

Darwini fajképződés és a modern ökológia

Darwin fő műve, „A fajok eredete” bestseller volt a maga korában, s még ma is sokan olvassák, egyetemeken tanítják. Egyes fejezetei – különösen a harmadik – bátran ajánlhatóak bárkinek mind szórakozás, mind szakmai okulás céljából. Hogyan lehetséges, hogy nem avult el 150 év alatt? Vajon milyen szerepet játszik a mű maga a modern ökológiai és evolúciós kutatásokban? Alakíthatja-e Darwin ma is a közgondolkodást? Ezekhez hasonló laikus és szakmai kérdések tucatjai vetődnek fel a Darwin-évfordulók kapcsán. Mivel úgy gondoljuk, hogy a Darwin elméletéhez való viszony egyaránt befolyásolja a modern evolúciós és ökológiai kutatásokat, néhány példa segítségével bemutatjuk, hogy milyen hatással van Darwin munkája a fajképződésre vonatkozó elméletekre és a modern ökológiára.

Darwin és a szintetikus evolúcióelmélet

A huszadik század evolúcióbiológiájának egyik nagy paradoxona az a fiatal Ernst Mayrtól származó állítás, hogy „A fajok eredete” valójában nem is a fajok eredetével foglalkozik. Mayr és számos követője azért engedhette meg magának ezt a fricskát, mert Darwin munkája valóban kevésbé szól a fajok közti szaporodást megakadályozó (szaporodási izolációt létrehozó) mechanizmusokról, márpedig a *szintetikus evolúcióelmélet* (a XX. század első felének Darwint, Mendelt és a paleobiológiai eredményeket ötvöző nagy vívmánya, más néven a *Modern Szintézis*¹) a fajképződést a lehetséges izolációs mechanizmusok szempontjából vizsgálta. Mint David Reznick (evolúcióbiológus, egyszersmind egy friss Darwin-monográfia szerzője) megjegyezte, Darwin nem is tehetett másként, hiszen a korabeli közvéleményt elsősorban arról akarta meggyőzni, hogy a fajok nem egymástól elszigetelt, külön teremtett egységek, hanem egymásból jöttek létre, több lépésben, fokozatos átalakulások révén.

A Modern Szintézis számára a populációk térbeli terjedését gátló földrajzi akadályok – hegyvonulatok, folyók, tengerek – néhány kivételtől eltekintve a fajképződés elengedhetetlen feltételei. Az általuk szétválasztott populációk genetikai összetétele különbözővé válik, mind véletlen genetikai események (*genetikai sodródás*), mind a helyi feltételekhez való alkalmazkodás (*természetes szelekció, adaptáció*) által. Az elszigetelt populációkban a fajtársfelismerési mechanizmusok is könnyen megváltozhatnak, s az így létrejött részleges szaporodási izoláció elengedhetetlen a későbbi fajképződésben. A részleges sza-

porodási izoláció ugyanis a feltétele annak, hogy ha a továbbiakban az elszigetelődés megszűnik, a kezdeti különbségek mégis tovább növekedjenek (*jellegettolódás*) és a szaporodási izoláció teljessé válik (*mege erősítés*), azaz két új faj alakuljon ki a már részben elkülönült populációk közti versengés hatására (ezt az elszigetelt populációkban végbemenő fajképződést nevezzük *allopatrikus speciációnak*). A szintetikus evolúcióelmélet tehát a *földrajzi elkülönülés* nyomán kialakuló *szaporodási izolációban* látta a fajképződés motorját, s egyenesen lehetetlennek ítélte azt, hogy elsődleges szaporodási izoláció nélkül egy fajból, egy összefüggő térségben két faj alakuljon ki. Ezt az álláspontot az evolúcióbiológia klasszikusai, és különösen a nálunk is ismert, matuzsálemi kort megért Ernst Mayr² oly eréllyel képviselték, hogy az alternatív elképzelések kutatása és az azokat megerősítő eredmények publikálása jószerivel a XXI. századig várattat magára.

A változást több, a földrajzi izolációs hipotézis egyes elemeit megkérdőjelező elméleti és empirikus eredmény készítette elő. Kiderült, hogy a genetikai sodródás várható hatása a populációk összetételére általában oly kismértékű, illetve a sodródási folyamatok sebessége olyan kicsi, hogy az így létrejövő fenotípusos (az élőlények külsejében és élettani sajátágaiban megmutatkozó) eltérések nem játszhattak döntő szerepet sok millió faj kialakulásában. Másrészt az is nyilvánvalóvá vált, hogy a legtöbb esetben a populációk közti vándorlás, keveredés mértéke sem elegendően nagy ahhoz, hogy az eltérő helyi környezet által indukált, eltérő irányú szelekciós folyamatok során kialakuló genetikai különbségek fennmaradását megakadályozza. Ezzel egy időben, az ún.

adaptív dinamikai kutatások során sorban születtek azok az elméleti eredmények, amelyek azt mutatták, hogy pusztán az ökológiai kényszerfeltételek miatt, genetikai kényszerek nélkül is számos ökológiai helyzetben egy faj több változatának tartós fennmaradása sőt, egyre különbözőbb változatok fennmaradása várható³.

Darwin nem volt tisztában a tulajdonosságok öröklődésének módjával. Nem tudta, hogy a magasabb rendű szervezetek ivaros szaporodása során egy-egy egyed genetikai állományának fele kerül az ivarsejtekbe, melyek nagyjából egyenértékű genetikai anyagot hordoznak ugyan, de sohasem azonosak (mert anyaguk az ivarsejt-képzés során „újrakevert”, azaz rekombinált), s így az ivarsejtek egyesüléséből létrejövő utódokban a szülők génváltozatai (alléljai) kombinálódnak. Így az sem nyugtalanította, hogy egy-egy populáció képez szaporodási egységet, amiben egy-egy allél fennmaradása, elterjedése azon is múlik, hogy milyen gyakran kerül vele azonos vagy tőle különböző allél társaságába egy-egy ivarsejtben, illetve egyedben. (Az egyszerű osztódással, ivartalanul szaporodó szervezetek leszármazási vonalaiban, klónjaiban, ilyen „keveredési” probléma általában nem lép fel. Az egyes klónok genetikai anyaga szinte azonosan adódik át az utódokba.) Ezért, amikor a fajképződésről gondolkozott, nem tett különbséget a fajon belüli öröklődő változatok és a közel rokon fajok közt, mint ahogy ivartalanul szaporodó élőlények esetén mi sem teszünk ma sem.

Darwin elméletét öt alapelvre építette. 1. Minden fajban vannak öröklődő változatok. 2. Minden szaporodó élőlény populációja exponenciális növekedésre képes. 3. A növekedés szükségképp korlátokba ütközik (*léteért való küzdelem*). 4. A

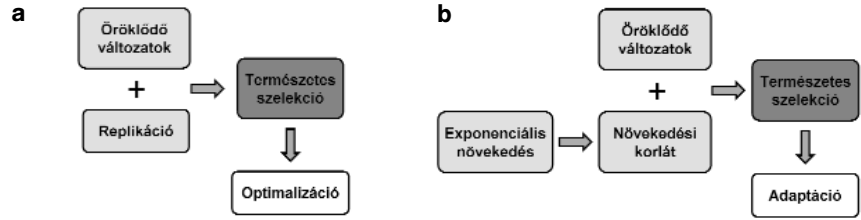
létért folyó küzdelemben szükségképpen rengeteg egyed pusztul el vagy marad utód nélkül, ami „a kedvező egyedi különbségek és változatok megőrzéséhez és a károsak eltűnéséhez” vezet (*természetes szelekció*). 5. E küzdelemben azoknak a változatoknak a sikere várható, amelyek „leginkább különböznek a közeli rokonaiktól a túléléshez és szaporodáshoz kapcsolódó szükségleteikben” (*divergencia-elv*). A szintetikus evolúcióelmélet az öröklődési (1), a növekedési (2) és a szelekciós (3) alapelvet integrálta a mendeli örökléssel (**1.a. ábra**). A természetes szelekciót (4) a legátermettebb fennmaradásával azonosította, s a divergencia-elvről (5) elfeledkezett. Darwin ökológiai logikája viszont ettől lényegesen eltért (**1.b. ábra**). A divergencia-elvet David Reznick és Robert Ricklefs egy idei születésnapjára Nature-cikkben⁴ hozta ismét napvilágra a feledés homályából.

Miért várta Darwin azoknak a változatoknak a sikerét, amelyek „leginkább különböznek a közeli rokonaiktól” és pontosan miben is kell különbözniük ahhoz, hogy számságukat növeljék és fennmaradjanak? Darwin szerint egy faj különböző változatai közt (pl. különböző színű borsók, vagy különböző juhajtók között) általában gyorsan eldől a küzdelem: ha nem avatkozunk közbe, csak egyetlen változat marad fenn. Egy fajon belüli változatnak csak akkor van esélye fennmaradásra és utódainak gyarapítására egy másik változat mellett, ha más élőhelyet talál, mással táplálkozik, vagy mások az elenségei (ragadozói, betegségei), mint a fajtársainak. Azaz akkor, ha az új változat populációjának növekedési korlátai különböznek a régi változat növekedési korlátaitól. Metaforikusan fogalmazva, új faj akkor keletkezik, ha új helyet talál „a természet gazdaságában”. Darwin szerint tehát az erre a különbözősége folyó szelekció a fajképződés, a biológiai diverzifikáció motorja (1. *divergencia-elv*). De valóban végbemehet-e ez a szétágazás a mendeli populációkban? Nem akadály-e az allélek rendszeres rekombinációja ennek a folyamatnak? Az utóbbi évtizedben gyarapodó példák sora és újabb számítások mutatják azt, hogy nem feltétlenül.

Három példa

Darwin-pintyek

Kezdjük a sort a híres Darwin-pintyekkel. Darwinnak elsősorban az e fajok közti kicsiny különbségek és a fajok közti fokozatos átmenetek lehetősége tűnt fel útja során. Ez alapján merült fel, amit később minden kétséget kizáróan bizonyítottak, hogy e fajok egyetlen közös őstől származnak. Ez a 14 fajból álló csoport vagy fél évszázadig az elszigetelődés által haj-



1. ábra. Darwin evolúciós elméletének értelmezései
a. A szintetikus evolúcióelmélet Darwin-értelmezése
b. Darwin ökológiai értelmezése

tott fajképződés mintaképe lett. Az egymástól is nagymértékben különálló szigeteken ugyanis egy-egy fajnak jól elkülönülő formái alakultak ki a sziget méretétől, elhelyezkedésétől és a szigeten lévő egyéb pinytífajok jelenlététől függően.

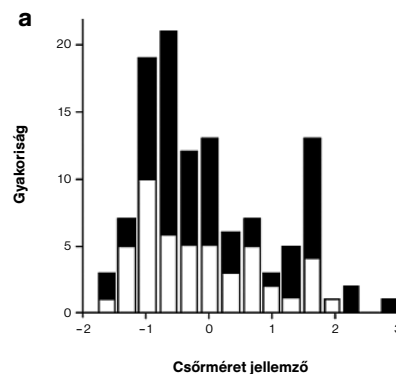
Az első meglepetést a nyolcvanas évek végi DNS-vizsgálatok hozták, amik arra világítottak rá, hogy a morfológiailag könnyen elkülöníthető fajok genetikai anyaga rendkívül hasonló a rendszeresen előforduló hibridizáció (fajok közötti kereszteződés) következtében. Ez csak úgy magyarázható, hogy folyamatos, erős szelekció tartja fenn a fajokat a hibridizáció ellenére. 2007-ben pedig szinte bombaként robbant, hogy Hubernek és munkatársainak az egyik szigeten sikerült rajtakapni *in statu nascendi* a földrajzi gátak nélküli fajképződést! A nagyobb szigetek közé tarto-

zó Santa Cruzon ugyanis a magokkal táplálkozó közép földipinty faj (*Geospiza fortis*) egyedeinek mérete erősen különböző, elég jól elkülönült csoportot alkotnak a kisebb és a nagyobb méretű közép földipintyek, amelyek leginkább egy-egy közelrokon faj egyedeire hasonlítanak (**2. ábra**).

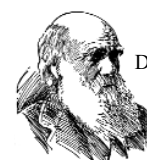
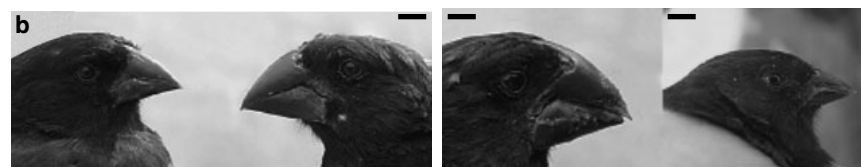
Három éven keresztül vizsgálva ezt a populációt kiderült, hogy az elkülönülés annak köszönhető, hogy a földipintyek méret szerint állnak párba, így csak kis és csak nagy egyedekből álló párok alakulnak ki (**3. ábra**). A testméret ebben a fajban nagymértékben öröklődik, vagyis az egyedek közti különbségek nagy része nem a környezeti hatásoknak, hanem az egyedek génaváltozatainak tulajdonítható. A kis párok utódainak mérete tehát kisebb lesz, mint a nagy párok utódaié. Ráadásul DNS-vizsgálatokkal azt is ki lehetett mutatni, hogy kevesebb heterozigóta egyed van a populációban, mint ami véletlenszerű párválasztás mellett várható. Ezeket az eredményeket a rákövetkező évben a Galápagos-szigeteken évtizedek óta példamutató kutatásokat folytató Grant házaspár egy másik szigeten (Daphne major) zajló vizsgálat alapján megerősítették⁶. Granték kutatásainak több független vizsgálattal alátámasztott, igen robusztus eredménye, hogy a Galápagos-szigeteken az évi csapadékmennyiség – a táplálék-összetétel meghatározásán keresztül – igen nagymértékben meghatározza a magokért versengő pinytífajok egedszámát és táplálkozással kapcsolatos tulajdonságait. Ugyanis a száraz évek legnehezebb időszakában elfognak a közepes méretű magvak, és vagy csak igen kicsiny, vagy csak nagy, kemény terméshallal védett magok maradnak. Ilyenkor a pinytípopulációk mérete drámai mértékben csökken, és

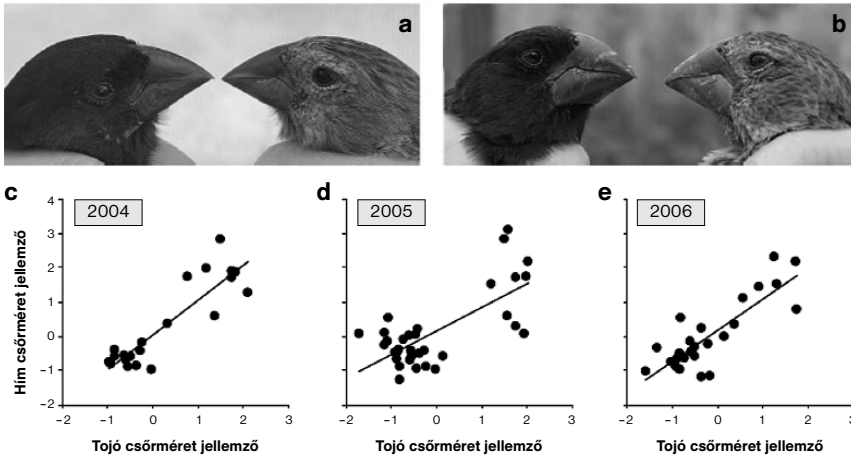
2. ábra.

a. A Santa Cruz sziget közép földipinty (*G. fortis*) populációjában a különböző csőrméretű egyedek száma 2004-ben. A fehér oszlopok a tojók, a fekete a hímek egedszámát jelölik



b. A fényképeken balról jobbra egy kisméretű hím közép földipinttyel szemben egy nagyméretű közép földipinty (*G. fortis*), egy nagy földipinty (*G. magnirostris*), valamint egy kis földipinty (*G. fuliginosa*) látható. A vízszintes vonal 5 mm-nek felel meg (Forrás: Hubert és mtsai, a fényképeket Andrew Hendry készítette)





3. ábra. Méret szerinti párválasztás a vizsgált közép földipinty-populációban
a. Egy kis és b. egy nagyméretű pár.
c–e. Az ábrán egy pont egy pár tojójának és hímjének a csörméretét adja meg.
A vizsgálatot három egymást követő évben megismételték
 (Forrás: Hubert és mtsai, 2007, a fényképeket Eric Hilton és Sarah Huber készítették)

csak a kis magokat fogyasztó legkisebb és a nagy, kemény magokkal is elbáno legnagyobb földipintyek maradnak életben. Ez történt a Santa Cruz szigeten is, a 2004-es különösen száraz év után nem maradtak közepes méretű közép földipintyek a szigeten (3.d. ábra)!

Bölcsőszájú halak

Az elmúlt két évtized óriási szakmai szenzációja volt az akvaristák által is kedvelt, rendkívül fajgazdag családokat alkotó bölcsőszájú halak gyors evolúciójának felfedezése. Ezekből a roppant színes, változatos mintázatú és alakú apró halfajokból több száz található például az afrikai sekély nagytavakban. Evolúciójuk elképesztően gyors. Például a viszonylag jól izolált Viktória-tó korát körülbelül 15 ezer évre becsülik, s ma mintegy 500, színezetben és testalakban eltérő bölcsőszájú halfaj található benne. A tó elszigetelt fekvése miatt úgy gondolják, hogy ezeknek a fajoknak a túlnyomó többsége nagy valószínűséggel itt is keletkezett (*endemikus*). Ilyen széleskörű, gyors fajképződést (*adaptív radiáció*) még semmilyen más élőlénycsoportban nem figyeltek meg.

A bölcsőszájú halak adaptív radiációjukat az egyébként fajszerű, „szigetszerű” környezetben túl egy evolúciós újításnak, rendkívül változékony kettős állkapcsuknak köszönhetik. Ez az állkapocs mellett, hogy ivadékaiknak biztonságos ott-hont nyújt, könnyen és sokféleképpen módosulhat az evolúció során, így a bölcsőszájú halak rendkívül sokféle táplálék hasznosítására képesek: növényekkel, halakkal, vagy mikroorganizmusokkal egyaránt táplálkozhatnak. Az egyedek mintázata szintén öröklődik és különbözik a fajok közt. Míg az eltérő táplálék lehetővé teszi együttélésüket, a mintázatbeli kü-

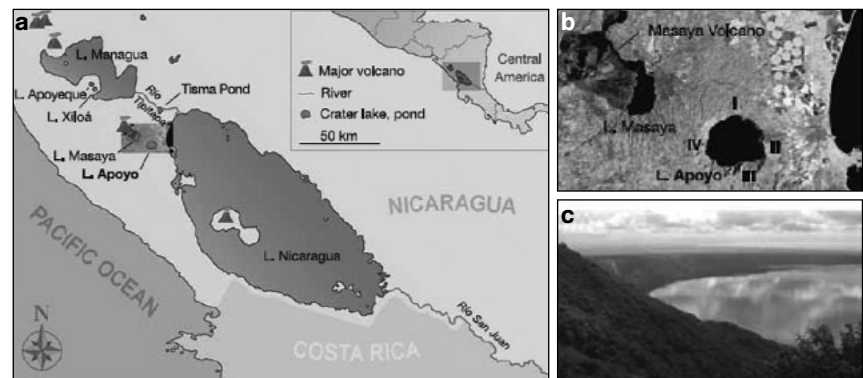
lönbségek a szaporodási izoláció alapját jelentik, mivel a nőtények a tiszta vízben színezet alapján választanak párt. Ha a víz átlátszósága csökken, s a halak nem látják jól a mintázatot, a párválasztás specifikitása megszűnik és hibridek keletkeznek, egyes fajok eltűnnek. Több szennyezett tóban ki is mutatták korábban jól elkülönült fajok összeolvadását.

