

ეკოლუციურად მდგრადი სტრატეგიების ურთიერთობები ეკოლუციურ ეკოლოგიაში

ბელთაძე გ.

საქართველოს ტექნიკური უნივერსიტეტი

ანოტაცია: განხილულია ეკოლუციურ ეკოლოგიაში განსხვავებული ცოცხალი ორგანიზმების გადარჩენის და გამრავლების პრობლემა, თუ როგორ ურთიერთქმედებებით ახერხებენ ზოგიერთი ორგანიზმები გამრავლებას და შეგუებას გარემოსთან. ორგანიზმებს შორის ურთიერთქმედებები აღიწერება ეკოლუციური თამაშების თეორიის გამოყენებით, რომელიც თამაშთა მათემატიკური თეორიის ახალი დარგია. აღმოჩნდა, რომ პოპულაციას ექვემდებარება ეკოლუციურად მდგრადი სტრატეგია (სახეობა), რომელზეც პოპულაციაში ვერ გაიმარჯვებს ვერცერთი სხვა სტრატეგია (სახეობა), რადგან მისი შემგუებლობა უფრო ნაკლებია მდგრად სტრატეგიასთან შედარებით.

საკვანძო სიტყვები: ეკოლუციური ეკოლოგია, ეკოლუციური თამაშთა თეორია, სახეობები, პოპულაცია, ეკოლუციურად მდგრადი სტრატეგიები.

ეკოლუციური ეკოლოგია არის ეკოლოგიის დარგი, რომელიც ყურადღებას ამახვილებს პლანეტის სხვადასხვა სახეობის შესწავლაზე, მათი გარემოსთან ადაპტაციისა და მათზე გავლენის თვალსაზრისით. იგი სახეობების ეკოლუციის შესასწავლად განიხილავს იმ გზას, რომლითაც გარემო განსაზღვრავს გარკვეული ორგანიზმების გავრცელებას ან გადაშენებას. ამისათვის ეკოლუციური ეკოლოგია ფოკუსირებულია ადაპტაციის პროცესების აღწერაზე, რაც შესაძლებელი გახდა წლების განმავლობაში მომხდარი გენეტიკური ცვლილებების და იმ მექანიზმების წყალობით, რომლებმაც ხელი შეუწყო ორგანიზმების გადარჩენას და გამრავლებას მუდმივად ცვალებად გარემოში. ამ დარგის ერთ-ერთი მთავარი კითხვა არის ის, თუ როგორ მოახერხებს გარკვეულმა ცოცხალმა სახეობებმა განვითარება და შეგუება თავიანთ გარემოსთან, ხოლო ზოგიერთი სახეობა რატომ გადაშენდა საბოლოოდ. ეკოლუციონერი ეკოლოგების მიზანია შეისწავლონ ქცევითი რთული ურთიერთქმედებები როგორც განსხვავებულ სახეობებს შორის, ისე სახეობებსა და ფიზიკურ გარემოს შორის სა-არსებო რესურსების მისაღებად. ასეთი ურთიერთობები ცვალებადია და მას აქვს განსხვავებული სახეები: ანტაგონისტური; არაანტაგონისტური (კონკურენტული); კო-ოპერატიული; ექსპლოატაციისა და **ალტრუიზმის** (სხვებისადმი უანგარო სამსახური პირადი ინტერესების ნაცვლად). ყოველი ურთიერთქმედება რთულად აისახება: თითოეული ორგანიზმის მიერ წარმოებს ენერჯის ინვესტიციის ჩადება როგორც დაპირისპირებაში, ისე თანამშრომლობაში რესურსის მოპოვებისათვის. ცხადია, ენერჯის დახარჯვა და რესურსის ვერმოპოვება ძვირი ჯდება, რადგან დახარჯული ენერჯია ორგანიზმისათვის ღირებულებაა, ხოლო რესურსი კი წარმოადგენს სარ-გებლიანობას. აღნიშნული ღირებულების შეფარდება მიღებულ სარგებელთან განსაზღვრავს ორგანიზმის მიერ მიღებულ წმინდა მოგებას ან ზარალს და ამ მნიშვნელობას ეწოდება მოგება. ურთიერთქმედების განსხვავებულ, დაპირისპირების ან კოოპერატიულ სტრატეგიებს მივყავართ განსხვავებულ მოგებამდე. ეკოლუციონერი ეკოლოგები ამ სტრატეგიებს განიხილავენ, როგორც ორგანიზმის ხილული მახასიათებლების ერთობლიობას (**ფენოტიპებს**), რომლებიც

