Kapitel 9

Optimierung und Evolutionsstabile Strategien

Die Diskussion der Life-history Strategien in Kap.8 hat gleichzeitig wichtige Konzepte eingeführt, nämlich die Idee der **Optimierung** und den Begriff der **Strategie**, z.B. im Hinblick auf die beste Zahl und Grösse der Nachkommen. Diese Konzepte eignen sich sehr gut zur Analyse der Adaptation von Merkmalen im Allgemeinen. Solche Merkmale (z.B. Zeit und Ort wo gefressen werden sollte, Aufwand für die Immunabwehr, etc.) können als Strategien aufgefasst werden, die von einem Individuum "gewählt" werden um seine Fitness zu maximieren. Dabei wird das Individuum als handelndes Subjekt gesehen, welches **Entscheidungen** treffen kann, die verschiedene Auswirkungen haben. Man geht dabei nicht davon aus, dass Pflanzen oder Tiere wirklich bewusst eine Strategie durchrechnen und dann vernunftbegabt entscheiden. Vielmehr ist es der Prozess der Evolution, welcher dafür sorgt, dass aus einer Anzahl möglicher Entscheidungen diejenigen, welche eine maximale Fitness ergeben, am häufigsten an die Nachkommen weitergegeben und damit in der Population schliesslich dominieren werden. Diese "Entscheidungen" beruhen z.B. auf physiologischen Schwellenwerten, die zu einem bestimmten Verhalten führen. Ferner sind diese Entscheidungen "rational" und damit Teil einer Strategie, weil sie in der jeweils gleichen Situation die gleiche Wirkung auuf die Fitness haben. Die hier verwendeten Begriffe und Sprache im Sinne handelnder Individuen sind deshalb nützlich zum Verständnis, beinhalten jedoch keine Folgerungen für die Art und Weise, wie diese Entscheidungen und Strategien implementiert werden. Es handelt sich also um eine Betrachtung auf der Ebene der Funktion (was ist der Zweck? - im Sinne von Überleben und Reproduktion) und nicht auf der Ebene der Mechanismen (wie ist der physiologische Mechanismus?).

9.1 Optimierung

Eine Optimierungsaufgabe beruht auf einer Reihe von Elementen:

1. *Welche **Zielgrösse** soll maximiert werden* (welche "Währung")? Im Rahmen dieser Vorlesung ist die letztlich zu maximierende Grösse die Fitness des Individuums. Die Fitness kann z.B. anhand der Anzahl der überlebenden Nachkommen gemessen werden. Alternativ sind auch andere Masse nützlich, z.B. Überlebenswahrscheinlichkeit, Netto-Energieaufnahme pro Zeiteinheit, etc. (s. Definition der "Fitness", Kap.7). Entscheidend ist es auf jeden Fall, dass diese Zielgrösse definiert ist.
2. *Was sind die **Entscheidungsvariablen**?* Nicht alle Variablen liegen in der "Entscheidungsgewalt" des betrachteten Individuums. Z.B. kann die Grösse des Nachkommen durch die Fütterung der Eltern bestimmt sein, nicht aber deren Fellfärbung. Ein Tier kann entscheiden zu gehen oder am Ort zu verweilen. Solche "Entscheidungen" treffen auch Pflanzen (z.B. der Blühzeitpunkt). Die Entscheidungsvariablen charakterisieren auch den **Strategie-Set**, d.h. alle möglichen Strategien (Entscheidungen), welche das Individuum verfolgen kann.
3. *Was sind die **Randbedingungen** (**constraints**) und **trade-offs**?* Nicht alle Entscheidungen sind möglich. Z.B. kann ein Jungtier nicht rascher wachsen als es der physiologische Apparat zulässt. Eine solche Randbedingung lässt sich durch das Individuum nicht verändern, sondern allenfalls durch evolutive Prozesse über längere Zeiträume. Ein Trade-off kann es dagegen erlauben, eine gewisse Kombination von Merkmalen zu wählen, solange diese Kombination den Randbedingungen genügt. Bsp:. grössere Nachkommen gehen zulasten der Anzahl der Nachkommen, die produziert werden können, da die verfügbare Ressourcenmenge begrenzt ist. Es kann jedoch eine bestimmte Kombination von Anzahl und Grösse "gewählt" werden.

Im Folgenden soll anhand eines einfachen Problems aus der "**Optimal Foraging-Theorie**" (**Theorie des Nahrungswerwerbs**) gezeigt werden, wie der Optimierungsansatz funktioniert.

a) Nahrungsewerb (foraging): Optimale Verweildauer in einem Patch

Das folgende Szenario wird untersucht. Ein Räuber (z.B. eine Kohlmeise, die Raupen frisst) kann nur an bestimmten Stellen (den sog. **Patches**) Nahrung erhalten. Zwischen diesen Patches muss er Strecken zurücklegen, welche keine Nahrung enthalten (Fig. 9.1). Es wird angenommen, dass dieser Prozess vielfach wiederholt wird, so dass das Problem mithilfe von Durchschnittswerten analysiert werden kann. Wie kann nun dieses Szenario in eine Optimierungsaufgabe umgesetzt werden?

