

A BELSŐ ÁLLAPOT SZEREPE A KOOPERÁCIÓ EVOLÚCIÓJÁBAN

Huszár Dóra Borbála

biológus hallgató,
Debreceni Egyetem, Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék
Viselkedéskökológiai Kutatócsoport
dora.b.huszar@gmail.com

Barta Zoltán

az MTA doktora,
Debreceni Egyetem, Evolúciós Állattani és Humánbiológiai Tanszék Viselkedéskökológiai Kutatócsoport

A biológia és a társadalomtudományok egyik régóta megválaszolatlan kérdése a fajon belüli kooperáció kialakulásának és létezésének problémája. Hogyan jöhet létre a kompetíción alapuló természetes szelekció által önzetlen viselkedés, mely csökkenti az önzetlen egyed saját reprodukív sikerét?

Robert L. Trivers (1971) úttörő cikke óta a kölcsönösséget tartják az egyik legfontosabb evolúciós mechanizmusnak, amely lehetővé teheti az állatok közötti kooperáció kialakulását. Mialatt számtalan elméleti kutatás próbálta bizonyítani különféle kölcsönösségi típusok létezését, addig alig néhány példát sikerült megfigyelni a természetben, melyek valóban állatok közötti kölcsönösségen alapultak. Történt mindez annak ellenére, hogy számtalan állatfajon végeztek kísérleteket, megfigyeléseket a gerinctelenektől kezdve egészen a főemlősökig. Mi okozza vajon a már-már zavaró ellentmondást elmélet és tapasztalat között?

Az ellentmondás oka talán az, hogy a kölcsönösség azon fajtái, melyeket eddig vizsgál-

tak, fejlett memóriát és kognitív képességeket igényelnek, amely követelmények valószínűleg nehezen teljesíthetőek és költségesek az állatok számára. Ezzel szemben egy, ez idáig kevésbé kutatott mechanizmus, az úgynevezett vak kölcsönösség (segítek, ha segítettek) során az egyedek kooperativitása csupán egy korábbi interakció eredményétől függ, ahol az egyedek személyazonossága lényegtelen, tehát nem igényel se fejlett memóriát, se egyedfelismerő képességet. Célunk, hogy bemutassuk, ezen alternatív, állapotfüggő mechanizmus segítheti a kooperáció kialakulásának megértését genetikailag nem rokon, idegen fajtársak között a feltételek viszonylag széles skálája esetén.

Bevezető • A kooperáció

Definíció szerint egy egyed viselkedése akkor kooperatív, ha az egy másik egyed előnyére válik, és a viselkedés legalább részben emiatt az előny miatt jött létre az evolúció során (West et al., 2007). Ha ez a viselkedés a cselekvő egyed számára költséges, akkor altruizmus-

ról vagy más néven önzetlenségről beszélünk. Számos biológiai szerveződési szinten létezik kooperáció: például a sejtorganelumok az eukarióta sejten belül, a sejtek a többsejtű szervezetet felépítve kooperálnak, az állatok csoportosan legelnek, vadásznak, költenek, az emberek és rovarok pedig a kooperáció mesterei azáltal, hogy társadalmakat hoznak létre.

A biológiai evolúció modern megközelítése szerint a természetes szelekció olyan jellegű elterjedésének kedvez, melyek növelik az egyed saját túlélési és szaporodási esélyeit, azaz az evolúció az egyedek közötti kompetíción alapszik. Az élővilágban tapasztalható önző viselkedést tehát könnyű megérteni. A kooperáció, azaz együttműködés problémáját az jelenti, hogy bár a kooperatív egyedek sikeresebbek, mint a nem kooperatívok, a kooperatív egyedek között a csalás a legjobb stratégia. A csalás azt jelenti, hogy egy egyed nem vagy a becsületesebbé kevésbé viszonyozza a kooperatív cselekedetet, miközben mások kooperativitását kihasználva haszonra tesz szert. A kooperáció kialakulásához tehát különféle segítő mechanizmusokra van szükség, melyek megvédik a kooperálókat a nem kooperálóktól azáltal, hogy limitálják a csalás lehetőségét. Ilyen segítő mechanizmus a rokonszelekció és a kölcsönösség. A rokonszelekció elmélete (Hamilton, 1964) sikeresen magyarázza a genetikailag rokon egyedek közötti kooperációt: ha egy egyed rokonának segít, akkor tulajdonképpen saját génjei másolatainak segít, vagyis közvetett módon növeli saját fitnessét is. Az elméletet a biológia mellett a társadalomtudományok is széles körben alkalmazzák.

