

# Kin selekcija, altruizam i teorija igara

---

**Mijanović, Lucija**

**Undergraduate thesis / Završni rad**

**2015**

*Degree Grantor / Ustanova koja je dodijelila akademski / stručni stupanj:* **University of Zagreb, Faculty of Science / Sveučilište u Zagrebu, Prirodoslovno-matematički fakultet**

*Permanent link / Trajna poveznica:* <https://um.nsk.hr/um:nbn:hr:217:497711>

*Rights / Prava:* [In copyright](#)/[Zaštićeno autorskim pravom.](#)

*Download date / Datum preuzimanja:* **2025-02-02**



*Repository / Repozitorij:*

[Repository of the Faculty of Science - University of Zagreb](#)



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU  
PRIRODOSLOVNO – MATEMATIČKI FAKULTET  
BIOLOŠKI ODSJEK

KIN SELEKCIJA, ALTRUIZAM I TEORIJA  
IGARA

KIN SELECTION, ALTRUISM AND GAME  
THEORY

SEMINARSKI RAD

Lucija Mijanović  
Preddiplomski studij molekularne biologije  
(Undergraduate Study of Molecular Biology)  
Mentor: doc. dr. sc. Damjan Franjević

Zagreb, 2015

## SADRŽAJ

|   |    |
|---|----|
| 1. UVOD .....   | 1  |
| 2. SOCIJALNE INTERAKCIJE .....  | 2  |
| 3. ALTRUIZAM .....  | 3  |
| 3.1. Altruizam i razina selekcije .....                                   | 3  |
| 3.2. Altruistične strategije.....   | 4  |
| 3.3.Genji za altruizam.....   | 6  |
| 4. KIN SELEKCIJA .....  | 7  |
| 4.1. Hamiltonovo pravilo.....   | 7  |
| 4.2. Inkluzivni fitnes .....  | 8  |
| 4.3. Prepoznavanje srodnika.....  | 8  |
| 4.4. Zajednički predak .....  | 9  |
| 4.5. Kvantitativni test Hamiltonovog pravila .....                        | 9  |
| 5. TEORIJA IGARA .....  | 11 |
| 5.1. Teorija igara i suradnja .....                                       | 12 |
| 5.2. Zatvorenikova dilema .....   | 12 |
| 5.2.1. Tit – for – tat (milo za drago).....                               | 13 |
| 5.2.2. Win – stay, lose – shift (pobjeda – ostani, poraz – mijenjaj)..... | 14 |
| 6. LITERATURA.....  | 15 |
| 7.SAŽETAK.....  | 16 |
| 8. SUMMARY .....  | 17 |

## 1. UVOD

Različiti aspekti životinjskih socijalnih interakcija intrigiraju ljude stotinama godina. Pisanja o socijalnom ponašanju životinja počinju s Aristotelom, no tek djelo Charlesa Darwina *On the Origin of Species* iz 1859. godine potiče razvoj modernog pristupa ovom pitanju, sa sugestijom kako je i ono rezultat prirodne selekcije. Društvena ponašanja variraju od stvaranja jednostavnijih malih skupina do života u organiziranim društvima karakteriziranim podjelom rada, suradnjom, altruizmom te kompeticijom. Društveno ponašanje je kompleksna kombinacija pozitivnih i negativnih učinaka života u skupinama, uspostavljanja dominacije, konflikta između spolova, nepotizma ukoliko su u skupini srodnici, te kooperacije. Raznolikost interakcija je dala impresivnu količinu materijala za proučavanje, što je dovelo do boljeg razumijevanja raznih fenomena u životinjskom ponašanju, ali i nas samih, kroz razvoj sociobiologije.

Cilj rada je osvrnuti se na jedan od fenomena u životinjskom ponašanju koji je dugo bio misterij - altruizam, te dati kratak pregled razvoja istraživanja i glavnih teorija kojima se objašnjava.

## 2. SOCIJALNE INTERAKCIJE

Altruizam i suradnja su vrste ponašanja definirane time što utječu na fitnes individue koja manifestira određeno ponašanje, ali i na fitnes jedinke prema kojoj je to ponašanje usmjereno. Obzirom na posljedice za fitnes donora i recipijenta, socijalne interakcije se mogu podijeliti u 4 skupine (Tablica1).

|                      |   | posljedica za recipijenta |           |
|----------------------|---|---------------------------|-----------|
|                      |   | +                         | -         |
| posljedica za donora | + | obostrana korist          | sebičnost |
|                      | - | altruizam                 | inat      |

**Tablica 1.** Klasifikacija ponašanja prema posljedicama za donora i recipijenta ponašanja. Prilagođeno na temelju West et al, 2006.

Klasifikaciju je predložio W. D. Hamilton (1964, 1970). Obostrana korist ili suradnja je ponašanje u kojem obe jedinke profitiraju, dok će kod sebičnog ponašanja samo donor imati koristi. Ponašanja kojima se posvećivalo najviše pozornosti su altruizam i inat, upravo zbog negativnih posljedica takvog ponašanja na fitnes samog donora.

