

## 6. EVOLUCIONO STABILNE STRATEGIJE

Evoluciono stabilne strategije opisuju efekat ponašanja jedinke na njenu adaptivnu vrednost i često zavise od ponašanja ostalih članova populacije. Evoluciono stabilna strategija (ESS) je oblik ponašanja tj fenotip koji, ako ga prihvate tj usvoje svi članovi populacije, ne može biti potisnut nekom novom strategijom koja bi se pojavila usled mutacije. Treba zapamtiti da se strategija ponašanja obično sastoji od kompozicije više ponašanja

Za svaku sredinu karakteristična je određena ESS. Promena sredinskih uslova izaziva drugačije optimalno ponašanje ili ESS. ČISTA ESS – jedinka uvek ima jedan fenotip. MEŠANA ESS – jedinka menja fenotip tokom vremena (čest slučaj kada je u pitanju ponašanje).

Modeli ESS često opisuju interakcije između dve jedinke. Za svaki mogući par strategija (fenotipova), jedinka plaća drugu cenu: porast ili pad adaptivne vrednosti. Cena ne zavisi samo od fenotipa same te jedinke, već i od fenotipa jedinke sa kojom je u interakciji. Među grupama pretpostavljenih strategija ESS je ona koja ne može biti zamjenjena bilo kojom drugom iz grupe kao boljom pod datim sredinskim okolnostima.

Evoluciono stabilna strategija proistekla je iz teorije igara. Teorija igara je primenljiva uvek kada je rezultat evolucije nekog ponašanja zavisao od njegove učestalosti u populaciji, tj kada adaptivni značaj jednog ponašanja zavisi od karakteristika ponašanja drugih jedinki u istoj populaciji, odnosno kada postoji kompeticija.

Model koji opisuje ishode teorije igara i evoluciono stabilnu strategiju ima sledeće karakteristike: populacija je beskonačno velika, definisane su sve moguće varijante posmatranog ponašanja i kompeticija se odigrava između dva rivala ili se jedinka nadmeće sa grupom.

Ova teorija objašnjava zašto su kod većine vrsta životinja gde postoji nadmetanje, u pitanju samo ritualne borbe, a ne one praćene ozbiljnim ranjavanjima ili čak ubijanjem takmaka.

Prilikom borbi svaka jedinka ima jasnu taktiku koju može primeniti. Ta taktika može biti analizirana kao niz promena ponašanja tokom okršaja. Izbor taktike, odabiranje trenutka za početak borbe, odabiranje trenutka za povlačenje, svi ovi segmenti interakcije predstavljaju pokrete u igri. Procene protivnikove snage, veličine i zainteresovanosti da pobedi su važne u mnogim konfliktima životinja I te procene takođe mogu činiti sastavni deo modela. Uopšteno, veličina tela I posedovanje resursa daju borcu značajnu prednost. Većina analiza konflikta životinja pokazuju da pobednik okršaja može lako biti prepoznat još pre kraja nadmetanja na osnovu ovih parametara. Efekat posedovanja resursa je ponekad iznenadjujući, jer bi resurs (teritorija, partner za parenje ili plen) trebao da ima podjednaku vrednost za oba takmaka. "Vlasnik" resursa verovatno ne brani resurs sam po sebi koliko brani svoj prethodno uloženi trud u osvajanje resursa i njegovu odbranu. Sposobnost jedinke da održava posedovanje resursa se naziva snaga održavanja resursa (resource holding power – RHP). Merenje RHP-a može nam dati uvid u potencijal jedinke da izade iz okršaja kao pobednik.

Prvi predpostavljeni model podrazumeva postojanje tri tipa ponašanja: izazivanje, započinjanje borbe sa rizikom povređivanja ako je takmac superiorniji i povlačenje. Treba napomenuti da nijedan učesnik takmičenja ne može prepoznati koju strategiju će primeniti takmac (takozvano simetrično takmičenje). Moguće strategije (možemo ih označiti i kao fenotipove) su strategija jastreba – započinje borbu i ne povlači se sve dok ne biva povređen ili dok se protivnik ne povuče- i strategija goluba – izaziva ali se ne upušta u borbu ili se povlači ako protivnik započne borbu. Mogući ishodi (izraženi promenom adaptivne vrednosti zbog interakcije) su sledeći:

1. U nadmetanju dva jastreba, promena adaptivne vrednosti je određena vrednošću resursa za koji se suparnici nadmeću (V) i cenom koja se plaća za borbu zbog ranjavanja (C), pa se može izraziti jednačinom:  $(V-C)/2$ .
2. Ako jastreb pokreće nadmetanje sa golubom, promena adaptivne vrednosti je određena razlikom između vrednosti resursa za koji se suparnici nadmeću (V) i cene borbe usled ranjavanja.
3. Ako golub pokreće nadmetanje sa jastrebom, do promene adaptivne vrednosti neće doći.
4. Ako se nadmeću dva goluba, promena adaptivne vrednosti biće određena isključivo vrednošću resursa za koji se takmiče.

Kada je vrednost resursa veća od cene borbe tj ranjavanja ( $V > C$ ), čista evolutivno stabilna strategija je strategija jastreba jer u tom slučaju jastrebovi mogu odoleti invaziji pošto je cena sukobljavanja dve iste adaptivne strategije (jastreb-jastreb ili golub-golub) veća od sukoba dve različite adaptivne strategije. Međutim, kada je vrednost resursa manja od cene ranjavanja ( $V < C$ ), evolutivno stabilna strategija je mešana, tj određene proporcije jastreb i golub fenotipova ponašanja mogu koegzistirati u populaciji. Takođe, u takvoj situaciji može se pojaviti i treća strategija, takozvana strategija „građanina“ (bourgeois strategy). „Građanin“ primenjuje strategiju jastreba ako poseduje resurse, a strategiju goluba ako hoće da preuzme resurse druge jedinke. Sa ovakvom taktikom, fenotip ponašanja označen kao „građanin“, pod datim okolnostima ( $V < C$ ) predstavlja evolutivno stabilnu strategiju.

Dodatni podaci: Eliot Sober „Filozofija biologije“ str. 173 -181, Plato 2006, biblioteka PMF-a