Sokszor azonban az önzetlen cselekedetek nem rokon egyedek között zajlanak, ezért nem is magyarázhatók a rokonszelekció elméletével. Annak megértésére, hogy az önző

egyedek vajon hogyan maximalizálhatják fitnessüket azáltal, hogy nem rokon fajtársakat segítenek, a teoretikusok két fő elméletet dolgoztak ki: a direkt (Trivers, 1971; Axelrod – Hamilton, 1981) és indirekt kölcsönösséget (Nowak – Sigmund, 2005).

A direkt kölcsönösség vagy más néven reciprok altruizmus, két ismételt interakcióba kerülő egyed közötti kooperációt magyarázza. A direkt kölcsönösség logikája, hogy ha kooperálok, akkor a következő lépésben valószínűleg te is kooperálsz, és ekkor megéri kooperálnom, mert így mindketten jobban járunk, mintha egyikünk sem kooperált volna. Azonban direkt kölcsönösség esetén is hajlamosak az egyedek csalni, azaz kihasználni, ha a partner kooperál. A játékelméletben ezt nevezik „a fogoly dilemmájának”, mely szerint az egyetlen jó döntés, ha nem kooperálok, bármit is tesz a partnerem, mert így elkerülhetem, hogy kihasználjanak. Ha azonban az interakciók ismétlődnek, akkor beszélünk az ismételt fogolydilemma-játékról, amely lehetőséget ad arra, hogy a játékosok kiismerhessék egymást. Az ismételt játék számtalan stratégia létezését teszi lehetővé. Evolúciósan stabilis egy stratégia (ESS), mely mellett egy másik nem terjedhet el, ha a populáció egyedeinek nagy része ezt a stratégiát követi (Maynard Smith, 1982). Az ismételt játékban a sose kooperáló stratégia még mindig az egyik lehetséges ESS, de egy másik stratégia, a „szemet szemért” is lehet ESS (Axelrod – Hamilton, 1981). Az ezt a stratégiát követő egyed kooperatív az első játékban, a következő lépések során pedig másolja partnere előző lépését. Két „szemet szemért” játékos tehát hosszan együttműködik egymással. A kooperáció evolúciójának tehát nagyobb esélye van, ha egy egyed ismételtlen ugyanazzal a partnerrel van kölcsönhatásban.

A természetben *szemet szemért* stratégia játszhat szerepet a vérszívó denevérek (*Desmodus rotundus*) táplálkozási viselkedésében (Wilkinson, 1984). E denevérek kis közösségekben élve, éjjel járnak nagytestű emlősök véréből álló táplálékuk után. Egy éjszaka a csoportból rendszerint csak néhány egyed jár sikerrel, azok viszont jóval több táplálékot szereznek, mint amennyire szükségük van. Azok az egyedek, amelyeknek nem sikerül táplálékot szerezni, könnyen éhen halhatnak, ha egy jóllakott társuk nem öklendez fel számukra vért. Bár a segítőkész egyed bizonyos költséget vállal, hogy segítsen társán, de a segítségből származó előny jóval meghaladja ezt a költséget, ami megfelel a fogolydilemma-játék feltételének. Gerald S. Wilkinsonnak (1984) sikerült kimutatnia, hogy a denevérek felismerik a társaikat, és mindig azok az egyedek segítik egymást, akik korábban már találkoztak, idegenek szinte sohasem segítettek egymásnak. A segítések legnagyobb arányban rokonok, főleg szülő és utód között történtek, de nem rokon egyedek között is sikerült megfigyelni, mely eredmény valószínűsíti, hogy a kölcsönösség kialakulásának nagyobb esélye van, ha az állatok rokonok alkotta csoportban élnek (Wilkinson, 1984).

