

Brood Desertion in Kentish Plover: Sex Differences in Remating Opportunities. *Behavioral Ecology*. 10, 191–197. DOI: 10.1093/beheco/10.2.185 • <http://tinyurl.com/zg8k8wy>

Székely Tamás – Lessells, C. M. (1993): Mate Change by Kentish Plovers *Charadrius alexandrinus*. *Ornis Scandinavia*. 24, 317–322. DOI: 10.2307/3676794 • <http://tinyurl.com/zwryckp>

Székely Tamás – Líker András – Freckleton, Robert P. – Fichtel, Claudia – Kappeler, Peter M. (2014a): Sex-biased Survival Predicts Adult Sex Ratio Variation

in Wild Birds. *Proceedings of the Royal Society of London B*. 281, 1788, 20140342. DOI: 10.1098/rspb.2014.0342 • <http://tinyurl.com/zc73c4f>

Székely Tamás – Moore, Allen J. – Komdeur, Jan (eds.) (2010): *Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press

Székely Tamás – Weissing, Franz J. – Komdeur, Jan (2014b): Adult Sex Ratio Variation: Implications for Breeding System Evolution. *Journal of Evolutionary Biology*. 27, 8, 1500–1512. DOI: 10.1111/jeb.12415 • <http://tinyurl.com/hueyxho>



## AZ EGYEDI SOKSZÍNŰSÉG HATÁSAI A KOOPERÁCIÓ EVOLÚCIÓJÁRA

Barta Zoltán

az MTA doktora, tszv. egyetemi tanár,

MTA–DE Lendület Viselkedésökológiai Kutatócsoport,

Debreceni Egyetem Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék, Debrecen

[barta.zoltan@science.unideb.hu](mailto:barta.zoltan@science.unideb.hu)

### Kooperáció

Végigtekintve az élőlények gazdag csoportjain, feltűnően gyakran találkozunk a társas viselkedés különböző formáival. Ahogy Robert Trivers, az evolúcióból egyik élő klasszikusa fogalmazott: „Everybody has a social life.” (Mindenkinek van valamilyen társas élete.) (Székely et al., 2010) De mi is ez a társas vagy szociális viselkedés? Az evolúcióból különösen a viselkedésökológiában feltesszük, hogy az egyedek szaporodási sikere, túlélése jelentős mértékben függ viselkedésüktől. Szociális viselkedésről akkor beszélünk, amikor az egyed fitnessze nemcsak a saját, hanem társai viselkedésétől is függ (Székely et al., 2010). Egymással küzdő szarvasbikák esetében az, hogy egy bika nyer, nemcsak attól függ, hogy milyen erős, vagy milyen taktikát használ, hanem attól is, hogy az ellenfele mennyire van jó kondícióban, illetve ő milyen módon küzd. A szociális viselkedés különösen érdekes esete az egyedek közötti együttműködés vagy kooperáció. Kooperáción olyan viselkedést értünk, amikor egy egyed segít egy másik egyednek, úgy növelve annak szaporodási sikerét, hogy közben a saját szaporodási sikere csökken (West et al., 2007).

A kooperatív viselkedés számos példáját ismerjük, és nem csak az állatok világából. A trágyacsomókon élő *Myxobacterales* csoportba tartozó baktériumok a trágya kiszáradásával összecsoportosulnak, egyes sejtek termőtest-szerű képletekké, míg mások az e képleteket tartó szárakká alakulnak (Crespi, 2001). E folyamat révén a termőtestben képződő spórák sokkal hatékonyabban terjedhetnek és kolonizálhatnak új, friss trágyacsomót. A csavar a dologban az, hogy a szárat alkotó sejtek a folyamat során többszörösen nélkül elpusztulnak, így mintegy „feláldozzák” magukat a termőtestképzők érdekében. Hasonló jelenség figyelhető meg az eukarióta nyálkagombáknál is (Kuzdzal-Fick et al., 2007). A tüdőben fertőzést okozó, de amúgy szinte mindenütt megtalálható *Pseudomonas aeruginosa* baktériumoknál egy másfajta kooperációt írtak le (Griffin et al., 2004). E baktériumok életének fontos feltétele a vas felvétele. A vas azonban gyakran csak kötött formában fordul elő a sejtek környezetében. Hogy a kötött vas felvehető legyen, a sejtek egy *siderophore* nevű anyagot termelnek, ami a kötött vasat oldatba viszi, így könnyen felvehetővé teszi. Az így felszabadított vasat azonban olyan sejtek is felvehetik, amelyek nem

