in Kapitel 2 erhält man für die Fitness der beiden Strategien:

$$f_i = 1 - s + s \frac{a(i - 1) + b(N - 1)}{N - 1}$$

und

$$g_i = 1 - s + s \frac{ci + d(N - i - 1)}{N - 1}$$

mit $s \in [0, 1]$. Angenommen alle Auszahlungen (a, b, c, d) sind strikt positiv, und zu jedem Zeitschritt reproduzieren sich alle Individuen und aus diesem Pool aus Nachkommen werden wieder N für die nächste Generation ausgewählt. Jedes Individuum hat also die Möglichkeit ein A - oder ein B -Spieler zu sein. Daher ist dann die Zusammenstellung der nächsten Generation durch N unabhängige binomialverteilte Zufallsvariablen bestimmt. Sei $X(n)$ die Zahl der A -Spieler in der n ten Generation. Dann ist $X(n)$ eine Markov-Kette in diskreter Zeit mit Zustandsraum $X = \{0, \dots, N\}$ und Übergangswahrscheinlichkeiten

$$p_{ij} = \binom{N}{j} \left(\frac{if_i}{if_i + (N - i)g_i} \right)^j \left(\frac{(N - i)g_i}{if_i + (N - i)g_i} \right)^{N-j} \quad (4.1)$$

Wobei $if_i/(if_i + (N - i)g_i)$ die Wahrscheinlichkeit angibt einen A -Spieler zu erzeugen und $(N - i)g_i/(if_i + (N - i)g_i)$ jene für einen B -Spieler. Wie schon definiert, gibt x_i die Wahrscheinlichkeit an, dass der Prozess, beginnend mit $X(0) = i$, anfangs also i Individuen mit Strategie A und $N - i$ der Strategie B , im Zustand N landet. Die x_i sind die eindeutigen Lösungen der linearen Gleichung

$$x_i - \sum_{j=1}^{N-1} p_{ij}x_j = p_{iN}, \quad i = 1, \dots, N - 1. \quad (4.2)$$

Ebenso wie Nowak *et al.* [20] (siehe Kapitel 2) stellen auch Imhof & Nowak [11] in ihrer Arbeit einen Zusammenhang zwischen den Fixierungswahrscheinlichkeiten ρ_A, ρ_B und der Invasionsdynamik h_i , siehe Gleichung (2.24), her. Folgendes Theorem entspricht dem Theorem 2.2 aus Kapitel 2.

THEOREM 4.1 ([11], Theorem 1.). *Sei $s \in [0, 1]$ und $N \geq 2$, dann gilt:*

- a) *Wenn $h_1 \geq 0$ und $h_{N-1} \geq 0$, wobei zumindest eine Ungleichung strikt sein muss, dann folgt daraus, dass $x_k > \frac{k}{N}$ für alle $k = 1, \dots, N - 1$, im Speziellen gilt $\rho_A > \frac{1}{N}$ und $\rho_B < \frac{1}{N}$.*
- b) *Wenn $h_1 \leq 0$ und $h_{N-1} \leq 0$, wobei zumindest eine Ungleichung strikt sein muss, dann folgt daraus, dass $x_k < \frac{k}{N}$ für alle $k = 1, \dots, N - 1$, im Speziellen gilt $\rho_A < \frac{1}{N}$ und $\rho_B > \frac{1}{N}$.*

Dieses Theorem führt also zu den Selektionsszenarien (1) $A \Leftarrow \Leftarrow B$ und (2) $A \Rightarrow \Rightarrow B$ aus Kapitel 2, Abschnitt 3. Um im Beweis die Abhängigkeit der Fixierungswahrscheinlichkeit von der Selektionsstärke s zu unterstreichen, schreibt man hier $x_i = x_i(s)$. Wenn $s = 0$, handelt es sich um den neutralen Fall und daher ist $x_i(s) = i/N$.

BEWEIS. Man betrachte das Vorzeichen der Differenzen

$$\delta_i = x_i(s) - x_i(0) \quad (4.3)$$

$$= x_i(s) - \frac{i}{N}, \text{ für } i = 1, \dots, N-1 \quad (4.4)$$

$$= \sum_{j=1}^{N-1} p_{ij} x_j(s) + p_{iN} - \frac{i}{N}, \text{ wegen (4.2)} \quad (4.5)$$

$$= \sum_{j=1}^N p_{ij} x_j(s) - \frac{i}{N} \quad (4.6)$$

Aus (4.2) folgt weiters, dass

$$\delta_i - \sum_{j=1}^{N-1} p_{ij} \delta_j = \sum_{j=1}^N p_{ij} x_j(s) - \frac{i}{N} - \sum_{j=1}^{N-1} p_{ij} \left(x_j(s) - \frac{j}{N} \right) \quad (4.7)$$

$$= p_{iN} - \frac{i}{N} + \sum_{j=0}^{N-1} p_{ij} \frac{j}{N} \quad (4.8)$$

$$= -\frac{i}{N} + \sum_{j=0}^N p_{ij} \frac{j}{N} \quad (4.9)$$

$$= -\frac{i}{N} + \frac{if_i}{if_i + (N-i)g_i} \quad (4.10)$$

$$= \frac{-i(if_i + (N-i)g_i) + Nif_i}{N(if_i + (N-i)g_i)} \quad (4.11)$$

$$= \frac{i(N-i)(f_i - g_i)}{N(if_i + (N-i)g_i)}. \quad (4.12)$$

Jeder Eintrag der Matrix $\tilde{P} = (p_{ij})_{i,j=1}^{N-1}$ ist positiv und da die Zeilensumme von $\tilde{P}$ strikt kleiner als 1 ist, folgt das auch für den Spektralradius der Matrix. Falls $h_1 \geq 0$ und $h_{N-1} \geq 0$, wobei zumindest eine der beiden Ungleichungen strikt ist, dann ist der Ausdruck (4.12) nicht negativ und verschwindet auch nicht für $i = 1$ und $i = N-1$ gleichzeitig. Daher ist, dem Theorem 2.1 in Seneta (1981) [19] folgend, $\delta_i > 0$ für alle i . Womit a) gezeigt ist, b) folgt analog. $\square$

Daher folgt ein dem Theorem 2.1 äquivalentes Korollar auch für den Wright-Fisher-Prozess.

KOROLLAR 4.2 ([11], Corollary 1.). *Sei $c < b$. Dann gibt es eine Zahl $N_0 \geq 2$, sodass, wenn $N \leq N_0$, die Strategie A von der Selektion bevorzugt wird, also $x_i(s) > \frac{i}{N}$, für $i = 1, \dots, N$.*

Auch die Theoreme 2.3 und 2.4 können äquivalent für den Wright-Fisher-Prozess formuliert werden. Es gilt also ebenfalls, dass falls $\rho_A < 1/N$ und $\rho_B < 1/N$ gilt, $h_1 < 0$ und $h_{N-1} > 0$ ist. Analog für umgedrehte Ungleichungszeichen. Daher können auch die gleichen 5 Selektionsszenarien (siehe Kapitel 2, Abschnitt 3) wie für den Moran-Prozess angenommen werden.

2. One-third-law unter schwacher Selektion

Für Spiele unter schwacher Selektion mit zwei strikten Nash-Gleichgewichten und in großen aber endlichen Populationen, kann man den Wright-Fisher-Prozess überraschend einfach analysieren. (siehe [11], Abschnitt 3). Die Invasionsbarriere $x^* = (d - b)/(a - b - c + d)$ in unendlichen Bevölkerungen kann, wie beim Moran-Prozess, zur Analyse herangezogen werden. Falls nämlich $x^* < 1/3$, bevorzugt die Selektion Strategie A , im Fall von $x^* > 2/3$ wird B bevorzugt. Liegt x^* dazwischen, so widersetzt sich die Selektion einem Wechsel. Dies gilt auch, wenn nicht nur ein Mutant eindringt sondern eine ganze Gruppe, vorausgesetzt die ursprüngliche Bevölkerung ist groß genug im Vergleich zu den Eindringlingen. Das kann man in dem folgenden Theorem zusammenfassen, wobei definiert wird: $\rho_A(i) = x_i$ und $\rho_B(i) = 1 - x_{N-i}$

THEOREM 4.3 ([11], Theorem 4). *Angenommen $a > c$ und $d > b$. Sei i_0 eine fixe Gruppengröße der Strategie A , dann existiert ein $N_0 \geq 2$, sodass für jede Populationsgröße $N \geq N_0$ und ausreichende kleine Selektion, $0 < s \leq s_0(N)$ die folgenden Ungleichungen gelten.*

a) *Wenn $x^* < \frac{1}{3}$, dann gilt*

$$\rho_B(i) < \frac{i}{N} < \rho_A(i), \quad i = 1, \dots, N - 1$$

b) *Wenn $\frac{1}{3} < x^* < \frac{1}{2}$, dann gilt*

$$\rho_B(i) < \rho_A(i) < \frac{i}{N}, \quad i = 1, \dots, i_0$$

c) *Wenn $\frac{1}{2} < x^* < \frac{2}{3}$, dann gilt*

$$\rho_A(i) < \rho_B(i) < \frac{i}{N}, \quad i = 1, \dots, i_0$$

d) *Wenn $\frac{2}{3} < x^*$, dann gilt*

$$\rho_A(i) < \frac{i}{N} < \rho_B(i), \quad i = 1, \dots, N - 1$$

Ein äquivalentes Theorem gilt auch für den Fall, dass $a < c$ und $d < b$ (siehe [11], Theorem 5). Ohtsuki *et al.* [18] liefern in ihrer Arbeit, ebenso wie für den Moran-Prozess, auch für den Wright-Fisher-Prozess eine intuitive Erklärung der one-third-law über die effektive Verweilzeit (siehe [18], Appendix A). Für diese erhält man

$$\bar{\tau}_{1j} \approx \frac{2}{N} \frac{2j(N-j)}{N} = \frac{4(N-2)}{N} \quad (4.13)$$

Wobei hier die Verweilzeit keine Generationen sondern Schritte angibt. Dies wird deswegen so gehandhabt, da sonst kein fairer Vergleich mit dem Moran-Prozess möglich wäre. Deswegen teilt man jede Generation eines Wright-Fisher-Prozesses in N Schritte, welche, im Gegensatz zum Moran-Prozess, eigentlich alle gleichzeitig stattfinden.

Man sieht, dass die Gleichung (4.13) bis auf den Faktor 2 der Gleichung (2.66) entspricht. Daher kann man die gleichen Argumente wie für den Moran-Prozess ableiten und erhält die selbe Erklärung für die one-third-law.

3. Fixierungszeiten

In ihren numerischen Simulationen zeigen Taylor *et al.* [21], dass die bedingten Fixierungszeiten, im Gegensatz zum Moran-Prozess, im Allgemeinen für einzelne Mutanten verschiedener Strategien nicht gleich sind. Für sehr schwache Selektion stimmen sie allerdings wieder überein.

KAPITEL 5

Best-Reply-Dynamiken

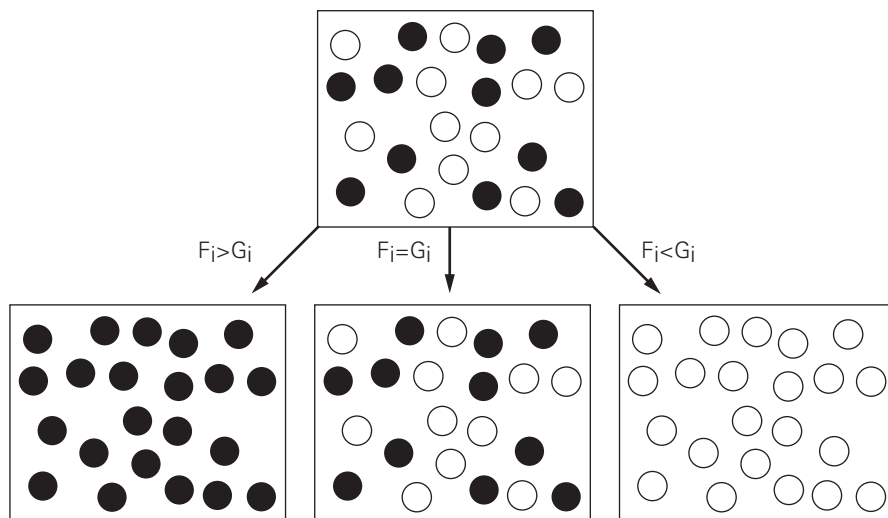


ABBILDUNG 1. Best-Reply-Dynamik

Die Arbeit von Kandori, Mailath und Rob aus dem Jahr 1993 [12] bildete die Grundlage in der Erforschung, wann und wie sich bestimmte Strategien in endlichen Bevölkerungen durchsetzen. Diese Arbeit bildet neben dem Kapitel 5.3 des Buches *The Theory of Learning in Games* von D. Fudenberg & D. Levine [13] die Grundlage dieses Kapitels.

Kandori *et al.* überlegen in dieser Arbeit woher Spieler überhaupt wissen, welches Nash-Gleichgewicht gespielt werden sollte, falls es mehrere gibt und wie der Spieler diese überhaupt berechnen kann. Im Gegensatz zu vielen Arbeiten davor, gehen Kandori *et al.* nämlich nicht davon aus, dass der Spieler so viel Wissen besitzt beziehungsweise so rational handelt, um so das Nash-Gleichgewicht eines Spiels exakt berechnen zu können. Vielmehr lernen ihre Spieler durch Versuch und Irrtum. Die drei folgenden Hypothesen bilden die Basis ihrer Analyse:

- (i) Die *Inertia-Hypothese*: Die Spieler müssen nicht sofort auf ihre Umwelt reagieren.
- (ii) Die *Myopie-Hypothese*: Jeder Spieler reagiert kurzsichtig auf seine Umwelt.
- (iii) Die *Mutations-Hypothese*: Mit einer kleinen Wahrscheinlichkeit, kann jeder Spieler seine Strategie ändern.

