

BESZÁMOLÓ A KUTATÁS EREDMÉNYEIRŐL

Az alábbiakban tartalmilag a benyújtott pályázat *Kutatási koncepció és munkaterv* c. fejezetének tagolását követve foglaljuk össze a pályázati kutatás eredményeit, utalva a tervezett tematikától való helyenkénti eltérésre. Ezek az eltérések a kutatás folyamán felvetődő új kérdések vizsgálatát, ill. az eredeti tematika egy kisebb részének közeli témával való helyettesítését, összességében a kutatási tematika jelentős kibővítését jelentik.

1. Az evolúciós stabilitás területén elért eredmények

Evolúció-ökológiai problémák

Több, egymással kölcsönható aszexuális faj esetére – lineáris, de denzitásfüggő fitnessz feltételezése mellett - megadtunk egy evolúciós stabilitási fogalmat arra az esetre, amikor a mutációk igen ritka volta miatt feltehető, hogy egyszerre egy fajon belül csak egy-egy mutáns fenotípus jelenhet meg, és a szelekció olyan gyors, hogy az újabb mutánsok megjelenése előtt kiszelektálódnak a gyengébb változatok. Ekkor az evolúciós stabilitás azt jelenti, hogy tetszőleges mutánsok alrendszerében az ökológiai kölcsönhatások által meghatározott dinamika szerint haljon ki. Megmutattuk, hogy az általunk bevezetett, több fajra vonatkozó evolúciós stabilitási fogalom nemcsak a Maynard Smith-féle egyfajos ESS-fogalomnak természetes általánosítása, hanem egyben a Roughgarden-féle koevolúciós paradigma kiterjesztése is. [1]

Megmutattuk, hogy a fenti dinamikus szemléleten alapuló megközelítés általánosítható a denzitásoktól nem lineárisan függő egyedi fitnesszfüggvények esetére is. [2]

Az alábbiakban ismertetjük a témakörben elért, a *tervezetten tematikailag jelentősen túlmenő* evolúció-ökológiai eredményeinket.

Kidolgoztunk egy játékelméleti „foraging”-modellt két méhfaj és két növényfaj közötti koevolúciós kölcsönhatás leírására. A megfelelő mátrixjátékokra megmutattuk, hogy a teljesen kevert egyensúlyi táplálkozási stratégiapár evolúciós stabilitását a nektárgyűjtés hatékonysági paraméterei határozzák meg. A méhek napi optimális nektárgyűjtése dinamikai szempontból akkor és csak akkor stabilis, ha a hosszú távú morfológiai koevolúció divergens [3]. Felállítottunk továbbá egy olyan ökológiai modellt, amely két növényfaj nektárjáért versengő két méhfaj biomasszájának változását írja le, feltéve, hogy a vizsgált folyamat során a növények denzitása nem változik. Példát adtunk olyan paraméterekre, amelyek esetén a méhek optimális nektárgyűjtési viselkedése nem garantálja automatikusan a koegzisztenciát, azaz a viselkedésre vonatkozó játékdinamika stabilitása nem biztosítja a denzitásra vonatkozó ökológiai dinamika stabilitását. Ezeket az eredményeket konferenciákon adtuk elő [4], [20].

Az általunk kifejlesztett, több fajra vonatkozó evolúciós stabilitási fogalmat alkalmaztuk több, egymással versengő faj esetében, élőhely-hasznosítási szituációban [5]. Modelljeink újdonsága az, hogy bennük az ökológiai folyamatokat az egyedek optimális viselkedése határozza meg. Nevezetesen, vizsgáltuk két olyan kölcsönható faj eloszlását, amelyek ugyanabban a két foltban élhetnek, és adaptívan viselkednek (azaz maximalizálják darwini fitnesszüket). E fajok vagy versengenek a forrásokért, vagy ragadozó - zsákmány viszonyban állnak. Az általunk korábban kifejlesztett evolúciós játékelméleti fogalmakra alapozva általánosítottuk a klasszikus, egy fajra vonatkozó „ideal free distribution” (IDF) koncepciót két kölcsönható fajra. Megmutattuk, hogy a mobilis és a szesszilis populációk egymással versengő egyedeinek viselkedése között