### 3. ALTRUIZAM

U evolucijskoj biologiji organizam će se nazvati altruističnim ukoliko altruističnim činom pomaže drugoj jedinki te plaća cijenu tog ponašanja u vidu smanjenja vlastitog fitnesa. Drugim riječima, organizam smanjuje vlastite šanse za opstanak i reprodukciju pomažući drugom. Primjere altruizma vidimo u mnogih vrsta: u socijalnih insekata, radnici su najčešće sterilni te pomažu hranjenjem matice i brigom za njeno potomstvo (Wilson, 1971.), šišmiši vampiri će dijeliti krv koju su prikupili sa drugim koji te noći nije uhvatio plijen spašavajući ga time od izgledne smrti (Wilkinson, 1990.), Marmotini će upozoriti ostale na prisutnost predatora, iako će time skrenuti pozornost na sebe (Sherman, 1977.). Razvoj altruizma i suradnje dugo vremena je predmet rasprava i suprotstavljenih stavova, primarno zbog protuintuitivnosti samog koncepta. S obzirom da je Darwinova teorija prirodne selekcije bazirana na individualnoj prednosti, tj. opstaju osobine koje će povećati fitnes jedinke, kako je došlo do opstanka altruizma, koji uzrokuje upravo suprotno? Prirodno je pretpostaviti da će altruistična ponašanja brzo biti eliminirana iz populacije s obzirom da smanjuju vjerojatnost preživljavanja i reprodukcije altruistične jedinke. Dakle, moraju postojati neke adaptivne prednosti koje omogućuju da se altruistično ponašanje održava u prirodi.

#### 3.1. Altruizam i razina selekcije

Pitanje altruizma je blisko povezano s pitanjem na kojem nivou prirodna selekcija djeluje. Charles Darwin se dotakao teme altruizma te pokušao dati svoj odgovor u knjizi *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*: „*a tribe including many members who... were always ready to give aid to each other and sacrifice themselves for the common good, would be victorious over the most other tribes; and this would be natural selection.*” (Darwin, 1871). Smatrao je to oblikom grupne selekcije koja će omogućiti opstanak skupina s altruističnim jedinkama. Ukoliko bi selekcija funkcionirala na nivou jedinke, činilo se da altruizam ne može evoluirati, s obzirom da nije pogodan za altruista. No ukoliko bi djelovala na nivou skupine, to bi objasnilo opstanak altruizma. Skupine sa mnogo altruista bi imale prednost nad skupinama u kojima su samo sebične jedinke, te bi proces selekcije među tim skupinama omogućio evoluciju altruističnog ponašanja. Drugim riječima, pojedinac se žrtvuje za veće dobro.

Do 1960tih, grupna selekcija se smatrala glavnim razlogom opstanka altruističnih osobina, kada biolozi počinju raspravu o snazi njezina utjecaja. John Maynard Smith 1964. otvoreno sumnja u važnost grupne selekcije u radu *Group selection and kin selection*, kao i George C. Williams dvije godine kasnije u knjizi *Adaptation and Natural Selection* te zaključuju kako je ona slaba evolucijska sila koja nije dovoljna za osiguravanje opstanka altruizma.

Glavni problem kojeg su isticali u teoriji selekcije na nivou grupe je problem koji je Dawkins 1976. nazvao „subversion from within“. U populaciji s određenim brojem altruističnih jedinki, sebične jedinke dobivaju očitu prednost nad altruistima. Imat će bolji fitness zahvaljujući altruistima, no za razliku od njih, ne plaćaju cijenu altruizma. Čak i ako je unutar grupe velik udio altruista, s vremenom će ih zamijeniti sebične individue te altruizam ne može opstati (Dawkins, 1976).

Nakon odbacivanja te ideje, 1970tih se razvila nova ideja o selekciji na nivou skupine, koja je bazirana na drukčijem načinu promatranja skupine ili populacije. Nazvana je „multi-level selection“ te se često naziva novom grupnom selekcijom. Umjesto zasnivanja modela na selekciji među različitim populacijama, ovaj model se oslanja na selekciju unutar populacije (Reeve & Keller, 1999). Također, nova teorija ne zagovara grupnu selekciju kao glavnu evolucijsku silu altruizma nego smatra da postoji nekoliko nivoa selekcije koji, ovisno o čimbenicima, variraju u svojoj važnosti. Kasnije je dokazano kako je ovaj model ustvari samo drugi način konceptualizacije evolucijskog procesa opisanog kin selekcijom, te su matematički ekvivalentni (Gardner et al, 2007).

### **3.2. Altruistične strategije**

Kada pričamo o altruističnom ponašanju, često se svi oblici altruizma stavljaju pod isti nazivnik. Postoji više modela altruizma koji imaju različite uloge u prirodi i javljaju se u različitim uvjetima te je važno napraviti razliku između recimo, upozoravanja na dolazak predatora i zajedničkog lova. Također, distinkcija je važna za empirijski rad, jer će različite altruistične strategije imati različita evolucijska ograničenja i selekcijske pritiske – neke od tih strategija se javljaju u suprotnim okolišnim uvjetima, što znači da je potrebno razvijati eksperimente za svaki pojedini tip altruizma kako bi rezultati bili valjani, što nije bio čest slučaj.