Das Verhalten dieser Spieler wird als begrenzt rationales Verhalten bezeichnet. Diese

Hypothesen können zum Beispiel durch die Annahme erklärt werden, dass die zu wählenden Strategien so kompliziert sind, dass ein Spieler gar nicht in der Lage ist, komplette Kenntnis darüber zu erlangen, wie die Payoffs von den einzelnen Strategien beeinflusst werden. Daher können die Spieler gar nicht sofort auf ihre Umwelt reagieren, oder lange vordenenken. Abgesehen davon ist das Wechseln der Strategie meist mit Mühen (bzw. Kosten) verbunden, so dass es sich ein Spieler zweimal überlegt, ob er seine Strategie wirklich wechseln soll. Er wird also nicht unmittelbar auf seine Umwelt reagieren (Inertia-Hypothese). Wenn man dann aber, aufgrund der Inertia-Hypothese, davon ausgeht, dass die Mehrheit der Bevölkerung ihre Strategie nicht ändern wird, erklärt dies die Myopie-Hypothese. Denn der Spieler weiß, dass nur ein kleiner Teil der Population in einem Zeitschritt sein Verhalten ändert, darum werden Strategien, die heute erfolgreich waren, dies auch morgen sein und er muss nicht langfristig weiterplanen. Da die reale Welt ein ziemlich kompliziertes Objekt darstellt und einzelne Spieler ihre beste Strategie nicht genau berechnen können, kann man die Myopie-Hypothese auch insofern als Lernaspekt interpretieren, als die Spieler ihre Umgebung beobachten und erfolgreiche Strategien übernehmen. Aus der Myopie-Hypothese folgt, dass die Spieler jedes Spiel so spielen, als ob es ihr letztes wäre und die langfristigen Konsequenzen nicht in Betracht ziehen. Die Mutations-Hypothese kann als das mögliche Verlassen des Spieles durch einen Spieler und ersetzt Werden durch einen neuen, oder aber als unabsichtlicher Fehler des Spielers in der Strategiewahl interpretiert werden.

1. Das Modell

Das Modell von Kandori *et al.* [12] behandelt eine endliche Menge von Spielern, die wiederholt ein symmetrisches 2×2 -Spiel spielt. Die Anzahl der Spieler sei N . Die Auszahlungsmatrix dieses Spiels sieht folgendermaßen aus:

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} A & B \end{array} \\ \begin{array}{c} A \\ B \end{array} & \begin{pmatrix} a & b \\ c & d \end{pmatrix} \end{array} \quad (5.1)$$

Wobei $S = (A, B)$ die Menge der reinen Strategien ist, und $a, b, c, d \in \mathbb{R}$. Wie schon in Kapitel 1 erwähnt gibt es drei interessante Arten von 2×2 -Spielen: Spiele mit einer dominanten Strategie ($(a - c)(d - b) < 0$), Koordinationsspiele ($a > c, d > b$) und Spiele mit einem eindeutigen inneren Gleichgewicht ($a < c, d < b$). Angenommen die Zeitpunkte der Aktionen sind diskret, ($t = 1, 2, \dots$), dann wählt jeder Spieler zum Zeitpunkt t eine reine Strategie für die folgende Periode. Weiters sei die Anzahl der A -Spieler zum Zeitpunkt t durch i (genauer $i(t)$) gegeben. Diese i definieren die Zustände des dynamischen Systems mit dem Zustandsraum $X(t) = \{0, 1, 2, \dots, N\}$. Sei F_i , aus der selben Begründung wie in den vorhergehenden Kapiteln, die durchschnittliche Auszahlung eines A -Spielers, G_i , die eines B -Spielers, gegeben durch

$$F_i = \frac{i-1}{N-1}a + \frac{N-i}{N-1}b \quad (5.2)$$

und

$$G_i = \frac{i}{N-1}c + \frac{N-i-1}{N-1}d. \quad (5.3)$$

Die Strategien der Spieler können innerhalb einer Periode (Generation) nicht geändert werden. Man nehme an, bessere Strategien, das heißt Strategien mit einem höheren Payoff, treten in der nächsten Generation häufiger auf, als schlechtere. Dies kann man durch nachstehende deterministische Dynamik ausdrücken.

$$i(t+1) = b[i(t)] \quad (5.4)$$

Diese erfüllt die folgende Darwinsche Eigenschaft

$$\text{sign}(b(i) - i) = \text{sign}(F_i - G_i) \text{ für } i \neq 0, N \quad (5.5)$$

Die Gleichung (5.5) ist eine sehr schwache Voraussetzung und beinahe jede sinnvolle Dynamik erfüllt sie. Die deterministische Dynamik, die in diesem Kapitel besprochen wird, ist die Best-Reply-Dynamik, hier mit BR bezeichnet. Sie ist gegeben durch die Eigenschaft:

$$BR(i) = \begin{cases} N, & \text{wenn } F_i > G_i \\ i, & \text{wenn } F_i = G_i \\ 0, & \text{wenn } F_i < G_i \end{cases} \quad (5.6)$$

Die Individuen fixieren sich mit dieser Dynamik also sehr schnell, meist innerhalb eines Zeitschrittes, da je nachdem für welche Strategie die Auszahlung größer ist, in der nächsten Generation alle die erfolgreichere Strategie spielen werden. Auch wenn in diesem Kapitel viele Eigenschaften und Erkenntnisse allgemein für die Dynamik $b(\cdot)$ gezeigt werden, gelten diese auch für die speziellere Best-Reply-Dynamik $BR(\cdot)$. Angenommen in jedem Zeitschritt kann sich die Strategie jedes Spieler mit Wahrscheinlichkeit u ändern, also mutieren. Dies führt die deterministische Gleichung (5.4) in die nicht-lineare stochastischen Differenzengleichung

$$i(t+1) = b[i(t)] + z(t) - y(t) \quad (5.7)$$

über. Der Wert $z(t)$ gibt dabei den Anteil der B -Spieler an, die zu A -Spielern mutiert sind, und $y(t)$ den Anteil der von A zu B Mutierten. Diese Werte sind binomialverteilt, mit

$$z(t) \sim \text{Bin}(N - b[i(t)], u) \text{ und } y(t) \sim \text{Bin}(b[i(t)], u). \quad (5.8)$$

Das dynamische System (5.7) definiert eine Markovkette mit dem Zustandsraum X und den Übergangswahrscheinlichkeiten

$$p_{ij} = P(i(t+1) = j | i(t) = i). \quad (5.9)$$

Wegen der Mutationsrate u , sind alle Einträge der Übergangsmatrix $P = (p_{ij})$ positiv und es gibt daher eine eindeutige stationäre Verteilung $\mu = (\mu_0, \mu_1, \dots, \mu_N) \in \Delta_N$, für die

$$\mu P = \mu \quad (5.10)$$

gilt. Diese kann als der Anteil der Zeit interpretiert werden, die der Prozess in jedem Zustand verbringt. Zusätzlich zu der angenehmen Eigenschaft der Existenz eines stationären Vektors, gilt für diesen Markovprozess auch Stabilität, also

$$\lim_{t \rightarrow \infty} q P^t = \mu \quad \forall q \in \Delta_N, \quad (5.11)$$

und außerdem Ergodizität, wofür gelten muss, dass für alle Anfangszustände $i(0)$,

$$T^{-1} \sum_{t=1}^T X_k[i(t)] \rightarrow \mu_k \quad \text{wenn } T \rightarrow \infty, \quad (5.12)$$

wobei

$$X_k[i(t)] = \begin{cases} 1, & \text{wenn } i(t) = k \\ 0, & \text{anderenfalls} \end{cases}$$

Wichtig für die Analyse eines jeden Modells ist es ein brauchbares Langzeitverhalten des Prozesses zu finden. Dies ist hier, dank der vorigen Eigenschaften, gut untersuchbar. Unter der Annahme einer sehr kleinen Mutationswahrscheinlichkeit u definiert man die Grenzverteilung folgendermaßen.

DEFINITION 19 ([12], Definition 1). Die Grenzverteilung μ^* ist definiert durch

$$\mu^* = \lim_{u \rightarrow 0} \mu(u), \quad \text{wenn dieser Limes existiert.}$$

Die Existenz und die Eindeutigkeit dieser Grenzverteilung wird später gezeigt. Man nennt eine Strategie $i \in X$ ein Langzeitequilibrium, falls die Grenzverteilung bei i eine positive Wahrscheinlichkeit aufweist. Der Träger der Wahrscheinlichkeitsverteilung $q \in \Delta_N$ ist $C(q) = \{i \in X | q_i > 0\}$.

DEFINITION 20 ([12], Definition 2). Die Menge der Langzeitgleichgewichte ist $C(\mu^*)$.

2. Analyse des Modells

Im Prinzip könnte man sich die Grenzverteilung explizit berechnen, indem man die Gleichung $\mu P = \mu$ für jedes u einzeln löst. Diese Methode ist jedoch eher kompliziert. Deswegen geht man den Weg über gerichtete Graphen, beziehungsweise Bäume. Ein i -Baum h auf der endlichen Menge X ist eine Ansammlung von Pfeilen ($j \rightarrow k$) zwischen Elementen von X , so dass jedes Element aus $X \setminus \{i\}$ der Anfangspunkt von genau einem Pfeil ist. Die Menge aller i -Bäume sei H_i . Außerdem gibt es von jedem $X \setminus \{i\}$ beginnend, eine Folge von Pfeilen, die zu i führt. Man sagt k ist ein unmittelbarer Nachfolger von j für den Baum h , wenn $(j \rightarrow k) \in h$. Ein i -Baum ist also ein gerichteter Graph, dessen Elemente alle bis auf i einen eindeutigen Nachfolger haben und in dem es keine geschlossenen Bahnen gibt.

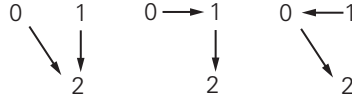


ABBILDUNG 2. Alle 2-Bäume mit $X = \{0, 1, 2\}$

Um die stationäre Verteilung zu berechnen, konstruiert man zunächst einen Vektor q , der proportional zu μ ist. Um seine Eintragungen q_i zu erhalten, multipliziert

man zunächst für jeden i -Baum h all seine Übergangswahrscheinlichkeiten und summiert dies dann über all seine i -Bäume $h \in H_i$. Man erhält also:

$$q_i = \sum_{h \in H_i} \prod_{(j \rightarrow k) \in h} p_{jk} \quad (5.13)$$

Für die 2-Bäume aus Abbildung 2 ergibt sich zum Beispiel $q_2 = p_{02}p_{12} + p_{01}p_{12} + p_{10}p_{02}$. Die Proportionalität des Vektors $q = (q_0, \dots, q_N)$ zu μ folgt aus folgender Begründung: Sei G_i eine Menge gerichteter Graphen auf X , so dass erstens jedes Element von $j \in X$ einen eindeutigen Nachfolger $k \neq j$ hat und es zweitens nur eine geschlossene Bahn gibt und diese i enthält.

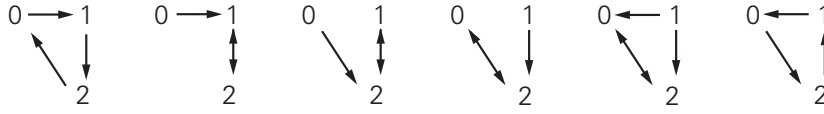


ABBILDUNG 3. Die Elemente von G_2 mit $X = \{0, 1, 2\}$

Dann berechne man für jedes $g \in G_i$ zunächst das Produkt aller Übergangswahrscheinlichkeiten entlang g und summiere dann über alle $g \in G_i$. Dies kann ausgedrückt werden als

$$\sum_{m \neq i} q_m p_{mi} = \sum_{m \neq i} \left(\sum_{h \in H_m} \prod_{(j \rightarrow k) \in h} p_{jk} \right) p_{mi} \quad (5.14)$$

$$= \sum_{n \neq i} \sum_{h \in H_i} \prod_{(j \rightarrow k) \in h} p_{jk} p_{in} \quad (5.15)$$

$$= \sum_{n \neq i} q_i p_{in} \quad (5.16)$$

Gleichung (5.16) kann man umschreiben zu

$$\sum_{n \neq i} q_i p_{in} = q_i \sum_{n \neq i} p_{in} \quad (5.17)$$

$$= q_i (1 - p_{ii}) \quad (5.18)$$

und daher folgt, dass

$$\sum_{m \neq i} q_m p_{mi} = (1 - p_{ii}) q_i \quad (5.19)$$

$$\iff \sum_m q_m p_{mi} = q_i \quad (5.20)$$

$$\iff qP = q \quad (5.21)$$

Womit die Proportionalität zum stationären Vektor μ gezeigt wäre.

Da die Summe aller Einträge des stationären Vektors μ gleich 1 ergeben muss, erhält man für seine einzelnen Elemente $\mu_i = q_i / \sum_j q_j$. Daher gilt für die Grenzverteilung $\mu_i^* = \lim_{u \rightarrow 0} q_i(u) / \sum_j q_j(u)$. Ein positiver Eintrag in der Grenzverteilung entsteht also durch die q_i , die am langsamsten gegen 0 gehen, für $u \rightarrow 0$. Wenn es einen Zustand i gibt, sodass q_i überhaupt nicht gegen 0 strebt, dann hat dieser die langsamste Geschwindigkeit, nämlich 0. Für den Fall, dass es ein eindeutig langsamstes q_i gibt, dann strebt die Grenzverteilung mit Wahrscheinlichkeit 1 zu Zustand i . Die Rate, mit der ein q_i gegen Null strebt sei r_i . Es gilt also, dass $q_i = O(u^{r_i})$ ist. Diese Rate wird wiederum von der Rate bestimmt, mit der die p_{jk} des langsamsten i -Baumes nach 0 streben, für $u \rightarrow 0$. Wenn c_{jk} diese Geschwindigkeit für die Konvergenz der p_{jk} bezeichnet, dann gilt $p_{jk} = O(u^{c_{jk}})$. Daher folgt, dass $r_i = \min_{h \in H_i} \sum_{(j \rightarrow k) \in h} c_{jk}$. Die Rate c_{jk} kann man als die Kosten des Übergangs von j nach k interpretieren beziehungsweise als den Grad der Mutationen, die durchwandert werden müssen, um vom Zustand j den Zustand k zu erreichen. Wobei die Übergänge der Gestalt $(i \rightarrow b(i))$ kostenlos sind, beziehungsweise ohne Mutation von Statten gehen. Da $b(i)$ der Zustand ist, der von i ohne Mutation erreicht wird, benötigt der Übergang von i zu j mindestens $|b(i) - j|$ Mutationen. Man kann nun also die Grenzverteilung μ^* bestimmen, denn für jedes Element q_i gilt,

$$q_i = \sum_{r=0}^N a_i(r) u^r$$

Die Rate $r_i = \min(r | a_i(r) \neq 0)$ ist immer dann gleich Null, wenn q_i nicht zu 0 konvergiert. Mit $r^* = \min_i r_i$ und $a^* = (a_0(r^*), \dots, a_N(r^*))$ erhält man das folgende wichtige Theorem.