lényeges különbség lehet, ugyanis előfordulhat, hogy a szesszilis egyedek mindkét habitatban stabilisan koegzisztálhatnak, míg a mobilis egyedek ugyanazon versengési paraméterek mellett szeparálódnak különböző élőhelyekre.

Megvizsgáltuk, hogy az általunk bevezetett evolúciós stabilitási fogalom miképpen finomítja az eddigi fajkeletkezési modelleket. E szemlélet újdonsága szemben az adaptív iskola által kidolgozott modellekkel (amelyek csak folytonos skálán mozgó tulajdonságokkal foglalkoznak) az, hogy az általunk kidolgozott modellezési módszerrel képesek vagyunk nemcsak a folytonos, hanem a diszkrét skálán mozgó tulajdonságok evolválódását is leírni. Az általunk bevezetett fogalom alkalmas a paleontológia egyik fő elméletének, nevezetesen a „szakaszos egyensúlyra” vonatkozó elméletnek a matematikai kezelésére. [6]

Egy faj esetén összehasonlítottuk a korábbi evolúciós stabilitási koncepciókat az általunk bevezetett dinamikus szemléletre alapuló fogalmakkal. Az adaptív dinamika evolúciós stabilitási fogalma speciális esetként adódik a mi stabilitási fogalmunkból. A fő különbség abban áll az adaptív dinamika és az általunk javasolt modellépítés között, hogy mi szigorúan alapozunk a mutánsokra vonatkozó ritkasági feltételre, amely kizárja, hogy az evolúció mindig a maximális fitness növekedés irányába haladjon, hiszen ha a mutáns ritka, akkor nincs olyan a mechanizmus, amely biztosítja, hogy a „legjobb” mutáns jelenjen meg egy adott állapotban. [7]. Az Eshel által bevezetett folytonos evolúciós stabilitás és az általunk bevezetett stabilitási fogalom lényegesen eltér, amit példákon sikerült megmutatnunk. Az eltérés háttere az, hogy Eshel olyan eseteket vizsgált, amikor minden egyed képes stratégiáját egy kicsit változtatni, így az egyedi viselkedés is képes perturbálni a rendszert. A mi modellünk alapfeltétele viszont az, hogy csak a mutánsok perturbálják a rendszert [8].

Dinamikus modelleket adtunk meg a koalíciós viselkedés terjedésére egy adott fajon belül, ahol a páronkénti konfliktust bimátrixjáték írja le. Az egyik modellben a nem koalicionista típus egyensúlyi kevert stratégiát játszik, ekkor a nem koalicionista viselkedési típus hosszú távon kihál. A másik modellben két nem koalicionista típus van, és mindegyikük egy-egy tiszta stratégiát játszik. Ez utóbbi esetben megmutattuk, hogy a nem koalicionista típusok nem képesek kiszorítani a koalicionista típust, de nem is szükségképpen hálnak ki [9].

Egy dinamikus modell keretében megmutattuk, hogy a természetes szelekció folyamán a „versengő” típus (aki a teljes populációval szembeni relatív előnyét maximalizálja) kisselektálja az „optimalizáló” típust (aki a saját „bevételét” maximalizálja) [10].

Evolúciós stabilitás szexuális populációkban

A nemi kromoszómákon öröklődő viselkedésnek a pályázatban kitűzött evolúciós stabilitási vizsgálatára a pályázati kutatás ideje alatt azért nem került sor, mert a szexuális populációk evolúciós stabilitására vonatkozó korábbi vizsgálataink nyomán váratlanul lehetőségünk nyílt a következő problémák megoldására.

