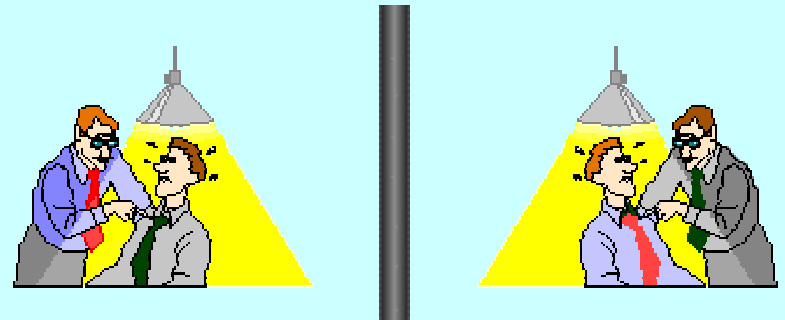


10. Sebičnost i altruizam



Prisoner A's Strategies

		Prisoner B's Strategies	
		Do Not Confess	Confess
Prisoner A's Strategies	Do Not Confess	1 Year / 1 Year	Parole / Life
	Confess	Life / Parole	20 Years / 20 Years

Sebičnost i altruizam

Prirodna selekcija dizajnirala je jedinke koje se ponašaju u skladu sa svojim sebičnim interesima, a ne za dobrobit vrste ili grupe u kojoj žive. Ipak brojni su primjeri da se jedinke ne ponašaju uvijek sebično, već se često međusobno pomažu.

E.O. Wilson (1975) je kao središnji problem sociobiologije postavio pitanje:

“Kako se razvio altruizam?”

***Altruizam** – aktivnost koja povećava ukupni broj potomaka druge jedinke na štetu vlastitog preživljavanja ili reprodukcije

4 tipa socijalnog ponašanja klasificirana s obzirom na njihov utjecaj na davatelja (donora) i primatelja (recipijenta) određenog ponašanja

Fitness Increment of Donor			
		Negative (–)	Positive (+)
Fitness Increment of Recipient	Positive (+)	Altruizam	Kooperacija
	Negative (–)	Zloba	Sebičnost

Razmotrit ćemo 4 hipoteze o evoluciji altruizma i kooperacije:

Ponašanje koje se na fenotipskoj razini čini altruističkim, ali je na genetičkoj razini sebično:

1. Srodnička selekcija

2. Reciprocitet

Oblici kooperacije koji ne uključuju nikakav altruizam:

3. Mutualizam (obostrano koristan odnos)

Oblici kooperacije koji uključuju samožrtvovanje koje je i fenotipski i genotipski altruističko:

4. Manipulacija (s aspekta davatelja može izgledati kao altruizam, ali je zapravo manipulacija (prevara) od strane primatelja (npr. iskorištavanje ptica od strane kukavice)

Očito je da mutualizam i manipulacija nema ništa s altruizmom, pa ćemo se u nastavku detaljnije pozabaviti srodničkom selekcijom i reciprocitetom)

Srodnička selekcija

Najočitiji primjer altruističkog ponašanja predstavlja **roditeljska briga**. Međutim **roditeljska briga** predstavlja genetičku sebičnost jer potomci nose kopije roditeljskih gena (prirodna selekcija favorizira protok gena u buduće generacije)

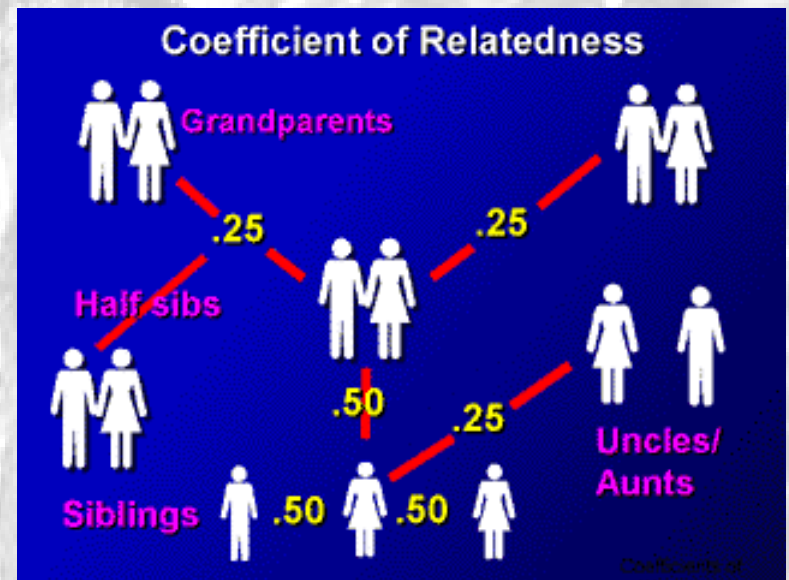
Koeficijent srodnosti – vjerojatnost da će dvije jedinke dijeliti kopiju određenog gena

W.D. Hamilton (1964) je prvi uočio važnost koeficijenta srodnosti za razvitak altruizma (premda su to još ranije naslutili **Fisher, 1930** i **Haldane, 1953**)

Koeficijent srodnosti

TABLE 34-1 Probabilities of identity by descent between one individual and others having various degrees of relationship

Relationship	Probability of identity by descent
Parent	0.50
Offspring	0.50
Full sibling	0.50
Half-sibling	0.25
Grandparent	0.25
Grandchild	0.25
Uncle or aunt	0.25
Nephew or niece	0.25
First cousin	0.125