fizették meg a siderophore-termelés költségeit, így kihasználva az azt termelők erőfeszítéseit. A kooperatív viselkedés természetesen nemcsak az egyséjtű élőlényekre jellemző. Valójában a többsejtűség is egy kooperatív viselkedés eredménye, amikor is a szomatikus sejtek a saját szaporodásukról „lemondva” segítik az ivarsejtek reprodukcióját (Michod, 2007). Hasonló önzetlenség figyelhető meg az euszociális társadalmakban élő hangyák, méhek, darazsak, természetek és csupasz turkálók dolgozóinál is (Székely et al., 2010). A kooperáció azonban nem mindig jelent ilyen totális önfeláldozást. Van, amikor a kooperáló egyedek csak viszonylag kis költséget vállalnak valamely társuk érdekében. Például a vérszopó denevéreknél a nappali pihenőhelyre jól lakottan visszatérő egyedek sokszor mintegy megegetetik kevésbé szerencsés, üres gyomorral érkező társaikat (Wilkinson et al., 2016). E kis segítségnyújtás a sikertelen társak számára az élet és halál közötti különbséget jelentheti, mivel a denevérek képtelenek egy-két éjszakánál többet táplálék nélkül túlélni. A segítség nem teljesen önzetlen, főleg olyan egyedek részesülnek benne, akik korábban már segítettek az éppen most sikeresebb egyednek. Madaraknál is kimutattak egy hasonló rendszert. Ott a fészkeket támadó ragadozók elűzésében kooperáltak az egyedek (Krams et al., 2008). De kooperációnak tekinthetjük a párok utódgondozásban való közös részvételét is (Barta et al., 2014).

Manapság általánosan elfogadott, hogy az élet egyik fő „mozgatórugója” a természetes szelekció. A természetes szelekció azonban az egyedek közötti versengésen, kompetíción alapul, ezért sokáig jelentős problémát jelentett az evolúcióbíológusok, viselkedésökölógusok számára a kooperatív viselkedés természetes szelekcióra alapozott magyarázata

(Rand – Nowak, 2013). Hogyan terjedhet el egy, a mások segítségét célzó költséges viselkedés a populációban, ha a nem segítők mindig jobban járnak a segítőknél (nem fizetik a költségeket, de részesülnek az előnyökből)? A legutóbbi évtizedek vizsgálatai azt mutatják, hogy a kooperáció kialakulásának kulcsmomentuma egy bizonyos összerendezettség, *assortment*, kialakulása a kooperatív fenotípus és a kooperatív genotípus között (Fletcher – Doebeli, 2009). Ebben az esetben a segítők csak azokat segítik, akik maguk is hordozzák a segítő viselkedést kialakító gént/géneket. Számos mechanizmus alakíthat ki a kooperáció evolúciójához szükséges összerendezettséget. Ilyen például a rokonfelismerés, az egyedek közötti szociális hálózat szerkezete, a korlátozott mértékű elvándorlás, a társválasztás, és a közvetett vagy közvetlen kölcsönösség. Fontos látni, hogy e mechanizmusok ugyanúgy a természetes szelekció révén alakulnak ki, mint maga a kooperáció. Ebből két érdekes kérdés adódik (Barta, 2016). Egyrészt, mikor, milyen körülmények között várható egy bizonyos, összerendezettséget eredményező mechanizmus felbukkanása? Másrészt, milyen koevolúciós folyamatok működhetnek e mechanizmusok és a kooperáció között?

Az összerendezettség fogalma feltételezi az egyedek közötti változatosságot, legalább a kooperatív készség szintjén. Az egyedek azonban számos más tulajdonságban is különbözhetnek, amelyek viszont befolyásolhatják az összerendezettséget, és így a kooperáció kialakulását is. E folyamatokról szinte alig tudunk valamit.

#### *Egyedi sokszínűség*

A változatosság az élet egyik alapvető princípiuma, már csak annak okán is, hogy meglehetősen természetes szelekció egyik nélkülözhe-

tetlen feltétele. A biológiai változatosság mértékét jól illusztrálja, hogy a taxonómusok az élőlényeket több millió fajra osztják, sokszor csak morfológiai eltéréseik alapján. De a változatosság nem korlátozódik csak a fajok közötti eltérésekre, a fajokon belül az egyedek között is jelentős különbségeket találhatunk. Az utóbbi egy-két évtized fontos felismerése, hogy az azonos nemű, korú és méretű egyedek is mutathatnak következetesen megjelenő, az emberi személyiségjegyekhez hasonló viselkedési különbségeket (Sih et al., 2004).

