

XXXII. OTDK Biológia Szekció

**GYŰRŰSFARKÚ MAKIK (*LEMUR CATT*) KOOPERÁCIÓJA A
DOMINANCIA, SZOCIÁLIS ÉS ROKONSÁGI VISZONYOK
FÜGGVÉNYÉBEN**

Készítette:

Bíró Gina

Biológia BSc III. évfolyam

Szent István Egyetem Állatorvos-tudományi Kar,

Biológiai Intézet

Témavezető: Dr. Kabai Péter

egyetemi docens, Kaposvári Egyetem

Társtémavezető: Rigler Eszter

ELTE etológia program, PhD hallgató

Belső konzulens: Dr. Kis János

SZIE AOTK, Biológiai Intézet, Ökológiai Tanszék

Budapest

2015

Tartalomjegyzék

Tartalomjegyzék	2
Bevezetés:.....	3
Irodalmi áttekintés:.....	3
Vadon élő gyűrűsfarkú makik szociális és dominancia viszonyai:.....	6
Célkitűzés:.....	6
Anyag és módszer:	7
Vizsgálati alanyok:.....	7
Az apparátus	8
Kooperációs teszt	9
Rávezetés.....	9
Kísérletek	10
Pozitív és negatív interakciók leírása	11
Statistikai módszerek:.....	12
Szociális interakciók	12
Szimmetrikus jutalmazású kooperációk	12
Aszimmetrikus jutalmazású kooperációk.....	13
Eredmények:.....	14
Szimmetrikus jutalmazású kooperációk	16
Aszimmetrikus jutalmazású kooperációk.....	18
Diskusszió.....	20
Összefoglalás.....	23
Summary	24

Bevezetés:

Irodalmi áttekintés:

A kooperáció az állatvilágban széles körben elterjedt viselkedés és az emberi társadalom alapját is ez adja. Evolúciója ugyanakkor mind a mai napig nem teljesen tisztázott. Rokon egyedek körében megfelelő magyarázattal szolgál rá a Hamilton-féle rokonszelekciós elmélet (Hamilton, 1964), ám a nem-rokon egyedek közti együttműködés evolúciója továbbra is vitatott. Több lehetséges magyarázat is született a kérdés megválaszolására, de a fő kérdés továbbra is az: hogyan maradhat fenn a segítségnyújtás az evolúció során, ha a segítő fél részéről ez fitneszcsökkenéssel jár.

A nem rokon egyedek közötti kooperációra a direkt és az indirekt kölcsönösség adhat magyarázatot. A direkt kölcsönösség, vagy reciprok altruizmus hipotézis szerint az egyed akkor kooperál, ha a társa is segít neki. Ha nem ismeri a másik viszonzási hajlandóságát, akkor az együttműködés megtagadása a legjobb taktika, ugyanis így nem lehet kihasználni az egyedet (Axelrod & Hamilton, 1981; Trivers, 1971). Az indirekt kölcsönösség hipotézis pedig a hírnévvel magyarázza a kooperációt nem rokon egyedek között, miszerint ha az egyed látta, hogy társa korábban együttműködött egy másik egyeddel, akkor ő is kooperálni fog vele, mivel számíthat a viszonzásra (Nowak & Sigmund, 2005).

A „csúszó kötél” (loose-string) módszert eredetileg csimpánzokra dolgozták ki (Hirata & Fuwa, 2007), majd később több faj esetében sikerrel alkalmazták, úgymint orángután, bonobó, hiéna, illetve elefánt (Drea & Carter, 2009; Hare, Melis, Woods, Hastings, & Wrangham, 2007; Melis, Hare, & Tomasello, 2006; Plotnik, Lair, Suphachoksahakun, & Waal, 2011). A módszer lényege, hogy az állatok ketrecén kívül elhelyeznek egy lécet, melyre két tál van rögzítve, amiben étel található. A léc két szélére két gyűrűt, erősítenek melyeken egy kötelet fűznek át. A kötél végeit belógatják a ketrecbe, ahol a kísérleti alanyok tartózkodnak. A rávezetés idején az állatnak meg kell fogni a kötél mind a két végét, hogy az ne csússzon ki a karikákból és oda tudja húzni a rácshoz a lécet, és meg tudja szerezni a jutalomfalatot. Amikor az állat végre tudja hajtani a behúzást, a feladatot nehezítik: a kötél két végét olyan távol helyezik egymástól, hogy egy állat egyedül ne érhesse el mindkettőt (részletes leírás lásd.: Anyag és módszer fejezet), ezért kooperáló partnerre van szüksége.

A csimpánzok (*Pan troglodytes*), képesek voltak sikeresen végrehajtani a „csúszó kötél” feladatot (Melis et al., 2006). Orángutánok (*Pongo pygmaeus*) rávezetés nélkül is megtudták megcsinálni, nem kevesebb sikerrel mint a csimpánzok, ami meglepő, mert a

csimpánzok között a vadonban is gyakori a kooperáció, például a vadászatok során, vadon élő orángutánok közötti kooperációról nincs megfigyelés (Chalmeau, Lardeux, Brandibas, & Gallo, 1997). Bonobókat (*Pan paniscus*) a csimpánzokhoz hasonlóan kooperálnak sőt, felülmúlják a csimpánzok teljesítményét, ha az élelem kisajátítható, ugyanis a bonobók szociális tolerancia szintje magasabb (Hare et al., 2007). Továbbá korábbi kapucinus majom (*Cebus apella*) kísérletekkel ellentétben 2000-ben Mendres és de Waals bebizonyították, hogy az állatok képesek számításba venni a partner szerepét egy kooperációs tesztben. (Mendres & de Waal, 2000).

Mivel sok főemlősről kiderült, hogy képes sikeresen használni a „csúszó kötél” módszert, taxonómiai szempontból távolabbi fajokkal is próbálkoztak. Ázsiai elefántok (*Elephas maximus*) végrehajtották a feladatot. Az állatok azt is megértették, hogy várni kell a társra, ha azt csak később engedték be kifutóba, illetve rájöttek arra is, hogy mikor nem képes a partner megközelíteni a kötelet (Plotnik et al., 2011).

Foltos hiénák (*Crocuta crocuta*) gyorsan megértették a „csúszó kötél” feladatot, gyakorlás nélkül az összes páros ismételten végre tudta hajtani. (Drea & Carter, 2009)

A vetési varjak (*Corvus frugilegus*) is megcsinálták a feladatot, de a kontrollokból az derült ki, hogy a madarak nem értették a segítőtárs szükségességét. Az egyedül tesztelt varjak egy kooperációt igénylő és egy egyedül is megoldható feladat között véletlenszerűen választottak. Valószínű, hogy ez az emlősök számára készített feladat nem volt teszthezálló madaraknak, ezért hiába beszélünk fejlett kognitív képességgel rendelkező állatokról, nem látták át a feladatot (Scheid & Noë, 2009).

Korábbi kutatásokban sok vizsgálat irányult arra, hogy vajon a gyakran együtt kooperáló párok kialakulásának mi áll a hátterében. Több vizsgálatban is kimutatták, hogy a természetes környezetben megfigyelt csimpánzok közti kooperáció korrelál az egyedek közti szociális interakciókkal. A rokonság hatását vizsgálva már nem ilyen egyértelmű a helyzet. Egy 2000-es kutatás szerint az anyai rokonsággal nem korrelál a kooperáció és a pozitív interakciók csimpánzoknál (Mitani, Merriwether, & Zhang, 2000), ahogy a bonobók anyai rokonsága és szociális vonzódása sem (Hashimoto, Takenaka, & Furuichi, 1996), de későbbi eredmények szerint csimpánzok esetében, csak az apai rokonsággal nem függ össze, az anyjaival igen (Langergraber, Mitani, & Vigilant, 2007). Érdekes megemlíteni, hogy a főemlősöktől rendszertanilag távol elhelyezkedő hollókeselyűk (*Coragyps atratus*), a Hamilton-féle rokonszelekciós elméletnek megfelelően a rokonaikkal kooperáltak szívesebben (Parker, Waite, & Decker, 1995).