THEOREM 5.1 ([12], Theorem 1). *Die Grenzverteilung μ^* existiert und ist eindeutig. Im Speziellen gilt*

$$\mu_i^* = \frac{a_i^*}{\sum_j a_j^*} \quad (5.22)$$

und die Menge der Langzeitgleichgewichte ist gegeben durch

$$C(\mu^*) = \text{Argmin}_{i \in X} r_i \quad (5.23)$$

Unter der BR-Dynamik, beziehungsweise sogar allgemeiner unter jeder Darwinischen Dynamik existiert also eine eindeutige Grenzverteilung. Die Population wird sich also nach einer ausreichend langen Zeit in dieser Verteilung befinden und bleiben.

3. Fixierungszeiten

Nun wurde bewiesen, dass es auf jeden Fall eine Grenzverteilung geben muss und diese auch eindeutig ist, doch wie lange man braucht, um diesen Zustand zu erreichen, ist ebenfalls von Interesse. Man betrachte hier ein Koordinationsspiel, das heißt ein Spiel in dem die Grenzverteilung mit Wahrscheinlichkeit 1 im Zustand $i = N$ steht. Trotzdem ist der Zustand $i = 0$ bei der BR-Dynamik ein Attraktor, und wenn sich der Prozess in diesem Zustand befindet und die Mutationsrate u sehr gering ist, wird der Prozess sehr lange in diesem Zustand bleiben. Die BR-Dynamik macht es

dem Prozess nämlich sehr schwer einen Zustand wieder zu verlassen, da dafür eine groß angelegte gleichzeitige Mutation von Nöten wäre. Für die BR-Dynamik, kann man den Prozess als Markovkette mit 2 Zuständen E_1 und E_2 auffassen, wobei E_1 der Zustand ist in dem alle Spieler A wählen und E_2 jener Zustand ist, in dem alle Spieler B spielen. Die Übergangsmatrix dieser Markovkette ist gegeben durch:

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} E_1 & E_2 \end{array} \\ \begin{array}{c} E_1 \\ E_2 \end{array} & \begin{pmatrix} 1-p & p \\ p' & 1-p' \end{pmatrix} \end{array}$$

Hier entstehen p und p' durch das ausreichende Potenzieren der Mutationswahrscheinlichkeit u und daher ist für $u \rightarrow 0$ auch p , p' und $p/p' \rightarrow 0$. Daher lässt sich das "worst-case" Szenario durch jenen Fall beschreiben, in dem zum Zeitpunkt $t = 0$ der Prozess im Zustand E_2 steht. Die erwartete Anzahl Θ der Spieldurchgänge, bis der Zustand E_1 erreicht, ist gleich

$$E(\Theta|i(0) = E_2) = E(\Theta|\Theta \geq 1) \quad (5.24)$$

$$= \sum_{t \geq 1} \frac{d(-(1-p')^t)}{dp'} \quad (5.25)$$

$$= \frac{1}{p'} \quad (5.26)$$

Die bedingte Verweilzeit im Zustand E_2 , wenn der Prozess in E_2 gestartet hat, geht also für $u \rightarrow 0$ gegen unendlich. Die unbedingte Verweilzeit ist hier definiert, als die Zeit, die der Prozess von einem Zustand zum Zeitpunkt τ braucht bis er nach E_1 gelangt. Daraus ergibt sich für die erwartete unbedingte Verweilzeit $E\Theta$:

$$E\Theta = E(\Theta|\Theta = 0)P(\Theta = 0) + E(\Theta|\Theta \geq 1)P(\Theta \geq 1) \quad (5.27)$$

$$= 0 + \frac{1}{p'} \cdot P(i(t) = E_2) \quad (5.28)$$

$$= \frac{p}{p'(p + p')} \quad (5.29)$$

Die erwartete Verweilzeit $E\Theta$ ist also abhängig vom Verhältnis mit dem p/p' und $p + p'$ gegen Null gehen. Ist die Mutationsrate u sehr gering und $E\Theta \rightarrow 0$, dann folgt daraus, dass die erwartete Zeit bis der Prozess in E_1 landet nahe bei 0 liegt. Wenn aber andererseits $E\Theta \rightarrow \infty$, dann ist die Situation komplizierter. Denn obwohl der Zustand E_1 mit Wahrscheinlichkeit 1 erreicht wird ist die Zeit, die der Prozess dafür braucht, sehr lang, wenn die Mutationsrate u sehr klein ist. Sei $i^* \in \mathbb{R}$ das kritische Level der Population, für das die folgende Gleichung noch stimmt:

$$\text{sign}(F_i - G_i) = \text{sign}(i - i^*) \quad (5.30)$$

Die Attraktionsbassins von A und B sind daher gegeben als die Mengen $\{i > i^*\}$ und $\{i < i^*\}$. Für den Erwartungswert der Verweilzeit kann man folgendes Theorem formulieren:

THEOREM 5.2 (siehe [12], Theorem 6). *Für ein Koordinationsspiel mit der BR-Dynamik gilt:*

- (1) wenn $i^* < (N - 2)/3$, dann $\lim_{u \rightarrow 0} E\Theta = 0$ und
- (2) wenn $i^* > (N + 1)/3$, dann $\lim_{u \rightarrow 0} E\Theta = \infty$.

Für den Fall also, dass das Attraktionsbassin von A größer als zirka $2/3$ ist, geht die Verweilzeit für kleine Mutationsraten gegen Null, für den Fall, dass das Attraktionsbassin kleiner ist, geht sie gegen unendlich. Dies erinnert an die one-third-law der vorhergehenden Dynamiken (siehe Kapitel 2, Abschnitt 4). Dort gilt, dass, falls die Invasionsbarriere x^* von A kleiner als $1/3$ ist, also das Attraktionsbassin größer als $2/3$, sich ein einzelner A -Mutant in einer B -Population durchsetzen kann. Ähnliches ist auch hier bei der BR-Dynamik zu sehen. Wenn das kritische Level $i^* < 1/3$, dann landet der Prozess sehr schnell (die Zeit geht gegen Null) im Zustand A , ist das kritische Level i^* allerdings größer als $1/3$, so wird der Prozess, für kleine Mutationsraten u , sehr lange (diese Zeit geht gegen unendlich) im Zustand B verweilen.

KAPITEL 6

Weitere Dynamiken

1. Payoff-Stochastik

In allen bisherigen Dynamiken wurde vorausgesetzt, dass alle Individuen der gleichen Strategie die gleiche Fitness besitzen. Sie könnten aber zum Beispiel unterschiedliche Interaktionsraten haben. Das heißt, nicht jeder Spieler trifft alle anderen Spieler. Dies untersuchten Traulsen *et al.* [24] unter einem paarweisen Vergleich mit Fermi-Verteilung. Die Übergangswahrscheinlichkeiten lauten in diesem Fall (siehe auch Kapitel 3)

$$p_{i,i-1} = \frac{i}{N} \frac{N-i}{N} \frac{1}{1 + e^{\beta(F_i - G_i)}} \quad (6.1)$$

$$p_{i,i+1} = \frac{i}{N} \frac{N-i}{N} \frac{1}{1 + e^{-\beta(F_i - G_i)}} \quad (6.2)$$

Die Wahrscheinlichkeit, dass eine Interaktion zwischen zwei Individuen passiert, sei gleich q . Wenn $q = 1$ ergibt sich der Fall, der schon im Kapitel 3 besprochen wurde, hier trifft also jedes Individuum jedes andere. Für $q = 0$ sind die Auszahlungen gleich 0 und dies entspricht daher dem Fall von neutraler Selektion ($\beta = 0$). Wenn $q < 1$ kommt es zu dem hier interessanten Fall, dass Individuen der gleichen Strategie unterschiedliche Auszahlungen haben können. Zu erwarten ist, dass für $q < 1$ die Stärke der Selektion abnimmt.

Sei j_{AA} die Anzahl der Interaktionen eines A -Spielers mit einem anderen A -Spieler, j_{AB} seine Anzahl mit einem B -Spieler. Analog seien j_{BA} und j_{BB} definiert. Falls die Anzahl der A -Spieler in der Bevölkerung gleich i beträgt so ist die Wahrscheinlichkeit von genau j_{AA} Interaktionen zwischen zwei A -Spielern gegeben durch

$$P(j_{AA}) = \binom{i-1}{j_{AA}} q^{j_{AA}} (1-q)^{i-1-j_{AA}}. \quad (6.3)$$

Analog werden die Wahrscheinlichkeiten für die übrigen möglichen Interaktionen gebildet. Für die mittlere Auszahlung $\langle F_i \rangle$ eines A -Spielers ergibt sich dann

$$\begin{aligned} \langle F_i \rangle &= \sum_{j_{AA}=0}^{i-1} \sum_{j_{AB}=0}^{N-i} \binom{i-1}{j_{AA}} q^{j_{AA}} (1-q)^{i-1-j_{AA}} \binom{N-i}{j_{AB}} q^{j_{AB}} (1-q)^{N-i-j_{AB}} \\ &\quad \times \left(a \frac{j_{AA}}{N-1} + b \frac{j_{AB}}{N-1} \right) \end{aligned} \quad (6.4)$$

$$= q \left(a \frac{i-1}{N-1} + b \frac{N-i}{N-1} \right) \quad (6.5)$$

Genauso erhält man für die durchschnittliche Auszahlung eines B -Spielers

$$\langle G_i \rangle = q \left(c \frac{i}{N-1} + d \frac{N-i-1}{N-1} \right) \quad (6.6)$$

Daraus folgt für die durchschnittlichen Übergangswahrscheinlichkeiten, dass

$$\begin{aligned} \langle p_{i,i-1} \rangle &= \frac{i}{N} \frac{N-i}{N} \\ &\times \sum_{j_{AA}} \sum_{j_{AB}} \sum_{j_{BA}} \sum_{j_{BB}} P(j_{AA}) P(j_{AB}) P(j_{BA}) P(j_{BB}) \frac{1}{1 + e^{\beta(F_i - G_i)}} \end{aligned} \quad (6.7)$$

und

$$\begin{aligned} \langle p_{i,i+1} \rangle &= \frac{i}{N} \frac{N-i}{N} \\ &\times \sum_{j_{AA}} \sum_{j_{AB}} \sum_{j_{BA}} \sum_{j_{BB}} P(j_{AA}) P(j_{AB}) P(j_{BA}) P(j_{BB}) \frac{1}{1 + e^{-\beta(F_i - G_i)}} \end{aligned} \quad (6.8)$$

Da die Anzahl der Interaktionen binomialverteilte Zufallsvariablen sind, ergibt sich

$$\begin{aligned} \langle p_{i,i-1} \rangle &= \frac{i}{N} \frac{N-i}{N} \sum_{j_{AA}=0}^{i-1} \sum_{j_{AB}=0}^{N-i} \sum_{j_{BA}=0}^i \sum_{j_{BB}=0}^{N-i-1} \binom{i-1}{j_{AA}} q^{j_{AA}} (1-q)^{i-1-j_{AA}} \\ &\times \binom{N-i}{j_{AB}} q^{j_{AB}} (1-q)^{N-i-j_{AB}} \binom{i}{j_{BA}} q^{j_{BA}} (1-q)^{i-j_{BA}} \\ &\times \binom{N-i-1}{j_{BB}} q^{j_{BB}} (1-q)^{N-i-1-j_{BB}} \frac{1}{1 + e^{\beta(a j_{AA} + b j_{AB} - c j_{BA} - d j_{BB}) / (N-1)}} \end{aligned} \quad (6.9)$$

Analog erfolgt die Berechnung für die Übergangswahrscheinlichkeit $p_{i,i+1}$. In dieser Gleichung wird insofern vereinfacht, als hier die Interaktionen von A und B unabhängig sind. Sobald A und B aber miteinander interagieren, sind j_{AB} und j_{BA} nicht mehr unabhängig. Diese spezielle Interaktion tritt mit der Wahrscheinlichkeit q auf. Das heißt die Wahrscheinlichkeit, dass einer mit dem anderen interagiert, aber nicht umgekehrt, ist gleich $2q(1-q)$ mit einem Maximum bei $q = 1/2$. Der Einfluss jeder einzelnen Interaktion auf den Payoff ist $1/N$, das heißt, der Fehler ist von der Größe $2q(1-q)/N$, und verschwindet mit wachsendem N sehr schnell und ist daher vernachlässigbar. Mit den Übergangswahrscheinlichkeiten (6.9) kann man, wie in Kapitel 1, Abschnitt 3, die Fixierungswahrscheinlichkeit $x_1 = \rho_A$ berechnen. Für x_k gilt also

$$x_k = \frac{1 + \sum_{i=0}^{k-1} \prod_{j=1}^i \frac{p_{i,i-1}}{p_{i,i+1}}}{1 + \sum_{i=0}^{N-1} \prod_{j=1}^i \frac{p_{i,i-1}}{p_{i,i+1}}} \quad (6.10)$$

Allerdings ist dieser Ausdruck, wegen der vielen Summen in der Praxis nicht verwendbar und man muss sich auf Approximationen stützen. Statt den Durchschnitt der Übergangswahrscheinlichkeiten zu berechnen, kann man auch die durchschnittliche Auszahlung eines bestimmten Typs berechnen. Diese Mittelwerte seien $\tilde{F}_i = qF_i$ und $\tilde{G}_i = qG_i$. Die Übergangswahrscheinlichkeiten verändern sich dann zu

$$p_{i,i-1} = \frac{i}{N} \frac{N-i}{N} \frac{1}{1 + e^{q\beta(F_i - G_i)}}, \quad (6.11)$$

$p_{i,i+1}$ analog. Das einzige, das sich hier ändert, ist, dass die Stärke der Selektion sinkt, beziehungsweise die inverse Temperatur steigt, auf $\beta_{eff} = q\beta$. Wie in Kapitel 3 schon beschrieben, lässt sich dann (siehe [23]) die Fixierungswahrscheinlichkeit x_k , also die Wahrscheinlichkeit, dass k A -Mutanten eine B -Population übernehmen können, approximieren durch

$$x_k = \frac{\text{erf}[\xi_k] - \text{erf}[\xi_0]}{\text{erf}[\xi_N] - \text{erf}[\xi_0]}, \quad (6.12)$$

wobei $\xi_k = \sqrt{\frac{\beta_{eff}(N-1)}{u}}(ku + v)$, $2u = a - b - c + d \neq 0$, $2v = -a + bN - dN + d$ und $\text{erf}(x)$ die Fehlerfunktion ist. Ebenso wie im Kapitel 3 kann man für beliebig große β die Fixierungswahrscheinlichkeiten berechnen, nur stimmen nur für $\beta \ll 1$ diese Approximationen mit den eigentlichen Werten überein, so dass man für größere β dann wieder den komplizierteren Weg über Gleichung (6.9) und (6.10) gehen muss. Ebenfalls kann man die Fixierungszeiten eines einzelnen Individuums betrachten. Für eine stochastische Auszahlung muss nur der Faktor q zu den Auszahlungen hinzugefügt werden. Dies hat ebenfalls wieder nur für kleine β mit Simulationen gut übereinstimmende Werte. Das reicht aber aus um zu sehen, dass die stochastische Payoff-Berechnung zu einer höheren Temperatur der Selektion führt, dass also $q < 1$ die Selektion schwächt.

