

Von Falken, Tauben und Bourgeois

Die Spieltheorie im Dienste der Biologie

1 Problemstellung

Konrad Lorenz gab seinem 1963 veröffentlichten Buch zur Naturgeschichte der Aggression den Titel „Das sogenannte Böse“ und deutete damit an, dass Aggression biologisch sinnvoll sein muss, sonst wäre sie von den Mechanismen der Evolution schon lange ausgelöscht worden. Die ultimate Frage ist also:

Wie kann Aggression die Fitness erhöhen?

Dabei sind Kosten (Aufwand an Energie, Verletzungsgefahr, Unaufmerksamkeit gegenüber Fressfeinden, Zeitverlust z. B. für Nahrungssuche) und Nutzen (Fortpflanzungserfolg) gegeneinander aufzuwiegen. (Beispielsweise ist es nutzlos, jeder Auseinandersetzung aus dem Weg zu gehen, wenn man dadurch keine Chance auf eine Paarung hat.)

2 Zur Spieltheorie

Der Name Spieltheorie bezieht sich auf Brettspiele, bei denen von vornherein Spielregeln festgelegt sind, innerhalb derer die Spieler Entscheidungen treffen, welche unter anderem auch vom Verhalten der Mitspieler abhängen. Die Spieltheorie ist ein Teilgebiet der Mathematik, das von John Maynard SMITH (1920-2004) entwickelt wurde.

Ein Spiel im Sinne der Spieltheorie ist eine Entscheidungssituation mit mehreren Beteiligten, die sich in ihren Entscheidungen gegenseitig beeinflussen. Die Spielregeln können als Algorithmen formuliert werden, so dass man das Spiel über beliebig viele Runden auf dem Computer simulieren kann. Weil die Regeln starr sind, beschreibt die Simulation die Wirklichkeit nur sehr grob, aber sie kann eine generelle Entwicklung recht gut nachvollziehen.

Kosten und Nutzen werden dabei durch die Vorgabe der Spielregeln quantifiziert (d. h. in Zahlen angegeben).

3 Die Spielregeln für Falken und Tauben

Wir gehen zunächst (stark vereinfachend) davon aus, dass es innerhalb derselben Tierart zwei Strategien gibt (echte Tauben und Falken verhalten sich allerdings überhaupt nicht nach diesen Spielregeln):

Strategie eines **Falken**: „Drohe und kämpfe immer, bis sich ernste Verletzungen einstellen oder der Gegner getötet ist.“ Falken gehen dabei das Risiko ein, selbst verletzt zu werden. Dies entspricht dem Beschädigungskampf.

Strategie einer **Taube**: „Imponiere und drohe, aber fliehe, sobald sich der Gegner wehrt.“ Weil Tauben eine tätliche Auseinandersetzung vermeiden, bleiben sie nach den Spielregeln stets unverletzt. Dies entspricht dem Kommentkampf.

Imponieren und Drohen tritt nur auf, wenn Tauben gegen Tauben antreten.

4 Kosten und Nutzen in Zahlen

Smith legte aufgrund langjähriger Beobachtungen aggressiven Verhaltens verschiedener Tiere für den Fitness-Gewinn folgende Punktzahlen fest:

Situation	Punkte
Gewinnen einen Kampfes	+ 50
Verlieren eines Kampfes	0
Kosten für Imponieren und Drohen	- 10
ernste Verletzung	- 100

5 Aggressive Situationen bei Falken und Tauben

5.1 In einer reinen Taubenpopulation drohen im Konfliktfall beide Kontrahenden. Die Wahrscheinlichkeit, dass eine der Tauben gewinnt, ist 50 % (man geht davon aus, dass beide gleich stark sind). Beide Kontrahenden investieren Zeit und Energie für Imponieren und Drohen.

5.2 In einer reinen Falkenpopulation wird nicht lange imponiert und gedroht, sondern sofort gekämpft, bis einer der beiden Kontrahenden (mit einer Wahrscheinlichkeit von 50 %) den Kampf gewinnt. Man geht davon aus, dass der Unterlegene ernsthaft verletzt wird.

5.3 In einer Population von Falken und Tauben wird bei einer aggressiven Situation der Falke immer unverletzt gewinnen, während die Taube ohne zu drohen immer flieht.

Berechnen Sie den Fitness-Gewinn (in Punkten), die in den drei dargestellten Situationen jeweils der eine und der andere Kontrahend erhält. Berechnen Sie auch die durchschnittliche Punktzahl, die alle Beteiligten erhalten, für die Situationen von 5.1 und 5.2.

