

OTKA T49692, Kooperáció és kommunikáció az állatvilágban

A jelentésben az elért eredményeket témakörök szerint bontva összegezzük. Természetesen többségük a kommunikáció és a kooperáció témakörébe sorolható, jónéhány eredményünk azonban a jelen pályázat legfontosabb módszertani apparátusát adó evolúciós játékelméleti alap kutatásnak tekinthető. Néhány eredmény, melyeket külön fejezetbe soroltunk, a kooperáció kísérletes vizsgálatával születet.

Kommunikáció és kooperáció

1) Vizsgáltuk az agresszív kommunikációban használható különböző stratégiák evolúciós stabilitását egy egyszerű játékelméleti modell keretében. Legfontosabb eredményeink a következők: (1) szignálok használata evolúciósan stabil a vizsgált paraméterkombinációk túlnyomó többségénél; (2) az őszinte stratégiákat tartalmazó egyensúly létrejöhet egy véletlenszerűen választott stratégiákat tartalmazó kiindulási populációból; (3) a megfigyelt egyensúlyi stratégiák túlnyomó többsége kevert stratégia; (4) ezek tartalmazznak ugyan őszinte stratégiákat, de a nem őszinte stratégiák aránya általában nagyobb; az így kapott kevert stratégiák az adott paraméter kombináció mellett mégis evolúciósan stabilak.

2) A pályázat támogatásával egy szemle cikk készült, mely az emberi nyelv evolúciójának kurrens elméleteiről készített kritikai összefoglalást. A szemle részletesen taglalja a kommunikáció őszinteségének problémáját és az emberi kooperáció szerepét a nyelv evolúciójában.

3) Egy játékelméleti kommunikációs modell keretein belül vizsgáltuk két küzdő fél közötti távolság szerepét a kommunikáció őszinteségére. Kimutattuk, hogy egy erőforrásért zajló kompetitív szituációban az egyedek szándékát és erejét közlő szignálok csak egy adott távolságon belül őszinték, ez a távolság függ az erőforrás értékétől, a küzdelem költségétől és a fajra jellemző fegyverektől és harci taktikától.

4) A korábban bevezetett sztochasztikus normán alapuló modellünk továbbfejlesztéseként vizsgáltuk azt a problémát, amikor nemcsak a kooperáció indirekt, hanem az egyedek a társaik viselkedéséről is csak közvetve másoktól kapnak információt. Természetesen ez az információ nem szükségszerűen megbízható. Feltettük, hogy ez az információs norma is sztochasztikus, és

evolválódhat. Kimutattuk, hogy többszintes szelekció esetén a kooperációs és a kommunikációs norma koevolúciója általában stabil kooperációra vezet.

5) A szignálok őszintesége a viselkedésökológia egyik alapkérdése. A begyftok jellemzően olcsó szignálok, melyek megbízható információt szolgáltatnak a hordozó madár erejéről és/vagy rangjáról. Hogy a begyftok megbízható jelzés-e és miért az máig vitatott kérdések. Egy egyszerű játékelméleti modell segítségével megmutattuk, hogy a források hosszú távú védelme miatt lesz az olcsó begyftok széles ökológiai körülmények között megbízható jelzés.

Evolúciós játékelméleti alapvizsgálatok

1) Moran folyamatot feltételezve vizsgáltuk véges populációk sztochasztikus dinamikáját. Megmutattuk, hogy 2×2 -es mátrixjátékokban a versengő stratégiák fixációs ideje azonos. Nagy populációméret esetén meghatároztuk a fixációs valószínűségeket és a fixációs időket is. Kimutattuk többet között, hogy belső stabil fixpont esetén a fixációs idő $\exp(cN)$ -el skálázódik, míg monomorf fixpontok esetén $M \log(N)$ -el ($c > 0$, N a populáció mérete.).

2) Tanulmányoztuk, hogy a kő-olló-papír játék milyen dinamikai tulajdonságokkal rendelkezik, ha a versengő felek keveredő folyadékban élnek. Egy egyszerű keveredési modellt alkalmazva numerikus szimulációk segítségével megmutattuk, hogy az ilyen rendszerekben koherens oszcillációk jellennek meg. Ha a keverés inhomogén, akkor még intenzív keverés mellett is együtt tud élni a három stratégia.

