

Nemlineáris kooperációs dilemma 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

2021. október 18.

Tartalomjegyzék

Bevezetés	3
Célkitűzés	13
Módszerek	14
I. modell	14
I.a modell	16
I.b modell	16
Eredmények	17
Diskusszió	21
Összefoglaló	25
Summary	25
Irodalomjegyzék	26
Köszönetnyilvánítás	28

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 (Eigen and Schuster 1978; Szathmáry and Demeter 1987; Szabó et al. 2002), a soksejtűség kialakulásához munkamegosztásra és a sejtek szabályozott együttműködésére volt szükség (Maynard Smith and Szathmáry 1995), még az emberi nyelv kialakulása is szoros kapcsolatban áll az emberi kooperációval (Smith 2010).

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 (WEST et al. 2007). 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 előállítása 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.

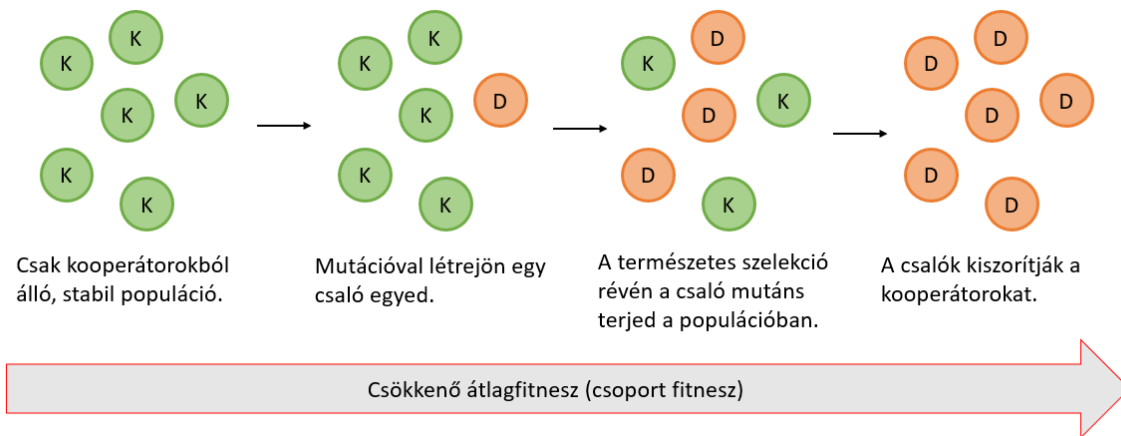
Élőlénycsoport	Kooperatív viselkedés
<i>Pseudomonas fluorescens</i> Migula, 1895	A kooperátorok egy adhezív polimert termelnek, melyek segítik az utódsejtek egymás közelében maradását. A polimer termelése költséges, azonban az összes egyed számára hasznos (Rainey and Rainey 2003).
<i>Saccharomyces cerevisiae</i> Meyen, 1838	A kooperátor sejtek invertázt termelnek, melyből a csálók is részesülnek (Gore et al. 2009).
<i>Polistes dominula</i> Christ, 1791	A kooperatív egyedek fészket építenek, a csáló egyedek ezeket elfoglalhatják tőlük (Starks 2001).
<i>Poecilia reticulata</i> Peters, 1859	A kooperatív egyed előre jelzi a predátort, ezzel saját magát veszélybe sodorva (Bleakley et al. 2006).
<i>Suricata suricatta</i> Schreber, 1776	A kooperatív egyed előre jelzi a predátort, ezzel saját magát veszélybe sodorva (Hollén and Manser 2006).

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 (Nowak 2006). 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, elsőként vizsgálta ezt a kooperációs dilemmát, azt a végkimenetelt, melyben a defektorok teljesen kiszorítják a kooperátorokat közlegelő tragédiájának nevezte (Hardin 1968). A klasszikus példában több gazda legelteti a tehenét egy közös legelőn, minden tehén szép, jóllakott. Tegyük fel, hogy 10 gazda használja a legelőt és minden tehén 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 tehén 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 tehén 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 tehénnél nem tud többet eltartani a legelő, az állatok elpusztulnak. Végeredményben az összes gazda rosszabbul jár, mint kezdetben mikor egy kövér és jól tejelő tehenük volt. Ebben a példában a kooperátorok az egy tehenet tartó gazdák, a közjó a szabad legelő kapacitása, a költség pedig a plusz tehén 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 (Nowak

2006) 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 (Hamilton 1963, 1964). 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 (Hamilton 1964).

A rokonszelekció háttérében tulajdonképpen a hatékonyan terjedő “önző gének” állnak (Dawkins 1976; Gardner and Welch 2011), 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 (Silk 2002; Foster et al. 2006). 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 (Trivers and Hare 1976).