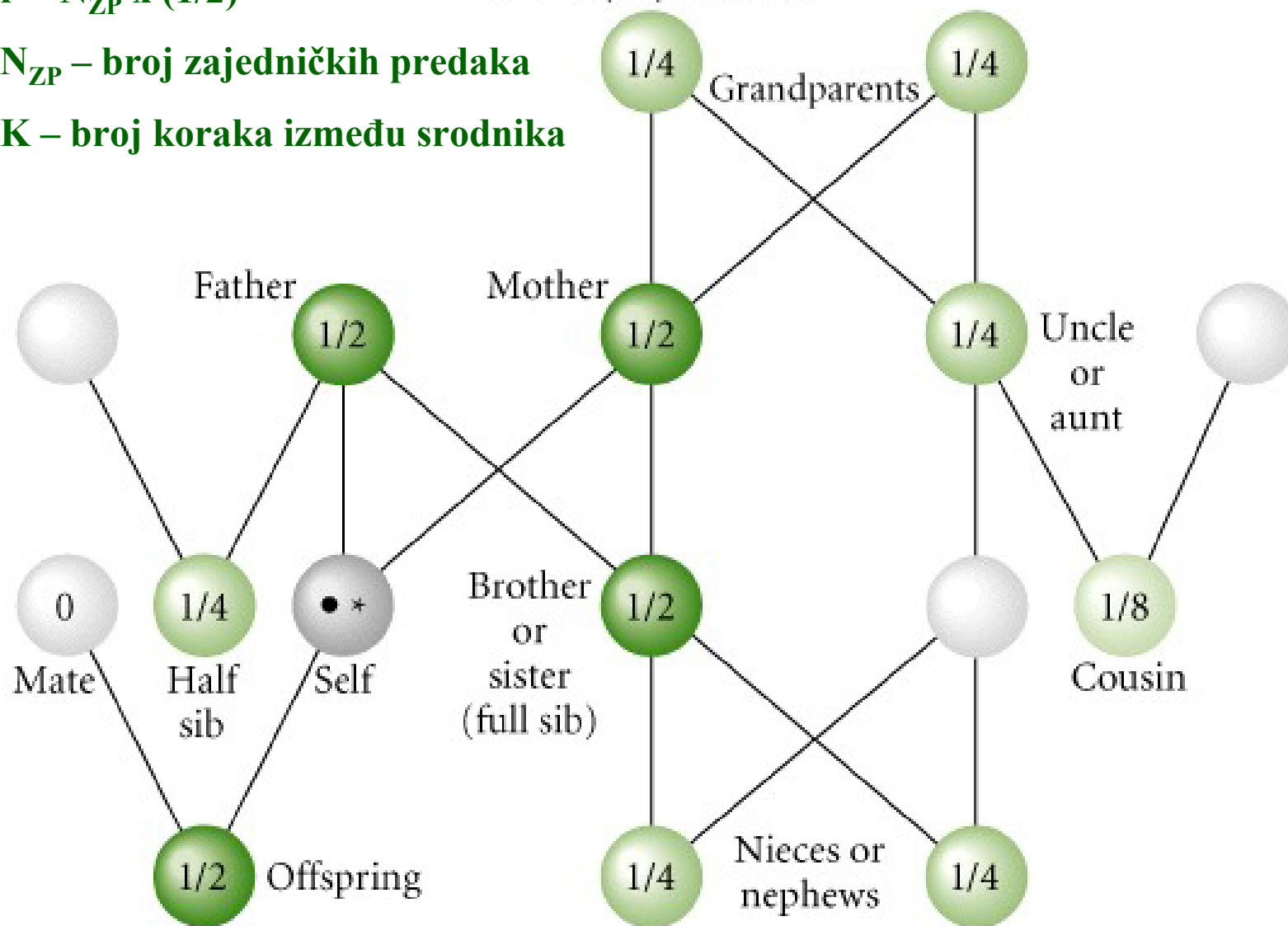


$$r = N_{ZP} \times (1/2)^K$$

N_{ZP} – broj zajedničkih predaka

K – broj koraka između srodnika

Identity by Descent



Glavna stvar za razumijevanje srodničke selekcije je ta da srodnik koji je potomak nije po ničemu poseban

r	Srodnici potomci	Srodnici ne-potomci
0.5	Djeca	Braća i sestre
0.25	Unuci	Polubraća i polusestre; nećaci i nećake
0.125	Praunuci	Rodaci

Pojam **srodničke selekcije** uveo je **Maynard Smith (1964)** kako bi opisao selekciju koja favorizira one značajke koje povoljno djeluju na preživljavanje bliskih srodnika (kako potomaka, tako i ne-potomaka)

Ipak, često je korisno kvantificirati **fitness** (korist mjerena količinom gena koji se prenesu na sljedeće generacije) koji se ostvari pomaganjem potomaka i ne-potomaka

Jerram Brown (1980) uvodi pojmove:

Direktni fitness – fitness ostvaren kroz osobnu reprodukciju (proizvodnju potomaka)

Indirektni fitness – fitness ostvaren kroz pomaganje srodnika nepotomaka (npr. braće, sestara, rođaka itd.)

Ukupni fitness = Direktni fitness + Indirektni fitness

Hamilton je definirao uvjete u kojima se altruističko ponašanje širi u populaciji putem **srodničke selekcije**:

Zamislimo interakciju između **altruiste (donor ili davatelj)** i **recipijenta (primatelj)**

Korist i cijena interakcije procjenjuje se kroz izgleda za preživljavanje **davatelja i primatelja**

“Hamiltonovo pravilo”

Ukoliko **davatelj** trpi štetu, tj. plaća cijenu **C**, a **primatelj** od toga ima korist **K**, tada će se frekvencija gena koji uzrokuje altruističko ponašanje davatelja povećati ukoliko vrijedi:

$$\mathbf{K/C > 1/r \quad ili \quad rK - C > 0 \quad ili \quad C < rK}$$

gdje je **r koeficijent srodnosti između davatelja i primatelja**

Često je cijenu i korist dobro izraziti kroz gubitak odnosno dobitak potomaka, pa bi Hamiltonovo pravilo u tom slučaju imalo sljedeći oblik:

$$\mathbf{K/C > r_{VP}/r_{PP}}$$

r_{VP} - koeficijent srodnosti davatelja s vlastitim potomcima

r_{PP} - koeficijent srodnosti davatelja s potomcima primatelja

Na primjer:

Kod dileme imati vlastite potomke ili pomagati majci: $K/C > 1$ (0.5/0.5)

Kod dileme imati vlastite potomke ili pomagati sestri: $K/C > 2$ (0.5/0.25)

Uključeni (inclusive) fitness (Hamilton, 1964)