2012. Dyken i Wade su napravili model kojim će istražiti raznolike uloge altruizma u prirodi. Altruizam se najčešće istražuje modelima koji mu dopuštaju promjenu recipijentovog preživljavanja ili plodnosti, no ovaj model daje 4 parametra koja kontroliraju fitness, od kojih se svaki može modificirati različitim altruističnim strategijama. Dvije strategije se odnose na preživljavanje i reprodukciju, druge dvije na manipulaciji resursima te zahtijevaju lokalnu kompeticiju. Prilikom usporedbe, primjećeno je da strategije preživljavanja/reprodukcije i resursa imaju međusobno komplementarne odgovore na dostupnost resursa (Van Dyken & Wade, 2012).

Altruizam koji potiče opstanak uključuje često primjećene činove kao obrana od predatora ili parazita, upozorenje na dolazak predatora, kontrola temperature, zajednička termoregulacija. Ova vrsta altruizma je česta u okolišu s malim brojem jedinki u skupini i/ili obilnim resursima.

Altruizam usmjeren plodnosti se pojavljuje kada pomoć koju je recipijent dobio od donora uzrokuje povećanje njegovog ulaganja u reprodukciju, tj. ostavlja veći broj potomstva. Najpoznatiji primjer ove strategije su sterilni radnici kod *Hymenoptera* i termita, koji matici omogućuju da liježe i do milijune jajašaca. Kao i altruizam koji promiče preživljavanje, ova vrsta altruizma je česta u uvjetima malenog broja jedinki u skupini i obilnih resursa, no češći je od altruizma usmjerenog preživljavanju kada dolazi do ranih umiranja jedinki.

Pomaganje u poboljšanju resursa se javlja kada altruisti povećavaju lokalnu koncentraciju resursa. Takva ponašanja su česta kod mikroorganizama, koji znaju proizvoditi biomolekule za korištenje okolini iako je proizvodnja skupa, kao sekrecija siderofora koja povećava lokalnu koncentraciju željeza. Ova vrsta altruizma se javlja kod velike lokalne kompeticije i usmjerena je povećanju resursa u okolišu.

Pomaganje u iskorištavanju resursa poboljšava učinkovitost kojom pripadnici skupine pretvaraju resurse u fitness. Javljanje o lokaciji i kvaliteti izvora hrane ostatku kolonije koristeći kemijske ili vizualne znakove povećava efikasnost traganja za hranom jer sprječava gubljenje vremena i energije, kao i zajedničko traganje za hranom ili zajednički lov. Ovo ponašanje će biti favorizirano ukoliko postoji veći unos kalorija uz altruističko ponašanje nego kada jedinka sama traga za hranom. Kao i prethodna strategija, i ova stvara elastičnost u populaciji, te zahtijeva jaku lokalnu kompeticiju kako bi opstala.



### 3.3. Geni za altruizam

William D. Hamilton je postulirao gene kao osnovu altruizma svojom teorijom inkluzivnog fitnesa 1964. Iako se njegova teorija prihvaća i koristi, naše znanje o genima koji bi mogli biti povezani s altruističnim ponašanjem je još uvijek šturo. Koji geni kodiraju određena altruistična ponašanja te kako? Thompson, Hurd i Crespi su 2013. pokušali istražiti tu temu, uz set kriterija kojima bi se mogli karakterizirati geni koji utječu na altruizam.

Kriteriji koje bi gen trebao zadovoljiti su da zadovoljava Hamiltonovo pravilo (vidi poglavlje 4.1.), alelne varijante gena trebaju se moći povezati sa varijacijama u altruističnom ponašanju, ekspresija treba biti osjetljiva na okolišne uvjete, sa kompleksnošću ponašanja trebao bi rasti broj i kompleksnost gena koji određuju to ponašanje. Također, očekuje se da će se geni nalaziti na mjestima niske učestalosti rekombinacije, imati mogućnost koekspresije, te posjedovati aditivne i pleiotropne efekte. Autori smatraju da bi pleiotropija trebala biti ključna u evoluciji altruizma, jer on uključuje kombinaciju cijene i dobrobiti koji mogu simultano utjecati na fiziologiju, morfologiju, reprodukciju i ponašanje.

Analize altruizma i društvenosti kod ljudi su primjetile jake efekte varijacija oksitocina i vazopresina na različite altruistične fenotipove. To sugerira da bi geni koji kod ljudi utječu na altruizam mogli biti dio gena koji moduliraju oksitocin-vazopresin-dopaminski živčani i neuroendokrini sustav (Thompson et al, 2013).

## 4. KIN SELEKCIJA

Prve ideje u smjeru teorije kin selekcije su bili komentari Haldanea i Fishera o mogućoj važnosti srodnosti u određivanju društvenih postupaka. Poznata je navodna Haldaneova izjava: „*I would lay down my life for two brothers or eight cousins*”. No tek W. D. Hamilton iznosi cjelokupan matematički model kojim dokazuje važnost srodnosti u evoluciji društvenosti. Njegova teorija kaže kako gen ne mora nužno biti pozitivno selektiran preko povećanja fitnesa svog nosioca. Radi zajedničkog pretka srodnici imaju određenu vjerojatnost posjedovanja replika istog gena, zbog čega se gen altruista može prenositi i evoluirati ukoliko altruističnim činom dođe do povećanja fitnesa njegovog srodnika (Hamilton, 1964).