2. Közvetlen kölcsönösség

Közvetlen kölcsönösség (Trivers 1971) 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 (Axelrod 1984). 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 (Fudenberg and Maskin 1990).

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 (Nowak and Sigmund 1992).

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 (Nowak and Sigmund 1993; Imhof et al. 2007).

A természetben például guppiknál (*Poecilia reticulata*) figyelték meg a „szemet szemért” stratégia hatékony alkalmazását (Dugatkin and Alfieri 1991).

3. Közvetett kölcsönösség

A közvetett kölcsönösség egyszerűbb formái megfigyelhetőek néhány szociális állatfajnál is (Bshary and Grutter 2006), 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 (Nowak and Sigmund 1998). 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

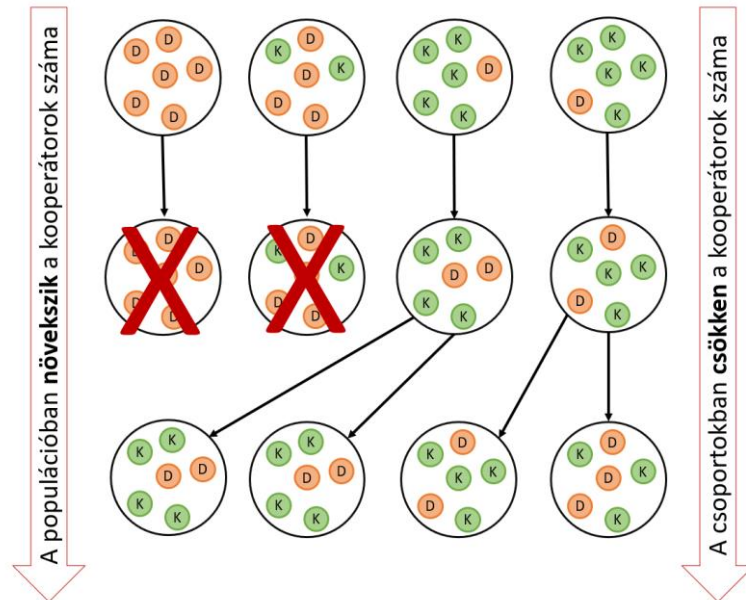
Az eddigi esetekben egy jól kevert populációt feltételeztünk, amiben minden egyed egyforma eséllyel kerül interakcióba minden másik egyeddel, de a valódi populációkban ez sokszor nem teljesül. A kölcsönösségi hálózatokban (Nowak and May 1992) az egyedek tartós, térbeli vagy szociális kapcsolati hálója 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 (Lieberman et al. 2005). 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 (Voelkl and Kasper 2009).

5. Csoportszelekció (többszintű szelekció)

A csoport- vagy többszintű-szelekció (Wilson 1975; Taylor and Wilson 1988; Traulsen and Nowak 2006) 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 csoportszelekció akkor tudja a kooperátorokat fenntartani, ha $(b/c) > 1 +$

(n/m) , ahol n a csoportot alkotó egyedek száma, m pedig a csoportok száma. A csoportszelekció mechanizmusát a 3. ábra mutatja be.

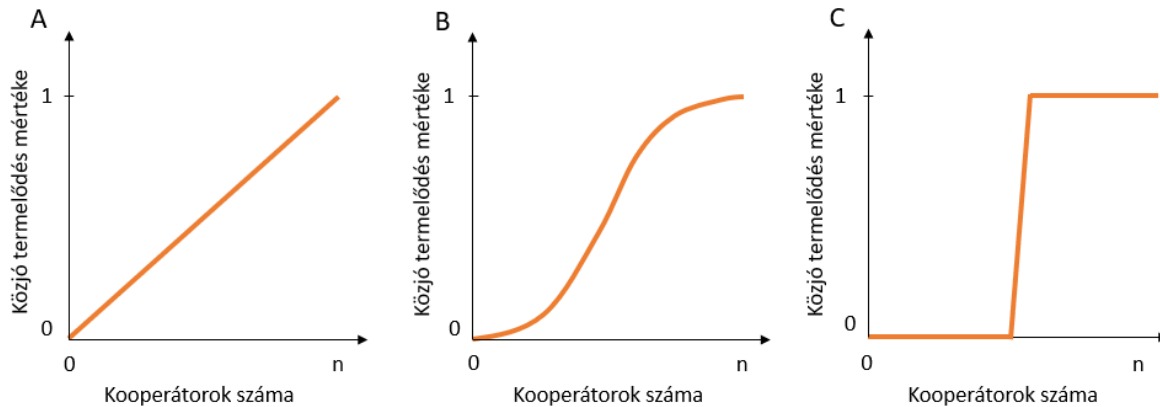


3. ábra: A csoportszelekció szemléltetése

Csoportszelekció segíti a kooperáció fennmaradását például a kaliforniai aratóhangyáknál (*Pogonomyrmex californicus*) (Shaffer et al. 2016).