2. Evolutionäre Dynamiken auf 2 Levels

Angenommen die Bevölkerung ist in m Gruppen geteilt, wobei die einzelnen Individuen sich proportional zu ihrer Fitness fortpflanzen, dann kann es zu einer Änderung der Selektionsstärke in der Gesamtbevölkerung kommen. Traulsen *et al.* [26] beschreiben in ihrer Arbeit so eine Gruppenselektion, wobei die Individuen sich unter einem Moran-Prozess fortpflanzen. Wenn eine Gruppe die Größe n erreicht hat, teilt sich diese mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit in zwei Gruppen und eliminiert damit eine andere Gruppe. In der gesamten Population gibt es 2 verschiedene Strategien A und B . In diesem Fall sei die Fitness der Individuen nicht frequenzabhängig, sondern für die Strategie A gleich r und für die Strategie B gleich 1. Dadurch ergeben sich für die Übergangswahrscheinlichkeiten folgende Formeln

$$p_{i,i-1} = \frac{N-i}{ri + N-i} \frac{i}{N} \quad (6.13)$$

$$p_{i,i+1} = \frac{ri}{ri + N-i} \frac{i}{N} \quad (6.14)$$

Damit ist die Fixierungswahrscheinlichkeit ρ_A gegeben durch

$$\rho_A = \frac{1 - \frac{1}{r}}{1 - \frac{1}{r^n}} \quad (6.15)$$

Zu jedem Zeitschritt wird ein Individuum der Gesamtpopulation zur Reproduktion ausgewählt. Der Nachkomme wird der Gruppe seines Erzeugers zugeordnet. Übersteigt diese neue Gruppenanzahl n nicht, passiert nichts weiter. Falls aber die Gruppenzahl nun n übertrifft, teilt sich diese Gruppe in zwei Tochtergruppen und eine zufällig gewählte andere wird eliminiert. Die Mitglieder der Muttergruppe werden

zufällig auf die beiden Tochtergruppen verteilt. Dabei kann es mit Wahrscheinlichkeit $1/2^{n-1}$ vorkommen, dass eine der beiden leer bleibt. Um dies zu umgehen, wird die Teilung so oft wiederholt, bis jede der beiden Gruppen nicht-leer ist. In diesem stochastischen Prozess ist die Anzahl m der Gruppen konstant, die Gesamtgröße der Population kann sich zwischen m und nm bewegen. In jeder Gruppe befinden sich mindestens 1 und maximal n Mitglieder. Für den Fall, dass $n = 1$ ist dieser Prozess äquivalent zum Moran-Prozess mit der Populationsgröße m .

Die Fixierungswahrscheinlichkeit eines einzelnen A -Spielers bei dieser Dynamik auf 2 Levels wurde in Traulsen *et al.* [26] im Abschnitt 3.2 mit der Fixierungswahrscheinlichkeit eines Moran-Prozesses mit gleicher Durchschnitts-Bevölkerungsgröße verglichen. Dabei kann man beobachten, dass der Gruppen-Teilungs-Prozess die Selektion unterdrückt. In dieser Dynamik auf 2 Levels hat ein vorteilhafter Mutant eine geringere Wahrscheinlichkeit sich durchzusetzen, als in einem einfachen Moran-Prozess, wohingegen von der Selektion benachteiligte Mutanten eine höhere Fixierungswahrscheinlichkeit besitzen, als für einen einfachen Moran-Prozess. Die Gruppen-Teilung führt also zu einem geringeren Einfluss der Selektion und zu einem größeren Einfluss des random drift auf die Dynamik. Für sehr großes n und m wird die Fixierungswahrscheinlichkeit sehr klein im Vergleich zum üblichen Moran-Prozess. Sie konvergiert für jeden Mutanten gegen 0 für großes n und m .

KAPITEL 7

Zusammenfassung

Evolutionäre Dynamiken in endlichen Populationen sind deswegen grundlegend von jenen in unendlichen Populationen zu unterscheiden, weil nicht allein durch den selektiven Vorteil auch eine absolute Dominanz definiert ist. Bei unendlichen Populationen wird sich auf jeden Fall die selektiv vorteilhafte Strategie durchsetzen, in endlichen Populationen gibt es aber auch durch random drift die Möglichkeit, dass sich selektiv äquivalente oder sogar nachteilige Strategien zumindest zeitweise durchsetzen können. Allerdings kann man durch das Konzept der Fixierungswahrscheinlichkeit die Fixierung in der Bevölkerung auf ihren relativen Vorteil gegenüber einem neutralen Mutanten betrachten, dessen Fixierungswahrscheinlichkeit bei $1/N$ liegt. Liegt die des betrachteten anderen Mutanten darüber, so ist dieser selektiv vorteilhaft, liegt sie darunter, so wird er von der Selektion benachteiligt. Doch spielen in endlichen Bevölkerungen nicht nur die Fixierungswahrscheinlichkeiten eine entscheidende Rolle für die Dynamik, sondern auch die Invasionsdynamiken. Diese sagen aus, ob ein Mutant überhaupt in die residente Population eindringen kann oder nicht. Sowohl für den Moran-Prozess (siehe Kapitel 2), also auch den paarweisen Vergleich (siehe Kapitel 3) und den Wright-Fisher-Prozess (siehe Kapitel 4) werden durch diese zwei unterschiedlichen Konzepte insgesamt 5 verschiedene Selektionsszenarien markiert:

- (1) Die Selektion bevorzugt eine Strategie: $A \xleftarrow{\leftarrow} B$ und $A \xrightarrow{\rightarrow} B$
- (2) Die Selektion bevorzugt eine Strategie und die beiderseitige Invasion: $A \xleftarrow{\leftarrow} B$ und $A \xrightarrow{\rightarrow} B$
- (3) Die Selektion bevorzugt Polymorphismus: $A \xrightarrow{\rightarrow} B$
- (4) Die Selektion bevorzugt eine Strategie und widersetzt sich beiderseitiger Invasion: $A \xrightarrow{\rightarrow} B$ und $A \xleftarrow{\leftarrow} B$
- (5) Die Selektion bevorzugt Bistabilität: $A \xleftarrow{\leftarrow} B$

Da es sich bei den hier beschriebenen Dynamiken in endlichen Populationen um stochastische Prozesse handelt, ist für die Analyse dieser die Betrachtung des stationären Vektors der Übergangsmatrizen von großem Interesse. Dieser kann nämlich als der mittlere Zeitanteil interpretiert werden, den der Prozess in dem jeweiligen Zustand, also in der jeweiligen Strategie verbringt. Daher ist es wichtig zu untersuchen für welche Strategie die stationäre Verteilung am größten ist. Diese Strategie kann man deswegen dann als die erfolgreichste von den miteinander Verglichenen interpretieren.

In den ersten Arbeiten zu endlichen Populationen (siehe Kandori *et al.* [12], bzw. Kapitel 5) wurden die Konzepte der Fixierungswahrscheinlichkeit und Selektionsdynamiken noch nicht verwendet. Hier beschränkte man sich auf die Existenz einer eindeutigen Grenzverteilung. Durch die schnelle Anpassung der dort verwendeten Best-Reply-Dynamik ist diese Grenzverteilung normalerweise nach kurzer Zeit erreicht. Ist die Mutationsrate u jedoch sehr klein, so kann auch der Fall eintreten, dass der Prozess unendlich lang braucht bis er im dominanten Gleichgewicht landet. In Theorem (5.2) wird der kritische Zustand i^* beschrieben, der die zwei Attraktionsbassins von A und B trennt. Dieser liegt zirka bei $1/3$. Ist der Anfangszustand unter diesem Wert, das Attraktionsbassin für A also größer als $2/3$, dann geht die Zeit bis zur Fixierung im Zustand A gegen 0.



ABBILDUNG 1

Diese Besonderheit ähnelt der one-third-law in anderen Dynamiken. Beim Moran-Prozess, dem paarweisen Vergleich und dem Wright-Fisher-Prozess, kann man jeweils für schwache Selektion und große Bevölkerungszahlen die one-third-law folgendermaßen definieren: Für eine Invasionsbarriere $x^* < 1/3$, wobei x^* dem inneren Gleichgewicht der deterministischen Replikatorgleichung entspricht, ist die Fixierungswahrscheinlichkeit $\rho_A > 1/N$, die Strategie A ist also selektiv vorteilhaft.

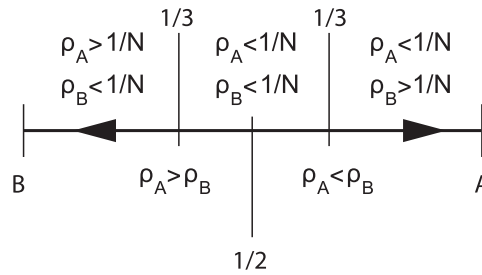


ABBILDUNG 2

Interessanterweise, lässt sich auch hier, ebenso wie bei der BR-Dynamik, eine intuitive Erklärung dieses Gesetzes aus den Verweilzeiten ableiten. Die Verweilzeit eines Zustandes i beschreibt, wie oft der Prozess den Zustand i erreicht, bevor er sich in einem der absorbierenden Zustände fixiert. Dies entspricht also jener Zeit, die der Prozess in diesem Zustand verbringt. Durch die Verweilzeiten kann man erkennen, dass man in diesen Dynamiken als einzelner eindringender A -Mutant in einer B -Bevölkerung doppelt so viele B -Spieler wie A -Spieler trifft. Daher ist die durchschnittliche Auszahlung eines A -Spielers mit $(a + 2b)/3$ gegeben und die eines B -Spielers mit $(c + 2d)/3$. Daraus lässt sich dann die one-third-law intuitiv ableiten (siehe Kapitel 2, Abschnitt 4). Die Parallelen zwischen der ersten Arbeit von Kandori *et al.* und den aktuelleren Arbeiten, die hier erwähnt werden, lassen sich also

deutlich erkennen.

Beim Moran-Prozess und dem paarweisen Vergleich tritt noch eine weitere interessante Eigenschaft auf. Bei diesen Prozessen sind die Fixierungszeiten eines einzelnen A -Mutanten in einer B -Population ident mit jenen eines B -Mutanten in einer A -Bevölkerung. Und zwar ganz unabhängig davon, welche Strategie selektiv vorteilhaft ist. Falls sich eine bestimmte Strategie unter diesen Prozessen fixiert, ist die Dauer bis zur Fixierung also unabhängig von ihrer selektiven Vorteilhaftigkeit. Dies gilt allerdings nur für den Moran-Prozess und den paarweisen Vergleich und auch nur dann, wenn nur ein einziger Mutant eindringt. Für den Fall des Wright-Fisher-Prozesses beispielsweise, oder einer Mutantenzahl $i > 1$, gilt diese Symmetrie nicht mehr.

Teil 2

Analyse von Spieldynamiken

KAPITEL 8

Ausgewählte Spiele

Wenn es um konkrete Spiele geht, gibt es mehrere Möglichkeiten diese zu spielen. Man kann sie entweder nur einmal spielen, oder mehrmals hintereinander. Man kann den Spielern die Möglichkeit geben sich abzusprechen, oder ein absolut anonymes Spiel veranstalten. Wenn man Spiele wiederholt, kann man die einzelnen Spielzüge immer gleichzeitig ablaufen lassen oder alternierend. Der Kreativitätsspielraum ist hier also relativ weit gesteckt. In diesem Kapitel werden die drei im weiteren behandelten Spiele in einem Einmalspiel besprochen (*one-shot*). Bei diesen Spielen wird das Spiel zunächst nur ein einziges Mal gespielt, hier ohne Möglichkeit sich abzusprechen oder seine Aktionen nacheinander zu setzen. Jeder Spieler wählt also genau einmal, und das gleichzeitig mit den anderen, eine Spielstrategie. Anschließend folgt noch eine Erklärung für wiederholte Spiele und die Definition von Memory-1-Strategien.

1. Das Gefangenendilemma

Das wohl berühmteste Problem der Spieltheorie ist eindeutig das Gefangenendilemma. Es gibt sehr viele verschiedene Arbeiten zu dem Thema. Dieses Kapitel bezieht sich vor allem auf die Bücher von Hofbauer & Sigmund [7] und Nowak [17]. Den Namen erhielt das Spiel wegen des folgenden Gedankenexperiments: Zwei Personen werden verdächtigt ein Verbrechen begangen zu haben, der Staatsanwalt hat aber nicht genügend Beweise um einen Prozess ohne Geständnis zu gewinnen. Die beiden werden in zwei unterschiedlichen Räumen verhört und haben keinerlei Möglichkeit miteinander zu kommunizieren. Die verhörenden Polizisten versprechen den beiden mutmaßlichen Verbrechern Strafmilderung, wenn sie gestehen: Wenn nur einer der beiden gestehen sollte (nicht mit dem Komplizen kooperiert), der andere aber nicht, wird der Erste sofort freigelassen, der andere wird für 10 Jahre ins Gefängnis gehen. Wenn beide dicht halten (beide miteinander kooperieren), müssen beide für ein anderes Verbrechen 1 Jahr lang hinter Gitter und für den Fall, dass beide gestehen sollten (nicht kooperieren), verbringen ebenfalls beide 7 Jahre im Gefängnis. Die Payoffmatrix würde also folgendermaßen aussehen:

	nicht gestehen (C)	gestehen (D)
nicht gestehen (C)	$(-1/-1)$	$(-10/0)$
gestehen (D)	$(0/-10)$	$(-7/-7)$

(8.1)

Was sollen die Gefangenen also tun? Wenn beide rational handelten (was bei Menschen allerdings oft nicht der Fall ist), müssten sie gestehen, denn auch wenn sie kürzer im Gefängnis bleiben müssten, wenn sie beide nicht gestehen, ist das Risiko, dass der andere doch gesteht und man selbst für 10 Jahre hinter Gitter muss doch

zu groß. Die Strategie *Gestehen* ist hier das einzige Nash-Gleichgewicht, da ein einseitiges Abweichen in allen anderen Fällen einen Vorteil bringt.