Megmutattuk, hogy a domináns-recesszív öröklődés biztosítja, hogy a szexuális és aszexuális populációban zajló frekvenciafüggő szelekció végállapotai fenotipikus szempontból azonosak, pontosabban, domináns recesszív öröklődés esetén az általunk bevezetett a reguláris ESAD fenotipikus képe ESS, és megfordítva, az ESS-t generáló alléleloszlás szükségképpen ESAD [11].

Egylókuszos, diploid, redundáns öröklési rendszerek egy speciális osztályára megmutattuk, hogy ha létezik ESS, akkor annak redundáns ösképe aszimptotikus stabilis halmaz. Biológiailag ez azt jelenti, hogy redundáns szexuális populáció esetében is az evolúció végállapotának fenotipikus képe ESS [12].

Megmutattuk, hogy szexuális populációban domináns-recesszív episztázis esetén kapcsoltsági egyensúlyban minden lehetséges fenotípuseloszlás előállhat. A [13] és [14] konferencia-előadások alapján folyóiratcikk kézírata előkészületben.

2. Szelekciós alaptételek

A természetes szelekció Fisher-féle alaptételének témakörében az általános replikátor-dinamikára nézve megmutattuk, hogy a replikátorok marginális fitneszeinek varianciája egy egyensúlyi pont környezetében akkor és csak akkor szigorúan fogyó, ha ez az egyensúlyi állapot egyúttal ESS is [15].

A természetes szelekció Fisher-féle modellje keretében megfogalmazott klasszikus alaptételének egy, a mutáció jelenléte mellett érvényes „gyengített” változatát igazoltuk. A tétel alkalmazásaként biológiai feltételt adtunk arra, hogy a mutáció mikor gyorsítja, illetve lassítja az evolúciós folyamatot (az átlagfitnesz növekedését). Az eredményt a [16] konferenciaelőadás kibővített változataként folyóiratcikkben kívánjuk közzé tenni, ennek kézírata előkészületben van.

Megmutattuk, hogy az átlagos rátermettség parciális növekedésének Ewens-féle alapfogaloma és a játékelméleti értelemben vett relatív előny növekedési rátájának fogalma egyenértékű abban az értelemben, hogy mindegyik arányos a replikátorok rátermettségének varianciájával. A különbség azonban e két megközelítés között a következő. Egylókuszos pánmixis esetén az átlagos rátermettség parciális növekedése statisztikus megközelítésen alapul, és reziduális nem más, mint a zigoták rátermettsége varianciájának és az allélok marginális rátermettsége varianciájának a különbsége. Az általunk javasolt megközelítés ezzel szemben nem statisztikus jellegű, így reziduális nem lép fel [17].

3. Általános evolúciós dinamikák

A kutatás során a differenciáltartalmazások segítségével való modellezés kapcsán matematikai ellenpéldát találtunk arra a sejtésre, amelyre alapulva tudtuk volna kidolgozni a kitűzött célokat. E tisztán matematikai vizsgálatok során azonban egy módszertani cikkben a klasszikus Ljapunov-féle stabilitási fogalmat ki sikerült terjesztenünk arra a geometriai esetre, amikor a Ljapunov-függvény szintfelületei nem korlátosak [18].

Bevezettük a tetszőleges számú faj adaptív stratégiaválasztását leíró *parciális adaptív dinamikát*, amelynek aszimptotikus stabilitását garantálja az általunk korábban bevezetett statikus Ljapunov-replikátor stabilitás [19].

A kutatás további tematikai kibővülését jelenti e parciális adaptív dinamikák alkalmazása humán viselkedési modellekre [21], [22].