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 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 (Archetti and Scheuring 2012), 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 elér egy előre meghatározott számot (k) (4./C ábra). A közjavak játékanak ez a modellje az önkéntesek dilemmája (Diekmann 1985) 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.

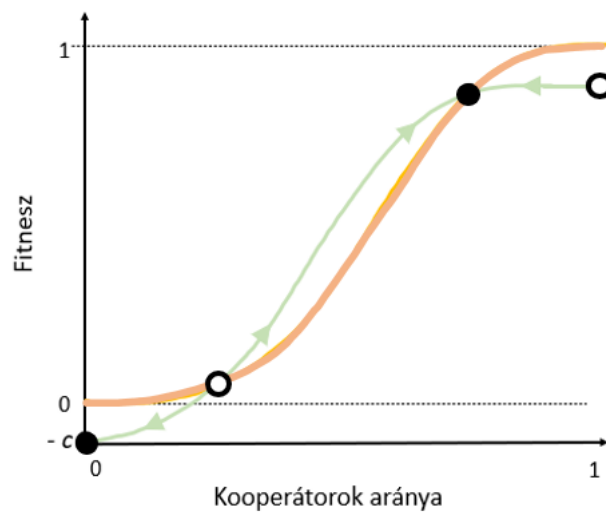
A 6. ábra viszont azt mutatja be, hogy ha a populáció egy fázisban csoportokra bomlik, melyekben az egyedek függetlenül hatnak kölcsön, akkor a kooperátorok átlagosan több kooperátorral vannak együtt, mint a defektorok. Ennek hatására, ha minden egyes csoportban az adott csoportban lévő defektorok jobban 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 közjó dilemmák esetén matematikai módszerekkel megmutatható (Archetti and Scheuring 2011), 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 (7. 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 közös 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) fitnessa 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 dolgozatban egyrészt azt vizsgáljuk, hogy bizonyos feltételek mellett a fent említett mechanizmusok (rokonszelekció, kölcsönösség, aggregáció, többszintű kiválogatódás) nélkül is ki tud alakulni egy stabil egyensúlyi állapot a kooperátorok és a defektorok között az önkéntesek dilemmája modellben. Másrészt azt is megvizsgáljuk, hogy a természetes

populációkban mindig jelen lévő sztochaszticitás milyen hatással van a kooperátorok és a csalók egyensúlyára ebben a modell populációban.

A modell viselkedését numerikus szimulációval tanulmányoztuk egy olyan populációban, ahol semmilyen csoportképződés nincs, csupán az egyedek lokális kölcsönhatása az, ami segíti a kooperáció terjedését

Marco Archetti és Scheuring István egy hasonló problémát vizsgáltak analitikus módszerekkel 2011-es cikkükben (Archetti and Scheuring 2011). 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 hasonlítottam össze.

Módszerek

I. modell

Az I. 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 2000 egyedből áll, kooperátor és defektor egyedek keverednek egymással. Az egyedek szomszédsága 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 a kölcsönhatásban, amelyben ő részt vesz, illetve, hogy önmaga kooperátor-e. Mivel az egyed szomszédjai folyamatosan változnak, ez mindig pillanatszerű. 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.

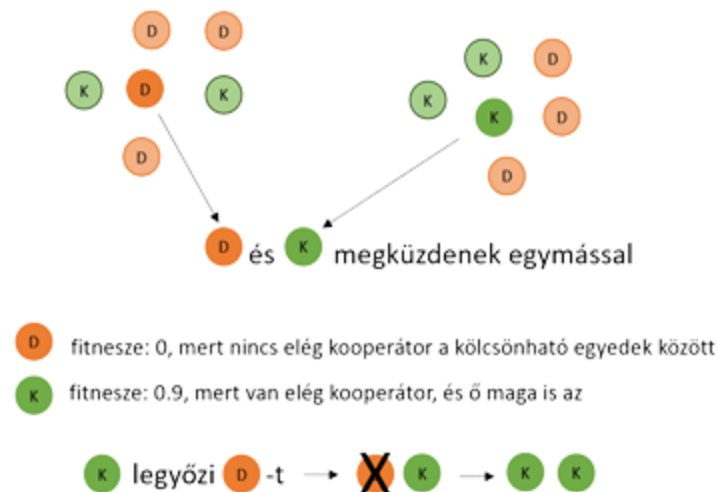
A populációban a szelekciós folyamat a következő: véletlenszerűen kiválasztunk két egyedet melyek megküzdenek egymással. A fitnesszeik befolyásolják a nyelési esélyeiket, egyik egyed p , másik egyed $1-p$ valószínűséggel győz, p kiszámítása:

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

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 nyelési 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 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 $8.$ ábra szemlélteti.



8. 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.

I.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 ($l = 1, 2, \dots, 9$).