Die Fitness des Räubers hänge davon ab, wieviel (Netto-) Energie und wieviel Zeit er zur Verfügung hat. Um seine Chancen auf das Überleben und die Reproduktion zu erhöhen (d.h. seine Fitness) sollte der Räuber deshalb während des Nahrungserwerbs entweder die Zeit minimieren, die er aufwenden muss um eine bestimmte Menge an Nahrung zu erhalten, oder er kann die Energieaufnahme maximieren, die er in einer bestimmten Zeit erzielt. Diese Argumentation lässt sich in folgende Zielgrösse umsetzen, welche maximiert werden soll:

$$\text{Zielgrösse: } \gamma = \frac{Netto-Energie}{Zeit} = \frac{E(t)}{\tau + t} \rightarrow \max \qquad \text{eq.(9.1)}$$

mit

γ = Rate der Netto-Energieaufnahme
τ = durchschnittliche Zeit, welche das Tier benötigt um von Patch zu Patch zu gelangen (die Reisezeit, travelling time).
t = Zeit, welche das Tier in einem Patch, nach Nahrung suchend, verbringt.
$E(t)$ = kumulative Netto-Energieaufnahme während des Aufenthalts im Patch; eine Funktion der Zeit t.

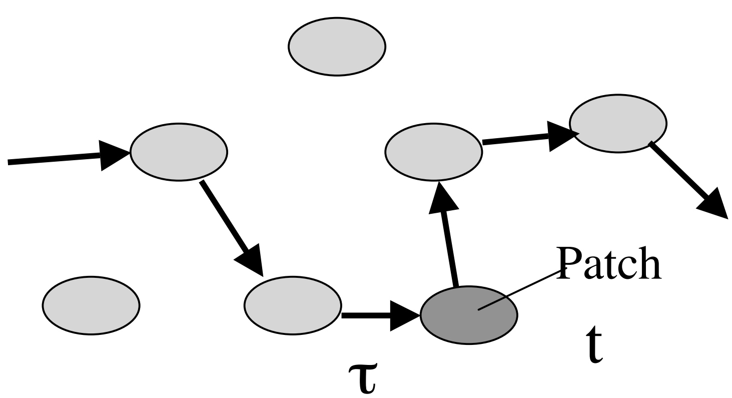

Fig 9.1 Das Patch-Modell. Der Räuber muss im Durchschnitt eine Zeit τ von Patch zu Patch reisen. Im Patch sucht er während der Zeit t nach Nahrung. Die Pfeile markieren den Suchweg des Räubers.

Die Entscheidungsvariable der Problems ist t, d.h. der Räuber kann wählen wie lange er in einem Patch verweilt, bis er zum nächsten Patch weitergeht. Dagegen ist die Zeit τ, die Reiszeit zwischen den Patches eine Randbedingung. Sie hängt von der Dichte der Patches in der Umwelt ab. Diese einfache Formulierung des Problems nimmt also z.B. an, dass alle Patches gleichwertig sind, dass der Räuber mit einer konstanten Geschwindigkeit reist und sucht, usw. (Komplikationen könnten in eine grösseres Modell eingebaut werden). Weitere, eher subtilere Randbedingungen sind z.B. die Fähigkeit des Räubers, einen Patch zu erkennen, seine Fähigkeit nach Angebot in einem Patch ohne Störungen zu fressen, usw.

Wie lässt sich nun die optimale Zeit, t_{opt}, errechnen, welche der Räuber im Durchschnitt in einem Patch verbringen sollte, um die Zielgrösse zu maximieren? Aus eq.(9.1) folgt sofort:

für ein Maximum (bzw. Minimum) muss gelten:

$$\frac{d\gamma}{dt} = \frac{d}{dt}\left[\frac{E(t)}{\tau+t}\right] = \frac{E'(t)}{\tau+t} - \frac{E(t)}{(\tau+t)^2} = 0$$

und daraus (wobei zu prüfen ist, ob es sich um einem Maximum oder Minimum handelt) für die optimale Verweildauer, t_{opt}:

$$E'(t) = \frac{E(t)}{\tau+t} = \gamma \qquad \text{eq.(9.2)}$$

Diese Beziehung entspricht dem sog. **Grenzwert-Theorem** (**Marginal Value Theorem**, nach CHARNOV 1976). Es besagt, dass der Räuber den Patch nur so lange nach Nahrung absuchen soll, bis der Grenzwert ($E'(t) = dE(t)/dt$) eine bestimmte Grösse erreicht hat. Allgemein: Der Grenzwert ist die Zunahme in der Zielgrösse (dE) in Bezug zu einer infinitesimalen Änderung in der Entscheidungsvariablen (hier eine Zunahme um dt). Fig. 9.2 zeigt die graphische Lösung dieses Problems.

Die Wahl der Verweildauer, t, durch den handelnden Räuber ist eine **Strategie**. Eine Strategie kann charakterisiert werden durch eine einfache Handlungsanweisung in der Form: **" ... wenn Situation A eintritt, dann mache B..."**. Im vorliegendem Fall heisst dies: "Bleibe im Patch, bis der Grenzwert auf den Wert der durchschnittliche Rate, γ, gefallen ist, welche Du im Habitat erzielen kannst".