Das obige Experiment kann man natürlich auch abstrahieren: Das Gefangenendilemma ist ein Spiel mit zwei Spielern, beide haben zwei Strategieoptionen: zu kooperieren ("C spielen", vom englischen "cooperate"), oder nicht zu kooperieren ("D spielen", vom englischen "defect"). Die Auszahlungsmatrix ist gegeben durch:

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} C & D \end{array} \\ \begin{array}{c} C \\ D \end{array} & \begin{pmatrix} R & S \\ T & P \end{pmatrix} \end{array}$$

Wenn beide kooperieren, erhalten sie R ("the reward"), wenn beide D spielen P ("the punishment"). Wenn nur ein Spieler C und der andere D spielt, dann erhält der Defektor T ("the temptation") und der Kooperator S ("the sucker's payoff"). Die Größenordnung dieser Auszahlungswerte ist also

$$T > R > P > S,$$

wobei zusätzlich gilt

$$2R > T + P,$$

um zu verhindern, dass bei einem wiederholtem Spiel zwei Spieler absichtlich D und C spielen, um dann den Gewinn zu teilen. Hier ergibt sich dann ebenso, wie im vorher gewählten Zahlenbeispiel, dass das einzige Nash-Gleichgewicht das Strategiepaaar (D, D) darstellt, da bei jedem anderen Paar ein einseitiges Abweichen durch einen Spieler einen Vorteil für diesen bringen würde. Im Fall eines One-Shot-Spiels wird wohl, wenn man rationales Verhalten voraussetzt, nie kooperiert werden.

Mit der BR-Dynamik, die im Kapitel 5 beschrieben wird und dem Theorem 5.1 in diesem Kapitel angewandt für Spiele mit einer dominanten Strategie, wie das hier beim Gefangenendilemma der Fall ist, ergibt sich folgende Aussage:

THEOREM 8.1 (siehe [12], Theorem 2). *Angenommen ein Spiel habe eine dominante Strategie. Für jede Populationsgröße $N \geq 2$ und jeden Anpassungsprozess, der (5.5) erfüllt, liegt die Grenzverteilung mit Wahrscheinlichkeit 1 bei N , wenn A die dominante Strategie ist und mit Wahrscheinlichkeit 0, wenn B dominant ist.*

BEWEIS. Für ein Spiel mit einer dominanten Strategie gilt $(a - c)(d - b) < 0$. Sei A die dominante Strategie, dann ist $r_N = 0$, da der Prozess von jedem Zustand aus schlussendlich in N ankommen muss, wenn b die Darwinsche Bedingung (5.5) erfüllt. Angenommen $i \neq N$, jeder i -Baum muss dann einen Pfad von N zu i haben. Die geringsten Übergangskosten hat jener Weg, der nur aus einem Schritt besteht, also $(N \rightarrow i)$. Denn die Kosten des Übergangs $(N \rightarrow i')$ und anschließend $(i' \rightarrow i)$ betragen $N - i' + b(i') - i > N - i$. (Wegen (5.5) gilt $i' < b(i')$). Daher ist der i -Baum mit den geringsten Kosten $\{(i' \rightarrow b(i')) : i' \neq i, N\} \cup \{(N \rightarrow i)\}$. Hier ist der einzige Übergang, der etwas kostet, $(N \rightarrow i)$, und daher $r_i = N - i > 0$. Daher ist N der einzige Zustand mit der geringsten Konvergenzrate nach 0 und die Grenzverteilung ist mit Wahrscheinlichkeit 1 in diesem Zustand. $\square$

Also auch mit der BR-Dynamik wird sich die kooperative Strategie bei einem One-Shot-Gefangenendilemma nicht durchsetzen, da hier D die dominante Strategie darstellt.

2. Snowdriftgame

Beim Gefangenendilemma konnte man sehen, dass zumindest in der One-Shot-Variante, eigentlich niemals Kooperation entstehen dürfte. In der Realität verhalten sich aber sehr wohl viele Menschen kooperativ und darum, ist das Gefangenendilemma vielleicht nicht das beste Spiel um realitätsnahe Entscheidungssituationen zu beschreiben. Ein Spiel, bei dem sich Kooperation eher auszahlt, ist zum Beispiel das hier beschriebene Snowdriftgame. (siehe z.B. [13], [5]). Dieses Spiel trägt seinen Namen aufgrund der folgenden Situation: Zwei Freunde befinden sich mit ihrem Auto auf dem Heimweg, als sie plötzlich in einen Schneesturm geraten, stehen bleiben müssen und eingeschneit werden. Um doch noch nach Hause zu kommen, muss das Auto wieder aus den Schneemassen befreit werden. Dabei gibt es für die beiden Freunde je zwei Strategiemöglichkeiten. Entweder man ist faul und schaufelt nicht mit (kooperiert nicht) und hofft, dass der andere das Auto schon freischaufeln wird, oder man nimmt selbst die Schaufel in die Hand und beginnt den Wagen auszugraben (man kooperiert). Die größte Auszahlung erhält man also, wenn der andere schaufelt und man selbst im warmen Wagen wartet. Trotzdem ist es noch immer besser alleine zu schaufeln als die Nacht im Schnee zu verbringen, auch wenn es natürlich schneller geht, wenn beide graben. Die Auszahlungsmatrix könnte also zum Beispiel folgende Gestalt aufweisen

	schaufeln (C)	nicht schaufeln (D)
schaufeln (C)	(9/9)	(8/10)
nicht schaufeln (D)	(10/8)	(0/0)

(8.2)

Der Aufwand zu schaufeln ist in diesem Fall also nicht sehr groß im Vergleich zu dem Vorteil den man erzielt, wenn man doch weiterfahren kann. Für die allgemeine Auszahlungsmatrix von vorhin

$$\begin{array}{c} C \quad D \\ C \begin{pmatrix} R & S \end{pmatrix} \\ D \begin{pmatrix} T & P \end{pmatrix} \end{array}$$

müssen die Einträge der Auszahlungsmatrix also auf jeden Fall die Größenordnung $T > R > S > P$ erfüllen.

Die Größenordnung der Einträge in der Auszahlungsmatrix zeigen, dass es sich hier um ein Chicken-Spiel handelt (siehe Kapitel 1), was zeigt, dass diese Spielanordnung aus den verschiedensten Gedankenexperimenten entstanden ist und deswegen wohl auch einen gewissen Realitätsanspruch trägt. Wie beim Chicken-Spiel ist es also immer am besten eine andere Strategie als der Spielgegner zu spielen. Dadurch ergibt sich wie im Kapitel 1 schon beschrieben ein stabiles inneres Gleichgewicht aus Defektoren und Kooperatoren.

Ein Snowdriftspiel, also ein Spiel mit eindeutigem inneren Gleichgewicht, bei dem $R < T$ und $P < S$ gilt, hat ein eindeutiges inneres Nashgleichgewicht, sodass mit Wahrscheinlichkeit $x^* = (S - P)/(T - R + S - P)$ Strategie C gespielt wird und mit Wahrscheinlichkeit $1 - x^*$ Strategie D . Angenommen, die Anpassungszeit ist sehr kurz, wie mit der BR -Dynamik, und $x^* = N/2$, dann entspricht das Langzeitgleichgewicht, nicht dem inneren Gleichgewicht. Die Grenzverteilung liegt mit Wahrscheinlichkeit $1/2$ im Zustand 0 und mit der selben Wahrscheinlichkeit im Zustand N . Angenommen der Prozess beginnt im Zustand 1 , in der nächsten Periode wird er unter BR im Zustand N landen, in der darauf folgenden im Zustand 0 und dann immer hin und her oszillieren, da $BR(0) = N$ und $BR(N) = 0$. Dies wird solange passieren, bis es zu einer Mutation in den Zustand $N-1$ kommt, von wo aus der Prozess wieder in den Zustand 0 springt und die Oszillationen erneut beginnen. Nur falls der Prozess einmal durch Mutation im Zustand $N/2$ landet, bleibt er, da $BR(N/2) = N/2$, solange in diesem, bis wieder eine Mutation auftaucht und die Oszillationen zwischen 0 und N erneut auftreten.

3. Hirschjagdparabel

Ein weiteres bekanntes Spiel stellt die Hirschjagdparabel dar. Zwei Jäger machen sich auf die Jagd und haben entweder die Möglichkeit einen Hirsch zu jagen oder einen kleinen Hasen, wobei der Hirsch natürlich weit mehr Wert hat als der Hase. Das Problem ist aber, dass wegen der Größe des Tieres, ein Jäger allein keinen Hirsch erlegen kann und deswegen auf die Kooperation seines Jagdpartners angewiesen ist. Alleine kann aber jeder der beiden problemlos einen Hasen schießen. Das Beste für beide wäre natürlich wenn beide gemeinsam den Hirsch jagten, aber sobald einer der beiden nach einem Hasen schießt, vertreibt er den Hirsch und der Jagdpartner geht ganz leer aus. Man kann also wieder entweder miteinander kooperieren (den Hirsch jagen) oder nicht kooperieren und auf eigene Faust einen Hasen schießen. Die Auszahlungsmatrix sieht in diesem Fall also folgendermaßen aus:

	Hirsch (C)	Hase (D)
Hirsch (C)	(10/10)	(0/3)
Hase (D)	(3/0)	(3/3)

(8.3)

In diesem Fall gibt es zwei Nash-Gleichgewichte in reinen Strategien, wobei eines pareto-effizient ist (beide kooperieren) und eines risiko-dominant (keiner kooperiert). Zusätzlich gibt es auch noch ein inneres Gleichgewicht. Laut diesem sollte man in $7/10$ der Fälle den Hirsch jagen und in $3/10$ der Fälle auf Hasenjagd gehen. Dieses Gleichgewicht ist aber instabil (siehe Kapitel 1).

Ebenso wie die vorigen zwei Spiele kann man das Hirschjagd-Spiel allgemeiner mit den Variablen R, S, T, P darstellen in diesem Fall muss für

$$\begin{matrix} & C & D \\ \begin{matrix} C \\ D \end{matrix} & \begin{pmatrix} R & S \\ T & P \end{pmatrix} \end{matrix}$$

die Größenordnung $R > T \geq P > S$ gelten.

Auch hier werde dieses Spiel unter einer BR-Dynamik betrachtet. Die Hirschjagdparabel ist ein Koordinationsspiel, also ein Spiel, bei dem $R > T$ und $P > S$ gilt. Daher sind die Strategiepaare $E_1 = (C, C)$ und $E_2 = (D, D)$ strikte Nash-Gleichgewichte. Falls sich die Spieler absprechen könnten und da hier auch $R > P$ gilt, so würden natürlich beiden Spieler kooperieren, da dies die größte Auszahlung bringt, es sich also um die pareto-dominante Strategie handelt. Falls dieses Absprechen ("Koordination") nicht stattfindet, ist die Wahl der Strategie nicht mehr nur von ihrer Pareto-Effizienz abhängig, sondern auch vom Risiko, dass E_1 im Vergleich zu E_2 bietet. Es sei $i^* \in \mathbb{R}$ die kritische Grenze, für die die folgende Aussage zutrifft:

$$\text{sign}(F_i - G_i) = \text{sign}(i - i^*) \quad (8.4)$$

Das Attraktionsbassin des Zustands 0 wird angegeben durch die Menge $\{i < i^*\}$, das des Zustands N durch $\{i > i^*\}$. Durch Berechnung der Ungleichungen $F_i - G_i < 0$ und $F_i - G_i > 0$ erhält man die kritische Grenze

$$i^* = [N(P - S) + R - P] / (R - T + P - S).$$

Dieser Wert ist dem inneren Gleichgewicht $x^* = (P - S) / (R - T + P - S)$ ähnlich, und für große N sieht man auch, dass sich Nx^* diesem kritischen Wert annähert.

THEOREM 8.2 ([12], Theorem 3). *Man betrachte ein Koordinationsspiel mit $i^* \neq N/2$. Für jede Populationsgröße $N \geq 2$ und jeden Anpassungsprozess, der Gleichung (5.5) erfüllt, ist die Grenzverteilung mit Wahrscheinlichkeit 1 im Zustand N , falls $i^* < N/2$ und mit Wahrscheinlichkeit 0, wenn $i^* > N/2$.*

Dieses Theorem besagt also, dass, falls das Attraktionsbassin der Strategie E_1 größer als $N/2$ ist, sich diese Strategie langfristig auch durchsetzen wird.

DEFINITION 21. In einem Koordinationsspiel heißt eine Strategie E_1 risikodominant gegenüber E_2 , wenn $R - T > P - S$.

Aufgrund dieser Definition der Risikodominanz ist klar ersichtlich, dass falls $i^* \neq N/2$ und $N \geq 2(R - P) / (R - T - P + S)$, das risikodominante Gleichgewicht das einzige Langzeitgleichgewicht sein wird.

4. Wiederholte Spiele

Wie schon im vorigen Kapitel erwähnt, können Spiele öfters hintereinander gespielt werden. Zum Beispiel mit einer bestimmten endlichen Rundenzahl, die vor dem Spiel schon bekannt ist. Doch durch die Kenntnis, wann die letzte Runde sein wird ergibt sich durch *backward induction*, dass jede Runde so gespielt wird, als wäre sie die erste, letzte und einzige. Dadurch ergibt sich also nichts Neues. Eine andere Möglichkeit wäre, dass nach jeder Spielrunde mit einer bestimmten Wahrscheinlichkeit w noch eine weitere Runde angehängt wird, doch wegen der einfacheren Berechenbarkeit wird hier meist angenommen, dass die Anzahl der Runden unendlich sei. Als Auszahlung ist dann die durchschnittliche Auszahlung pro Runde zu sehen.

Im Fall von unendlich oft wiederholten Spielen treffen die gleichen Spieler öfter aufeinander und dadurch kommt es zu einer Unmenge neuer Strategien. So könnte ein Spieler zum Beispiel in 20% der Spielinteraktionen kooperieren und bei den

restlichen 80% defekt spielen. Doch wenn man diese Art der Strategien zulässt, sieht man leicht, dass man eine äußerst unübersichtliche Menge von Strategien erhält. Darum schränkt man die Strategienmenge hier auf Memory-1-Strategien ein. Das sind Strategien, die sich in ihrem Handeln nur an der Auszahlung der letzten Runde orientieren. Die Spieler können sich also nur eine Runde lang an das Verhalten des Spielgegners "erinnern" (siehe Hilbe [6], Abschnitt 2.1).

DEFINITION 22 (siehe Hilbe [6], Seite 20). Jede Memory-1-Strategie ist durch einen Vektor (p_R, p_S, p_T, p_P) gegeben, wobei p_i für $i \in \{R, S, T, P\}$ die Wahrscheinlichkeit angibt, in der nächsten Runde zu kooperieren, wenn man in der Vorrunde Auszahlung i erhalten hat.