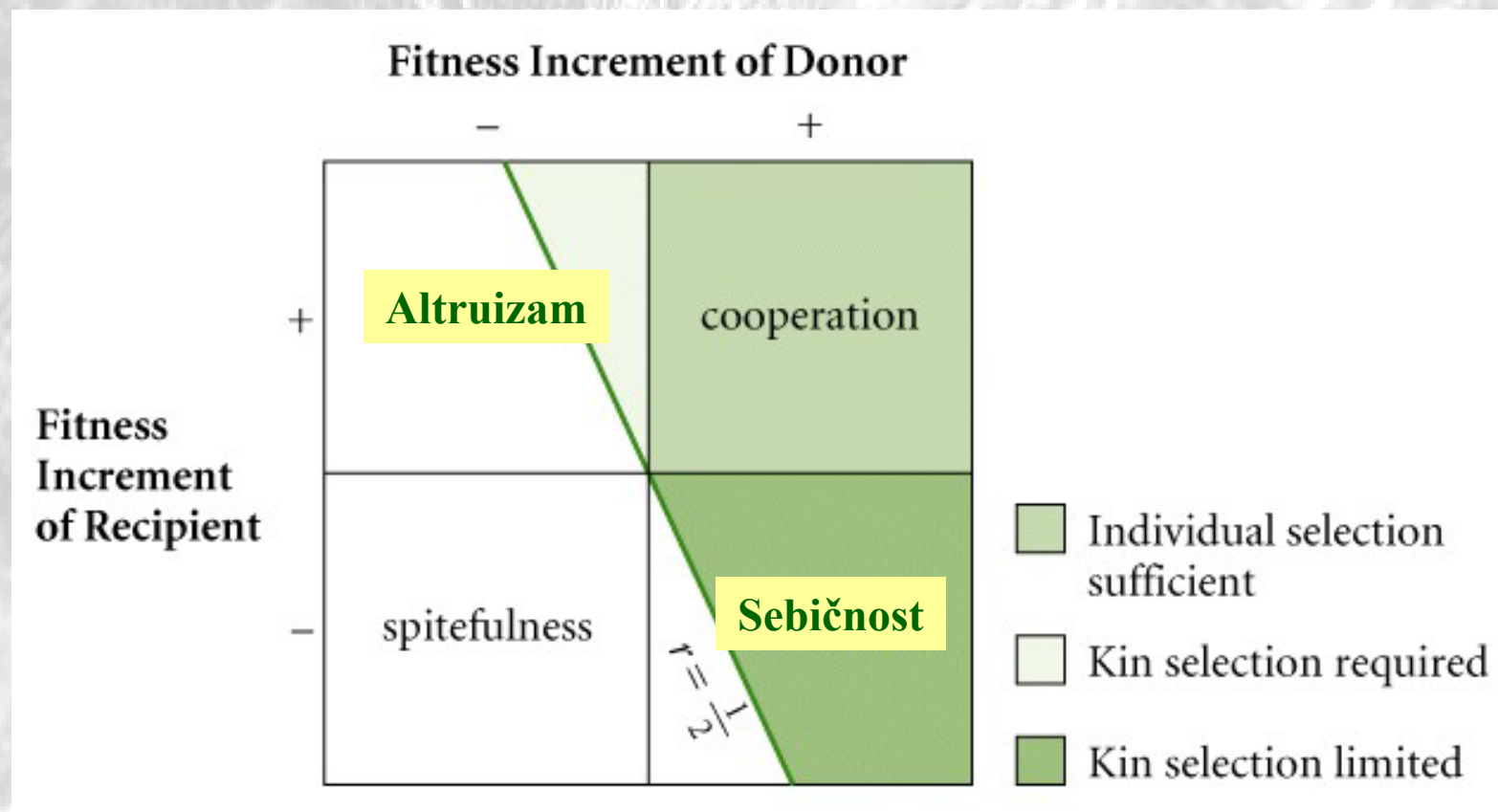
Pretpostavimo da je doprinos fitnessu pojedinog čina ponašanja w_d za davatelja i w_p za primatelja

Ukupni neto doprinos fitnessu biti će $w_d + w_p r_p$ (gdje je r koeficijent srodnosti s primateljem)

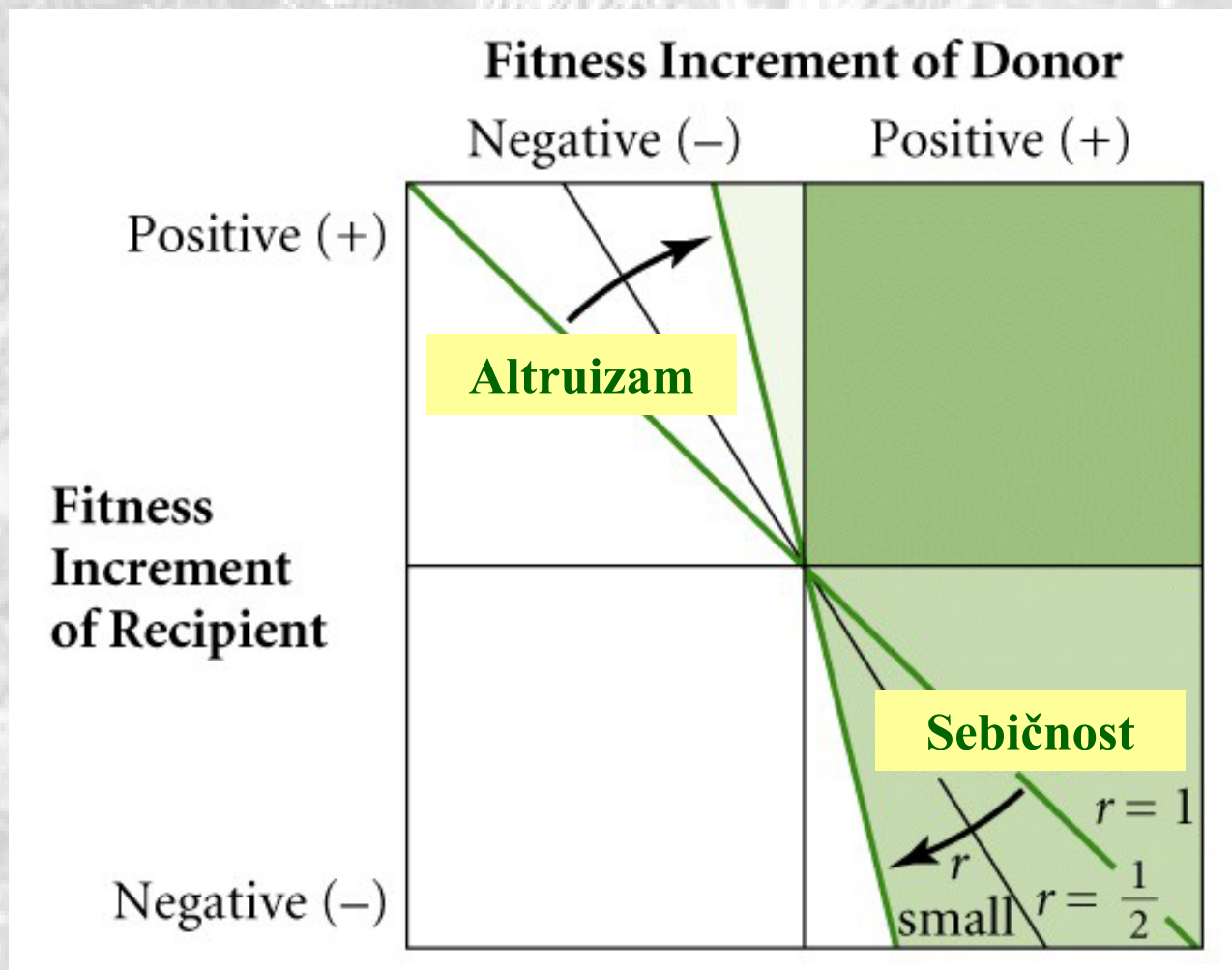
Sumirano za sve interakcije koje jedinka ima, ukupni doprinos fitnessu je:

$$W = w_d + \sum f_p w_p r_p$$

gdje je f_p proporcija interakcija s jedinkama koje imaju koeficijent genetičke srodnosti r_p