4. Rendszerelméleti vizsgálatok

A matematikai rendszerelmélet fogalomkörének és eszközrendszerének alkalmazásával következő eredményeket értük el:

A Fisher-féle szelekciómodellből kiindulva megadtuk a mesterséges szelekció egy irányításelméleti modelljét. Ennek keretében – alkalmas feltételek mellett – megmutattuk, hogy egy populáció átlagfitnesze miként optimalizálható mesterséges szelekció

segítségével. Ezt az eredményt a [23] kötetben publikáltuk, annak a marginális fitness varianciájára vonatkozó következményét a [33] közlemény tartalmazza.

Az irányíthatósági vizsgálatok keretében a Fisher-típusú szelekció-mutáció-modell esetében elégséges feltételt adtunk arra, hogy egy populáció megfelelő mutációs folyamat hatására polimorf egyensúlyba kerülhessen [24].

Az aszexuális populációkra vonatkozó (frekvenciafüggő) replikátordinamikára alapozva az evolváló populáció ESS-be (dinamikus egyensúlyba) való irányíthatóságára adtunk elégséges feltételt, l. a [25] doktori értekezést. Megmutattuk továbbá, hogy egy kétdimenziós modellben a kifizetőmátrix változásával miként kerülhet a rendszer egy adott egyensúlyból egy új egyensúlyba. [25].

A kutatási terv kereteit kibővítve, az irányíthatóság vizsgálatát denzitásfüggő ökológiai modellekre is kiterjesztve, foglalkoztunk a konzervációbiológia egy fontos rendszerelméleti problémájával: modellparaméterek segítségével biológiailag interpretálható elégséges feltételeket adtunk arra, hogy egy egyensúlyi állapotában megzavart populációrendszer adott idő alatt az egyensúlyba visszavihető legyen [26].

Szexuális populációk evolúciómódelljeire vonatkozó stabilitási vizsgálatinkhoz csatlakozva, a fenotipikus szelekció esetén különböző biológiai szituációkban elégséges feltételeket igazoltunk arra, hogy fenotipikus folyamatok megfigyeléséből a mögöttes genetikai folyamat egyértelműen rekonstruálható legyen [27], [28].

Elégséges feltételt, ill. eljárást adtunk egylókuszos szelekció-mutáció-modell esetében polimorf egyensúly létezésére, ill. annak kiszámítására, majd a klasszikus Fisher-féle szelekciómodellre vonatkozó korábbi megfigyelhetőségi eredményünket kiterjesztettük arra az esetre is, amikor mutáció is jelen van. E modell keretében elégséges feltételt adtunk arra, hogy a populáció mesterséges szelekcióval polimorf egyensúlyba legyen irányítható. [29]

Többfajos populációdinamikai modellek esetében kétféle monitoring-problémával foglalkoztunk: Egyrészt a nemlineáris rendszerinverzó egy új módszerével olyan eljárást adtunk meg, amellyel egyes indikátorfajok folyamatos megfigyeléséből rekonstruálhatók egy Lotka-Volterra- típusú populációrendszert érő abiotikus hatások [30].

Más problémát jelent indikátorfajok megfigyelése révén a populációrendszer teljes állapotfolyamatának (azaz az egyes fajok denzitása időbeli alakulásának) egyértelmű rekonstruálhatósága. Ez utóbbira adtunk egyensúlyhoz közeli rendszerek esetében elegendő feltételeket. E feltételek változó környezet (így például szezonális periodicitás) esetén is alkalmazhatóak [31].

A [32] dolgozatban a szexuális populációkra vonatkozó eddigi rendszerelméleti vizsgálatainkat kiterjesztettük nem szimmetrikus genotípus-fenotípus megfeleltetések esetére, valamint aszexuális populációkra is, megfigyelhetőségi eredményeket igazolva evolúciós játékelmélet klasszikus replikátordinamikájára.