Nakon što je teorija objavljena, mnogi biolozi su je prihvatili kao bolju alternativu teoriji grupne selekcije. Mnogi primjeri altruizma primjećeni u prirodi se mogu objasniti kin selekcijom te lijepo prate Hamiltonovo pravilo. Primjećeno je kako Marmotini neće dati upozorenje ostatku skupine svaki put kada spaze predatora nego samo kada je u blizini mnogo srodnika (Sherman, 1977), kao i to da šišmiši vampiri u mnogo većem omjeru dijele hranu sa srodnicima nego sa ostatkom populacije (Wilkinson, 1990). Inkluzivnim fitnesom se objašnjavala i sterilnost radnika u zadrugama socijalnih insekata, što je jedan od najekstremnijih poznatih primjera altruizma te je fenomen veće međusobne povezanosti sestara ( $r=0,75$ ) nego majke i kćeri ( $r=0,5$ ) (Trivers & Hare, 1976). Hamilton je svojim radom dao velik doprinos razumijevanju ponašanja životinja, te potakao sasvim nov način prisupa problemu altruizma.

### 4.1. Hamiltonovo pravilo

Naravno, postoje uvjeti pod kojima će se manifestirati altruistično ponašanje, što je Hamilton prikazao formulom  $r \times B > C$ , gdje je C cijena (cost) koju altruist plaća altruističnim činom, B je dobrobit (benefit) koju ostvaruje recipijent, a r je koeficijent njihove srodnosti (relatedness), tj. vjerojatnost da altruist i recipijent nose isti alel gena naslijeđen od pretka. Ukoliko je cijena altruističnog ponašanja (C) manja od dobrobiti (B) umnožene sa koeficijentom srodnosti altruista i recipijenta (r), to ponašanje će biti favorizirano. Dobrobit (B) i cijena (C) se mjere u obliku reproduktivnog fitnesa. Koeficijent srodnosti ovisi o genealoškom odnosu između altruista i recipijenta. U diploidnih vrsta koje se razmnožavaju

seksualno, r će za braću i sestre iznositi 1/2, kao i za roditelje i djecu, za djedove ili bake i unučad 1/4, za prve rođake 1/8 i tako dalje. Što je veća vrijednost r, veća je i vjerojatnost da recipijent altruističnog ponašanja također nosi gen za altruizam. Time nam Hamiltonovo pravilo pokazuje da je moguće da se altruizam proširi prirodnom selekcijom, sve dok je cijena altruističkog čina nadjačana dobrobiti koju dobiju recipijenti (Hamilton, 1964).

## **4.2. Inkluzivni fitnes**

Teorija kin selekcije se može promatrati kao pogled evolucije iz perspektive gena, gdje postoji kompeticija među genima za povećanje frekvencije u genskoj zalihi, dok su individualni organizmi samo nosioci koji služe za daljnju propagaciju gena (Dawkins, 1976). Altruizam se iz ovog gledišta čini sasvim logičnim – gen „želi“ dobiti što više vlastitih kopija u sljedećoj generaciji, a jedan od načina kojim to može postići je da uzrokuje altruistično ponašanje prema ostalim nositeljima istog gena, što će se događati sve dok je uvjet Hamiltonovog pravila zadovoljen.

No Hamilton je svoju teoriju bazirao na inkluzivnom fitnessu (Hamilton, 1964), a naziv „kin selekcija“ je uveo Maynard Smith kako bi jasno odvojio Hamiltonovu teoriju od teorije grupne selekcije (Smith, 1964). Teorijom inkluzivnog fitnesa iznosi kako u obzir ne treba uzeti samo izravnu reproduktivnu uspješnost organizma (direktni fitnes), nego i njegovu indirektnu reprodukciju, preko identičnih kopija gena. Tako bi inkluzivni fitnes organizma bio rezultat direktnog fitnesa i utjecaja na fitnes ostalih organizama u populaciji, ponderiran sa koeficijentom srodnosti r (indirektni fitnes). Uzimajući to u obzir, može se zaključiti kako se prirodnom selekcijom maksimizira inkluzivni fitnes jedinki u populaciji (Grafen, 2006). Time možemo dati smisao altruizmu i na razini jedinke, a ne samo gena – organizam time povećava svoj inkluzivni fitnes.

## **4.3. Prepoznavanje srodnika**

Uzevši u obzir postavke teorije kin selekcije, nameće se pitanje prepoznavanja. Je li potrebno međusobno prepoznavanje altruista i srodnika kojem se altruistički čin usmjerava? Mnoge životinje mogu prepoznati srodnike, na primjer primati. Većina ih živi u skupinama u kojima se nalaze i srodnici i nesrodne jedinke, tako da će imati veliku korist od sposobnosti da

prepoznaju srodnike prema kojima će se ponašati altruistično. Smatra se da je najvažniji mehanizam rano udruživanje srodnika, no neke kasnije studije ukazuju na mogućnost da prepoznaju svoje srodnike na temelju vizualne sličnosti (Silk, 2001).

