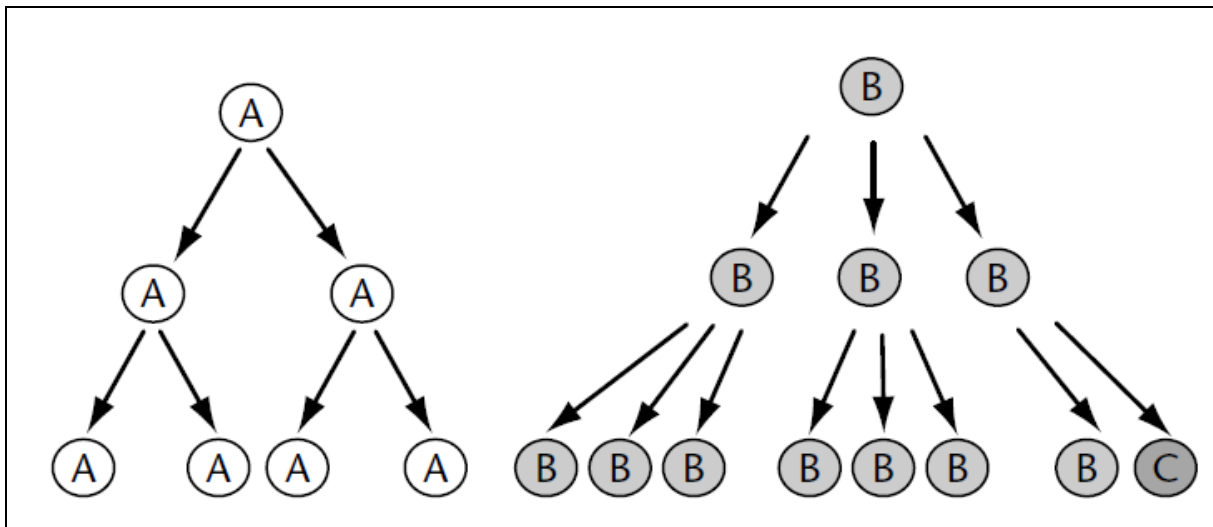


EVOLÚCIÓ, AZ EMBER EVOLÚCIÓJA

Szathmáry Eörs

Biológiai szempontból az evolúció nem más, mint a replikátorok populációjában lezajló, generációkon átívelő folyamat, amelynek során a replikátorokat jellemző bizonyos jellegek eloszlása a populációban megváltozik. A replikátor olyan ágens, amely szaporodás során a szerkezetét nagymértékben változatlanul örökíti át. Még általánosabban fogalmazva: a biológiai jellegű evolúció ún. evolúciós egységek populációjában bontakozhat ki. Az evolúciós egységektől megkívánjuk, hogy: 1. szaporodjanak; 2. bizonyos tulajdonságaikat átörökítsék; és 3. az öröklődés ne legyen pontos (változékonyság). Ha feltételezzük, hogy az öröklődő bélyegek között vannak olyanok, amelyek befolyásolják az egységek szaporodását és/vagy túlélését (e kettő kombinációját nevezzük rátermettségnek, angol szóval *fitness*nek), akkor a populációban természetes szelekció általi evolúció mehet végbe. Ennek során olyan változatok szaporodnak el, amelyek egész életük során több utódot képesek maguk után hagyni, mint a versenytársaik. A rátermettséget növelő bélyegeket nevezzük evolúciós adaptációknak, szép példájuk a pók hálójá vagy a gerincesek szeme (1. ábra).