Kistestű madarak gyakran összefognak, csapatot alkotnak nem rokon fajtársakkal, és így igyekeznek elkergetni az ellenséget. A nagy csapat védelmet jelent a madarak számára, de ugyanakkor költséges is részt venni egy ilyen összefogásban. A kormos légykapóknál (*Ficedula hypoleuca*) ezen ún. *mobbing* viselkedést vizsgálva figyelték meg a kölcsönösség szerepét. A madarakkal végzett kísérletben sikerült kimutatni, hogy az egyedek azoknak a szomszédoknak segítenek csapatot alkotni, akik korábban segítettek őket hasonló összefogásban. Ez az eredmény azt sugallja, hogy az

egyedek felismerik egymást, emlékeznek a korábbi interakciókra, melyek lehetővé tesznek egy kölcsönösségen alapuló stratégiát (Krams et al., 2008).

A tengeri sügér (*Hypoplectrus nigricans*) monogám, hermafrodita halfaj. Minden ivarzási időszakban egy pár tagjai vagy a hím vagy a nőstény szerepét „vállalják”. A hím szerep, vagyis a spermiumok termelése kevésbé költséges, ezért egy igazságosan működő kapcsolatban a szerepek folyamatosan cserélődnek. Sikerült megfigyelni, hogy azok a párok, ahol egyenlőtlenül oszlottak meg a nemi szerepek, könnyen felbomlottak (Fischer, 1980).

A kölcsönösség másik ismert típusa, az indirekt kölcsönösség a partner hírnevén alapul (Nowak – Sigmund, 2005). Egy egyed, aki egy korábbi interakcióban önzetlennek bizonyult, hírnévre tesz szert, és emiatt nagyobb eséllyel kaphat segítséget a jövőben másoktól. Ezt elméleti modellel és emberekkel végzett kísérletben úgy sikerült igazolni, hogy a játékosok pontszámát egy kooperatív cselekedet növelte, míg egy nem kooperatív csökkentette, és a játékosok annak segítettek, akinek magasabb pontjai voltak. Ugyanakkor, egy másik kísérletben az emberek, ha úgy érezték, vagy tudták, hogy figyelik őket, akkor sokkal inkább kooperáltak, hogy ezáltal növeljék hírnevüket. Ehhez elegendő volt a kísérletben egy szempár elhelyezése a játékos környezetében. Az indirekt kölcsönösségnek tehát előfeltétele, hogy a játékosok figyeljék és rögzítsék egymás viselkedését. Ez a fajta kölcsönösség komplexitása miatt az emberre jellemző, azonban egy lehetséges példa az állatvilágból a tisztogató hal (*Labroides dimidiatus*) és kliensei közötti kapcsolat.

A tisztogató hal különböző korallzátonyi halak ektoparazitáival táplálkozik, ami előnyös mindkét fél számára: a tisztogató hal

táplálékhoz jut, míg a kliense megszabadul parazitáitól. Azonban a kliens hal nyálkarétege táplálékos, ezért előfordul, hogy a tisztogató beleharap a nála sokszor nagyobb kliensbe. Ez kellemetlen a kliens hal számára, aki ezért üldözőbe veheti a tisztogatóját. A tisztogató halak ezért inkább a kevésbé preferált táplálékot, a parazitákat választják, hogy csökkentse a konfliktust jelenlegi kliensükkel. A korallzátonyi halak sokszor sorban állnak a tisztogató halak szolgáltatásáért, és a várakozó kliensek figyelik, hogy mennyire dolgoznak jól a tisztogató halak. E megfigyelés azután befolyásolja, hogy melyik tisztogató hal szolgáltatását veszik igénybe. Ennek megfelelően a tisztogató halak is jobban dolgoznak, ha a kliensek figyelik őket (Bshary – Grutter, 2006).

A kognitív korlát hipotézis

Miért van az, hogy alig találunk példát a természetben állatok közötti, direkt vagy indirekt kölcsönösségen alapuló kooperációra (Hammerstein, 2003)? A korábban említett példákban sikerült kimutatni a kölcsönösség szerepét állatok közötti kooperáció során, azonban mindegyik példában szükséges volt, hogy az egyedek felismerjék és megjegyezzék partnerüket, valamint, hogy emlékezzenek annak viselkedésére velük vagy a populáció többi tagjával szemben. Valószínű, hogy épp ezek a feltételek, amelyek miatt az ilyen típusú kölcsönösség ritka az állatvilágban. Ezek a képességek ugyanis költségesek és bonyolultak lehetnek az állatok számára. Még emberekkel végzett kísérletekben is, ha a résztvevők a „fogoly dilemmája” játékot játszották, az emlékezőtehetség nagyban befolyásolta a játék kimenetelét, ui. a játékosok nem minden esetben emlékeztek korábbi partnereikre vagy a játszmák eredményére. (Milinski és

Wedekind, 1998). E kísérlet rávilágított arra a tényre, hogy az emlékezőképesség minősége akadályt jelent a kölcsönösség kialakulásában. Az emberhez képest az állatvilágban még több kognitív korlát létezhet.