წარმოადგენენ მისი გენების გამოხატულებას და მის გარშემო არსებულ გარემოსთან ურთიერთქმედებასაც. ყველაზე წარმატებული ორგანიზმები მაქსიმალურად ზრდიან თავიანთ მოგებებს და იზრდება მათი გამრავლების უნარიც. ასე რომ, ურთიერთქმედების საუკეთესო სტრატეგიის მქონე ორგანიზმს აქვს სიცოცხლის ყველაზე ჯანმრთელი წესი (**ფიტნესი**). ვინაიდან ურთიერთქმედების სტრატეგია (**ფენოტიპი**) შეიძლება პირდაპირ კავშირში იყოს ფიტნესთან, ბუნებრივი შერჩევის პირობებში სასურველი იქნება ოპტიმალური სტრატეგიის პოვნა.

ორგანიზმებს შორის ანტაგონისტური, კონკურენტული ან კომპრომისული სტრატეგიით ურთიერთობები შეიძლება განვიხილოთ თამაშთა მათემატიკური თეორიის გამოყენებით, როგორც რამდენიმე მოთამაშის თამაში ოპტიმალური და სამართლიანი გადაწყვეტილებების მიღების თვალსაზრისით. ვინაიდან ბიოლოგი-ურ ურთიერთქმედებაში მონაწილეობს ორი ან მეტი გადაწყვეტილების მიმღები პირი, რომლებსაც გააჩნიათ ქმედების 1-ზე მეტი სტრატეგიები, ამიტომ ბიოლო-გები იყენებენ მე-20 საუკუნის ბოლო მეოთხედში ჩამოყალიბებულ თამაშთა თეორიის ახალ მიმართულებას - **ევოლუციური თამაშების თეორიას** ურთიერთქმედების ევოლუციური შედეგების გასარკვევად. თამაშთა თეორია წარმოადგენს მათემა-ტიკის იმ დარგს, რომელიც იკვლევს რამდენიმე ინდივიდის ურთიერთქმედების მოსალოდნელ შედეგებს, რომლებშიც თითოეული ცალკეული ინდივიდის მოგება დამოკიდებულია, როგორც ინდივიდუალური სტრატეგიის არჩევაზე, ისე სხვა მონაწილეების მიერ არჩეულ სტრატეგიებზეც [1]. თითოეული ინდივიდი - მოთამაშე ვერ აკონტროლებს დანარჩენების გადაწყვეტილებებს. თამაშთა თეორიის დიდი ნაწილი სწავლობს რაციონალური გადაწყვეტილებების მიმღებ ადამიანთა ურთიერთქმედებებს. თამაშთა კლასიკური თეორიისაგან განსხვავებით, ევოლუციური თამაშების თეორია იკვლევს დიდი ერთგვაროვანი ჯგუფების ქცევას, ასევე ინდივიდების (ან ორგანიზმების, ან სახეობების, ან აგენტების, ან მუტანტების) **პოპულაციას** (ერთი სახეობის იმ ინდივიდთა ერთობლიობას, რომლის მრავალი თაობა ერთსა და იმავე ტერიტორიაზე ცხოვრობს) ერთგვაროვან, მრავალჯერად გამეორებად კონფლიქტურ სიტუაციებში. ამასთან, ევოლუციურ თეორიაში თამაშთა კლასიკური თეორიისაგან განსხვავებით, სტრატეგია განიხილება სხვა შინაარსით: სტრატეგია, იგივე ევოლუ-ციური სტრატეგია არის ქცევის ტიპი. თითოეულ სტრატეგიას იყენებს მოთამაშეთა გარკვეული სიმრავლე. ევოლუციური პროცესების შედეგად ქცევა ფორმირდება იმგვარად, რომ ინდივიდები ნაწილდება სტრატეგიების მიხედვით ისე, რომ ეს განაწილება შეესაბამება ნემის წონასწორობის მდგომარეობას. ამავე დროს, სტრატე-გიები ვითარდება თამაშის მრავალჯერ გამეორების განმავლობაში. რაც შეეხება მო-გების ფუნქციას და მოგებას, ის ახასიათებს ცალკეული სტრატეგიების ანუ ცალკეულ მოთამაშეთა სიმრავლეების წარმატებებს და არა ურთიერთქმედების ცალკეული მონაწილის წარმატებებს. მოგება არის **სუროგატი** (შემცვლელი) ფიტნესისათვის. თამაშის მოგების მატრიცის საფუძველზე განსაზღვრული სტრატეგიების სათანადო შეფასება გვიჩვენებს, რომ მოთამაშეთა სტაბილური წონასწორობის მოგებები შეიძლება მიღწეული იქნეს ბუნებრივი გადარჩევის გზით - ევოლუციური თამაშთა თეორიის მნიშვნელოვანი მახასიათებლით. უფრო მეტიც, სტაბილური წონასწორობა ხელ-

