

Szakdolgozat

Károlyi Adél
2022. április 29.

Szakedolgozat

Kooperációs és család sztochasztikus környezetben

Károlyi Adél

Állatorvostudományi Egyetem,

Biológia BSc III.

Témavezető:

Dr. Scheuring István

Eötvös Loránd Tudományegyetem,

Növényrendszertani, Ökológiai és Elméleti Biológiai Tanszék

MTA-ELTE Elméleti Biológiai és Evolúciós Ökológiai Kutatócsoport

Tudományos tanácsadó

Belső konzulens:

Dr. Kövér Szilva

Állatorvostudományi Egyetem,

Ökológiai Tanszék

Tudományos munkatárs

2022. április 29.

Tartalomjegyzék

Bevezetés	3
Célkitűzés	13
Módszerek	14
I. modell	14
II. modell	15
II.a modell	17
II.b modell	17
II.c modell	18
Eredmények	19
Diszkusszió	28
Összefoglaló	29
Summary	30
Irodalomjegyzék	30
Köszönetnyilvánítás	33

Bevezetés

A kooperáció a biológiai komplexitás számos szintjén megfigyelhető jelenség. A kooperáció kialakulásának és fennmaradásának vizsgálata kulcsfontosságú olyan alapvető biológiai szituációk megértéséhez, mint például egyes államalkotó állatfajok társadalmának stabil fennmaradása és az egyedek által közösen termelt források fenntarthatósága. A kooperáció a földi élet egész evolúciós történetére kiható jelenség. Az evolúció számos nagy újítása is egy újszintű kooperáció létrejöttével járt együtt: a prebiotikus replikátorok együttműködése nélkül nem lehetett volna a tárolt információ mennyiségét növelni [1, 2, 3], a soksejtűség kialakulásához munkamegosztásra és a sejtek szabályozott együttműködésére volt szükség [4], még az emberi nyelv kialakulása is szoros kapcsolatban áll az emberi kooperációval [5].

A kooperáció tágabb értelemben minden olyan biológiai viselkedés melynek célja egy vagy több másik egyed valamilyen előnyhöz való juttatása. Ha a kooperációs viselkedés költséges az egyed számára altruizmusnak nevezzük. Az altruizmusnak két típusát lehet elkülöníteni: gyenge és erős altruizmus. Gyenge altruizmus esetén a kooperáló egyed is részesül a kooperáció révén létrejött előnyből, míg erős altruizmus esetén csak a többiek [6]. Mivel az altruista viselkedés költséges, ezért a gyenge altruizmus esetén is igaz, hogy az altruista egyed hátrányba kerül a nem altruista egyedekkel szemben. Mivel a kooperáló egyed hátrányba kerül a nem kooperáló, „csaló” (vagy másnéven defektor) társaival szemben, ezért a kooperáció eredete és stabil fennmaradása érdekes evolúcióbiológiai probléma.

A közjavak játéka a gyenge altruizmus jó példája és számos sokszemélyes kooperációs dilemmát lehet vele modellezni. A közjavak játékában a kooperátor egyedek egy közjót termelnek, ami lehet valamilyen anyag vagy szolgáltatás, ami minden egyed számára hasznos így a kooperátorok és a csalók egyaránt részesülnek belőle. Ennek a közjónak az előállítás azonban költséges ($c = cost$) a kooperátorok számára, ez a kooperátor rátermettségét (fitneszt) csökkenti, a közjóból való részesülés viszont, minden résztvevő számára fitnesz többletet ($b = benefit$) jelent. A kooperátorok ezért hátrányba kerülnek a defektorokkal szemben, hiszen a közjóból mindkét stratégiával rendelkező egyedek részesülnek, a költséget viszont csak a kooperátorok szenvedik el. A természetes szelekció a defektoroknak kedvez. A valóságban mégis azt tapasztaljuk, hogy a kooperáció gyakori és elterjedt jelenség a természetben.

Az 1. táblázatban összefoglaltam néhány olyan biológia esetet, amikor az egyedek (sejtek) valamilyen költséges közjót termelnek vagy szolgáltatást nyújtanak a közösségnek.

1.táblázat: Példák az élővilágból, olyan esetekre, amikor valamilyen közjó termelődik vagy közösség számára hasznos tevékenység.

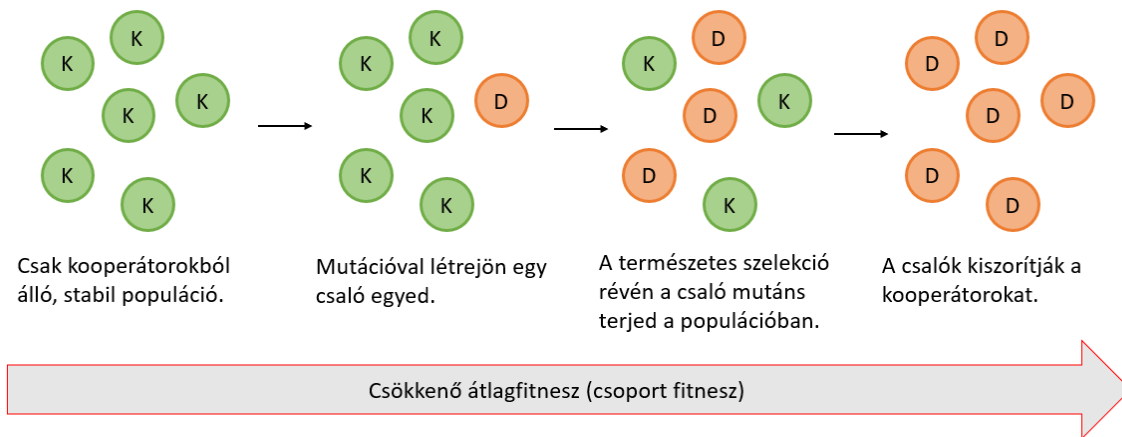
Élőlénycsoport	Kooperatív viselkedés
<i>Pseudomonas fluorescens</i> Migula, 1895	A kooperátorok egy adhezív polimert termelnek, melyek segítik az utódsejtek egymás közelében maradását. A polimer termelése költséges, azonban az összes egyed számára hasznos [7].
<i>Saccharomyces cerevisiae</i> Meyen, 1838	A kooperátor sejtek invertázt termelnek, melyből a csalók is részesülnek [8].
<i>Polistes dominula</i> Christ, 1791	A kooperatív egyedek fészket építenek, a csaló egyedek ezeket elfoglalhatják tőlük [9].
<i>Poecilia reticulata</i> Peters, 1859	A kooperatív egyed előre jelzi a predátort, ezzel saját magát veszélybe sodorva [10].
<i>Suricata suricatta</i> Schreber, 1776	A kooperatív egyed előre jelzi a predátort, ezzel saját magát veszélybe sodorva [11].

Az imént elmondottak egyértelműbbé válnak, ha az összefüggéseket matematikai formába öntjük. Jelöljük a kooperátorok és defektorok fitnessét w_{koop} és w_{def} -fel. Legyen a populáció mérete N és a kooperátorok száma k , a költség c , a nyereség b :

$$w_{koop} = \frac{b \cdot k}{N} - c, \quad w_{def} = \frac{b \cdot k}{N}$$

Mivel a $w_{koop} < w_{def}$, így a kooperációs költség okozta fitness hátrány miatt a kooperátorok szelekciós hátrányba kerülnek, így látszólag a kooperáció sem fennmaradni, sem elterjedni nem tud a populációban, annak ellenére, hogy egy kizárólag kooperátorokból álló populációban minden egyednek nagyobb lenne a fitnessze, mint egy kizárólag defektorokból álló

populációban [12]. Az 1. ábra szemlélteti, hogy a defektorok kiszorítják a kooperátorokat a populációból.



1. ábra: A természetes szelekció a defektoroknak kedvez. (K: kooperátor, D: defektor)

Garret Hardin, aki több, mint 50 évvel ezelőtt, elsők között vizsgálta ezt a kooperációs dilemmát, azt a végkimenetelt, melyben a defektorok teljesen kiszorítják a kooperátorokat közlegelő tragédiájának nevezte [13]. A klasszikus példában több gazda legelteti a tehenét egy közös legelőn, minden tehen szép, jóllakott. Tegyük fel, hogy 10 gazda használja a legelőt és minden tehen 10 liter tejet ad kezdetben, összesen 100 litert adnak a jószágok. Az egyik gazda dönt úgy, hogy vesz még egy tehenet, ekkor még az összes jószágot el tudja tartani a legelő, a 100 liter tej viszont már 11 tehen között oszlik meg, a két tehenet tartó gazda sokkal jobban jár a többinél, de még a többi gazda se érzi meg a tejhozam csökkenést igazán. Egyre több gazda dönt még egy tehen vásárlása mellett. Mivel a legelő kapacitása véges, az állatok egyre satnyábbak és soványabbak, de még így is jobban megéri két sovány tehenet tartani, mint egy sovány tehenet, így hamarosan minden gazda vásárol még egy tehenet. De mivel a kapacitása véges, bizonyos számú tehennél nem tud többet eltartani a legelő, az állatok elpusztulnak. Végeredményben az összes gazda rosszabbul jár, mint kezdetben mikor egy kövér és jól tejlő tehenük volt. Ebben a példában a kooperátorok az egy tehenet tartó gazdák, a közjó a szabad legelő kapacitás, a költség pedig a plusz tehen hiánya. Ez a példa természetesen azt is szemlélteti, hogy a közjó fogalma milyen tág keretek között értelmezhető.

A kutatókat régóta foglalkoztatja annak magyarázata, hogy a természetes szelekcióval szemben, hogyan tudott mégis széles körben elterjedni a kooperáció. Martin A. Nowak [12] a terület egyik kulcsfontosságú kutatója 5 olyan szabályt fogalmazott meg, melyek segítik a kooperáció terjedését és fennmaradását.

1. Rokonszelekció

Az egyik legismertebb kooperációt segítő mechanizmus a rokonszelekció [14, 15]. Ilyenkor az egyed a saját fitnessének csökkentése árán, növeli a rokonainak a túlélési esélyeit. Az kooperátor szelekciós hátrányba kerül, valószínűleg hamarabb elpusztul, mint az önző egyed. Az altruista gének viszont bizonyos eséllyel megvannak a rokonokban is, ezért a rokon fitnessének növelésével az altruizmust kódoló gének terjedni tudnak, ha a rokonsági fok (r) és a nyereség szorzata nagyobb, mint az altruizmus költsége ($rb > c$). Az összefüggés alapján a rokonság mértékével arányos annak az esélye, hogy az egyik egyed egy altruista döntést hoz a másik egyed javára, ezt nevezik a Hamilton-szabálynak [15].

A rokonszelekció háttérében tulajdonképpen a hatékonyan terjedő "önző gének" állnak [16, 17], melyek az altruista viselkedés következtében nagyobb eséllyel élnek túl és maradnak fent. Számos esetben sikerült igazolni, hogy a fajon belüli önzetlenség, segítő viselkedés valóban magyarázható rokonszelekció által [18, 19]. Az elmélet azonban nem magyarázza a nem rokon vagy kis rokonságban lévő egyedek közti kooperációt. Ilyen esetekben más magyarázó mechanizmusokra van szükség.

A rokonszelekció működésére kiváló példával szolgálnak az államalkotó euszociális rovarfajok, ahol a dolgozók és a királynő között a rokonsági fok (r) rendkívül magas értékeket vesz fel [20].

2. Közvetlen kölcsönösség

Közvetlen kölcsönösség [21] esetében páros interakciót tételezünk fel az egyedek között. Az egyedek az interakció alkalmával választhatnak a kooperáció és a csalás között. Feltételezzük, hogy az egyik egyed altruista akciója a másik számára előnyös és fordítva. Így mindkét fél számára a legoptimálisabb kimenetel, ha a másik fél kooperál és önmaga nem, ennél eggyel kevésbé ideális kimenetel, ha mindketten kooperálnak. Továbbá a kölcsönös csalás rosszabb a kölcsönös kooperációnál, de a legrosszabb, ha az egyed kooperál és társa nem. A szituációt a 2. ábrán bemutatott táblázat foglalja össze egy számpélda segítségével. Játékelméletben ezt a felállást rabok dilemmájának hívják. Ha a játékot sokszor egymás után játsszák a játékosok, akkor pedig iterált rabok dilemmájáról beszélünk. Míg, ha két egyed csupán egyszer találkozik egy rabok

dilemmája játékban, akkor az önző stratégia lesz az evolúciósan stabil, addig a kooperációs szint stabilizálódhat ismételt találkozások során, ha annak az esélye, hogy a két egyed ismét interakcióba kerül egymással (v) és a nyereség szorzata nagyobb, mint a költség ($vb > c$).