A belső állapot szerepe

Ha a kölcsönösség csakugyan ennyire komplex kognitív képességeket kíván, akkor a kölcsönösség szerepe az állatok szociális szerveződésének evolúciójában talán kisebb, mint eddig gondoltuk. Az érzelmeknek, az egyszerű személyes tapasztalatoknak nagyobb szerepe lehet a kooperatív viselkedésben, ezért érdemes lenne jobban megvizsgálni e viselkedések pszichológiai hátterét, valamint a háttérben működő hormonális és neurális mechanizmusokat.

Egyre több, emberekkel végzett kísérlet mutatja ki a belső állapot, a pozitív hatások (érzelem, tapasztalat) fontosságát a szociális kapcsolatok építésekor, problémák megoldásakor stb. Kooperációt kívánó kísérletekben az emberek egy pozitív élmény átélése után segítőkészebbek, nagylelkűbbek, barátságosabbak, megbízhatóbbak, vagyis szociálisabbak voltak, mint egyébként. Például az emberek az után, hogy sikeresen végeztek el egy feladatot, kaptak egy süteményt, esetleg pénzt találtak egy nyilvános telefonfülkében, adakozóbbak voltak jótékonyági összejeveteleken, szívesebben segítettek idegen embereknek könyveket vinni, és inkább felvettek valamit, amit egy járókelő elejtett (Isen, 1987).

Megállapították, hogy embereknél és állatoknál a negatív vagy pozitív élmények szignifikáns hormonális változást okoznak. A hormonok közül eddig az agyalapi mirigy hátulsó lebenyében termelődő oxitocinról tudjuk, hogy szerepe lehet a szociális interakciók hatására létrejövő fiziológiai és viselke-

dési mechanizmusok szabályozásában. A szociális kapcsolatokat gyakran jellemzi fizikai kontaktus, például érintés, ami oxitocintermelést vált ki. Embereknél dokumentálták, hogy az oxitocin csökkenti a félelemérzetet, fokozza a bizalmat, csökkenti a stresszt és fájdalmat, nyugtató hatása. Oxitocinkezelés hatására patkányoknál nőtt a szociális interakciók száma, a monogám életmódú prérípocoknál (*Microtus ochrogaster*) pedig kimutatták, hogy az oxitocinnak alapvető szerepe van a párkapcsolatok kialakításában (Uvnäs-Moberg, 1998).

A vak kölcsönösség mint megoldás a kognitív korlát hipotézisre

Az anonim szociális tapasztalat hatását a kooperatív viselkedésre az állatok közül patkányoknál vizsgálták (Rutte – Taborsky, 2007). Nőstény vándorpatkányokat (*Rattus norvegicus*) tanítottak be arra, hogy a kísérletben egy kar meghúzásával segítsenek partnerüknek elérni a táplálékot, miközben ők maguk nem jutottak hozzá. Michael Taborsky és munkatársai arra voltak kíváncsiak, hogy a pozitív élmény befolyásolja-e a patkányok viselkedését egy idegen partner felé. Azt tapasztalták, hogy azok a patkányok, akiknek korábban segítettek táplálékhoz jutni, többször húzták meg a kart egy idegen partnernek, mint akiknek nem segítettek. Ezt a fajta együttműködést vak kölcsönösségnek (generalised reciprocity) nevezzük.