No prepoznavanje nije nužno, što je Hamilton opisao u populacijama koje imaju malo raspršenje. U takvim populacijama jedinke relativno sporo migriraju od mjesta rođenja te je njihovo raspršenje dovoljno ograničeno da su mnogi članovi skupine bliski srodnici, što omogućuje kin selekciju bez postojanja mehanizma prepoznavanja srodnika (Hamilton, 1964). Altruistično ponašanje je nekritički usmjereno, no zbog same strukture populacije, najčešće će recipijent biti srodnik.

#### **4.4. Zajednički predak**

Još jedno od pitanja koje se nameće se tiče načina srodnosti altruista i recipijenta. Je li nužno da genetička povezanost dolazi od nedavnog zajedničkog pretka, ili ona može biti rezultat nekih drugih mehanizama? Sam Hamilton je rekao kako je ispunjenje zahtjeva njegovog pravila dovoljna genetička povezanost za osobinu koja se promatra, što ne mora nužno biti produkt zajedničkog pretka (Hamilton, 1964). Opisao je to hipotetskim genom koji bi sa sigurnošću mogao prepoznati prisutnost svojih kopija u drugim jedinkama te uzrokovati altruistično ponašanje tih jedinki, kojega je Dawkins kasnije nazvao „greenbeard“ (Dawkins, 1976) – takav gen pleiotropnog učinka uzrokuje rast zelene brade kod nositelja (fenotip kojeg prepoznaje drugi nositelj) te altruistično ponašanje prema ostalim nositeljima istog gena.

#### **4.5. Kvantitativni test Hamiltonovog pravila**

Od 1960tih pa do današnjeg dana, objavljeno je mnogo radova koji se bave kvalitativnim istraživanjem Hamiltonove teorije, no kvantitativni testovi se nisu provodili, upravo zbog poteškoća u kvantifikaciji dobrobiti i cijene altruističnih činova. Jedan od prvih je proveden 2011., gdje su autori simulirali sustav robota koji traže hranu, te su manipulirali razinama dobrobiti i cijene (populacije su imale različite C/B omjere) dijeljenja hrane. Nivo altruizma se definirao proporcijom hranidbenih artikala koje su roboti dijelili sa ostalim jedinkama svoje skupine. Populacije su prošle 500 generacija, tijekom kojih je evoluirao

altruizam i fiksirao se na nivou koji je ovisio o povezanosti jedinki unutar populacije te  $C/B$  omjeru. U svim slučajevima, tranzicija sa vrlo niskog nivoa altruizma na stabilni nivo koji se zatim održavao u populaciji je ostvarena kada je  $r$  vrijednost postala veća od  $C/B$  vrijednosti. Hamiltonovo pravilo je izdržalo ovaj test, predviđajući sa izrazito visokom točnošću minimalnu povezanost potrebnu za evoluciju altruizma. Osim toga, točnost se održala i prilikom pojave pleiotropnih efekata, epistatskih efekata, te mutacija koje imaju utjecaj na ponašanje i fitnes, iako ti faktori nisu bili uzeti u obzir u Hamiltonovoj verziji pravila iz 1964 (Waibel et al, 2011).

## 5. TEORIJA IGARA

Teorija igara je grana matematike čiji je začetnik John von Neuman. Uz Oskara Morgensterna 1944. objavljuje *Theory of Games and Economic Behaviour*, gdje prvi daju sistematičan matematički pregled teorije igara i njene primjene u ekonomiji (Osborne, 2004). Nakon toga se teorija igara počinje primjenjivati i u drugim područjima kako bi se opisalo korištenje strategija u ljudskom ponašanju. Istražuje rezultate interakcija više individua, u kojoj konačni rezultat igre jedne osobe ne ovisi samo o njegovoj strategiji, nego i strategijama ostalih igrača, koje nisu pod njegovim utjecajem. Bazira se na pretpostavci da su igrači potpuno racionalni te na temelju procjene svih mogućih ishoda odabiru vlastitu strategiju. Tijekom igre je nužno da svaki igrač analizira strategije ostalih igrača kako bi odabirao vlastitu.

Glavna razlika originalne teorije igara te evolucijske teorije je da se evolucijska teorija igara (EGT) ne temelji na pretpostavci o racionalnosti igrača, nego na ideji da prirodna selekcija uzrokuje kretanje organizama prema optimizaciji reproduktivnog uspjeha (Hammerstein & Selten, 1994). Za organizam je dovoljno da posjeduje strategiju, a selekcija pokazuje koliko je zapravo dobra ta strategija. Ključno je pri tom prepoznati da se uspjeh strategije ne mjeri po tome koliko je ona dobra sama po sebi, nego u usporedbi sa ostalim postojećim strategijama te njihovim frekvencijama unutar populacije. Početak razvoja evolucijske teorije igara obilježio je rad Maynard Smith-a i Price-a (1973), u kojem iznose način analize strategija te daju matematički kriterij kojim se može predvidjeti uspješnost različitih strategija.