I. Egyed stratégiája

		K	D
II. Egyed stratégiája	K	3 / 3	1 / 4
	D	4 / 1	2 / 2

2. ábra: A számok pontszámokat jelölnek a különböző kimenetek esetében (1: legrosszabb kimenetel, 4: legjobb kimenetel).

Az táblázatból látható, hogy bármit választ az I. egyed, a II. egyed a D stratégiával mindig jobban jár és fordítva: bármit választ a II. egyed, az első egyed jobban jár ha a defektál. Ha mindkét fél racionális, akkor mindketten a D stratégiát választják, tehát ez lesz az evolúciós végállapot, annak ellenére, hogy a kölcsönös kooperálással jobban járnának mindketten, mint a kölcsönös csalással.

Robert Axelrod az 1980-as években egy számítógépes versenyt hirdetett az iterált rabok dilemmája játék hatékony stratégiáinak a feltérképezésére. A versenyzőknek egy-egy algoritmust kellett beküldeniük. A különböző algoritmusok 200 körig játszották egymással ezt a sokmenetes kétszemélyes játékot (a pályázók előre nem tudták a körök számát), a verseny során minden algoritmus mindegyik másikkal játszott. A verseny győztese az lett, aki a legvégén a legmagasabb összpontszámmal rendelkezett (a pontokat a fenti táblázat alapján kapták). A győztes stratégiával játszó algoritmus beküldője Anatol Rapoport volt. Ő fedezte fel először, hogy ebből a játszából akkor kerül ki a legjobban egy résztvevő fél, ha egy egyszerű kooperatív stratégiát követ, az úgy nevezett „szemet szemért” (angolul: tit-for-tat) stratégiát: az egyed az első körben kooperációval indít, majd a következő körökben lemásolja az ellenfele előző lépését

[22]. Azok a populációk, ahol minden egyed eszerint viselkedik védettek a csalókkal szemben. A stratégiának van azonban egy gyenge pontja, a természet sztochaszticizmusából adódó véletlen defekciót nem tudja korrigálni és a résztvevők beleragadnak a kölcsönös kizsákmányolásba: az egyik egyed csal, a másik egyed kooperál, a következő körben fordítva [23].

Ezért egy kevésbé merev stratégiát próbáltak meg kidolgozni. Később így fedezték fel az „engedékeny szemet szemért” (generous tit-for-tat) stratégiát. Ez esetben a résztvevő egyed néha soron kívül is hajlandó kooperálni, tehát akkor is, ha a másik fél előző lépése defekció volt [24].

Később kiderült, hogy egy még rafináltabb stratégia az engedékeny szemet szemért stratégiánál is hatékonyabb, ez az úgynevezett „nyer-marad, veszít-vált” (win-stay, lose-shift) stratégia. Ilyenkor az egyed nem csak az ellenfél, hanem a korábbi saját stratégiáját is számontartja. A lényege, hogy ha az előző körben az egyed jól járt (3 vagy 4 pontot kapott a táblázat alapján), akkor a következő körben is ezt a stratégiát fogja választani, ha az egyed rosszul járt, akkor stratégiát vált. Kiderült, hogy a „nyer-marad, veszít-vált” stratégia robusztusabb a „szemet szemért” stratégiánál. Egy nagyrészt defektorokból álló populációban a „szemet szemért” stratégia hatékonyabb a kooperáció elterjesztésében, a „nyer-marad, veszít-vált stratégia” jobb a kooperáció fenntartásában. [25, 26]

A természetben például guppiknál (*Poecilia reticulata*) figyelték meg a „szemet szemért” stratégia hatékony alkalmazását [27].

3. Közvetett kölcsönösség

A közvetett kölcsönösség egyszerűbb formái megfigyelhetők néhány szociális állatfajnál is [28], de legjelentősebb szerepe az emberi kooperációban van. Szintén páros interakciókat feltételezünk, viszont a felek nem tudják kölcsönösen segíteni egymást. Csak az egyik fél van olyan helyzetben, hogy segíti tud a másikon, ő dönt, hogy segítséget nyújt, kooperál-e vagy nem. Az interakciót a populáció egy része is figyelemmel kíséri. Ha egy egyed jó hírnevet szerez magának, vagyis a populáció tagjai azt tapasztalják, hogy egy egyed sokszor segít másokon, akkor nagyobb valószínűséggel fognak a későbbiekben neki segíteni fordított szituációban. A kooperációs befektetés ezáltal egy idő múlva meg tud térülni, így az egyednek érdemes

kooperálnia. Ennek természetesen feltétele, hogy az interakciókat lássák a többiek, helyesen értelmezzék azt, és meg is tudják jegyezni, hogy ki segítő és a ki önző [29]. A kooperáció evolúciósan stabil állapot lesz közvetett kölcsönösség esetén is, ha annak az esélye (q), hogy a segítő egyed jó hírnevet szerez magának a kooperáció által és a nyereség szorzata nagyobb, mint a befektetés ($qb > c$).

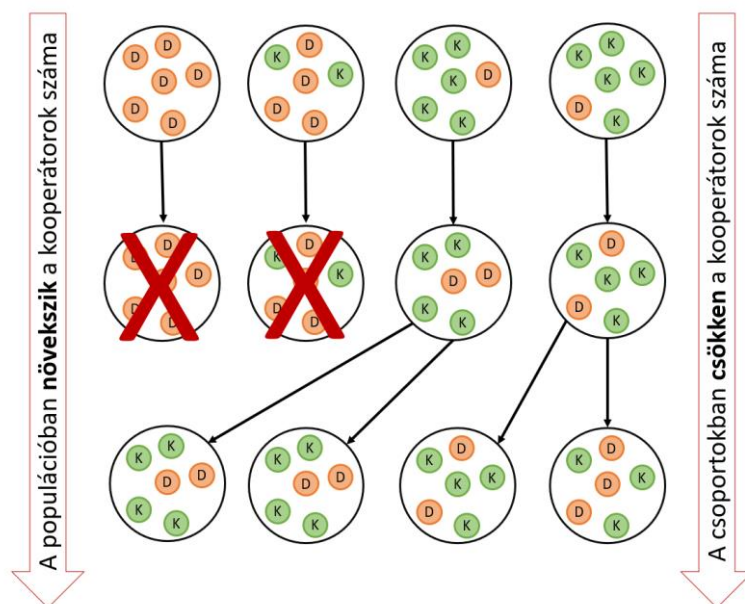
4. Kölcsönösségi hálózatok

Az eddigi esetekben egy jól kevert populációt feltételeztünk, amiben minden egyed egyforma eséllyel kerül interakcióba minden másik egyeddel, de a valódi populációkban ez sokszor nem teljesül. A kölcsönösségi hálózatokban [30] az egyedek tartós, térbeli vagy szociális kapcsolati hálójá segíti a kooperáció terjedését és fennmaradását. A kooperátorok révén létrejött nyereségből csak a szomszédjaik részesülnek. Ezekben a hálózatokban a kooperátorokból egymást segítő klaszterek alakulhatnak ki [31]. Kimutatható, hogy ez a mechanizmus akkor működik hatékonyan, ha a nyereség nagyobb, mint a költség és a szomszédok számának (l) szorzata ($b > cl$).

Kölcsönösségi hálózatok kialakulásával magyarázható a kooperáció több főemlős faj esetében is [32].

5. Csoportszelekció (több szintű szelekció)

A csoport- vagy több szintű-szelekció [33, 34, 35] szintén általánosan elfogadott mechanizmus, mely hatékonyan segíti a kooperátorok terjedését. Az egyedek ilyenkor a populáción belül kisebb csoportokra bomlanak. Ezekben az esetekben a szelekció nem csupán az egyedekre, hanem az ezek feletti szerveződési szintekre, a csoportokra is hat. Ennek következtében, a csoportokon belül továbbra is érvényesülni fog a defektorok előnye, viszont a több kooperátorral rendelkező csoport előnyben lesz azokhoz képest, ahol nincs, vagy csak kevés kooperátor van. Az egyedekre így két ellentétes irányú kiválogatódás hat, az egyik egyed szinten, a másik csoport szinten, ezért ezt a jelenséget több szintű szelekciónak is hívják. A csoport szelekció akkor tudja a kooperátorokat fenntartani, ha $(b/c) > 1 + (n/m)$, ahol n a csoportot alkotó egyedek száma, m pedig a csoportok száma. A csoport szelekció mechanizmusát a 3. ábra mutatja be.

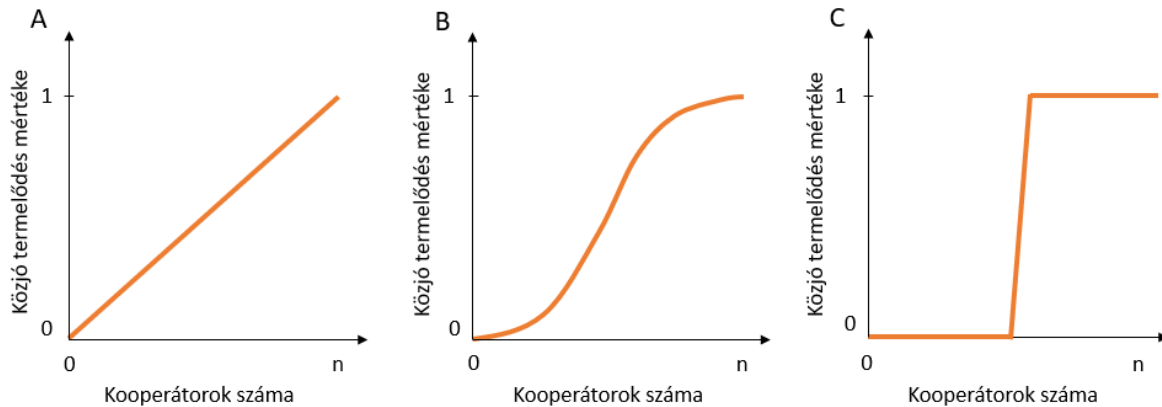


3. ábra: A csoportszelekció szemléltetése

Csoportszelekció segíti a kooperáció fennmaradását például a kaliforniai aratóhangyáknál (*Pogonomyrmex californicus*) [36].

A biológiai jelenségek modellezése fontos ahhoz, hogy egy-egy folyamatot jobban megismerhessünk és megértsünk. Így van ez a kooperáció evolúciós háttérének probléma körével is. Modellek segítségével olyan folyamatok részletes megismerésére is lehetőség nyílik, amelyek kísérletes vizsgálata nehezen kivitelezhető.

A közjavak játéka modellben általában azt teszik fel, hogy a közjavak mennyisége a kooperátorok számának lineáris függvénye. A természetes populációkban azonban sokkal gyakoribbak a nem-lineáris közjó dilemmák. A nyereség a kooperátorok függvényében egy logisztikus görbével jellemezve sok esetben jobban leképezi a valóságot. A logisztikus görbe pedig jól közelíthető egy lépcsős függvénnyel [37], ami a probléma kezelhetőségét segíti. Az 4. ábra szemlélteti a különböző összefüggéseket.



4. ábra: Az A ábra egy lineáris összefüggést ábrázol a kooperátorok száma és a közjó termelődés mértéke között, a B ábra egy logisztikus összefüggést ábrázol, a C ábra egy lépcsős függvényt: közjó csak egy bizonyos kooperátor szám felett termelődik.