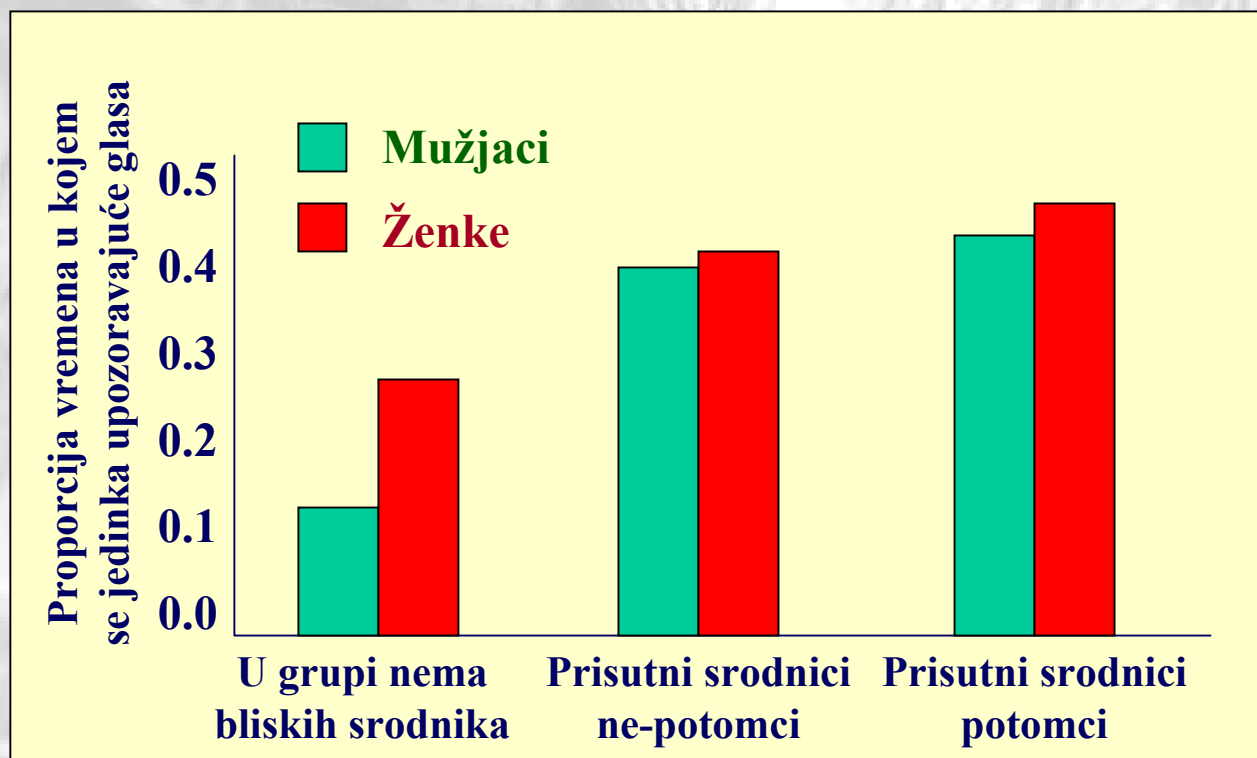


Kada su u pitanju braća i sestre (koeficijent srodnosti = 0.5) evolucijski opravdane granice altruizma se povećavaju, dok se podnošljiva granica sebičnosti smanjuje



Kako koeficijent srodnosti opada postaje sve manje vjerojatno da altruističko ponašanje poveća uključeni fitnes, dok to postaje sve više vjerojatno za sebično ponašanje

Primjer 1: Upozoravajuće glasanje kod prerijskih pasa (glodavci)

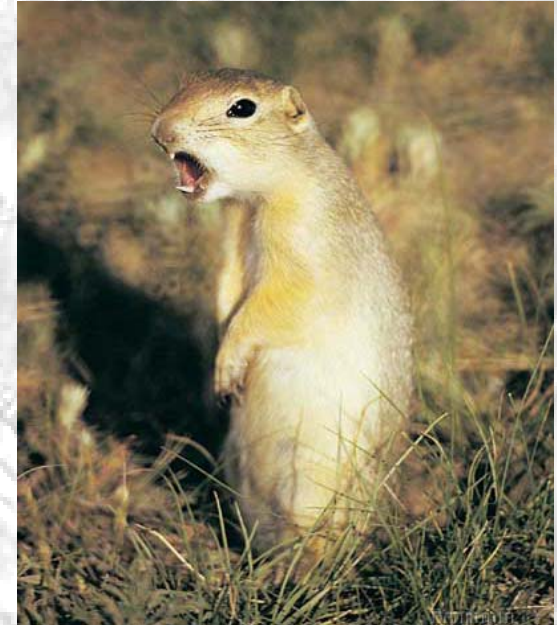
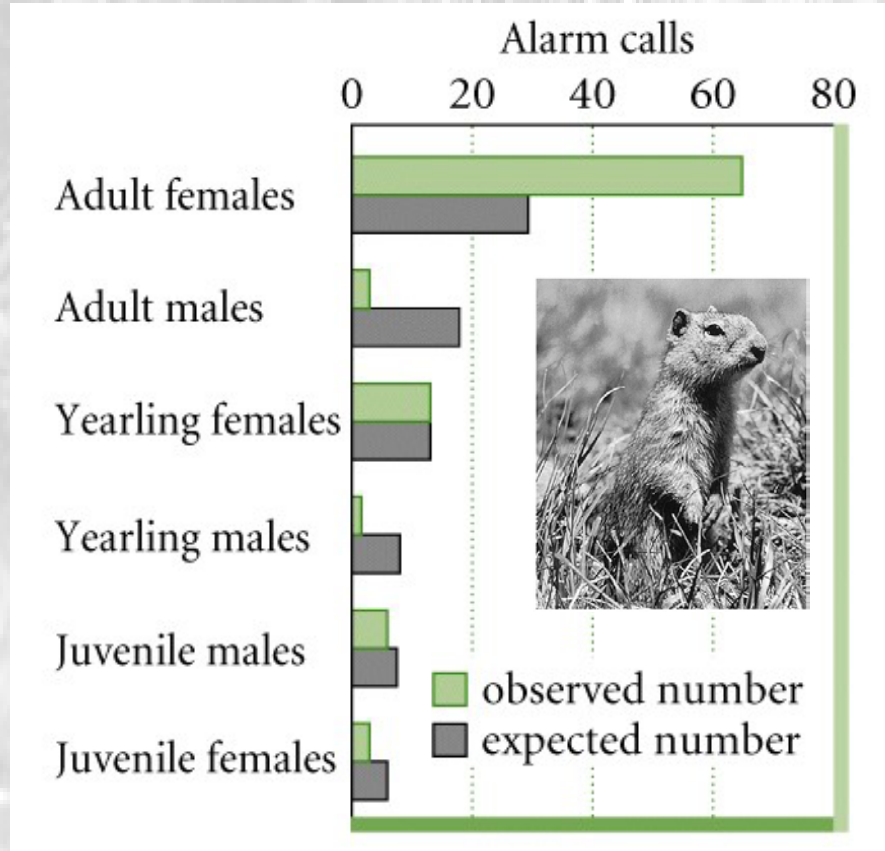