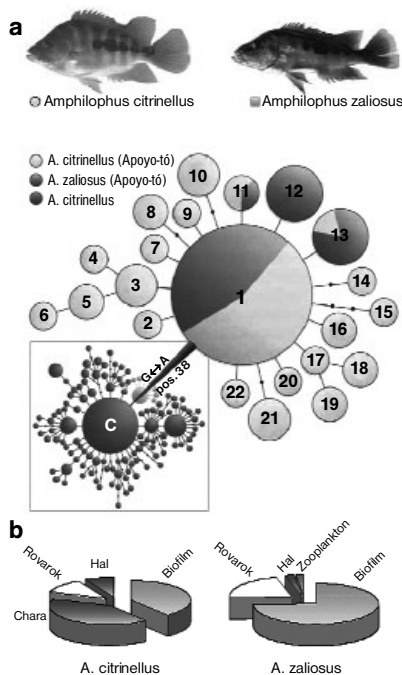
Mivel a nagy kiterjedésű és viszonylag sekély afrikai nagytavak időnként kisebb tavakra tagolódnak, felmerül annak lehetősége, hogy ha nem is a földrajzi elköltöztetés, de legalábbis az időleges térségi elszigetelődés vezetett a sokféle bölcsőszájú halfaj kialakulásához. Azaz a szaporodási izoláció nem elsősorban az izolációra folyó természetes szelekció, hanem a külső körülmények eredménye. Vagyis ismét az ökológiai és az allopatrikus spe-

ciáció között kellett dönteniük a kutatóknak. Ezért olyan tavakat kerestek, amelyekben nem lehetséges a térségi elszigetelődés. Egy afrikai és egy nicaraguai mély krátertóban talált fajok esetén már kizárható volt a térségi elköltöztetés és sodródáson alapuló szaporodási izoláció hipotézise, a tóban található halfajok minden kétséget kizáróan térségi elköltöztetés nélkül keletkeztek.

Hogyan zajlik manapság egy ilyen kutatás? Nézzük meg részletesebben a nicaraguai Apoyo krátertóban folyó vizsgálatot! Marta Barluenga és munkatársai⁷ egy rendkívül elszigetelt fekvésű krátertóban (4. ábra) két, a környék más tavainak bölcsőszájú fajaival rokonságot mutató, igen hasonló bölcsőszájú halfajt találtak: az *Amphilophus citrinellus* nevűt és a sehol máshol nem található *A. zaliosus*-t. A halak részletes ökomorfológiai vizsgálatán túl molekuláris genetikai és táplálékkészletre vonatkozó kutatást is végeztek. Ez lehetővé tette, hogy rokonsági viszonyaikról és a fajképződés lehetséges okairól egyaránt információt szerezzenek. A leszármazási kapcsolatokat a halak esetén is csak anyai ágon öröklődő mitokondriális DNS (mtDNS) vizsgálatával tisztázták. Az 5.a. ábrán látható, hogy egy 637 egyedből vett mintában milyen DNS-szekvencia típusokat találtak. Az Apoyo krátertóban élő halak egyetlen monofiletikus (egy közös őstől származó) csoportot alkotnak. A többi tóban előforduló halak leggyakoribb mtDNS-típusától egyetlen bázispárban különbözik a tóban található leggyakoribb mtDNS. A rokonsági viszonyokat más-képp is lehet ugyan rekonstruálni – mint arra más kutatók rögtön rámutattak –, de egyelőre ez a kép a legvalószínűbb. A fajképződésre az adott lehetőséget, hogy az Apoyo-tó két faja a tóban valószínűleg máshol és mással táplálkozik. A zömökebb

4. ábra. A bölcsőszájú halak ismertetett vizsgálatának helyszíne.
a. Nicaragua és Costa Rica partvidékének térképe azokat a tavakat és folyókat mutatja, amelyekben a bölcsőszájú halak vizsgált csoportja (Midas komplex) előfordul.
b. A műholdfelvételen a vizsgált krátertó (Apoyo-tó) és közvetlen szomszédsága látható. A római számok a mintavételi helyeket jelölik.
c. Az Apoyo-tóról készült felvétel a kráter meredek falait mutatja
 (Forrás: Barluenga és mtsai, 2006)





5. ábra. Az Apoyo-tóban élő két bölcsőszájú halfaj jellemzése.

a. Az Apoyo-tóban élő *Amphilophus citrinellus* (világos), *A. zaliosus* (sötét) és a szomszédos tavakban élő *A. citrinellus* egyedek (bal alsó keretben) DNS típusainak származási kapcsolatai. A körök nagysága az adott típust hordozó egyedek számával arányos (az 1. haplotípus például 65 egyedre jellemző, míg a 2. típus csak egy egyedben fordult elő). A haplotípusok fajok közti megoszlását a színezés mutatja. A köröket összekötő vonalakon a pontok a különbségek számát jelölik. b. A két faj egyedeinek gyomortartalma alapján rekonstruálták az elfogyasztott táplálékkészleteket.

(Forrás: Barluenga és mtsai, 2006)

testű, szélesebb állkapcsú *A. citrinellus* inkább a tó alján keres, és táplálékában nagy arányban fordul elő a *Chara* csillárcamosszat, míg a hosszabb testű, keskenyebb állkapcsú *A. zaliosus* inkább a felszín közelében táplálkozik és főként biofilmet alkotó mikroorganizmusokat eszik (5.b. ábra).

Pálmák

Harmadik példánk szintén egy távoli szigetről származik, s bár a történet igen egzotikus környezetben játszódik, főszereplőjét szinte mindnyájan ismerjük. A Howe-szigetről származó kenciapálma (*Howea forsteriana*) ugyanis itthon is rengeteg lakásban megtalálható. A Világörökség részét képező Lord Howe-sziget alig 12 km²

nagyságú, Ausztrália keleti partjaitól 580 km-re fekszik, legdélibb tagjaként egy 1000 km hosszan húzódó vulkanikus szigetláncnak (6. ábra). A legközelebbi sziget 160 km-re van. Ez a terület ideális a földrajzi elszigetelődés nélkül zajló fajképződés vizsgálatára, hisz távol van a szárazföldtől, ismert a kora (6,4–6,9 millió éve keletkezett) és annyira kicsi, hogy a szigeten belül nem lehetséges földrajzi elszigetelődés⁸.

A szigeten található 241 növényfajnak mintegy fele helyben keletkezett (*endemikus*). A csak ezen a szigeten előforduló négy pálmafaj közül kettő, a *Howea belmoreana* és a *H. forsteriana* rendkívül gyakori, a sziget vegetációjának több, mint 70%-át alkotja. Mindkét faj diploid, morfológiailag könnyen megkülönböztethető. A szigeten sok helyen közvetlenül egymás mellett fordulnak elő példányaik, mégis alapos kutatással is csak 5 hibrid példányt sikerült fellelni. A pálmák legnagyobb alcsaládjára kiterjedő DNS-alapú származástani (*filogenetikai*) vizsgálattal megállapították, hogy a *H. belmoreana* jóval a sziget keletkezése után, körülbelül egymillió évvel ezelőtt különült el a *H. forsteriana*-tól. A két faj közti szaporodási izoláció e szélporozta pálmák esetén a vi-

rágzás eltérő időzítésének köszönhető (7. ábra). A bázikus talajon növekvő *H. forsteriana* pálmák a termős virágok nyílása előtt termelnek virágport, a szinkron virágzó, általában savasabb talajon (8. ábra) növő *H. belmoreana* virágzási periódusa csak ezután következik. A molekuláris polimorfizmus vizsgálatok azt mutatják, hogy a két faj genetikai állománya kevés helyen, de ott jelentős mértékben különbözik.

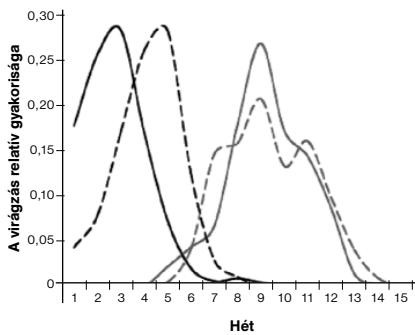
A kutatók ezen eredmények és földtani megfontolások alapján a következőképpen rekonstruálták a szigeten történeteket. A két *Howea*-faj őse valószínűleg Ausztráliából került a szigetre mintegy öt millió éve. A vulkanikus sziget alacsonyabb részein legalább kétféle évvel ezelőtt mozaikosan kalciumban gazdag talaj alakult ki. A fajképződés kiindulópontja az lehetett, hogy egyes itt növekvő pálmák virágzási ideje eltért a vulkanikus talajon növekvő pálmákétól, ami részleges, majd szinte teljes szaporodási izolációhoz vezetett a kétféle talajon növő változat között. Az eredményeket 2006-ban publikáló kutatócsoport tagjai szerint ezek után nem az a kérdés, hogy történet-e fajképződés földrajzi izoláció és ploi-

6. ábra. A Howe-sziget és bennszülött pálmái

a. A sziget 70%-a védett terület. A szigetet környező tengerszakasz is védett, itt található a világ legdélibb fekvésű korallzátonya. b. *Howea forsteriana*. Egyenes levelei és lógó levélkéi vannak. c. *Howea belmoreana*. Visszahajló levelei és emelkedő levélkéi vannak

(Forrás: Savolainen és mtsai, 2006)





7. ábra. A pálmafajok virágzási időrendje (fenológiája). A pálmák egylakiak, virágai több évig élnek. Az ábra 20–25 darab *H. belmoreana* (szürke), és a *H. fosteriana* (fekete) palma porzós fázisban lévő virágainak (folytonos vonal), és termős fázisban lévő virágainak (szaggatott vonal) számát mutatja a vizsgálat hetének függvényében

(Forrás: Savolainen és mtsai, 2006)

dia-fok változás nélkül a természetben, hanem az, hogy ez a folyamat mennyire gyakori.

Darwin és az ökológiai fajképződés

Az utóbbi kérdésben nagymértékben eltérnek az álláspontok. A szintetikus evolúcióelmélet emlőin nevelkedett evolúciógénetikuskok változatlanul rendkívül szkeptikusak. Úgy vélik, hogy földrajzi izoláció hiányában hiába lenne előnyös a szaporodási izoláció a különböző körülményekhez alkalmazkodó változatok között, a rekombináció miatt csak igen ritkán alakulhat ki szaporodási izoláció. A szétválasztó szelekció fenntartja és növeli ugyan a populáción belüli változatosságot, de általában nem vezet szaporodásilag izolált változatok, azaz fajok kialakulásához. Véle-

ményüket számos specifikus populációgenetikai megfontolással és számítással támasztják alá. Ezzel ellentétben – mint azt a fenti, kiragadott példák is jelzik – a terepvizsgálatokat végző evolúciós ökológusok egyre nagyobb csoportja szolgáltat egyre több bizonyítékot földrajzi izoláció nélküli, ökológiai fajképződésre.

Az előbbi kérdések mögött húzódó általános és mély probléma az, hogy valóban a földrajzi izoláció lenne-e a fajképződés hajtóereje, ahogy azt Mayr elképzelte? Vagy inkább az eltérő korlátozó tényezőkhöz való alkalmazkodás eredménye a divergencia, ahogyan azt Darwin gondolta? Mi, Darwinhoz hasonlóan, úgy gondoljuk, hogy a versengés és a vele járó természetes szelekció a fajképződés motorja. Darwin még csak felvetette a gondolatot, de ma már általánosan be is tudjuk bizonyítani, hogy az azonos növekedési korláttal rendelkező változatok csak egymás rovására növelhetik egyedszámukat az egymást követő generációkban, tehát az egyik változat szükségszerűen kihal. Több faj együtt csak akkor maradhat fenn, ha növekedésük más és más korlátokba ütközik. Ha egy változat egy korábban lakatlan élőhelyet hódít meg (pl. *Howea* pálmák), vagy a többiekétől eltérő táplálékot hasznosít (pl. Darwin pinytyek, bölcsőszájú halak), ellenállónak válik korábban halálos fertőzésekkel szemben, hatékonyabban menekül el a ragadozói elől és utódainak is át tudja adni az ehhez szükséges tulajdonságait, akkor létszáma rohamosan, exponenciálisan növekedhet. Ha Darwinnak igaza van, akkor a fajszétválás lényege a különböző ökológiai lehetőségekhez, növekedési korlátokhoz való alkalmazkodás.

Az így jellemezhető adaptív fajképződésnek természetes feltétele, hogy a szétváló fajok közötti szaporodási izoláció valahogy végül is létrejöjjön. Megtörténik, hogy az izoláció legalább részlegesen mintegy együtt jár az ökológiai szétválás-

sal. Példa erre – többek között – a Darwin-pinytyek méret szerinti párválasztása. Gondolhatunk arra is, hogy az eltérő élőhelyhez alkalmazkodó egyedek ritkán találkoznak egymással. De akár van ilyen kapcsolat az ökológiai szétválás és a párválasztás között, akár nincs, mindig számíthatunk arra, hogy a különböző változatok hibridjei hátrányban lesznek: nem jól alkalmazkodottak sem az egyik, sem a másik lehetőséghez. Ha pedig a hibridek hátrányban vannak, akkor a szülők számára szelekciós előnyt jelent a hibridizáció elkerülése, vagyis a szelektív párosodás, ami szaporodási izolációhoz vezet. Mivel számos példát ismerünk arra, hogy a genetikai kényszerfeltételek – mint például az allélek közti dominancia mértéke, a gének távolsága, a rekombináció gyakorisága – maguk is szelektálódnak, úgy véljük, hogy a szaporodási izoláció adaptív kialakulásának nem lehetnek akadályai az esetek többségében sem. Ezt a vélelményt ma már matematikai elemzések is alátámasztják.

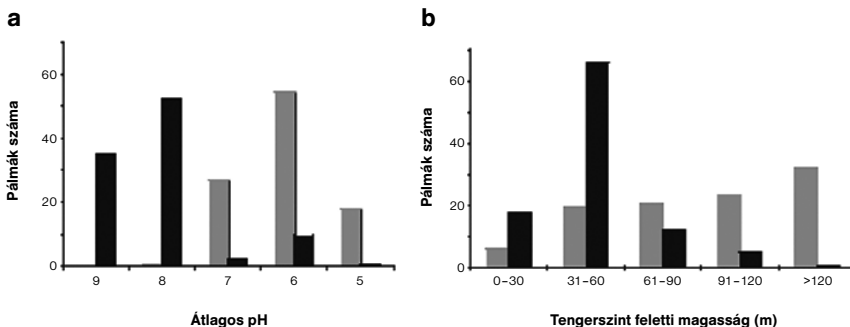
Összefoglalva azt gondoljuk, hogy Darwin elmélete igenis a fajképződés elmélete, ráadásul a fajképződés ökológiai elmélete. Az ökológiai fajképződés elméleti keretének megismeréséhez Meszéna Géza cikke nyújt bevezetőt³. Darwin regulációs, szelekciós és divergencia elvei nemcsak az evolúcióbölgia, hanem a modern ökológia elméleti keretét is megadják, s ezzel biztosítják az ökológia ezakt természettudományá válásának elméleti feltételeit. Ezt a felismerést számos ökológus osztja, bár még nem vált általánossá. Darwin elmélete és a modern ökológia közti kapcsolatról évfordulós Magyar Tudomány cikkünkben olvashatnak bővebben⁹.

IRODALOM

- ¹ Vida Gábor (szerk.) (1981–85): *Evolúció I–V*. Natura
² Ernst Mayr: Mi az evolúció? Vince Kiadó, 2003
³ Meszéna Géza (2008): Ökológia és evolúció fizikus szemmel. *Fizikai Szemle* LVIII. évf., 11, 391–395.
⁴ Reznick, David N. & Ricklefs, R. E. (2009): Darwin's bridge between microevolution and macroevolution. *Nature*, 457, 837–842.
⁵ Huber Sarah K., Luis Fernando De Leo'n, Andrew P. Hendry, Eldredge Bermingham and Jeffrey Podos (2007): Reproductive isolation of sympatric morphs in a population of Darwin's finches. *Proc. R. Soc. B* 274, 1709–1714.
⁶ Grant, Peter R. and B. Rosemary Grant (2008): Pedigrees, assortative mating and speciation in Darwin's finches. *Proc. R. Soc. B* 275, 661–668.
⁷ Barluenga, M., Stölting, K. N., Salzburger, W., Muschick, M. & Meyer, A. (2006): Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish. *Nature* 439, 719–723.
⁸ Savolainen, V., Marie-Charlotte Anstett, Christian Lexer, Ian Hutton, James J. Clarkson, Maria V. Norup, Martyn P. Powell, David Springate, Nicolas Salamin & William J. Baker (2006): Sympatric speciation in palms on an oceanic island. *Nature* 441, 210–213.
⁹ Pásztor Erzsébet, Botta-Dukát Zoltán, Czárán Tamás, Magyar Gabriella, Meszéna Géza (2009): Darwini ökológia. *Magyar Tudomány* (in press).

8. ábra. A *H. fosteriana* (fekete) és a *H. belmoreana* (szürke) pálmák gyakorisága a. különböző kémhatású talajokon és b. különböző tengerszint feletti magasságokban. Habár a *H. fosteriana* főként magasabb kémhatású talajon és alacsonyabb tengerszintfeletti magasságokban található, a két pálmafaj elterjedési területe nagymértékben átfed

(Forrás: Savolainen és mtsai, 2006)



SZÉKELY TAMÁS

A szociális viselkedés evolúciója

A szociális (társas) viselkedések kutatása hosszú múltra tekint vissza. A jelen cikk célja kettős. Egyrészt bemutatom, milyen kutatási irányzatok hoztak alapvetően új és izgalmas eredményeket, nagyrészt az utóbbi évtized vizsgálataira koncentrálna. Másrészt kiemelek néhány hagyományos vitaterületet (pl. ösztönök versus tanult elemek szerepe a viselkedésben, kulturális versus biológiai meghatározottság), amelyek a szociobiológiát terhelik. Véleményem szerint ezek a viták nagyrészt értelmetlenek, mert dichotómikus és így túlegyszerűsített nézőpontokból származnak. A szociális viselkedések teljes megértéséhez a kutatóknak hatékonyabban kell az új matematikai, genetikai, neurobiológiai és viselkedésokológiai módszereket használnia. Követve Niko Tinbergen javaslatát, a különféle módszerrel kapott eredményeket szembesíteni kell egymással. A gyorsan eltűnő természetes élőhelyek és a velük együtt eltűnő természetes szociális kapcsolatok a szociobiológusok feladatát még fontosabbá és időszzerűvé teszik.

Robert Trivers frappánsan foglalta össze a szociális viselkedés fontosságát: „Mindenkinek van szociális élete”. Valóban, nagyon kevés állat éli le a teljes életét fajtársaktól elválasztva: a táplálkozás, pihenés, szaporodás és utódnevelés sok állatfajnál szociális jelenség. Ha egy egyed elválasztunk fajtársaitól, akkor viselkedése rövid időn belül megváltozik, és abnormális tulajdonságokat vesz fel, ami mutatja, hogy a természetes életmódhoz a fajtársak jelenléte elengedhetetlen. A szociális (vagy társas) viselkedések – azaz a fajtársak közötti interakciók, amelyek befolyásolják az egyed és a vele kapcsolatban álló fajtársak szaporodási sikerét – tehát széles körben elterjedt gyakori viselkedések.