A dolgozatban, olyan nemlineáris közjó játékok modelljét vizsgáljuk, ahol a közjó csak akkor termelődik, ha az egymással interakcióba lépő egyedek (n) között a kooperátorok száma eléri egy előre meghatározott számot (k) (4./C ábra). A közjavak játékanak ez a modellje az önkéntesek dilemmája [38] néven terjedt el a szakirodalomban. A modellben legalább k egyednek önkénteskednie (kooperálnia) kell a közjó létrejöttéhez. A közjó minden egyed fitnessét növeli, míg a kooperáció költsége a kooperáló egyed fitnessét a közjó létrejöttétől függetlenül csökkenti. Az ismertetett helyzetet az 5. ábrán bemutatott táblázat (kifizetési mátrix) szemlélteti.

	K egyed fitnessze	D egyed fitnessze
Ha van elég kooperátor a kölcsönhatásban	1 - c	1
Ha nincs elég kooperátor a kölcsönhatásban	0 - c	0

5. ábra: Az egyedek fitnessze attól függően, hogy az interakcióban, amelyben résznek vesz van-e elegendő kooperátor a közjó létrejöttéhez. A táblázatban c a kooperáció költsége, amit a kooperátorok mindenképp elszenvednek, akár létrejön a közös nyereség akár nem. A defektorok minden esetben magasabb fitnessszel rendelkeznek a kooperátorokhoz képest.

Ha csak egy önkéntesre van szükség a csoportban ($k = 1$) és a résztvevők közül senki nem kooperál, akkor minden egyed nyeresége 0, ez esetben valamelyik egyednek jobban megéri a

kooperációt választania (feltéve, hogy $b=1$ és $1 - c > 0$), viszont jobban járna, ha valaki más kooperálna helyette, hisz, ha önmaga kooperál fitnesze $1-c$ lenne, ha más kooperálna akkor 1 .

Sok biológiai szituációban egynél több egyed kell, hogy kooperáljon ahhoz, hogy létrejöjjön egy közös nyereség. Ez esetben, ha a kooperátorok száma nem éri el a szükséges számot, akkor az önkéntes kooperátorok elszenvedik a kooperációs költséget, nyereség viszont senkinek nem jár. Általánosságban: ha az egyed környezetében $k - 1$ kooperátor található, akkor az egyed a kooperatív stratégia választásával közvetlenül növeli a saját fitneszét (ha kooperál a fitnesze $1 - c$, ha nem kooperál 0), viszont, ha az egyed környezetében kevesebb, mint $k-1$ kooperátor található a kooperátor stratégia választása csak tovább csökkenti az egyed fitneszét (ha kooperál a fitnesze $-c$, ha nem kooperál 0), itt is jobban járna viszont, ha valaki más kooperálna helyette. A helyzet ugyanaz, mint a rabok dilemmájánál, a csaló mindig jobban jár.

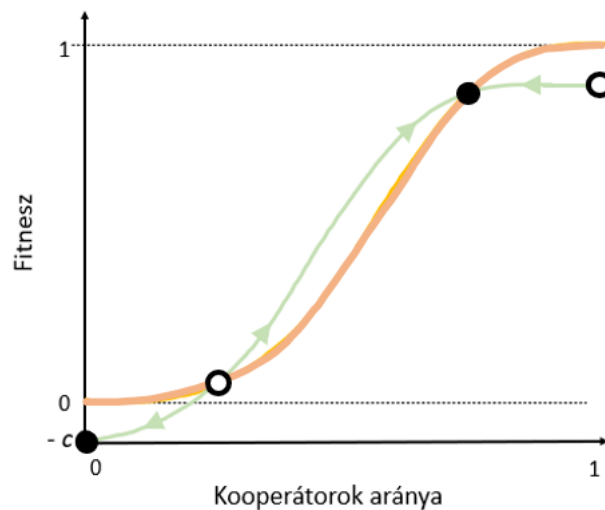
A 6. ábra viszont azt mutatja be, hogy ha a populáció egy fázisban csoportokra bomlik, melyekben az egyedek függetlenül hatnak kölcsön, akkor a kooperátorok átlagosan több kooperátorral vannak együtt, mint a defektorok. Ennek hatására, ha minden egyes csoportban az adott csoportban lévő defektorok jobban is járnak, összességében a kooperátoroknak lehet nagyobb a fitneszük, főleg, ha viszonylag kevés kooperátor van.

		Az egyed stratégiája	
		K	D
Az egyed környezetében található kooperátorok száma	$< (k-1)$	- c	0
	$= (k-1)$	1 - c	0
	$> (k-1)$	1 - c	1

6. ábra: Az egyed fitnesze, stratégiájától és környezetében található kooperátorok számától függően. Az ábrán pirossal van bekarikázva az az eset, amikor egy adott környezetben a kooperáló egyed jobban jár, mert azzal, hogy ő maga kooperál egy kritikus szint fölé emeli a kooperáló egyedek számát.

Nem-lineáris közjő dilemmák esetén matematikai módszerekkel megmutatható [39], hogy a modellben a kooperátorok és a defektorok stabilan együtt élnek, ha a kooperáció költsége kisebb egy kritikus értéknél. Az is megmutatható, hogy valójában két stabil és instabil fixpontja van a dinamikának (8. ábra). A nagyobb kooperátor gyakorisághoz tartozó stabil fixpont az,

amelyben a defektorok és a kooperátorok hosszú távon fennmaradnak egymás mellett. Az alacsonyabb kooperátor gyakorisághoz tartozó fixpont instabil. Azaz, ha ez alá az érték alá csökken a kooperátorok aránya, akkor a defektorok kiszorítják a kooperátorokat. Ha $k = 1$ nincsen belső instabil fixpont, hiszen, ha egy egyed is elegendő a közjó létrejöttéhez sose megy kárba a kooperációs befektetés. Ha a kezdeti kooperátor gyakoriság az instabil fixpont felett van a modellben, a kooperátorok aránya a stabil fixpont felé fog elmozdulni (7.ábra).



7. ábra: A kooperátorok (zöld vonal) és defektorok (narancssárga vonal) fitnessze a kooperátorok populációbeli arányának függvényében. A teli körök jelzik a stabil fixpontokat, az üresek az instabil fixpontokat. A kooperátorok görbéje c -vel van lefelé elcsúsztatva és $1/n$ -nel balra, mert a kooperátoroknak eggyel kevesebb rajtuk kívül álló kooperátorra van szükségük a populációban, hiszen ők maguk is kooperátorok. Ha a kooperátorok aránya a két instabil fixpont között van az arány a köztes fixpontba tart.

Célkitűzés

A biológiai jelenségek modellezése fontos ahhoz, hogy egy-egy folyamatot jobban megismerhessünk és megértsünk. Így van ez a kooperáció evolúciós hátterének probléma körével is. Modellek segítségével olyan folyamatok részletes megértésére is lehetőség nyílik, amelyek kísérletes vizsgálata nehezen kivitelezhető.

A kutatás célja az volt, hogy numerikus szimulációkkal alátámasszam, hogy ellentmondásossága ellenére a kooperáció fent tud maradni a korábban feltárt kooperációt segítő mechanizmusok (rokonszelekció, kölcsönösség, aggregáció, többszintű kiválogatódás)

nélkül is. A szakdolgozatomban az önkéntesek dilemmája modellt vizsgáltam, melyben különböző paraméterek mellett kerestem a populációkban a köztes stabil fixpontot, ahol a kooperátorok és defektorok együttélése hosszútávon fennmarad.

A dilemmát két olyan numerikus modellel vizsgáltam, ahol semmilyen csoportképződés nincs, csupán az egyedek lokális kölcsönhatása az, ami segíti a kooperáció terjedését. A második modellnek több változatát is elkészítettem, hogy megvizsgáljam a természetes populációkban mindig jelenlévő különböző sztochasztikus hatások (populáció denzitásának változatossága, egyedek fenotípusos plaszticitása) milyen befolyással bírnak a létrejövő egyensúlyra.

Marco Archetti és Scheuring István egy hasonló problémát vizsgáltak analitikus módszerekkel 2011-es cikkükben[39]. Ebben a modellben végtelen nagy populációkat vizsgáltak, végtelen sok azonos n méretű csoporttal. Ez a modell tehát tulajdonképpen egy többszintű szelekciót feltételez. A szakdolgozatom legfőbb kérdése, hogy lehetséges-e a kooperátorok terjedése és fennmaradása akkor, ha ez a többszintű szelekció közvetlenül nem érhető tetten.

A numerikus eredményeimet az általuk korábban meghatározott analitikus eredményekkel összehasonlítottam össze.

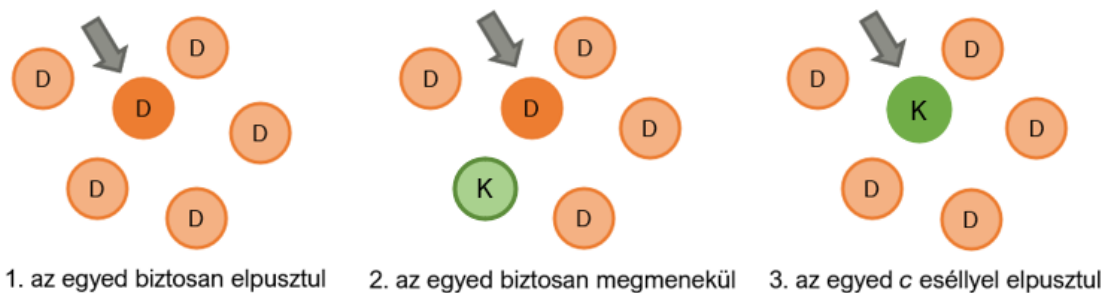
Módszerek

I. modell

Az első modellben a ragadozójelző, mint egy kooperatív/altruista viselkedés stabilitását vizsgáltam. A populációban kooperátor és defektor egyedek keverednek, a kooperátorok aránya a kezdeti a populációban 50%. A populációt ragadozók fenyegetik, a kooperátor egyed valamilyen őrszolgálatot teljesít, ami tőle időt és energiát igényel. Az őrszem ezáltal hátrányban van a társaival szemben, viszont, ha egyikőjük se figyelné és jelezné a ragadozó közeledtét mindannyian veszélyben lennének. Az egyedek csak az aktuális szomszédjaikkal vannak interakcióban, azaz a figyelmeztető jelzést csak a jelző közelében lévő egyedek hallják. Legyen a populáció mérete 2000 egyed, és tegyük fel, hogy az egyedek folyamatosan keverednek a populációban, így az aktuális szomszédok mindig mások, a szomszédok összetétele folyamatosan változik. Ha a ragadozó kiszemel egy egyedet, és a kiszemelt egyed szomszédjai között nincs egy kooperátor (őrszem) egyed sem, akkor a kiszemelt egyedet a ragadozó elkapja és megeszi. Ha az egyed környezetében van kooperátor, akkor az egyed biztosan megmenekül, mert az őrszem idejében figyelmezteti a veszélyre. Ha a ragadozó magát a kooperátort szemeli ki, akkor $0 < c < 1$ (a kooperálás költsége) eséllyel fogja tudni elkapni. Ez akkor is érvényes, ha a szomszédjai között van másik kooperátor is. Biológiaiilag ezt lehet úgy

értelmezni, hogy az egyed például elfárad az őrszolgálat teljesítése közben, így kevésbé tud menekülni, vagy a többiek riasztása hátráltatja a menekülésben.

A kooperátorok arányát a populációban mindig egy-egy generáció végén számoltam össze, egy generáció addig tart, míg a ragadozó átlagosan minden egyedet kiszemel egyszer. Ez azt jelenti, hogy 2000 próbálkozás történik a ragadozó részéről (sikeresek és sikertelenek is), lehetséges, hogy ugyanazt az egyedet többször szemeli ki és van amelyiket egyszer sem. A 8. ábra szemlélteti a modell működését. Az elpusztult egyed helyére az aktuális arányok által meghatározott valószínűségben kerül kooperátor vagy defektor utód. Ha a populáció 10%-a kooperátor, a megüresedett helyre 0,1 valószínűséggel kerül egy kooperátor egyed utódja és 0,9 valószínűséggel nem kooperáló egyed. Az utódok mindig a szülő stratégiájával rendelkeznek.