A vak kölcsönösség szerint a kooperációhoz csupán az kell, hogy egy egyed az előző interakcióban egy anonim partnertől segítséget kapjon. Tehát ha egy egyed segítséget kap, az megnöveli a kooperativitását mások felé, miközben a partnerek kiléte lényegtelen. Vak kölcsönösség során a segítség iránya nem specifikus, ezért nem is igényel fejlett kogni-

tív képességeket, működésében a belső állapot változásainak lehet szerepe. Ezen tulajdonságok pedig kulcsfontosságúak, ha a kölcsönösség evolúcióját tanulmányozzuk, ugyanis megoldást jelenthetnek a kognitív korlát hipotézisre. A vak kölcsönösséget ez idáig csak embereknél és patkányoknál vizsgálták, azonban egyszerűsége miatt valószínű, hogy elterjedtebb a természetben, mint a kölcsönösség másik két ismert típusa.

Problémafelvetés

A vak kölcsönösség lehetséges evolúciójával eddig csak kevés elméleti modell foglalkozott. Ezek a korábbi modellek megmutatták, hogy a vak kölcsönösség általi kooperáció kialakulása eddig három esetben volt lehetséges: ha a csoportméret, melyben az egyedek játszottak, nagyon kicsi (kettő–négy fős) volt, ha az egyedek döntése, miszerint kooperálnak-e vagy elvándorolnak-e a csoportjukból, egy időben, de egymástól függetlenül fejlődött ki, a harmadik modell állítása szerint pedig a vak kölcsönösség egymagában nem elég a kooperáció kialakulásához, csak más, a kooperációt elősegítő mechanizmusok mellett fejlődhet ki, mintegy melléktermékként erősítve azokat (Rutte – Taborsky, 2007).

A mi kérdésünk az, hogy kialakulhat-e egy belső állapoton alapuló mechanizmus az evolúció során, és ha igen, ez az állapotfüggő vak kölcsönösség vezethet-e a kooperáció kialakulásához egy kezdetben teljes mértékben nem kooperatív populációban. Kérdésünket evolúciós szimulációval vizsgáltuk meg.

A modell

Modellünkben minden egyes generáció során a vizsgált populációt véletlenszerűen csoportokra osztjuk, ezekben a csoportokban történik a kooperációs játszma. Ez a generáción-

kénti újraosztás biztosítja azt, hogy a lokális hatások (rokonszelekció, csoportszelekció) nem befolyásolják a szimulációt. A játszma után az egyedek szaporodnak, az utódok létrehozásának esélye a játszmából származó nyereséggel arányos, a keveset nyert egyedek nem vesznek részt a reprodukcióban. A szaporodás szexuális, az utódok két véletlenszerűen választott szülő rekombinálódott kromoszómáinak másolatát kapják, melyet a mutáció megváltoztathat. Minden generációban az egyedek egy részét eltávolítjuk a populációból a mortalitási rátának (10%) megfelelően. Az elhullott egyedek helyére az előző generációban született utódok kerülnek, véletlenszerűen.

Modellünkben a belső állapotot az egyedek aktuális segítőkészsége (K_{act}) jelenti, mely meghatározza, hogy az egyed segít-e egy interakcióban vagy nem. Az aktuális segítőkészség értékét három genetikailag meghatározott jelleg hatása adja. Ezek a kezdeti segítőkészség (K_{ini}), a segítőkészség-növekmény (K_{inc}) és a segítőkészség-csökkenés (K_{dec}). Mindhárom genetikailag meghatározott jelleg egy 0 és 1 közötti valós értéket vehet fel, a szimuláció elején értékük nulla; a populáció egyik egyede sem kooperatív.

A kooperatív játszma során az egyes interakciókhoz két egyed kerül véletlenszerűen kiválasztásra, melyek egyike a *cselekvő*, másik a *fogadó* egyed lesz, a szerepek kiosztása véletlenszerű. A *fogadó* egyed segítségre szorul, a *cselekvő* pedig segít, ha aktuális segítőkészsége, K_{act} egy küszöbérték (0,5) felett van. Ha a *cselekvő* segít, akkor fitnesze C -vel csökken, míg a fogadó egyed fitnesze B -vel, segítőkészsége K_{inc} -cel nő. A segítségből származó haszon ($B=3$) meghaladja a segítség költségét ($C=1$), hiszen egyébként a segítségnek esélye sincs az elterjedésre. Ha a *cselekvő* nem segít, részéről

nincs változás, a fogadó egyed aktuális segítőkészsége viszont K_{dec} -cel csökken. Mivel minden egyes menetben a segítség egyirányú, és a párok a menetek elején, random kerülnek kiválasztásra, a *fogadó* egyed aktuális segítőkészségében bekövetkező változás nem a *cselekvőre* hat vissza, hanem a következő partnerrel szembeni viselkedést határozza meg.