A szociobiológia evolúciója

A szociális viselkedés tanulmányozása évezredekre nyúlik vissza, habár könnyű belátni Darwin evolúciós elméletének jelentőségét a szociális viselkedések tanulmányozásában: mind a természetes szelekció, mind pedig a szexuális szelekció működésében alapvető a fajtársak szerepe, az egyedek közötti kommunikáció és az állatok közötti interakciók; mindezek befolyásolják az egyedek túlélését és szaporodási sikerét. A társas viselkedések kutatásához a legnagyobb lökést mégis E. O. Wilson 1975-ben megjelent terjedelmes és nagyhatású kötete adta (Wilson, 1975). Wilson és az őt követő kutatók (pl. David Barash, akinek könyve magyarul is megjelent (Barash, 1980) elképzelésének lényege három pontban foglalható össze:

- a társas viselkedés a többi nem-szociális viselkedéshez hasonlóan a szelekció eredménye, tehát vizsgálatához használni kell a különféle evolúciobiológiai kutatómódszereket (pl. onto-

genetikai és viselkedési kísérletek, törzsfeljődéstani és komparatív vizsgálatok, proximális és ultimális kutatómódszerek);

- a szociális viselkedések megértéséhez populációbiológiai és populációgenetikai modelleken és azok tesztjein keresztül lehet eljutni;
- az állatok (gerincek és gerinctelenek), és az ember, a *Homo sapiens* szociális viselkedése közötti különbségek mennyiségi és nem pedig minőségi jellegűek; az emberek szociális viselkedése az állatokéhoz hasonló módszerekkel vizsgálható.

Wilson könyve nagy vihart kavart nagyrészt a harmadik pontban összegezett nézetei miatt, mivel a biológusok egy csoportja (többek között Wilson kollégái a Harvard Egyetemről) a szociobiológiai megközelítést egyenlővé tették a genetikai determináltsággal, és tartottak annak politikai következményeitől. A politikai és biológiai elképzelések keverése rendszerint nem vezet túl sok jóra, ahogy azt megtanultuk számos történelmi példán keresztül. Szerencsére a Wilson és a kritikusan közötti vita időközben eldőlt, és a szociobiológiai megközelítés sikerességének legfőbb bizonyítéka, hogy új tudományterületek (pl. evolúciós antropológia, szociális pszichológia) virágoztak fel, amelyek célja az ember társas viselkedésének megértése nagyrészt az evolúciobiológiában használatos eszköztárak alkalmazásával.

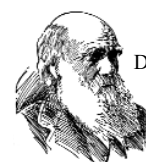
Wilson szerint a szociobiológia a „szociális viselkedések biológiai alapjainak vizsgálata”. Ez egy fontos definíció, amit érdemes szó szerint venni; tehát a szociobiológia nem csupán az etológiai, ökológiai és populációbiológiai megközelítést tartalmazza, hanem minden olyan kutatást, aminek célja a szociális viselkedések megértése. Tehát ha egy genetikus vagy fejlődésbiológus a szociális viselkedés szempontjából

lényeges tulajdonságot vizsgál (pl. az adott tulajdonságnak szerepe van a párválasztásban vagy a csapatos mozgásban), akkor az adott genetikai vagy embriológiai kutatási programot nyugodtan sorolhatjuk a szociobiológiai kutatások közé (Székely és mtsai., 2010).

Az evolúció működéséről az utóbbi évtizedek során rengeteg információ halmozódott fel a génektől kezdve az ökoszisztémáig – ennek a sokrétű és robbanásszerű fejlődésnek az ékes bizonyítéka e kölönyszám is. De lehet-e az evolúciós megközelítést sikeresen alkalmazni olyan komplex viselkedésekre, mint a kommunikáció, a párválasztás és az utódgondozás? Számos kutatási paradigma mutatja az evolúciós gondolkodásmód szociobiológiai sikerességét, itt csupán három irányzatot említek: neurogenetika, viselkedésokológia és komparatív evolúciobiológia.

A szociális viselkedések genetikai háttere

A szociális viselkedések, a központi idegrendszer, a gének és a genom közötti kapcsolatokat két koncepcionális rendszerben vizsgálják (Robinson és mtsai., 2008). A vizsgálatok egyik része a szociális információ hatását teszteli a gének működésére. A gének közvetlenül nem kódolnak viselkedéseket, hanem az RNS → fehérje transzláción keresztül befolyásolják az agyműködést, ami pedig a viselkedéseket koordinálja. A háziméhek (*Apis mellifera*) például magányosan keresnek táplálékot, de a táplálékkereső viselkedés beindulása erős genetikai kontroll alatt áll. A felnőtt méhek életük első 2–3 hetében a kaptáron belül mozognak, etetik és gondozzák a lárvákat és tisztogatják a kaptárt. 4–6 hetes korban azonban életmódot váltanak, és nektárt és pollent kezdenek el gyűjteni és a kaptárba behordani. Az élet-



módváltást feromonok idézik elő, tehát ha a táplálékkereső méhek egy részét kísérletesen eltávolítjuk a kaptárból, akkor a fiatal méhek fejlődése felgyorsul, és így korábban megkezdik a táplálékgyűjtést. A megváltozott feromonkoncentráció több száz gén kifejeződését befolyásolja a fejlődő méhek agyában, többek között transzkripciós faktorokét és a metabolizációs folyamatokat katalizáló fehérjékét, amik indukálják a viselkedésváltozást.

A másik izgalmas irányzat a genetikai különbségek hatását teszteli a szociális viselkedésre. A *Microtus ochrogaster* pocok például tartós párkapcsolatban él és szociálisan monogám (azaz egy hím csupán egyetlen nősténnyel szaporodik), míg a közelrokon *M. pennsylvanicus* és *M. montanus* pockok az emlősök nagy részéhez hasonlóan rövid párkapcsolatúak és poligámok (egy hím több nősténnyel párosodik). Larry Young kutatócsoportja (Emory Egyetem, USA) több mint egy évtizede vizsgálja a három pocokfaj párkapcsolatában meglévő különbségek okait. A kutatók kimutatták, hogy a monogám és poligám pockok agyában az egyik neuropeptid (vazopresszin) receptorának koncentrációja különböző: a monogám pockoknak sokkal több vazopresszin receptora van az egyik agyterületben, a ventral pallidumban, mint a poligám pockokéban. A kutatók konzisztens különbséget találtak monogám és poligám majmok és egerek ventral pallidumában is: a monogám hímeknek magasabb volt a vazopresszin receptor koncentrációja.

A párkapcsolat és a receptorok koncentrációja közötti korreláció azonban nem elegendő bizonyíték, hogy a párkapcsolatbeli különbséget tényleg a receptor koncentrációk különbségei okozzák. A kutatók azonban vírusok segítségével megnövelték a receptor gének által kódolt fehérjék kifejeződését (overexpresszálas) a poligám *M. pennsylvanicus* hímek ventral pallidumában. Ennek az egyetlen géneknek a megváltozott expressziója következtében a hímek párkapcsolata megváltozott: az overexpresszált hímek tartós párkapcsolatot létesítettek (Lim és mtsai, 2004).

A szociális viselkedések genetikájának vizsgálata (sociogenomics) sokat ígérő tudományterület, azonban a nehézségekről sem szabad elfeledkeznünk. Egyrészt valószínű, hogy a legtöbb szociális viselkedés több gén hatása alatt áll, és a viselkedéseket befolyásoló gének hatása nem specifikus hanem több tulajdonságot is befolyásol. Másrészt, meg a legkifinomultabb technikával sem lehet egyértelműen bizonyítani, hogy egy adott tulajdonságot egy gén „okoz” – lehet hogy az adott gén csupán egyetlen eleme a bonyolult hálózatnak. Egy analógiával tudnám ezt leginkább illusztrálni: egy villanykapcsoló be- és kikapcsolása egyértelműen hatással van ar-

ra, hogy egy szobában van-e fény, mégis kevesen mondanák, hogy a villanykapcsoló „okozza” a szoba megvilágítottágát. Harmadrészt, a gének működése ritkán független a környezettől, és ahogy az egyedek fejlődnek és idősödnek, a külső ingerek különféle módon befolyásolhatják a gének működését. A génexpresszió és a környezet közötti kölcsönhatásokról nagyon keveset tudunk, és amit tudunk, az is nagyrészt jól szabályozott laboratóriumi környezetből származik, nem pedig a természetes környezetből, amihez az állatok adaptálódtak.

Hogyan hat a környezet a szociális viselkedésekre?

A viselkedésokológiai paradigma alapvető feltételezése, hogy a környezet (pl. táplálékok, ragadozók, fészkelőhelyek, búvóhelyek eloszlása) befolyásolja a társas viselkedést. Ezt a feltételezést számos megfigyelés és kísérlet támasztja alá. Például a szociális viselkedések gyakran különböznek a táplálékban szegény és gazdag élőhelyek között, és a táplálékeloszlás kísérletes változtatásával meg lehet változtatni az állatok párzási rendszerét. Ha új táplálékforrást biztosítunk madaraknak és kisemlősöknek, akkor a nőstények territórium rendszerint csökken. A hímek eloszlását azonban a táplálékadás nem befolyásolta, így egy adott hím territóriumában belül több nőstény territóriumra helyezkedik el. Tehát új táplálékforrás biztosításával a párzási rendszer eltolható a poliginia irányába.

A környezeti hatások azonban meglepően bonyolultak lehetnek. Például a széki lile (*Charadrius alexandrinus*) szaporodási rendszerét a táplálékellátottság jelentősen befolyásolja. Ennek a kistermetű partmadárnak változatos párzási és utódgondozási rendszere van, mivel egy fészkelő populáción belül egyes lilék monogámok és a fiókákat a hím és a tojó együtt neveli, míg mások poligámok és a fiókákat egyedül a hím vagy a tojó neveli. Egy táplálékban gazdag élőhelyen azt várjuk, hogy a fiókák gyorsan fejlődnek és egyetlen szülő is elegendő a fiókák gondozásához. A táplálékban gazdag élőhely azonban mágnesként vonzza a szomszédos területekről a liléket: a családok egymással kegyetlen küzdelmet vívnak a legjobb táplálkozó területekért, amik gyakran azzal végződnek, hogy a felnőtt lilék megölik a szomszédos pár fiókáit. A terepi megfigyelések szerint a viselkedésokológiai modellekből várt „táplálékban gazdag élőhely → poligám párkapcsolat” helyett épp az ellenkező történik, mivel a táplálékban gazdag élőhelyen a szülők a fiókákkal maradnak valószínűleg azért, hogy a fiókákat megvédjék, és a párkapcsolat meghosz-

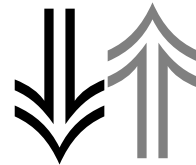
szabbodik, nem pedig lerövidül (Kosztolányi és mtsai, 2006).

A szociális környezet szerepét növekvő számú vizsgálat támasztja alá. A *Gobiusculus flavescens* halfajnál például a párért folyó küzdelem intenzitása átfordul a szaporodási időszak során. A fészkelési időszak kezdetén a hímek között intenzív küzdelem folyik a nőstényekért, azonban az idő előrehaladtával a nőstények közötti küzdelem erősödik fel, és a nőstények kezdenek el udvarolni a hímeknek (Forsgren és mtsai, 2004). Ennél a halfajnál a hímek gondozzák az utódokat, és a kuta-

Szociális viselkedés



Agy



Gének

A szociális viselkedések egy lehetséges kutatási koncepciója

tók szerint a szaporodóképes hímek csökkenése okozza az ivararány eltolódást és a nemi szerepcserét a szaporodási időszak előrehaladtával.

A fenti példák jól mutatják a szociális viselkedések egyik legfontosabb – és talán legizgalmasabb – aspektusát: nem elegendő egyetlen állatot (vagy egy párt) vizsgálni, hanem értenünk kell azt is, hogy mi történik a teljes populációban. Az egyedek viselkedése (pl. szaporodóképes-e vagy sem) befolyásolja a többi egyed szaporodási sikerét és viszont. Ennek elméleti jelentősége, hogy a szociális viselkedések fitness- (illetve rátermettség-) térképe hullámzó: a populáció többi tagjának viselkedése befolyásolja, hogy egy adott egyed mennyire sikeres, és egy adott egyed viselkedése hatással lehet a populáció többi egyedének sikerességére.

Egy apró hazai énekesmadár, a függőcinege (*Remiz pendulinus*) jól mutatja a hullámzó fitness-térkép jelentőségét. A függőcinegek családi élete komplikált: a hímek rendszerint több tojóval állnak párba, egyetlen fészkelési időszakban akár 6 párral is. A tojók is csapodárok: nekik is akár 5–6 partnerük lehet. A párért folyó

versengésnek az utódok „isszák meg” a levét, mivel a fészekaljak 30–40%-át mindkét szülő elhagyja. Ennek a komplex szaporodási rendszernek a hímek és nőstények eltérő érdeke az oka: a hímek nyereséges stratégiája a rövid párkapcsolat, de ez csökkenti a tojók szaporodási sikerét (Pogány, 2009). Az érdekelletét a tojók szempontjából is megvan: a tojók nyernek azzal, ha gyorsan továbbállnak és a gondozást a párjukra hagyják, de ez a viselkedés csökkenti párjuk szaporodási sikerét (Szentirmai és mtsai, 2007). Valószínű tehát, hogy a nemek közötti érdekelletét mozgatja a függőcinegék fitness-térképét és indukálja ezt a bonyolult szaporodási rendszert.

A szociális viselkedés filogenetikája

A viselkedések nem fosszilizálódnak, tehát egy naiv biológus azt várná, hogy a szociális viselkedések törzsfajlódásáról keveset tudunk. A szociobiológusokat azonban két módszer segíti. Egyfelől a jelenleg élő fajok viselkedése alapján rekonstruálni lehet, hogyan viselkedhettek a fajok ősei. Például a partimadarak (lilék, partfutók, szalonkák és rokonaik) szaporodási rendszerét rávetíthetjük a törzsfájukra, és ebből becsülhető a már kihalt fajok viselkedése. Például, a partfutók őseinél valószínűen csak a hímek gondozták a fiókákat, míg a lilék őseinél a kétszülős gondozás a legvalószínűbb (Kosztolányi és Székely, 2002).

Másfelől a filogenetikai módszerekkel tesztelhetjük, mely tényezők befolyásolhatták a szociális viselkedések törzsfajlódását. Például Thomas és Székely (2005) tesztelte, hogy a partimadarak szaporodási rendszerének evolúcióját befolyásolhatta-e a fiókák gondozásigénye. Ha a fiókák sok gondozást igényelnek, például etetni kell őket, akkor kétszülős gondozás várható, míg ha a fiókák kevés gondozást igényelnek, akkor egyetlen szülő is elegendő az utódok felneveléséhez. A filogenetikai analízis eredménye megerősítette a hipotézist, és kimutatta, hogy a fiókák nagyobb gondozásigénye miatt van kétszülős gondozás a partimadarak jelentős részében.

A szociobiológusok eddig nem használták ki a fosszilis génekben rejlő lehetőségeket (Carroll, 2008). Fosszilis gének azok, amelyek elvesztik funkciójukat és továbbra már nem íródnak át proteinné, de megmaradnak a genomban. Az ilyen gének feltérképezése újabb lehetőség az ősi fajok viselkedésének rekonstruálására.

Kitekintés

A szociális viselkedések rendszerint komplex tulajdonságok. A kutatási programok azonban gyakran próbálják a komplexitást



Fotók: Székely Tamás és Daróczi Csaba

Széki lile (fent) és függőcinege (lent)

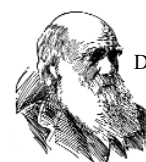


dichotomizálni. Habár ezen dichotomizálások a kezdetben jó kiindulópontnak tűnnek, az ismeretek felhalmozódásával egyre kevésbé használhatók, gyakran pedig inkább megtévesztőek.

Például:

- *A szociális viselkedés öröklött vagy tanult?* A viselkedések ritkán oszthatók egyértelműen a tanult vagy öröklött kategóriába, mivel a teljes viselkedéshez rendszerint az öröklött információk és a környezeti hatások egyaránt szükségesek. Richard Dawkins példájával élve, nem lehet megmondani, hogy egy izletes torta hány százalékban a nyersanyagoknak köszönheti az ízét és hány százalékban a jó receptnek. Nyilvánvaló, hogy egy jóízű tortához – hasonlóan a komplex szociális tulajdonságokhoz – mindkettő szükséges.

- *Genetikai meghatározottság vagy kultúra?* Ez a dichotómia az öröklött vagy tanult vita emberre alkalmazott változata. Az ember nyilvánvalóan egyedülálló az állatok között, de valójában az összes állatfaj egyedülálló valamilyen szempontból, hiszen mindegyik a saját környezetéhez alkalmazkodott. Az ember persze szokatlanul nagy területen elterjedt faj, sokféle és bonyolult viselkedéssel és komplex társadalommal. De azt állítani, hogy a kultúra nem játszik szerepet egyetlen faj életében sem, kivéve az embert, épp olyan félrevezető, mint azt állítani hogy a gének nem játszanak semmilyen szerepet az emberek viselkedésében (Székely és mtsai, 2010).
- *Kooperáció vagy konfliktus irányítja a társas viselkedést?* Mindkét elképzelés az evolúciobiológia alapelméletei kö-



zé tartozik. Darwin a kompetíció és konfliktus szerepét hangsúlyozta, és Thomas Huxley – Darwin „bulldogja” – szerint „Az állatok élete a gladiátorok harcához hasonló”: tehát két egyed párharcából az egyik győztesen kerül ki, míg a másik elpusztul.

Pjotr Kropotkin orosz herceg ezzel szemben az együttműködés fontosságát hangsúlyozta. (A kooperáció fontosságáról I. Santos és Szathmáry, 2010). Kropotkin rengeteget utazott a cári Oroszországban, és megfigyelte, hogy amikor kevés a táplálék és az állatok a természeti elemekkel küzdenek (például a csikorgó szibériai téllal dacolva), akkor nem a küzdelem és a versengés jellemzi a viselkedésüket, hanem inkább egymás segítése (Kropotkin, 1902). A kooperációt gyakran a szociális viselkedések meghatározó elemének tartják, habár a rokon és nem-rokon egyedek közötti konfliktus is fontos eleme a szociális viselkedéseknek, pl. szülő–utód konfliktus, testvérek versengése, párért folyó küzdelem. A konfliktus vagy kooperáció dichotomizálásának irrealitása egyszerűen belátható, mivel nagyon kevés olyan helyzet van a természetben, amikor két (vagy több) egyed hosszú távú érdeke 100%-ban különbözik, vagy 100%-ban megegyezik.


A szociális viselkedés vizsgálata jelentős múltra tekint vissza, és az előtűnk álló feladatok sem kevésbé izgalmasak. A viselkedések, köztük is a szociális viselkedések, megértése alapvető az evolúciobiológiában, hiszen az állatok a viselkedéseken keresztül tartják a kapcsolatot (és reagálnak) a környezetre, fajtársaikra és a többi állatfajra.

Merre tovább?

A közeljövőben három szociobiológiai kutatási irányzat tűnik különösen érdekesnek.

1. Jobban meg kell ismernünk a szociális viselkedések mozgatórugóját és a szelekcióban betöltött szerepüket. Kevés populációnál ismerjük a szociális viselkedés-repertoár teljes előnyét és hátrányát, és még kevésbé értjük, hogy ezek az előnyök és hátrányok hogyan konvertálódnak át reprodukív sikerré, és hogyan változnak a generációk között.

2. A viselkedések a morfológiai és életmeneti változókhoz hasonlóan evolválódnak, tehát a szelekció valamilyen módon befolyásolja a szociális viselkedésben résztvevő gének összetételét és kifejeződését. Ennek pontos megvalósulásáról azonban nagyon keveset tudunk: csupán kevés tulajdonságot vezettek eddig egyértelműen vissza a genetikai és ontogenetikai mechanizmusokra.

3. Viszonylag kevesen kutatják az epigenetikus hatások (pl. tanulás, kultúra) szerepét a szociális magatartások evolúciójában az állatok természetes élőhelyén. Egy emlőscsapat (pl. kutyák, antilopok, főemlősök) viselkedésének néhány perces megfigyelése után mindenkiben felmerül a kérdés, vajon ezekben a kifinomult szociális viselkedésekben mekkora szerepe van az egyedek tanulásának. Például egy fejlődésben álló páviánköltyök mérhetetlen információt szerez a környezetéről a szülein és a csapattagokon keresztül. A biológiai kutatási módszerek gyors bővülésével minden remény megvan arra, hogy a szociobiológusok ezeket a bonyolult tulajdonságokat górcső alá veszik: elemeire bontják (redukció), az elemek szerepét tesztelik (hipotetikus-deduktív), és a különféle tesztekkel kapott eredmények mozaikját összeállítják (szintézis). 