3) Megmutattuk, hogy az adaptív dinamika szervesen beépül a dinamikus szemléletre alapuló evolúciós stabilitás fogalmak körébe. A dinamikus szemlélet azonban képes kezelni a neutrális mutánsok esetét is, amikor a rendkívül ritka (így egymással kölcsönhatásba nem lépő) mutánsok és a rezindensek fitnessze azonos. Megmutattuk továbbá, hogy az adaptív dinamika evolúciós stabilitási fogalma speciális esetként adódik az általunk bevezetett dinamikus stabilitási fogalomból.

4) Kidolgoztunk egy, az ökológia kölcsönhatások dinamikájára épülő koevolúciós fajkeletkezési modellt. E modell keretében az ökológiai dinamika stabilitási tulajdonságai szabják meg mind az evolúciós stabilitást, mind a faj sikeres beépülését az adott ökoszisztémába.

Megvizsgáltuk, hogy az általunk bevezetett evolúciós stabilitási fogalom miképpen finomítja a fajkeletkezési modelleket. A korábbi megközelítésekkel ellentétben az általunk kidolgozott

modellezési módszerrel képesek vagyunk nem csak folytonos, hanem diszkrét skálán mozgó tulajdonságok evolválódását is leírni és vizsgálni. Az általunk bevezetett fogalom alkalmas a paleontológia egyik fő elméletének, nevezetesen a „pontosított egyensúlyra” vonatkozó elméletnek matematikai kezelésére.

5) Igazoltuk, hogy a Ewens-féle átlagos rátermettség parciális növekedési rátája és a játékelméleti értelemben vett relatív előny növekedési rátája egyenértékű abban az értelemben, hogy mindegyik arányos a replikátorok rátermettségének varianciájával.

6) Egy dinamikus modell keretében megmutattuk, hogy a természetes szelekció folyamán az „optimalizáló” típust (aki a saját bevételét maximalizálja) a „versengő” típus (aki relatív előnyét maximalizálja a teljes populáció felett) kiszelektálja.

7) Egy térben explicit modellben vizsgáltuk, hogy milyen jellegű evolúciósan stabil diszperziós stratégiák alakulnak ki térben és időben heterogén környezetben. Megmutattuk, hogy az optimális diszperziós függvény a legtöbb esetben nagyon alacsony diszperziós rátát enged meg egy küszöb denzitás alatt, e küszöb fölött pedig igen gyorsan növekszik a denzitás függvényében.

Eredményeinket a kísérletek és a terepi megfigyelések is igazolják.

8) Egy dinamikai modell segítségével megmutattuk, hogy nem opportunist (célprédát kereső és csak azt üldöző) ragadozó esetén kevert ESS, míg opportunist (amivel találkozik, arra mindig támad) ragadozó esetén általában tiszta ESS alakul ki. Megmutattuk továbbá, egy egy ragadozó és két préda faj rendszerben, ha a préda fajok stratégiája befolyásolja a predáció sikerét, és a ragadozók denzitásával csökken a predációs siker, akkor az általunk bevezetett háromfajos denzitásfüggő differenciálegyenlet-rendszerrel leírt ökológiai rendszer evolúciósan stabilis. Kimutattuk továbbá, hogy a csak opportunist ragadozó mellett maradnak fenn a prédák csordái. Ugyanis ha a ragadozó szigorúan csak a legkifizetőbb prédát választja, akkor azon ritka mutánsok, amelyek messze távolodnak a csordától mentesülnének a „céltudatos” ragadozótól.

Kooperáció evolúciója, elméleti vizsgálatok

1) Megvizsgáltuk, hogy az aszinkron döntéshelyzet hogyan módosítja a kooperatív stratégiák evolúciós stabilitását a rabok dilemmája és a hótörlesztés játékban. Mind a térben jólkevert, mind a térben strukturált helyzetet modelleztük, és megmutattuk, hogy strukturált populációkban a

hótorlasz játék esetén az aszinkron döntéshelyzet hatékony kooperáció fenntartó mechanizmus.

2) Részletesen tanulmányoztuk dinamikus gráfokon a kooperatív stratégia fixációjának esélyét rabok dilemmája játék esetén. Megmutattuk, hogy a dinamikus gráfokban, még gyenge gráf-dinamika esetén is sokkal kisebb a fixáció esélye, mint statikus gráfokon.