Eredmények

A játékelméleti modellek elemzésének hagyományos módszere szerint az evolúciósan stabilis stratégiák (ESS) meglétét azonosítjuk bennük. A modellünkben arra voltunk kíváncsiak, kialakulhat-e és fennmaradhat-e kizárólag belső állapotfüggő vak kölcsönösségen alapuló kooperáció egy eredetileg nem kooperatív populációban. Azt tapasztaltuk, hogy a mechanizmus, mely szerint segítünk, ha segítettek, de nem segítünk, ha korábban engem sem segítettek, lehet ESS.

A modellben sok generáción keresztül nem alakul ki kooperáció, majd hirtelen megnő a segítések száma, és stabilan így is marad. A jellegek evolúciója ugyanis olyan, hogy kétfajta viselkedés alakul ki: a viszonylag magas K_{dec} értékek miatt az egyedek csalásra csalással válaszolnak (a segítők egyetlen ellenük irányuló csalás után rögtön nemsegítőkké válnak). A K_{inc} értékének fokozatos növekedése révén megjelenik, hogy az egyedek segítségre segítséssel válaszolnak. E két viselkedés megjelenése után már erős szelekció hat arra, hogy az egyedek a kezdetektől segítőkészek legyenek (magas K_{ini} érték), azaz, hogy a kooperáció kialakuljon és fennmaradjon. A kooperatív egyedek együtt ugyanis sikeresebbek, mint a nemkooperatívok. Számításaink azt mutatják, hogy a paraméterek széles tartományában alakul ki kooperáció. Különösen fontos, hogy nagy csoportméret és kevés szá-

mú interakció esetén is kialakul kooperáció. A kooperatív állapot stabilitását a populáció változatossága garantálja, a változatosság miatt ui. a csalást kizáró mechanizmus állandóan tesztelve van, vagyis random *drift* miatt nem tűnhet el, a kooperatív állapot összeomlását okozva.

Diskusszió

A korábbi, vak kölcsönösségen alapuló modellek csak túl erős feltételek mellett jóslták a mechanizmus működését, ezért nem volt egyértelmű, működhet-e a vak kölcsönösség, kialakulhat-e általa a kooperáció. A belső állapot szerepét a vak kölcsönösség kialakulását tekintve, tudásunk szerint, korábbi modellek még nem vizsgálták, pedig nagyon valószínű, hogy működésében a belső állapot változásának van szerepe. Eredményeink alapján kijelenthető, hogy a belső állapoton alapuló vak kölcsönösség egy egyszerű mechanizmus, mely stabilis kooperáció kialakulását teszi lehetővé. Nem szükséges hozzá fejlett értelmi képesség, nagyon hosszú interakció, és viszonylag nagy csoportokban is működik. Az anonimitás nagyon fontos jellemzője a mechanizmusnak, ugyanis nem mindenütt tételezhetjük fel a fejlett kognitív képességek meglétét, ha a kooperáció evolúcióját vizsgáljuk. Manapság szintén „hódít” a névtelenség az internetnek köszönhetően: idegenektől vásárolunk, idegennek adunk el, idegenekkel társalgunk, olyanokban bízunk meg, akiket sohasem láttunk.

A vak kölcsönösség mechanizmusa egyszerűsége miatt a természetben is elterjedt, adaptív viselkedés lehet. Ha ugyanis az egyedeknek nincs információja az aktuális partner segítőkészségéről (mely a természetben gyakori szituáció), akkor viselkedésüket megkönnyítheti, ha saját tapasztalataikra hallgat-

nak. Kísérlettel eddig embereknél és patkányoknál sikerült kimutatni a vak kölcsönösségen alapuló kooperációt, s mindkét esetben működött a „segítek, ha segítettek” mechanizmus, ami modellünk eredményeit erősen támogatja. Eredményeink alapján a vak kölcsönösség széleskörű elterjedtségét várhatjuk.