Hier werden für p_i nur die Werte 0 und 1 zugelassen, wenn man also den Zustand der Vorrunde kennt ist das Verhalten in der nächsten Runde eindeutig festgelegt. Es gibt daher 2^4 verschiedene Kombinationsmöglichkeiten für diesen Vektor und daher 16 verschiedene Memory-1-Strategien, $S_0, \dots, S_{15}$. Wenn man alle möglichen Strategievektoren als 4-stellige binäre Zahl auffasst, so lassen sich dadurch die Zahlen von 0 bis 15 eindeutig darstellen. So steht der Vektor $(0, 1, 1, 0)$, zum Beispiel für die Zahl

$$0 \times 2^3 + 1 \times 2^2 + 1 \times 2^1 + 0 \times 2^0 = 6.$$

Die Strategie mit diesem Strategievektor wird daher mit S_6 bezeichnet. Von diesen 16 Strategien haben es einige wichtige (wie zum Beispiel das vorher erwähnte TFT) zu eigenen Namen gebracht. Zum Beispiel:

- AllD = $(0, 0, 0, 0) = S_0$: Ein AllD-Spieler kooperiert nie, unabhängig davon, was sein Gegenspieler spielt.
- AllC = $(1, 1, 1, 1) = S_{15}$: AllC kooperiert immer, unabhängig von seiner Auszahlung in der Vorrunde.
- TFT = $(1, 0, 1, 0) = S_{10}$: Tit-for-tat kooperiert immer dann, wenn der Gegenspieler in der Vorrunde ebenfalls kooperiert hat.
- WSLS = $(1, 0, 0, 1) = S_9$: Win-stay, lose-shift oder Pavlov bleibt immer bei seiner in der Vorrunde gewählten Strategie wenn die Auszahlung entweder T oder R ergeben hat, und wechselt bei P und S . Für den Fall also, dass beide Spieler in der Vorrunde kooperiert haben, wird auch ein WSLS-Spieler weiter kooperieren, wenn WSLS in der Vorrunde aber defekt gespielt hat und der Gegenspieler kooperiert, WSLS also die Auszahlung T erhalten hat, wird er mit dieser äußerst zufrieden sein und seine Strategie nicht wechseln, also bei D bleiben.
- FBF = $(1, 0, 1, 1) = S_{11}$: Firm-But-Fair kooperiert immer dann wenn der Gegenspieler in der Vorrunde kooperiert hat und außerdem, falls die Auszahlung der Vorrunde nur P betragen hat, wenn also beide defekt gespielt haben.

Diese fünf Strategien werden auch in den nächsten Abschnitten hauptsächlich verwendet werden. Für die konkreten Berechnung der stationären Verteilungen werden in dieser Arbeit die Auszahlungsmatrizen aller Memory-1-Strategien aus der Diplomarbeit von Hilbe [6] verwendet.

Wiederholtes Gefangenendilemma

Das am meisten untersuchte Spiel ist sicherlich das Gefangenendilemma. Im nicht wiederholten Fall dominieren die Defektoren. Wenn man aber ein wiederholtes Gefangenendilemma betrachtet kann sich sehr wohl kooperatives Verhalten durchsetzen. Robert Axelrod [3] veranstaltete in den 80er Jahren zwei Aufsehen erregende Computerturniere, bei denen verschiedenste Strategien in einem iterierten Gefangenendilemma gegeneinander antraten. Das erstaunliche war, dass in beiden Turnieren die einfachste Strategie gewann: Tit-for-Tat. Im zweiten Turnier war dies sogar noch überraschender, da der Erfolg von TFT schon bekannt war und deswegen versucht wurde, genau diese Strategie zu schlagen; jedoch erfolglos. Doch TFT funktioniert nur in der fehlerfreien Computerwelt dieser Turniere so gut, denn sobald von zwei TFT-Spielern einer unabsichtlich einen Fehler macht und D statt C spielt, werden sie sich den Rest des Spiels, oder bis zum nächsten Fehler, nur mehr mit D und C abwechseln. TFT verzeiht also nicht.

TFT ohne Fehler:	Spieler 1	→	C	C	C	C	C	C	C	...
	Spieler 2	→	C	C	C	C	C	C	C	...
						Fehler				
						↓				
TFT mit Fehler :	Spieler 1	→	C	C	C	D	C	D	C	...
	Spieler 2	→	C	C	C	C	D	C	D	...

Unter diesem Aspekt ist es interessant die Strategie WSLS zu betrachten, die auch oft als perfektes TFT bezeichnet wird, da WSLS Fehler ausbessern beziehungsweise bedingt verzeihen kann. Wie im Kapitel 8, Abschnitt 4 schon beschrieben, wechselt WSLS immer nur dann seine Strategie, wenn sie in der Vorrunde nicht erfolgreich war, also wenn die Auszahlung P oder S beträgt, ansonsten behält es seine Strategie bei. Wenn nun ein WSLS-Spieler gegen einen anderen WSLS-Spieler spielt und einer unabsichtlich einen Fehler macht, so wird dieser nach 2 Runden wieder ausgeglichen.

WSLS ohne Fehler:	Spieler 1	→	C	C	C	C	C	C	C	...
	Spieler 2	→	C	C	C	C	C	C	C	...
						Fehler				
						↓				
WSLS mit Fehler :	Spieler 1	→	C	C	C	D	D	C	C	...
	Spieler 2	→	C	C	C	C	D	C	C	...

In diesem Kapitel wird zunächst die Dynamik zwischen den Strategien AllC, AllD und TFT, unter Berücksichtigung von Komplexitätskosten bei TFT, betrachtet. Anschließend wird noch die Strategie WSLS hinzugezogen und das ganze Spiel unter Fehlereinfluss untersucht.

1. Wiederholtes Gefangenendilemma mit Komplexitätskosten

Man betrachte hier ein endlich oft wiederholtes Spiel mit der durchschnittlichen Rundenzahl m . Im Gegensatz zu AllD und AllC ist TFT eine bedingte Strategie. Das heißt, dass AllD und AllC, absolut unbeeindruckt vom Verhalten des Gegenspielers, in jeder Runde ihre Strategie spielen. Das Verhalten eines TFT-Spielers hingegen hängt davon ab, was sein Gegner in der Vorrunde gespielt hat. Deswegen erscheint es sinnvoll, gewisse Komplexitätskosten c (siehe Imhof *et al.* [9]) einzubeziehen. Die Auszahlungsmatrix ist dann gegeben durch:

$$\begin{array}{c} \begin{array}{ccc} & \text{AllC} & \text{AllD} & \text{TFT} \\ \text{AllC} & \left(\begin{array}{ccc} Rm & Sm & Rm \\ Tm & Pm & T + P(m-1) \\ Rm - c & S + P(m-1) - c & Rm - c \end{array} \right) \end{array} \end{array} \quad (9.1)$$

Da $T > R > P > S$, kommt man nach paarweiser Betrachtung dieser Strategien zu folgenden Ergebnissen:

- (1) AllD dominiert über AllC
- (2) AllC dominiert über TFT (wegen der Komplexitätskosten)
- (3) Falls die durchschnittliche Rundenanzahl $m > \frac{T-P+c}{R-P}$, sind AllD und TFT bistabil.

Dieses Spiel wird unter einem frequenz-abhängigen Moran-Prozess (siehe Kapitel 2) betrachtet, mit Mutationswahrscheinlichkeit u . Das heißt, mit einer gewissen (kleinen) Wahrscheinlichkeit u wird der Nachkomme eines Individuums nicht die gleiche Strategie verwenden, sondern eine der beiden anderen. Im Grenzfall für sehr kleine Mutationsraten wird der stochastische Prozess, im Gegensatz zum Fall von unendlichen Populationen, nicht zu AllD konvergieren, sondern von AllC zu AllD zu TFT zu AllC oszillieren. Oft wird die Bevölkerung lange Zeit in einem fast homogenen Zustand einer Strategie verweilen, bis dann irgendwann ein Mutant einer anderen Strategie auftaucht und die ursprüngliche (beinahe) verdrängt. Die Übergangsraten von einem homogenen Zustand zu einem anderen sind das Produkt der Bevölkerungsgröße N , der Mutationsrate u und der Fixierungswahrscheinlichkeit des Mutanten in der residenten Population. Die Oszillationen gehen immer in die gleiche Richtung (AllC $\rightarrow$ AllD $\rightarrow$ TFT $\rightarrow$ AllC), da diese einzelnen Übergänge viel wahrscheinlicher sind als die umgekehrte Richtung. Überraschenderweise kann der Durchschnitt dieser Oszillationen von TFT dominiert werden. Also ist die Population die meiste Zeit in einem Zustand, der ausschließlich aus TFT-Spielern besteht. Diese Beobachtung ist vor allem deswegen von großem Interesse, da im Fall von unendlichen Populationen und sehr kleinen Mutationsraten die Bahnen, konträr zu endlichen Populationen, zu einer reinen AllD-Bevölkerung streben.

2. Fehler in der Matrix

Falls zwei TFT-Spieler gegeneinander spielen und einer durch einen Fehler D spielt, wird sich von diesem Zeitpunkt an C und D bei beiden Spieler immer abwechseln. Dies führt bei einem unendlich oft wiederholten Spiel dazu, dass der durchschnittliche Payoff pro Runde nur

$$\frac{R + S + T + P}{4}$$

beträgt. TFT vergibt nicht einmal eine einzige Abweichung, was aber erforderlich ist, um nach gelegentlichen Fehlern wieder zur Kooperation zurückzufinden. Im Gegensatz dazu, vergibt die Strategie win-stay, lose shift (WSLS) leichter (siehe Imhof *et al* [10]). Bei dieser Strategie werden, wie weiter oben schon beschrieben, die möglichen Auszahlungen T, R, P, S in zwei Gruppen geteilt. Bei Auszahlungen, die Erfolg gebracht haben (T und P) wird die gespielte Strategie beibehalten (win-stay), P und S werden hingegen als nicht ausreichend Gewinn bringend angesehen und daher wird die Strategie gewechselt (lose-shift). WSLS wird auch "perfect TFT" oder Pavlov genannt und spielt im ersten Zug immer C . Im direkten Vergleich zu einem TFT-Spieler hat ein WSLS-Spieler gegen AllD zwar eine geringere durchschnittliche Auszahlung (jede zweite Runde erhält der WSLS-Spieler nur S), gegen AllC ist allerdings WSLS im Vorteil (WSLS erhält jede zweite Runde T).

Von hier an sei die Auszahlungsmatrix des Gefangenendilemmas vereinfacht dargestellt. Anstelle der vier Variablen R, S, T, P seien die Auszahlungen nur durch die zwei Variablen b (vom englischen *benefit*) und c (vom englischen *cost*) gegeben. Wenn der Gegenspieler kooperiert, erhält man selbst einen gewissen Gewinn b . Für den Fall, dass man selbst kooperiert, verursacht dies Kosten von c , wobei $b > c$. Die neue Auszahlungsmatrix sieht dann also folgendermaßen aus:

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} C & D \end{array} \\ \begin{array}{c} C \\ D \end{array} & \begin{pmatrix} b - c & -c \\ b & 0 \end{pmatrix} \end{array} \quad (9.2)$$

Spiele nur AllD und TFT in einer Population, dann sind, wie weiter oben schon beschrieben, die zwei Strategien jeweils best-replies für sich selbst, allerdings hat TFT ein größeres Attraktionsbassin. Die Gleichgewichtsverteilung zentriert sich daher, unter einem frequenz-abhängigen Moran-Prozess mit schwacher Selektion, auf TFT. Wenn man zu diesen zwei Strategien noch AllC hinzufügt, kann die Gleichgewichtsverteilung auch bei AllD liegen. Auf jeden Fall schadet das Hinzufügen von AllC der Strategie TFT. Betrachtet man nun AllD und WSLS unter der Bedingung, dass $b/c > 3$ ist, führt dies dazu, dass der Eintrag des stationären Vektors für WSLS am größten ist. Im Fall von $b/c < 3$ "gewinnt" umgekehrt AllD. An dieser Bedingung ändert sich auch nichts, wenn AllC hinzugefügt wird. Für stärkere Selektion ist dieser kritische Wert für b/c größer. Interessanterweise ändert sich auch durch das Hinzufügen von TFT zu den drei vorhandenen Strategien nichts an der Dominanz von WSLS. Die kritische Grenze sinkt sogar auf $b/c > 2$, und das für jede Selektionsstärke.

3. Beispiele unter einem frequenz-abhängigen Moran-Prozess

BEISPIEL 16 (AllD-WSLS-TFT-AllC). Für verschiedene Parameter b und c können sich also unterschiedliche Verteilungen ergeben. Hier werden die Strategien AllD, WSLS, TFT und AllC gemeinsam unter einem frequenz-abhängigen Moran-Prozess mit Selektionsstärke $s = 0.1$ und Bevölkerungszahl $N = 100$ betrachtet.