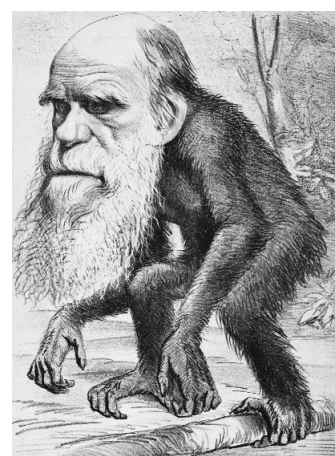
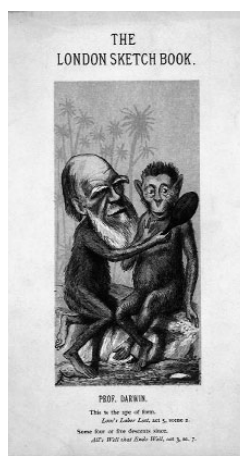
KÖSZÖNETNYILVÁNÍTÁS

A széki lile és függőcinege terepvizsgálatának engedélyezését köszönöm a Kiskunsági Nemzeti Park és a Hortobágyi Nemzeti Park Igazgatóságának. A kutatást az OTKA, a TÉT és az EU GEBACO finanszírozta. A kézirat korábbi változatára tett megjegyzéseit köszönöm dr. Barta Zoltánnak, dr. Kosztolányi Andrásnak, dr. Pogány Ákosnak és Kupán Krisztinának.

HIVATKOZÁSOK

- Barash, D. P. 1980. Szociobiológia és viselkedés. Natura Kiadó, Budapest
- Caroll, S. B. 2008. The making of the fittest. Quercus, London, UK
- Forsgren E, T. Amundsen, A. A. Borg, & J. Bjelvenmark. 2004. Unusually dynamic sex roles in a fish. Nature 429: 551–554
- Kosztolányi, A., T. Székely, I. C. Cuthill, K. T. Yilmaz & S. Berberoglu. 2006. The influence of habitat on brood-rearing behavior in the Kentish plover. Journal of Animal Ecology 75: 257–265.
- Kosztolányi, A. & T. Székely. 2002. Az utódgondozás evolúciója. Barta, Z., Liker A & Székely T (szerk). Modern irányzatok a viselkedésokológiában, Osi-ris, Budapest pp 97–116.
- Kropotkin, P. 1902. Mutual aid: a factor in evolution. William Heinemann, London, UK
- Lim, M. M., Y. Wang, D. E. Olayabal, X. Ren, E. F. Terwilliger & L. J. Young. 2004. Enhanced partner preference in a promiscuous species by manipulating the expression of a single gene. Nature 429: 755–757.
- Pogány, Á. 2009. Breeding systems in penduline tits: sexual selection, sexual conflict and parental cooperation. PhD értekezés, ELTE, Budapest
- Robinson, G. E., R. D. Fernald & D. F. Clayton. 2008. Genes and social behavior. Science 322: 896–900.
- Santos, Mauro–Szathmáry Eörs: A kooperáció evolúciója
- Székely, T., A. J. Moore & J. Komdeur (szerk). 2010. Social behaviour: genes, ecology and evolution. Cambridge University Press (in press).
- Szentirmay, T., T. Székely & J. Komdeur. 2007. Sexual conflict over care: antagonistic effects of clutch desertion on reproductive success of male and female penduline tits. Journal of Evolutionary Biology 20: 1739–1744
- Thomas, G. H. & T. Székely. 2005. Evolutionary pathways in shorebird breeding systems: sexual conflict, parental care and chick development. Evolution 59: 2222–2230.
- Wilson, E. O. 1975. Sociobiology: the new synthesis. Harvard University Press, Cambridge, MA.

Korabeli karikatúrák Charles Darwinról



MAURO SANTOS–SZATHMÁRY EÖRS

A kooperáció evolúciója

Az evolúció génközpontú – önző gén – megközelítése nyilvánvaló konfliktusban van azzal a tapasztalattal, hogy a kooperáció az emberi társadalmakban és az állatvilágban is megfigyelhető. Kooperáció nélkül az evolúció magasabb egységei sem jöhettek volna létre. Cikkünkben összefoglaljuk a kooperáció és az altruizmus evolúciójával kapcsolatos jelenlegi álláspontokat. Bemutatjuk a szociális kapcsolatok játékelméleti kísérletekkel végzett vizsgálatainak eredményeit is, amelyek azt mutatják, hogy az emberek nem viselkednek „racionálisan”. Ezek az eredmények nagy érdeklődést váltanak ki a biológusok és a szociológiával foglalkozók körében, különösen, ha átfogó képet szeretnénk kapni a társadalmak kialakulásáról.

A fülbemászó „legrátermettebb túlélése” fordulat, a népszerűsítő irodalom széles körben használt metaforája azt a gondolatot fejezi ki, miszerint világunkban ádáz küzdelem folyik a létért, és sokan (tévesen) a darwini természetes szelekción alapuló evolúció egyszerű definíciójának tekintik. Noha Darwin a természetes szelekciót olyan folyamatnak gondolta, ami azon tulajdonságok evolúcióját engedi meg, amelyek birtokosuknak közvetlen és egyedi előnyt jelentenek, esetenként figyelembe vette azt is, hogy olyan karakterekre is történhet szelekció, amelyek a „közösségnek” vagy a családnak kedvezőek. Valóban, Darwin *A fajok eredetében* rámutat, hogy bizonyos ösztönök, amelyek az egyed halálához vezetnek (például az, amely a méhet arra készíti, hogy szúrjon, és ezáltal elpusztuljon), a természetes szelekció hatására is kifejlődhetnek, mert „hasznosak voltak a közösség számára”. (Darwin, 1859) *Az ember származása* című könyvében hasonló módon magyarázza bizonyos erkölcsi érények – bátorság, engedelmesség, hűség – kifejlődését (Darwin, 1871). „Nem szabad elfelejtenünk, hogy noha a magas erkölcsi színvonal az egyes embernek és gyermekeinek csak igen csekély, vagy semmi előnyt nem nyújt a törzs többi tagjával szemben, a jó tulajdonságokkal felruházott emberek elszaporodása és a törzs általános erkölcsi színvonalának emelkedése óriási előnyt nyújt az egész törzsnek más törzsekkel szemben. Az olyan törzs, melynek számos tagjában magas fokon él a hazafiasság, hűség, engedelmesség, bátorság és együttérzés szelleme, amelynek számos tagja mindig kész másokat megsegíteni és életét áldozni a közjóért – a legtöbb törzs felett győzelmet arat; és ez a természetes kiválasztás.” (Charles Darwin: *Az ember származása*, 185. oldal, Gondolat, 1961, fordította: Katona Katalin.)

Tehát az a – laikusok között gyakran tipikus – megközelítés, amely szerint Darwin elmélete indokolhat olyan viselkedést,

amely elősegíti az önzést, illetve alázza az erkölcsi normákat, nyilvánvalóan téves. Mindezek mellett el kell ismernünk, hogy Darwin szelekciós elmélete alapvetően egyedorientált és sehol sem vizsgálta, hogy milyen fontos lehet a csoportok („törzsek”) közötti szelekció az élővilág történetének alakításában (kivéve a szociális rovarok esetét).

Az előző bekezdések alapján nyilvánvaló, hogy a kooperáció evolúciója élesen elentmond az olyan tulajdonságokra történő szelekciónak, amelyek csupán az ezeket birtokló egyedeknek jelentenek előnyt. A kooperációt tehát úgy értelmezzük, mint olyan viselkedésformát, amelyben az egyén a közösség részeként egy számára dilemmát jelentő helyzetben úgy cselekszik, hogy használ a közösség más tagjának vagy tagjainak. Szociális dilemmaként merül fel, hogy mikor kellene az egyénnek kooperálnia? Mikor kell önzőnek lennie? Büntessük-e Oroszországot a Grúzia elleni agresszióért?

A játék menete

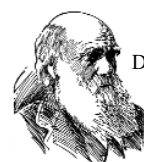
Hasonló helyzetekről nyerhetünk intuitív képet a „rabok dilemmája” néven ismertté vált játék elemzésével. A játék eredeti formájában az alábbiak szerint zajlik (például. Rice, 2004). Két embert egy közösen elkövetett bűncselekménnyel gyanúsítanak meg, de a rendőrségnek nincs elég bizonyítéka ahhoz, hogy az esküdteket meggyőzze. A gyanúsítottakat külön cellába zárják, hogy ne tudjanak egymással beszélni. Az ügyész mindkét gyanúsítottnak „üzletet” ajánl: ha egyikük elismeri a bűntett elkövetését, és vallomást tesz a másikra („áruló” lesz), miközben a másik nem vall („hallgat”), akkor az áruló szabadul, a nem valló büntetésnek pedig le kell ülnie a teljes tízéves büntetést. Ha mindketten vallanak, mindkettőjüket hét évre fogják ítélni. Ha mindketten hallgatnak, akkor csak egy évre tudják őket lecsukni valami

apróbb stikli miatt, utána szabadulnak. Ez a dilemma az alábbi mátrixszal írható fel, ahol a sorok és az oszlopok az egyik, illetve a másik rab (R1, R2) döntéseit („árulás”, „hallgatás”) mutatják:

		R2	
		kooperál (hallgat)	áruló lesz
R1	kooperál (hallgat)	R1 = -1 R2 = -1	R1 = -10 R2 = 0
	áruló lesz	R1 = 0 R2 = -10	R1 = -7 R2 = -7

A mátrix negatív elemei az elítéltek börtönben eltöltött éveit mutatják a rabok döntéseinek függvényében. Hogyan kellene viselkedniük a raboknak? A probléma formális megközelítése játékelméleti módszerekkel lehetséges. Ez egy általános és alapvető eszközkészlet a stratégiai döntéseket igénylő helyzetek vizsgálatában. Tekintsük a helyzetet az 1. fogoly (R1) szempontjából. A játék elemzéséhez meg kell vizsgálni, hogy mi lesz a legjobb stratégiája a 2. fogoly (R2) döntéseivel szemben. Ha R2 nem vall, a legjobb döntés a beismerés, mivel ekkor rögtön szabadul (P1 = 0, P2 = -10). Ha R2 vall, akkor is a vallomástétel a legcélszerűbb, hogy elkerülje a hosszú büntetést (P1 = -7, P2 = -7). Tehát a legjobb döntés kétségtelenül az árulás. Hasonló gondolatmenet igaz R2 döntéseire is, így a legjobb stratégia az árulás, még ha nyilvánvaló is, hogy ezzel a döntéssel mindketten hat évvel többet ülnek, mintha egyikük sem vallott volna. Az áruló-áruló stratégia egy „Nash-egyensúlyt” határoz meg, amelyben mindkét rab a legjobb választ adja a másik cselekedetére. A kooperációt (a hallgatást) kétséget kizáróan legyőzi az árulás.

Az a tény, hogy az egyéni érdekekre való törekvés nyilvánvalóan rosszabb hely-



DARWIN-ÉV– EVOLÚCIÓ

zetbe hozza mindkét partnert, indokolja a fogolydilemma játékkal kapcsolatos kitarató érdeklődést. A fenti konklúzió – úgy tűnik – ellentmond annak a zsigeri intuíciónknak, mely szerint az egyedek közötti kölcsönhatás kölcsönösen jótékony eredményre vezet; más szavakkal, a fogolydilemma két játékosának kooperálnia kellene ahhoz, hogy minimalizálják kölcsönös veszteségeiket (azaz, ha mindkettőjük hallgat, csak egy évet töltenek börtönben), azonban nem ez a „logikus” döntés. Kérdés továbbá, hogy milyen jelentősége van mindennek a biológiában?

Ki fog derülni, hogy ez a probléma egyidős az élet eredetével („Kooperátorok az élet kezdete óta” a címe Queller, The Quarterly Review of Biology-ban megjelent megvilágító erejű összefoglalójának). A biológiai komplexitás evolúciójához gyakran a különböző részek koordinált cselekvésére („kooperációjára”) van szükség, hogy biztosítsák az egész (közösség) túlélését és szaporodását. Így a korai replikáló molekuláknak kooperálniuk kellett, hogy létrehozzák az első sejtet. A többsejtű szervezetek megjelenésekor a különálló sejteknek kellett kooperálniuk, ezek azonban ma már csak nagyobb organizmusok részeként léteznek. Az euszocialitás (amely főként a szociális rovarok között fordul elő) a szociális szerveződésnek egy olyan szintjét jelenti, amelyben az egyedek együttműködnek az utódgondozásban, valamint reprodukív és nem reprodukív kasztokra oszlanak. Nagyobb skálán: növekvő államokban és országokban az emberi kooperáció gazdasági és kommunikációs tevékenységeken keresztül valósul meg. Ennek ellenére a kooperáció eredetének és fennmaradásának megértése – annak bármely szintjén – rengeteg problémába ütközik. Egy szervezet génjei időnként „konfliktusba kerülnek”, például jó hatással vannak nőstényekben, de károsak a hím egyedekre. A rák tulajdonképpen önző sejtvonal, azaz olyan sejtklón egy többsejtű szervezetben, amelynek tagjai nagyobb osztódási rátával szaporodnak, mint a nem rákos sejtek. Az emberi kooperáció Achilles-sarkát pedig *Leviathán* című művében Thomas Hobbes írta le igen kifejezően (Hobbes, 1651): „*Mert a természeti törvények, vagyis az igazságosság, méltányosság, szerénység, megbocsátás, egyszerűen az a törvény, hogy ne tégy másoknak olyat, amit magadnak nem kívánsz, önmagukban – azaz, ha megtartásukra semmilyen hatalomtól való félelem nem kényszeríti az embereket – ellenkezve természetes érzelmekkel, amelyek részlehajlásra, büszkeségre, bosszúra és más hasonlókra készítetnek minket. És a megállapodások kard nélkül pusztá szavak, nincs erejük rá, hogy akárcsak a legcsekélyebb biztonságot is nyújtsák nekünk. Következésképpen, ha nem jön létre semmiféle köz hatalom, vagy*

ha az nem elég erős, hogy biztonságot nyújtson nekünk, minden ember mindenki mással szemben saját biztonsága érdekében törvénytelen és joggal a maga erejére és képességére támaszkodik – tekintet nélkül a természetes törvényekre (amelyet mindenki amúgy is csak akkor volt hajlandó betartani, ha ezt biztonsággal megehetette).” (Thomas Hobbes: *Leviathan*, 205. oldal, Kossuth Kiadó 1999, fordította Vámosi Pál.) Más szavakkal: Hobbes amellett érvel, hogy az egyedek kölcsönösen előnyösnek találhatják a megállapodást, hogy féken tartásuk a csalásra való természetes törekvéseiket. Azonban e társadalmi szerződés után bármely fél ösztönzést érezhet arra, hogy megsértse ezt az egyezséget és élvezze az ebből fakadó azonnali előnyöket. Hobbes szerint erre a helyzetre az egyetlen megfelelő orvosság egy „kényszerítő” állam bevezetése, melynek monopóliuma van az erő használatára, és amelynek az egyedek önként alávetik magukat.

Mit tesznek az emberek, ha szembetalálják magukat egy fogolydilemma-játékkal? Ezt a viselkedést kísérletileg lehet vizsgálni, ami lehetővé teszi a különböző megfontolások megfigyelését. A játékelméleti elemzések által sugallt eredmények ellenére az eddigi kísérletek kétséget kizáróan azt igazolják, hogy az alanyok többsége (kb. 60%-a) a kölcsönös kooperációt választja. Ez együttesen jobb a játékosoknak, mint a kölcsönös árulás, jóllehet az árulás az adott egyén számára kedvezőbb.

A kooperáció magyarázata

A kérdés az, hogyan jelenhet meg, és hogyan tud fennmaradni a kooperatív viselkedés? Úgy tűnik, hogy a klasszikus (egyedszintű) darwini elmélet nem képes megfelelően megmagyarázni, miért kellene az egyednek – fitneszben kifejezett – árat fizetnie azért, hogy egy másik egyedet előnyhöz juttasson. Az ok egyszerű: egy altruista egyednek kevesebb utódja lesz, mint önző társának, tehát bármely olyan öröklődő tulajdonság, amely altruizmusra vezet, egyre kisebb gyakorisággal lesz jelen, végül pedig eltűnik a populációból. Nyilvánvalóan az egyetlen mód a kooperáció evolúciójának magyarázatára az lehet, ha újra elővesszük a – Darwin által javasolt – csoportok közötti szelekciót. Az 1960-as években azonban néhány tudós kétségbe vonta a legtöbb biológus által fontosnak tartott csoportszelekciót, azt hangsúlyozva, hogy a természetes szelekció jellegénél fogva önző, és a kooperatív cselekedetek csak korlátozó körülmények között tudnak kialakulni (Hamilton, 1964; Williams, 1966).

Mielőtt bemutatnánk a Hamilton (1964) által javasolt megoldást az altruizmus evo-

lúciójára, érdemes bemutatni néhány elméleti kutató ellenérzését a csoportszelekciós gondolatokkal kapcsolatban (összefoglalásként lásd Wilson és Wilson, 2007). A következő szakasz izelítőt ad a csoportszelekciós elméletben akkoriban meglévő gondolati hézagokról (Williams, 1966, 92–93. oldal). „*Ez a könyv viszontválasz azoknak, akik megkérdőjelezték a természetes kiválasztódás hagyományos (egyedszintű) modelljét, hogy megmagyarázzák az evolúciós adaptációt. . . Sok biológus utal rá, néhányan pedig kifejezetten támogatják azt az elvet, hogy kölcsönható egyedek csoportjai adaptívan tudnak szerveződni olyan módon, hogy a csoportérdeknek való funkcionális alárendeltség miatt kompromisszum jön létre az egyéni érdekek között. Akik komolyan foglalkoztak a problémával, azok közül mindenki elfogadja, hogy [...] a csoporthoz köthető adaptációkat a különböző csoportok közötti természetes szelekciónak kell tulajdonítani, és hogy a populáción belüli alternatív allélek természetes szelekciója ellenében áll ezzel a fejlődéssel. Én teljes egészében egyetértek ezzel a feltételezéssel. Csak a csoportok közötti szelekció elméletével tudnánk tudományos magyarázatot adni a csoporthoz köthető adaptációkra. Mindemmel én megkérdőjelezném azokat az alapfeltevéseket, amelyekre ez az érvelés alapul. Az 5–8. fejezetek elsődlegesen azt a tételt kívánják bizonyítani, hogy csoporthoz köthető adaptációk valójában nem léteznek. Ebben a gondolatmenetben a csoportot nem családnak, hanem inkább egymással nem szükségszerűen rokonságban álló egyedek összességének kell tekintenünk.*”

Ebben a szakaszban Williams csapást mér a csoportszelekció úgynevezett tradicionális nézőpontjára. Különböző elméleti vizsgálatok alapján, többek között Maynard Smith (1964) az úgynevezett szénaboglya- („haystack”) modellje, valamint későbbi, tovább finomított modellek (például Eshel, 1972) alapján nyilvánvalóvá vált, hogy azok a tulajdonságok, amelyek előnytelene az egyének, de csökkentik a csoport kihalásának esélyét, csak akkor őrződnek meg, ha a populáció szélsőségesen izolált csoportokra tagolódik. Ez azt sugallja, hogy a sikeres csoportszelekció valószínűsége csekély.