1972. John Maynard Smithu u radu *Game Theory and the Evolution of Fighting* definira evolucijski stabilnu strategiju (ESS), koja je postala centralni koncept EGT. ESS je strategija koja je, nakon što je prihvaćena od strane igrača, otporna na pojavu alternativnih strategija. Ukoliko se u populaciji pojave mutanti sa alternativnom strategijom, ESS će se održati jer će igračima pružiti veću reproduktivnu uspješnost od mutantne strategije te posljedično mutantna strategija nestaje. ESS može biti čista, što znači da jedinka uvijek ima isti fenotip, ili miješana, kada fenotip jedinke varira tijekom vremena, što je često slučaj kod ponašanja.

## 5.1. Teorija igara i suradnja

Iako je kin selekcija dala svoj doprinos razumijevanju pojave altruizma u prirodi, nije mogla odgovoriti na pitanje suradnje među individuama koje nisu srodnici. Što utječe na njihovo ponašanje prema drugoj jedinki? Trivers je predložio teoriju recipročnog altruizma – organizam se upušta u altruistično ponašanje ovisno o vjerojatnosti da recipijent uzvratit altruističnim činom nekad u budućnosti (Trivers, 1971). Iako naziv sugerira drukčije, recipročni altruizam svojim značajkama predstavlja suradnju (West et al, 2006). Individua će trenutno platiti cijenu čina, no dugoročno će suradnja imati pozitivne posljedice na njegov fitness. Prema Hamiltonovoj shemi (Tablica 1), to spada u ponašanje gdje postoji obostrana korist (+/+), a ne altruizam (-/+). Individue bi tako, u ponovljenim interakcijama, uzajamno pomagale jedna drugoj. Ukoliko recipijent ne bi uzvratio kada to bude moguće, interakcija se prekida. No ukoliko recipijent uzvraća, uzajamno pomaganje se nastavlja i time pruža prednost objema jedinkama koje sudjeluju. Teorija nije odmah prihvaćena jer se smatrala evolucijski nestabilnom (osjetljivost na jedinke koje varaju te ne uzvraćaju pomoć), no kasnije će se ponovno uzeti u obzir, zahvaljujući razvoju EGT. Axelrodovim radom na igri ponovljene zatvorenikove dileme 1981, Triversova teorija dobila je dobru teoretsku podlogu.

## 5.2. Zatvorenikova dilema

Jedna od najproučivanijih igara u EGT je zatvorenikova dilema, koja testira strategije dvaju zatvorenika koja su dovedena na ispitivanje. Imamo 2 igrača, koji moraju odabrati između međusobne suradnje (priznavanje krivnje) i odbijanja suradnje (izdati drugoga), ne znajući koju strategiju drugi igrač odabire. Ako igrač odbije suradnju, oslobođen je, što je poželjnije od suradnje jer u tom slučaju ide na izdržavanje kazne. Ukoliko oba odbiju suradnju, rezultat je gori nego da su obojica surađivali, zbog čega dolazi do dileme. S obzirom da igraju jednom, očekivana strategija je odbijanje suradnje.

|         |                 |          |                 |
|---------|-----------------|----------|-----------------|
|         | igrač B         |          |                 |
|         |                 | suradnja | odbija suradnju |
| igrač A | suradnja        | R=3, R=3 | S=0, T=5        |
|         | odbija suradnju | T=5, S=0 | P=1, P=1        |

**Tablica 2.** Matriks mogućih ishoda u igri zatvorenikova dilema. Prilagođeno na temelju Axelrod, 1981.

No ako se igra modificira tako da igrači igraju veći broj rundi zaredom (ponovljena zatvorenikova dilema), jasno je da je to dugoročno loša strategija i suradnja postaje racionalnija opcija. Repetitivnost omogućuje mijenjanje strategije tijekom igre te kažnjavanje suparnika u slučaju odbijanja suradnje u prethodnim rundama. Postoje 4 moguća ishoda, od kojih je za igrača najpoželjniji T (temptation to defect), zatim R (reward for mutual cooperation), P (punishment for mutual defection), te najmanje poželjan S (sucker's payoff) (Tablica 2). Drugi dio definicije igre je da igrači ne mogu zaobići dilemu iskorištavajući jedan drugog, jer obostrana suradnja (R) daje bolji ishod od naizmjeničnih iskorištavanja (S i T) (Axelrod, 1981).

### 5.2.1. Tit – for – tat (milo za drago)

Za rješavanje ove dileme razvijene su mnoge strategije, te je Axelrod organizirao turnir kako bi došao do odgovora koja je najbolja. Zatražio je od pristupnika da prilože vlastite programe koji definiraju strategiju za igru protiv drugog programa. Sve programe je međusobno testirao te ih rangirao prema bodovima koje su osvojili. Na prvotno iznenađenje, pobjednička strategija je bila i najjednostavnija, Tit-for-Tat (TFT), koju je priložio profesor Anatol Rapoport (Axelrod, 1981). TFT strategija podrazumijeva surađivanje u prvom koraku, a u svakom sljedećem kopiranje protivnikovog prethodnog poteza. Zaključeno je kako je to jaka strategija iz više razloga – izbjegava nepotreban konflikt time što surađuje sve dok surađuje i protivnik, ukoliko suparnik odbije suradnju kažnjava samo jednom, te ima uzorak koji protivnik može prepoznati i prilagoditi se.