8. ábra: Az I. modell szemléltetése: a ragadozó a szürke nyíllal jelzett egyedet szemeli ki, a K-val jelölt egyedek kooperátorok, a D-vel jelölt egyedek defektorok.

A kooperátorok arányának változását a populációban két paraméter mentén vizsgáltam: a kooperáció költségének (c) és a kölcsönható egyedek számának ($n = a$ kiszemelt egyed és a szomszédjai) függvényében, $n = 6$ esetén.

II. modell

A második modellben azt vizsgáltam, hogy hogyan tud stabilan fennmaradni a kooperáció, hogyha egy meghatározott számú kooperátornak (k) részt kell vennie a kölcsönhatásban, ahhoz, hogy létrejöjjön a közjó, ami az interakcióban részt vevő összes egyednek jó, az összes egyed fitnessét növeli. A populáció hasonlóan épül fel, mint az előző modellben, 2000 egyedből áll, kooperátor és defektor keverednek egymással. Az egyedek szomszédsága itt is folyamatosan változik, nincs olyan fázis, amikor csoportosulások lennének. Az egyedek mindig az aktuális szomszédjaikkal vannak kapcsolatban, kölcsönhatásban. Az egyedek fitnessét (w) az határozza meg, hogy van-e elegendő kooperátor abban az interakcióban, amelyben ő részt vesz,

illetve, hogy önmaga kooperátor-e. Mivel az egyed szomszédjai folyamatosan változnak, ez mindig attól függ van-e az adott pillanatban elég kooperátor a közelében. Ha az egyed nem kooperál, de a környezetében van elegendő mennyiségű kooperátor, akkor a fitnessze 1, ha nincs akkor 0. Ha az egyed kooperál és van elegendő kooperátor a kölcsönhatásban akkor a fitnessze $1-c$, ha nincs akkor $0-c$.

Ez biológiai környezetben úgy lehet elképzelni, hogy például egy baktérium közösségben az egyik egyed olyan enzimet termel, amely segíti a baktériumok tápanyag felvételét. Az enzim előállítása költséges, de jelenléte minden baktérium számára hasznos.

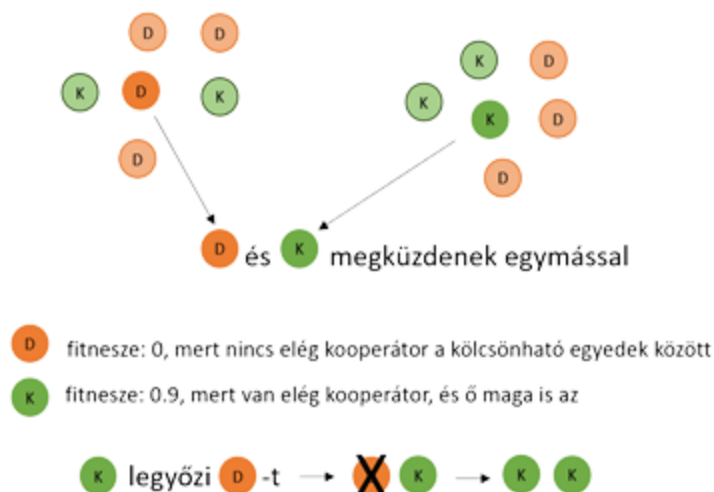
A populációban a szelekciós folyamat a következő: véletlenszerűen kiválasztunk két egyedet melyek megküzdenek egymással. A fitnesszeik befolyásolják a nyeresi esélyeiket, egyik egyed p , másik egyed $1-p$ valószínűséggel győz, p kiszámítása:

$$p = \frac{1}{2} + \frac{s}{2} \cdot \frac{w_1 - w_2}{\Delta w_{max}}$$

A képletben w_1 és w_2 a két kiválasztott egyed aktuális fitnessze, Δw_{max} pedig a lehetséges legnagyobb fitness különbség ($1 + c$), ami akkor jöhet létre, ha az egyik megküzdő fél kooperátor, de a környezetében nincs elegendő kooperátor a közös fitness nyereség létrejöttéhez (tehát a fitnessze $0 - c$), a másik egyed viszont defektor egy olyan kölcsönhatából, ahol létrejött a közjó (tehát a fitnessze 1). A képletben s a szelekciós nyomás, ami 0 és 1 között lehet, ha 0 akkor mindkét egyed nyeresi esélye 0,5 lenne, azaz véletlenszerűen egyik vagy másik egyed nyeri a versengést. Ha $s = 1$, akkor maximális fitness különbség esetén a magasabb fitnessszel rendelkező egyed biztosan legyőzné a másik egyedet. A szimulációk során $s = 0,6$ volt, ami egy közepesen erős szelekciót jelent.

A kooperátorok kiindulási aránya a populációban itt is 50%. A kooperátorok arányát a populációban mindig egy-egy generáció végén számoltam össze, egy generáció addig tart, míg annyi megküzdés nem történik a populáción belül, hogy átlagosan minden egyed egyszer sorra kerüljön (tehát 1000 megküzdés van generációnként). Ez azt jelenti, hogy lehet, hogy valamelyik egyed többször is sorra kerül, lehet, hogy van amelyik egyszer sem.

A kooperátorok arányának alakulását 2 paraméter mellett vizsgáltam: a kölcsönható egyedek számának (n) és a kölcsönhatásban szükséges kooperátorok számának (k) függvényében. A modell működését a 9. ábra szemlélteti.



9. ábra: A dinamikai folyamat szemléltetése, $n = 6$, $k = 3$ és $c = 0.1$ paraméterek mellett. A D-vel jelölt, narancssárga körök jelképezik a defektorokat, a K-val jelölt, zöld körök a kooperátorokat.

A legyőzött egyed helyét a győztes utódja veszi át a populációban, az utód a szülő stratégiájával rendelkezik. A populációkat a 300-ik generációig vizsgáltuk, tapasztalataink alapján addigra minden esetben kialakult már az egyensúly. Ezt úgy ellenőriztem, hogy összehasonlítottam az utolsó száz generáció átlagát az utolsó előtti száz generáció átlagával.

Ennek a modellnek több változatát is megvizsgáltam.

II.a modell

Megvizsgáltam, hogy milyen hatással van az egyensúlyra a kölcsönható egyedek számának (n) fluktuációja. Ez azt jelenti, hogy a modellnek ebben a verziójában nem mindig ugyanannyi szomszédja volt az egyedeknek a keveredés folyamán. Az egymással kölcsönható egyedek számát (n) biológiai értelmezésben a populáció denzitásának egyfajta mérőszámának is tekinthetjük. Minél sűrűbb a populáció annál több egyed tud egymással interakcióba lépni. A természetben ritka, hogy a populáció sűrűsége teljesen homogén legyen. A fluktuáció úgy lett beépítve a modellbe, hogy az egymással kölcsönható egyedek száma egy intervallumból lett kisorsolva. A fluktuáció hatását úgy mértem, hogy először lefuttattam a modellt egy fix n paraméter mellett (amely $n = 12$ volt), majd egyre tágabb $[n-l, n+l]$ intervallumokkal ($l = 1, 2, \dots, 9$).

II.b modell

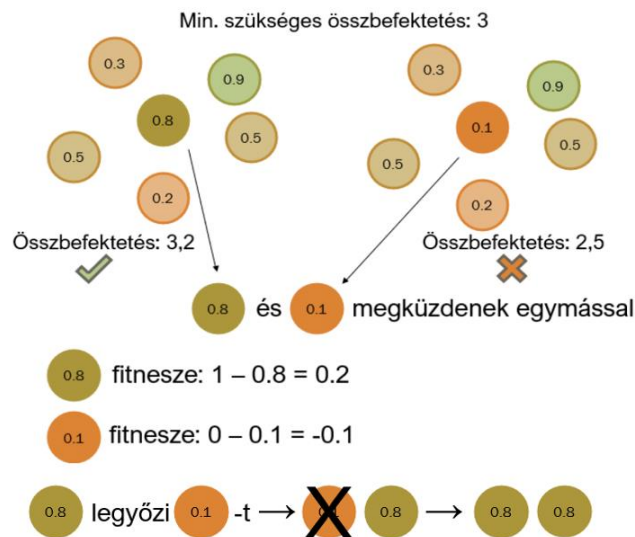
Vizsgáltam azt is, hogy a költség fluktuációja milyen hatással van a modellre. Ebben az esetben a kooperáció nem minden egyed számára volt ugyanannyira költséges. Ezt úgy vizsgáltam,

hogy a költség először egy fix érték volt, mint a kiindulási modellben, majd minden futtatás alkalmával egyre szélesebb intervallumból lett az egyedekhez egy költség érték sorsolva. Ebben a modellben a költség nem egy öröklődő paraméter, mint az egyedek fenotípusos plaszticitása értelmezhető, a fluktuációt a környezeti hatások okozzák.

Fluktuáló költség esetén a feljebb leírt képletben $\Delta w_{max} = 1 + c_m$, ahol c_m az összehasonlításban szereplő két egyed közül költségei közül a magasabb.

II.c modell

A második modell utolsó variációjában nem kooperátorok és defektorok voltak a populációban, hanem minden egyedhez egy kooperációs hajlandóság volt sorsolva. A kölcsönhatásban lévő egyedek akkor kapták meg a fitnesszöbbletet jelentő közjót, ha az interakcióban az egyedek kooperációs hajlandóságának összege nagyobb volt egy meghatározott szintnél. A modell működését a 10. ábra szemlélteti.



10. ábra: A II.c modell működésének szemléltetése

A II.b modellhez hasonlóan itt is különböző költséget jelent a kooperáció az egyedek számára, de különbség, hogy az előző modellben az egyedek vagy kooperálnak vagy nem és a kooperátorok számának kell elérnie egy megadott mennyiséget, míg ebben a modellben minden egyed kooperál valamennyire, befektet valamennyit (a kooperációs befektetés megegyezik az adott egyed által vállalt költséggel) és az összbefektetésének kell elérnie egy bizonyos szintet ahhoz, hogy a közjó létrejöjjön. Továbbá különbség, hogy az előző modellben a nyereség független a kooperáció költségétől, itt viszont $c = b$. Az előző modellben a költség mértéke nem öröklődött itt viszont igen: a győztes utódja veszi át a vesztes helyét a

populációban, az utód a szülő kooperációs hajlandósága ± 0.05 -ös kooperációs hajlandósággal rendelkezik.

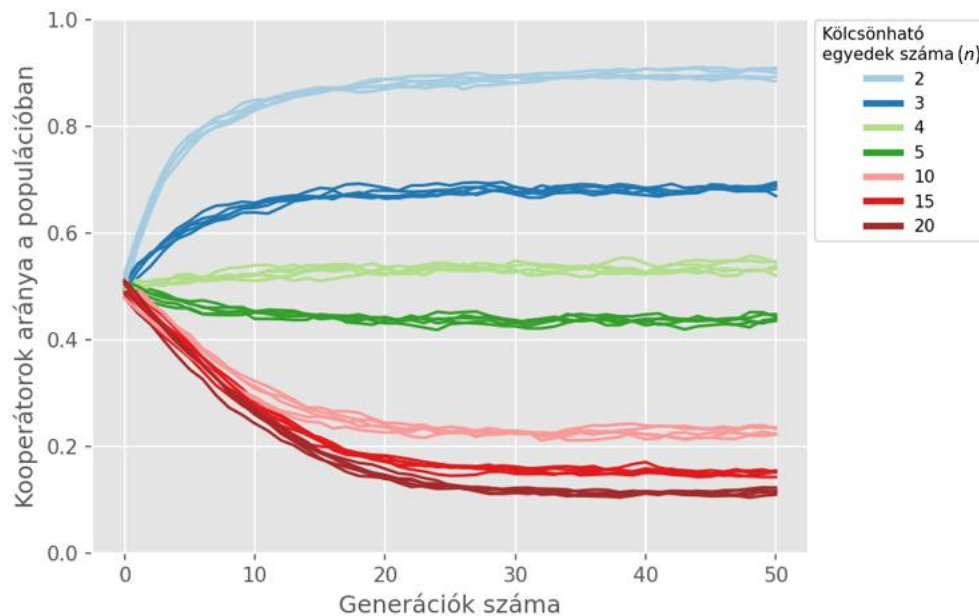
A vizsgált kooperációs dilemmát Python programnyelven [40] modelleztem. A modellek kódja az alábbi linken elérhető:

https://colab.research.google.com/drive/1eQFWjKLuMdt694jNiM_NaR_3WLlg_4W5?usp=s_haring