Jegyezzük meg, hogy az előző idézet végén Williams az alábbiakat írja: „*a csoportot [...] egymással nem szükségszerűen rokonságban álló egyedek összességének kell tekintenünk.*” Ez egy fontos pont, ami azonban a csoportszelekcióval foglalkozó számos jelenlegi vizsgálatban rejtve marad (lásd alább). 1932-ben, majd 1955-ben ismét, *J.B.S. Haldane* – a modern evolúció/genetika egyik megalapozója – érvelt amellett, hogy egy egyed génjei úgy is sokszorozódhatnak (indirekt módon), hogy az egyed saját közeli rokonait (testvéreit, unokatestvéreit) segíti, növelve az ő túl-

elési és szaporodási esélyeiket (Haldane, 1932, 1955). Ezt a kezdeti ötletet fejlesztette tovább William D. (Bill) Hamilton (1936. augusztus 1. – 2000. március 7.) korunk egyik legnagyobb hatású darvini gondolkodója. Hamilton arra volt kíváncsi, hogyan tudja a természetes szelekció az altruista tulajdonságokat fenntartani – még ha az előnyös is a populáció számára –, hogyha nyilvánvalóan csökkenti a hordozók számát? A választ a klasszikus populáciogenetika olyan irányú kiterjesztésével adta meg, amelybe belevette azokat az eseteket is, amelyekben az altruista viselkedés a genetikai rokonokra irányul: egy öröklött viselkedés *akkor és csak akkor* marad fenn a populációban, ha növeli azon gének számát, melyek származásilag azonosak (azok a génmásolatok, melyek a mendeli szabályok szerint oszlanak meg a rokonok között) azokkal, amelyek az egyed ilyen viselkedéséért felelősek. Tehát ha az altruista viselkedés a rokonok felé irányul, akkor az a populációban természetes szelekcióval el tud terjedni. Azokat a feltételeket, amelyek mellett ez bekövetkezhet, a Hamilton-szabály írja le (itt – Hawkinghoz hasonlóan, aki *Az idő rövid története* című híres tudomány népszerűsítő könyvébe [1988] belevette Einstein nevezetes $E=mc^2$ egyenletet – mi is „vétkezünk” az Olvasó ellen, és kivételt teszünk az evolúcióbiológia leghíresebb egyenletlenségével, amely ráadásul ugyanannyi változót tartalmaz, mint az einsteini egyenlet):

$$rb > c,$$

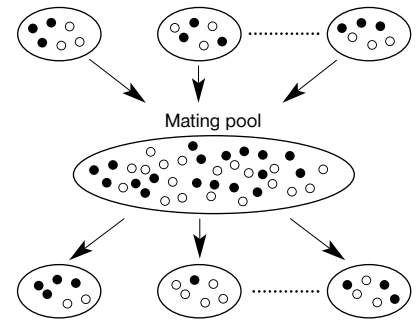
ahol r a segítő és a segített közötti rokonsági fok mérőszáma (annak a valószínűsége, hogy vannak közös génjeik), b a segített fitnessnövekedésének mértéke (az utódok számának növekedése), c a segítő által fizetett „reproduktív ár”. Hétköznapi nyelven szólva a szabály azt állítja, hogy életünk kockázatát a kifizetendő lehet, ha ezzel a cselekedettel megmenthetjük két gyermekünk életét. Ezzel bizonyára bármely anya egyetértene, de az okok nem pusztán „pszichológiaiak”. Haldane (1955) így fogalmaz: „Kockázatnám az életemet, hogy gyermekemet kimentsem a dühöngő folyóból, ha a siker esélye legalább kettő az egyhez (mivel génjeim körülbelül fele közös); azonban unokatestvérem után csak akkor ugranék a folyóba, ha a siker esélye hét a nyolchoz (mivel csak génjeim 1/8-át hordozza). Nagymamám viszont nem menteném ki, mivel már túl van a fogamzóképes koron, azaz nem képes génjeimet továbbadni a következő generációnak”.

Hamilton szabálya az altruizistikus tulajdonságok evolúciójának magyarázatával a modern evolúcióelmélet egyik központi tételévé vált, ez a megközelítés „rokonszelekció”, illetve „inkluzív fitness-elmélet” néven vált közzismertté (azonban technikailag ez a két fogalom nem pontosan

azonos). Hamilton cikke a „szociális viselkedés genetikai evolúciójáról” (1964) egyike a legidézettebb tudományos cikkeknek (4282 idézet a Web of Science aktuális keresése szerint). Hamilton, Maynard Smith és Williams munkáinak köszönhetően a szociális viselkedés minden korábbi magyarázata – azért evolválódik, mert a közösség jóléte szempontjából fontos – hiteltelenné vált és kikerült az evolúciós gondolkodás fő sodorvonalából. A csoportszelekció tabu kifejezéssé lett, de nem tűnt el teljesen az evolúcióelméletből, néhány területen, különböző jelentéssel, de fennmaradt. Például Sober és Wilson támogatói a csoportszelekciónak, és könyvükben (*Unto Others*, 1998) támadják azt a széles konszenzust, hogy a csoportszelekció elhanyagolható evolúciós folyamat.

Azonban a csoportszelekció hagyományos képe, amelyet főleg Maynard Smith és Williams javasolt, nem az, amire Sober és Wilson gondolt. A csoportszelekció egy aktuális megközelítése szerint a populációk átmenetileg csoportokra tagolódnak („strukturális-dém” vagy „tulajdonság-csoport” modell) és ezek az alegységek csoport-közvetített evolúciós változásokat eredményezhetnek (Hamilton, 1975; Wilson, 1975).

Az 1. ábra mutatja be a szaporodás „mating-pool” módját, ahol az utódok genotípusai minden generációban egy közös populációból („pool”-ból) származnak, és időlegesen csoportokra bomlanak, amelyben az egyedek a fitnessükkel arányos módon szaporodnak. Egy örökölhető tulajdonság (A allél) arra készíti hordozóját, hogy növelje a csoport hasznát. Ez az allél akkor tud elterjedni, ha az altruista csoportok szaporodóképessége nagyobb. Azonban a dolgok itt (technikailag) bonyolulttá válnak, mivel az altruizmusnak különböző definíciói fordulnak elő az irodalomban. Hamilton következetesen egy olyan kooperatív viselkedésként definiálta az altruizmust, amely csökkenti az ilyen módon viselkedő egyed *abszolút* fitnessét (a viselkedés abszolút költséget az utódszám csökkenéseként értelmezzük). Azonban számos szerző (köztük Sober és Wilson, 1998) „altruistaként” hivatkozik egy adott viselkedésre még akkor is, ha az az egyed *relatív* fitnessét csökkenti (ekkor az utódszám csökkenését nem a teljes populációhoz, csak a lokális csoporthoz viszonyítjuk). Ennek a látszólag ártalmatlan definíciós különbségnek súlyos következményei vannak a vizsgált viselkedés végső evolúciós sorsára nézve (és arra is, hogy milyen szerepet tulajdonítunk a csoportszelekciónak az emberi kooperáció magyarázatában, lásd a Záró megjegyzések részt). Sober és Wilson szerint egy viselkedést akkor tekinthetünk altruistának, ha i) bármely csoportban az így viselkedő egyedeknek kisebb a fitnessze azoknál, ame-



1. ábra. A szaporodás „mating pool” módja. A szelekció minden generációban az egyedek csoportjaira hat (a fekete és fehér körök a különböző genotípusokat jelentik). Ezek utódjai egy közös „poolt” alkotnak, amely a szelekció előtt újból csoportokra tagolódnak

lyek nem így tesznek; ii) egy adott csoportban az egyedek minél nagyobb hányada viselkedik altruista módon, annál nagyobb a csoport fitnessze (azaz annál nagyobb a csoport hozzájárulása a mating-poolhoz). Ezekből a feltételekből nem következik, hogy az „altruizmus” csökkenti a segítő abszolút fitnessét; azaz nem következik, hogy a viselkedés valóban altruista. Bár ez egy lényeges pont, az okok bemutatása technikailag túl bonyolult ahhoz, hogy itt vázolhassuk; az érdeklődő olvasó világos összefoglalást talál Okasha (2006, 192–197. oldal) művében.

Másrészt Hamilton definíciójából az következik, hogy a viselkedés akkor és csak akkor valóban altruista és evolválhat egy strukturált-dém modellben, ha a viselkedésből fakadó pozitív hatások egy része elsődlegesen más altruisták felé irányul (pozitív szegregáció, „positive assortment”, azaz az altruisták főleg egymásra hatnak, Hamilton, 1975). Ez garantálja az altruisták kölcsönös segítségét és Hamilton inkluzív fitness szabálya érvényes marad.

Bár ezzel meg tudjuk magyarázni, miért maradhat fenn altruizmus egy populációban, de nem kapunk választ annak eredetére. Fontos, hogy elkerüljük az „inverz genetikai téveszmét” („inverse genetic fallacy”, Field, 2001), azaz, hogy a fenntartó mechanizmusok megfelelő magyarázatával a tulajdonságok eredetét is érteni véljük. Hamilton modelljében a szelekció kezdeti gátját az jelenti, hogy amikor az altruisták még nagyon ritkák, a pozitív szegregáció elhanyagolható. Ezt a gátat más mechanizmusokkal kell legyőzni (lásd Santos és Szathmáry, 2008).

A szelekció szintjei

Price-tól (1970, 1972) származik az a megvilágító erejű formalizmus, amellyel mérhetjük az egyed-, illetve a csoportszintű



szelekció különböző mértékű hatását a kooperáció evolúciójára. Modelljében egyszerű algebrai kifejezésekkel írja le a populáció generációról generációra zajló evolúcióját. Valójában Hamilton 1975-ös cikke Price ötletén alapult és ennek *A szelekció szintjei* című fejezetében Price egyetlen felhasználásával először tanulmányozta a természetes kiválasztódás működésének hierarchikus megközelítését – mating-pool szaporodást feltételezve. Ez a megközelítés, ami azóta az evolúcióelmélet egyik alapvető elvévé vált – és kiterjeszthető végtelen számú hierarchikus szintre – egy olyan terület, amely sok csoportszelekcióval kapcsolatos vitát gerjeszt (melyekre a koncepciókkal és terminológiákkal kapcsolatos állandó egyet nem értés a jellemző).

Az utóbbi években folyamatos vita zajlik arról, hogy ekvivalens-e a rokonszelekció és a többszintű szelekciós megközelítés a szociális evolúció modellezésében. Mindkét megközelítés valójában ekvivalens, a zavar – ahogy arra Bijma és Wade (2008) rámutatott – részben abból a tényből fakad, hogy a többszintű szelekciós modellek a szelekciós válasz rokonsági komponensét, míg a rokonszelekciós modellek a szelekciós válasz többszintű szelekciós komponensét rejtik el. Tehát a rokonszelekció nem működik rokonsági csoportok hiányában.

Az evolúcióbiológia egyik fontos áttörése volt annak felismerése, hogy az egyedi (önző) organizmusok, amelyek természetes szelekcióval alkalmazkodtak a környezetükhöz, olyan együttműködő közösségekbe szerveződtek, amelyekben azután „átmenetek” sorozata zajlott le (Buss, 1987). A molekulától a sejten és a testen keresztül a fajokig tartó biológiai fejlődésben minden szint egységei egy magasabb szintbe integrálódnak: ez ékes bizonyítéka a kooperáció fontosságának a földi élet evolúciójában. A természetes szelekció klasszikus nézőpontjából nehéz megérteni, hogy ez a hierarchikus szerveződés – potenciális konfliktusokkal a különböző egységek között: gének, kromoszómák, organellumok, sejtek stb. –, hogyan evolvált (lásd Burt és Trivers, 2006). A „nagy evolúciós átmeneteket” taglaló számos műből nyilvánvaló, hogy a többszintű szelekciós forgatókönyv központi szerepet játszik ezeknek az átmeneteknek a magyarázatában.

Maynard Smith és Szathmáry *Az evolúció nagy lépései* c. könyvükben (1997) az alábbiakat írják (15. old): „Azt állítjuk, hogy ez a komplexitás-növekedés néhány főbb átmenet következménye az egymás követő generációk közti genetikai információátadás módjában. Ezek közül az átmenetek közül egyesek egyszerűek voltak: például az eukarióták kialakulása a prokariótákból [...] Más átmenetek, mint például a többsejtűség

és az állati társadalmak kialakulása többször, egymástól függetlenül is megtörténtek.”

A 22. oldalon ezt írják: „Az átmeneteket az egyedi replikátorok közvetlen szelektív előnyének értelmében kell megmagyarázni: elfogadjuk a Williams által (1966) körvonalazott, majd Dawkins által (1976) részletesen kifejlesztett géneközponitú megközelítést.”

Ez azt jelenti, hogy Maynard Smith és Szathmáry elvetik a (rég) csoportszelekciót? Valójában nem! Számukra a géneközponitú megközelítés egy heurisztikus nézőpont, nem pedig egy gyakorlati hipotézis az evolúció menetére vonatkozóan. „A géneközponitú megközelítést mind matematikailag egyszerűbbnek, mind okságilag megfelelőbbnek tartom, de ez pusztán azt a tényt fejezi ki, hogy jobban szeretem a mikroszkopikus modelleket a holisztikusaknál: a Maxwell-Boltzmann-féle megközelítést a klasszikus termodinamikánál valamint Dawkins Price egyenleténél. (Maynard Smith, 2002, 523. old.)”.

Szintén megvilágító erejű bemutatni, amit Williams 1996-ban, az 1966-ban megjelent könyve új kiadásának előszavában írt: „Néhány évvel 1966 után sokan az én érdememnek tartották annak megmutatását, hogy az adaptációs elképzelés általában nem használható a populáció szintjén, illetve magasabb szinteken, és hogy a Wynne-Edwards tétel – amely szerint a csoportszelekció arra vezet, hogy a populációméret az egyéni szaporodás korlátozásán keresztül szabályozódik – nem figyelemreméltó. Dívába jött úgy idézni művet, mint ami megmutatja, hogy az egyedi szintnél magasabb szelekció kizárható (bár néha olyanok is idézik, akik szerintem el sem olvasták). Emlékezetem és mai értelmezésem szerint is – különösen, ha a 4. fejezetet tekintjük – ezek a vélemények a szöveg téves értelmezésén alapulnak. Én pusztán arra a következtetésre jutottam, hogy a csoportszelekció nem elég erős ahhoz, hogy bekövetkezzen az, amit biotikus adaptációnak neveztem: azaz valamely komplex mechanizmus, amely azt a célt szolgálja, hogy növelje a populáció vagy egy még nagyobb csoport sikerét. A biotikus adaptációt úgy is meghatározhatjuk, mint az élőlények közötti olyan játékszabályt, amelyben alárendelik saját egyéni érdekeiket valamely magasabb érdeknek, mivel ez előnyös a faj számára – ahogyan erre gyakran utalnak.”

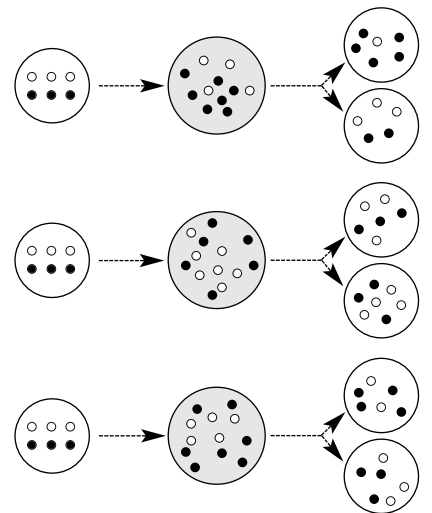
A kérdés tehát az: létezik-e csoportszelekcióval magyarázható biotikus adaptáció a biológiai komplexitás evolúciójában? Igen meglepő módon már az élet keletkezésének lelelelén szükség volt csoportszelekcióra.

Ma a természetben minden autonóm élő rendszer sejtes (prokarióta vagy eukarióta, egy- vagy többsejtű), ahogyan azt a Schwann-Schleiden-féle sejtelmélet javasolta a XIX. század közepén. A „minimális élet” munkadefiníciója: egy kémiai szuperrendszer, amely három (al)rendszerből

áll: egy metabolikus hálózatból, egy templátreplikációs- és egy membránrendszerből (Gánti, 2003; Szathmáry és mtsai, 2005). Ezeknek a feltételeknek megfelel a „sztochasztikus korrektor modell” (SCM; Szathmáry és Demeter, 1987; Zintzaras és mtsai, 2002; Santos és mtsai, 2003), amely reproductív vezikulába vagy kompartmentbe zárt független replikátorok (gének; a kromoszómák megjelenése egy későbbi fejlődési állapot volt a korai evolúcióban) dinamikáját írja le (protosejt).

A (szuper)-rendszer viselkedése egy két-szintű szelekciós dinamikától függ (2. ábra). Elsőként: van egy kompartmenten belüli (replikátorok közötti) szelekció, ahol a replikátorok a kompartmenten belüli részarányuk növeléséért versenyeznek (az „azonnali szelekciós előny” szükséges volt ahhoz, hogy Maynard Smith és Szathmáry meg tudja magyarázni a nagy evolúciós átmeneteket). Másodsor: az osztódás után sztochasztikusan létrejött utódvariánsok közötti kompartment szintű szelekció, amely meg tudja menteni a populációt a kihalástól (elősegítve a kooperatív molekulákat). Mivel a protosejtek ebben a modellben függetlenül replikáló entitások (gének) csoportja, az SCM-ben nyilvánvaló módon (a protosejtek szintjén)

2. ábra. Az SCM által leírt minimális életmodellje. A különböző templátok (fekete és fehér körök) hozzájárulnak a kompartmentek (protosejtek) megfelelő működéséhez, amelyekben például az anyagcsere lépéseit katalizálják. A protosejt növekedése során a templátok különböző rátával, de véletlenszerűen replikálódnak. A protosejtek osztódása során a templátok véletlenszerűen oszlanak el az utódkompartmentekben. A sztochasztikus replikáció és redisztribúció különböző protosejt-változatokat eredményez, amiken a természetes szelekció már hatni tud és legyőzi a sejtben belüli kompetíció okozta belső leromlást



csoportszelekció zajlik. Biológiai alapon, ha a kompartment megfelel a „minimális élet” kritériumainak, akkor ez automatikusan garantálja a csoportselekció feltételeit. A Maynard Smith és Szathmáry által javasolt SCM (1995) a folyamatlagos evolúció számára tág lehetőségeket nyit. Többek között használták a kromoszómák evolúciós eredetének modellezésére (Maynard Smith és Szathmáry, 1993) annak tanulmányozására, hogyan lehet leküzdeni a primitív genetikai rendszerekben fellépő információvesztést (Zintzaras és mtsai., 2002), a szex eredetével összefüggő kérdések vizsgálatára (Santos és mtsai., 2003), valamint a rekombináció potenciális hatásának analízisére, amellyel elkerülhetők az információátadásának problémái az evolúció korai fázisában (Santos és mtsai., 2004).

A tanulság nyilvánvaló: Maynard Smith (1964) a szénaboglya („haystack”) modellel mutatta be, hogy a (rég) csoportselekciós elmélet valószínűtlen. Teljes egészében azonban nem vetette el, később néhány főbb evolúciós átmenet megértésében épített is erre a gondolatra. Sőt könyvének előszavában Maynard Smith és Szathmáry (1995) elismerik, hogy a szénaboglya- („haystack-”) modell és az SCM közötti (nem teljes) hasonlóság a megírásra ösztönző okok egyike volt. Ha komolyan vehetjük az SCM-et, arra kell következtetnünk, hogy a csoportselekciónak alapvető szerepe volt az élet eredetében. Ezt nyilvánvalóan nem úgy kell értenünk, hogy a (rég) csoportselekció szélesben elterjedt mechanizmus a kooperáció magyarázatában. Talán hasonló a helyzet, mint az eukarióták eredeténél: nem kétséges, hogy a mitokondriumok és a kloroplasztiszok endoszimbiotikus eseményeket követő, hosszadalmas evolúció révén jöttek létre, ami az élet története során nagyon kevés alkalommal fordult elő (míg az endoszimbiózis viszonylag gyakori, az organellumává válás igen ritka), de ezeknek a nagyon valószínűtlen eseményeknek igen látványos következményeik vannak.