A kooperáló párok kialakulását a pozitív interakciókon és a rokonságon kívül más mechanizmusokkal is összefüggésbe hozták. Fogságban tartott csimpánzok például azt az egyedet választották kooperációs partnernek, amelyikkel korábban már többször sikeresen működtek együtt (Melis et al., 2006). Egy másik lehetséges mechanizmus a kooperáció kialakulására, hogy a domináns egyed agresszívan kényszeríti szubordinált társát az együttműködésre (Clutton-Brock, 2009), vagy megvonja a segítséget a vele nem együttműködő társától. Például egy orángután pár esetében megfigyelték, hogy egy együttműködést igénylő helyzetben a nőstény többször segített a hímnek, mint fordítva. A nőstény ezután a segítő viselkedéseinek számát csökkentette, addig, amíg a hím el nem kezdett kooperálni. Ennek következtében végül beállt egy egyensúly a segítségnyújtások számában (Dufour, Pelé, Neumann, Thierry, & Call, 2009). A kényszerítésre példa a resusmajmok (*Macaca mulatta*) táplálékkeresése. Ha az alárendeltek nem jelzik a dominánsnak, hogy jó táplálkozó helyet találtak, akkor az megbünteti a szubordináltakat, így manipulálva viselkedésüket és kényszerítve őket a kooperációra. A csimpánzok is alkalmazzák ezt a mechanizmust, a domináns egyedek addig zaklatják alárendeltjeiket, amíg azok meg nem osztják velük a zsákmányukat (Clutton-Brock, 2009). A nem főemlősök közé tartozó fajoknál is gyakori módszer a kényszerítés. Clutton-Brock feltételezi, hogy a vámpírdenevérek reciprok altruizmusnak tartott kooperatív táplálékvér cseréje is azért jöhet létre nem rokonok között, mert az éhes egyedek nem hagyják pihenni a jóllakottakat, míg azok nem adnak vért (Clutton-Brock, 2009) (Wilkinson, 1984). Továbbá madaraknál is megfigyeltek kényszerítő viselkedést. Keák (*Nestor notabilis*) domináns egyedei agresszív viselkedésükkel kényszerítették a szubordináltakat, hogy azok segítsenek nekik, és így a rangsorban feljebb állók nyerjék el a jutalomfalatot (Tebich, Taborsky, & Winkler, 1996).

Tudomásunk szerint félmajmokat eddig még nem tesztelték, hogy képesek-e kooperációs apparátust használni. Mivel a „csúszó kötél” feladatot viszonylag sok emlős képes megérteni és végrehajtani, ezért ezt megfelelő módszernek véltük a gyűrűsfarkú makik tesztelésére is. Továbbá, a korábbi eredmények szerint a kooperáló párok alakulásának hátterében többféle mechanizmus állhat fajtól függően, mint a szociális vonzódás, a domináns egyed kényszerítő viselkedése vagy a rokonság. Ezért amennyiben a makik képesek az együttműködésre, érdekes megvizsgálni, hogy ezen faj esetében mely szociális viszonyok állnak a kooperáló párok kialakulásának hátterében.

Vadon élő gyűrűsfarkú makik szociális és dominancia viszonyai:

A gyűrűsfarkú makik egyedül Madagaszkár szigetén fordulnak elő 12-24 fős csapatokban, melyben egyaránt találhatók nőstények, hímek és kölykök.

A főemlősökhöz hasonló kapcsolatrendszerük van mint sok más lemúr fajnál, náluk is matriarchális a társadalom (Jolly, 1966). Általában egy-három központi nőstény van, melyek dominánsak a csapat többi tagja felett (Nakamichi & Koyama, 1997), ilyen hierarchia hímek esetében is előfordul (Sussman, 1992). Kutatások alapján a dominancia sor nem mindig lineáris sem a hímeknél, sem a nőstényeknél. Vizsgáltak viszont olyan csapatot is, melyben a hímek hierarchiája lineáris volt, de nem centrális (Jolly, 1966). A hímek a rangsorban bárhol álló hímekkel kialakíthatnak baráti kapcsolatokat, ellentétben sok főemlőssel (Nakamichi & Koyama, 1997). Hímeknél a dominancia korrelál az életkorral, tehát teljesítőképességük csúcsán lévő hímek a rangsor tetején helyezkednek el (Sussman, 1992).

A fiatal hímek ivaréretsükkor (3-5 éves kor), 2-3 fős csoportokban elhagyják születési csoportjukat. Életük további részében is sokat migrálnak, évente átlagosan 3-5 alkalommal váltanak csapatot, de ez a szám az idősebb állatoknál csökken (Sussman, 1992).

A gyűrűsfarkú makik párzási időszaka igen rövid, mindössze két hét minden év szeptemberében (Jolly, 1966). A domináns hímek előjoga a domináns nőstényekkel párosodni, de a nőstények az ideiglenesen látogató hímekkel is párosodhatnak (Sussman, 1992). Nőstények általában egy kölyköt hoznak a világra, de az ikerszülés sem ritka. Az anya csak a többi nőstényt engedi kölyke közelébe, a hímeket elkergeti (Jolly, 1966).

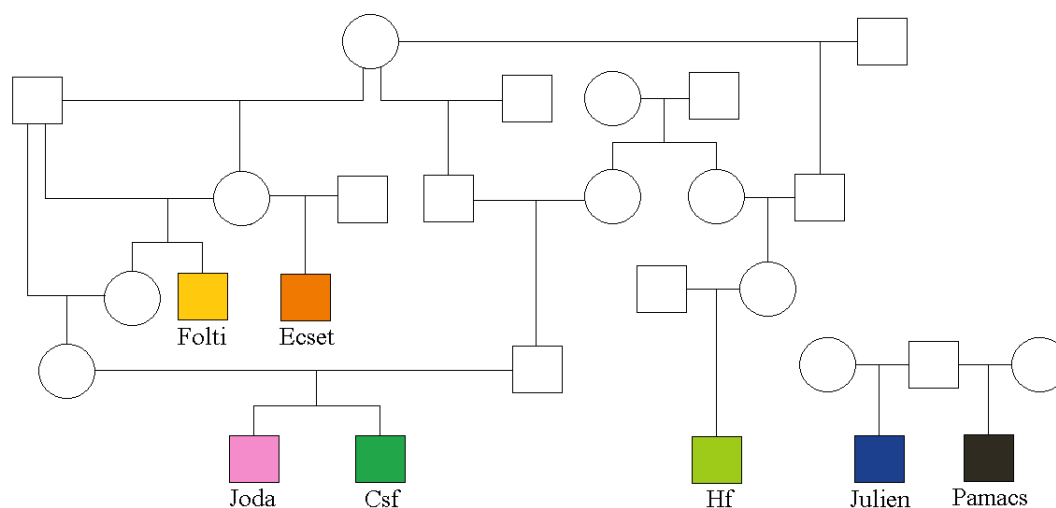
Célkitűzés:

Egy állatkerti gyűrűsfarkú maki populációban vizsgáltuk a „csúszó kötél” módszer használatát. Kutatásunk során arra kerestük a választ, hogy a makik képesek-e a kooperációra és ha igen, akkor megértik-e a teszt feladatot, melyet korábban számos faj estében sikerrel alkalmaztak már. További kérdésünk volt, hogy ha az állatok együttműködnek, akkor a párok alakulásának van-e köze a szociális kapcsolatokhoz, illetve a genetikai rokonsági fokhoz.