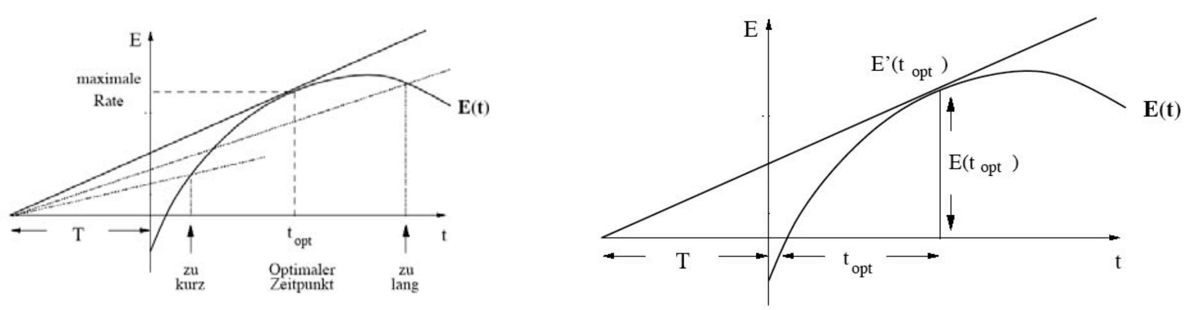

Fig 9.2 Graphische Lösung des Grenzwert-Problems. Auf der x-Achse ist links die duchschnittliche Zeit für die Reise zwischen den Patches (T bzw.τ im Text) angegeben. Rechts vom Nullpunkt ist die Verweilzeit im Patch, t, aufgetragen. Die Kurve beschreibt die kumulative Netto-Energieaufnahme, $E(t)$, in einem durchschnittlichen Patch (y-Achse). Die Linie vom Anfangspunkt der Reisezeit (links) bis zum Kurvenpunkt, welcher der Verweildauer t entspricht, hat zum optimalen Zeitpunkt die Steigung der Rate, γ, nach eq. (9.1). Fü den Maximierung von γ nimmt man die maximale Steigung; dies entspricht der Tangente an die Kurve (**Links**: zu kurze oder zu lange Zeiten, t, ergeben kleinere Steigungen). **Rechts**: die optimale Aufenthaltsdauer im Patch, t_{opt}, enstpricht daher der Tangente an die Kurve, An diesem Punkt gilt $\gamma = E'(t)$, weil die Ableitung der Funktion $E(t)$ nach der Zeit der Steigung der Kurve $E(t)$ am Punkt t entspricht.

b) Verhalten sich Tiere entsprechend dem Grenzwert-Theorem?

Ein interessanter Test dieser theoretischen Voraussage wurde mit Dungfliegen (*Scatophaga stercoraria*) durchgeführt. Die Weibchen sind eine knappe Ressource für die Männchen; sie sind in der Umwelt in gewissen Patches zu finden (speziell, auf frischem Huftierdung, in den sie ihre Eier legen und wo die Larven sich anschliessend ernähren und wachsen können). Die Weibchen entsprechen also den Nahrungs-Patches des suchenden Räubers. Die Männchen gehen nun von Patch zu Patch und paaren sich mit den verfügbaren Weibchen. Je länger sich ein Männchen mit einem Weibchen paart, desto höher ist der Prozentsatz der von ihm befruchteten Eier, was ein direktes Mass für seine Fitness ist (Fig. 9.3a). Gelichzeitig verpasst er die Gelegenheit im nächsten Patch ein weiteres Weibchen zu befruchten; dafür muss er aber zuerst eine gewisse Reisezeit zum nächsten Patch in Kauf nehmen.

Im Beispiel sucht man die optimale Paarungsdauer, t_{opt}, welche die (zeitliche) Rate der Befruchtungen maximiert. Dazu muss das Problem explizit formuliert werden, d.h. Zielgrösse, Entscheidungsvariablen, und die Randbedingungen definiert werden. Obwohl dieses Modelle sehr einfach ist, kann es das Verhalten der Tiere erstaunlich gut voraussagen (Fig. 9.3). Ein ebenso wichtiger Nutzen solcher Modelle ist es, dass das Problem explizit gemacht werden muss. Damit werden wichtige Prozesse klar und überprüfbar. Abweichungen von den Voraussagen erlauben Verbesserungen im Modell und damit ein zunehmend besseres Verständnis des Problems (Fig. 9.3 für Honigbienen).

..