A frekvenciafüggő evolúciós modellek rendszerelméleti vizsgálata témakörében a jelen pályázat témavezetőjének irányításával a pályázat résztvevője, Inmaculada López elkészítette a már fentebb idézett [25] doktori értekezését, és 9 nemzetközi közleménnyel, nemzetközi bizottság előtt 2003-ban kitüntetéssel meg is védte azt. E dolgozatban számos olyan, matematikailag meglehetősen komoly eszközök alkalmazását igénylő technikai részlet is kidolgozásra került, amely a matematikai rendszerelmélet frekvenciafüggő modellekre való további alkalmazását is elősegítette.

Denzitásfüggő ökológiai modellek monitorozásának módszertanát fejleszti tovább két újabb dolgozatunk. A [34] közleményben egy forrás - termelő - elsődleges fogyasztó típusú tápláléklánc esetére igazoltuk, hogy ha a forrás elegendően bőséges ahhoz, hogy a rendszer stabilis együttélését (aszimptotikus egyensúlyának létezését) biztosítsa, akkor

ennek az egyensúlynak a közelében a lánc bármelyik komponensét megfigyelve a teljes rendszer állapotfolyamata egyértelműen rekonstruálható.

Míg az előbbi rendszer a forrás dinamikájának jelenléte miatt nem Lotka-Volterra típusú, a [35] dolgozatunkban Lotka-Volterra típusú rendszert vizsgálunk újabb szempontból. A korábbi megfigyelhetőségi eredményeink a rendszer teljes állapotfolyamatának a megfigyelés alapján történő *elvi* rekonstruálhatóságát biztosítják. E dolgozatban újszerű kérdésfeltevessel, ún. megfigyelő rendszert konstruálunk. Ennek a megfigyelt függvény ismeretében felépített rendszernek a megoldásai közelítőleg előállítják az eredeti rendszer állapotfolyamatát a következő értelemben: a két rendszer megoldásainak különbségének időbeli változását leíró ún. hibadinamikának a nulla aszimptotikusan stabilis egyensúlyi pontja. A megfigyelő rendszer megoldása tehát rövid tranziens szakasz után aszimptotikusan előállítja az ismeretlen állapotfolyamatot (a vizsgált esetben exponenciálisan csökkenő hibával). A megfigyelő rendszer előállításához a nemlineáris rendszerelmélet legújabb eredményeit alkalmaztuk. A megfigyelő rendszer konstrukcióját egy ragadozó és két zsákmányfajból álló rendszeren numerikusan is illusztráljuk. Speciális táplálékhalózatokhoz konstruáltunk megfigyelő rendszert a közlésre benyújtott [36] dolgozatunkban.

Legújabb eredményeink—a fenti denzitásfüggő modellektől eltérően—frekvenciafüggő modellek esetében adnak lehetőséget megfigyelő rendszer konstrukciójára. Itt az elvi nehézséget az jelenti, hogy a megfigyelő létezését garantáló tétel megfelelője nem ismeretes invariáns sokasággal rendelkező rendszerek esetére. E problémát a vizsgált szexuális populáció fenotipikus evolúcióját leíró modell esetében úgy sikerült áthidalnunk, hogy a hiányzó általános egzisztenciátétel alkalmazása helyett konkrétan meg tudtuk konstruálni a megfigyelő rendszert. Ez a megfigyelő rendszer konzisztens a kiindulási rendszerrel abban az értelemben, hogy a polimorf állapotok alkotta sokaság hosszú távon invariáns a megfigyelési rendszerre nézve is [37]. E dolgozatban a rendszer minőségi vizsgálatára (periodikus pályák létezésének igazolására) az evolúciós játékok modellezésben közkeletű kő-papír-olló típusú játék esetében a Poincaré-Andropov-Hopf-féle bifurkációtételt alkalmazhatóságát is igazoltuk. Ezekről az eredményekről egy, a *Nonlinear Analysis: Real World Applications* folyóirathoz beküldendő dolgozatunk munkaváltozata is elkészült. Ennek véglegesítésére természetesen a konferenciát követően kerül sor.