Rezultati pokazuju da je upozoravajuće glasanje značajno češće (kod oba spola) kada su u grupi prisutni srodnici, nego kada ih nema. Također je vidljivo da jedinke koje su slale upozorenja nisu pravile bitnu razliku između srodnika potomaka i srodnika ne-potomaka





Primjer 2: Upozoravajuće glasanje kod zemljišnih vjeverica

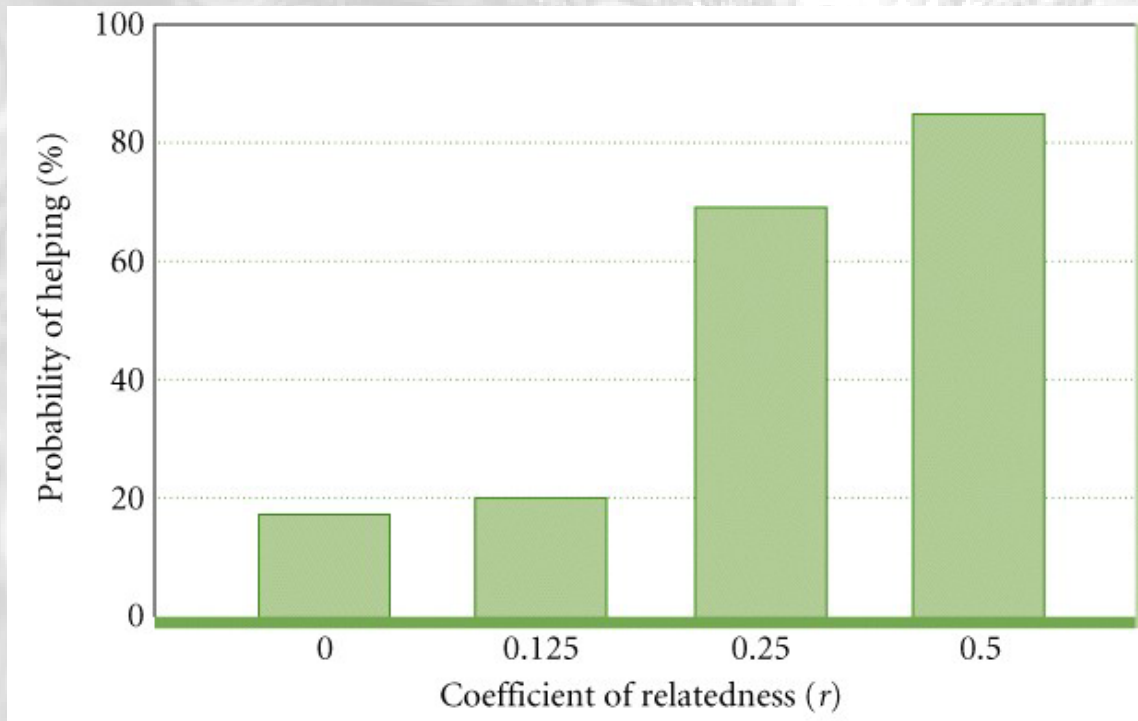


**Jedinke koje upozoravaju su odrasle i
jednogodišnje ženke, dok mužjaci ne
pokazuju tu vrstu ponašanja**

Primjer 3: Pomaganje srodnika kod pčelarice



Pčelarice žive u višegeneracijskim skupinama od 3-17 jedinki koje uključuju 2-3 para, nesporene jedinke, stare jedinke i mlade jedinke



Pomaganje i altruističko ponašanje je u korelaciji s koeficijentom srodnosti.
Jedinke bolje tretiraju braću i sestre nego rođake

Primjer 4: Dijeljenje ženki kod mužjaka tasmanijske kokoše

Kod ove je ptice čest fenomen **trojki** (2 mužjaka, često braća + 1 ženka) u kojima je jedan mužjak dominantan, ali dozvoljava parenje i drugom mužjaku



Pod kojim se uvjetima razvila ova kooperacija?

	PONAŠANJE DOMINANTNOG MUŽJAKA	
ISPLATIVOST ZA:	Kooperativno	Sebično
Dominantnog mužjaka	$\frac{1}{2} N_2$	N_1
Podređenog mužjaka	$\frac{1}{2} N_2$	0

N_1 – broj potomaka koje podigne par; N_2 – broj potomaka koje podigne trojka

Korist za podređenog mužjaka u trojki koju ostvaruje zahvaljujući kooperativnom ponašanju dominantnog mužjaka je:

$$K = \frac{1}{2} N_2 - 0$$

Cijena kooperacije koju plaća dominantni mužjak je:

$$C = N_1 - \frac{1}{2} N_2$$

Primjenjujući **Hamiltonovo pravilo**, dominantni mužjak bi trebao biti kooperativan ukoliko vrijedi:

$$K \times r_{\text{ppm}} > C \times r_{\text{vp}}$$

r_{ppm} – koeficijent srodnosti s potomcima podređenog mužjaka

r_{vp} - koeficijent srodnosti s vlastitim potomcima

Razmotrimo dva slučaja:

1. Mužjaci nisu srodni (dakle, $r_{\text{ppm}} = 0$)

Dominantni mužjak će kooperirati ako vrijedi:

$$0 > \frac{1}{2} (N_1 - \frac{1}{2} N_2)$$

ili

$$\frac{1}{2} N_2 > N_1$$

2. Mužjaci su braća (dakle, $r_{\text{ppm}} = 1/4$)

Dominantni mužjak će kooperirati ako vrijedi:

$$\frac{1}{4} (\frac{1}{2} N_2) > \frac{1}{2} (N_1 - \frac{1}{2} N_2)$$

ili

$$\frac{3}{4} N_2 > N_1$$

Uvjeti za kooperaciju s bratom su manje strogi nego s nesrodnim mužjakom, jer ukoliko brat mužjaka zbog pomoći proizvede dva ekstra potomka više, to je isto kao da je sam dominantni mužjak proizveo jednog potomka (r s vlastitim potomcima je 0.5, dok je r s dva bratova potomka jednak $2 \times 0.25 = 0.5$)



**Altruizam kod
socijalnih kukaca**

Altruizam kod socijalnih kukaca

Kod socijalnih kukaca se razvilo takvo samožrtvovanje da je veliki broj jedinki potpuno sterilan i čitav život provodi u pomaganju reprodukcije drugih jedinki. Takvo se ponašanje čini kao potpuna suprotnost s glavnom svrhom prirodne selekcije, a to je postizanje maksimalnog protoka gena u sljedeće generacije (Darwin je ovo ponašanje kod socijalnih kukaca smatrao fatalnim za svoju teoriju prirodne selekcije)

Kako se mogao razviti takav oblik altruizma u kojem se altruist nikada ne razmnožava?