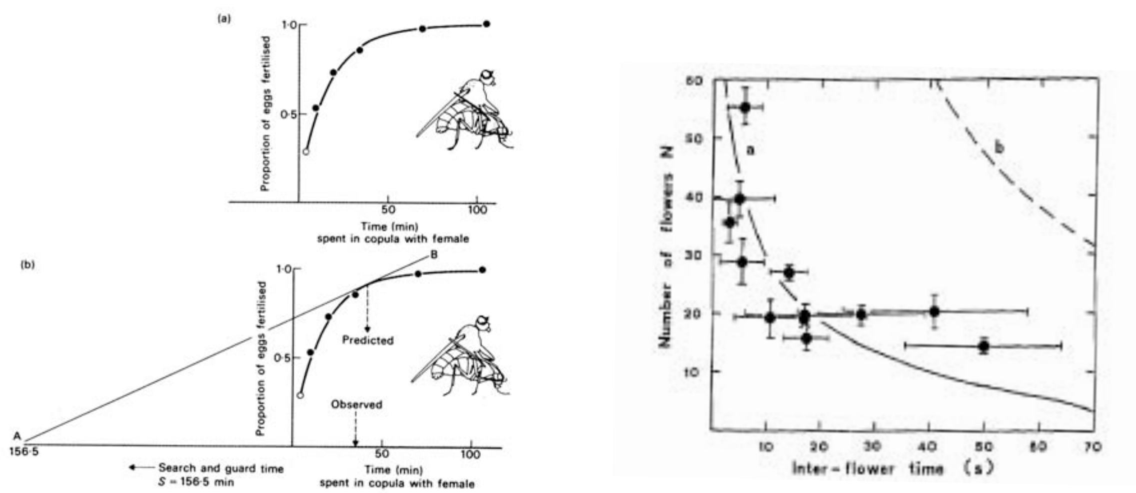

Fig 9.3 Experimenteller Test der optimalen Aufenthaltsdauer in einem Patch. **Links**: Versuche mit sich paarenden Fliegen (*Scatophaga stercoraria*). ***(a)*** Anteil Eier, welche bis zu einer bestimmten Verweildauer des Männchens beim Weibchen von ihm befruchtet werden. ***(b)*** Die Männchen sollten solange bei den Weibchen verweilen, bis der zu erwartende Befruchtungserfolg durch eine kleine zusätzlichen Verweildauer auf die durchschnittlichen Befruchtungsrate im ganzen Habitat fällt (charakterisiert durch die Tangente an die Erfolgskurve; vom Punkt 156.5 min aus, der durchschnittlichen Reisezeit von Weibchen zu Weibchen). Die so berechnete optimale Zeit (predicted) enstpricht fast der beobachteten Verweildauer (observed). **Rechts:** Versuche mit Honigbienen (*Apis mellifera*). Hier wurde die durchschnittliche Flugzeit zwischen zwei Blüten experimentell manipuliert (x-Achse). Das Optimierungsmodell nach eq. 9.2 sagt die (gestrichelte) Kurve (b) voraus, d..h. die totale Anzahl Blüten, welche die Tiere besuchen sollten, bevor sie mit der gesammelten Ladung in den Stock zurückkehren. Beobachtet wurde jedoch ein Verhalten (Punkte mit Streubereich), welche nahe der berechneten Kurve (a) liegt. Diese Kurve (a) entspricht dem Optimierungsmodell, jedoch mit einer anderen Währung, nämlich die Maximierung der Effizienz $\varepsilon = \frac{Netto-Energie}{Kosten} = \frac{E(t)}{C(t)} \rightarrow \max$ $\varepsilon = \frac{Netto-Energie}{Kosten} = \frac{E(t)}{C(t)} \rightarrow \max$, wobei C(t) die kumulierten Kosten der Nahrungssuche sind.

c) Nahrungserwerb: Optimale Diätwahl

Im Allgemeinen können Räuber (bzw. Konsumenten) aus einem Angebot an verschiedenen Nahrungstypen ihre Wahl treffen. Welche Wahl ist dabei die beste, d.h welche Diät soll der Räuber einhalten? Das Problem lässt sich gut am Beispiel der Auswahl aus zwei Nahrungstypen (Nr. 1 und 2) analysieren.

Als Zielgrösse der Optimierung (die "Währung") sei wiederum die Maximierung der Netto-Gewinn-aufnahmerate, γ, nach eq. (9.1) angenommen. Die Nahrungstypen können deshalb nach den Kriterien der Tab. 9.1 charakterisiert werden.

Tab 9.1 Definition und Charakteristika der zwei Beutetypen. Der Beutetyp 1 sei die bessere Beute, so dass $E_1 > E_2$

	Typ 1	Typ 2
Netto-Energie-Gehalt[1]	E_1	E_2
Bearbeitungszeit (handling time)	h_1	h_2
Begegnungsrate (pro Zeiteinheit)[2]	λ_1	λ_2

[1] nach Abzug der (energetischen) Kosten der Bearbeitung, Verdauung etc.
[2] ein Mass für die Dichte dieses Beutetyps

Im Weiteren gilt:
- Randbedingungen:
  T = gesamte Zeit, welche für den Nahrungserwerb zur Verfügung steht.
  T_S = gesamte Zeit, welche für die reine Suche (ohne Fressen, etc.) zur Verfügung steht.

- Entscheidungsvariablen:
  Der Räuber kann eine Beute fressen oder nicht fressen. Im Fall mit 2 Beutetypen gibt es nur zwei mögliche, sinnvolle Strategien:
  - "Generalist": der Räuber frisst beide Beutetypen, so wie er sie antrifft.
  - "Spezialist": der Räuber frisst selektiv nur die bessere der beiden Beutetypen (die schlechtere Beute wäre keine gute Wahl).

- Optimierungsproblem: Unter welchen Umständen soll der Räuber entweder "Generalist" oder "Spezialist" sein? Dieses Problem kann so gelöst werden, dass man zunächst den Gewinn (in der "Währung" der Zielgrösse) unter beiden Strategien anschaut.