Az egyedek közötti változatosság különösen fontos szociális szempontból, mivel egy eltérő egyedekből álló populációban az egyedek előtt új viselkedési lehetőségek nyílnak meg, amelyek új szelekciós tényezők kialakulását eredményezhetik. Egy változatosság nélküli populációban nincs értelme változtatni az egyedek között, hisz mindenki egyforma. Hiába hagyja el egy egyed a partnerét, a következő is ugyanolyan lesz. Ezzel szemben egy változatos populációban megéri válogatni az egyedek között, hiszen egy átlag alatti tulajdonsággal rendelkező partnert elhagyva nagy valószínűséggel jobb társra bukkanhat az egyed (McNamara – Leimar, 2010). A különbségek elősegíthetik az egyedek közötti munkamegosztás kialakulását is.

Az egyedek közötti különbségek számos folyamat, pl. *random* zaj (mutációk), állapotbeli eltérések vagy feladatspecializáció révén alakulhatnak ki. A következőkben áttekin-tünk néhány modellt, melyek az egyedi változatosság hatását vizsgálják a kooperáció evolúciójára.

#### *Elméleti modellek*

John M. McNamara és munkatársai (2004) egy egyszerű ismételt fogolydilemma szituációban vizsgálták a változatosság szerepét. A

modellben az egyedek párba állva játszottak rögzített számú fogolydilemmát azzal a kiegészítéssel, hogy ha a pár bármelyik tagja csal, akkor a pár felbomlik, és a tagok más egyedekkel újra párba állva folytatják. Ebben a rendszerben, ha az egyedek közötti változatosság kicsi, akkor nagyon hamar nemkooperáló egyedek populációja alakul ki. Ez közismert eredmény; abból fakad, hogy egyforma egyedek esetén könnyű jósolni, hogy a partner meddig kooperál, és így érdemes az utolsó menetben csalni. Ez gyorsan a kooperáció eltűnéséhez vezet. Ha azonban a populáció változatos egyedekből áll, akkor nagy az esélye annak, hogy egy egyed egy, a populáció átlagánál kooperatívabb egyeddel áll párba, akivel a hosszú együttműködés jelentős nyereséggel jár. Így ha elég nagy a változatosság, érdemes lesz a populációs átlagnál tovább kooperálni. Ez gyorsan kooperatív populációhoz vezet. Ez a modell azonban feltételezi, hogy egy becsapott egyed megszakítja a kapcsolatot a csalóval. De hogyan alakul ki ez az ún. *kiugrás-stratégia*? Feltehető, hogy a kooperáció egy nem kooperatív állapotból alakul ki. Egy ilyen nem kooperatív populációban azonban a kiugrásnak semmilyen szelekciós előnye nincs. Kiugrás nélkül viszont kooperáció sincs. Ez az ördögi kör a kooperáció ún. *bootstrap* problémája (André, 2014). McNamara és munkatársai (2008) azonban kimutatták, hogy a kooperáció és a kiugrás fokozatos, párhuzamosan zajló evolúciója megoldást jelenthet a bootstrap problémára, feltéve, hogy a populáció elég változatos. Változatos populáció esetén ugyanis kialakulhat egy erős korreláció a válogatás (kiugrás) és a kooperációra való hajlandóság között, ami különösen a kooperatív, de válogató egyedek számára előnyös. Ez gyorsan a válogatóság és a kooperáció elterjedéséhez vezet.

Az egyedek közötti különbség gyakori forrása az állapotbeli különbségeknek. Az egyedek például különbözhetnek energiatartalékaik szintjében. Barta Zoltán és Luc-Alain Giraldeau (2000) azt találta, hogy ha az egyedek egy szociális táplálkozási szituációban a megtalált táplálék megosztásáról szóló döntéseiket a saját energiatartalékaik szintjéhez köthették, akkor a táplálék megosztás növelte a csoport tagjainak túlélését. Ebben a szituációban a magas energiaszint azt jelzi az egyednek, hogy egy kooperatív környezetben van, így érdemes segítenie, megosztva a megtalált táplálékot a többi egyeddel. Hasonló eredményt adott Barta és munkatársai (2011) modellje is, ahol az egyedek egy belső állapotváltozó segítségével tartották nyilván a környezetük segítőkészségét (a segítség nyújtása növelte az állapotváltozó értékét, míg megtagadása csökkentette). Ha a környezet segítőkész volt, akkor az egyed is segített. Ez az öngerjesztő folyamat gyorsan kooperatív populáció kialakulásához vezetett.