Organizmi o kojima je ovdje riječ su tzv. **eusocijalni kukci** za koje vrijede tri bitne značajke:

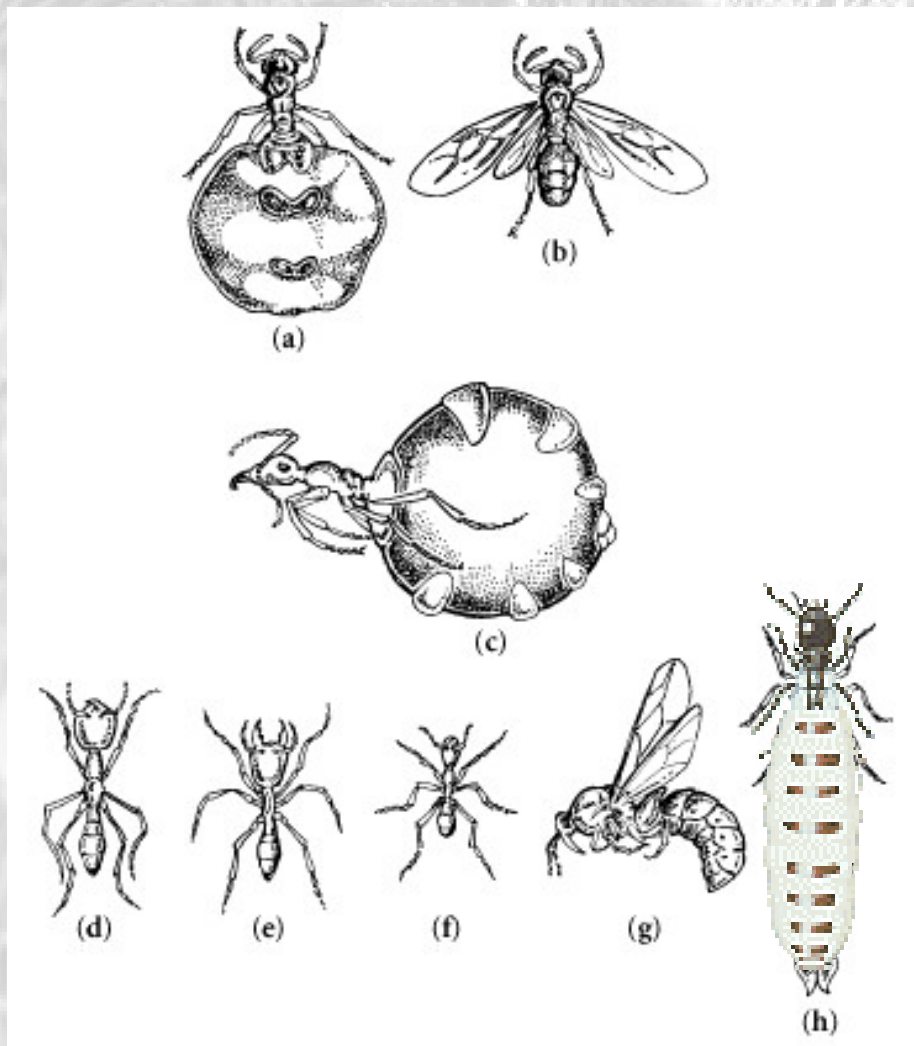
1. Suraduju u brizi za mlade i u tome sudjeluje veliki broj jedinki
2. Imaju sterilne **kaste**
3. Imaju preklapajuće generacije

Vrste socijalnih sustava kod člankonožaca

TABLE 34-3 Types of arthropod social systems

Type of society	Brood care	Shared breeding site	Cooperation in brood care	Alloparental brood care	Castes
Subsocial	+				
Colonial	—	+			
Communal	+	+	+		
Cooperatively breeding	+	+	+	+	
Eusocial	+	+	+	+	+

(From Crespi and Choe 1997.)



Varijacije u kastama nekoliko vrsta mravi: (a) mlada kraljica, (b) stara kraljica, (c) radnik (medni mravi), (d-f) tri veličine slijepih radnika, (g) krilati mužjak, (h) slijepa beskrila kraljica

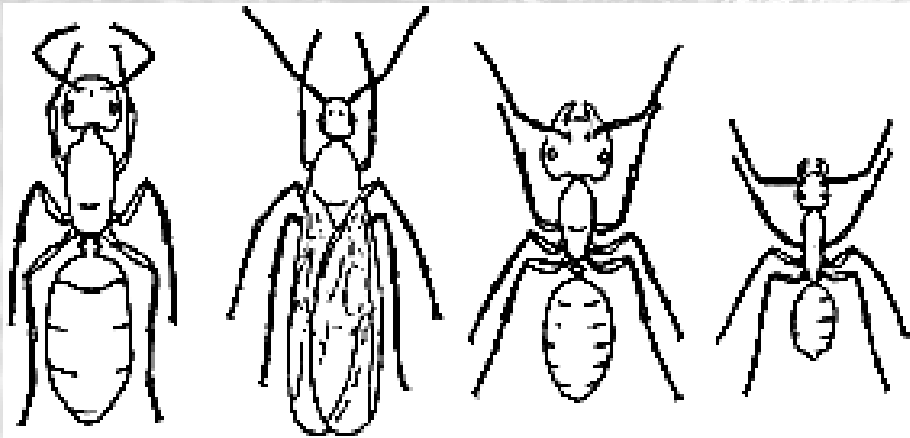
Eusocijalnost se javlja kod tri reda kukaca: Hymenoptera (mravi, pčele, ose); Isoptera (termiti) i Homoptera (uši)

Na Zemlji živi više od 12000 vrsta eusocijalnih kukaca (više od svih vrsta ptica i sisavaca zajedno)