Erwarteter Gewinn für:

(a) <u>Generalist</u>, d.h. beide Typen fressen nach ihrer Häufigkeit:

Netto-Energieaufnahme: $E = T_S\left(\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2\right)$

Zeitbedarf: $T = T_S + T_S\left(\lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2\right)$

daraus die Rate (Generalist, G): $\gamma_G = \dfrac{E}{T} = \dfrac{T_S\left(\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2\right)}{T_S\left[1+\left(\lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2\right)\right]}$ eq. (9.3)

(b) <u>Spezialist</u>, d.h. nur die bessere der beiden Beuten wird gefressen:

Netto-Energieaufnahme: $E = T_S\left(\lambda_1 E_1\right)$

Zeitbedarf: $T = T_S + T_S\left(\lambda_1 h_1\right)$

daraus die Rate (Spezialist, S): $\gamma_S = \dfrac{E}{T} = \dfrac{T_S\left(\lambda_1 E_1\right)}{T_S\left[1+\left(\lambda_1 h_1\right)\right]}$ eq. (9.4)

Ein Räuber sollte sich spezialisieren, falls $\gamma_S > \gamma_G$, anderenfalls sollte er als Generalist beide Typen fressen. Aus dieser Ungleichung folgt die Bedingung:

Spezialist ist die bessere Strategie, falls[1] : $\dfrac{1}{\lambda_1} < \dfrac{E_1}{E_2} h_2 - h_1$ eq. (9.5)

Die Lösung der eq. (9.5) zeigt unter anderem, dass 1) die Wahl ist eine Stufenfunktion, d.h. es gibt nur entweder Spezialist oder Generalist, keine Mischung von beiden, und 2) die Entscheidung hängt nur von der Verfügbarkeit der besseren Beute ab (Typ 1, λ_1).

Verhalten sich Tiere entsprechend diesen Voraussagen?

Ein klassischer Test dieser Voraussagen wurde mit Kohlmeisen *(Parus major)* durchgeführt. Den Vögeln wurden jeweilen zwei verschieden Beutetypen (kleine und grosse Mehlwürmer) in verschiedenen Dichten angeboten. Speziell hat man diese Mehlwürmer auf einem Förderband an den experimentellen Tieren (welche in einem kleinen Käfig zu der Nahrung zugelassen wurden) vorbeigefahren und konnte so den zeitlichen Abstand (die Begegnungsrate λ) entsprechend variieren (Fig. 9.4).

Die Frage war, ob die Vögel sich bei der richtigen Dichte der guten Beute für die Spezialisierung entscheiden würden (abhängig von E_1, E_2, etc.). Das Verhalten der Vögel war nahe am vorausgesagten Optimum. Abweichungen waren jedoch vorhanden, speziell haben die Tiere "zu lange"§ gewartet, bis sie sich für die Spezialisierung entschieden, d.h. die Dichte der grossen Beute war bereits höher als sie es theoretisch hätte sein sollen (Fig. 9.4). Gründe für diese Abweichungen können sein, (i) die Tiere konnten die beiden Beutestücke nicht unterscheiden, (ii) sie warten zu lange, um damit auch die Umwelt zu beproben, d.h. das Tier nimmt an, dass die Situation nicht konstant bleiBt und will sich gegen Änderungen absichern, (iii) die Grundwerte E_1, E_2 etc. sind vom Experimentator nicht richtig gemessen worden, (iv) das Tier verhält sich nicht optimal, bzw. es nutzt eine andere Zielrgösse (vgl. dazu Fig. 9.3), oder aus einer Reihe anderer Gründe, an die man beim Erarbeiten des Modells und des Experiments nicht gedacht hat. Solche Abweichungen sind deshalb genauso interessant wie eine zutreffende Voraussage des Modells.

[1] Berechnung:

Spezialist, falls: $\gamma_S = \dfrac{\lambda_1 E_1}{1+\left(\lambda_1 h_1\right)} > \dfrac{\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2}{1+\left(\lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2\right)} = \gamma_G$, d.h. $\left(\lambda_1 E_1\right)\left(1+\lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2\right) > \left(1+\lambda_1 h_1\right)\left(\lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2\right)$

Ausmultiplizieren: $\lambda_1 E_1 + \cancel{\lambda_1^2 E_1 h_1} + \lambda_1 E_1 \lambda_2 h_2 > \lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2 + \cancel{\lambda_1^2 E_1 h_1} + \lambda_1 h_1 \lambda_2 E_2$, d.h.: $\lambda_1 E_1 h_2 > E_2 + \lambda_1 E_2$