Evolúciós játékelmélet

A rokonszelekció elmélete a hagyományos csoportselekcióval kapcsolatos elégedetlenség következtében jött létre, ám nem ez az egyetlen alternatív magyarázat. Egy másik ötlet, amely magyarázhatja a nem rokonság közötti altruizmust, a Maynard Smith és Price (1973) által bevezetett evolúciós játékelmélet, bár ehhez igen hasonló gondolatai már Triversnek (1971), valamint később Hamiltonnak és Axelrodnak (1981) is voltak. Az evolúciós játékelméletben az egyedek fitnessze nem állandó, hanem függ a populációban előforduló különböző stratégiák relatív gyakoriságától;

más szavakkal, az egyed számára optimális stratégia erősen függ attól, hogy a többi egyed mit tesz éppen ekkor (hasonlóan a társasjátékokhoz). A játék kimenetele a reproductív sikerrel függ össze, a nyeresmény („payoff”) pedig a fitnesszt határozza meg.

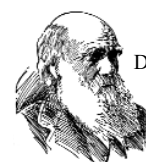
Trivers (1971) javaslata szerint a kooperatív viselkedés evolúciója a két partner ismételt kölcsönhatása során adott kölcsönös segítségnyújtással érthető meg. Ahogy azt már bemutattuk, az egyenes (nem ismételt) fogolydilemma játékban a legjobb árulónak lenni, függetlenül attól, hogy milyen stratégiát követ a másik játékos. De ha ugyanazon két játékos többször megismételi a mérkőzést, az „én segítek neked, te segítesz nekem” elv a kooperáció kialakulásához vezethet. Axelrod (1984) számos fontos gondolattal járult hozzá ahhoz a vitához, ami arról szólt, hogy ismételt játékokban mi a kooperáció megjelenésének feltétele. Több – a fogolydilemmát jól ismerő – játékelmélettel, valamint szociológiával és viselkedéstudománnyal foglalkozó szakembert kért meg, hogy küldjenek stratégiákat egy sokszereplős számítógépes megmérkőzésre. Az első ilyen versenyen minden stratégia megmérkőzött önmagával, egy véletlenszerűen választott másik stratégiával, valamint az összes többi benevezett stratégiával; minden stratégia-pár 200 fordulót játszott. A stratégiákat végül a párosítások során elért összpontszám alapján rangsorolták. Az egyes játékokban 3 pont járt a kölcsönös kooperációért, 5, illetve 0 az árulónak, illetve a kooperálónak, valamint 1 pont járt azért, ha mindkét fél áruló volt (tehát kétszáz játszma alatt a kölcsönös kooperáció összpontszáma 600, míg a folyamatos árulás 1000 pontot hoz, ha a partner végig kooperál és így 0 pontot kap). Hogyan kellene egy racionális játékosnak a stratégiáját megválasztani, feltéve, hogy a többi játékos is racionális?

Mivel mindkét játékos tudja, hogy a játék 200 kör után véget ér, gondolkodhatunk visszafelé. Az utolsó körben semmi nem ösztönöz a kooperációra, hasonlóan az egyenes fogolydilemma játékhoz. Mivel „tudjuk”, hogy mi fog történni az utolsó körben, az árulás lesz a racionális döntés az utolsó előtti körben is. Mivel ezt is „tudjuk”, az az előtti körben is az árulás lesz a racionális döntés, és így tovább. Az egyetlen Nash-egyensúly a „mindig áruló” (ALLD, „always defect”) stratégia. A győztes stratégiát a játékelmélettel foglalkozó Anatol Rapoport küldte be, ez volt a „titfor-tat” (TFT, „kölcsonkenyer visszajár”), amely az első játékban kooperál, majd úgy viselkedik, mint a másik játékos az előző körben. Miért szerepelt olyan jól ez a stratégia? Az ok egyszerű: bár az ALLD stratégia győz a TFT-vel szemben az egyes játékokban, az előbbi összességében kevesebb pontot ér el. Ha ALLD játszik TFT-vel, akkor az elsőt megnyeri, a továbbiak-

ban pedig folyamatosan árulóként viselkedik (a TFT stratégia 199, míg az ALLD 204 pontot szerez). Ha két ALLD kerül egymással szembe, végül mindkettő 200 pontot ér el. Viszont, ha két TFT játszik egymással, a végső pontszámuk 600 lesz, tehát a verseny eredménye azt sugallja, hogy a kooperáció valójában a direkt kölcsönösség által evolválhat.

Azonban Axelrod eredeti versenyével két probléma is van. Az első az, hogy a valóság nem egy hibamentes digitális univerzum, az egyedek hibákat követhetnek el (Nowak és Sigmund, 1994). Hibák esetén pedig a két TFT játékos gyengébb eredményt érhet el. Egy hiba kimozdítja a játékot a kölcsönös kooperációból, váltakozva árulás és kooperáció jelenik meg, a második hiba pedig kölcsönös árulásához vezethet – a TFT nem képes korrigálni a hibákat. Azonban, még ha ragaszkodunk is a hibamentes környezethez, az eredmények magyarázatakor egy másik probléma is felmerül. Mind Hamilton inkluzív fitness elmélete, mind Trivers kölcsönös altruizmusa, hasonlóan az ismételt fogolydilemma játékhoz, ugyanazon az elven alapul: a segítőkész viselkedés pozitív szegregációján (Fletcher és Zwick, 2006). Ez egyszerűen megérthetővé válhat Hamilton (1975) „mating pool” szaporodási modelljének segítségével.

Képzeljünk el azt a legegyszerűbb helyzetet, amelyben véletlenszerűen létrejött átmeneti párok egyenes fogolydilemma játékot játszanak, majd visszakerülnek a teljes populációba. A folyamatot sokszor megismételjük. Tegyük fel, hogy a populációban két stratégia van jelen, ALLD és TFT, kezdetben azonos gyakorisággal. Ahogy korábban megmutattuk, a játék kimenetele a reprodukció sikerét, a nyeresmény pedig a fitnesszt határozza meg. Az 1. generációban három csoport alakul ki: ALLD-ALLD, ALLD-TFT és TFT-TFT, 0,25, 0,5 és 0,25 arányban. Könnyen látható, hogy az első kölcsönhatás után az ALLD átlagos nyeresménye $0,5 \cdot 1 + 0,5 \cdot 5 = 3$ (az ALLD-ALLD csoportokban mindkét partner 1 pontot kap, míg az ALLD-TFT párosításnál az ALLD 5 pontot nyer), a TFT pedig $0,5 \cdot 0 + 0,5 \cdot 3 = 1,5$ pontot ér el. A pontokat a második (illetve az azt követő) generációkban valamivel nehezebb kiszámolni, mivel a TFT feltételeesen kooperál. Ez azt jelenti, hogyha először TFT-vel kerül szembe, akkor továbbra is kooperál, míg ha ALLD-vel találkozik, akkor áruló lesz. Anélkül, hogy belebonnyolódna a részletekbe, egy egyszerű számítógépes programmal megmutatható, hogy az ALLD végül leváltja a TFT-t, így az árulás eluralkodik. Ez pontosan az, amire Hamilton (1975) is jutott: csoportok véletlenszerű kialakulásával (véletlenszerű mérkőzések minden generációban) az altruizmus nem tud kifejlődni és az altruizmus pozi-



tív szelekciója csak akkor lehetséges, ha az altruisták törekszenek az altruistákkal való kiegyezésre. Jegyezzük meg, hogy tisztán pozitív szegregáció esetén csak kétféle párosítás alakul ki az első generációban: ALLD–ALLD és TFT–TFT 0,5–0,5 gyakorisággal. Ezek után világos, hogy a TFT győz, mivel magasabb pontértéket fog elérni, mint az ALLD. Ha kétszáz egymás után körben TFT játszik TFT-vel, akkor Axelrod számítógépes mérkőzésében a kooperáció sikeres lesz. Összefoglalva, úgy tűnik, hogy a kölcsönös altruizmus nem különbözik alapvetően az inkluzív fitness-től, illetve a többszintű szelekciótól.

Miért kooperálnak az emberek?

A rokonszelekció segítségével megmagyarázható, miért kapcsolódik össze a kooperáció a családi étellel az állati társadalmakban (bár számos szerző kétségbe vonja az euszocialitás evolúciójában a kapcsolati komponens elsődleges fontosságát; Gadakar, 2001; Wilson és Hölldobler, 2005). Azonban az emberi viselkedés egyedülálló abban a tekintetben, hogy a kooperáció egymással kapcsolatban nem álló egyének nagy közösségében jelenik meg. Valószínűtlen, hogy a kölcsönös altruizmus magyarázhatja a szoros kooperációt néhány száz, vagy néhány ezer ember alkotta csoportokban (nem is beszélve a milliós közösségekről), mivel a kapcsolatban nem álló egyének életük során csupán egyszer vagy néhányszor találkoznak. Például még a tudományos közlemények viszonylag kicsi társszerző-hálózatában is megvan a „kis világ” komponens, vagyis ama tendencia, hogy a szerzők csak néhány emberrel publikálnak (Albert és Barabási, 2002). Az emberi társadalom tehát egy olyan érdekes eset, amelyen tanulmányozható a kooperáció evolúciója.

Fontos itt összefoglalnunk, hogy miben járult hozzá a játékelmélet azokhoz a kísérletekhez, amelyekkel azt törekszünk megérteni, hogyan viselkednek az egyedek, ha stratégiai kölcsönhatásba kerülnek. Talán a legfontosabb arra rámutatni, hogy mind az *altruisztikus kooperáció*, mind az *altruisztikus büntetés* (másokat a saját költségünkre büntetni) gyakran megfigyelhető, különösen akkor, amikor az egyének szociális dilemmákkal kerülnek szembe. Az embereknél megfigyelt kiterjedt kooperáció okai sokakat ejtenek gondolkodóba, de *„mindannyian arra a kézenfekvő következtetésre jutottak, hogy az emberek szociális élete olyan komplex és a jutalom a szociálisan megfelelő viselkedésért olyan távoli és homályos, hogy a szabályszerűség általános elveihez való ragaszkodás – beleértve a szoros ellenőrzést olyan főbűnök felett, mint a harag, fősvénység, torkosság és bujaság – az egyén számára fitness-növelő”*

(Gintis, 2008, 50. old). Az alábbi játékok résztvevői hirdetőtáblák, illetve újsághirdetés útján toborozott egyetemisták, főiskolások, akik nem ismerték egymást és a játék során valódi pénzt kapnak. A résztvevők teljesen megértették a játék és a fizetés szabályait – a részletekről átfogó beszámoló található Gintis (2008. 3. fejezet) művében.

Ultimátum-játék

Ebben a játékban az egyik játékosnak (a „felajánlónak”) rendelkezésére áll egy adott összeg (mondjuk 10 Euró), és ebből kell adnia a másik játékosnak (az „elfogadónak”) egy 1 és 10 Euró közötti összeget. Ez utóbbi elfogadhatja, illetve visszautasíthatja az ajánlatot. A dologban az a csalfintaság, hogy ha az „elfogadó” visszautasítja az ajánlatot, akkor senki sem kap semmit. A Nash-egyensúly ebben az esetben az, hogy el kell fogadni bármilyen kis összeget, tehát egy „racionális” felajánló 1 Eurót ad, a másik „racionális” játékos pedig elfogadja ezt. Valójában azonban az történik, hogy a felajánló rutinosan egy „rendes” összeget ajánl (a leggyakrabban 50%-ot), míg az elfogadók gyakran visszautasítják a 30% alatti összegeket. Ezt a kísérletet különböző országokban, a világ számos pontján elvégezték, beleértve olyan helyeket is, ahol a kockán forgó összeg számottevő volt, de az eredmények hasonlóan alakultak. Nyilvánvalóan sok ember inkább azt választja, hogy valami helyett semmit sem kap, ha igazságtalannak érzi helyzetet és így megbüntetheti a felajánlót.

Diktátor-játék

Itt a „diktátornak” nevezett játékos szintén kap egy összeget, de – ellentétben az ultimátum-játékkal – bármennyi pénzt megtarthat, amit nem akar az „elfogadónak” adni. Nyilvánvalóan egy „racionális” diktátor semmit sem fog adni. Az eredmények viszont azt mutatják, hogy bár néhányan valóban megtartják a teljes összeget, de egyáltalán nem mindenki. Az ilyen kísérletek leggyakoribb kimenetele az, hogy a „diktátor” két részre osztja a pénzt (0 és 50% között), 20% pedig megtartja a teljes összeget. Ezek a kísérletek világosan bizonyítják az emberek közötti altruista és „irracionális” viselkedést.

Közjő-játék

Ez egy *n*-személyes játék, amelyben a résztvevőknek van egy kezdő tőkéjük (mondjuk 10 Euró), melyet vagy megtartanak egy „privát számlán”, vagy beteszik egy „közös számlára”. A kísérletvezető ezután meg-

növeli a közös számlán lévő összeget (mondjuk a duplájára), majd ezt az összeget egyenlően elosztja a csoport tagjai között. A csoport számára az a legjobb megoldás, ha mindenki beteszi a 10 Euróját a közös számlára, lehetőséget adva az egyén pénzének megduplázására. A Nash-egyensúly azonban minden játékos számára az, hogy nem tesz be semmit. Ebben az esetben mindenki a kezdeti összeggel fejezi be a játékot. Mindenki, aki a Nash-stratégiát követi, saját pénzének megtartása mellett abban reménykedik, hogy hasznot húzhat mások önkéntes hozzájárulásából. A közös számlához való hozzájárulás kockázatos, mivel – abban a legrosszabb esetben, amikor pusztán egyetlen egy hozzájáruló van –, ennek az altruistának jelentősen kevesebb pénze lesz a kezdeti 10 Eurónál. Ha a játékot több körön keresztül játsszák, az eredmények szerint az egyének átlagos hozzájárulása a közös számlához folyamatosan csökken a játék (mondjuk 10 kör) során – ez arra utal, hogy a kooperáció csökken. Azonban, amikor a kooperátoroknak lehetőségük van megbüntetni a csalókat, a kooperáció fennmarad, vagy akár növekedhet is a játék folyamán. Ezek a kísérletek hitelesítik azokat az elgondolásokat, melyek szerint az altruisztikus büntetésnek fontos része lehet az emberi társadalmakban megfigyelhető kooperáció fenntartásában (pl. Fehr és Gächter, 2002; Boyd és mtsai., 2003; Rockenbach és Milinski, 2006) – még ha az egyes társadalmak között nagy eltérés is lehet e tekintetben (lásd Herrmann és mtsai., 2008).

Záró megjegyzések

Az erős kölcsönösséget hangsúlyozó kutatók szerint az emberek eredendően törődnek mások jólétével – és ezzel mi is egyetértünk, azonban a csoportszelekció szerepe az emberi evolúcióban erősen kritizálható. Darwin lehetséges megoldása arra, hogyan működhetnek a szociális csoportok adaptív evolúciós egységként, olyan, mint egy érem két oldala. Míg az egyik oldal a csoporton belüli kooperáció (altruizmus), addig a másik oldalon ott van a más csoportok egyedei felé irányuló roszindulat („lokálpatriotizmus”). Darwin tehát evolúciós hajtóerőként írta le a háborút, ami elősegítheti a társadalmi szolidaritást a csoport tagjai között. Hamilton ezzel kapcsolatos gondolatait ugyanabban a cikkben adta közre, amiben bevezette Price megközelítését, hogy megértse az egyedi és csoportszelekciós mechanizmus egymáshoz viszonyított szerepét a kooperáció evolúciójában (Hamilton, 1975). Ez az írás Hamilton „Fasiszta cikkeként” is ismert (Hamilton, 1996, 316–317 old.). *„Robert Trivers később »Fasiszta cikkeknek»*

nevezte írásomat, amivel Fox kötetéhez járultam hozzá. Azt hiszem ezzel főleg nem a saját, hanem inkább mások véleményét fejezte ki, különösen egy jegyzett antropológus, S. L. Washbourne reakcióját, amiben – kiemelve cikkemet a teljes kötetből – azt redukcionista, rasszistának és nevelésesnek nevezte. Washbourne-nek nyilvánvalóan az egész írás nem tetszett, de ellenvetését néhány spekulatívabb részre koncentrált, amelyek a pástornépek harcias hajlamaival foglalkoztak, valamint ezek hatásával az óvilági civilizációk történetének jelenlegi folyamataira.

Akárhogy álljon is a helyzet, annak eldöntését, hogy cikkem valóban rasszista vagy abszurd, az Olvasó ítéletére bízom, és csak megemlítem, hogy véleményem alig változott és semmiképpen sem azért, mert Washbourne problémáknak találta ezeket a szakaszokat.”

Nyilvánvalóan ingoványos talajon mozgunk, azonban nem tudjuk átlátni sem az altruizmus, sem a más csoportok iránti rosszindulat gyakorlati fontosságát. Egy közelmúltban megjelent játékelméleti elemzés azt sugallja, hogy olyan körülmények között, amelyekben a késői pleisztocén és a kora holocén kori emberek élhettek, mind az altruizmus, mind a „lokalpatriotizmus” – a különböző csoportkonfliktusok fenntartása által – evolválhatott. Ez a koevolúció nyilván segít megmagyarázni, hogy a csoportok közötti határoknak miért van olyan erős befolyásuk az emberi viselkedésre (Choi és Bowles, 2007). Choi és Bowles e tekintetben eléggé óvatosság és hangsúlyozzák (640. oldal): „nem állítottuk, hogy létezik a harciasságra való genetikai hajlam, azonban ha létezik, az együtt evolválhatott az altruizmussal és a háborúval, olyan módon, ahogy azt leírtuk”.

Itt nem kérdőjelezzük meg ennek a munkának az eredményeit, sem azt, ahogy Bowles (2006) empirikus alapon támogatja Darwin érvelését, miszerint az emberi altruizmus evolúciójának egy lehetséges magyarázata az, hogy azok a csoportok nyerik meg a csoportok közötti versenyt, amelyekben több az altruista. Bár azt is nyomatékosítani kell, hogy az altruizmus általuk használt definíciója a lokális csoportra és nem a populáció egészére vonatkozott, ami ahhoz a zavaros helyzethez vezet, melyben a kooperáció azért lehet kedvező, mert közvetlen hasznot jelent a kooperátoroknak; ez a kérdés az altruizmus fent már tárgyalt definíciós különbségéhez kapcsolódik (Hamilton, illetve Sober és Wilson). A probléma részletes elemzése és annak vizsgálata, hogy az előző következtetések hogyan változhatnak meg, különösen hasznos lenne.

Meg kell-e tehát büntetnünk Oroszországot a Grúzia ellenei ellenséges akcióért? Végző megjegyzésünk ehhez a Bevezetés végén feltett bonyolult kérdéshez kapcsolódik. Néhány elemző szerint a grúziai invázió a hidegháborúhoz hasonló

helyzetet teremthet a világban. Érdekes észrevenni, hogy az akkori szuperhatalmi kapcsolatokat – egyesek szerint – egy foglyodilemma játékban tett egymás utáni, semmint egyidejű lépéseknek lehet tekinteni: mindkét félnek meg volt a lehetősége arra, hogy elsőként mérjen totális nukleáris csapást (áruló-áruló Nash-egyensúly), ebben az esetben a legjobb lehetőség elsőként támadni. Kevesen vannak tisztában azzal, hogy mind Neumann János (a játékelmélet atyja), mind Bertrand Russel támogatta az első (megelőző) csapást: „Egy óraker támadunk (most 12:59 van) és az ellenség túl megtört, túl demoralizált vagy túl racionális ahhoz, hogy visszatámadjon (árulás-kooperálás). De ha bármi ok miatt [...] támadásunk megtorlást vált ki, a nukleáris összecsapás (árulás-árulás) még mindig jobb, mint egy nem általunk kiváltott támadás áldozatává válni (kooperálás-árulás)” (Field, 2001, 169. old.). Lehetséges-e ez drámai következmények nélkül? Nem tudunk nem arra gondolni, hogy néha hatalmas megkönnyebülés tudni azt, hogy politikusaink irracionálisak. 🐾

IRODALOM

Albert, R.; Barabási, A.-L. (2002). »Statistical mechanics of complex networks«. *Rev. Mod. Phys.*, 74: 47–97.