Eredmények

I. Modell eredményei

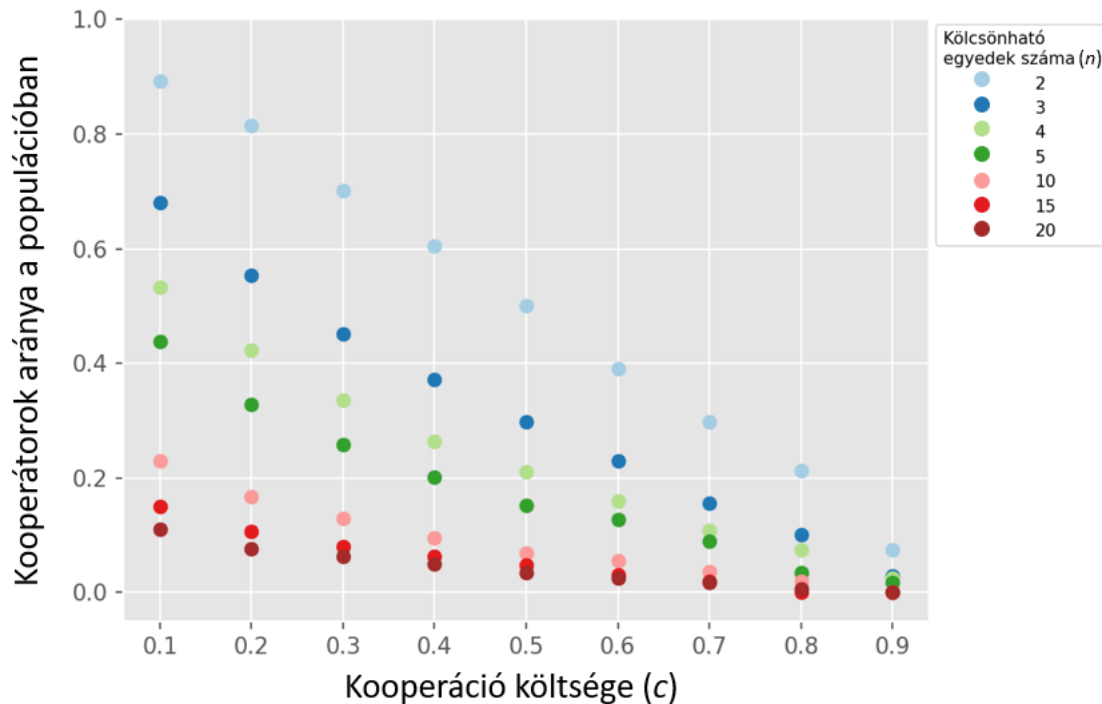
Az első modellben vizsgáltam, hogy az interakcióban részt vevő egyedek száma hogyan befolyásolja az egyensúly kialakulását, $N = 2000$ és $c = 0,1$ mellett. A 11. ábrán látható, hogy a generációk során hogyan változott a kooperátorok aránya a populációkban, különböző kölcsönható egyedszám mellett. A kiindulási kooperátor arány minden esetben 0,5 volt. Jól látható, hogy a kooperátorok aránya körülbelül a 30-ik generáció után már egy pont körül ingadozik. Az ábrán minden paraméterbeállítás mellett 5 futtatás van ábrázolva.



11. ábra: A kooperátorok aránya a populációban a generáció során, különböző kölcsönható egyedszám mellett.

Ezután azt vizsgáltam, hogy a költség növelésével hogyan változik meg az egyensúly a kooperációban. Az 12. ábra mutatja be az eredményeket, ahol egy-egy pont a különböző

paraméter beállítások melletti futtatások 50. generációtól 70. generációig tartó kooperátor arányát jelöli. Az ötvenedik és hetvenedik generáció között a kooperátorok aránya már egy fixpont körül ingadozik a populációban, ennek a pontnak a minél pontosabb meghatározásához átlagoltam ennek a húsz generációnak a kooperátor arányát.



12. ábra: A költség növekedésével a kooperátorok aránya lecsökkent a populációban, habár az ábrán nem látható jól, de csak az egyik esetben szorították ki teljesen a kooperátorokat a defektorok, $c = 0.9$ és $n = 20$ esetén.

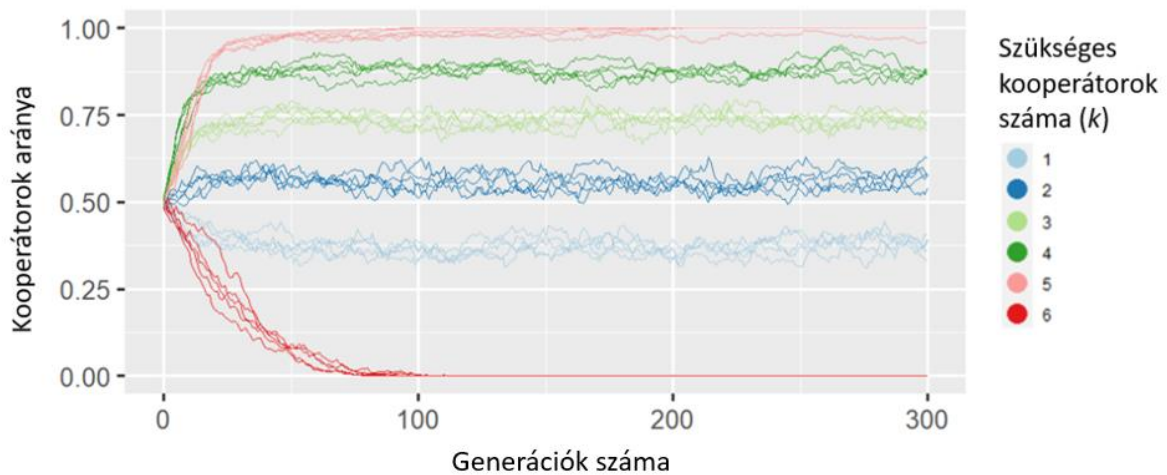
II. Modell eredményei

A második modellben először azt néztem meg, hogy a szükséges kooperátor szám (k) hogyan alakítja az egyensúly létrejöttét a populációban, $n = 6$, $c = 0,1$, $N = 2000$, $s = 0,6$ paraméterek mellett. Az I. és II. modell egyensúlyi gyakoriságai megegyeznek, ha a II. modellben a szükséges kooperátor szám egy, $k = 1$ (természetesen azonos költség és kölcsönható egyedszám mellett).

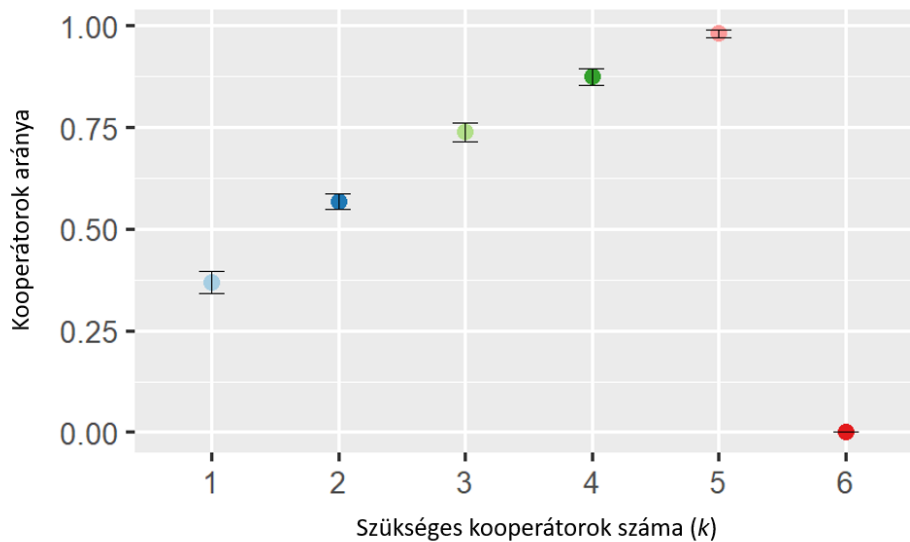
Magas költség értékek mellett, a defektorok sok esetben hamar kiszorították a kooperátorokat, ha egynél több kooperátor kellett a közjó termelődéséhez, így ezt a modellt csak $c = 0.1$ paraméter beállítás mellett vizsgáltam.

A 13. ábrán látható a kooperátorok arányának változása a generációk során, különböző szükséges minimum kooperátor szám (k) mellett. Látható, hogy a stabil egyensúly a 200-ik

generációra minden esetben beáll. A 14. ábrán az utolsó száz generációban megfigyelt kooperátor gyakoriság átlaga és szórása van ábrázolva.



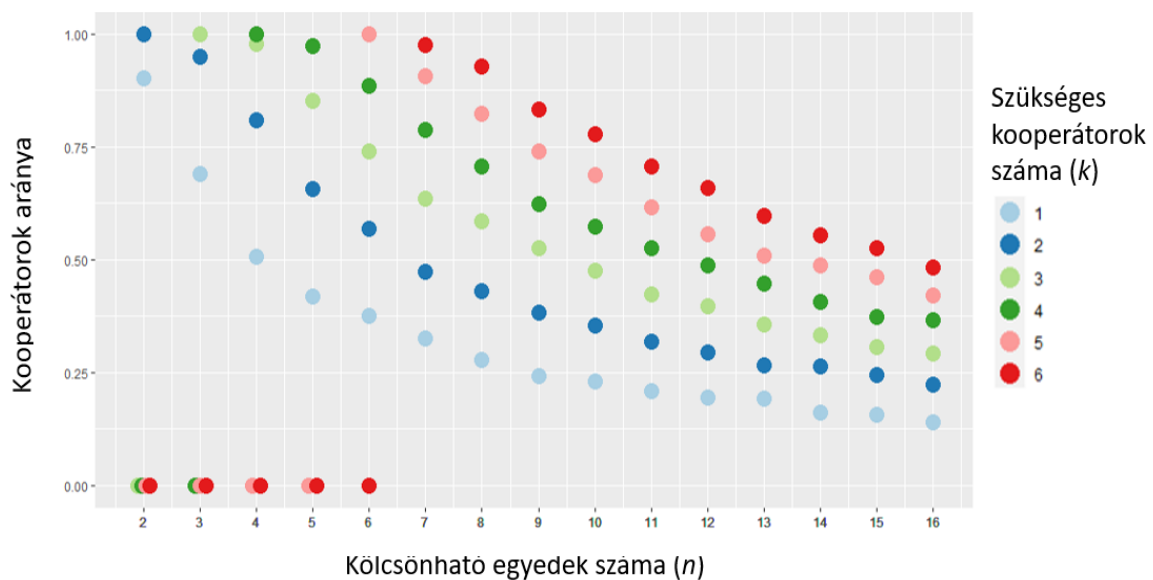
13. ábra: A kooperátorok arányának változása a generációk során, különböző szükséges kooperátor szám (k) mellett, $c = 0,1$, $N = 2000$, $s = 0,6$, $n = 6$.



14. ábra: A kooperátor gyakoriságok átlaga és szórása a 200.-tól a 300. generációig, a szükséges kooperátor szám (k) függvényében, $c = 0,1$, $N = 2000$, $s = 0,6$, $n = 6$ mellett.

A két modell eredménye alapján kimondható, hogy ha $k < n$, akkor a kooperátorok bármilyen aggregációja és akár időleges csoportosulása nélkül is együtt élnek a kooperátorok a defektorokkal. A k küszöb paraméter növelésével növekszik a kooperátorok egyensúlyi gyakorisága, viszont $k = 6 = n$ esetnél a szükséges kooperátor szám túl magasnak bizonyult, így nem tudott kialakulni stabil egyensúly a kooperátorok és defektorok között.