A fenti témakörben a jelen pályázat témavezetőjének irányításával a pályázat spanyol résztvevője, Inmaculada López a pályázati kutatás egyik résztemájából elkészítette doktori értekezését [32], és 9 nemzetközi közleménnyel, nemzetközi bizottság előtt 2003-ban kitüntetéssel meg is védte azt.

*A pályázati kutatás kezdeti eredményei, ezek nemzetközi szakfolyóiratokban való közzététele nyomán a **Kluwer Academic Publishers** kiadó szerződést kötött velünk a következő monográfia megírására: **J. Garay and Z. Varga, Evolutionary Stability and Dynamics of Population Systems**. [38] (A Kluwer beadványa nyomán a könyv a Springer-Verlag neve alatt fog megjelenni.) A pályázat utolsó évében e monográfia kéziratának elkészítésén dolgoztunk, jelenleg még némi stilisztikai és szerkesztési tevékenység és az ábrák elkészítése van hátra. A könyv tartalomjegyzéke a következő:*

1. PRELIMINARIES: CLASSICAL MODELS

1.1. Fisher's model of natural selection

1.2. The Lotka-Volterra model of population systems

1.3. Classical evolutionary game theory: the single-species case

2. EVOLUTIONARY GAME-THEORETICAL CONFLICTS IN MENDELIAN POPULATION
 - 2.1. Evolutionarily stable allele distribution
 - 2.2. Reachability of phenotypic states
 - 2.3. ESS as the phenotypic image of ESAD
 - 2.4. Redundant realization of phenotypic state

3. MULTI-SPECIES EVOLUTIONARY STABILITY CONCEPTS AND DYNAMICS
 - 3.1. Bimatrix game as a first step to N -players games
 - 3.2. Frequency-dependent evolutionary games for two asexual species
 - 3.3. Frequency dependent evolution for several asexual species
 - 3.4. Evolutionary stability in Lotka-Volterra systems
 - 3.5. Evolutionary stability in general ecological models

4. GAMES WITH GENERAL MARGINAL PAY OFF FUNCTIONS AND SECOND FUNDAMENTAL THEOREM OF NATURAL SELECTION
 - 4.1. Fisher's fundamental theorem of natural selection
 - 4.2. Evolutionary stability in general games
 - 4.3. Decrease of the variance of marginal fitness

5. TWO MODELS IN ECONOMICS
 - 5.1. The dynamic stability of coalitionist behaviour for two-strategy bimatrix games
 - 5.2. Evolutionary dynamics for economic behaviour: competition versus optimization

6. SYSTEMS-THEORETICAL MODELS
 - 6.1. Controllability of multi-species density-dependent dynamics. Applications in conservation biology
 - 6.2. Observability of multi-species density-dependent dynamics. Applications to monitoring systems
 - 6.3. Control-theoretical model of artificial selection
 - 6.4. Phenotypic observability of frequency-dependent selection dynamics
 - 6.5. Observer design in population models

Megjegyzés: Bár a rendszer a zárójelentés esetében is még a kutatáshoz tartozó összes közlemény felsorolását kéri, az OTKA Bizottsági állásfoglalást figyelembe véve nagy számú nemzetközi konferenciaközleményt töröltünk a listából, csupán azokat tartva meg, amelyekről még nem jelent meg referált folyóiratcikk, ill. könyvrészlet. Alább, a beszámolóhoz kapcsolódva megadott közleményjegyzék számozása a beszámoló tartalmi logikája miatt eltér az adatbázisból kinyomtatott közleményjegyzék időbeli sorrendjétől, továbbá tartalmaz csupán benyújtott dolgozat, illetve lényegében elkészült könyvkéziratot is.