Mindennapi tapasztalat, hogy az emberek gyakran nyújtanak segítséget olyan nehéz helyzetbe került személyeknek, akiket nem ismernek, és akikkel kapcsolatban nem merül fel a viszonzás lehetősége. Ilyen fajta cselekedet például a véradás, idegenek útbaigazítása, a fogyatékkal élők segítése, balesetnél történő segítségnyújtás, elakadt autós segítése stb. Ezekben az esetekben a kölcsönösség szerepe a kooperációban kizárható, valószínűbb, hogy a belső állapot változásai a meghatározók.

Összefoglalásként megállapíthatjuk, hogy a direkt és indirekt kölcsönösség mechanizmusa túl bonyolult képességeket feltételeznek, ezért valószínűtlen, hogy döntő szerepet játszanának az állati együttműködés evolúciójában. A direkt kölcsönösség meglétét bizonyító kísérletek nagy része vitatható, a modellekből ismert „szemet szemért” mechanizmus pedig csak kétfős csoportban stabilis stratégia. Az indirekt és direkt kölcsönösség mechanizmusa által nem magyarázhatók meg olyan szituációk, melyben az egyedek ritkán kerülnek interakcióba, nem ismerik partnerüket stb. A vak kölcsönösség mint állapotfüggő mechanizmus viszont épp ezekben a helyzetekben lehet megoldás a kooperáció evolúciójára. A vak kölcsönösség még kevésbé ismert a kooperációval kapcsolatos kutatásokban, ám eredményeink is azt mutatják, hogy szerepe nem lehet elhanyagolható. Ezért a további elméleti és gyakorlati kutatások során fontos és érdemes számolni a vak kölcsönösség mechanizmusával.

Ezen cikk egy John M. McNamara és Michael Taborsky szerzőtársak részvételével zajló nagyobb projekt része. A szerzők köszönik az

INCORE támogatását, mely lehetővé tette az együttműködést. A számítások részben az OTKA támogatásával (K75696) zajlottak.

Kulcsszavak: *kooperáció, belső állapot, altruizmus, direkt kölcsönösség, indirekt kölcsönösség, vak kölcsönösség*

IRODALOM

- Axelrod, Robert – Hamilton, William Donald (1981): The Evolution of Cooperation. *Science*. 211, 1390–1396.
- Bshary, Redouan – Grutter, Alexandra S. (2006): Image Scoring and Cooperation in a Cleaner Fish Mutualism. *Nature*. 441, 975–978.
- Fisher, Eric A. (1980): The Relationship Between Mating System and Simultaneous Hermaphroditism in the Coral Reef Fish *Hypoplectrus Nigricans*. *Animal Behaviour*. 28, 620–633.
- Hamilton, William Donald (1964): The Genetical Evolution of Social Behaviour. *Journal of Theoretical Biology*. 7, 1–52.
- Isen, Alice M. (1987): Positive Affect, Cognitive Processes, and Social Behaviour. *Advances in Experimental Social Psychology*. 20, 203–253.
- Krams, Indrikis – Krama, T. – Igaune, K. – Mänd, R. (2008): Experimental Evidence of Reciprocal Altruism in the Pied Flycatcher. *Behavioral Ecology and Sociobiology*. 62, 599–605.

- Milinski, Manfred – Wedekind, Claus (1998): Working Memory Constrains Human Cooperation in the Prisoner's Dilemma. *Proceedings of the National Academy of Science of the USA*. 95, 13755–13758.
- Nowak, Martin A. – Sigmund Karl (2005) Evolution of Indirect Reciprocity. *Nature*. 437, 1291–1298.
- Rutte, Claudia – Taborsky, Michael (2007): Generalized Reciprocity in Rats. *Plos Biology* 5, 1421–1425. <http://www.plosbiology.org/article/info:doi/10.1371/journal.pbio.0050196>
- Maynard Smith, John (1982): *Evolution and Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Trivers, Robert L. (1971): The Evolution of Reciprocal Altruism. *Quarterly Review of Biology*. 46, 35–57.
- Uvnäs-Moberg, Kerstin (1998): Oxytocin May Mediate the Benefits of Positive Social Interaction and Emotions. *Psychoneuroendocrinology*. 23, 819–835.
- West, Stuart A. – Griffin, A. S. – Gardner, A. (2007): Evolutionary Explanations for Cooperation. *Current Biology*. 17, R661–672.
- Wilkinson, Gerald S. (1984): Reciprocal Food Sharing in the Vampire Bat. *Nature*. 308, 181–184.