Anyag és módszer:

Vizsgálati alanyok:

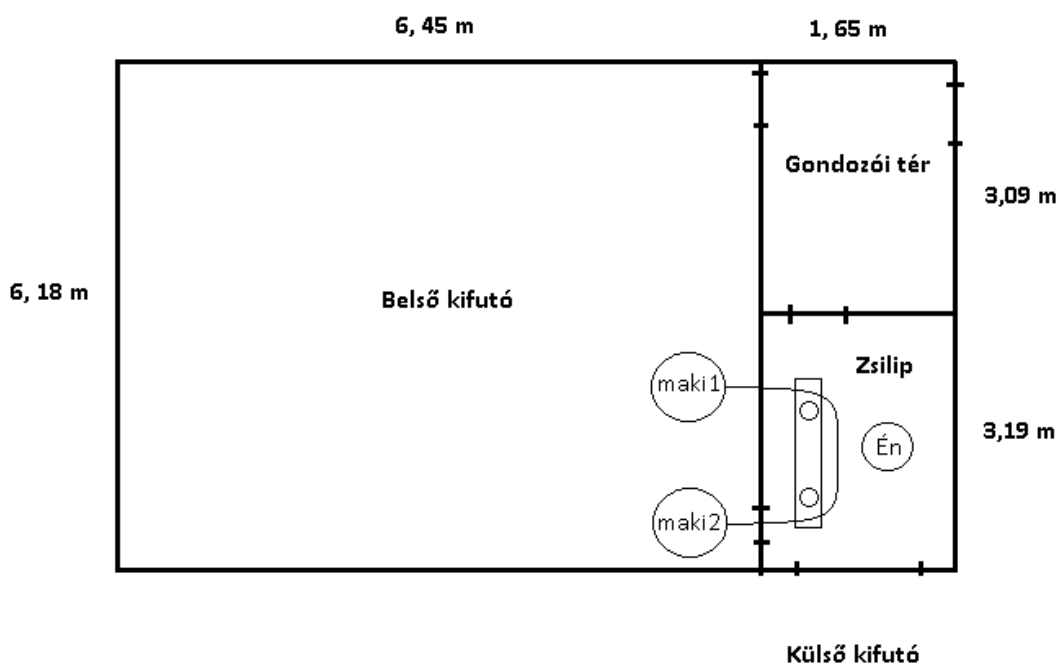
A Jászberényi Állat- és Növénykertben hét hím gyűrűsfarkú maki (*Lemur catta*) található (1. ábra, 2. függelék). Két példány a Beekse Bergen Szafari Parkból, Hollandiából (Pamacs és Julien), a többi öt pedig Peaugres Szafari Parkból, Franciaországból érkezett 2005 májusában. 10 és 14 éves kor közöttiek, tehát középkorúak, leszámítva egy jóval öregebb példányt, mely 22 éves (Folti). A 1. ábraán látható családfa alapján számoltuk ki a rokonsági fokokat. Elképzelhető, hogy alábecsüli a valós értékeket, mert csak négy generációra visszamenőleg ismerjük az őseket. (1. ábra).



1. ábra: A kutatásomban vizsgált hét gyűrűsfarkú maki neve és rokonsági viszonyaik. (A kör a nőstény, a négyzet a hím egyedeket jelöli.)

Belső kifutójuk $6,45 \times 6,18$ m-es, melyet egy $1,65 \times 3,19$ m-es zsilipkamraként szolgáló ketrec rész köt össze a külső kifutóval (2. ábra).

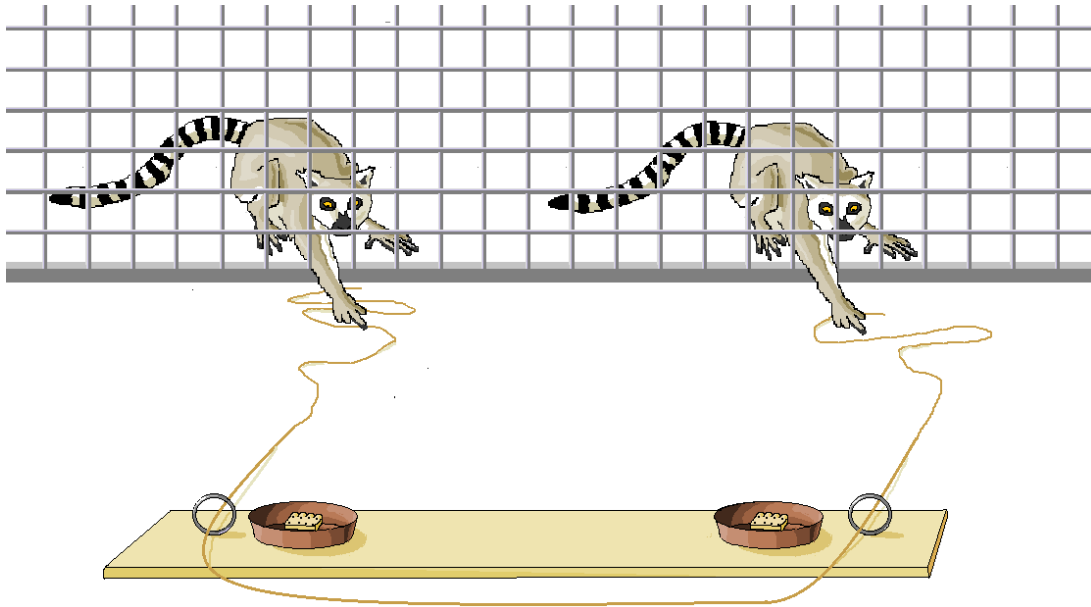
A gyűrűsfarkú makik etetése mindennap délelőtt 11 órakor történik. Főleg gyümölcsöket kapnak feldarabolva (pl.: banán, alma, barack, körte, bogyós gyümölcsök, kevés aszalt datolya és mazsola), de zöldségeket is (pl.: főtt kukorica, brokkoli, saláta levél), illetve alkalmanként túrót, háztartási kekszet és joghurtba kevert gabonapelyhet is. Az etetés a nyári időszakban látványetetés keretében történik, amikor a gondozó, miközben bemutatja az állatokat, először a kezében tartja az etetőtálat, majd néhány perc múlva szórja csak szét a gyümölcsöket. Novembertől márciusig, több edényben tuskókra helyezett tálakban kapják az ennivalót.



2. ábra: A gyűrűsfarkú makik kifutójának felépítése, a kísérletben használt kooperációs eszköz (léc élelemmel, és két fénygyűrűvel, melyen egy madzag van átfűzve), a kooperációban résztvevő felek (“maki1”, “maki2”) és a kísérletvezető (“Én”) elhelyezkedése.

Az apparátus

Az apparátus alapját kezeletlen lécből készítettem, melyek hossza 85 cm, szélessége 46 cm, magassága, pedig 0,9 cm. Erre két fémgűrűt erősítettem csavarozással, aminek közepe a szélektől mért 5-5 cm-re helyezkedik el, illetve két műanyag tálat rögzítettem rá szintén csavarral, melyek középpontja 15-15 cm-re található a lécs végeitől. A tálak úgy lettek felszerelve, hogy a makik felőli oldalon egy 5 cm-es rész lelóg a lécről, biztosítva ezzel a stabilitást, tehát a kötélt erősebb megrántása során sem borul fel az apparátus. A karikák egy kb. négy méter hosszúságú, természetes anyagból készült madzagot fűztem át. Jutalomfalatnak az esetek nagy részében keksz darabokat használtam, mert azt a makik könnyen ki tudták szedni a tálból, illetve feldarabolt aszalt datolyát, igaz, ezt nehezebb volt megfogniuk az állatoknak, de jobban motiválta őket. (3. ábra, 3. függelék). Az apparátus súlya kb. 300 g a jutalomfalattal és madzaggal együtt.



3. ábra: Sematikus rajz a kooperációs eszköz használatáról. Az állatoknak egyszerre kell húzniuk a kötel két végét, mely át van fűzve a fém gyűrűkön, ellenkező esetben az kicsúszik a karikákból és a lécet, a rajta található tálban lévő étellel nem lehet a rácshoz húzni és megszerezni.

Kooperációs teszt

Kísérleteink során én, a kísérletvezető, a zsiliben tartózkodtam, a hét egyed pedig a belső kifutóban (2. ábra), tehát egy térben. Nem tudtam elszeparálni őket egymástól, mivel nagyon erős a csapatösszetartás közöttük, és nem koncentráltak a feladatra, amikor szétválasztottam őket, hanem „Early-High Wail”, „Late-High Wail” és „Moan” hangokat hallattak, mely a csapat kohézió erősítésére szolgál („Ring-tailed lemur vocalizations,” 2014).