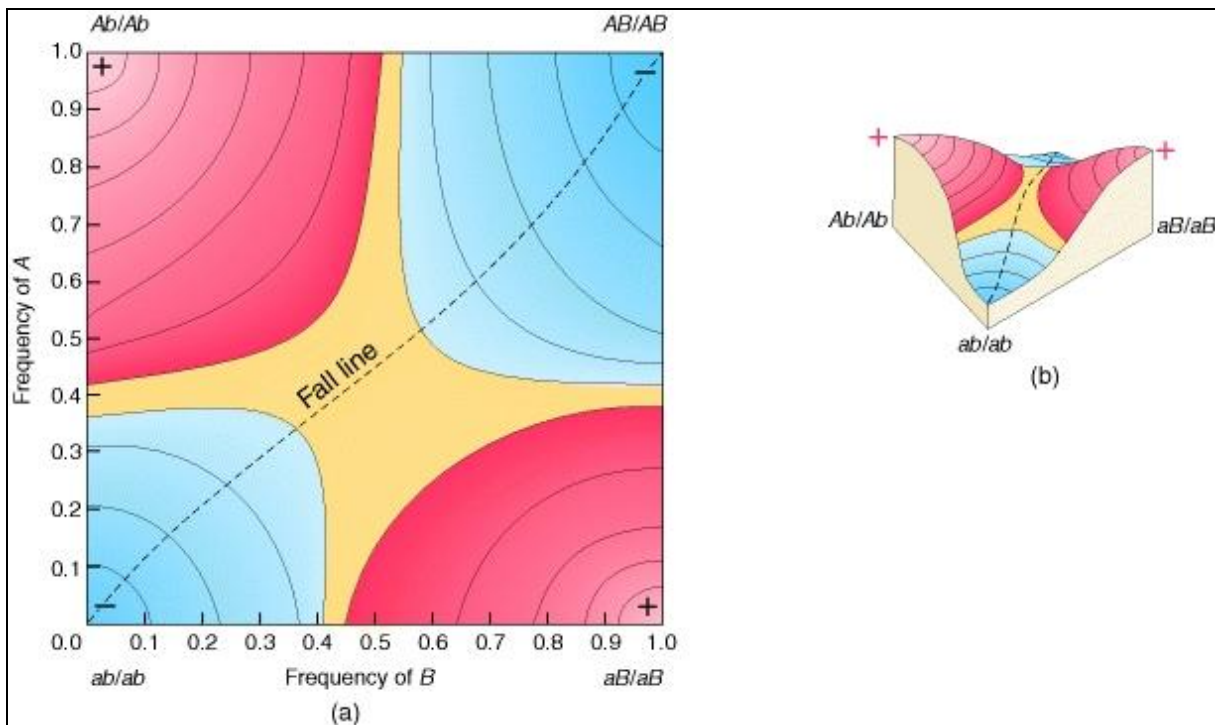


1. ábra. Evolúciós egységek. A-ból A ágensek, B-ből B ágensek lesznek. Itt a B egységek termékenysége nagyobb. Az öröklődés nem pontos: a jobb alsó sarokban egy új, C variáns jelent meg

Fontos, hogy a fenti általános megfogalmazás nem utal kimondottan organizmusokra. Ez szándékosan van így: ezért mondhatjuk azt, hogy nem biológiai, de biológiai jellegű evolúció folyhat kémiai vagy kulturális egységek populációiban is; feltéve, hogy ezek kielégítik a fenti kritériumokat. Ma már lehet olyan szaporodó molekulákat szintetizálni, amelyek nem élnek, de van evolúciójuk. Hasonlóképpen a számítógépes vírusokat nem tekintjük élőnek, noha bizonyos változataik a kibernetikus

térben valódi evolúciót mutathatnak. Meggyőzően lehet érvelni amellet is, hogy a kórokozó vírusok sem élnek, noha mostanában a kísérletes evolúciós vizsgálatok kedvenc alanyai (jól vizsgálhatók molekuláris biológiai módszerekkel, és nagyon gyorsan szaporodnak).

A populációk adaptációjának szemléltetésére alkották meg az adaptív tájkép fogalmát (2. ábra). Itt a koordinátatengelyek mentén (egy kivételével) releváns genetikai változók vannak feltüntetve, míg egy másik dimenzióban az illető genetikai összetételhez rendelt rátermetségi érték áll. Eszerint a természetes szelekció hatására a populáció felfelé kaptat az adaptív tájképen. Ha jobban belegondolunk, ez nem jelenti feltétlenül azt, hogy az evolúció mindig eléri a legmagasabb csúcsot: könnyen egy lokális optimumon ragadhat. Ennél rosszabb is történhet azonban. A létező populációk végesek, így a mozgásukat az adaptív tájképen nemcsak az öröklődés és a természetes szelekció, de a véletlen hatások is befolyásolják (ahogy egy töltött pollenszemcsét elektromos térben nem csupán a tér, hanem a Brown-mozgás is befolyásol). A létező populációk átlagos rátermetsége tehát romolhat is. Végezetül az adaptív tájkép valójában nem statikus. A rátermetségi értékek a környezet változásaitól is függenek, s ebbe az élő környezet is beleértendő. Márpedig az élő környezetet jelentő populációk is evolváltnak: a gazdaszervezetek és a paraziták hatnak egymás adaptív tájképeire.