საყრელია თანამშრომლობისათვის და ალტრუიზმისათვის, რომელიც ემსახურება ევოლუციური პროცესებით ყველაზე გამძლე სახეობის გადარჩენას.

ევოლუციური თეორიის საფუძველია ევოლუციური პრინციპი და ჩარლზ დარვინის ბუნებრივი გადარჩევის პრინციპი. ევოლუციური პრინციპის თანახმად, ტიპობრივ, მრავალჯერად გამეორებად ურთიერთქმედებებში ქცევა არის ქცევის ფორმირების ევოლუციური პროცესის შედეგი. ბუნებრივი გადარჩევის პრინციპი არსებობისათვის ბრძოლის შედეგია და არის ძირითადი ევოლუციური პროცესი, რომლის დროსაც გადარჩებიან და შთამომავლობას ტოვებენ უპირატესად ის ინდივიდები, რომლებსაც სასარგებლო მემკვიდრული ცვალებადობა აღმოაჩნდებათ მოცემულ გარემო პირობებში. დარვინმა დაამტკიცა, რომ ბუნებრივი გადარჩევა ევოლუციური პროცესის უმთავრესი ფაქტორია ბუნებაში, ხოლო ხელოვნური გადარჩევა ასეთივე მნიშვნელოვან როლს ასრულებს ცხოველთა ჯიშებისა და მცენარეთა სახეობების შექმნისათვის.

ევოლუციურ თეორიაში კოლექტიური ქცევის მოდელების აგებისათვის გამოიყენება ორი ძირითადი მიდგომა: ოპტიმიზაციური და ევოლუციური. ოპტიმიზაციური მიდგომით ქცევის ფორმირების ევოლუციური პროცესი ცხადი სახით არ განიხილება, შეირჩევა ოპტიმალურობის კრიტერიუმი (მაგალითად, ნეშის კრიტერიუმი, ევოლუციურად მდგრადი სტრატეგია და სხვ.), რომელიც დაახასიათებს ამ პროცესის წონასწორულ სტატიკურ მდგომარეობას. ასეთი კრიტერიუმიდან და მოგების ფუნქციის სახიდან გამომდინარე, სტრატეგიებით შესაძლო განაწილებათა სიმრავლეზე ფორმირდება ექსტრემალური ამოცანა და იძებნება მისი ამონახსნი. იგულისხმება, რომ ევოლუციური პროცესის შედეგად ფორმირდება ამ ამონახსნის შესაბამისი კოლექტიური ქცევა.

წონასწორობის ცნება ევოლუციურ თამაშთა თეორიაში პირველად შემოიტანილ იქნა ინგლისელი ბიოლოგის მეინარდ სმიტის მიერ 1982 წელს წიგნში „ევოლუცია და თამაშთა თეორია“. აქ ნეშის წონასწორობას ექვემდებარება პოპულაციის ევოლუციურად მდგრადი სტრატეგია. მათემატიკური ფორმულირების საფუძველზე ვიტყვით, რომ ასე ეწოდება პოპულაციის ისეთ ძირითად სტრატეგიას (სახეობას), რომელზეც პოპულაციაში ვერ გაიმარჯვებს ინდივიდების ვერცერთი სხვა მცირე სტრატეგია (სახეობა), ვინაიდან მისი საშუალო შემგუებლობა არ შეიძლება გაუმჯობესდეს, ის უფრო ნაკლებია (ანუ მათ არ შეუძლიათ გავრცელდეს პოპულაციაში), ვიდრე ძირითადი სტრატეგიის შემგუებლობა. პოპულაციურ თამაშში ზოგადი სახის მოგების ფუნქციისათვის ნეშის წონასწორობა შეიძლება არ არსებობდეს. ზოგიერთი კონკრეტული კლასის თამაშებში კი ისინი შეიძლება აღმოჩნდეს ბევრი, რომელთა უმრავლესობა არამდგრადია. ამიტომ ასეთ თამაშებში განიხილება ოპტიმალურობის სხვა პრინციპი.