Rávezetés

A rávezetési folyamat (1. függelék) 2013.07.05.-2013.07.17. napok között, összesen kilenc napon át tartott. A betanítás délután kettő és öt óra között, naponta átlagosan egy órán át történt. Először egy nagyobb tál jutalomfalatot használtam, melyre rákötöttem egy madzagot, amibe néhány cm távolságokra datolyákat csomóztam és a végét belógattam a ketrecbe. Az állatok külön-külön próbálkozva, előbb datolyáról datolyára haladva húzták a kötelet, míg végül rájöttek, hogy ezzel a tálnyi jutalomfalat is a ketrechez csúszott. Makinként két-három próbálkozás után teljesítették a feladatot. A továbbiakban az elkészített lécek egyik fémgyűrűjére kötöttem a kötelet, az ételt pedig a lécen rögzített tálba helyeztem. Az alanyoknak a kötelet megfogva, néhány próbálkozás után sikerült a lécek egyik végét a rácshoz

húzniuk és a tálból megszerezniük az élelmet. Ebben az esetben is egyedül használták az apparátust. Ezután az egyik karikán átfűztem a madzagot és így lógattam be a ketrecbe, melynek végei olyan közel voltak egymáshoz, hogy egy maki képes volt egyszerre megfogni mindkét végét és a rácshoz húzni a lécet. Később ugyanezen a módon folytattam a betanítást, de valamivel távolabb helyeztem egymástól a madzag végeit, hogy egy állat ne tudja mindkét végét megfogni, de kellően közel kelljen állnia a partnerhez, így érezhesse annak jelenlétét és feltűnő legyen számára a másik húzó tevékenysége, ezzel elősegítve a feladat megértését. Egyedenként kb. 10-10 próbálkozás után képesek voltak végrehajtani a feladatot. Végül a hagyományos „csúszó-kötél” módszerrel próbálkoztam, újabb kb. 10-10 próbálkozás után meg tudták szerezni a jutalomfalatot.

Kísérletek

A kooperációs kísérletek 2014. szeptember-októberben, délután átlagosan kettő és öt óra között, naponta átlagosan egy órán át folytak, összesen tíz napig (1. függelék). Két típusú kooperációs kísérletet végeztem: a szimmetrikus (2014.09.10-14. között, összesen öt napig) és az aszimmetrikus jutalmazásút (2014.10.01-05. között, összesen öt napig.). A szimmetrikus jutalmazású tesztek során a kooperációs apparátuson található mind két tálbba helyeztem jutalomfalatot, így a feladatot végrehajtó mindkét állat élelemhez juthatott. Az aszimmetrikus jutalmazású kísérleteknél csak az egyik tálbba helyeztem jutalomfalatot, így az egyik állat nem ehetett a feladat elvégzését követően, csupán segítő félként vett részt benne.

Mindkét esetben lejegyeztem, hogy mely egyedek vettek részt a kooperációban, tehát hogy kik húzták a kötelet. Előfordultak hármas kooperációk is, amikor a kötél egyik végét két egyed húzta, ilyenkor mind a három részt vevő felet rögzítettem, illetve azt is, hogy melyik oldalon álltak. Aszimmetrikus jutalmazású tesztek során mindig jelöltem, hogy melyik kooperáló fél oldalán helyezkedett el a jutalom falat. Feljegyeztem ezenkívül, hogy sikeres volt-e a feladatmegoldás, továbbá, hogy mely egyed evett, ez lehetett a kooperációban részt vevő állat, illetve a közelben tartózkodó „tolvaj”. A szimmetrikus jutalmazású kísérleteknél sikeres próbának azt tekintettük, ha a léce a ketrechez csúszott, így a jutalomfalat elérhető közelségbe került és meg is szerezte azt valamely egyed, többnyire a kooperáló felek valamelyike. Az aszimmetrikus jutalmazású kísérletek során csak azt tekintettük sikeresnek, ha a kooperáló felek közül evett valamelyik. Sikertelen kimenetelnek mindkét esetben az számított, amikor az egyik egyed addig húzta a kötelet egyedül (a kötél másik végét nem fogta senki), míg az kicsúszott a fémgyűrűkből, így megoldhatatlanná vált a feladat, illetve, ha a kötél a karikában marad, de a próba kezdetétől számított öt perc alatt nem szerezték meg a

jutalomfalatot. Lejegyeztem azt is, ha egy vagy két egyed húzta a kötelet, de abbahagyták, mielőtt megszerezték volna az élelmet, illetve kihúzódott volna a kötél a karikából, de ezeket az adatokat a statisztikai elemzések során nem használtuk fel.

A szimmetrikus jutalmazású kísérletek során összesen 166 próbát végeztem, aszimmetrikus jutalmazásából pedig 318-at, tehát ennyi alkalommal helyeztem el a lécet a rács előtt a kötéllel és jutalom falattal.

Pozitív és negatív interakciók leírása

2013.11.16.-2014.01.15. között (1. függelék) szekvencia mintavétellel gyűjtöttem adatokat, délután kettő és öt óra között, átlagosan egy órán át. A mintavétel teljes hossza hét óra volt. Ez idő alatt bármely két egyed között létrejövő agonisztikus interakciót leírtam, mivel ezek a viselkedésformák igen ritkák, pillanatszerűnek tekinthetők és hangadással járnak, képes voltam az összes egyedet egyszerre megfigyelni. . A viselkedés egységei a következők voltak:

- „yip” (hangadás, mely enyhe félelmet fejez ki, illetve esetleges hajlandóságot mutat a dominánsnak való behódolásra),
- „chackle” (hangadás, mely egy védekező megnyilvánulás, illetve ha a fenyegetés nem szűnik meg, kifejezheti az agresszióra való hajlandóságot) (Macedonia, 1993),
- pofon (agresszív fizikai kontaktus),
- kergetés (egyik egyed kergeti a másikat, így az elmenekül).

Ezután folyamatos, fókuszállat mintavételt végeztem 2014.01.17.-03.16. között (1. függelék), egyedenként 13-szor hat percig, délután kettő és öt óra között, összesen kilenc órán át. Az egyedek a belső kifutóba voltak bezárva (2. ábra), és én is a helyiségben tartózkodtam. Ebben az időintervallumban azt írtam le, hogy a fókusz állat melyik társával milyen agonisztikus és pozitív interakciókban vett részt. A pozitív viselkedéseknek az időtartamát is rögzítettem, az agonisztikus megnyilvánulásoknak csak a kezdeti időpontját. A negatív interakciók mintavételi egységei megegyeznek a szekvencia mintavételnél leírtakkal. A pozitív interakciók, melyeket rögzítettem a következők voltak:

- érintés (a fókusz állat és egyik társa közötti nem agresszív fizikai kontaktus),
- közelben tartózkodás (ha a fókusz állat egy méteres körzetében tartózkodott egy egyed, de nem ért hozzá)
- mosakodás (ha a fókuszállat mosdatta, kurkászta egy társát, vagy fordítva).

Statisztikai módszerek:

A statisztikai elemzéseket az R statisztikai programmal végeztük (R Development Core Team, 2011)

Szociális interakciók

Az egyedek közötti pozitív interakciók közül a mosakodás időtartamából, illetve az egyedek közötti szociális távolság időtartamából (közelben tartózkodás és érintés) két külön kladogrammot hoztunk létre. A továbbiakban a pozitív interakciók és valamely más adatsor (pl.: kooperáció vagy rokonsági viszonyok) közötti kapcsolat megvizsgálása során a pozitív viselkedéseket mindig kettébontottuk: egyedek közötti távolságra és mosakodásra, így futtattuk le a teszteket.

Linearitás vizsgálattal elemeztük az agonisztikus adatokat, hogy tisztázzuk a dominancia viszonyokat (de Vries, 1995, 1998), a kapott rangsort pedig a yEd nevű gráf szerkesztő szoftver ("yEd - Graph Editor," 2014) segítségével ábrázoltuk. Mantel-teszttel vizsgáltuk az agonisztikus interakciók és a rangkülönbségek kapcsolatát.

A szociális háttérváltozókat és a szimmetrikus és aszimmetrikus kooperációkat először grafikusán ábrázoltuk klaszter analízis segítségével. Ahol összefüggés mutatkozott a két változó között, abban az esetben Mantel-teszttel ellenőriztük.

Szimmetrikus jutalmazású kooperációk

A szimmetrikus jutalmazású kooperációs adatok egyedenkénti sikerességének és sikertelenségének arányát binomiális próbával elemeztük. A kooperáló párok alakulásának véletlenszerűségét Khi-négyzet próbával teszteltük. Megvizsgáltuk a sikeres kooperációkban résztvevő felek közötti rangkülönbségek mediánját. Wilcoxon-féle rangpróbát használtunk, hogy kiderítsük, van-e összefüggés az egyedek kooperációkban való részvételének száma és a dominancia sorban elfoglalt helye között.