3) Az előbb említett munka folytatásaként, vizsgáltuk, hogy a a gráfkapcsolatok milyen szelektív dinamikája okozhatja a kooperatív stratégia terjedését. Megmutatuk, hogy egyes, eddig nem vizsgált gráf-átkötési szabályok kedvezhetnek a kooperatív stratégia fixációjának. Azt tapasztaltuk, hogy a kooperatív stratégia elterjedésének esélye közepesen nagy átlagos interakciós szint mellett a legnagyobb. Eredményünk összhangban van a terepi megfigyelésekkel.

4) Térben explicit modellek segítségével tanulmányoztuk a rabok dilemmája illetve a hótorlasz játék viselkedését. Vizsgáltuk, hogy a térbeli struktúrák vagy a kölcsönhatás lokális volta-e a felelős a kooperátorok sikeréért ezekben a modellekben. A korábbi eredményekkel ellentétben, arra az eredményre jutottunk, hogy a térbeli korrelációk a választott kooperációs dilemmától függetlenül, mindig segítik a kooperátorokat.

5) Megmutattuk, hogy kis csoportlétszám esetén az altruista ragadozó elleni védelem elég nagy ragadozó nyomás esetén evolúciósan stabil stratégia. A jelenség lényege, hogy a prédák kölcsönhatása több, az időben változó méretű N -személyes játékként fogható fel, hiszen sikeres predáció esetén a csoportlétszám csökken, és ezzel együtt mind az egyedre vonatkozó predáció, mind a sérülés esélye nő.

6) Szimulációs modellek alkalmazásával kimutattuk, hogy a klikken belüli közvetlen reciprok kooperáció kiszorítja az indirekt módon kooperáló egyedeket.

7) Vizsgáltuk, hogy lehetséges-e kooperatív szociális norma megjelenése önző szociális normákból. Megmutattuk, hogy többszintű szelekció esetén az általunk bevezetett sztochasztikus normákat feltételezve a kooperatív normák megjelenése tipikus.

8) Ismert, hogy mind az embernél, mint egyes állatfajokban a kooperátorok együtt élnek a csalókkal (lusták). Ezek a csalók a közös nyereséget hozó "vállalkozásba" nem fektetnek be, de élvezik annak előnyeit. Az ilyen csalókat sokszor nem büntetik sem az embernél sem pl. az oroszlánoknál. Megmutattuk, hogy az úgynevezett küszöbvel rendelkező közlegelők dilemmája modellt

alkalmazva többszintű szelekció magyarázni tudja e megfigyelt jelenséget. Ami egyedi szinten csalásnak látszik az csoport szinten optimális viselkedés.

9) Kísérletileg igazolt, hogy az emberben erős az egyenlőségre törekvés. Kimutattuk, hogy, egy olyan stratégia, mely nem csupán a nem-kooperáló csalókat bünteti, hanem abban az esetben, ha az egyed stratégiája nem ismert, akkor a nagy nyereséggel rendelkezőket is, nagyobb populációs átlagfitneszre vezet, mint a tisztán stratégia vagy nyereségykülönbségre alapozó büntető stratégiák esetén kapunk. Azaz az egyenlőségre törekvés csoport szinten előnyös stratégia, ha a felek viselkedése nem minden esetben ismert.

10) Egy gazdasági kooperációs problémaként azt vizsgáltuk, hogy hogyan lehet megakadályozni, hogy a kötött árakon eladó szövetkezetekből a szabad piacra vigyék az árut, ha ott magasabb nyereséget érnek el. Bebizonyítottuk, hogy büntetéssel és a büntetésből származó összeg visszaáramoltatásával stabilizálni lehet a szövetkezeti rendszert, és ez a megoldás egy evolúciósan stabilis stratégia.

11) Kidolgoztunk egy ökológiai modellt, amely két növényfaj nektárjáért versengő két méhfaj biomasszájának változását írja le, ha a növények denzitása nem változik. Megmutattuk, hogy a méhek optimális nektárgyűjtési viselkedése nem automatikusan garantálja a koegzisztenciát. Ez azt jelenti, hogy evolúciós stabilitás nem állhat fenn ökológiai stabilitás nélkül.