Az állapotbeli különbségek felhasználhatók a partnerek viselkedésének manipulálására is. Barta és munkatársai (2002) kimutatták, hogy ha az utódait gondozó szülők döntéseiket tartalékaik szintjére alapozhatják, akkor kialakulhat egy kooperatív kétszülős gondozás. Ebben az esetben mindkét szülő megakadályozhatja partnere dezertálását azzal, hogy energiatartalékait olyan alacsony szinten tartja, ami nem teszi lehetővé, hogy egyedül vállalja az utódok gondozását.

Az egyedek közötti eltérés fontos következménye lehet a feladat specializáció. Egy egyednek általában többféle feladatot kell ellátnia, például egy szülőnek védenie, melengetnie, táplálnia kell az utódait. Ilyen esetben, ha a szülők különböznek, és a különbségek lehetővé teszik a különböző feladatok eltérő

hatékonyságú ellátását (például a ragadozó madarak nagy testű nőstényei hatékonyabban védik a fiókákat, míg a kis testű hímek jobb vadászok), érdemes kooperálni, vagyis közösen nevelni az utódokat (Barta et al., 2014). E munka érdekes eredménye, hogy a feladat specializáció és a kooperáció ebben a szituációban két egymást erősítő folyamattá válik, ami gyorsan erősen specializált, kooperatív egyedek kialakulásához vezet.

### Konklúzió

Az eddig áttekintett elméleti eredmények azt sugallják, hogy az egyedi sokszínűség fontos szerepet játszhat a kooperáció evolúciójának elősegítésében. Egy bővebb áttekintés hasonló konklúzióra jutott (Barta, 2016). Ezen áttekintés alapján úgy tűnik, hogy a variáció forrása nem befolyásolja a sokszínűség evolúciós hatását. A modellek többségében azonban az egyedek konzisztens különbségére volt szükség ahhoz, hogy a változatosság kifejttesse „jótékony” hatását. Ez arra utal, hogy az állati személyiség, ami konzisztens egyedek közötti viselkedéssel különbséget jelent, fontos szerepet játszhat a kooperatív viselkedés kialakulásában. Ez alapján szociális fajok esetében markánsabb személyiségkülönbségeket prediktálhatunk. De ez már egy másik, igen érdekes történet: hogyan hathat egymásra a személyiség és a kooperáció kialakulása?

Fontos látnunk, hogy ezek az eredmények elméleti vizsgálatokon alapulnak, ám szinte semmit nem tudunk arról, hogy valós rendszerekben milyen evolúciós hatásai lehetnek az egyedi különbségeknek. Ez újabb ígéretes kutatások kiindulópontja lehet.

Kulcsszavak: *viselkedésetológia, játékelmélet, együttműködés, szelekció, feladatmegosztás, rokonsfelismerés, személyiség, utódgondozás*