A szimmetrikus jutalmazású kooperációk esetében létrejövő együttműködéseket is grafikusán ellenőriztük, hogy a kooperáló párok kialakulása és a pozitív interakciók, illetve a rokonság között van-e kapcsolat.

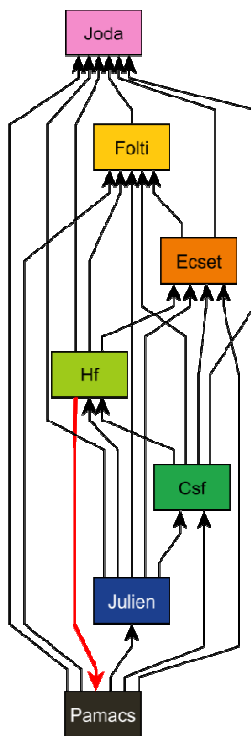
Aszimmetrikus jutalmazású kooperációk

Az aszimmetrikus jutalmazású kísérleteknél megvizsgáltuk a kooperáló párosok alakulásának véletlenszerűségét Khi négyzet próbával. Wilcoxon-féle rangpróbát használtunk, hogy kiderítsük van-e összefüggés az egyed rangsorban elfoglalt helye és a kooperációkban való részvételének száma, illetve a jutalomfalat megszerzése között. Kiszámoltuk a sikeres kooperációkban résztvevő felek közötti rangkülönbségek mediánját. Binomiális próbával megvizsgáltuk, hogy a sikeresen kooperáló párosokon belül a domináns vagy a szubordnált kap-e többször segítséget és szerzi meg a jutalomfalatot. Hasonlóan a szimmetrikus jutalmazású tesztekhez, ebben az esetben is grafikus módszerekkel vizsgáltuk meg, hogy a kooperáló párosok alakulását a pozitív interakciók, vagy a rokonsági kapcsolatok magyarázzák-e inkább.

Az aszimmetrikus jutalmazású hármas kooperációk során (a kötel egyik végét egy egyed, a másikat két egyed húzza egyszerre) binomiális próbával teszteltük, hogy gyakrabban húzza-e a jutalmazott oldalt két állat, mint a nem jutalmazott oldalt.

Eredmények:

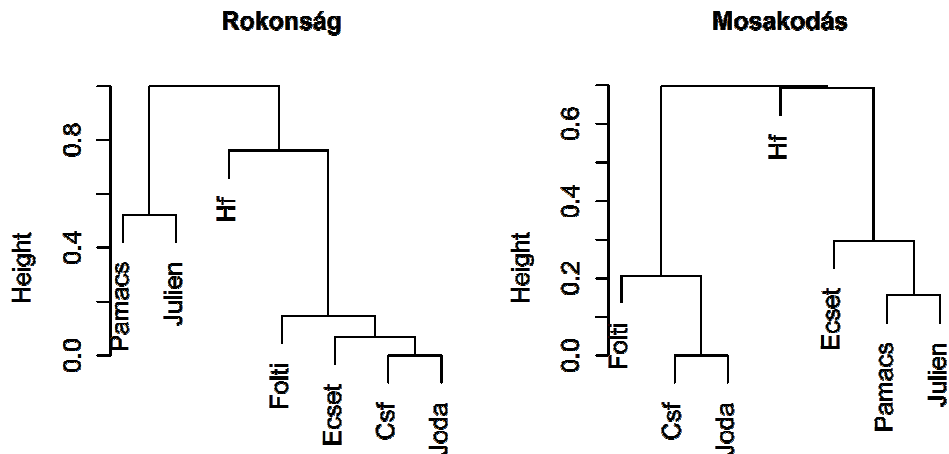
Az agonisztikus interakciós mátrix alapján létrehozott dominancia hálózat szignifikánsan lineáris rangsort mutat, egyetlen körbeverés található benne. (Han de Vries módszere alapján, randomizációk száma = 10.000, $p = 0,017$) (4. ábra).



4. ábra: A makik rangosra. A nyilak a szubordináltól a domináns felé mutatnak Egy körbeverés található az állatok között (piros nyíl), de a rangsor lineáris (Han de Vries módszere alapján, randomizációk száma = 10.000, $p = 0,017$).

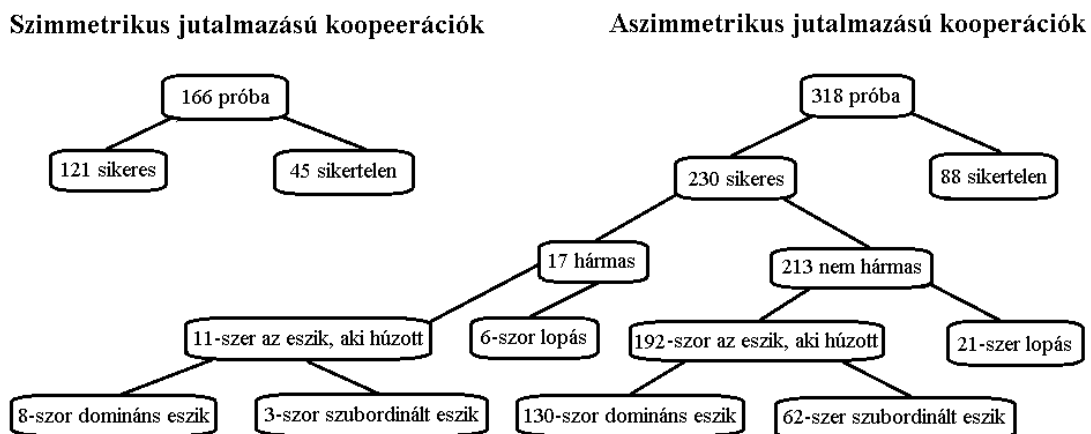
A rangkülönbség és az agonisztikus interakciók kapcsolata nem szignifikáns, de az asszociációs együttható negatív, tehát kicsi rangkülönbséghez több verekedés társul, mint a nagy rangkülönbséghez. (Mantel-teszt: asszociációs együttható: -0,12, randomizációk száma = 1000, $p = 0,67$).

Az egyedek közötti pozitív interakciók időtartamából létrehozott párok alakulása nem véletlenszerű (Khi-négyzet próba: mosakodás: $\chi^2 = 1287$, $p < 0,0005$, egyedek közötti távolság: $\chi^2 = 1105$, $p < 0,0005$). A gyakran egymást mosdató párok közelebbi rokonságban állnak egymással (Mantel teszt, asszociációs együttható = 0,587, randomizációk száma = 1000, $p = 0,015$) (5. ábra).



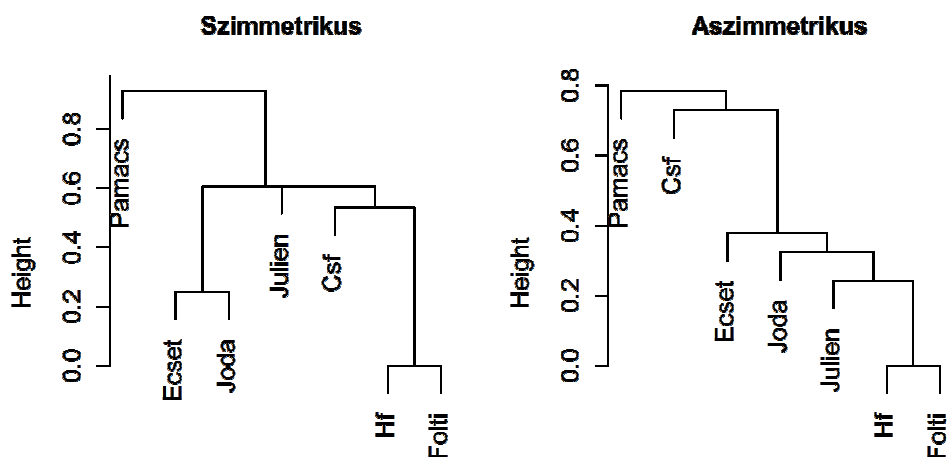
5. ábra: A rokonsági kapcsolatok és a gyakran egymást mosdató párok dendrogramja.