ქვემოთ განვსაზღვრავთ ევოლუციური თამაშთა თეორიიდან პოპულაციური თამაშის ორ სტრატეგიულ მოდელს, რომლებიც მოიცემა მატრიცული და ბიმატრიცული თამაშებით. მათში ნეშის წონასწორობას შეესაბამება ევოლუციურად მდგრადი სტრატეგიები. თამაშს ეწოდება „ქორი მტრედის წინააღმდეგ“ ან თამაში „ქორი-მტრედი“. მოთამაშეების როლში განვიხილოთ ქორი - H (Hawk) და მტრედი - D (Dove). თამაშის მოგების მატრიცაში სტრატეგიების როლში განიხილება მოთამაშეები (ბიოლოგიური არსებები,

ინდივიდები, ორგანიზმები). ამ თამაშში ორი ინდი-ვიდი ეჯიბრება ერთმანეთს მემკვიდრეობის დაუფლებისათვის. სტრიქონში მოთავ-სებული მოთამაშე თავს ესხმის სვეტის მოთამაშეს. სტრიქონის ამრჩევი ითვლება პირველ მოთამაშედ, სვეტის ამრჩევი კი მეორე მოთამაშედ. ყოველ სიტუაციაში მოგება განისაზღვრება მოთამაშეების შეჯიბრის შედეგზე დამოკიდებულებით. მოთამაშეთა მოგებების შეფასებისათვის გავითვალისწინოთ, რომ მტრედი მაშინვე გაიქცევა, როგორც კი მისი ოპონენტი გამოავლენს აგრესიას, ხოლო ქორი გამოირჩევა აგრესიული ქცევით, არ გაჩერდება მანამ, სანამ მისი ოპონენტი არ დანებდება. თუ ორი აგრესორი შეეჯახება ერთმანეთს, ანუ ორივე ქორია და არც ერთს არ უნდა დათმოს, მაშინ ბრძოლა დაკავშირებულია სერიოზულ დანაკარგებთან. თუ ოპო-ნენტები მოილაპარაკებენ ანუ ორივე მტრედია, მაშინ ისინი მემკვიდრეობას გაიყოფენ შუაზე. ამასთან თუ ერთი დათმობს, მაშინ მეორე მიიღებს ყველაფერს. მოგებათა განსაზღვრისას გასათვალისწინებელია, რომ უმჯობესია აგრესორის წინააღმდეგ ითამაშო ფრთხილად, ფრთხილი მოწინააღმდეგის წინააღმდეგ კი აგრესიულად.

მაგალითი 1. ანტაგონისტური მოდელი „ქორი-მტრედი“.

ევოლუციური თამაშის ეს მოდელი მოიცემა მოგების M მატრიცით (1):

$$M = \begin{array}{c|cc} & D & H \\ \hline D & 0,5a & 0 \\ H & a & 0,5(a-b) \end{array}, \quad M = \begin{array}{c|cc} & D & H \\ \hline D & 5 & 0 \\ H & 10 & 0,5(10-5) \end{array}. \quad (1)$$

მოცემულ თამაშში გვაქვს 4 სიტუაცია: (D, D) – მტრედი მტრედის წინააღმდეგ, (D, H) – მტრედი ქორის წინააღმდეგ, (H, D) – ქორი მტრედის წინააღმდეგ; (H, H) – ქორი ქორის წინააღმდეგ.