I.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.

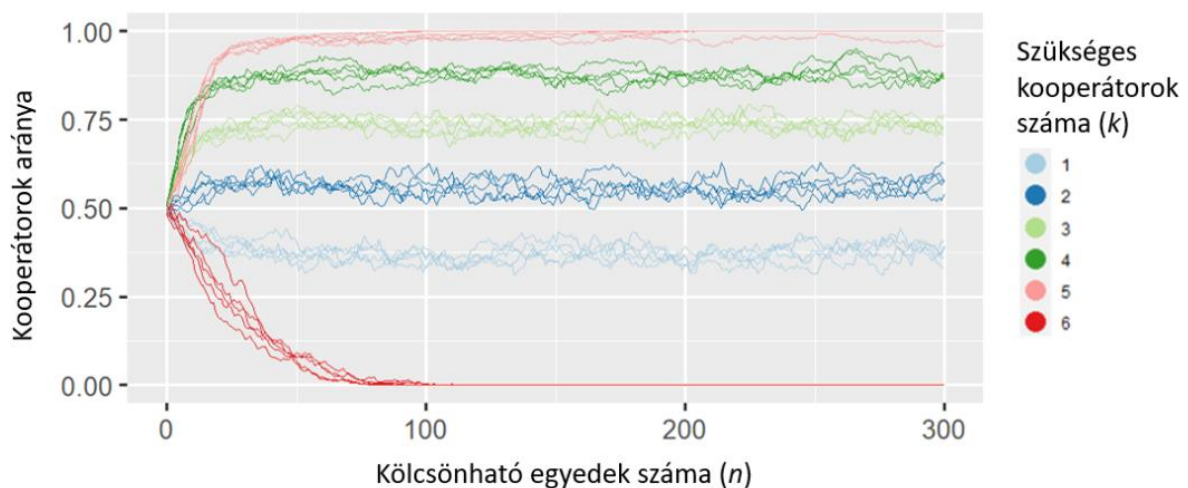
Fluktuáló költség esetén a feljebb leírt képletben $\Delta w_{max} = 1 + c_m$, ahol c_m az összehasonlításban szereplő két egyed költségei közül a magasabb.

A vizsgált kooperációs dilemmát Python programnyelven (Van Rossum et al. 2009) modelleztem. A modellek kódja az alábbi linken elérhető:

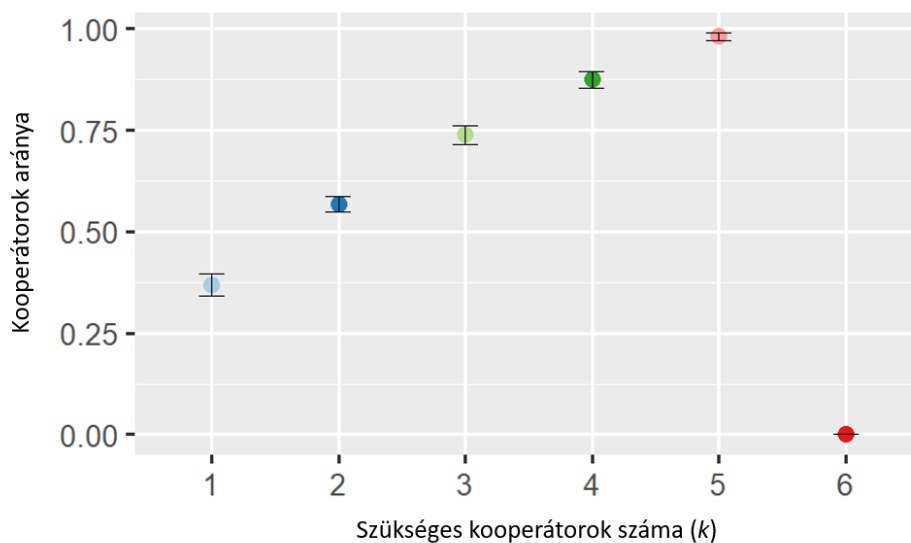
https://colab.research.google.com/drive/1eQFWjKLuMdt694jNiM_NaR_3WLlg_4W5?usp=sharing

Eredmények

Először azt vizsgáltuk (I. modell), 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. A 9. 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 10. ábrán az utolsó száz generációban megfigyelt kooperátor gyakoriság átlaga és szórása van ábrázolva.