Szimmetrikus és aszimmetrikus jutalmazású kooperáció során előfordultak hármas kooperációk (a kötel egyik végét egy egyed, a másikat pedig kettő húzza egyszerre) (6. ábra). Ezeket azonban nem használtuk fel a statisztikai elemzések során, mivel kicsi volt az minta elemszám, illetve nehezen lehet megítélhető, hogy ilyenkor melyik egyed kooperál melyikkel. Ezen kívül korábbi kísérletekben nem egy térben tartózkodtak az egyedek a tesztek lefolyása alatt, hanem kettesével el voltak szeparálva, de ezt én nem tudtam szétválasztani őket az erős csapatkohézió miatt.



6. ábra: A sikereses és sikertelen szimmetrikus és aszimmetrikus kooperációs próbák száma. (Hármas: hármas kooperációk, amikor a kötel egyik végét egy egyed, a másikat kettő húzza, lopás: nem a kooperáló felek valamelyike szerezte meg a jutalomfalatot.)

A szimmetrikus és aszimmetrikus jutalmazású kooperációk páralakulása összefügg egymással (Mantel teszt, asszociációs együttható = 0,7, randomizációk száma = 1000, $p = 0,003$) (7. ábra, 4. függelék).

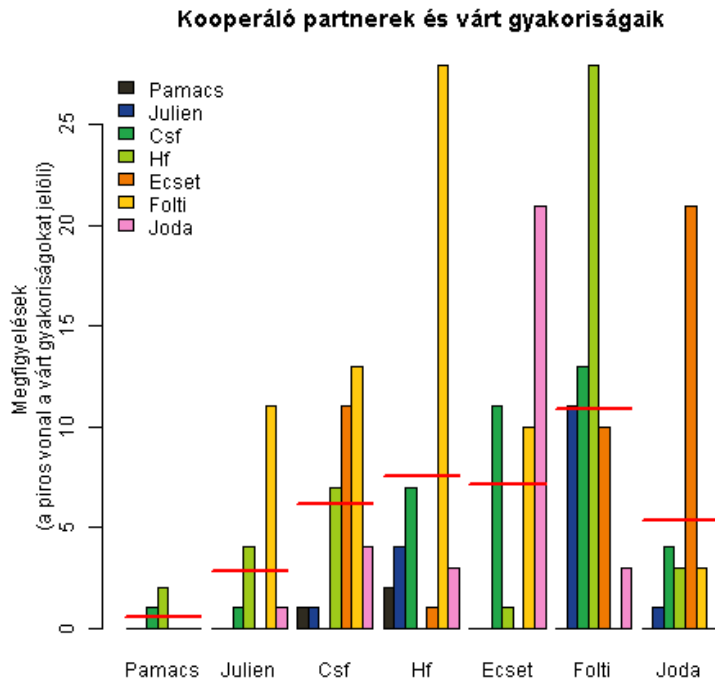


7. ábra: A szimmetrikus és aszimmetrikus jutalmazású kooperációs kísérletek során gyakran együtt kooperáló párosok dendrogramja.

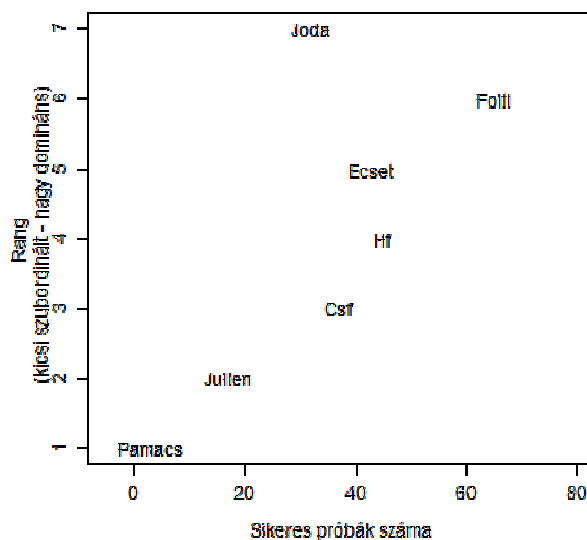
Szimmetrikus jutalmazású kooperációk

A szimmetrikus jutalmazású kooperációk esetében az egyedek szignifikánsan többször szerezték meg a jutalomfalatot, mint ahányszor sikertelenek voltak (binomiális próba, 6 egyed esetén $p < 0,05$), egy egyed kivéve (Pamacs), mely egyed általában nagyon kevés kooperációban vett részt. Az együttműködő párosok nem véletlenszerűen alakulnak (Khinégyzet próba, $\chi^2 = 223,6202$, $p = 0,0005$) (Pamacs kivételével) (8. ábra).

Az együttműködő egyedek rangkülönbségének mediánja kettő. Azok az egyedek, melyek a rangsorban feljebb állnak, több kooperációban vesznek részt (Wilcoxon rangpróba: $V = 28$, $p = 0,016$) (9. ábra). A szimmetrikus jutalmazású kooperációkban a párok kialakulása és a pozitív interakciók, illetve a rokonság között nincs összefüggés exploratív elemzés alapján (5. függelék).



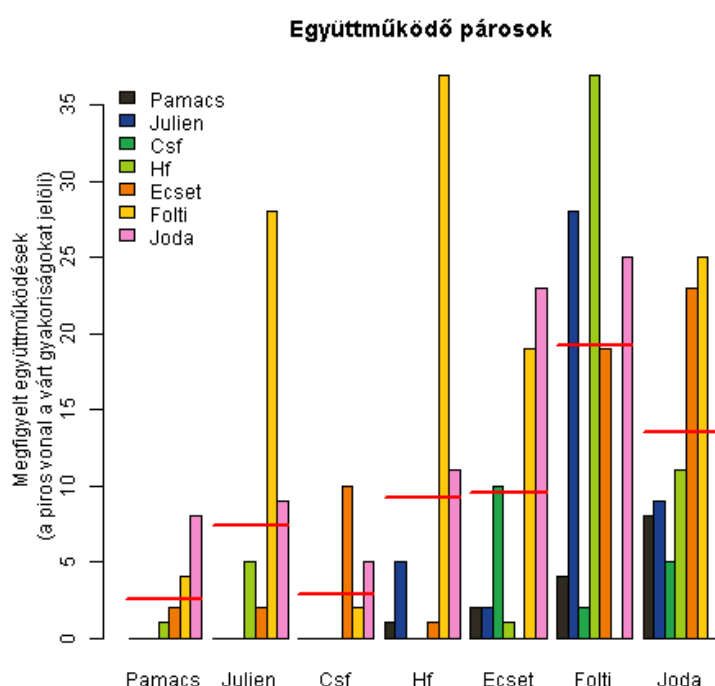
8. ábra: A szimmetrikus jutalmazású kooperációknál az együttműködő párok nem véletlenszerűen alakulnak. Az egyes makik közötti kooperációk számának várt gyakoriságától (piros vonalak) szignifikánsan eltér (Khi négyzet próba: $p = 0,0005$) a kooperációs párok valódi alakulása (oszlopok).