Közlemények

- [1] Cressman, R., Garay, J. Evolutionary stability in Lotka-Volterra system (2003). *J. Theor. Biol.* **222**: 233-245.
- [2] Cressman, R., Garay, J. Stability N -species coevolutionary systems (2003). *Theor. Pop. Biol.* **64**, 519-533.
- [3] Garay, J., Cressman, R., Varga, Z. (2003). Optimal behaviour of honey bees based on imitation at fixed densities. *Com. Ecol.* **4(2)**, 219-224.
- [4] Garay, J., Cressman, R., Varga, Z., A game-theoretical model of a two-species foraging problem concerning bee populations. Conference on Computational and Mathematical Population Dynamics. Trento/Italy, 2004. Abstracts 39.
- [5] Cressman, R., Krivan, V., and Garay, J., (2004) Ideal free distribution, evolutionomony games and population dynamics in multiple species environments. *Am. Nat.* 164 (4) 473-489.
- [6] Cressman, R., Garay, J. (2006). A game–theoretical model for punctuated equilibrium: species invasion and stasis through coevolution. *BioSystem* **84**: 1-14
- [7] Garay J. Több fajra vonatkozó evolúciós stabilitási fogalmak. (2005) *Magyar Tudomány*, **4**, 390-399.
- [8] Garay, J. Adaptive dynamics based on ecological stability. In: Jørgensen, S., Quincampoix, M., Vincent, T. (Eds.), *Advances in Dynamic Game Theory and Applications*, Series: Annals of the International Society of Dynamic Games, Vol. 9. Birkhäuser, Boston (2006, megjelenés alatt)
- [9] Cressman, R., Garay, J., Scarelli, A., Varga Z. (2004). The dynamic stability of coalitionist behaviour for two-strategy bimatrix games. *Theory and Decision* **56(1-2)**: 141-152.
- [10] Garay, J. Varga, Z. Evolutionary dynamics for economic behaviour: competition versus optimization. (2006). *Pure Math. Appl.* (in press)
- [11] Garay, J., Varga, Z. Coincidence of ESAD and ESS in Dominant-recessive Hereditary Systems(2003). *J. Theor. Biol.* **222**: 297-305.
- [12] Cressman, R., Garay, J., Varga, Z. (2003). Evolutionarily stable sets in the single-locus frequency-dependent model of natural selection. *J. Math. Biol.* **47**, No. 5, 465 – 482.
- [13] Garay, J., Genetical reachability: When does a sexual population realize all phenotypic states in linkage equilibrium? ECMTB 2002, 5-th European Conference on Mathematical Modeling in Biology and Medicine. 2-6 July, Milan, Italy. Abstracts, p. 247.
- [14] Garay, J., Genetical Reachability. Workshop on Mathematical Population Genetics and Statistical Physics at Erwin Schrödinger Institute, Vienna, 16-20 December, 2002.
- [15] Garay, J. (2003). When does the variance of replicator fitness decrease? *J. Math. Biol.* **47**, No. 5, 457 – 464.
- [16] Varga, Z., Gámez, M., Carreño, R., López, I. Extensión del teorema fundamental de Fisher sobre la selección natural. 27 Congreso Nacional de Estadística e Investigación Operativa. 8 -11 April 2003, Lleida, Spain. (pp 1-8, full paper in electronic version)
- [17] Garay, J., Partial change in mean fitness versus relative advantage in fundamental theorem of natural selection (Proceedings of the European Conference for