Axelrod, R. (1984). *The evolution of cooperation*. New York: Basic Books.

Axelrod, R.; Hamilton, W. D. (1981). »The evolution of cooperation«. *Science*, 211: 1390–1396.

Bijma, P.; Wade, M. J. (2008). »The joint effects of kin, multilevel selection and indirect genetic effects on response to genetic selection«. *J. Evol. Biol.*, 21:1175–1188.

Bowles, S. (2006). »Group competition, reproductive levelling, and the evolution of human altruism«. *Science*, 314: 1569–1572.

Boyd, R.; Gintis, H.; Bowles, S.; Richerson, P. J. (2003). »The evolution of altruistic punishment«. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 100: 3531–3535.

Burt, A.; Trivers, R. (2006). *Genes in conflict. The biology of selfish genetic elements*. Cambridge: The Belknap Press of Harvard University Press.

Buss, L. W. (1987). *The evolution of individuality*. Princeton: Princeton University Press.

Choi, J.-K.; Bowles, S. (2007). »The coevolution of parochial altruism and war«. *Science*, 318: 636–640.

Darwin, C. (1859). *On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life*. London: Murray.

– (1871). *The descent of man, and selection in relation to sex*. 2 vol. London: Murray.

Dawkins, R. (1976). *The selfish gene*. Oxford: Oxford University Press.

Eshel, I. (1972). »On the neighbor effect and the evolution of altruistic traits«. *Theor. Pop. Biol.*, 3: 258–277.

Fehr, E.; Gächter, S. (2002). »Altruistic punishment in humans«. *Nature*, 415: 137–140.

Field, A. J. (2001). *Altruistically inclined? The behavioral sciences, evolutionary theory, and the origins of reciprocity*. Ann Arbor: The University of Michigan Press.

Fletcher, J. A.; Zwick, M. (2006). »Unifying the theories of inclusive fitness and reciprocal altruism«. *Am. Nat.*, 168: 252–262.

Gadagkar, R. (2001). *The social biology of Ropalidia marginata*. Cambridge: Harvard University Press.

Gánti, T. (2003). *The principles of life*. Oxford: Oxford University Press.

Gintis, H. (2008). *The bounds of reason: game theory and the unification of the behavioral sciences*. Princeton: Princeton University Press. [In press]

Haldane, J. B. S. (1932). *The causes of evolution*. London: Longmans.

– (1955). »Population genetics«. *New Biology*, 18: 34–51.

Hamilton, W. D. (1964). »The genetical evolution of social behaviour, I & II«. *J. Theor. Biol.*, 7: 1–52.

– (1975). »Innate social aptitudes of man: an approach from evolutionary genetics«. In: Fox, R. [ed.]. *Biosocial Anthropology*. London: Malaby Press, 133–153.

– (1996). *Narrow roads of gene land. The collected papers of W. D. Hamilton. Vol. 1. Evolution of social behaviour*. Oxford: W. H. Freeman.

Hawking, S. W. (1988). *A brief history of time. From the Big Bang to black holes*. New York: Bantam Books.

Herrmann, B.; Thöni, C.; Gächter, S. (2008). »Anti-social punishment across societies«. *Science*, 319: 1362–1367.

Hobbes, T. (1651). *Leviathan, or the matter, forme, and power of a common-wealth ecclesiastical and civil*. Indianapolis: Hackett Publishing, 1994.

Maynard Smith, J. (1964). »Group selection and kin selection«. *Nature*, 201: 1145–1147.

– (2002). »Commentary on Kerr and Godfrey-Smith«. *Biol. Philos.*, 17: 523–527.

Maynard Smith, J.; Price, G. R. (1973). »Logic of animal conflict«. *Nature*, 246: 15–18.

Maynard Smith, J.; Szathmáry, E. (1993). »The origins of chromosomes I. Selection for linkage«. *J. Theor. Biol.*, 164: 437–446.

– (1995). *The major transition in evolution*. Oxford: Oxford University Press.

Nowak, M. A.; Sigmund, K. (1994). »The alternating prisoner's dilemma«. *J. Theor. Biol.*, 168: 219–226.

Okasha, S. (2006). *Evolution and the levels of selection*. Oxford: Clarendon Press.

Price, G. R. (1970). »Selection and covariance«. *Nature*, 227: 520–521.

– (1972). »Extension of covariance selection mathematics«. *Ann. Hum. Genet.*, 35: 485–490.

Queller, D. C. (1997). »Cooperators since life began«. *Q. Rev. Biol.*, 72: 184–188.

Rice, S. H. (2004). *Evolutionary theory*. Massachusetts: Sinauer Associates.

Rockenbach, B.; Milinski, M. (2006). »The efficient interaction of indirect reciprocity and costly punishment«. *Nature*, 444: 718–723.

Santos, M.; Szathmáry, E. (2008). »Genetic hitchhiking can promote the initial spread of strong altruism«. *BMC Evol. Biol.*, 8: 281.

Santos, M.; Zintzaras, E.; Szathmáry, E. (2003). »Origin of sex revisited«. *Orig. Life Evol. Biosph.*, 33: 405–432.

– (2004). »Recombination in primeval genomes: a step forward but still a long leap from maintaining a sizeable genome«. *J. Mol. Evol.*, 59: 507–519.

Sober, E.; Wilson, D. S. (1998). *Unto others. The evolution and psychology of unselfish behavior*. Cambridge: Harvard University Press.

Szathmáry, E.; Demeter, L. (1987). »Group selection of early replicators and the origin of life«. *J. Theor. Biol.*, 128: 463–486.

Szathmáry, E.; Santos, M.; Fernando, C. (2005). »Evolutionary potential and requirements for minimal protocells«. *Top. Curr. Chem.*, 259: 167–211.

Trivers, R. L. (1971). »The evolution of reciprocal altruism«. *Q. Rev. Biol.*, 46: 35–57.

Wilson, D. S. (1975). »A theory of group selection«. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 72: 143–146.

– (1979). »Structured demes and trait-group variation«. *Am. Nat.*, 113: 606–610.

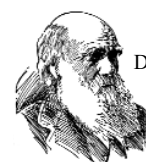
Wilson, D. S.; Wilson, E. O. (2007). »Rethinking the theoretical foundation of sociobiology«. *Q. Rev. Biol.*, 82: 327–348.

Wilson, E. O.; Hölldobler, B. (2005). »Eusociality: Origin and consequences«. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 102: 13367–13371.

Williams, G. C. (1966). *Adaptation and natural selection. A critique of some current evolutionary thought*. Princeton: Princeton University Press.

– (1996). Preface to *Adaptation and natural selection. A critique of some current evolutionary thought*. Princeton: Princeton University Press, 1966.

Zintzaras, E.; Santos, M.; Szathmáry, E. (2002). »„Living” under the challenge of information decay: the stochastic corrector model vs. hypercycles«. *J. Theor. Biol.*, 217: 167–181.



DARWIN-ÉV– EVOLÚCIÓ

Vak vezet rövidlátót

Emberi hatások és evolúciós öngyilkosságok

„Hagyjátok őket; vakoknak vak vezetői ök: ha pedig vak vezet vakot, mind a ketten verembe esnek”
(Mt. 15,14)

Bizonyára sokan ismerik idősebb Pieter Brueghel „Vakok” című festményét, mely az evangéliumi idézet megrázó erejű képi megjelenítése (1. ábra). A kép előterében az egymásba kapaszkodó vak férfiak élén látható világatlan éppén egy patakba zuhan, magával rántva az őt követő társát. A kép egyértelműen sugallja, hogy ez a sors vár a többi vakon botorkáló vándorra is. Míg a festő valószínűleg a gyülekezetet helytelen módon vezető, bűnös egyházra utal, a képet nézve a ma embere könnyen asszociálhat a földi életfeltételeket „vakon” átalakító emberi fajra, és a változásokat „rövidlátó” módon követő evolúciós folyamatokra.

Írásom arról szól, hogy miért „rövidlátó” az evolúció, s ennek következményeként miért vezethetnek az evolúciós folyamatok a populációk, fajok kihalásához. A cikk legfontosabb üzeneteként arról szeretném meggyőzni az olvasót, hogy az emberi beavatkozás megnövelheti az ilyen evolúciós öngyilkosságok esélyét, ezért az ember vak mohósága sokkal nagyobb veszélyt jelent a többi élőlény számára, mint ahogyan azt korábban sejtettük.

Hegyre fel!

Ha az evolúció szóba kerül, valószínűleg a legtöbbünknek a természetes szelekció okozta alkalmazkodás számos szembeötlő példája jut az eszébe. Áramvonalas halakra és delfinekre, gyors röptű madarakra, zöldes és barnás rejtő színű békákra, kifinomult szaglászó éjszakai ragadozókra gondolunk. Az élőlények nagyfokú alkalmazkodása mögött a Darwin által felismert természetes szelekció húzódik meg. A rendelkezésre álló változatok közül azok juttatnak életük során nagyobb számú életképesebb utódot a következő generációba, mely változatok jobban alkalmazkodnak élő és élettelen környezetükhöz: sikeresebben rejtőzködnek el, és (vagy) hatékonyabban jutnak táplálékhoz, ritkábban esnek ragadozók áldozatául stb. Ha a változatok közti különbségek örök-

lödnek, akkor az előnyösebb tulajdonságú egyedek terjednek el a populációban. Ezeket még előnyösebb változatok szorítják ki hasonló módon, és így tovább. Talán meglepő, de Darwin elméletének lényegét még ennél is tömörebben összefoglalhatjuk egyetlen bővített mondatban: ha adott

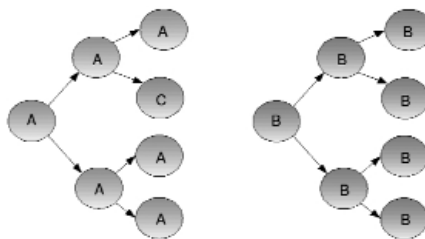


1. ábra. Id. Pieter Brueghel: Vakok (1568. Museo di Capodimonte, Nápoly, Olaszország)

olyan egységeknek a sokasága (populációja), mely egységek rendelkeznek a sokszorozódás, öröklődés és változékonyság tulajdonságaival, valamint a különböző változatok sokszorozódási, túlélési sikere más és más, akkor az ilyen (ügynevezett evolúciós) egységek populációjában evolúció zajlik le (2. ábra).

Tudván, hogy a különböző fajok egyedei milyen bámulatosan alkalmazkodtak az ökológiai környezetükhöz, azt a következtetést vonhatjuk le, hogy az evolúció olyan tulajdonságok megjelenését és el-

2. ábra. Evolúciós egységek. A körökkel jelölt egységek sokszorozódnak. Az egységek tulajdonságai öröklődnek (A-ból A, B-ből B lesz), de néha a sokszorozódás során új változatok keletkeznek (A-ból C lesz.)



terjedését segíti elő, melyek a faj számára előnyösek. Ez a következtetés azonban alapjában téves, hiszen a szelekció az evolúciós egységekre hat. Ilyen evolúciós egység természetesen egy egyed, de annak tekinthető egy gén, vagy egy önálló genetikai állományú sejtsejtszövet (például mitokondrium) is. A faj (mely egyébként nehezen definiálható fogalom) azonban nem evolúciós egység, tehát az evolúció nem vezet szükségszerűen a faj számára előnyös tulajdonságok terjedéséhez. Elképzelhető tehát, hogy az egyedek vagy gének szintjén ható szelekció csökkenti az adott faj hosszú távú túlélési esélyét? Lehetséges, hogy az evolúció öngyilkos módon számos alkalommal a kihalás szélére sodort bizonyos fajokat? Látni fogjuk, hogy az öngyilkos evolúció egyáltalán nem elképzelhetetlen folyamat.

A pávakakas díszes faroktollának szelekciós háttéréről elmélkedvén maga Darwin is megjegyzi, hogy ha valamilyen testrész vagy forma (stb.) káros a hordozója számára (a páva hatalmas faroktolla), akkor az vagy eltűnik a természetes szelekció miatt, vagy az élőlény tűnik el, mely hordozza őt. A pávakakas faroktolla, ahogy azt Darwin is megjegyzi, egyfajta önreklám, mellyel hordozója rátermettségét hirdeti a nőstények előtt, tehát viselése a hímek közti szelekciós versenyben előnyös. Azonban az korántsem biztos, hogy a hímek között zajló kiélezett verseny a páva – mint faj – hosszú távú túlélését is segíti.

Az őslénytani leletek között számos olyan, ma már kihalt állatot találunk, melyeknek hatalmas szarvuk, agancsuk, tüskéik vannak. J. B. S. Haldane 1932-ben vette fel először, hogy talán éppen ezek a túlméretezett függelékek vezettek e fajok kihalásához. Haldane képszerű megfogalmazásában: „esetenként a faj a saját fegyverzetének súlya alatt süllyedt el”. Ezt a „süllyedést” a következő szemléletes képpel szeretném érzékeltetni. Richard Dawkins találó megfogalmazásában az evolúció a valószínűtlenség hegyének meghódítása. A hegycsúcson vannak a nagyon összetett, specializált szövetek, szervek, a hatékony biokémiai folyamatok stb., azaz a valószínűtlenül jól alkalmazkodott szervezetek. A sikeres változatok egy kicsit mindig magasabbra jutottak, mint a többiek.

A lemaradók eltűnnek a populációból, az élen járókból újabb magasabbra lépő változatok jelennek meg és terjednek el. Így a csúcsok közelében a hegy valamelyik lankás oldaláról folytonos „gyaloglással” jutnak fel az élőlények. A hasonlat lényeges elemeket ragad meg az evolúció folyamatából, de bizonyos esetekben inkább egy furcsa vízben úszó hegyre kell felkapaszkodni: minél magasabbra jutnak az élőlények (egyre nagyobb és veszélyesebb szarvak, agancsok viselése), annál nagyobb lesz a „sűrűségük”, így a hegy egyre mélyebbre süllyed a vízben. Szerencsés esetben a csúcs közelébe jutva is a vízszint fölött marad a hegycsúcs, más esetekben viszont a víz alá kerül: az evolúció öngyilkos módon a faj kihalásához vezet.

Elméleti háttér: közlegelők, versengők, vándorlók, szex

Amit az imént a vízbe merülő hegy hasonlatával fejeztünk ki, tipikusan az valószínűleg a közlegelők dilemmája típusú csapdahelyzetekben. A modellt Garret Hardin (1968) eredetileg egy jellegzetes társadalmi csapda leírására használta. A modellhez tartozó történetben a falunak van egy legelője, melyen minden gazdának joga van legeltetni. Tegyük fel, hogy kezdetben 10 gazda van, mindegyik gazda egy tehenet legeltet, és a tehenek naponta 10 liter tejet adnak. Tegyük fel továbbá, hogy a legelő ezt a tíz tehenet tudja megfelelően eltartani, azaz a $10 \cdot 10 = 100$ liter tej a legelő maximális hozama. Ekkor az egyik gazda vesz még egy tehenet, és azt is kihajtja a legelőre. Feltéve, hogy egy újabb tehen még nem sokat ront a legelő állapotán, a 100 liternyi tejet most 11 tehen között kell elosztani. Így az egy tehenet legeltető gazdák $100/11 = 9,1$, a két tehenet legeltető gazda viszont $2 \cdot 9,1 = 18,2$ liter tejet tud fejni naponta. Ezért rövid időn belül a többi gazda is két tehenet fog a legelőre kihajtani. Húsz tehen taposása azonban már sokkal nagyobb kárt okoz a gyeppen, így a legelő mondjuk csak 80 liter tejet tud adni. Ezért a gazdák két tehénnel csupán $2 \cdot 80/20 = 8$ liter tejet tudnak lefejni! Látható, hogy kezdetben, amikor mindenki csak egy tehenet tartott, mindenki jobban járt, mint most, amikor mindenkinek két tehen van. De innen visszatérni az eredeti állapotba már nagyon nehéz. Csak úgy lehetne, ha megegyeznének, hogy ezentúl *mindenki* csak egy tehenet tart. A helyzet valójában még aggasztóbb, hiszen, ha mindenki két tehenet tart, akkor megéri egy harmadik tehenet is beszerezni, és így tovább, mindaddig, míg csupa éhező, beteg tehen fog táplálék után keresgélni egy teljesen széttagosított gyeppen. A tehenek az első betegségtől elpusztulnak, a gazdák meg tönkremennek.

E képzeletbeli történet tanulsága, hogy a közlegelők dilemmája helyzetekben az optimális megoldás az lenne, ha minden szereplő „visszafogná magát”, miközben az egyén számára minden esetben megéri mohón kihasználni a többieket. Evolúciós nézőpontból ez azt jelenti, hogy az a mutáns változat, melynek a többieknél nagyobb a rátermettsége (esetünkben az a gazda, aki több tejet tud fejni naponta), viselkedésével egyben a többi változat rátermettségét is csökkenti. E mutáns elterjedésével a populáció átlagos rátermettsége csökken, s egy újabb, még mohóbb mutáns megjelenésével ez a folyamat folytatódik tovább. Ahogy kapaszkodunk fel a hegyre, az egyre mélyebbre süllyed a vízben.

Ilyen jellegű evolúciós versengés okozta, hogy a szárazföldön kezdetben megtelepült apró, mohaszerű élőlények őseiből hatalmasra növő fák lettek. A jó vízellátású, tápanyagban gazdag talajon élő szárazföldi növények számára a fény mennyisége a növekedés sebességét meghatározó tényező. Ilyen körülmények között az a változat, amelyik gyorsabban és magasabbra nőtt, mint a körülötte lévő növények, az többet szerzett meg a szükséges fényből, mint a versenytársak. Így még gyorsabban és még magasabbra tudott nőni, kiszorítva a kevésbé hatékonyan növekedő társakat. Azonban, ahogy ennek az evolúciós versenyfutásnak a hatására a fák egyre magasabbra nőttek, úgy egyre több energiát kellett fordítsanak a fás tartószerkezet létrehozására és fenntartására, tehát a győzelem egyre nagyobb költségekkel járt. Evolúciós egyensúlyban az adott körülmények (például vízellátás) között már nagyobb hátrányt jelent túlnőni a többieket, mint amekkora előnyt jelentene az elérhető nagyobb fény mennyiség. Ezért nem vezet a fák közötti versengés evolúciós öngyilkosságra, de az egyensúly messze nem optimális állapot: egyrészt a fák hatalmas energiát fektetnek a tartószerkezet fenntartásába, mely szükségképpen a termékenység csökkenéséhez vezet, másrészt éppen a magasságuk miatt a szélkarak jelentősen csökkentik a túlélési esélyüket.

Míg a növények legtöbbször a fényért vagy a vízért folytatnak kiélezett versenyt, addig a magasabb rendű állatoknál a hímek között alakul ki az egyik legerősebb evolúciós konfliktus. Ez a következők miatt van így. A legtöbb gerincesnél a nőstények lényegesen több energiát fektetnek az utódok létrehozásába és felnevelésébe, mint a hímek, ezért a nőstények igyekeznek a lehető legjobb hímeket kiválogatni (pontosabban a természetes szelekció hatására az ilyen viselkedésű nőstények terjedtek el.) Ennek eredményeként a hímek ádáz versenyt folytatnak a nőstények „kegyeiért”, mely sokszor jelentős veszteségeket vagy akár halált is okozhat a hímek

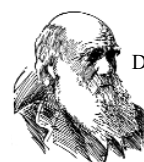
nek. Azonban a hímek közötti agresszió ritkán jelent komoly veszélyt a populációra, hiszen a győztes hímek meg tudják termékenyíteni az összes nőstényt. A gondot az jelentheti, ha a párosodásért folytatott harc közben a hímek a nőstények túlélési esélyeit is csökkentik, mert így csökken a populációban az átlagos termékenység is. Ez sem ritkaság: például kimutatott, hogy a vadjuh kosok szexuális zaklatásukkal növelik a jerek halálozási esélyét, hasonlóan a vörös szalagos kigyó (*Thamnophis sirtalis parietalis*) hímjének zaklatása is növeli a nőstények halálozási valószínűségét.