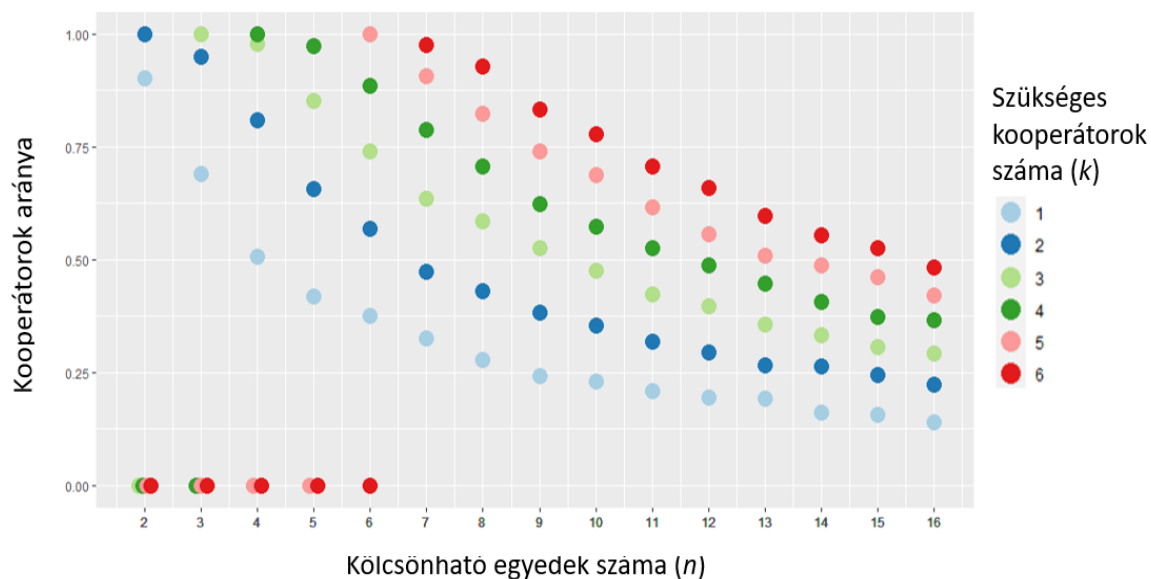
9. ábra: A kooperátorok arányának változása a generációk során, különböző szükséges kooperátor szám (k) mellett, $c = 0,1$, $N = 2000$, $s = 0,6$, $n = 6$.



10. 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.

Azt tapasztaljuk tehát, hogy ha $k < n$, akkor a kooperátorok bármilyen aggregációja és csoportosulása nélkül is együtt élnek a kooperátorok a defektorokkal. A k küszöb paraméter növelésével növekszik a kooperátorok egyensúlyi gyakorisága, viszont $k = 6$ esetről a szükséges kooperátor szám túl magasnak bizonyult, így nem tudott kialakulni stabil egyensúly a kooperátorok és defektorok között.

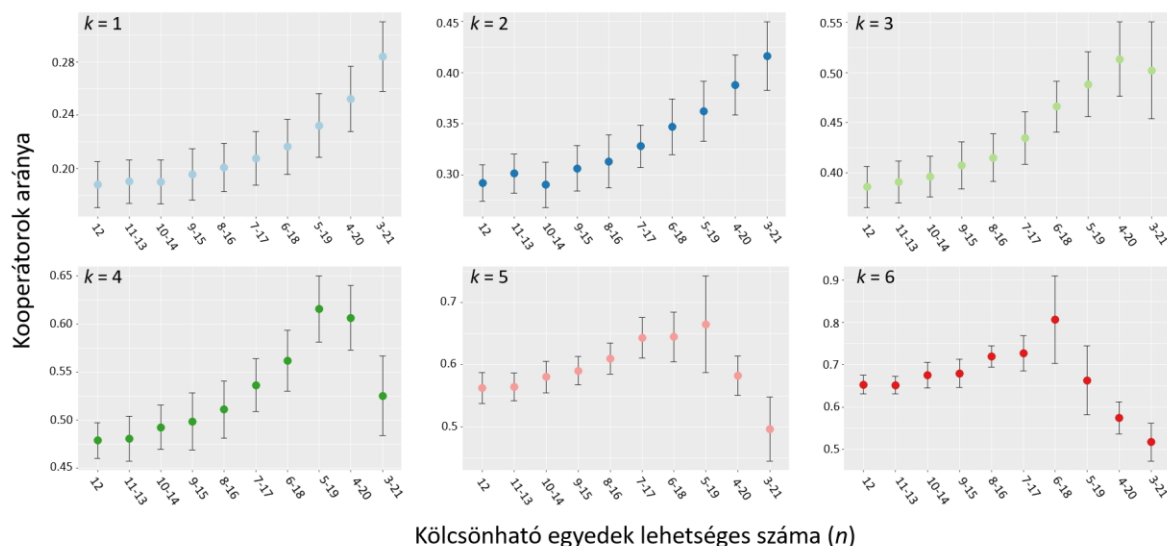
Ezután azt vizsgáltuk meg, hogy az interakciókban részt vevő egyedek száma milyen hatással van a kooperátorok egyensúlyi gyakoriságára. A vizsgálatot a következő paraméterek mellett végeztük el: $c = 0,1$, $N = 2000$, $s = 0,6$. volt. A 11. ábrán láthatóak az eredmények. Az y tengelyen az utolsó 100 generációban megfigyelt kooperátor arány átlaga van.