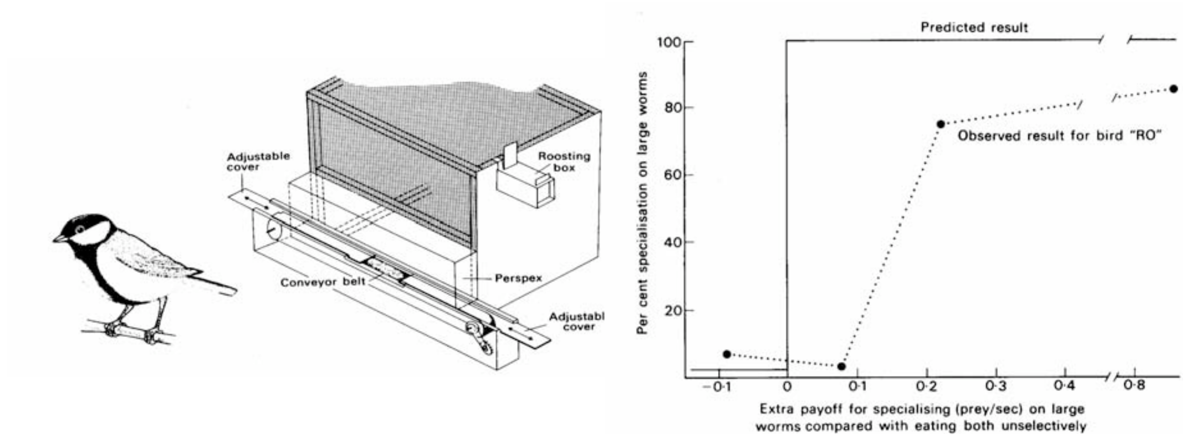

Fig 9.4 Empirischer Test des optimalen Diätwahlmodells nach eq. 9.5. **Links**: Versuchsanordnung. Die Beutestücke werden auf dem Förderband (conveyor belt) am Käfig des Räubers (eine Kohlmeise) vorbeigefahren. Eine Öffnung im Käfig (der Perspex-Vorbau) erlaubt es dem Tier, die Beute vom Band zu nehmen und zu fressen. **Rechts**: Ergebnis der Studie. Auf der x-Achse ist angezeigt, ab wann der Räuber sich theoretisch spezialisieren sollte (bei einem Anteil von mehr als 50%. Die Achse zeigt den zunehmenden Vorteil bei Spezialiserung auf die gute Beute; dies ist eine Funktion der Häufigkeit der guten Beute. Die Punkte sind die beobachteten Resultate aus dem Versuch, speziell sind hier als Beispiel die Werte eines Vogels gezeigt. Der Räuber habt sich "zu spät", d.h. bei zu hohem Vorteil zur Spezialisierung entschieden, zeigen aber annährend das theoretische vorausgesagte Verhalten.

9.2 Die Analyse von Spielen

Der mit Abstand wichtigste Teil der Umwelt eines Organismus besteht aus anderen Organismen, die ihrerseits handeln und ihre Chancen für das Überleben und die Reproduktion (ihre Fitness, s. Kap.7) zu maximieren suchen. Damit hängt der Wert einer bestimmten Handlung oder eines Merkmals nicht mehr alleine von der (unbelebten) Umwelt ab, sondern von den Handlungen oder den Merkmalen der anderen Individuen. Es handelt sich damit also nicht mehr um eine reine Optimierungsaufgabe, wo der Handelnde "alleine gegen die Umwelt" antritt, sondern um eine Aufgabe bei der die Handlungen der Anderen berücksichtigt werden müssen. Eine Formulierung im Sinne von Strategien vereinfacht dabei die Betrachtung.

Sobald der Wert einer Strategie (einer Handlung, eines Merkmals) von den Strategien der anderen Individuen in der Population abhängt, ist es keine Optimierungsaufgabe mehr, sondern man spricht von einem **Spiel**. Die **Spieltheorie**[2] ist das theoretische Fundament, welches die Werkzeuge zur Analyse auch der biologischen Probleme liefert.

[2] Die Spieltheorie wurde 1940-1950 von den Mathematikern OSKAR MORGENSTERN und JOHN VON NEUMANN entwickelt. Sie fand in den 1970-1980er Jahren Eingang in die Biologie, vor allem im Zusammenhang mit dem Studium von Konflikt- und Kooperationsverhalten.

a) Ein simpler Konflikt

Ein Spiel kann eine Konfliktsituation, d.h. verschiedene Interessen der Teilnehmer, sehr gut abbilden. Ein einfaches Beispiel ist in Fig.9.4 dargestellt. Im sogenannten "Angsthase"-Spiele fahren zwei Spieler mit ihren Autos aufeinander zu. Es verliert derjenige, der zuerst ausweicht; der andere Spieler ist dann der Gewinner des Spiels. Welche Strategie ist hier die beste?

Die Lösung des Spiels ist nicht ganz offensichtlich, obwohl klar ist, dass ein Spieler sich nicht so verhalten sollte, wie sein Opponent. Falls Spieler Nr.1 (Fig. 9.5) beispielsweise wissen würde, dass Spieler Nr.2 auf jeden Fall ausweichen wird, so würde Spieler 1 auf jeden Fall weiterfahren und damit das Spiel gewinnen. Falls umgekehrt klar ist, dass Spieler 2 auf jeden Fall nie ausweicht, so würde Spieler 1 auf jeden Fall ausweichen. Es ist deshalb sofort zu sehen, dass weder die **reine Strategie** "Ausweichen", noch die reine Strategie "Weiterfahren" eine sinnvolle Lösung des Spiels sein kann. In Spielen mit dieser Struktur wird daher eine **gemischte Strategie (mixed strategy)** die beste Lösung sein. Doch wie sieht diese aus?

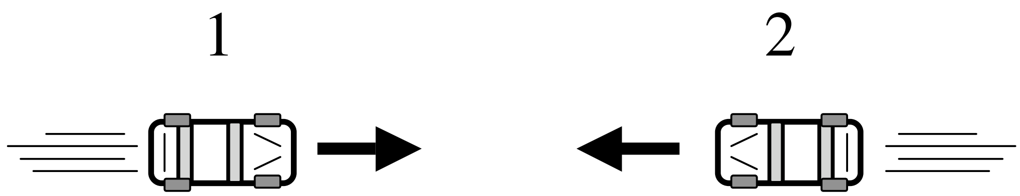

Fig 9.5 Das "Angsthase"-Spiel (chicken game). Zwei Spieler (Nr. 1, 2) rasen mit dem Auto aufeinander zu. Wer zuerst ausweicht hat das Spiel verloren, der andere ist der Sieger. Die Analyse dieses Spiels erfolgt im Text.