9. ábra: A dominancia és a sikeres próbák számának összefüggése. Amelyik maki a rangsorban feljebb áll, többször vesz részt a kooperációban. (Wilcoxon rangpróba: $V = 28$, $p = 0,016$)

Aszimmetrikus jutalmazású kooperációk

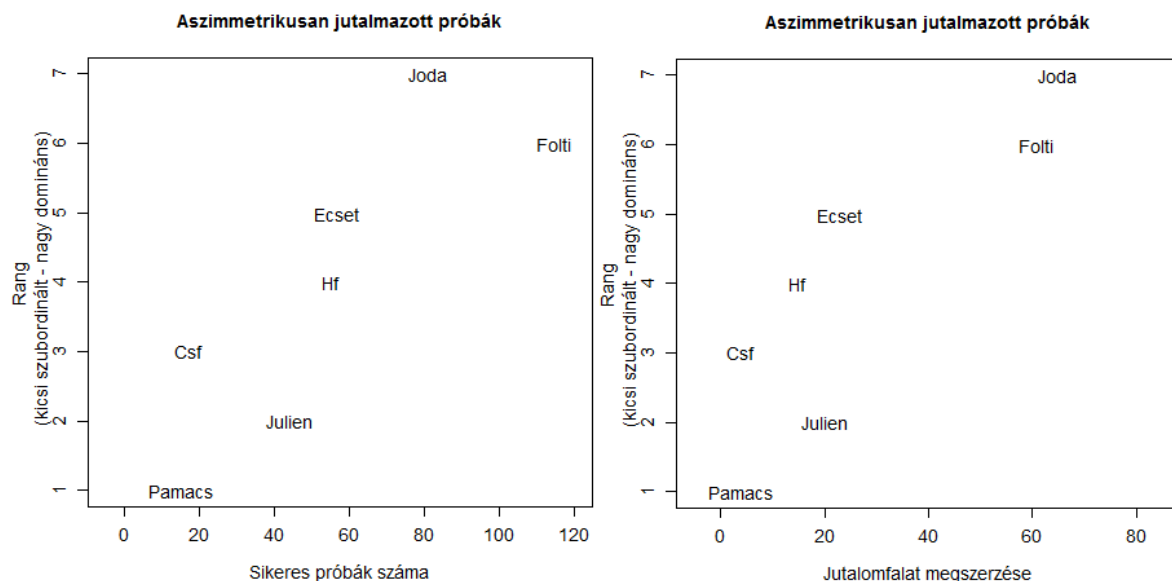
Az aszimmetrikus jutalmazású kooperációknál a párok nem véletlenszerűen alakulnak (Khi – négyzet próba: $\chi^2 = 359,94$, $P = 0,0005$.) (10. ábra) A gyakran együttműködő egyedek rangkülönbségek mediánja kettő. Azok az egyedek, melyek a rangsorban feljebb állnak, több kooperációban vesznek részt (Wilcoxon rangpróba: $V = 0$, $p = 0,022$) (11. ábra), és annál többször szerzik meg a jutalomfalatot (Wilcoxon rangpróba: $V = 0$, $p = 0,022$) (12. ábra). A domináns egyedeknek többször segítenek a szubordináltak, mint fordítva (binomiális próba: $P_{\text{domináns eszik}} = 130$, $N = 192$, $p = 1,037e-06$).



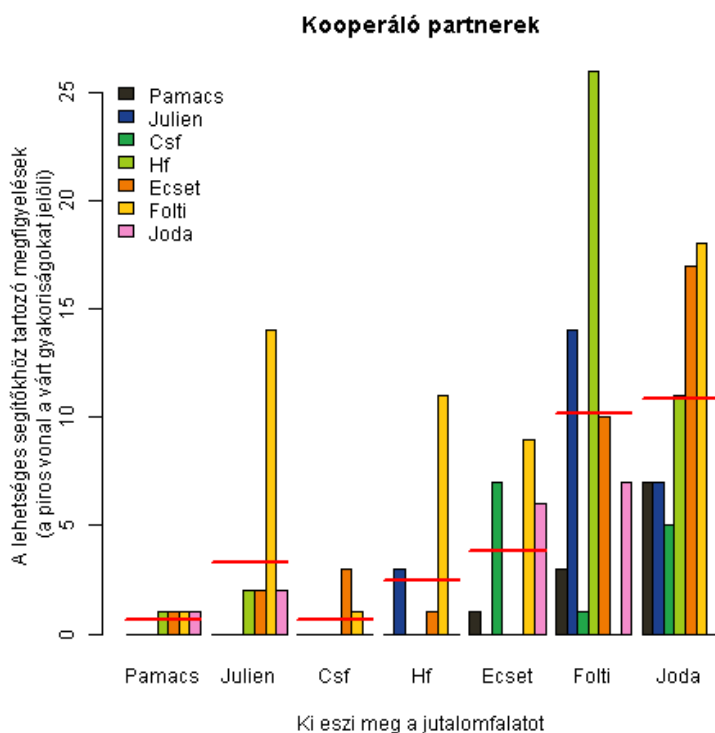
10. ábra: Az aszimmetrikus jutalmazású kooperációknál az együttműködő párok nem véletlenszerűen alakulnak. Az egyes makik közötti kooperációk számának várt gyakoriságától (piros vonalak) szignifikánsan eltér (Khi-négyzet próba: $p = 0,0005$) a kooperációs párok valódi alakulása (oszlopok).

Az aszimmetrikus jutalmazású kooperációkban a párok kialakulása és a pozitív interakciók, illetve a rokonság között nincs összefüggés exploratív elemzés alapján (5. függelék).

Az aszimmetrikus jutalmazású hármas kooperációknál (a kötel egyik végét egy egyed húzta, a másikat pedig kettő) szignifikánsan többször áll a két maki azon az oldalon, ahol az élelem található (binomiális-próba, $P_{\text{jutalmazott végen van két maki}} = 0,8919$, $p < 0,0005$).



11. ábra: A rangsorban elfoglalt hely és a sikeres kooperációk száma (bal oldal) (Wilcoxon rangpróba: $V = 0$, $p = 0,022$), illetve a rangsorban elfoglalt hely és a jutalomfalat megszerzése közötti összefüggés. (jobb oldal) (Wilcoxon rangpróba: $V = 0$, $p = 0,022$).



12. ábra: Aszimmetrikus jutalmazású együttműködések során a párok kialakulása aszerint, hogy mely egyed segít (oszlopok) és mely egyed szerzi meg a jutalomfalatot (x-tengely) (binomiális próba: $P_{\text{domináns eszik}} = 130$, $N = 192$, $p = 1,037e-06$).

Diszkusszió

Ez volt az első eset, hogy félmajmokat teszteltek egy kooperációs apparátus használata során. Az egyedek képesek voltak végrehajtani a „csúszó kötél” feladatot, ahogy sok más emlős is, mint a csimpánzok, orángutánok, bonobóok, hiénák, illetve elefántok (Chalmeau et al., 1997; Drea & Carter, 2009; Hare et al., 2007; Melis et al., 2006; Plotnik et al., 2011). Jelen kísérlet annyiban különbözött a hagyományos módszertől, hogy én nem szeparáltam el az egyedeket, hanem a kísérletek teljes időtartama alatt mindannyian az egyterű belső kifutóban tartózkodtak, mivel nagyon erős a csapat kohézió közöttük.

Az, hogy a tesztet többször hajtották végre sikeresen, mint sikertelenül, arra enged következtetni, hogy értik a feladatot. További bizonyítéku szolgál a megértésre, hogy az aszimmetrikusan jutalmazott teszteket is sikeresen oldották meg, és abban az esetben, ha ketten húzták a kötél azonos végét az többször történt azon az oldalon, ahol a jutalomfalat helyezkedett el. Mivel sem a szimmetrikus sem pedig az aszimmetrikus jutalmazású teszteknél a párok kialakulása nem volt véletlenszerű, ezért megvizsgáltuk, hogy mely szociális tényező állhat a jelenség hátterében.

A rangsor, mely hím gyűrűsfarkú makik esetében gyakran lineáris (Jolly, 1966) hatással van a kooperáció alakulására. A domináns egyedek több együttműködésben vesznek részt, mint szubordinált partnereik és több segítséget kapnak az alárendeltektől, mint fordítva. Megfigyelhető a szimmetrikus jutalmazású kooperációknál a rangsor alján levő két egyed (Pamacs és Julien) szinte kiszorul a kooperációból, míg az aszimmetrikusnál ők is részt vesznek az együttműködésben. Ez azzal magyarázható, hogy a szimmetrikus jutalmazású kooperációs teszt esetében mindkét résztvevő fél élelemhez jut, így a domináns egyedeknek megéri önzően viselkedni és kisajátítani az apparátust, ezzel növelve a fitnessüket, hiszen a kötél meghúzása kisebb fitness csökkenéssel jár, mint amekkora előnyt a jutalomfalat megszerzése jelent. Ezzel szemben az aszimmetrikus jutalmazású kooperációk során a segítséget kapó egyed kihasználja a segítő félként résztvevőt, melynek nincs közvetlen haszna az együttműködésből. Tehát a domináns egyedek azért engedik a szubordináltakat több kooperációban részt venni az aszimmetrikus jutalmazású kísérletek során, mint a szimmetrikus esetében, mert megéri elfogadniuk az önzetlen segítséget és ezzel növelniük a fitnessüket (Clutton-Brock, 2009). Érdekes megjegyezni, hogy a rangsor alján lévő két egyed nem rokona a másik ötnek, melyek viszont mind rokonságban állnak egymással. Illetve a két szubordinált egyed másik állatkertből származik, ahol születésük óta egy kifutóban tartották őket, ahogyan a másik öt egyed is. Ez a megfigyelés összhangban áll azzal az állítással,