11. 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.

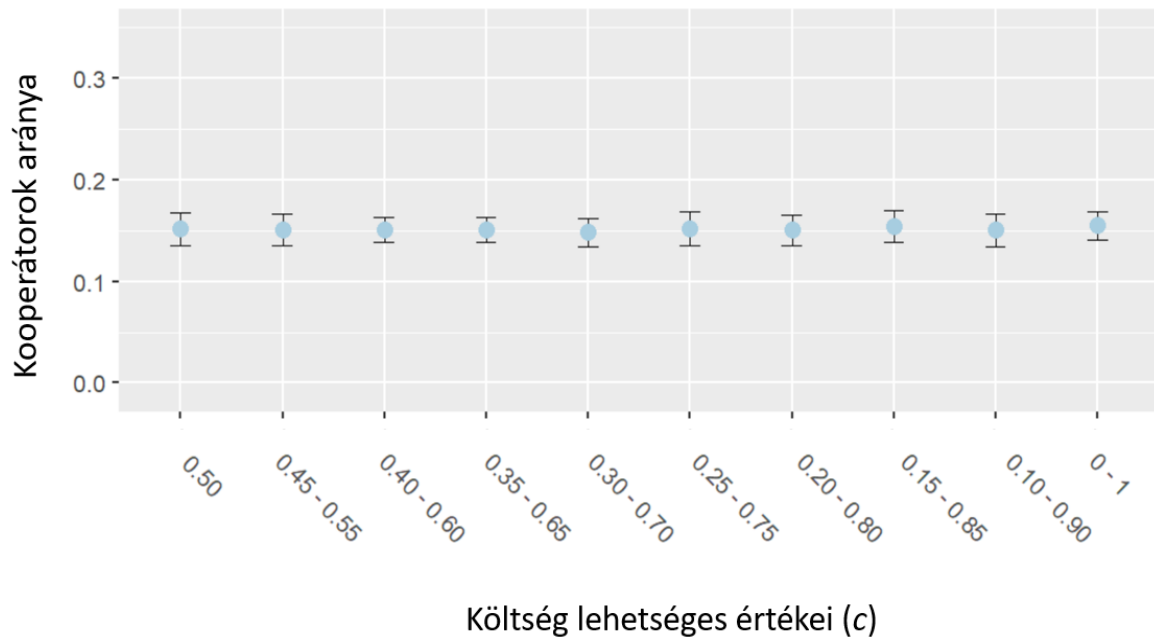
A kölcsönható egyedek számának növelése után, azt vizsgáltam, hogy milyen hatással van az egyensúlyra, hogyha az interakcióban résztvevő egyedek száma fluktuál (I.a modell). Ennek a vizsgálatnak az eredményei láthatóak a 12. ábrán.



12. 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 y-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 varianciája egészen addig növelte a kooperátorok egyensúlyi gyakoriságát a populációban, míg $n_{min} \geq k$ teljesült, ahol n_{min} a lehetséges legkevesebb egymással kölcsönható egyed. Ha $n_{min} < k$ esetén a tendencia megfordul és a kooperátorok aránya csökken a populációban.

Numerikus kísérleteink alapján a kooperációs költség fluktuációja (I.b modell), nem befolyásolta sem az egyensúlyban létrejövő kooperátor gyakoriságot, sem a kooperátorok arányának szórását. Az eredményeket a 13. ábra mutatja be. A költség átlagos mértéke 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.



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

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 lehetőségessége eddig megkérdőjelezett volt. A dolgozatban csak a paraméter-tér bizonyos részeit vizsgáltuk a modell segítségével, egy teljes paraméter-teret felölelő vizsgálatra rengeteg gépidőre lenne szükség.

Eredményeink 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, ha például két kölcsönható egyed közül, kell legalább egy kooperátor, az azt jelenti, hogy a kölcsönható egyedek fele kell, hogy kooperáljon, míg három esetén csak az egyharmada, négy esetén a negyede stb. Minél többen lépnek interakcióba, annál nagyobb az esélye, hogy lesz elég egyed, aki vállalni fogja a kooperációt.