Axelrod je dokazao i kako se uz TFT taktiku suradnja može razviti čak i u populacijama sa mnogo egoista, dovoljna je mala skupina organizama koji će međusobno djelovati kooperativno kako bi se suradnja počela uspostavljati u populaciji. Također, jednom



kad se strategija suradnje ustali, može se obraniti od drugih strategija (sebičnih jedinki). No kako bi se recipročni altruizam održao, neki uvjeti trebaju biti zadovoljeni. Jedinke trebaju imati mogućnost ponovljenih interakcija tijekom perioda u kojem se stignu razviti recipročne interakcije, trebaju moći prepoznati jedinku s kojom su već bili u interakciji i sjetiti se njenih prijašnjih poteza, te je potrebna diskriminacija jedinki koje varaju. Smatra se da altruisti mogu odabrati suradnju s drugom jedinkom preko direktne obzervacije i sjećanja na njeno ponašanje, direktna recipročnost (Cox et al, 1999), ili preko njene reputacije, indirektna recipročnost (Nowak & Sigmund, 1998), što zahtijeva određenu razinu kognitivnih sposobnosti.

### 5.2.2. *Win – stay, lose – shift (pobjeda – ostani, poraz – mijenjaj)*

Iako je taktika Tit – for – tat u Axelrodovim turnirima prihvaćena kao najbolja, kasnije je primjećeno kako i ona ima određene nedostatke. Uspjeh TFT djelomično leži i u urednosti računalnog turnira, u kojem se greške ne događaju, dok u prirodi to nije slučaj. Ako dva TFT igrača igraju te jedan greškom odbije suradnju, drugi će to kazniti, što vodi do sekvence izmjenjivanja suradnje i kažnjavanja čime se uspjeh oba igrača smanjuje. Ova strategija podrazumijeva kaznu nakon već jedne devijacije, iako je opraštanje potrebno kako bi se ponovno uspostavila kooperacija (Nowak & Sigmund, 1992).

Drugi problem TFT strategije je da nije evolucijski stabilna. Ukoliko se u populaciji nalaze igrači sa strategijom da uvijek surađuju (always-cooperate, ALLC) strategije će imati isti prosječni uspjeh. No ukoliko se driftom frekvencija ALLC poveća, dolazi do mogućnosti da igrači koji nisu kooperativni (always-defect, ALLD) počnu iskorištavati ostale igrače (Nowak & Sigmund, 1992).

Zato je predložena još jedna strategija, Win-stay, lose-shift (WSLS), koja je također jednostavna no ne posjeduje probleme navedene kod TFT. WSLS ponavlja prethodni potez ukoliko je zadovoljan uspjehom (ako je dobio T ili R), a ako je rezultat P ili S mijenja taktiku. Strategija je uspoređena s još 3 (TFT, ALLC, ALLD) u simulaciji ponovljene zatvorenikove dileme sa mogućnošću grešaka. Zaključci simulacije su sljedeći: ako je dobrobit koja se dobije od suradnje ispod kritične vrijednosti, ALLD je odabrana; ako je dobrobit iznad kritične vrijednosti odabire se WSLS. TFT nikad nije odabrana u ovom evolucijskom procesu, ali je smanjila prag za selekciju WSLS. Autori su zaključili kako bi se TFT mogao smatrati katalistom za pojavu suradnje, ali WSLS je njen cilj (Nowak 2007).

## 6. LITERATURA

- Axelrod R., 1984, *The Evolution of Cooperation*, New York: Basic Books
- Axelrod R., Hamilton W. D., 1981, *The Evolution of Cooperation*, *Science*, 211: 1390-96
- Darwin C., 1871, *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, New York: Appleton
- Darwin, C., 1859, *On the Origin of Species*, London: John Murray.
- Dawkins R., 1979, *Twelve Misunderstandings of Kin Selection*, *Zeitschrift für Tierpsychologie*, 51: 184-200
- Dawkins R., 1976, *The Selfish Gene*, Oxford, UK: Oxford University Press
- Grafen A., 2006, *Optimization of inclusive fitness*, *Journal of theoretical Biology* 238, 541-563
- Hamilton W. D., 1970. *Selfish and spiteful behavior in an evolutionary model*, *Nature* 228: 1218 -1220
- Hamilton W. D., 1964, *The Genetical Evolution of Social Behaviour I and II*, *Journal of Theoretical Biology*, 7: 1-16, 17-32
- Imhof L. A., Fudenberg D., Nowak M. A., 2007, *Tit-for-tat or Win-stay, Lose-shift?*, *J Theor Biol.* 2007 August 7; 247(3): 574–580
- Maynard Smith, J., 1972, *On Evolution*, Edinburgh University Press.
- Maynard Smith, J., 1964, *Group Selection and Kin Selection*, *Nature*, 201: 1145-1147
- Nowak M. A., Sigmund K., 1998 *Evolution of indirect reciprocity by image scoring*, *Nature* 393 (6685): 573.
- Nowak M. A., Sigmund K., 1992, *Tit for tat in heterogeneous populations*. *Nature* 355: 250-253
- Osborne J. Martin, 2004, *An Introduction to Game Theory*, Oxford University Press
- Reeve H. K., Keller L., 1999, *Levels of selection: burying the units of selection debate and unearthing the crucial new issues*. In: *Levels of Selection in Evolution* (L. Keller, ed.), pp. 3–15. Princeton University Press, Princeton, NJ, USA
- Sherman P. W., 1977, *Nepotism and the evolution of alarm calls*. *Science* 197:1246–1253
- Silk, J. B., 2001, *Ties that bond: the role of kinship in primate societies*, In *New Directions in Anthropological Kinship*, edited by L. Stone. Oxford
- Smith J., Price, G. R., 1973, *The Logic of Animal Conflict*, *Nature* 246, 15 - 18
- Thompson G. J., Hurd P. L., Crespi B. J., 2013, *Genes underlying altruism*. *Biol Lett* 9: 20130395.
- Trivers R. L., Hare H., 1976, *Haplodiploidy and the evolution of the social insects*, *Science* 191: 249-263
- Trivers R.L., 1971, *The Evolution of Reciprocal Altruism*, *Quarterly Review of Biology*, 46: 35-57
- Van Dyken J. D., Wade M. J., 2012, *Origins of Altruism Diversity I: The Diverse Ecological Roles of Altruistic Strategies and Their Evolutionary Responses to Local Competition*, *Evolution* 66: 2484-2497