6 Evolutionsstabile Strategien (ESS)

Auch wenn eine reine Taubenpopulation eine hohe durchschnittliche Punktzahl erreicht, ist sie nicht evolutionsstabil, weil durch Mutation irgendwann einmal ein Falke entstehen kann, der dann erfolgreich und unverletzt gegen jede Taube kämpft und somit seine Fitness sehr stark erhöht. Der Anteil der Falken nimmt dabei zu. Aber je mehr Falken in der Population sind, desto höher ist die Wahrscheinlichkeit, dass ein Falke im Kampf auf einen Falken trifft. Deshalb stellt sich mit der Zeit ein stabiles Gleichgewicht ein: 5 Tauben zu 7 Falken.

Auch im umgekehrten Fall, nämlich dass in einer zunächst reinen Falkenpopulation durch Mutation eine Taube entsteht, ergibt sich nach genügend vielen Generationen das gleiche Zahlen-Verhältnis, bei dem sich jedes Individuum mit einer Wahrscheinlichkeit von 5/12 wie eine Taube und mit einer Wahrscheinlichkeit von 7/12 wie ein Falke verhält.

7 Die Spielregeln für Bourgeoise (Bürger)

Um das Spiel den Gegebenheiten in der Natur stärker anzunähern, wird als dritte Strategie die des **Bourgeoise** eingeführt. Sein Verhalten hängt von der Situation ab: Als Revierbesitzer verhält er sich wie ein Falke, als Angreifer auf fremdem Territorium aber wie eine Taube.

Berechnen Sie den durchschnittlichen Fitness-Gewinn (in Punkten) für Bourgeoise, wobei 50 % Revierverteidiger und 50 % externe Angreifer sein sollen. Berechnen Sie auch die durchschnittliche Punktzahl für eine Taube bzw. einen Falken, die in eine Bourgeoise-Population eindringen.

8 Ausblick: Tit For Tat

Noch näher an die wirklichen Verhältnisse kommt man mit der „Wie du mir, so ich dir“-Strategie (= „tit for tat“), bei dem die Lernfähigkeit der Tiere berücksichtigt wird. Das Tier beginnt als Kommentkämpfer (Taube) und bleibt dies so lange, wie das der Gegner auch tut. Geht der aber zum Beschädigungskampf über, so wird das Tier sofort zum Falken. Diese Strategie ist evolutionsstabil und bleibt deshalb erhalten, wenn sie einmal entstanden ist. Rangordnungskämpfe laufen in der Regel nach dieser Strategie ab.

Lösungen:

5.1 Taube gegen Taube

Gewinner: Drohen	- 10	Verlierer: Drohen:	- 10
Gewinnen	<u>+ 50</u>	Verlieren:	<u>0</u>
	+ 40		- 10

Durchschnitt: $0,5 \cdot (+ 40) + 0,5 \cdot (- 10) = + 20 - 5 = + 15$

5.2 Falke gegen Falke

Gewinner: Gewinnen	<u>+ 50</u>	Verlierer: Verlieren	0
	+ 50	Verletzung	<u>- 100</u>
			- 100

Durchschnitt: $0,5 \cdot (+ 50) + 0,5 \cdot (- 100) = + 25 - 50 = - 25$

5.3 Taube gegen Falke

Gewinner: Gewinnen	+ 50	Verlierer: Verlieren	0
(Falke)		(Taube)	

(Hier keine Durchschnittsberechnung)

7.1 Bourgeois gegen Bourgeois

Resident: Gewinnen	+ 50	Eindringling: Verlieren	0
im Durchschnitt:	$0,5 \cdot (+ 50) + 0,5 \cdot 0 =$		+ 25

7.2 Falke in Bourgeois-Population

- Falke ist mit 50% Wahrscheinlichkeit Revierbesitzer (Resident):
Gewinnen + 50
- Falke ist mit 50% Wahrscheinlichkeit Eindringling und kämpft damit gegen einen Bourgeois-Residenten, der wie ein Falke kämpft (vgl. 5.2):
im Durchschnitt - 25

im Gesamtdurchschnitt also: $0,5 \cdot (+ 50) + 0,5 \cdot (- 25) = + 12,5$

7.3 Taube in Bourgeois-Population

- Taube ist mit 50% Wahrscheinlichkeit Revierbesitzer (Resident), das entspricht einem Kampf Taube gegen Taube (5.1): im Durchschnitt + 15
- Taube ist mit 50% Wahrscheinlichkeit Eindringling und kämpft damit gegen einen Bourgeois-Residenten, der wie ein Falke kämpft (vgl. 7.1):
Verlieren 0

im Gesamtdurchschnitt also: $0,5 \cdot (+ 15) + 0,5 \cdot 0 = + 7,5$