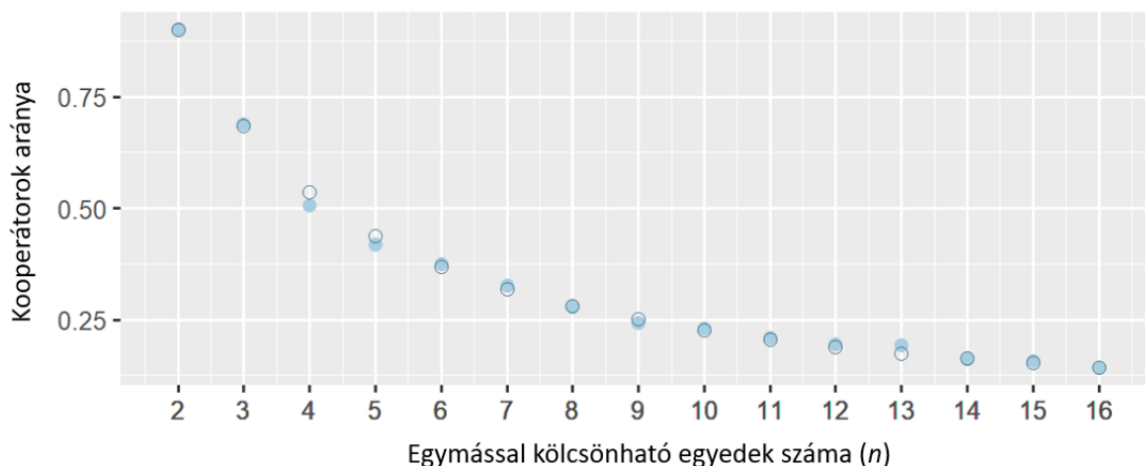
A problémának létezik egy analitikusan kezelhető modellje (Archetti and Scheuring 2011), mely végtelen nagy populációkat vizsgál, végtelen sok azonos n méretű csoporttal. Az általunk kapott numerikus eredményeket ennek a modellnek az analitikus eredményeivel hasonlítjuk össze. A mi modellünkben a populáció nem végtelen és még rövid időre sem alakulnak ki stabil csoportok, mely alapján elképzelhető volt, hogy a két modell, kvantitatív és kvalitatív viselkedése nem lesz azonos.

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

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

ahol b a nyereség, melyet minden résztvevő megkap, ha elegendő kooperátor vesz részt az interakcióban. Ezzel a képletből számolt értékeket hasonlítottuk össze a modellünkből kapottakkal (14. ábra). A képlet $b = 1$, és $c = 0,1$ mellett:

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

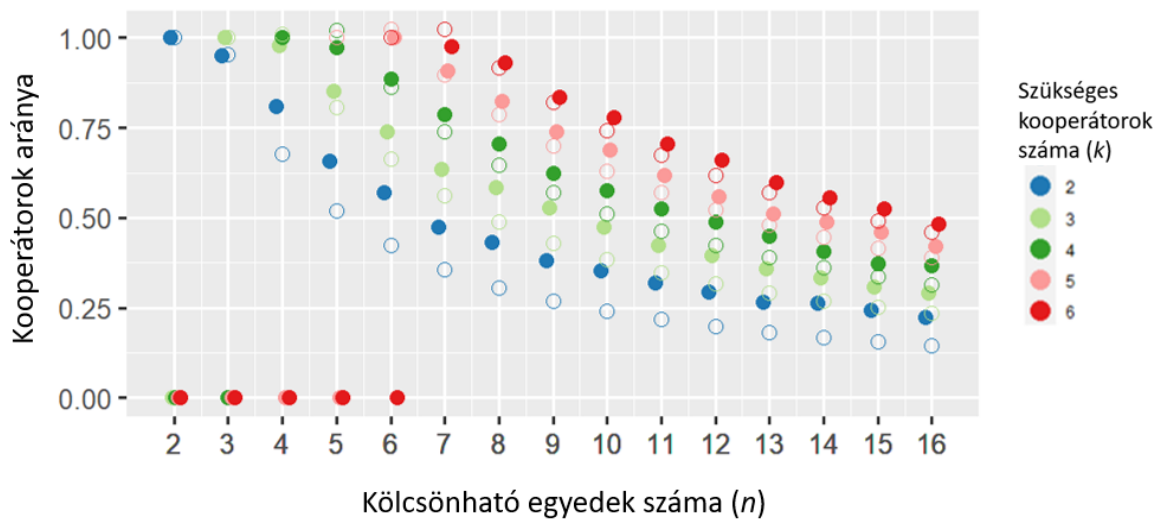


14. ábra: Az egyensúlyi kooperátor arány a kölcsönható egyedek számának (n) függvényében, a teli körök a modellből kapott eredmények ($c = 0,1$, $N = 2000$, $s = 0,6$, $k = 1$), az üres körök az analitikus modellből származó képletből számoltak.

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 15. ábrán a modellből kapott és a képlet szerint kiszámolt eredmények összehasonlítása látható. 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 teljesen összhangban van azzal, amit tapasztaltunk a numerikus és az analitikus eredmények összevetésénél.



15. 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.

Összességében a numerikus modellünk összhangban áll a korábbi analitikus predikciókkal, a két modell különbségeinek ellenére is.