### IRODALOM

- André, Jean-Baptiste (2014): Mechanistic Constraints and the Unlikely Evolution of Reciprocal Cooperation. *Journal of Evolutionary Biology*. 27, 4, 784–95. DOI:10.1111/jeb.12351 • <http://tinyurl.com/jduync5>
- Barta Zoltán (2016): Individual Variation behind the Evolution of Cooperation. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 371, 20150087. DOI: 10.1098/rstb.2015.0087
- Barta Zoltán – Giraldeau, Luc-Alain (2000): Daily Patterns of Optimal Producer and Scrounger Use under Predation Hazard: A State-dependent Dynamic Game Analysis. *American Naturalist*. 155, 4, 570–82. • <http://tinyurl.com/hjg6ukr>
- Barta Zoltán – Houston, Alasdair I. – McNamara, John M. – Székely Tamás (2002): Sexual Conflict about Parental Care: The Role of Reserves. *American Naturalist*. 159, 6, 687–705. DOI: 10.1086/339995
- Barta Zoltán – McNamara, John M. – Huszár Dóra B. – Taborsky, Michael (2011): Cooperation among Non-relatives Evolves by State-dependent Generalized Reciprocity. *Proceedings of the Royal Society B*. 278, 843–48. DOI: 10.1098/rspb.2010.1634 • <http://tinyurl.com/zymwhsh>
- Barta Zoltán – Székely Tamás – Liker András – Harrison, Freya (2014): Social Role Specialisation Promotes Cooperation Between Parents. *American Naturalist*. 183, 6, 747–61. DOI: 10.1086/676014 • <http://tinyurl.com/h7r4rh4>
- Crespi, Bernard J. (2001): The Evolution of Social Behavior in Microorganisms. *Trends in Ecology and Evolution*. 16, 4, 178–83. DOI: 10.1016/S0169-5347(01)02115-2 • <http://tinyurl.com/jhsqe6p>
- Fletcher, Jeffrey A. – Doebeli, Michael (2009): A Simple and General Explanation for the Evolution of Altruism. *Proceedings of the Royal Society B*. 276, 1654, 13–19. DOI: 10.1098/rspb.2008.0829 • <http://rspb.royalsocietypublishing.org/content/276/1654/13>
- Griffin, Asleigh S. – West, Stuart A. – Buckling, A. (2004): Cooperation and Competition in Pathogenic Bacteria. *Nature*. 430, 1024–1027. DOI: 10.1038/nature02744 • <http://tinyurl.com/hc4v3jh>
- Krams, Indrikis – Krama, T. – Igaune, K. – Mänd, R. (2008): Experimental Evidence of Reciprocal Altruism in the Pied Flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 62, 4, 599–605. DOI: 10.1007/s00265-007-0484-1 • <http://tinyurl.com/hxgajub>
- Kuzdzal-Fick, Jennie J. – Foster, Kevin R. – Queller, David C. – Strassmann, Joan E. (2007): Exploiting New Terrain: An Advantage to Sociality in the Slime Mold *Dictyostelium discoideum*. *Behavioral Ecology*. 18, 433–37. DOI: 10.1093/beheco/arl102 • <http://beheco.oxfordjournals.org/content/18/2/433.full>
- McNamara, John M. – Barta Zoltán – Fromhage, L. – Houston, A. I. (2008): The Coevolution of Choosiness and Cooperation. *Nature*. 451, 189–92. doi: 10.1038/nature06455 • <http://tinyurl.com/hbm86fo>
- McNamara, John M. – Barta Zoltán – Houston, A. I. (2004): Variation in Behaviour Promotes Cooperation in the Prisoner's Dilemma Game. *Nature*. 428, 745–48. DOI: 10.1038/nature02432 • <http://tinyurl.com/hjdeoks>
- McNamara, John M. – Leimar, Olof (2010): Variation and the Response to Variation as a Basis for Successful Cooperation. 365, 1553, 2627–33. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. DOI: 10.1098/rstb.2010.0159 • <http://rstb.royalsocietypublishing.org/content/royptb/365/1553/2627.full.pdf>
- Michod, Richard E. (2007): Evolution of Individuality during the Transition from Unicellular to Multicellular life. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA*. 104, 8613–18. DOI: 10.1073/pnas.0701489104 • <http://tinyurl.com/hae8yun>
- Rand, David G. – Nowak, Martin A. (2013): Human Cooperation. *Trends in Cognitive Sciences*. 17, 8, 413–25. DOI: 10.1016/j.tics.2013.06.003
- Sih, Andrew – Bell, Alison – Johnson, J. Chadwick (2004): Behavioral Syndromes: An Ecological and Evolutionary Overview. *Trends in Ecology and Evolution*. 19, 372–378. DOI: 10.1016/j.tree.2004.04.009 • <http://tinyurl.com/zr4vqja>
- Székely Tamás – Moore, Allen J. – Komdeur, Jan (eds.) (2010): *Social Behaviour: Genes, Ecology and Evolution*. Cambridge: Cambridge University Press
- West, Stuart A. – Griffin, Asleigh S. – Gardner, Andy (2007): Social Semantics: Altruism, Cooperation, Mutualism, Strong Reciprocity and Group Selection. *Journal of Evolutionary Biology*. 20, 415–32. DOI: 10.1111/j.1420-9101.2006.01258.x • [onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1420-9101.2006.01258.x/full](http://onlinelibrary.wiley.com/doi/10.1111/j.1420-9101.2006.01258.x/full)
- Wilkinson, Gerald S. – Carter, Gerald G. – Bohn, Kirsten M. – Adams, Danielle M. (2016): Non-kin Cooperation in Bats. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*. 371, 20150095. DOI: 10.1098/rstb.2015.0095