

## 8. Evolution (Teil II): Koevolution

- Darwinsche Evolution bedeutet zunächst einmal Konkurrenz
- wie können mehrere Arten gemeinsam evolvieren?
- was passiert, wenn die Arten ihre Fitnesslandschaften gegenseitig ändern?
- wie lässt sich die Zunahme der Diversität, z.B. in Tierra-Läufen, erklären?

Beispiel: Evolution von Verhalten

Das iterierte Gefangenendilemma (Tucker 1950)

*Zwei eines Verbrechens Verdächtige, A und B, werden gefangengehalten ohne Möglichkeit, miteinander zu kommunizieren.*

*A erhält das Angebot: wenn er gegen B aussagt, kommt er mit einer Bewährungsstrafe frei, während B (wenn er nichts aussagt) zu 5 Jahren Gefängnis verurteilt wird.*

*B analog.*

*Wenn beide sich gegenseitig verraten und gegeneinander aussagen, erhalten beide 4 Jahre Gefängnis.*

*Wenn beide nichts aussagen (= miteinander kooperieren), können sie nur zu 2 Jahren Gefängnis verurteilt werden.*

Gewinnmatrix:

		Spieler B	
		Kooperation	Verrat
Spieler A	Kooperation	(3; 3)	(0; 5)
	Verrat	(5; 0)	(1; 1)

- über das "richtige" Verhalten in der Einzelsituation lässt sich keine klare Aussage machen
- bei Iteration des Spiels kann der Spieler auf die "Züge" (Kooperation oder Verrat) reagieren und sein Verhalten danach richten

Robert Axelrod (Politikwissenschaftler aus Michigan): "Turniere" von Computerprogrammen, die das iterierte Gefangenendilemma gegeneinander spielen

auch GA wurden eingesetzt, um erfolgreiche Strategien zu evolvieren

Ergebnis:

- oft gewinnt "Tit for Tat" (wie du mir, so ich dir) – mit Kooperation als erster Zug
- dies hängt aber stark davon ab, welche anderen Strategien noch in der Population verbreitet sind – wechselseitige Beeinflussung der Fitnesslandschaften
- es sind sehr komplexe Strategien möglich

Spieltheorie:

Begriff des *Nash-Gleichgewichts* (nach John F. Nash jr., 1950)

**Nash-Gleichgewicht:** Ein Strategienpaar ist ein Nash-Gleichgewicht, wenn X's Entscheidung für die gegebene Entscheidung von Y optimal ist *und* Y's Entscheidung für die gegebene Entscheidung von X optimal ist.

⇒ Gleichgewicht mit "individuell-rationalen" Erwartungen:  
solange der andere bei seiner Strategie bleibt, gibt es keinen (Gewinn-) Anreiz, von der eigenen Wahl abzuweichen

Beim iterierten Gefangenendilemma:

- "beide üben Verrat" ist Nash-Gleichgewicht
- aber: "beide kooperieren" bringt mehr Gewinn – "kollektiv rationale Strategie"

Übertragung des Begriffs "Nash-Gleichgewicht" auf die Ökologie:

Begriff der "*evolutionär stabilen Strategie*" (ESS)  
(John Maynard Smith 1971)

Zwischen mehreren Arten liegt eine ESS vor, wenn bei Abweichung einer Art von ihrer Strategie (während die anderen ihre Strategien beibehalten) die Fitness dieser Art abnimmt.