Az egymással kölcsönható egyedek számában lévő fluktuáció hatását, azért releváns vizsgálni, mert a természetes populációkban ritkán fordul elő, hogy a denzitás teljesen egyenletes és

mindig ugyanannyi egyed tud egymással interakcióba lépni. 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 (15. ábrán látható). A gyakoriság a kölcsönható egyedek számával fordítottan arányos, tehát az alacsony n értékek jobban növelik a kooperátorok gyakoriságát, mint ahogy magas n értékek csökkentik. Ha $n_{min} < k$, létrejöhetnek olyan esetek, amikor a szükséges kooperátorok száma magasabb, mint az interakcióban résztvevő egyedek száma. Ezekben az esetekben a 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 elegendő egymással, ahhoz, hogy a közjó létrejöhessen.

A fluktuáló denzitással kapcsolatos eredményeink bakteriális populációkban laborban is igazolhatóak lehetnek, egy olyan baktérium törzs segítségével, ahol a baktériumok termelnek valamiféle közjót és egy kísérleti beállítással elérhető, hogy a baktériumok denzitása fluktuáljon.

Az egyedek közti heterogenitás a természetes populációk gyakori jellemzője, a kooperáció választása nem minden egyed számára jelent ugyanakkora költséget. Modellünkben az derült ki, hogy az általunk vizsgált paraméterek mellett a költség fluktuációja nem befolyásolja az egyensúlyi kooperátor gyakoriságot. Elképzelhető, hogy van olyan eset paraméter tartomány a modellnek, amikor ez a megfigyelés nem igaz. Ezért ez a kérdéskör további vizsgálatokat igényel.

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 csálók 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 numerical models 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

- 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>
- 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>
- Axelrod R (1984) *The Evolution of Cooperation*. NY: Basic Books, New York, NY
- 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>
- Bshary R, Grutter AS (2006) Image scoring and cooperation in a cleaner fish mutualism. *Nature* 441:.. <https://doi.org/10.1038/nature04755>
- Dawkins R (1976) *The Selfish Gene*. Oxford University Press, Oxford, UK
- Diekmann A (1985) Volunteer's Dilemma. *J Conflict Resolut* 29:605–610. <https://doi.org/10.1177/0022002785029004003>
- 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>
- 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>
- Foster KR, Wenseleers T, Ratnieks FLW (2006) Kin selection is the key to altruism. *Trends Ecol. Evol.* 21
- Fudenberg D, Maskin E (1990) Evolution and Cooperation in Noisy Repeated Games. *Am Econ Rev* 80:
- 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>
- Gore J, Youk H, Van Oudenaarden A (2009) Snowdrift game dynamics and facultative cheating in yeast. *Nature* 459:.. <https://doi.org/10.1038/nature07921>
- Hamilton WD (1963) The Evolution of Altruistic Behavior. *Am Nat* 97:.. <https://doi.org/10.1086/497114>
- 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)
- Hardin G (1968) The Tragedy of the Commons . *New Ser* 162:1243–1248
- 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>
- 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>
- Lleberman E, Hauert C, Nowak MA (2005) Evolutionary dynamics on graphs. *Nature* 433:..
<https://doi.org/10.1038/nature03204>
- Maynard Smith J, Szathmáry E (1995) The major transitions in evolution. Freeman, , Oxford, UK
- 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>
- Nowak MA (2006) Five rules for the evolution of cooperation. *Science* (80-.). 314
- Nowak MA, May RM (1992) Evolutionary games and spatial chaos. *Nature* 359:..
<https://doi.org/10.1038/359826a0>
- Nowak MA, Sigmund K (1998) Evolution of indirect reciprocity by image scoring. *Nature* 393:.. <https://doi.org/10.1038/31225>
- Nowak MA, Sigmund K (1992) Tit for tat in heterogeneous populations. *Nature* 355:250–253.
<https://doi.org/10.1038/355250a0>
- Rainey PB, Rainey K (2003) Evolution of cooperation and conflict in experimental bacterial populations. *Nature* 425:.. <https://doi.org/10.1038/nature01906>
- 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>
- Silk JB (2002) Kin selection in primate groups. *Int. J. Primatol.* 23
- Smith EA (2010) Communication and collective action: Language and the evolution of human cooperation. *Evol. Hum. Behav.* 31
- 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:
- 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>
- 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)
- 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>
- 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>
- Trivers RL (1971) The Evolution of Reciprocal Altruism. *Q Rev Biol* 46:. <https://doi.org/10.1086/406755>
- 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>
- 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>
- 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>
- 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>

Köszönetnyilvánítás

Köszönöm témavezetőmnek, Dr. Scheuring Istvánnak a rengeteg segítséget és időráfordítást. Köszönöm Rák Gergőnek a támogatást és formai útmutatást a dolgozat megírásához.