Ezután azt vizsgáltam, hogy az interakciókban részt vevő egyedek száma milyen hatással van a kooperátorok egyensúlyi gyakoriságára. A vizsgálatot a következő paraméterek mellett végeztük el: $c = 0,1$, $N = 2000$, $s = 0,6$. volt. A 15. ábrán láthatóak az eredmények. Az y tengelyen az utolsó 100 generációban megfigyelt kooperátor arány átlaga van.



15. ábra: A kooperátorok aránya az egyensúlyi állapotban, a kölcsönható egyedek számának (n) függvényében, különböző k paraméterek mellett, $c = 0,1$, $N = 2000$, $s = 0,6$

Jól látható, hogy a kölcsönható egyedek számának növelése minden esetben csökkenti a kooperátorok arányát az egyensúlyban, mert a kölcsönható egyedek között arányaiban kevesebb kooperátorra van szükség. A közös haszon létrejöttéhez szükséges kooperátorok számának növelésével növekszik a kooperációs szint a populációban, kivéve, ha a kölcsönható egyedek száma kevesebb, mint a szükséges kooperátor szám, ekkor nyilvánvalóan nem fog tudni a kooperáció fennmaradni. Ha $n = k$ az összes résztvevő egyednek kooperálnia kell a kölcsönhatásban, ahhoz, hogy létrejöjjön a nyereség. Annak a valószínűsége, hogy a véletlenszerűen egymás közelébe kerülő egyedek mindegyike K stratégiával rendelkezzen:

$0,5^n$, érthető tehát, hogy ennek esélye a n növekedésével csökken, ezért szorították ki a defektorok a kooperátorokat $n = k = 5$ és $n = k = 6$ esetében.

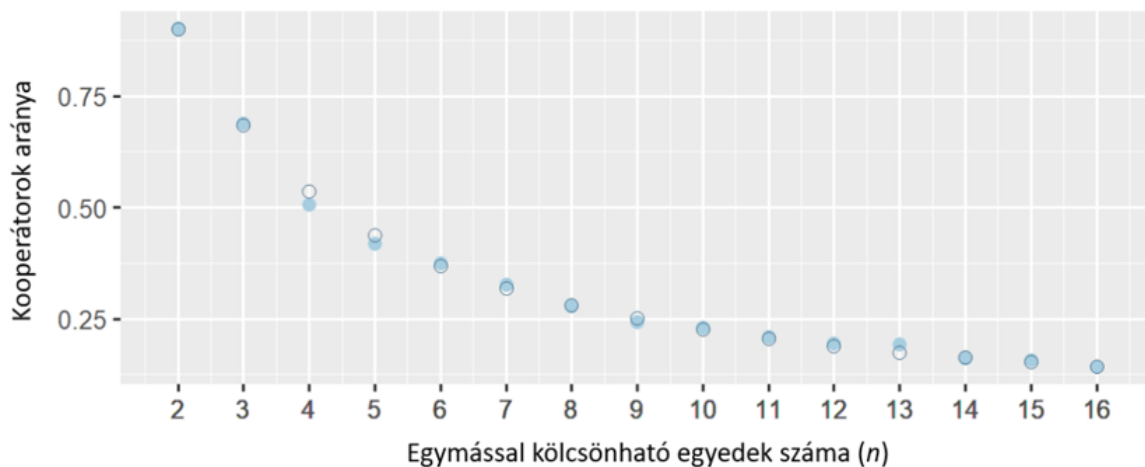
Ennek a modellnek az eredményeit vetettem össze a korábban említett analitikus eredményekkel [39].

Az analitikus modell szerinti függvény, amely az összefüggést leírja n mérete és az egyensúlyi kooperátor arány között (Eq_K) között $k = 1$ esetén:

$$Eq_K = 1 - \left(\frac{c}{b}\right)^{\frac{1}{n-1}}$$

Ebből a képletből számolt értékeket hasonlítottam össze a numerikus modellem eredményeivel (16. ábra). A képlet $b = 1$, és $c = 0,1$ mellett:

$$Eq_K = 1 - \frac{1}{n-1\sqrt{10}}$$

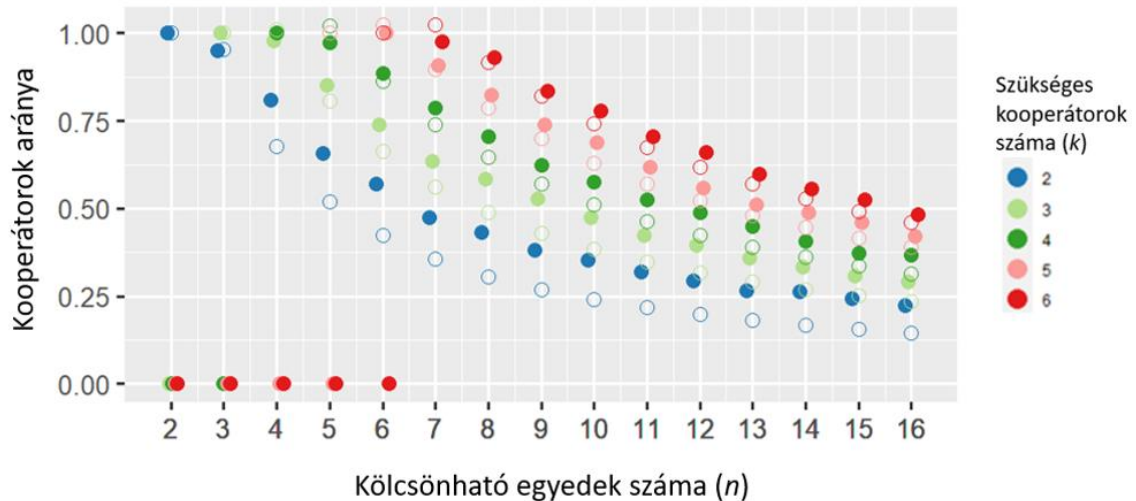


16. ábra: Az egyensúlyi kooperátor arány a kölcsönható egyedek számának (n) függvényében, a teli körök a modellből kapott eredmények ($c = 0,1$, $N = 2000$, $s = 0,6$, $k = 1$), az üres körök az analitikus modellből származó képletből számoltak.

Ha 1-nél több kooperátor szükséges a közjó termelődéséhez az analitikus modellben a kooperátorok gyakorisága közelítően a következőképpen számolható ki:

$$Eq_K \approx \frac{k-1}{n-1} + \sqrt{\frac{2 \cdot \frac{k-1}{n-1} \left(1 - \frac{(k-1)}{n-1}\right)}{n-1} \cdot \left(1 - \frac{c}{\sqrt{\frac{1}{2\pi} \cdot \frac{n-1}{(n-k)(k-1)}}}\right)}$$

Az 17. ábrán a modellből kapott és a képlet szerint kiszámolt eredmények összehasonlítása látható.

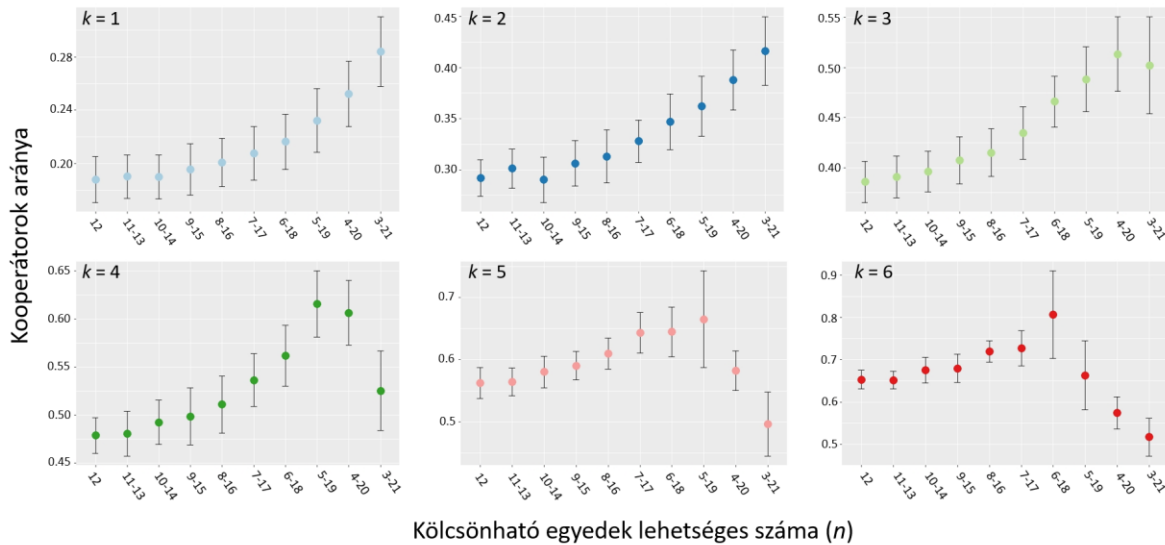


17. ábra: Az egyensúlyi kooperátor aránya kölcsönható egyedek számának függvényében, a modellből kapott eredmények (kitöltött kör) összevetése a képletből kiszámoltakkal (üres kör), $c = 0,1$, $N = 2000$, $s = 0,6$, különböző k paraméterek mellett.

Megállapítható, hogy a numerikus eredmények minden esetben nagyobb egyensúlyi értékeket jósolnak a kooperátoroknak, de a trendek nagyon hasonlóak. A levezetésből tudható, hogy a képlet magas n értékek mellett közelíti jól az egyensúlyi kooperátor gyakoriságot, valamint, hogy a dinamika a kooperátorok gyakoriságát alulbecsli [27], ami összhangban van azzal, amit tapasztaltunk a numerikus és az analitikus eredmények összevetésénél.

II.a modell eredményei

A kölcsönható egyedszám fluktuálásának hatása az 18. ábrán látható. Az x tengelyes azok az intervallumok vannak feltüntetve, amelyekből minden egyes interakció során ki lett sorsolva, hogy hány egyed vesz részt benne. Az intervallumok átlaga minden esetben ugyanannyi, 12 volt.



18. ábra: A kooperátorok egyensúlyi aránya és annak a szórása a 200.-tól 300. generációig $c = 0,1$, $N = 2000$, $s = 0,6$ paraméterek mellett. Az x-tengelyen az intervallum határai vannak feltüntetve, melyből a kölcsönható egyedek száma lett sorsolva egyenletes eloszlásból. Az intervallumba mindkét határérték beleszámít.

Azt tapasztaltuk, hogy az n lehetséges értékeinek variáciája egészen addig növelte a kooperátorok egyensúlyi gyakoriságát a populációban, míg $n_{min} \geq k$ teljesült, ahol n_{min} a lehetséges legkevesebb egymással kölcsönható egyed, ez azzal magyarázható, hogy a n és az egyensúlyi kooperátor arány között nem lineáris az összefüggés. Ha $n_{min} < k$, akkor a tendencia megfordul és a kooperátorok aránya csökken a populációban, mert ilyenkor létrejöhetnek olyan esetek, amikor a szükséges kooperátorok száma magasabb, mint az interakcióban résztvevő egyedek száma

II.b modell eredményei

Numerikus kísérleteim alapján, a várakozásainkkal ellentétben a kooperációs költség fluktuációja, nem befolyásolta sem az egyensúlyban létrejövő kooperátor gyakoriságot, sem a kooperátorok arányának szórását. Az eredményeket a 19.ábra mutatja be. A költség átlagos mértéke a korábbi kísérletektől eltérően 0.5 volt ebben a szimulációs sorozatban, mert így nagyobb költség fluktuációkat is vizsgálni lehetett, azonban ilyen magas költség mellett $k > 1$ esetén már nem tudott létrejönni az egyensúly.



19. ábra: Az egyensúlyi kooperátor arány és a 200.-tól 300. generációban a kooperátorok arányának szórása, $N = 2000$, $s = 0,6$, $n = 6$, $k = 1$

II.c modell eredményei

A II.c modell esetében először azt vizsgáltam, hogy adott paraméter beállítások mellett 30 különböző futtatásból hányszor tud fennmaradni a kooperáció a populációban a 300. generációig, ennek eredményeit a 2. táblázat mutatja be. A táblázatban lefelé növekszik a kölcsönható egyedek száma, balról jobbra meg a közös nyereség létrejöttéhez szükséges összbefektetés mértéke növekszik.