mely szerint bizonyos fajok egyedei szívesebben működnek együtt rokonaikkal, mint idegenekkel (Langergraber et al., 2007; Mitani et al., 2000; Parker et al., 1995), de ezt a kis mintaelemszám miatt statisztikailag nem tudtuk tesztelni. A kooperáló párosokban a partnerek közti rangkülönbség mediánja kettő. Ez azzal magyarázható, hogy a dominancia sorban közvetlenül egymás mellett elhelyezkedő egyedek között nagy a rivalizáció. Ezt támasztja alá az is, hogy a kis rangkülönbségekhez több agonisztikus interakció társult, bár az eredmény nem szignifikáns. Nem tudjuk kizárni a manipuláció szerepét ebben az esetben, de ellentétesen sok más fajjal, ahol agresszív manipulatív tevékenységgel bírták rá a domináns egyedek a szubordináltakat a kooperációra (Clutton-Brock, 2009; Tebbich et al., 1996), itt az egymással békésebb kapcsolatban álló egyedek működtek együtt gyakrabban.

A szimmetrikus jutalmazású kooperációt fenntartó ok, a mutualizmus, mivel mindkét együttműködő fél azonos időpontban részesül a jutalomfalatból, tehát a haszon megoszlik. Ezzel szemben az aszimmetrikus jutalmazású kooperációknál a költség és a haszon eltolódik, tehát itt reciprok altruizmusról beszélhetünk, mely aszimmetrikus a segítségnyújtások és kapások számát tekintve, de valódi kooperáció, mert az alárendeltek önzetlenül segítenek a rangsorban feljebb állóknak. Az, hogy csak 1:2 arányban részesülnek a szubordináltak a jutalomfalatból a dominánsokkal szemben, valószínűleg elég az alárendelteknek, ahhoz, hogy érdemes legyen fenntartaniuk a kooperációt, hiszen a dominancia evési prioritást is jelent (Clutton-Brock, 2009).

A szimmetrikus és aszimmetrikus jutalmazású kooperációk során kialakult párok korrelációjára magyarázat lehet, hogy a szimmetrikus jutalmazású kooperációk során megtanulták végrehajtani a feladatot és azzal működtek együtt a továbbiakban is gyakran, mely egyeddel többször sikeresek voltak. E szerint a mechanizmus szerint választottak partnert a kooperációhoz a csimpánzok is (Melis et al., 2006).

A rokonság és a mosakodás között lévő összefüggés, csimpánzok anyai rokonságának és pozitív interakcióinak kapcsolatára is jellemző, de apai rokonságukra (Langergraber et al., 2007; Mitani et al., 2000) és a bonobók anyai rokonsága és a szociális vonzódás viszonyára nem (Hashimoto et al., 1996). Az általunk vizsgált gyűrűsfarkú makik kooperáló pár alakulása és a rokonság között nincs kapcsolat, mely megegyezik a csimpánzok kooperációja és apai rokonsága közötti összefüggéssel, de eltér anyai rokonságuk és a kooperáció közötti korrelációtól, úgy mint a hollókeselyűknél is (Langergraber et al., 2007; Mitani et al., 2000; Parker et al., 1995). A kooperáció és a pozitív interakciók között sem találtunk összefüggést, mely ellentétes a csimpánzoknál talált kapcsolattal (Langergraber et al., 2007; Mitani et al., 2000).

Jövőbeli kutatások során érdekes lenne megvizsgálni, hogy nagyobb számú, és nőstényeket is tartalmazó gyűrűsfarkú maki csapaton, tesztelve a „csúszó kötél” módszer, hogyan alakul a kooperáció. Ezen kívül érdemes lenne az egyeket hozzászoktatni a szétválasztáshoz, hogy a későbbiekben, egyszerre csak két egyed tartózkodjon a teszt helyiségben, ahogy a hagyományos „csúszó kötél” feladat esetében, mert ez a tesztszituáció lehetővé tenné kontrolláltabb kísérletek elvégzését is.

Összefoglalás

A kooperáció, vagyis az együttműködés evolúciója ma is egy vitatott kérdés az etológiában. Rokon egyedek között a Hamilton-féle rokon szelekció adhat magyarázatot a kooperációra, nem rokon egyedek között pedig a direkt és az indirekt kölcsönösség elmélete.

A „csúszó kötél” (loose-string) módszert korábban több fajnál alkalmazták (pl.: csimpánzok, bonobók, elefántok, hiénák), amely állatok értették a feladatot és bizonyos feltételek mellett kooperáltak is. Ezt a módszert alkalmaztam én is dolgozatomban a Jászberényi Állat- és Növénykert hét hím egyedből álló gyűrűsfarkú maki (*Lemur catta*) csapatán.

Érdekes kérdés, hogy a gyűrűsfarkú makik kognitív képességükből adóan meg tudják-e érteni a feladatot, és ha igen, akkor kooperálnak-e? Továbbá mivel ezek az állatok szociálisan szoros viszonyban állnak egymással, ezért felmerül a kérdés vajon a kooperáció tükrözi-e a szociális, dominancia, vagy rokonsági viszonyokat?

Pozitív és agonisztikus szociális interakciókból gyűjtött adatok alapján a rangsorrend lineárisnak bizonyult, és képet kaptunk az egyedek közötti szociális vonzódásról.

Az adataink alapján az egyedek képesek voltak megérteni és végrehajtani a „csúszó kötél” feladatot, és a kooperáló párok alakulása nem véletlenszerű. Azok az egyedek működnek együtt, melyek között a rangkülönbség kettő. A domináns egyedek több kooperációban vesznek részt mint a szubordináltak, és több segítséget nyújtanak az alárendeltek a rangsorban feljebb állóknak, mint fordítva. A rokonság és az egyedek között történt kurkászások időtartama összefügg egymással, de nem magyarázzák a kooperáló párok alakulását.

Vélhetőleg az egyedek közötti vetélkedés miatt nem kooperálnak gyakran a rangsorban egymás mellett elhelyezkedő egyedek. A szubordináltak számára valószínűleg elég az 1:2 arányú részesedés a jutalomfalatból ahhoz, hogy érdemes legyen fenntartaniuk a kooperációt a rangsorban fölöttük álló egyedekkel.

Summary

The evolution of cooperation is a controversial part of behavioural biology. Hamilton's rule explains well the phenomenon of cooperation between related individuals (kin selection theory). Among non-related individuals direct and indirect reciprocity can lead to cooperation.

In previous studies the loose-string paradigm was used to assess cooperation. This method was successfully used with chimpanzees, bonobos, elephants, hyenas. These species solved the tests (they gained the titbits) and from the controls it turned out that they understood they need their partner. In this present study I used the loose-string method to test seven male ring-tailed lemurs in the Zoo of Jászberény.

An interesting question is, whether the lemurs are able to solve the test and if so, do they understand the role of their partner? Furthermore this species lives in highly social groups so the question arose, whether cooperation reflects social, dominance or kinship relations?

Based on the data that was collected from positive and agonistic social interactions the lemurs could be arranged into a significantly linear hierarchy. From the observation data we also got information about the social affection among individuals.

According to our results the individuals performed the task successfully significantly more often than chance level, so we can assume they understood the 'loose-string' method. The pairs were not formed randomly in case of successful cooperations. The median rank difference between cooperating partners' was two. Subordinates participated in less cooperations than dominant individuals and the lemurs tend to help dominant individuals more often. A positive correlation was found between kinship and time spent with grooming (a measure of social affection), but none of them accounts for the non-random partner choice during cooperation.

We hypothesised that the individuals that are next to each other in the hierarchy are not likely cooperate because of the strong competition. Presumably the 1:2 proportioned benefit from the cooperation is sufficient for the subordinate individuals to maintain cooperation with higher ranked animals.

A dolgozat lezárásának dátuma: 2015. január 7.