A barna varangyok (*Bufo bufo*) párosodási szokásai különösen veszélyesek a nőstények számára. A hímek kora tavasszal, a nőstények megjelenése előtt foglalják el a párzási helyeket a közeli vízpartokon. A vízhez érkező nőstényeket megrohánják a hímek, és a hátukra mászva próbálják őket megtermékenyíteni. Mivel nőstényből, főleg a párzási időszak elején kevesebb van, mint hímiből, sokszor egy nőstényre két-három hím is felkapaszkodik. A hímek túlekedése közben a nőstény gyakran vízbe fullad. Így a kezdeti hím többség, és ezzel a fokozott verseny a nőstényekért fennmarad egészen a párzási időszak végéig. A kutatások szerint a legtöbb nőstény úgy ügyeskedik, hogy több hím is megtermékenyítse. Ezzel a taktikával a hímek közötti versengést csökkenti, s így nő annak az esélye, hogy a nőstények túlélják a párosodási időszakot.

A hímek túlsúlyának evolúciós veszélyeit kísérletileg is vizsgálták az eleve születő gyíkon (*Zootoca vivipara*). Mesterségesen hím-, illetve nősténytöbbségű populációkat hoztak létre. A hím többségű populációban (78% hím, 22% nőstény) a nőstényeken 2-3-szor több sérülés volt megfigyelhető, mint a nősténytöbbségű populációkban (22% hím, 78% nőstény). A hímek agressziója drámai hatást okozott a szaporodási sikerben. Míg a nősténytöbbségű populációkban a szaporodást követően a populáció 50%-al nőtt, addig a hím többségűek esetén felére csökkent, tehát ha ez a tendencia folytatódna, akkor a populáció rövid úton kihalna!

A hímek közötti küzdelem, mely egyben a nőstények túlélését is befolyásolja, egyfajta közlegelők dilemmája helyzetet teremt. Az a hím, amelyik agresszívebben próbálja megszerezni a forrást (jelen esetben a nőstényeket), sikeresebb lesz, mint társai. De az agresszívebb hímek terjedésével a mindenki számára elérhető forrás mennyisége (a megtermékenyíthető nőstények száma) fokozatosan csökken. Ha a nőstények nem tudnak alkalmazkodni ehhez a helyzethez, akkor az evolúció az egész populáció kihalását eredményezheti.

Míg a fáknál vagy a gyíkok esetén épp a kiélezett versengés okoz sérülékeny evolúciós egyensúlyt, addig számos esetben az

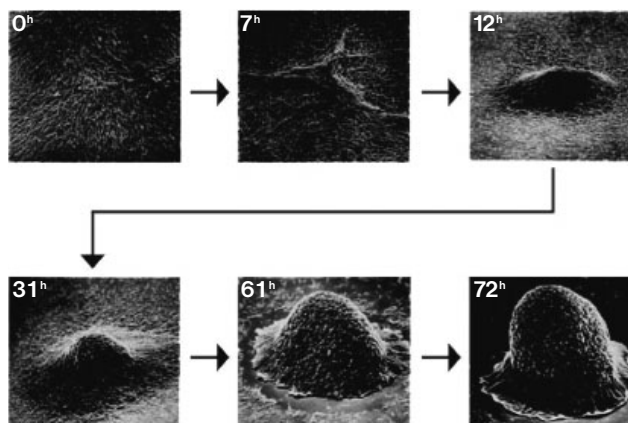


DARWIN-ÉV – EVOLÚCIÓ

egyedek együttműködése, pontosabban az együttműködést kihasználó csalók jelentik a legnagyobb veszélyt a populációra. Példaként a myxobaktériumokat érdemes megemlíteni, mivel megállapításainkat több, ebbe a csoportba tartozó fajon elvégzett kísérlet is alátámasztja. A myxobaktériumok talajlakók, amelyek csoportba tömörülve más mikrobákra vadásznak. Speciális mérgeket és lebontó enzimeket bocsátanak ki, melyek segítségével megölik és megemésztik áldozataikat. Tartós éhezés hatására egyes sejtcsoportok termőtestet képeznek. A termőtest aljában lévő sejtek tartják a termőtest tetején kifejlődő spórákat, melyek az éhezés helyszínétől kicsit távolabb új telepeket tudnak alapítani (3. ábra).

A myxobaktériumok csoportos élete a sejtek összehangolt együttműködésén alapul, így a csaló mutánsok megjelenése és terjedése nagy veszélyt jelent a telepre. Léteznek olyan csaló sejtek, melyek nem termelik a szükséges mérgeket és (vagy) enzimeket, s az így megtakarított energiát szaporodásra fordíthatják. Tehát terjedni fognak a kolóniában. Más csaló mutánsok a termőtest tetejébe vándorolva nagyobb valószínűséggel válnak spórává, s így jobban terjednek, mint az együttműködő sejtek. Kísérletileg kimutatták, hogy a csalók arányának növelésével csökken az előnye az együttműködőkhöz képest, s legtöbbször a csalók egy adott gyakorisága mellett ez az előny el is tűnik. Ennek hatására a sejttelep az együttműködő és a csaló sejtek keverékét fogja tartalmazni. Ezért az evolúciós egyensúlyban az egész kolónia hatékonysága és mérete kisebb, mint amilyen a csalók nélkül lenne. A kísérletek tanulsága szerint azonban vannak még veszélyesebb csaló törzsek is. Ezek elterjedésével olyan mértékben csökken a telep mérete, hogy az nem lesz képes termőtestképzésre. Ezért éhezés hatására a populáció kihal.

Az evolúciobiológia egyik nagy nehézsége, hogy az evolúciós folyamatok lassúsága miatt kísérleteket lényegesen nehezebb végezni, mint a biológia számos más ágában. Éppen ezért az evolúciobiológiában a folyamatok matematikai modellezésének kitüntetett szerepe van. A matematikai modellek viselkedése alapján valószínűsíthetjük, hogy evolúciós öngyilkosság más ökológiai helyzetben is előfordulhat. Gyakori jelenség, hogy egy populációban az egyedek közötti versengés a nagyobb testméretűeknek kedvez. Ennek hatására a populációban az átlagos testméret növekszik. A környezet eltartóképessége (azaz, hogy mekkora populációt

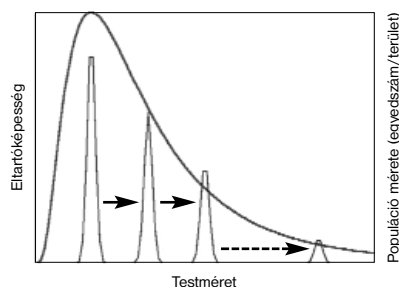


3. ábra. A *Myxococcus xanthus* telepképződése. A képsorozat a termőtest kifejlődésének jellegzetes fázisait mutatja

tud élelemmel, búvóhellyel, szaporodóhellyel stb. kiszolgálni) különböző testméretű egyedek számára különböző. Legtöbb esetben van egy olyan „optimális testméret”, melyhez maximális eltartóképesség tartozik. Ha az is igaz, hogy az optimális testméretnél kisebb egyedekhez tartozó eltartóképesség gyorsabban csökken, mint az optimális testméretnél nagyobb testmérethez tartozó eltartóképesség (4. ábra), akkor a bármely átlagos testmérettel rendelkező populációban a nagyobb testméretű változatok sikeresebbek, mint a többiek.

Tehát az evolúció hatására az egyedek egyre nagyobbak, míg az elérhető források egyre szűkebbek lesznek, s így a populáció mérete is egyre kisebb és kisebb lesz (4. ábra). Tehát újra közlegelő dilemmájához csapdahelyzetet látunk. A folyamatnak csupán a nagyobb testmérettel járó megnövekedett költségek (például nagyobb territóriumméret, ragadozó veszély, metabolikus költségek) szabhatnak gátat. Azonban lehet, hogy ekkor a populáció

4. ábra. Evolúció aszimmetrikus verseny esetén. A terület eltartóképessége az egyedek testméretének a függvényében egy „balról csapott” görbe. Kezdetben az egyedek a maximális eltartóképesség körüli testmérettel rendelkeznek (bal oldali görbe), majd a szelekció hatására (fekete nyilak) egyre nagyobbak lesznek, s ezzel együtt a populáció mérete fokozatosan csökken



már olyan kicsivé zsugorodott, hogy a legkisebb külső zavar a kihalását okozza.

Bár az aszimmetrikus verseny okozta evolúciós öngyilkosságra eddig meggyőző példát nem sikerült találni, a következő fejezetben látni fogjuk, hogy sajnos az emberi beavatkozás elindíthat hasonló evolúciós folyamatokat.

A matematikai modellek jóslatai alapján azt is valószínűsíthetjük, hogy evolúciós öngyilkosság a korábban elmondottaktól egy alapvetően különböző ok miatt a metapopulációkat is fenyegetheti. (Az egyedek, magok vagy spórák vándorlásával, terjedésével összekötött populációk

együttesét nevezzük metapopulációnak.) A modellben a vándorló egyedek egy része elpusztul, továbbá a környezeti ingadozások miatt a helyi populációk bizonyos valószínűséggel kihalnak, de a vándorló egyedek ezeket a megüresedett foltokat újra birtokba veszik. A megfigyelésekkel összhangban a modell felteszi, hogy a kihalási valószínűség annál kisebb, minél több egyed van a helyi populációban. Kérdés, hogy az evolúció milyen vándorlási aktivitást fog beállítani a metapopulációban? Kiderült, hogy ha a vándorlás elég költséges és a lokális kihalás esélye is elég nagy, akkor a szelekció hatására a vándorlási aktivitás elkezdi csökkenni, majd elér egy kritikus szintet, ahonnan hirtelen a nullára zuhan. Mivel nincsenek vándorló egyedek, az összes lokális populáció s így az egész metapopuláció előbb vagy utóbb kihal. (Hegymászós hasonlatunkat használva: a csúcásra az egyik irányból szép fokozatosan fel lehet mászni, ahonnan egy másik közeli, kicsit magasabb csúcusra át lehet ugrani. De csak az ugrás után derül ki, hogy ez a másik csúcs ingoványon áll, és rá lépve folyamatosan süllyedni kezd. Visszaugrásra így már nincs lehetőség, a populáció az ingoványos süllyedő csúcson marad.)

Látjuk tehát, hogy a forrásokért folyó verseny vagy az egyedek együttműködéséből fakadó konfliktusok olyan evolúciós folyamatokat eredményeznek, melyek hatására a populációk mérete jelentősen csökkenhet vagy akár közvetlenül a populáció kihaláshoz is vezethet. Mivel a környezeti fluktuációk okozta kedvezőtlen körülmények gyakrabban okozzák a kisebb populációk kihalását, mint a nagyobbakat, az említett esetekben az evolúció csökkenti a populáció hosszú távú sikerességét. Nyilván nem zárható ki az sem, hogy a múltbeli vagy a mostani kihalások között vannak olyanok, melyek evolúciós öngyilkos folyamatokhoz kapcsolhatók, de ezt igazolni rendkívül nehéz.

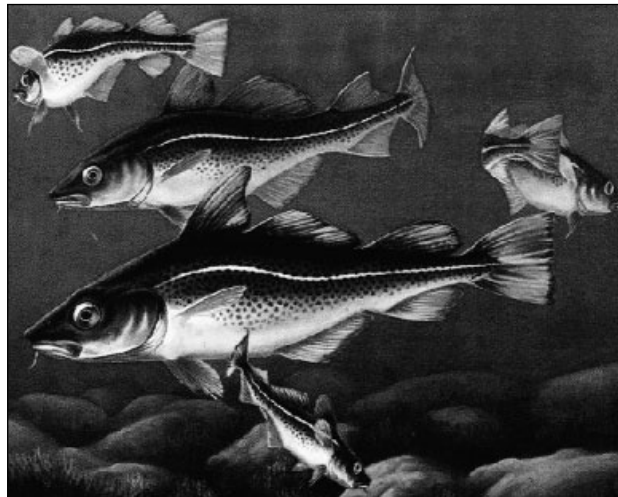
**Az emberi hatás:
vak vezet rövidlátót**

Remélem, meggyőztem az olvasót arról, hogy a természetes populációkban lezajló evolúciós folyamatok sokszor nagyon meglepő eredményre vezetnek, az alkalmazkodás nem feltétlenül eredményezi, hogy a populáció hosszú távon sikeres marad. Éppen ezért félok, hogy az átgondolatlan emberi beavatkozások evolúciós okok miatt is eredményezhetnek tömegesen kihalásokat. E veszélyre két példán keresztül szeretnék rávilágítani.

A Délkelet Ázsiában őshonos medaka (*Oryzias latipes*) hazánkban is tartott, kedvenc akvárium hal. Éppen a genetikailag módosított (transzgenikus) élőlényekben rejlő veszély vizsgálata céljából amerikai kutatók a halba egy lazacfaj növekedési hormonjának génjét ültették be. Ennek hatására a transzgenikus hím medakák gyorsabban és nagyobbra nőttek, mint a normál egyedek (vad típus). A nőstények a nagyobb hímeiket gyakrabban választják párosodási partnerül, mint a kisebbeket, ezért a lazacgént tartalmazó forma előbb utóbb kiszorítaná a vad típust a populációból. Azonban a génmódosított utódoknak a termékenysége kisebb, mint a vad típusé. Tehát a génmódosított forma terjedésével a populáció mérete jelentősen csökken. Ha kikerülnének a génmódosított egyedek a laborból, nagy veszélyt jelenthetnének!

A kísérlet egy általános problémára hívja fel a figyelmet: a transzgenikus forma a rátermettség egyik komponensében előnyösebb, mint a vad típus (öt választják a nőstények), de egy másikban hátrányosabb (kisebb a termékenysége). Mivel a szaporodást a párosodás időben mindig megelőzi, a szelekció a genetikailag módosított hímnek kedvez, még akkor is, ha ezzel a populációt a kihalás szélére sodorja. Ahogy a falovat ajándéknak vélték a trójaiak, úgy ez a beültetett „trójai gén” is kedvezőnek tűnhet a haltenyésztők számára. A valóságban mind a Trója kapujában talált faló, mind a medaka hímeik genomjába beépített gén katasztrófához vezet.

Egy másik példával az ipari méretű halászat kedvezőtlen evolúciós hatásaira szeretném felhívni a figyelmet. Az atlanti tőkehal (*Gadus morhua*) egy igen ízletes, nagy mennyiségben halászott tengeri hal volt (5. ábra). Számuk az 1990-es évek elejére drámaian csökkent, ezért halászatukat jelentősen korlátozták. A szakemberek kezdetben nem értették, hogy miért nem növekedik az atlanti tőkehal-populáció mérete a halászati korlátozások bevezetése után évekkel sem. Aztán kiderült, hogy ennek a kellemetlen meglepetésnek evolúciós eredetű oka van. A halászok, a természetvédelmi előírásokat betartva csak



5. ábra. Az atlanti tőkehal (*Gadus morhua*)

egy bizonyos méretnél nagyobb halakat fognak ki. Mivel a halászat e faj esetén sokáig nagyon intenzív volt, az idősebb, nagyméretű egyedek halálozási rátája jelentősen megnövekedett. Kimutatták, hogy ennek hatására a szelekció olyan egyedek elterjedését eredményezte, melyek kisebbre nőnek, korábban lesznek ivarérettek, de ezzel együtt kisebb lesz a termékenyséjük is. Ennek következtében a populáció mérete is csökkent. A túlhalászat evolúciós változásokat okozott, melyek hatása hosszabb távon is érzékelhető! Csak reménykedhetünk, hogy a nagyobb testméretű, termékenyebb egyedek újra elterjednek a populációban, mielőtt valamilyen váratlan hatás (pl. betegség) teljesen eltünteteti az atlanti tőkehalat a Föld óceánjából.


Az atlanti tőkehal riasztó története rávilágít a halászat általános problémájára. Ha a halászat a „mindig a nagyokat” elvet követi, akkor ez a módszer folytonos szelekciós nyomást fejt ki a populációra, mely kedvezőtlen evolúciós változásokat okoz. Ha viszont nincs méretkorlátozás, akkor a fiatal, szaporodás előtt álló egyedek is a hálóban maradnak, így lényegesen alacsonyabb halászati terhelés mellett is drámai létszámcsökkenés jön létre.

Konklúzió

Az evolúciós egységekre ható természetes szelekció lélegzetelállító hatékonysággal vezet fel a fajokat a valószínűtlenség hegyére. Azonban tévedünk, ha azt gondoljuk, hogy az evolúció a „faj javát szem előtt tartva” okoz öröklődő változásokat az egyedekben. Az evolúció rövidlátó: mindig azok a változatok terjednek el, melyek az adott körülmények között hatékonyabbak, mint a többiek. A hatékonyabbak terjedése a populációt veszélybe

sodorhatja. Ennek egyik legfőbb oka lehet, hogy az egyedek gyakran kerülnek az úgynevezett közlegető dilemmája helyzetbe, ahol a sikerebb (és egyben mohóbb, önzőbb) változat terjedésével a populáció egészének romlanak az életfeltételei. A metapopulációs modell eredményei alapján láthattuk, esetenként olyan evolúciós változatok is elterjedhetnek, melyek rövid távon előnyösek, de hosszabb távon a populáció kihalásához vezetnek. Jó okunk van tehát feltételezni,

hogy a fajok kihalásának oka számos esetben egy evolúciós öngyilkos folyamat eredménye. Azaz, bár az evolúció nem tartja a faj javát szem előtt, azt mégis valószínűsíthetjük, hogy hosszabb evolúciós időskálán azok a fajok maradnak fenn, melyek valamilyen oknál fogva (pl. kényszerek, környezeti feltételek miatt) védettek maradtak ezekkel az önpusztító folyamatokkal szemben.

Azok a fajok, melyek megmenekültek az önpusztítástól, most rettegethetnek egy domináns, a föld minden pontján elterjedt fajtól, a *Homo sapienstől*. Értelemmel megáldottak vagyunk, de félok, hogy nem elegendően bölcssek ahhoz, hogy belássuk: vakon vezetünk egy rövidlátót. Vak vezet rövidlátót, hát nem csoda, ha a verembe esnek. 

IRODALOM

Fiegna, F. and Velicer, G. J. 2003. Competitive fates of bacterial social parasites: persistence and self-induced extinction of *Myxococcus xanthus* cheaters. Proc. Roy. Soc. B. 270, 1527-1534.
 Kukla Krisztián Okulárus okulás. Gond (filozófiai esszé-folyóirat) (1998) 18-19.
 Matsuda, H. and Abrams, P. 1994. Runaway evolution to self-extinction under asymmetrical competition. Evolution. 48, 1764-1772.
 Muir, W. M. and Howard, R. D. 1999. Possible ecological risks of transgenic organism release when transgenes affect mating success: Sexual selection and the Trojan gene hypothesis. PNAS 96, 13853-13856.
 Olsen, E. M., Hieno, M., Lilly, G. R., Morgan, M. J., Bratley, J., Ernande, B., and Dieckmann, U. 2004. Maturation trends indicative of rapid evolution preceded the collapse of northern cod. Nature. 428, 932-935.
 Rankin, D. J. and Lopez-Sepulce, A. Can adaptation lead to extinction? 2005. Oikos 111, 616-618.
 Rankin, D. J., Bargum, K. and Kokko, H. The tragedy of the commons in evolutionary biology. 2007. Trends. Ecol. Evol. 22, 643-651.
 Gyllenberg, M., Parvinen, K. and Dieckmann, U. 2002. Evolutionary suicide and the evolution of dispersal in structured metapopulations. J. Math. Biol. 45, 79-105.