Zunächst muss dieses Problem formalisiert werden. In jedem Spiel ist dabei wichtig:

1. **Strategie-Set**: welche Strategien sind überhaupt möglich? Im oben beschriebenen Angsthasen-Spiel stehen für jeden Spieler nur zwei Strategien offen: (a) Weiterfahren oder (b) Ausweichen.
2. Die **Auszahlungsmatrix (pay-off matrix).** Darin sind die zu erwartenen Gewinne (pay-offs) je nach Strategie des Handelnden und der Strategie seines Gegenübers festgehalten. Im Fall des Angsthasen-Spiels ist eine mögliche Auszahlungsmatrix in Tab. 9.2 gezeigt. Die "Währung" in der Auszahlungsmatrix ist zugleich die Wahl des Fitness-Masses für das Problem. Im biologischen Bereich sollte dies die Darwin'sche Fitness möglichst gut wiedergeben, im Bereich der Analyse menschlicher Konflikte wird auch oft eine öknomische Einheit (z.B. Geld) verwendet.

Im Angsthase-Spiel würde z.B. der Zusammenstoss beider Fahrzeuge mit Kosten von 1'000 Fr für jeden Teilnehmer verbunden sein. Ein Gewinn ergibt 100 Fr. für den Sieger und nichts für den Verlierer; falls beide ausweichen, gewinnt niemand das Spiel und keiner erhält eine Auszahlung. Mit diesen Anhamen ergibt sich die Auszahlungsmatrix der Tab. 9.2.

Tab 9.2 Auszahlungsmatrix für das Angsthase-Spiel. Die Werte beziehen sich auf die Auszahlung (in Fr.) für den Spieler 1 (und sind symmetrisch für Spieler 2).

Handlung von Spieler 1	Handlung von Spieler 2	
	Weiterfahren	Ausweichen
Weiterfahren	-1000	100
Ausweichen	-100	0

Für die formale Analyse des Spiels betrachtet man die erwartete Auszahlung ("Fitness") für jede mögliche Strategie. Wir nehmen nun an, dass jeder Spieler die Strategie "Weiterfahren" mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit, p, und die Strategie "Auweichen" mit Wahrscheinlichekit q wählt (wobei $p + q = 1$). Mit diesen Vorgaben berechnet sich:

- erwartete Auszahlung für "Weiterfahren": $W_1 = W(Weiterfahren) = p \cdot (-1000) + q \cdot 100$
- erwartete Auszahlung für "Ausweichen": $W_2 = W(Ausweichen) = p \cdot (-100) + q \cdot 0$

Die beiden Strategien sind gleichwertig falls $W_1 = W_2$. Dieser Fall tritt ein, wenn die beiden Stragien mit einem bestimmten Verhältnis zueindander gespielt werden. Wir finden diesen Gleichgewichtspunkt mit:

$$W_1 = W_2, d.h.$$

$$-1000 \cdot p + q \cdot 100 = -100 \cdot p$$

Mit $q = 1\text{-}p$ und Umformung:

$-1000 \cdot p = -100$ und daraus:

$$\hat{p} = 0.1$$

die beste Lösung des Spiels, bzw. das Gleichgewicht wo beide Strategien gleichwertig sind.

Jeder Spieler sollte mit der Wahrscheinlichkeit $p = 0.1$ die Strategie "Weiterfahren", und mit $q = 0.9$ die Strategie "Ausweichen" wählen. **Der Wert *p* charakterisiert also eine gemischte Strategie** ($0 < p < 1$). In diesem Spiel würde es in p^2 der Fälle (1 %) zu einem Zusammenstoss kommen, weil beide sich für "Weiterfahren" entschieden haben.

Beachte, dass dieses Spiel hier so formuliert wurde, dass die Strategie quasi vor Antritt der Fahrt festgelegt wird und im Verlaufe des Spiels nicht aufgrund von zusätzlichen Informationen (z.B. ein Wanken des Gegners) modifiziert werden kann. Ebenso haben wir nicht untersucht, wie lange z.B.ein Fahrer zögern solte, bis er (allenfalls) ausweicht. Diese zusätzlichen Möglichkeiten (Strategien) könnten in die Analyse dieses Spiels eingebaut werden, was aber die Lösung deutlich komplexer macht.

Das Angsthasen-Spiel lässt sich leicht auf verwandte Situationen übertragen, z.B. das Falke-Taube-Spiel (hawk-dove-game).

(a) Das Gefangenen-Dilemma (prisoner's dilemma)

Zwei Angeklagte werden eines Verbrechens angeklagt und in separaten Zellen gehalten. Die Strafe, welche sie zu erwarten haben, hängt davon ab, ob sie zusammen schweigen, dem jeweils anderen die Schuld zuschieben, oder gemeinsam die Schuld übernehmen. Jeder Angeklagte muss dabei seine Entscheidung (seine Strategie) in Unkenntnis der Strategie des anderen fällen. Aus der Sicht jedes der beiden Angeklagten ergeben sich damit verschiedene zu erwartende Strafen, je nach der Entscheidung des anderen. Welches ist nun die beste Strategie?