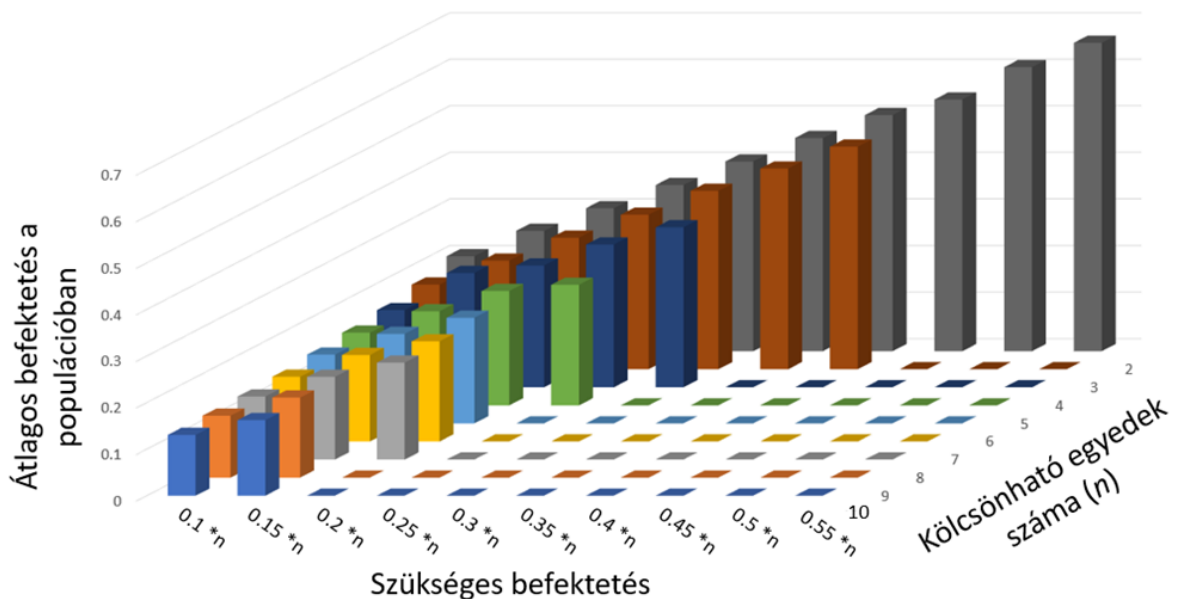
2. táblázat: A II.c modell eredményei, azt mutatja be, hogy 30 futtatásból hány esetben marad fenn a kooperáció a populációban a 300. generációig.

n	0.1 * n	0.15 * n	0.2 * n	0.25 * n	0.3 * n	0.35 * n	0.4 * n	0.45 * n	0.5 * n	0.55 * n
2	30	30	30	30	30	27	24	23	14	4
3	30	30	30	30	26	13	3	0	0	0
4	30	30	30	25	6	0	0	0	0	0
5	30	30	30	5	0	0	0	0	0	0

6	30	30	30	0	0	0	0	0	0	0
7	30	30	6	0	0	0	0	0	0	0
8	30	30	1	0	0	0	0	0	0	0
9	30	30	0	0	0	0	0	0	0	0
10	30	29	0	0	0	0	0	0	0	0

A táblázatból kiolvasható, hogy minél több egyed hat kölcsön annál kevésbé valószínű, hogy fennmarad a kooperációs, illetve a szükséges minimális összbefektetés növelésével is csökken az esélye a stabil egyensúly beállításának.

A 20. ábra azt mutatja be, hogy azokban az esetekben, amelyekben a kooperáció fennmaradt, mekkora volt a populációban az átlagos kooperációs hajlandósága az egyedeknek.



20. ábra: Az átlagos kooperációs befektetés a populációban

Az ábráról leolvasható, hogy nő az átlagos kooperációs hajlandóság a populációban a szükséges minimális befektetés növelésével, viszont csökken a kölcsönható egyedek számának növekedésével (az ábrán hátulról előre felé növekszik a kölcsönható egyedek száma, hogy a magas oszlopok ne takarják ki az alacsonyabbakat).

Diszkusszió

A modellek segítségével numerikusan igazoltam, hogy a kooperáció képes fennmaradni, rokonsági kapcsolatok, kölcsönösség, a kooperátorok aggregációja és többszintű kiválogatódás nélkül is különböző önkéntesek dilemmája típusú kooperációs szituációkban, ennek lehetségsége eddig megkérdőjelezett volt.

Az I és II. modell eredményei is azt mutatták, hogy az egymással kölcsönható egyedek számának növelése csökkenti az egyensúlyi állapotban a kooperátorok arányát. Ez intuitíven is érthető: n növelésével a kölcsönható egyedek között arányaiban kevesebb kooperátor is elegendő a közjó termelődéséhez. Minél többen lépnek interakcióba, annál nagyobb az esélye, hogy lesz elég egyed, aki vállalni fogja a kooperációt.

Habár az analitikus modell és a numerikus modell egy fontos aspektusban eltért egymástól: a korábbi modellben az egyedek átmenetileg csoportokat alkotnak, míg az én modellemben még átmeneti csoportképződés sincsen, az eredmények összességében összhangban állnak egymással, a különbségek ellenére is. Az összehasonlítás megerősíti, hogy nem a csoport formáció a lényeges, hanem a szomszédsági variancia. Az egyed azáltal, hogy kooperál növeli a szomszédságában a kooperációs szintet, ezért a kooperátorok környezetében a kooperációs szint átlagosan magasabb, mint a defektorok környezetében.

A II.a modellben az egymással kölcsönható egyedek számában lévő fluktuáció hatását, azért volt érdemes vizsgálni, mert a természetes populációkban ritkán fordul elő, hogy a denzitás teljesen egyenletes és mindig ugyanannyi egyed tud egymással interakcióba lépni, ráadásul ezt a kérdést ezekben a modellekben korábban még nem tanulmányozták. Megállapítható, hogy a fluktuáció mértékének növekedése $n_{min} \geq k$ esetén növelte az egyensúlyi kooperátor arányt, ez azzal magyarázható, hogy a n és az egyensúlyi kooperátor arány között nem lineáris az összefüggés. A gyakoriság a kölcsönható egyedek számával fordítottan arányos, tehát az alacsony n értékek jobban növelik a kooperátorok gyakoriságát, mint ahogy magas n értékek csökkentik. Azonban ha $n_{min} < k$, akkor létrejöhetnek olyan esetek, amikor a szükséges kooperátorok száma magasabb, mint az interakcióban résztvevő egyedek száma. Ilyenkor a kooperáció miatti magasabb fitness érték elérése lehetetlen, a kooperációs költség akkor sem tud megtérülni, ha a kölcsönható egyedek mindegyike kooperál.

Tehát meglepő módon a fluktuáló denzitás a populációban egy kritikus értékig kedvez a kooperátoroknak, majd ezután a hatása nem annyira meglepő módon kedvezőtlen lesz. A túl nagy fluktuáció már csökkenti a kooperátorok gyakoriságát. Ez utóbbinak az az oka, hogy ha a denzitás fluktuációja túlságosan nagy az egyedek gyakran nem találkoznak elegendően egymással, ahhoz, hogy a közjó létrejöheszen.

Az eredmények laborban is igazolhatóak lennének bakteriális populációkban vagy sejttenyészetekben. A rákos sejtek például olyan növekedési hormonokat termelnek, amelyet a környezetükben lévő többi rákos sejt fel tud venni [41]. Egy rákos sejttenyészetben, amelyben olyan mutánsok is vannak, akik nem termelik ezt, viszont növekedésükre ugyanolyan előnyös hatással van kísérleti úton ellenőrizhetőek lennének a modell eredményei.

Hasonlóan érdekesnek tűnt a költség ingadozásának vizsgálata (II.b modell), hiszen az egyedek közti heterogenitás a természetes populációk gyakori jellemzője, a kooperáció nem minden egyed számára jelent ugyanakkora költséget. A modellből meglepő módon az derült ki, hogy az általam vizsgált paraméterek mellett a költség fluktuációja nem befolyásolja az egyensúlyi kooperátor gyakoriságot. Elképzelhető, hogy van olyan paraméter tartománya a modellnek, amikor ez a megfigyelés nem igaz. Ezért ez a kérdéskör további vizsgálatokat igényel.

A II.c modellben a szükséges összbefektetés növelésével egy pontig növekedett az egyedek átlagos befektetési hajlandósága, viszont egy szint felett már nem tud kialakulni a stabil kooperáció, pláne magas kölcsönható egyedszám mellett, mert annak az esélye, hogy n darab magas kooperációs hajlandóságú egyed kerüljön egy interakcióba n növelésével csökken.

Összeségében elmondható, hogy megfelelő paraméter beállítások mellett mind az öt modellben ki tudott alakulni stabil egyensúly, az egyedek aggregációja nélkül is, véges számú szomszéd mellett.

Összefoglaló

A kooperáció a baktériumoktól kezdve az emberekig a biológiai komplexitás számos szintjén megfigyelhető, a bioszféra működésére és az egész evolúciós történetre kiható jelenség. A közjavak játéka egy olyan biológiailag is releváns kooperációs dilemmát jelenít meg, melyben a kooperátorok minden egyed számára elérhető, de a kooperátoroknak költséget jelentő szolgáltatást vagy anyagot termelnek. Ennek következtében a befektetést nem vállaló csalók

minden esetben nagyobb fitnesszel rendelkeznek. A dilemma fő kérdése, hogy hogyan maradnak fenn mégis a kooperátorok. Az önkéntesek dilemmája számos nem lineáris közjó játéknak jó modellje, dolgozatomban a modell viselkedését vizsgáljuk speciális populáció dinamikai feltételek mellett. A dilemmának egy olyan számítógépes modelljét elemezzük, ahol nincs több szintű kiválogatódás, illetve a kooperátoroknak semmilyen szintű aggregációja sincs jelen, mégis kialakul egy egyensúly a kooperátorok és defektorok között. A kölcsönható egyedek számának ingadozása hatással van a modell kvalitatív és kvantitatív viselkedésére. A numerikus vizsgálatok alapján a kölcsönhatásban lévő egyedek számának növekvő varianciája emeli a kooperátorok átlagos gyakoriságát az egyensúlyban. Megmutatjuk, hogy ez a meglepő eredmény összhangban áll az analitikus modell jóslatával is.

Summary

Cooperation is present on all levels of biological complexity, affecting the biosphere and the whole evolutionary history. The public goods game presents a biologically relevant cooperational dilemma, where the cooperators produce a substance or provide a service that is equally available to every member of the population but requires a cost from the producer. Consequently, the non-producers of the group will always achieve a higher fitness-value. The main question of the dilemma is how cooperation could still survive. The volunteer's dilemma models a non-linear public goods game. A former analytical model of the dilemma shows that a stable equilibrium between the cooperators and defectors is possible when individuals form temporary groups in the population. We analyse the behaviour of a numerical model of the dilemma under special population-dynamical conditions and how a stable equilibrium is maintained between cooperators and defectors without any form of assortment, aggregation or any form of multilevel selection. A fluctuation in the number of interacting individuals affects the qualitative and quantitative results of the model. We have shown that increasing the variance in the number of interacting individuals will increase the average frequency of the cooperators in the population. Our numerical results correspond to the analytical predictions of the similar model.