12) Térben explicit modellt dolgoztunk ki az *Allomerus-Azteca-Cordia* hangya-növény mutualista rendszer ökológiai és evolúciós dinamikájának vizsgálatára. A modell segítségével értelmezni tudtuk a terepen megfigyelt összefüggést a tisztán mutualista *Azteca* gyakorisága és a kasztrációs parazitaként is funkcionáló *Allomerus* fajok kasztrációs szintje között. Rámutattunk arra is, hogy a kompetícióban lévő *Azteca* és *Allomerus* fajok együttélése a sajátos bizonyos ökológiai paraméterek csereviszonya és a térbeli kényszerek miatt valósulhat meg.

Kooperációs viselkedési kísérletek

1) Vizsgáltuk az ember és kutyák közötti együttműködést és ezzel kapcsolatos kommunikációt. A kísérletekben azt elemeztük, hogy a kutyák illetve az emberek milyen jeleket használnak arra, hogy egy együttműködésen alapuló helyzetben a másikat kisegítsék.

Az egyik kísérletsorozatban azt vizsgáltuk, hogy különböző helyzetekben a kutya miképp képes

kommunikálni egy elrejtett táplálék helyét egy részben naiv gazdának, illetve ő maga képes-e emberek jelzései alapján megtalálni az elrejtett táplálékot. A másik vizsgálatban olyan fajtákat hasonlítottunk össze, amelyeket a domesztikáció során eltérő mértékben szelektáltak az emberrel való vizuális jelenek alapuló kooperációs képesség tekintetében.

Mindkét kísérletsorozat eredménye ezt mutatja, hogy a kutya domesztikációja során felerősödtek azok a képességek, amelyek az emberrel való kooperációt segítik, és így megfelelő tréning illetve tapasztalat nyomán a kutyák olyan feladatokban is közre tudnak működni, amelyet az ember egyedül nem képes elvégezni (komplementer kooperáció).

2) Kikérdezéssel segítségével vizsgáltuk egyetemi hallgatókon, hogy az altruista viselkedést mennyiben befolyásolják a rokoni viszonyok, az önzetlenség mértéke valamint a javak megszerzésnek a módja. A tesztek alapján, a rokonszelekciós elvnek megfelelően kimutatható, hogy a rokonoktól nagyobb segítséget várnak el, illetve jobban segítik őket. Intuíciónkkal megegyezően az is megmutatható, hogy kisebb önzetlenséget várnak el azoktól, akik jövedelmükért keményen megdolgoztak. Érdekes megfigyelés, hogy e általános összefüggések mellett a populáció viselkedésében elég nagy polimorfizmus mutatkozik.

3) Kiepipítettünk egy számítógépes labort, ahol a jövőben megfelelő körülmények között lehet humán viselkedési kísérleteket folytatni. A kísérletek kezelésére és az adatgyűjtésre szolgáló szoftver első típusa elkészült.

Közlésre benyújtott közlemények

A megjelent közlemények mellett (33 közlemény, kumulatív impakt faktoruk= 85,14), melyeket az OTKA hivatalos honlapjára feltöltöttünk az alábbi közlemények vannak elbírálás alatt:

Boza, G., Számadó, Sz. Beneficial laggards: multilevel selection and polymorphism in threshold public goods games.

Cressman, R., Garay, J. The effects of opportunistic and intentional predators on the herding behaviour of prey.

Garay, J., Móri F.T. When is the predators' opportunism remunerative?

Kun, Á., Boza, G., Scheuring, I. Assortative linking can help cooperation to evolve on dynamic graphs.

Lakatos, G., Gácsi, M., Dóka, A., Miklósi Á. Comprehension and utilisation of gestures and gazing in dog-human communication

Scheuring, I. Coevolution of honest signaling and cooperative norms by cultural group selection.

Scheuring, I. Egalitarian motive in punishing defectors.

Sebestyén Z., Varga Z., Garay J., and Cimmaruta R., Effect of exploitation of a population on its genetic composition. A dynamic model.

Számadó, Sz. Binding commitment promotes honest status signalling.

Számadó, Sz. Pre-hunt communication provides context for the evolution of early human language.