Im Gefangenendilemma soll die Auszahlungsmatrix wie folgt beschaffen sein:

- schweigen beide Angeklagten, so ist keine Schuld nachzuweisen und beide kommen mit kleinen Strafen ("Fitnesswert" R) davon.
- schiebt einer dem anderen die Schuld zu und dieser schweigt, so kommt der Verräter mit einer sehr geringen Strafe (T) davon, der andere jedoch erhält eine schwere Strafe (S).
- reden beide, so werden sie beide mit einer mittleren Strafe (P) bestraft.

Beachte, dass "Schweigen" ein Akt der Kooperation mit dem anderen Gefangenen ist, während "Verrat" keine Kooperation beinhaltet. Beachte zudem, dass in dieser Formulierung für dieses Spiel tiefe Werte der Auszahlung eine hohe Fitness bedeuten, d.h. eine kleine Strafe ist besser als eine hohe Strafe. Damit ist die Struktur des Gefangenen-Dilemmas durch folgende Ungleichungen charakterisiert:

Es muss gelten: $T > R > P > S$ und zusätzlich : $R > (S + T)/2$ eq.(9.6)

der zweite Teil von eq. (9.6) bedeutet, dass Kooperation besser ist als die erwartete Auszahlung aus "Verrat".

Tab 9.3 Auszahlungsmatrix für das Gefangenendilemma. Die Werte beziehen sich auf die Auszahlung für den Spieler A (und sind symmetrisch für Spieler B).

Handlung von Spieler 1	Handlung von Spieler 2	
	Kooperation	Verrat
Kooperation	R	S
Verrat	T	P

Welches ist nun die beste Strategie? Dazu muss man sich die verschiedenen Optionen und deren Konsequenzen anschauen:

- falls der Opponent (Nr.2) die Strategie "Kooperation" wählt, so sollte Spieler Nr.1 "Verrat" spielen, weil $T > R$.
- falls der Opponent (Nr.2) die Strategie "Verrat" wählt, sollte Spieler Nr.1 ebenfalls "Verrat" spielen, weil $P > S$.

d.h. was immer der Opponent wählt, man sollte stets "Verrat" wählen. Das Gleiche gilt natürlich symmetrisch auch für die Strategie des Spielers Nr.2 gegenüber dem Spieler Nr.1. Schlussfolgerung: in jedem Falle ist die Strategie "Verrat" die beste Strategie mit der höchsten erwarteten Auszahlung.

Dieses Spiel zeigt: Eine der Strategien ("Verrat") ist besser als alle anderen, sich im Spiel befindlichen Strategien (in diesem Falle "Kooperation"). Ausserdem wäre zwar die Strategie "Kooperation" für beide besser (weil R die höchste Auszahlung ergibt). Man kann sich aber der Kooperation des anderen Gefangenen nicht sicher sein und "Verrat" wäre auch bei Kooperation des anderen besser als die eigene Kooperation. Die nicht-kooperativen Lösung des Spiels (das sog. **Nash**-Gleichgewicht) ist dehalb stabil, gegen alle Varianten des Opponenten, obwohl beide dabei schlechter fahren.

Ausgehend von solchen Ueberlegungen haben JOHN MAYNARD SMITH und GEORGE PRICE (1973) das Konzept der sog. **Evolutionsstabilen Strategie** (**evolutionarily stable strategy, ESS**) für die Biologie entwickelt. Es lautet wie folgt:

> "*Eine Evolutionsstabile Strategie (ESS) bedeutet, dass - falls sie von allen Individuen in der Population verwendet wird - eine (seltene) Mutanten-Strategie unter der Wirkung der natürlichen Selektion nicht mehr in diese Population eindringen kann*"

Eine ESS ist also nicht durch eine alternative Strategie zu schlagen. Formal kann man dies wie folgt definieren.

Die erwartete Fitness der Strategie I bzw J ist:

$$W(\mathrm{I}) = W_0 + (1-p)\, E(\mathrm{I,I}) + p\, E(\mathrm{I,J})$$
$$W(\mathrm{J}) = W_0 + (1-p)\, E(\mathrm{J,I}) + p\, E(\mathrm{J,J}) \qquad \text{eq.(9.4)}$$

wobei:

I, J = zwei alternative Strategien, wobei J = Mutante und I = Populationsstragie.
W(I) = Fitness (Auszahlung) der Strategie I, etc.
p = Frequenz der Mutanten-Strategie, J ($p \ll 1$).
E(I,J)= erwartete Fitness (Auszahlung) wenn Strategie I gegen Strategie J gespielt wird, etc.
W_0 = eine Grundfitness, unabhängig vom Spiel.

Bedingung: Falls Strategie I eine ESS sein soll, so muss gelten:

$$E(\mathrm{I,I}) > E(\mathrm{J,I})$$
oder:
$$E(\mathrm{I,I}) = E(\mathrm{I,J}), \text{ jedoch dann auch } E(\mathrm{I,J}) > E(\mathrm{J,J}) \qquad \text{eq.(9.5)}$$

Das Konzept der ESS wird für die Analyse vieler Probleme erfolgreich angewandt. Man kann dessen Gültigkeit für die besprochenen Spiele leicht überprüfen.