- Mathematics and Theoretical Biology ECMTB, 2005 (referált teljes cikk, közlésre elfogadva).
- [18] Garay, B.M., Garay, J. (2002). Total separation and asymptotic stability. *Univ. Iagell. Acta Math. Fasc. XL.* 126-136.
- [19] Garay, J. Many Species Partial Adaptive Dynamics (2002). *BioSystems* 65, 19-23.
- [20] Garay, J. *An ecological game-theoretical model for the foraging problem of bees.* BIRS Workshop on Evolutionary Games Dynamics, 2006, Banff, Canada. (invited speaker) full paper in electronic form 1-15.
- [21] A. Scarelli, J. Garay and Z. Varga, *Evolutionary Dynamics for the Behaviour in a Cooperative.* SING 2 – Spain-Italy-Netherlands Meeting on Game Theory. 14-17 June, 2006, Foggia / Italy. Abstracts, 61.
- [22] Garay, J., Scarelli, A., Cressman R., and Varga, Z. *Dynamic game model for a marketing cooperative with penalty for unfaithfulness.* XXX AMASES (Italian Association of Mathematics Applied to Economics and Social Sciences) National Congress. 4-7 September, 2006, Trieste, Italy (accepted)
- [23] López, I., Gámez, M., Carreño, R. and Varga, Z. Optimization of mean fitness of a population via artificial selection. *In R. Bars (Ed.) Control Applications of Optimisation* (2003). Elsevier, Amsterdam, 147-150.
- [24] Scarelli, A., Varga, Z. (2002). Controllability of selection-mutation systems. *BioSystems.* **65** No 2-3, 113-121.
- [25] López I: Observabilidad y Controlabilidad en Modelos de Evolución, 2003 (tesis doctoral, Universidad de Almería, Servicio de Publicaciones España), CD, Depósito Legal AI-387-2003, ISBN: 84-8240-683-3, 2003
- [26] Varga, Z., R. Carreño, Gámez, M., López, I. Controllability of population systems. 2nd International Conference on Mathematical Ecology. Alcalá de Henares, Spain, 5-9 September, 2003. Abstracts Pos-Var
- [27] M. Gámez, Carreño, R., A. Kósa, Z. Varga (2003), Observability in strategic models of selection. *BioSystems*, Volume **71**, No 3, 249-255
- [28]. López, I., Gámez, M., Carreño, R. and Varga, Z. Recovering genetic processes from phenotypic observation. *In Mathematical Modelling & Computing in Biology and Medicine* (Ed. V. Capasso) MIRIAM, Milan (2003), 356-361.
- [29] López, I., Gámez, M., Varga, Z. (2005). Equilibrium, observability and controllability in selection-mutation models. *BioSystems* Volume 81, No1, 65-75.
- [30]. Szigeti, Vera, Varga, Nonlinear system inversion applied to ecological monitoring. 15-th IFAC World Congress on Automatic Control, Barcelona 2002, (referált teljes cikk elektronikus formában)
- [31]. Varga, Z., Scarelli, A., Shamandy, A. (2003). State monitoring of a population system in changing environment. *Com. Ecol.*, **4**, (1) 73-78.
- [32] López, I., Gámez, M., Carreño, R. (2004) Observability in dynamic evolutionary models. *BioSystems* **73** No. 2, 99-109.
- [33] López, I., Gámez, M., Varga, Z. Optimización de la varianza de la aptitud en una población. XXVIII Congreso Nacional de Estadística e Investigación Operativa SEIO'04. Cádiz, España, 25 a 29 de Octubre de 2004. Resúmenes en forma electrónica: <http://www.uca.es/basesdatos/ponencias/> No. 1 (Id. 194)
- [34] Shamandy, A., Scarelli, A. and Varga, Z. Observability of simple ecosystems. 10th Spanish Conference on Biometrics. Oviedo, Spain, May 25-27, 2005. Resúmenes, 161.
- [35] López, I., Gámez, M., Garay, J. Varga, Z. Monitoring in a Lotka-Volterra model. *BioSystems* (2006) (in press)
- [36] López, I., Gámez, M. and Molnár, S., Observability in a food web (2006) *Applied Mathematical Letters* (submitted)

- [37] López, I., Gámez, M., Varga, Z. Observer design for phenotypic observation of genetic processes. International Congress of Mathematicians, ICM 2006, 22-30 August, 2006, Madrid / Spain (accepted)
- [38] Garay, J., Varga, Z., Evolutionary Stability and Dynamics of Population Systems. (monograph contracted for Springer-Verlag)