## Beispiel: Symbiose

extreme Form: Endosymbiose (Mitochondrien – Archaeobakterien, seit 1 Milliarde Jahren stabil in Eukaryontenzellen integriert)

Gegensätzliche Situation:

es gibt immer eine Art, die ihre Fitness noch verbessern kann auf Kosten einer anderen

– alle Arten sind ständig gezwungen, ihre Strategien zu ändern, um ihre Fitness *mindestens zu halten*

("evolutionäres Wettrüsten")

Bezeichnung dieser Situation:

"Rote-Königin-Effekt" (Lee Van Valen, Paläontologe)

nach der Roten Königin aus *Alice im Wunderland*:

"Du musst so schnell laufen wie du kannst, um am selben Ort zu bleiben"

⇒ Genotypen sind in ständiger Veränderung (chaotisches Regime)

Fitnesslandschaft ändert sich ständig; die Populationen "laufen den Gipfeln hinterher"

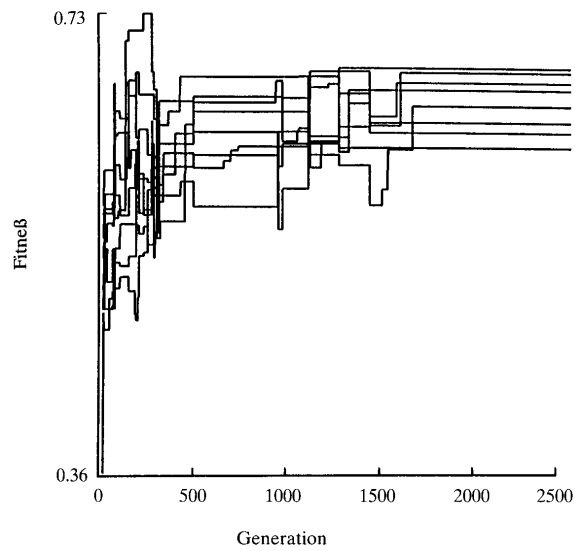
Modell zum Studium der Koevolution:

Variante der *NK*-Fitnesslandschaften (Kauffman 1995)

- 25 "Arten" sind in einem Gitter angeordnet
- jede Art hat ein Genom mit  $N$  Genen (entspr.  $N$  Merkmalen), mit 0 oder 1 belegt
- jedes Merkmal liefert einen Fitnessbeitrag, der auch noch von  $K$  anderen Merkmalen derselben Art *und* von je  $C$  Merkmalen von  $S$  benachbarten Arten im Gitter abhängt
- jede Art wird so behandelt, als bestünde ihre Population aus genetisch identischen Individuen
- jede Art hat in jeder Generation Gelegenheit zu einem adaptiven Schritt durch Punktmutation (nur, wenn diese den Fitnesswert der Art verbessert)

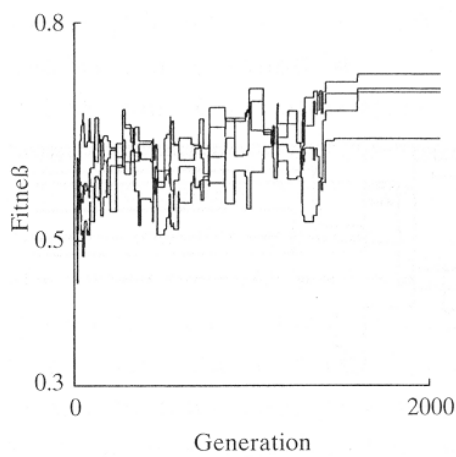
# Ergebnisse:

$N = 24$   $K = 13$  Benachbart  $C = 1$  Populationen = 8



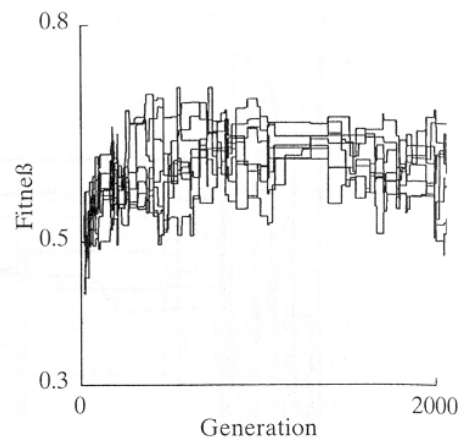
evolutionär stabile Strategie

$N = 24$   $C = 2$   $S = 4$



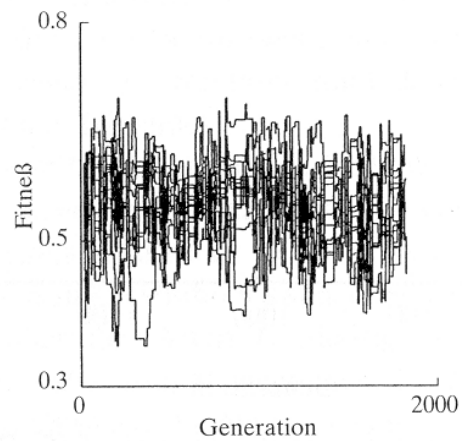
a

$N = 24$   $C = 2$   $S = 8$



b

$N = 24$   $C = 2$   $S = 16$



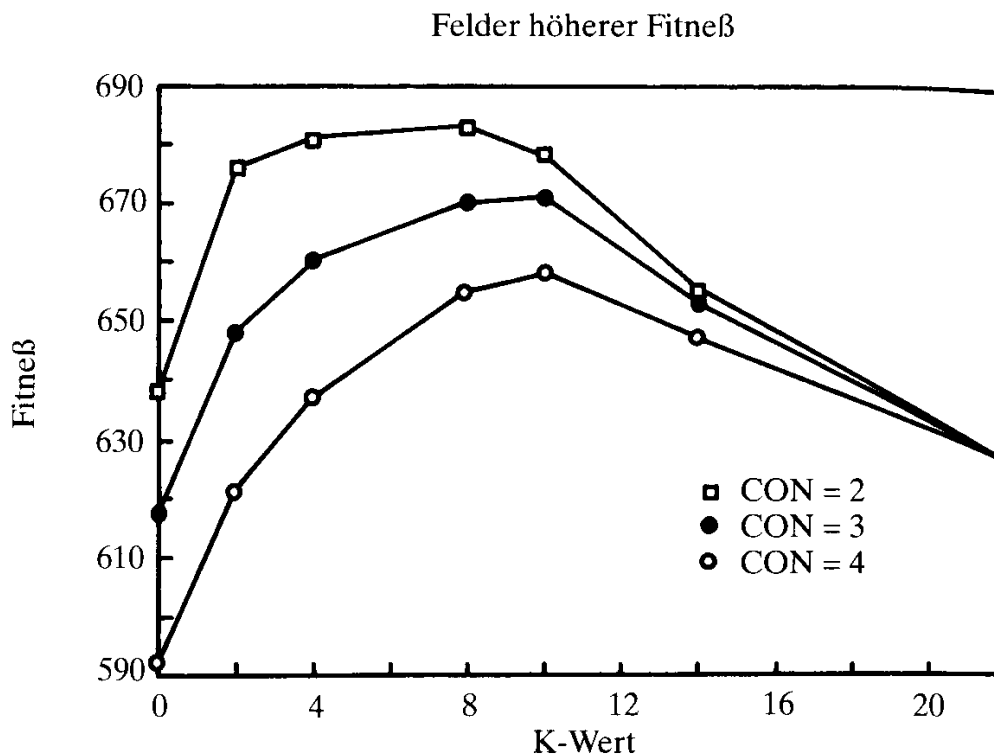
c

b und c: Rote-Königin-Effekt

ESS-Regime wird erreicht, wenn

- Anzahl  $K$  der epistatischen Kopplungen innerhalb der Arten hoch (beachte: Gegensatz zur Stabilität bei Einzel-Netzwerken!)
- Anzahl  $C$  der Kopplungen zwischen den Arten niedrig
- Anzahl  $S$  der gekoppelten Arten niedrig

Höchste mittlere Fitness wird erreicht auf einer *mittleren Position* auf der Ordnung-Chaos-Achse für diese Parameter:



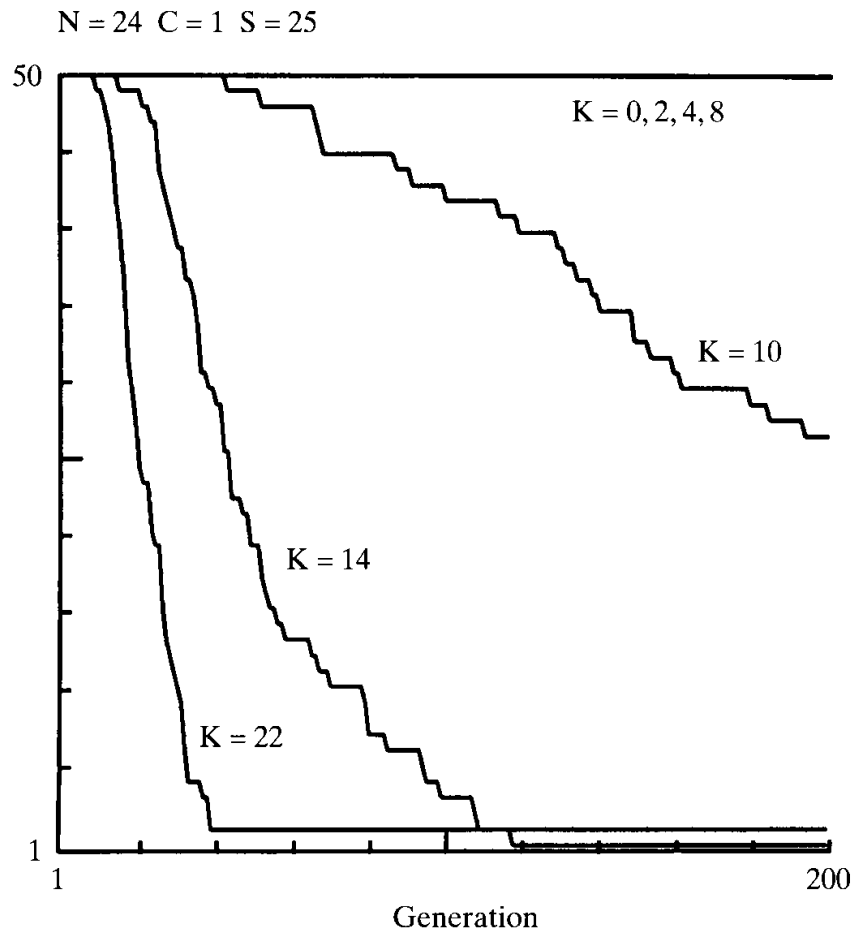
(25 Arten, Gitter-Nachbarschaft,  $N = 24$ ,  $C = 1$ , CON = Anzahl der benachbarten Arten: im Inneren des Gitters 4, am Rand 3, an den Ecken 2)

systematische Versuche, um den "Chaosrand" herauszufinden:

Simulationsläufe mit mehreren Modell-Ökosystemen

Anteil der noch nicht in ESS eingefrorenen Ökosysteme wird gegen die Generationszahl aufgetragen

Parameter  $K$  wird variiert:



⇒ Rand des Chaos bei ca.  $K = 10$

### *Evolution der Koevolution:*

- weiteres Experiment
- jede Art kann jetzt ihr epistatisches Kopplungsniveau  $K$  ändern (durch Mutation,  $K \pm 1$ )
- eine zufällig ausgewählte Art kann eine Kopie von sich selbst aussenden und in die Nische einer anderen Art "eindringen" (vgl. "Kampf" in LindEvol)
- Arten können aussterben

### Ergebnis:

System evolviert gegen einen optimalen  $K$ -Wert, bei dem die mittlere Fitness am höchsten und die mittlere Extinktionsrate am niedrigsten ist

Beispiel: Diagramm, das mehrere Modell-Läufe zusammenfasst  
(Kauffman 1995, S. 345):