- $b = 4, c = 1$: Für die Parameter $b = 4$ und $c = 1$ gewinnt im direkten Vergleich zwischen AllD und TFT eindeutig die Strategie Tit-for-Tat. Die stationäre Verteilung ist nur mit Wahrscheinlichkeit 0.000430847 im Zustand AllD und mit Wahrscheinlichkeit 0.999569 im Zustand TFT, die Dynamik geht also von AllD zu TFT. Auch den Kampf gegen WSLS verliert AllD hier mit Wahrscheinlichkeit 0.135637 im Zustand AllD und 0.864363 in WSLS. Wenn jedoch die drei Strategien AllD, TFT und AllC gegeneinander spielen, dann unterdrückt AllC die Wirkung von TFT und AllD hat seine Nase mit einer Wahrscheinlichkeit von 0.60281 vorne. Bei der Dreierkonstellation AllD, WSLS und AllC hat AllC diese unterdrückende Wirkung nicht, trotz AllC gewinnt WSLS mit einer Wahrscheinlichkeit von 0.864309. Und auch im vierfachen Vergleich von AllD, WSLS, TFT und AllC kann sich WSLS durchsetzen, mit einer Wahrscheinlichkeit von 0.942697. (siehe Abb. 1)

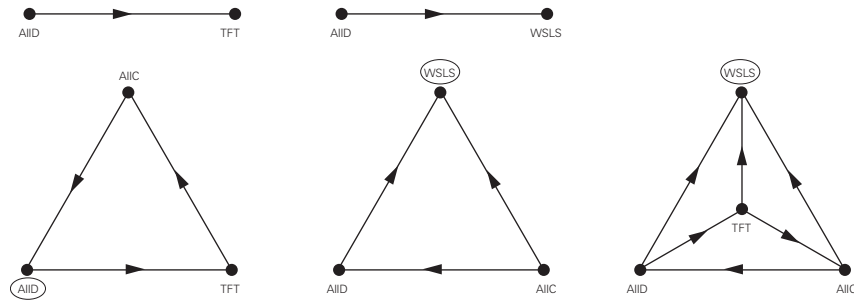


ABBILDUNG 1

- $b = 5, c = 2$: Für diese Parameter ist WSLS nicht die gleiche Gewinn bringende Strategie. Im Duell AllD gegen WSLS gewinnt hier eindeutig AllD mit einer Wahrscheinlichkeit von 0.960514, und auch wenn man noch AllC hinzufügt ändert sich daran nichts; wieder gewinnt AllD, diesmal mit einer

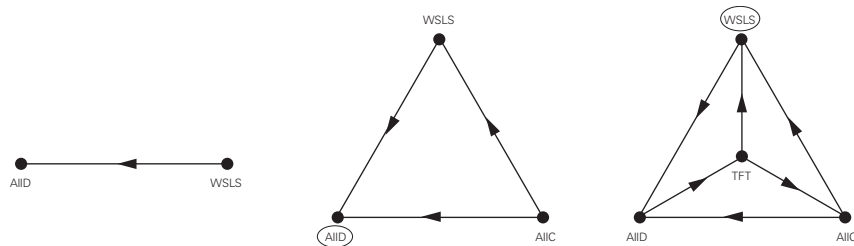


ABBILDUNG 2

gende Strategie. Im Duell AllD gegen WSLS gewinnt hier eindeutig AllD mit einer Wahrscheinlichkeit von 0.960514, und auch wenn man noch AllC hinzufügt ändert sich daran nichts; wieder gewinnt AllD, diesmal mit einer

Wahrscheinlichkeit von 0.960514. Wenn man jedoch zu diesen drei Strategien noch TFT hinzufügt, ändert sich die Verteilung sehr wohl. Auch wenn WSLS unter diesen Parametern nicht so eindeutig dominiert, so besitzt die stationäre Verteilung trotzdem die größte Wahrscheinlichkeit im Zustand WSLS, nämlich 0.568262. AllD wird immerhin auf 0.32541 geschrumpft. Hier hat TFT also eine eindeutig senkende Wirkung auf die Dominanz von AllD. (siehe Abb. 2)

BEISPIEL 17 (AllD-TFT-FBF-AllC). Hier werden die Strategien AllD, TFT, FBF und AllC gemeinsam unter einem frequenz-abhängigen Moran-Prozess mit Selektionsstärke $s = 0.1$ und Bevölkerungszahl $N = 100$ betrachtet.

- $b = 6, c = 1$: Für diese Parameter erscheint die Strategie Firm-But-Fair zunächst wie eine gute Strategie, denn sowohl im Duell mit AllD, als auch gegen TFT, kann sich FBF durchsetzen (gegen AllD hat der stationäre Vektor eine Wahrscheinlichkeit von 0.621451 im Zustand FBF gegen TFT sogar 0.99347).

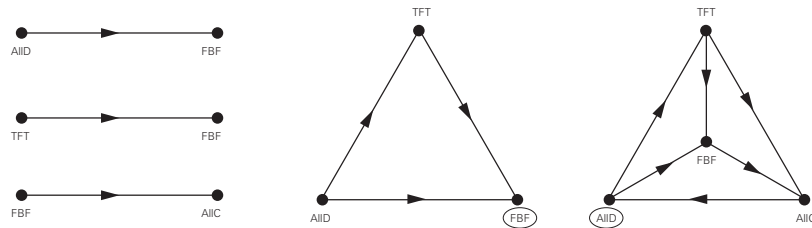


ABBILDUNG 3

Nur gegen AllC verliert FBF, hier hat die stationäre Verteilung die Wahrscheinlichkeit 0.989128 im Zustand AllC. Auch im dreifachen Vergleich mit AllD und TFT kann sich FBF durchsetzen (mit 0.903253). Doch wenn man alle vier Strategien gleichzeitig betrachtet, setzt sich doch AllD durch (mit 0.508834). Anscheinend reicht die Stärke von FBF nicht aus, um sich gegen mehrere Strategien durchzusetzen. Interessant bei diesem Beispiel ist auch, dass die Wahrscheinlichkeit für AllC gegen die anderen drei Strategien gar nicht so niedrig ausfällt: Mit 0.300074 ist sie immerhin die zweitgrößte. (siehe Abb. 3)

- $b = 5, c = 2$: Für diese Parameter ist der Gewinner noch eindeutiger AllD, denn obwohl sich FBF einzeln wieder gegen AllD und TFT durchsetzen kann, gewinnt AllD alle Spiele mit 3 Strategien bezüglich des stationären Vektors. Das wiederholte Gefangenendilemma mit allen vier Strategien AllD, TFT, FBF und AllC gewinnt ebenfalls AllD, diesmal mit einer stationären Wahrscheinlichkeit von 0.671677 im Zustand AllD. (siehe Abb. 4)

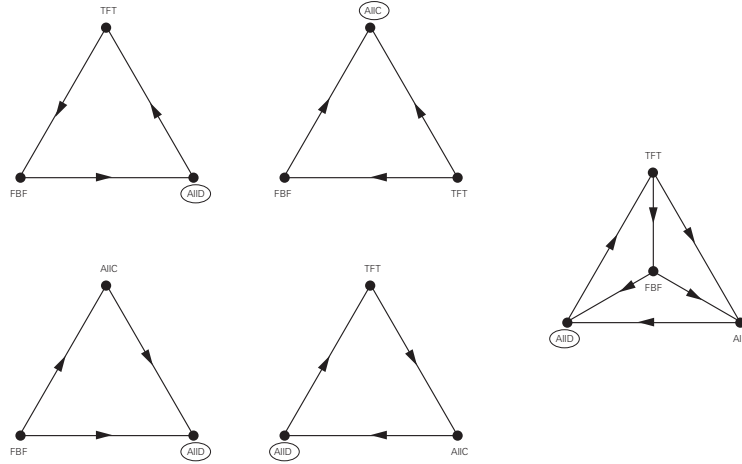


ABBILDUNG 4

4. Beispiele unter paarweisem Vergleich mit Fermi-Verteilung

In diesem Abschnitt werden Beispiele des wiederholten Gefangenendilemmas unter paarweisem Vergleich mit Fermi-Verteilung (siehe Kapitel 3) betrachtet.

BEISPIEL 18 (AllD- S_1 -TFT-FBF). Hier werden die Strategien AllD, S_1 , TFT und FBF unter einem paarweisen Vergleich betrachtet, wobei die inverse Temperatur $\beta = 1/10$ und die Populationsgröße $N = 100$. S_1 ist eine relativ unkooperative Strategie, die nur dann kooperiert, wenn beide Spieler in der Vorrunde defekt gespielt haben.

- $b = 6, c = 1$: Für diese Parameter ergibt sich für die drei Strategien S_1 -AllD-FBF eine geschlossene Bahn in genau dieser Reihenfolge.

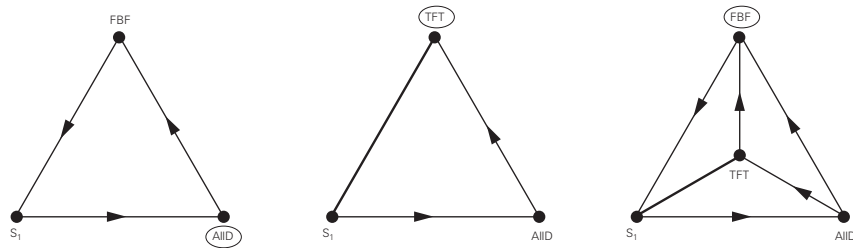


ABBILDUNG 5

Hier ist die Wahrscheinlichkeit der stationäre Verteilung im Zustand AllD mit 0.779437 am größten. Bei den drei Strategien AllD- S_1 -TFT hat TFT die größte Wahrscheinlichkeit der stationären Verteilung mit 0.852265. Wenn man alle vier Strategien zusammen betrachtet, kann sich dann aber doch FBF durchsetzen und zwar mit Wahrscheinlichkeit 0.422532. Die Ergänzung von TFT stärkt FBF und die Anwesenheit von FBF schwächt

wiederum TFT. Dieses Beispiel ist insofern interessant, als eine sehr unkooperative Strategie wie S_1 , eine sehr kooperative Strategie, wie FBF stärkt. (siehe Abb. 5)

- $b = 5, c = 2$ Für diese Parameter kann sich FBF auch im Vierergespann AllD- S_1 -TFT-FBF nicht durchsetzen. Hier gewinnt AllD bezüglich der stationäre Verteilung mit einer Wahrscheinlichkeit von 0.469633. (siehe Abb. 6)

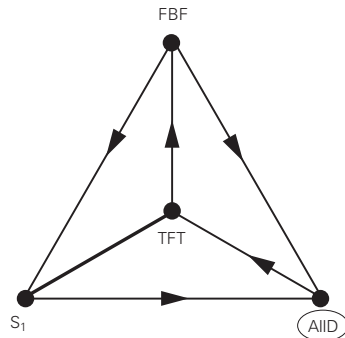


ABBILDUNG 6

BEISPIEL 19 (AllD-WSLS-FBF-AllC). Hier werden die Strategien AllD, WSLS, FBF und AllC unter einem paarweisen Vergleich mit Fermi-Verteilung, einer Bevölkerungsgröße von $N = 100$ und einer inversen Temperatur $\beta = 0.1$ untersucht.

- $b = 6, c = 1$:

Für diese Parameter ergibt sich eine geschlossene Bahn von AllC zu AllD zu FBF. Die Wahrscheinlichkeit der stationäre Verteilung ist hier für den Zustand AllD mit 0.91361 am größten. Nimmt man zu diesen drei Strategien noch WSLS hinzu, so löst sich diese Dominanz von AllD allerdings auf, und WSLS gewinnt bezüglich des stationären Vektors mit einer Wahrscheinlichkeit von 0.993305. (siehe Abb. 7)

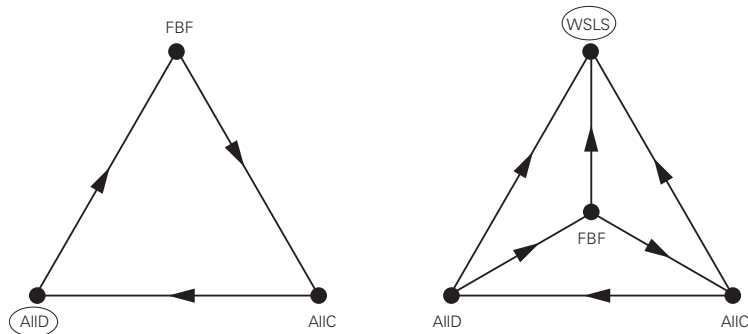


ABBILDUNG 7

- $b = 5, c = 2$: Für diese Parameter gilt diese Stärke von WSLS nicht mehr.

Hier gewinnt AllD immer, sowohl wenn man AllD nur mit einer anderen Strategie betrachtet, als auch mit zwei oder allen drei anderen. Im Vierervergleich gewinnt AllD schlussendlich bezüglich des stationären Vektors mit einer Wahrscheinlichkeit von 0.942858. (siehe Abb. 8)

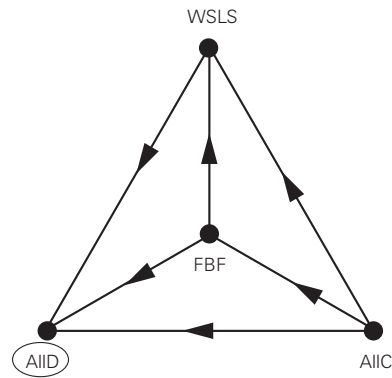


ABBILDUNG 8

Iteriertes Snowdriftgame

Wie schon weiter oben erwähnt, erklärt das Gefangenendilemma die in der Realität ständig gegenwärtige Kooperation oft nur unzureichend. Viel besser eignet sich hier das Snowdriftgame, wie in Kapitel 8, Abschnitt 2 beschrieben. Hier zahlt sich einseitige Kooperation eher aus als nicht zu kooperieren. Um die Auszahlungsmatrix ebenso wie vorhin beim Gefangenendilemma zu vereinfachen, drückt man die Auszahlungen nur mit den Parametern b und c aus. Hier sei angenommen, dass die Anstrengungen den Schnee wegzuschaufeln mit c bemessen sind, und der Gewinn durch das Freikommen und heimgelangen Können b beträgt. Daher sieht die Auszahlungsmatrix für die beiden Spieler folgendermaßen aus:

	schaufeln (C)	nicht schaufeln (D)
schaufeln (C)	$b - \frac{c}{2}$	$b - c$
nicht schaufeln (D)	b	0

(10.1)

1. Beispiele unter einem frequenz-abhängigen Moran-Prozess

In diesem Abschnitt werden einige konkrete Beispiele für verschiedene Parameter b und c und verschiedene Strategien unter einem frequenz-abhängigen Moran-Prozess (siehe Kapitel 2) betrachtet.

BEISPIEL 20 (AllD-WSLS-TFT-AllC). Die Strategien AllD, WSLS, TFT und AllC werden hier für das iterierte Snowdriftgame unter einem frequenz-abhängigen Moran-Prozess mit einer Bevölkerungsgröße von $N = 100$ und einer Selektionsstärke von $s = 0.1$ betrachtet.

- $b = 10, c = 2$:

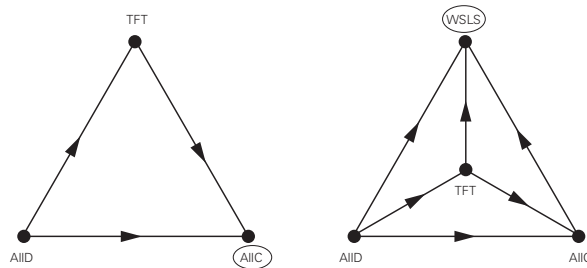


ABBILDUNG 1

Beim Snowdriftgame hat die ausschließlich kooperative Strategie AllC auch eine Chance. Sowohl AllD, als auch TFT verlieren hier gegen AllC. Daher setzt sich AllC auch unter den drei Strategien AllD, TFT und AllC mit

einer Wahrscheinlichkeit von 0.998335 in der stationären Verteilung durch. Doch auch hier ist WSLS eine fast unschlagbare Strategie, denn nimmt man diese zu den vorigen dreien hinzu, gewinnt WSLS mit Wahrscheinlichkeit 0.966586. (siehe Abb. 1)

- $b = 10, c = 9$: Auch wenn man die Kosten des Snowdriftgames auf 9 erhöht, ändert sich nicht sehr viel am dynamischen Verhalten, wenn alle vier Strategien mitspielen. Doch in den einzelnen Vergleichen, kann sich die unkooperative Strategie AllD gegen die immer kooperativen Strategie AllC mit einer Wahrscheinlichkeit von 0.999995 bezüglich der stationären Verteilung durchsetzen. Auch im Dreivergleich AllD-TFT-AllC kann sich AllD bezüglich der stationären Verteilung behaupten. Wie auch schon beim wiederholten Gefangenendilemma, besitzt AllD für den Fall, dass alle drei Strategien mitspielen mit 0.542584 die größte Wahrscheinlichkeit in der stationären Verteilung. Nimmt man allerdings hier WSLS hinzu, ändert sich das Bild wieder zu dem des vorigen Beispiels mit Kosten $c = 2$ und WSLS gewinnt mit Wahrscheinlichkeit 0.975604. (siehe Abb. 2)

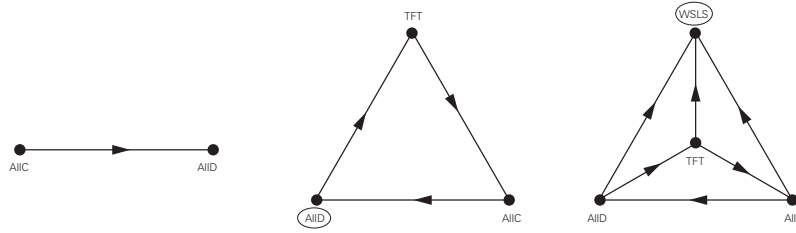


ABBILDUNG 2

BEISPIEL 21 (AllD-TFT-FBF-AllC). Hier werden die Strategien AllD, TFT, FBF und AllC mit einer Populationsgröße $N = 100$ und einer Selektionsstärke von $s = 0.1$ betrachtet.