2. ábra. Adaptív tájkép két csúccsal (vörös), két adaptív völgyel (kék) és egy nyeggel (a tájkép közepén). A szintvonalak a megegyező átlagos rátermetségi pontokat kötik össze. Ha mindig felfelé kaptat az evolúció, akkor a populáció azt a csúcsot hódítja meg, amely a „fall line”-hoz képest ugyanazon oldalon van, mint a kezdeti populáció. Az A és a B két, nem megegyező locus alléljei – a) szintvonalas térkép; b) perspektivikus, 3D-s ábrázolás

A gyakoriságfüggő szelekció akkor lép fel, ha az egyes genotípusok rátermettsége azok gyakoriságától is függ a populációban. A lovaknak három fő jármódjuk van: a séta, az ügetés és a vágta. Az az optimális sebesség, amelynél ezek közt váltanak, fizikai meghatározottságú, a lovak tehát egyedül és csordában is ugyanannál a sebességnél váltanak. Sok esetben viszont az optimális viselkedés attól függ, hogy közben mások mit tesznek. Ennek a megfontolásnak a leghíresebb terméke az evolúciós játékelmélet. Ez azt feltételezi, hogy az organizmusok (sőt általánosságban az evolúciós egységek) öröklődő stratégiákkal rendelkezhetnek, amelyek meghatározzák, hogy egymás jelenlétében milyen rátermettségi értéket kapnak. Felvethető például, hogy miért van annyi ritualizált küzdelem az állatvilágban. A régi válasz az volt, hogy „ez jó a fajnak”. Az egyedek szaporodása során viszont az akkor és ott sikeresebbek terjednek el, függetlenül attól, hogy eközben a fajjal mi történik. A helyes válasz – utólag – nagyon egyszerű: a ritualizált konfliktus egyszerű oka az, hogy a másik fél visszatámadhat. Az tehát a számszerű előnyöktől és hátrányoktól függ, hogy mi éri meg. Ennek mára klasszikus példája a héja-galamb játék. A nevek itt most nem fajokat, hanem viselkedési stratégiákat jelentenek. Az elképzelt példában két állat küzd valamilyen forrásért. Két héja találkozásakor eskalálódik a küzdelem, és mindkettő komoly sebeket kaphat: átlagosan -2 pont a „jutalmuk”. A galamb a héjának mindig behódol; ekkor a galamb semmit sem kap, a héja viszont harc nélkül megszerzi a forrást (plusz két pont). Végül két galamb békésen megosztózik a forráson (mindkettő egy-egy pontot kap). A pontok itt azt jelentik, hány egységgel változik meg a rátermettség a „játék” hatására. A bemutatott kifizetési táblázatból látható, hogy mindig célszerű azt a stratégiát választani, amely nem egyezik meg az ellenfelével, mert ez esetben nagyobb nyereséget könyvelhetünk el. A részletes matematikai elemzés kimutatja, hogy a populáció dinamikus egyensúlya a két stratégia meghatározott arányú keveréke. Ezt az egyensúlyi állapotot evolúciósan stabilis stratégiának (ESS-nek) hívjuk. Jellemző rá, hogy egyik (már tekintetbe vett) stratégia képviselője sem tudja a maga javára eltorzítani. Merőben új stratégiák természetesen új kifizetési táblázatot jelentenek, amelyhez alkalmasint más ESS tartozik (1. táblázat).

	Héja	Galamb
Héja	$-2, -2$	$2, 0$
Galamb	$0, 2$	$1, 1$

1. táblázat. A héja-galamb játék kifizetési táblázata

Az ESS fogalma és az evolúciós játékelmélet azért is fontos, mert szorosan kapcsolódik a biológiai együttműködés (kooperáció) problémájához. Ennek rengeteg példáját láthatjuk az evolúcióban: a többsejtű organizmusok léte vagy az állati társadalmak mind arról tanúskodnak, hogy a versengés eredménye néha kooperáció. De miért van ez így? A méhállamban a dolgozó miért mond le arról, hogy