Irodalomjegyzék

1. Eigen M, Schuster P (1978) The Hypercycle - A principle of natural self-organization Part C: The realistic hypercycle. *Naturwissenschaften* 65:.
<https://doi.org/10.1007/BF00439699>

2. Szathmáry E, Demeter L (1987) Group selection of early replicators and the origin of life. *J Theor Biol* 128:. [https://doi.org/10.1016/S0022-5193\(87\)80191-1](https://doi.org/10.1016/S0022-5193(87)80191-1)
3. Szabó P, Scheuring I, Czárán T, Szathmáry E (2002) In silico simulations reveal that replicators with limited dispersal evolve towards higher efficiency and fidelity. *Nature* 420:. <https://doi.org/10.1038/nature01187>
4. Maynard Smith J, Szathmáry E (1995) *The major transitions in evolution*. Freeman, , Oxford, UK
5. Smith EA (2010) Communication and collective action: Language and the evolution of human cooperation. *Evol. Hum. Behav.* 31
6. WEST SA, GRIFFIN AS, GARDNER A (2007) Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *J Evol Biol* 20:415–432. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01258.x>
7. Rainey PB, Rainey K (2003) Evolution of cooperation and conflict in experimental bacterial populations. *Nature* 425:. <https://doi.org/10.1038/nature01906>
8. Gore J, Youk H, Van Oudenaarden A (2009) Snowdrift game dynamics and facultative cheating in yeast. *Nature* 459:. <https://doi.org/10.1038/nature07921>
9. Starks PT (2001) Alternative reproductive tactics in the paper wasp *Polistes dominulus* with specific focus on the sit-and-wait tactic. *Ann Zool Fennici* 38:
10. Bleakley BH, Martell CM, Brodie ED (2006) Variation in anti-predator behavior among five strains of inbred guppies, *Poecilia reticulata*. *Behav Genet* 36:. <https://doi.org/10.1007/s10519-005-9044-5>
11. Hollén LI, Manser MB (2006) Ontogeny of alarm call responses in meerkats, *Suricata suricatta*: the roles of age, sex and nearby conspecifics. *Anim Behav* 72:. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2006.03.020>
12. Nowak MA (2006) Five rules for the evolution of cooperation. *Science* (80-.). 314
13. Hardin G (1968) *The Tragedy of the Commons* . *New Ser* 162:1243–1248
14. Hamilton WD (1963) The Evolution of Altruistic Behavior. *Am Nat* 97:. <https://doi.org/10.1086/497114>
15. Hamilton WD (1964) The genetical evolution of social behaviour. I. *J Theor Biol* 7:. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90038-4](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90038-4)
16. Gardner A, Welch JJ (2011) A formal theory of the selfish gene. *J Evol Biol* 24:. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2011.02310.x>
17. Dawkins R (1976) *The Selfish Gene*. Oxford University Press, Oxford, UK
18. Foster KR, Wenseleers T, Ratnieks FLW (2006) Kin selection is the key to altruism.

- Trends Ecol. Evol. 21
19. Silk JB (2002) Kin selection in primate groups. *Int. J. Primatol.* 23
 20. Trivers RL, Hare H (1976) Haplodiploidy and the Evolution of the Social Insect. *Science* (80-) 191:249–263. <https://doi.org/10.1126/science.1108197>
 21. Trivers RL (1971) The Evolution of Reciprocal Altruism. *Q Rev Biol* 46:. <https://doi.org/10.1086/406755>
 22. Axelrod R (1984) *The Evolution of Cooperation*. NY: Basic Books, New York, NY
 23. Fudenberg D, Maskin E (1990) Evolution and Cooperation in Noisy Repeated Games. *Am Econ Rev* 80:
 24. Nowak MA, Sigmund K (1992) Tit for tat in heterogeneous populations. *Nature* 355:250–253. <https://doi.org/10.1038/355250a0>
 25. Nowak M, Sigmund K (1993) A strategy of win-stay, lose-shift that outperforms tit-for-tat in the Prisoner's Dilemma game. *Nature* 364:56–58. <https://doi.org/10.1038/364056a0>
 26. Imhof LA, Fudenberg D, Nowak MA (2007) Tit-for-tat or win-stay, lose-shift? *J Theor Biol* 247:574–580. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2007.03.027>
 27. Dugatkin LA, Alfieri M (1991) Tit-For-Tat in guppies (*Poecilia reticulata*): the relative nature of cooperation and defection during predator inspection. *Evol Ecol* 5:300–309. <https://doi.org/10.1007/BF02214234>
 28. Bshary R, Grutter AS (2006) Image scoring and cooperation in a cleaner fish mutualism. *Nature* 441:. <https://doi.org/10.1038/nature04755>
 29. Nowak MA, Sigmund K (1998) Evolution of indirect reciprocity by image scoring. *Nature* 393:. <https://doi.org/10.1038/31225>
 30. Nowak MA, May RM (1992) Evolutionary games and spatial chaos. *Nature* 359:. <https://doi.org/10.1038/359826a0>
 31. Llebberman E, Hauert C, Nowak MA (2005) Evolutionary dynamics on graphs. *Nature* 433:. <https://doi.org/10.1038/nature03204>
 32. Voelkl B, Kasper C (2009) Social structure of primate interaction networks facilitates the emergence of cooperation. *Biol Lett* 5:462–464. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2009.0204>
 33. Wilson DS (1975) A theory of group selection. *Proc Natl Acad Sci U S A* 72:. <https://doi.org/10.1073/pnas.72.1.143>
 34. Taylor PD, Wilson DS (1988) A MATHEMATICAL MODEL FOR ALTRUISM IN HAYSTACKS. *Evolution* (N Y) 42:. <https://doi.org/10.1111/j.1558->

- 5646.1988.tb04119.x
35. Traulsen A, Nowak MA (2006) Evolution of cooperation by multilevel selection. *Proc Natl Acad Sci U S A* 103:.. <https://doi.org/10.1073/pnas.0602530103>
 36. Shaffer Z, Sasaki T, Haney B, et al (2016) The foundress's dilemma: group selection for cooperation among queens of the harvester ant, *Pogonomyrmex californicus*. *Sci Rep* 6:29828. <https://doi.org/10.1038/srep29828>
 37. Archetti M, Scheuring I (2012) Review: Game theory of public goods in one-shot social dilemmas without assortment. *J Theor Biol* 299:.. <https://doi.org/10.1016/j.jtbi.2011.06.018>
 38. Diekmann A (1985) Volunteer's Dilemma. *J Conflict Resolut* 29:605–610. <https://doi.org/10.1177/0022002785029004003>
 39. Archetti M, Scheuring I (2011) Coexistence of cooperation and defection in public goods games. *Evolution (N Y)* 65:.. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2010.01185.x>
 40. Van Rossum G, Drake FL, Harris CR, et al (2009) Python 3 Reference Manual
 41. Archetti M, Pienta KJ (2019) Cooperation among cancer cells: applying game theory to cancer. *Nat Rev Cancer* 19:110–117. <https://doi.org/10.1038/s41568-018-0083-7>

Köszönetnyilvánítás

Szeretnék köszönetet mondani, témavezetőmnek, dr. Scheuring Istvánnak, bizalmáért és rengeteg segítségéért, melyek lehetővé tették ennek a szakdolgozatnak megszületését. Köszönöm belső konzulensemnek, dr. Kövér Szilviának az építő jellegű kritikákat és a témáról való beszélgetéseket, melyek hozzájárultak a dolgozat minőségi elkészítéséhez. Továbbá szeretném megköszönni hallgató társaimnak, Rák Gergőnek, Ruprecht Ádámnak és Kelemen Atillának a formai útmutatásukat és stílusbeli tanácsaikat. Végül szeretnék köszönetet mondani édesanyámnak végtelen támogatásáért, a szakdolgozatom megírása és tanulmányaim egész ideje alatt.

HuVetA
ELHELYEZÉSI MEGÁLLAPODÁS ÉS SZERZŐI JOGI NYILATKOZAT*

Név: Károlyi Adél

Elérhetőség (e-mail cím): adel.karolyi@gmail.com

A feltöltendő mű címe: Kooperáció és család sztochasztikus környezetben

A mű megjelenési adatai: Budapest, 2022. április 29.

Az átadott fájlok száma: 1

Jelen megállapodás elfogadásával a szerző, illetve a szerzői jogok tulajdonosa nem kizárólagos jogot biztosít a HuVetA számára, hogy archiválja (a tartalom megváltoztatása nélkül, a megőrzés és a hozzáférhetőség biztosításának érdekében) és másolásvédett PDF formára konvertálja és szolgáltatssa a fenti dokumentumot (beleértve annak kivonatát is).

Beleegyeznek, hogy a HuVetA egynél több (csak a HuVetA adminisztrátorai számára hozzáférhető) másolatot tároljon az Ön által átadott dokumentumból kizárólag biztonsági, visszaállítási és megőrzési célból.

Kijelenti, hogy az átadott dokumentum az Ön műve, és/vagy jogosult biztosítani a megállapodásban foglalt rendelkezéseket arra vonatkozóan. Kijelenti továbbá, hogy a mű eredeti és legjobb tudomása szerint nem sérti vele senki más szerzői jogát. Amennyiben a mű tartalmaz olyan anyagot, melyre nézve nem Ön birtokolja a szerzői jogokat, fel kell tüntetnie, hogy korlátlan engedélyt kapott a szerzői jog tulajdonosától arra, hogy engedélyezhesse a jelen megállapodásban szereplő jogokat, és a harmadik személy által birtokolt anyagrész mellett egyértelműen fel van tüntetve az eredeti szerző neve a művön belül.

A szerzői jogok tulajdonosa a hozzáférés körét az alábbiakban határozza meg (**egyetlen, a megfelelő négyzetben elhelyezett x jellel**):



engedélyezi, hogy a HuVetA-ban -ban tárolt művek korlátlanul hozzáférhetővé váljanak a világhálón,



az Állatorvostudományi Egyetem belső hálózatára (IP címeire) korlátozza a feltöltött dokumentum(ok) elérését,

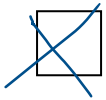


a Könyvtárban található, dedikált elérést biztosító számítógépre korlátozza a feltöltött dokumentum(ok) elérését,



csak a dokumentum bibliográfiai adatainak és tartalmi kivonatának feltöltéséhez járul hozzá (korlátlan hozzáféréssel),

Kérjük, **nyilatkozzon a négyzetben elhelyezett jellel a helyben használatról is:**



Engedélyezem a dokumentum(ok) nyomtatott változatának helyben olvasását a könyvtárban.

Amennyiben a feltöltés alapját olyan mű képezi, melyet valamely cég vagy szervezet támogatott illetve szponzorált, kijelenti, hogy jogosult egyetérteni jelen megállapodással a műre vonatkozóan.

A HuVetA üzemeltetői a szerző, illetve a jogokat gyakorló személyek és szervezetek irányában nem vállalnak semmilyen felelősséget annak jogi orvoslására, ha valamely felhasználó a HuVetA-ban engedéllyel elhelyezett anyaggal törvénytörtő módon visszaélne.

Budapest, 2022. 04. 29.



aláírás

szerző/a szerzői jog tulajdonosa

A HuVetAMagyar Állatorvos-tudományi Archívum – Hungarian Veterinary Archive az Állatorvostudományi Egyetem Hutjra Ferenc Könyvtár, Levéltár és Múzeum által működtetett egyetemi és szakterületi online adattár, melynek célja, hogy a magyar állatorvos-tudomány és -történet dokumentumait, tudásvagyonát elektronikus formában összegyűjtse, rendszerezze, megőrizze, kereshetővé és hozzáférhetővé tegye, szolgáltatassa, a hatályos jogi szabályozások figyelembe vételével.

A HuVetA a korszerű informatikai lehetőségek felhasználásával biztosítja a könnyű, (internetes keresőgépekkel is működő) kereshetőséget és lehetőség szerint a teljes szöveg azonnali elérését. Célja ezek révén

- *a magyar állatorvos-tudomány hazai és nemzetközi ismertségének növelése;*
- *a magyar állatorvosok publikációira történő hivatkozások számának, és ezen keresztül a hazai állatorvosi folyóiratok impakt faktorának növelése;*
- *az Állatorvostudományi Egyetem és az együttműködő partnerek tudásvagyonának koncentrált megjelenítése révén az intézmények és a hazai állatorvos-tudomány tekintélyének és versenyképességének növelése;*
- *a szakmai kapcsolatok és együttműködés elősegítése,*
- *a nyílt hozzáférés támogatása.*

KONZULENSI ELLENJEGYZÉS

Alulírott dr. Kövér Szilvia igazolom, hogy Károlyi Adél „Kooperáció és család sztochasztikus környezetben” című diplomamunkáját ismerem, azt beadásra és védésre alkalmasnak tartom.

Budapest, 2022.04.28



.....
dr. Kövér Szilvia

Állatorvostudományi Egyetem

Ökológiai tanszék