- $b = 3, c = 2$:

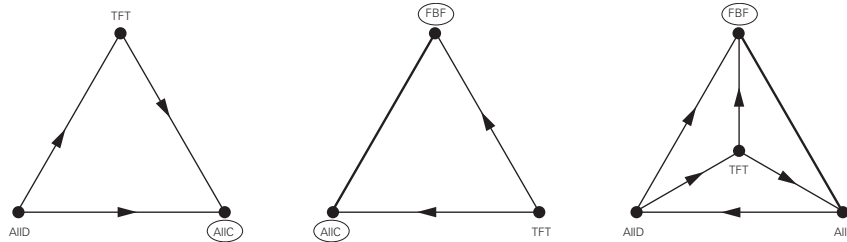


ABBILDUNG 3

Auch für diese Strategiekombination hat ein nicht kooperatives Verhalten kaum eine Chance. Jedoch kann sich auch hier die rein kooperative Strategie AllC insgesamt nicht durchsetzen. Sie hat zwar im dreifachen Vergleich mit AllD und TFT mit einer Wahrscheinlichkeit von 0.491997 den

größten Wert in der stationären Verteilung und weist im Dreiervergleich in der stationären Verteilung mit TFT und FBF, gemeinsam mit FBF, den gleichen größten Wert 0.475244 auf, wenn man allerdings die Strategie FBF ergänzt, senkt diese, ebenso wie WSLS im vorigen Beispiel, die Stärke von AllC. In diesem Fall hat FBF bezüglich der stationären Verteilung die größte Wahrscheinlichkeit mit 0.612313. (siehe Abb. 3)

- $b = 10, c = 8$: Auch mit diesen Parametern ändert sich das Bild wenig. Der einzige Unterschied zu dem Beispiel mit den Parametern $b = 3$ und $b = 2$ liegt darin, dass im Vergleich AllD-TFT-AllC, die Strategie AllD mit einer Wahrscheinlichkeit von 0.533548 vorne liegt. Ansonsten bleiben die Dynamiken gleich. (siehe Abb. 4)

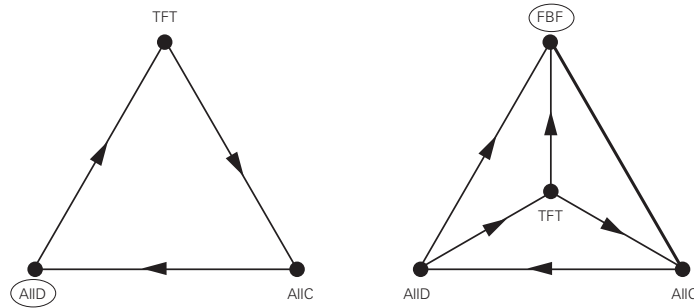


ABBILDUNG 4

2. Beispiele unter einem paarweisen Vergleich mit Fermi-Verteilung

In diesem Abschnitt werden Beispiele des Snowdriftgame mit verschiedenen Parametern unter einem paarweisen Vergleich mit Fermi-Verteilung betrachtet. Interessant hierbei ist, dass man den Prozess auch mit einer sehr großen Selektionsrate betrachten kann.

BEISPIEL 22 (AllD-WSLS-TFT-FBF). Unter einem paarweisen Vergleich mit Fermi-Verteilung werden die Strategien AllD, WSLS, TFT und FBF mit einer Bevölkerungsgröße $N = 100$ betrachtet.

- $b = 3, c = 2, \beta = 0.01$: In diesem Fall ergibt sich, dass WSLS verglichen mit AllD, TFT und FBF im stationären Vektor jeweils eine größere Wahrscheinlichkeit aufweist (0.617748, 0.560945 und 0.562177). FBF kann sich hingegen auch gegen AllD und TFT durchsetzen, mit jeweils einer Wahrscheinlichkeit von 0.617748 beziehungsweise 0.560945. In der Dreierkonstellation AllD-TFT-FBF hat FBF relativ knapp vor TFT mit 0.415205 die größte Wahrscheinlichkeit. Bei AllD-WSLS-FBF besitzt, auch ziemlich knapp, WSLS mit 0.416465 die größte Wahrscheinlichkeit. Wenn man alle vier Strategien gegeneinander spielen lässt, gewinnt WSLS bezüglich der stationären Verteilung mit 0.313566, wobei sowohl TFT als auch FBF Werte in ähnlicher Größenordnung besitzen. (siehe Abb. 5)

- $b = 3, c = 2, \beta = 4$: Diese Änderung in der Selektionsstärke beeinflusst die Dynamiken zwischen den Strategien nicht. Sie werden dadurch nur eindeutiger. Für diese Parameter liegt durch eine so große Selektion fast jede stationäre Verteilung, die bei einer Selektionsstärke von $\beta = 0.01$ größtmäßig dominiert hat, beinahe bei 1. Eine höhere Selektionsrate verstärkt also die Dynamik. (siehe Abb. 5)

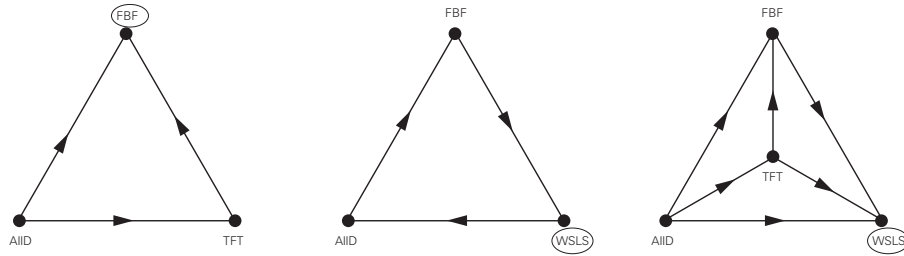


ABBILDUNG 5

Zusammenfassend kann man über die Dynamiken des Snowdriftgame sagen, dass kooperative, aber gerechte und fehlerausbessernde Strategien klar im Vorteil sind. Für die unkooperative Strategie AllD ist es beinahe unmöglich sich durchzusetzen. Allerdings gelingt dies auch der ausschließlich kooperativen Strategie AllC nicht. Die, in den für diese Arbeit untersuchten Beispielen, erfolgreichste Strategie ist die schon im wiederholten Gefangenendilemma sehr erfolgreiche Strategie WSLS. In dieser Arbeit konnte für beide Spiele keine ähnlich erfolgreiche kooperative Strategie gefunden werden.

Literaturverzeichnis

- [1] P. Altrock and A. Traulsen. Fixation times in evolutionary games under weak selection. *New Journal of Physics*, 11(013012), 2009.
- [2] T. Antal and I. Scheuring. Fixation of Strategies for an Evolutionary Game in Finite Populations. *Bulletin of Mathematical Biology*, 68:1923–1944, 2006.
- [3] R. Axelrod. *The Evolution of Cooperation*. BasicBooks, 1984.
- [4] D. Fudenberg and D. K. Levine. *The Theory of Learning in Games*. The MIT Press, 1998.
- [5] C. Hauert and M. Doebell. Spatial structure often inhibits the evolution of cooperation in the snowdrift game. *Nature*, 428:643–646, 2004.
- [6] C. Hilbe. Wiederholte Spiele mit Fehlern. Master’s thesis, Universität Wien, 2008.
- [7] J. Hofbauer and K. Sigmund. *Evolutionary Games and Population Dynamics*. The Press Syndicate of the University of Cambridge, 1998.
- [8] M. J. Holler and G. Illing. *Einführung in die Spieltheorie*, volume 5. Springer, 2003.
- [9] L. Imhof, D. Fudenberg, and M. Nowak. Evolutionary cycles of cooperation and defection. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 102(31):10797–10800, August 2005.
- [10] L. Imhof, D. Fudenberg, and M. Nowak. Tit-for-tat or win stay, lose shift? *Journal of Theoretical Biology*, 247:574–580, 2007.
- [11] L. Imhof and M. Nowak. Evolutionary game dynamics in a Wright-Fisher process. *Journal of Mathematical Biology*, 52(5):667–681, Mai 2006.
- [12] M. Kandori, G. Mailath, and R. Rob. Learning, Mutation, and Long Run Equilibria in Games. *Econometrica*, 61(1):29–56, Jänner 1993.
- [13] R. Kümmerli, C. Colliard, N. Fiechter, B. Petitpierre, F. Russier, and L. Keller. Human cooperation in social dilemmas: comparing the Snowdrift game with the Prisoner’s Dilemma. *Proceedings of the Royal Society B*, 274:2965–2970, 2007.
- [14] A. Mehlmann. *Strategische Spiele für Einsteiger*. Vieweg, 2007.
- [15] U. Müller, editor. *Evolution und Spieltheorie*. Oldenbourg, 1990.
- [16] M. Nowak, A. Sasaki, C. Taylor, and D. Fudenberg. Emergence of cooperation and evolutionary stability in finite populations. *Nature*, 428:646 – 650, April 2004.
- [17] M. A. Nowak. *Evolutionary Dynamics - Exploring the Equations of Life*. The Belknap Press of Harvard University Press, 2006.
- [18] H. Ohtsuki, P. Bordalo, and M. Nowak. The one-third law of evolutionary dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, 249:289–295, 2007.
- [19] E. Seneta. *Non-negative Matrices and Markov Chains*. Springer, 2 edition, 1981.
- [20] C. Taylor, D. Fudenberg, A. Sasaki, and M. Nowak. Evolutionary Game Dynamics in Finite Populations. *Bulletin of Mathematical Biology*, 66:1621–1644, 2004.
- [21] C. Taylor, Y. Iwasa, and M. Nowak. A symmetry of fixation times in evolutionary dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, 243:245–251, 2006.
- [22] A. Traulsen and C. Hauert. Stochastic evolutionary game dynamics. *Reviews of Nonlinear Dynamics and Complexity*, II, 2009.
- [23] A. Traulsen, M. Nowak, and J. Pacheco. Stochastic dynamics of invasion and fixation. *Physical Review E*, 74:011909, 2006.
- [24] A. Traulsen, M. Nowak, and J. Pacheco. Stochastic payoff evaluation increases the temperature of selection. *Journal of Theoretical Biology*, 244(2):349–356, 2007.

- [25] A. Traulsen, J. Pacheco, and M. Nowak. Pairwise comparison and selection temperature in evolutionary game dynamics. *Journal of Theoretical Biology*, 246:522–529, 2007.
- [26] A. Traulsen, A. Sengupta, and M. Nowak. Stochastic evolutionary dynamics on two levels. *Journal of Theoretical Biology*, 235:393–401, 2005.
- [27] J. von Neumann and O. Morgenstern. *Theory of games and economic behaviour*. Princeton Univ. Press, 2. edition, 1947.

Abstract

Diese Arbeit behandelt evolutionäre Spieldynamiken in endlichen Populationen. Der größte Unterschied zwischen der Betrachtung evolutionärer Spieldynamiken in endlichen und in unendlichen Populationen liegt darin, dass in endlichen Populationen ein selektiver Vorteil allein nicht auch eine absolute Dominanz definiert. Im ersten Teil werden ausgewählte stochastische Prozesse, die solche evolutionären Spieldynamiken beschreiben, definiert und bezüglich ihres Langzeitverhalten analysiert. Die stationäre Verteilung der Übergangsmatrizen spielt dabei eine große Rolle, da die einzelnen Werte als mittlere Zeitanteile interpretiert werden können, die der Prozess in einem bestimmten Zustand verbringt. Daher ist es wichtig zu untersuchen für welche Strategie der Eintrag des stationären Vektors am größten ist. Diese interpretiert man als die erfolgreichste Strategie unter den miteinander Vergleichenen. Im zweiten Teil der Arbeit werden ausgewählte Spiele vorgestellt und die Klasse der Memory-1-Strategien beschrieben. Der Vergleich dieser Strategien erfolgt durch konkrete Beispiele anhand des wiederholten Gefangenendilemmas und Snowdriftgames und der Spieldynamiken aus dem ersten Teil. Ziel ist es die erfolgreichsten Strategien aufzuzeigen.

Lebenslauf

PERS. DATEN	• Geboren am 6. Dezember 1984 in Wien • Staatsbürgerschaft: Österreich
AUSBILDUNG	Universität Wien, Wien Diplomstudium Mathematik • Schwerpunkt Biomathematik • Diplomarbeit: <i>Evolutionäre Spieldynamiken in endlichen Populationen</i> • Juli 2009: Abschluss des zweiten Studienabschnittes • Februar 2006 - Juli 2006: Auslandssemester an der Università degli Studi di Padova, Italien • Jänner 2006: Abschluss des ersten Studienabschnittes • Oktober 2003: Beginn des Studiums Wirtschaftsuniversität Wien, Wien Bachelorstudium Wirtschafts- und Sozialwissenschaften • Oktober 2006: Beginn des Studiums Medizinische Universität Wien, Wien Diplomstudium Humanmedizin • Februar 2005: Abbruch des Studiums • Oktober 2004: Beginn des Studiums Piaristengymnasium, Wien VIII • Juni 2003: Reifeprüfung • Fachbereichsarbeit (FBA) im Fach Mathematik: <i>Null und unendlich: Mathematisch-historische Betrachtung zweier komplementärer Begriffe</i>