Waibel W, Floreano D., Keller L., 2012, *A Quantitative Test of Hamilton's Rule for the Evolution of Altruism*, *Evolution* 66(8): 2484–2497

Wilkinson G. S., 1990, *Food Sharing in Vampire Bats*, *Scientific American*, 262, 2: 64-70.

Williams, G. C. 1966. *Adaptation and Natural Selection*. Princeton University Press, Princeton, N.J

Wilson, E. O., 1971, *The Insect Societies*, Cambridge, MA: Belknap Press. 1971. 548 p.

<http://www.britannica.com/topic/animal-social-behaviour>

[http://todayinsci.com/H/Haldane\\_JBS/HaldaneJBS-Quotations.htm](http://todayinsci.com/H/Haldane_JBS/HaldaneJBS-Quotations.htm)

## 7. SAŽETAK

U evolucijskoj biologiji, za organizam se kaže da se ponaša altruistično kada svojim ponašanjem omogućuje recipijentu dobrobit u vidu povećanja fitnesa na štetu vlastitog. Nakon što je primjećeno, takvo ponašanje je uzrokovalo velik interes biologa jer je naizgled u suprotnosti sa glavnim postavkama Darwinove teorije evolucije. Zašto bi se organizam ponašao na način da smanjuje vlastiti fitnes, te kako je moguće da prirodnom selekcijom takvo ponašanje nije nestalo? Prve teorije su išle u smjeru grupne selekcije, koja je glasila da se jedinka žrtvuje za dobrobit skupine, no vrlo brzo su primjećeni njeni nedostatci. Prvi veliki korak naprijed je napravio W. D. Hamilton, koji je postavio teoriju kin selekcije 1964. Pomaganjem srodniku organizam će povećati šanse za širenje gena koje oboje dijele, čime altruist povećava svoj inkluzivni fitnes. Objasnio je to matematičkim modelom koji uzima u obzir cijenu i dobrobit koju imaju altruist i srodnik od tog ponašanja, te njihovu povezanost ( $r \times B > C$ ). No primjećeni su i slučajevi altruizma koje kin selekcija ne objašnjava, jer donor i recipijent nisu srodnici. Taj dio zagonetke je rješio Robert Trivers 1971., predloživši teoriju recipročnog altruizma. Organizam će pomoći drugome ukoliko postoji vjerojatnost da će mu se pomoć uzvratiti. Ukoliko se uspije uspostaviti suradnja, obje jedinice profitiraju i suradnja se nastavlja. Njegovu teoriju su poduprli dokazi iz evolucijske teorije igara, te se danas uz kin selekciju smatra glavnim objašnjenjem za altruizam i suradnju u prirodi.

## 8. SUMMARY

In evolutionary biology, an organism is said to behave altruistically when its behaviour causes fitness benefit to the recipient, at a cost to its own. Biologists became very interested in that kind of behaviour because it seemed contradictory to Darwin's theory of evolution. Why would an organism behave in a way that reduces its fitness and why has it not been eliminated by natural selection? First theories favored group selection, whose idea was that an organism sacrifices itself for the benefit of the group, but the shortcomings of the idea soon became obvious. First important progress was made by W. D. Hamilton in 1964., who proposed kin selection theory. By helping a relative, an organism increases chances in propagation of mutually shared genes, which in turn increases its inclusive fitness. He proposed a model which takes into account cost and benefit for altruist and recipient, and their relatedness ( $r \times B > C$ ). But altruism was noticed between non-kin too, so kin selection couldn't grasp the whole picture. That part of the puzzle was solved by Robert Trivers in 1971., who proposed reciprocal altruism theory. An organism will help another if he can expect help in return. If two organisms manage to establish cooperation, both of them benefit so cooperation will be maintained. His theory was supported with evidence from evolutionary game theory, and today it's considered a main explanation for altruism and cooperation, next to kin selection.