szaporodjon, ha egyszer a természetes szelekció a rátermettség növelése irányában szokott hatni? Szinte olyan ez, mint ha valaki amellett érvelne, hogy a fogamzásgátló tabletta az emberek között darwini úton terjedt el. Mint tudjuk, valójában szedése csökkenti a darwini rátermettséget! Igen lazán úgy fogalmazhatunk, hogy ebben az esetben nem az organizmus, hanem a család a szelekció egysége. Az a család, amelyben olyan altruista egyedek is vannak, amelyek lemondanak a saját szaporodásukról, miáltal segítik a család más tagjainak szaporodását, sikeresebb lehet egy olyannál, amelyben ilyen önzetlen családtagok nincsenek. Az evolúciós játékelmélet alapján persze várható, hogy az ilyen evolúciós mechanizmus csak bizonyos mennyiségi feltételek fennállása esetén működhet.

Van azonban egy másik probléma is itt. Mit is jelet a fenti példában, hogy „családtag”? Azt, hogy genetikai rokon. Érezzük azt is, hogy közeli rokon javára lemondani valahogy jobban „megéri”, mint egy távolabbi rokon javára. De mégis mennyire? Itt segít az, ha géneközponitú szemléletre váltunk, és így kérdezzük: „Legyen egy a allél, amely a vad típusú A alléllal szemben hordozóját altruizmusra kényszeríti (a példa szándékosan tömörít és egyszerűsít). Milyen feltételek mellett fog az a elterjedni az A rovására? A választ a Hamilton-egyenlőtlenség adja meg. E szerint a feltétel: $b \cdot r > c$, ahol c az altruista vesztesége rátermettségegységekben mérve, b a megsegített egyed nyeresége, és r a kettejük közötti genetikai rokonság foka. Utóbbi azért fontos, mert ettől függ az, hogy milyen eséllyel fordul elő ugyanaz a kérdéses allél a másik egyedben. Fontos látni, hogy mindhárom változó függhet az adott szituációtól, és bármelyik révén teljesülhet vagy elromolhat az egyenlőtlenségi feltétel. Ilyen értelemben az is igaz, hogy a természetes szelekción keresztül valójában bizonyos géneknek és nem az organizmusoknak az elterjedését követjük nyomon. Azáltal hogy a dolgozó lemond a saját szaporodásáról, hatékonyabban terjesztheti a saját génjeit.

Az emberi populációban is feltűnő az altruizmus: nagyon kooperatív faj vagyunk. Van azonban egy nehézség: ezt nem magyarázhatjuk csak a rokonszelekcióval, mert az emberek nagy, nem rokoni csoportokban is kooperálnak. Kis csoportokban működhet a kölcsönös altruizmus: „te vakarod a hátamat, én meg lovagolok a tiéden”. Mindez sok játékos esetén egyre nehezebbé válik. Többen (köztük a kísérletes közgazdaságtan művelői is) úgy érvelnek, hogy az emberre az erős altruizmus a jellemző: nem csak az igaz, hogy kooperálunk, de az is, hogy megbüntetjük (adott esetben a saját költségünkre, vagyis altruista módon) azokat, akik nem kooperálnak (beleértve azokat is, akik nem büntetnek). Szerintük ez a tulajdonság az emberekben genetikailag kódolva van, és evolúciós kialakulásában szerepet játszott az, hogy hosszú ideig az emberek viszonylag kis csoportokban éltek. Ez a régi csoportselekcións elképzelések egyfajta modern változata, de egy érdekes csavarral: a mechanizmusban az is szerepet játszott, hogy a sikeres csoportokban eleinte a stratégiák nem genetikailag, hanem imitáció révén terjedtek el.

Egy másik mechanizmus, amely alighanem hozzájárult ahhoz, hogy az emberi együttműködés virága szárba szökkenjen: a hírnév terjesztése. Mindez már utal egy egyedülálló emberi adaptációra: a

nyelvre. A természetes nyelv, mint a kiterjedt szimbolikus utalás és a bonyolult mondattan együttese, valóban csak ránk jellemző. Háttérben genetikai és kulturális tényezők állnak. A legújabb kutatások arra utalnak, hogy az emberi kooperáció és az emberi nyelvkészség nem véletlenül járnak együtt: a nyelv könnyebben alakul ki kooperatív szituációban, és viszont: a nyelv jelentősen kiterjeszti az együttműködések lehetséges körét és hatékonyságát.