თუ ძლიერი მოთამაშე დაუპირისპირდება თავისივე სიძლიერის მოთამაშეს - ქორი ქორს, მაშინ პირველის მოგება განვსაზღვროთ სიდიდით $0,5(a-b)$, სადაც a არის რესურსის შემენით მიღებული, ანუ მოწინააღმდეგის დაუფლებით მიღებული სარგებლიანობა, ხოლო b - საბრძოლო ურთიერთქმედების ღირებულება. ამრი-გად, პირველი მოთამაშის მოგება არის სარგებელს გამოკლებული დანაკარგები და ეს სხვაობა ნაწილდება ორივესათვის თანაბრად. თუ ქორი დაეტაკება მტრედს, ქორი მიიღებს მთლიან სარგებელს და არაფერს დაკარგავს, ანუ ქორის მოგება იქნება a . თუ მტრედი შეებრძოლება ქორს, იგი ვერაფერს ვერ მოიგებს, ანუ მისი მოგება იქნება 0. თუ მტრედი მტრედს დაუპირისპირდება, მაშინ ისინი შუაზე გაიყოფენ მთლიან სარგებელს, ანუ პირველი მოთამაშის მოგება იქნება $0,5a$. ამრიგად, მოცემულ თა-მაშში პირველი მოთამაშის მოგებებია: $a_{11} = 0,5a$; $a_{12} = 0$; $a_{21} = a$; $a_{22} = 0,5(a-b)$. კონ-კრეტული მონაცემების თამაშში $a = 10$, $b = 5$. მასში ერთადერთი ნემის წონასწო-რობაა (H, H) სიტუაცია, რომლითაც ქორის პოპულაცია იპყრობს მტრედის პოპუ-ლაციას და ქორის სტრატეგია ჩაანაცვლებს მტრედის სტრატეგიას. ამასთან, ქორის სტრატეგია წარმოადგენს ევოლუციურად მდგრად სტრატეგიას მხოლოდ იმ შემთხვევაში, როცა რესურსის ღირებულება მკაცრად აღემატება კონფლიქტის ღირებულებას - $a > b > 0$, როგორც მოცემულ შემთხვევაში გვაქვს. თუ აღმოჩნდება, რომ კონფლიქტის ფასი მეტი იქნება რესურსის ფასზე, მაშინ არც ქორის და

არც მტრედის სტრატეგიები არ დააკმაყოფილებენ ევოლუციურად მდგრადობის პირობებს.

მაგალითი 2. არაანტაგონისტური კონკურენციის მოდელი „ქორი-მტრედი“.

ევოლუციური თამაშის ეს მოდელი მოიცემა ბიმატრიცული თამაშის მოგების (M_1, M_2) მატრიცით (2):

$$(M_1, M_2) = \begin{array}{c|cc} & D & H \\ \hline D & (5,5) & (-10,10) \\ H & (10,-10) & (-100,-100) \end{array} . \quad (2)$$

მოცემულ თამაშში გვაქვს ნეშის სამი წონასწორული სიტუაცია, მათგან ორი (H, D) , (D, H) წმინდა სტრატეგიებში და ერთადერთი შერეულ სტრატეგიებში, როცა D აირჩევა $\frac{18}{19}$ ალბათობით და H აირჩევა $\frac{1}{19}$ ალბათობით. სამივე ეს სტრატეგია ამავე დროს ევოლუციურად მდგრადი სტრატეგიებია.

ლიტერატურა

1. ბელთაძე გ. თამაშთა თეორია: ურთიერთობათა და წონასწორობის მათემატიკური თეორია. //საქართველოს ტექნიკური უნივერსიტეტი, საგამომცემლო სახლი “ტექნიკური უნივერსიტეტი”, თბილისი, 2016, 505 გვ.

RELATIONSHIPS BETWEEN EVOLUTIONARILY STABLE STRATEGIES IN EVOLUTIONARY ECOLOGY

Beltadze G.N.

Summary

Using evolutionary game theory in evolutionary ecology, it is proved that populations are subject to an evolutionarily stable strategy (species). No other strategy can win over it in the population, because its adaptation to the environment is less than a sustainable strategy. Relevant models are listed.

Key words: evolutionary ecology, evolutionary game theory, species, population, Evolutionarily stable strategies.

პალიასტომის ტბის ფსკერულ ნალექებში მძიმე მეტალების განაწილების რიცხვითი მოდელირება

გირგვლიანი ა., ძნელაძე ა.

აკაკი წერეთლის სახელმწიფო უნივერსიტეტი

აბსტრაქტი: ნაშრომში წარმოდგენილია პალიასტომის ტბის ფსკერულ ნალექებში მძიმე მეტალების განაწილების ორგანოზომილებიანი რიცხვითი მოდელი. აღნიშნული მოდელი ჩართულია „ბრტყელი“ წყალსაცავების დინამიკური მახასიათებლების მოდელირებისათვის შემუშავებულ პროექტში და რეალიზებულია C++ ენაზე Visual Studio გარემოში. მოდელის აპრობაცია განხორციელებულია სხვადასხვა მეტალებისათვის ჩატარებული რიცხვითი ექსპერიმენტებით. სტატიაში მოყვანილია