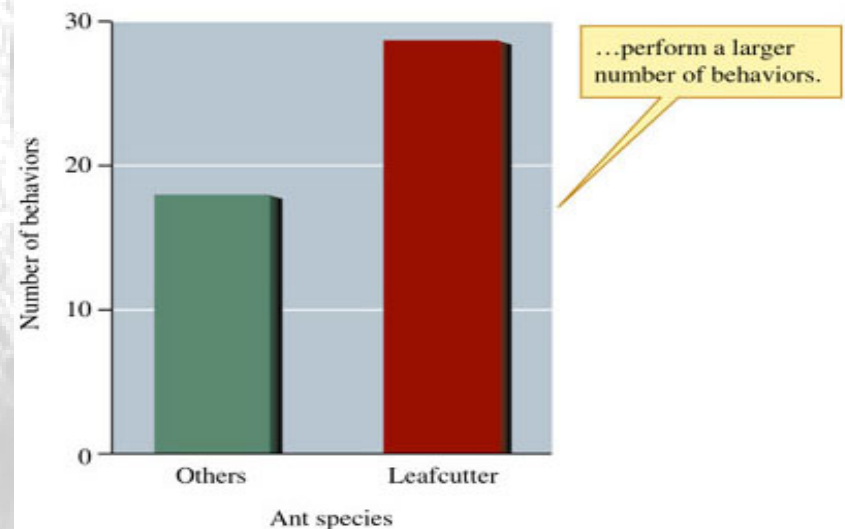
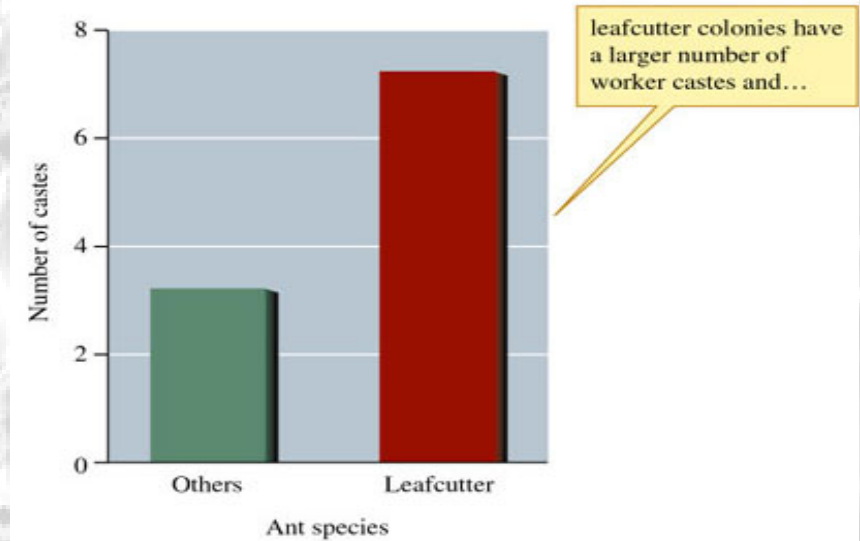
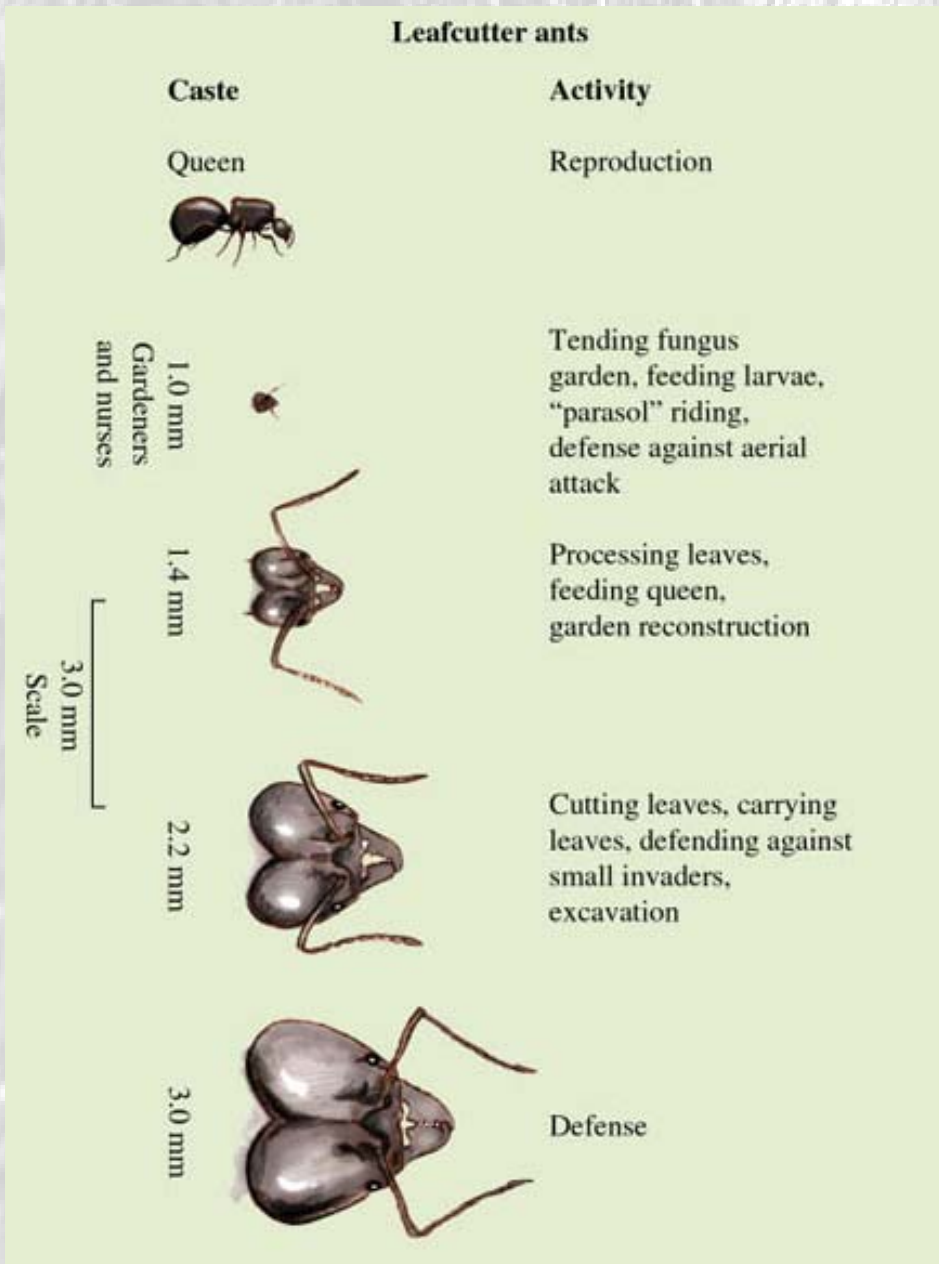
Eusocijalne kukce karakteriziraju:

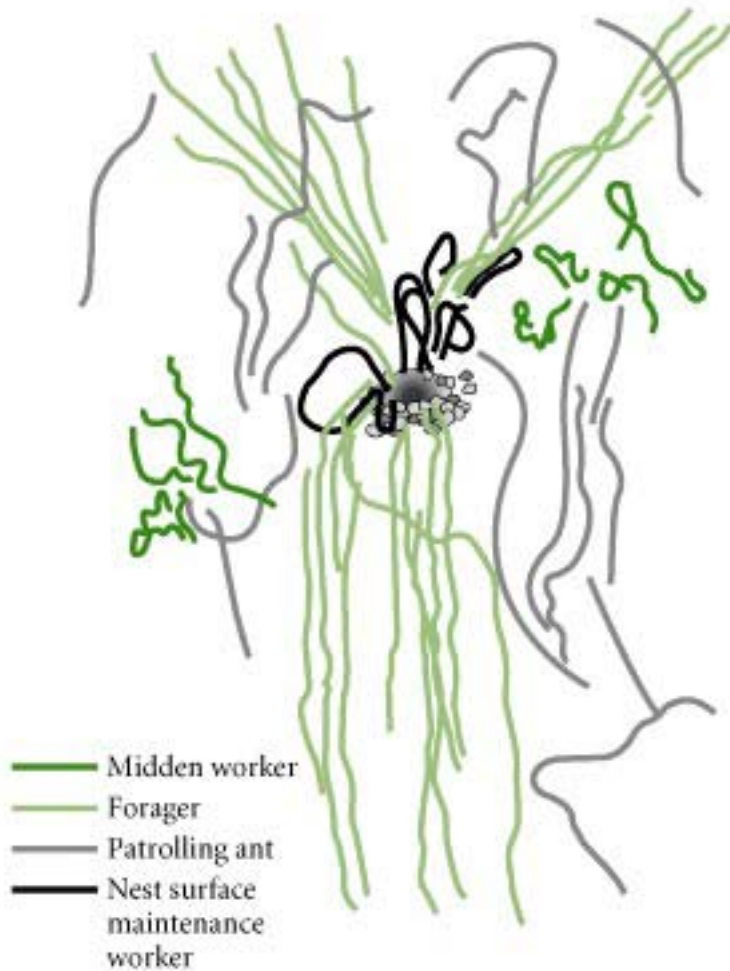
1. Velike kolonije (kolonija afričkog mrava može imati i do 22 milijuna jedinki koje ukupno teže oko 20 kg)
2. Dobro razvijena komunikacija ("ples" kod pčela)
3. Morfološki razvijene različite kaste (vojnici, radnici itd.)

Kaste kod mravi



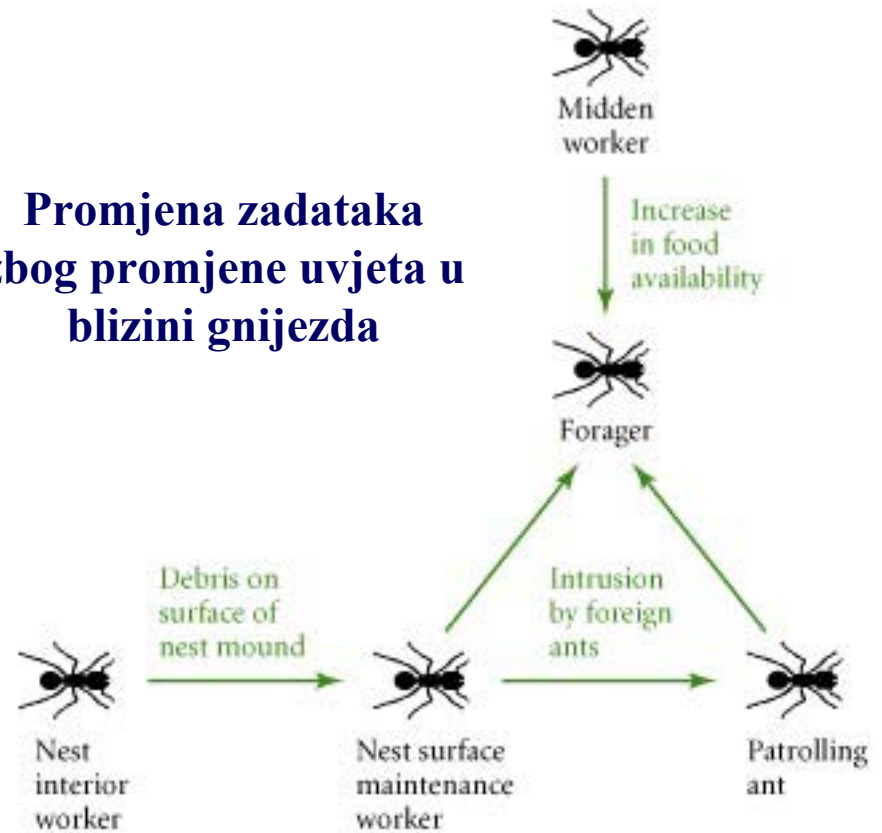
Kod mravi rezača lišća (rod *Atta*) se razvio znatno veći broj kasta i specijaliziranih zadataka, nego kod ostalih skupina mravi





(a)

**Promjena zadatka
zbog promjene uvjeta u
blizini gnijezda**



(b)

Kako se razvila eusocijalnost?

Ekološki razlozi

1. Obrana jaja i ličinki od predatora i parazita
2. Izgradnja gnijezda
3. Prenošenje simbiotskih protozoa s generacije na generaciju kod termita

Genetički razlozi

1. Indirektni fitness kroz sestrine potomke
2. Majka ima genetički dobitak, a djeca nemaju genetički gubitak
3. **HAPLODIPLOIDIJA!!!**



Haplodiploidija i altruizam

Haplodiploidija je bitna genetička predispozicija za formiranje sterilnih kasta koju je kod Hymenoptera prvi uočio **Hamilton (1964)**

Haplodiploidija je fenomen kada se mužjaci razvijaju iz neoplođenih jaja (**haploidni** su), a ženke iz normalnih oplođenih jaja (**diploidne** su)

MUŽJAK

Haploidan – svi spermiji su genetički jednaki

ŽENKA

Diploidna

KĆERI

$\frac{1}{2}$ gena od oca (svi su jednaki)

$\frac{1}{2}$ gena od majke (50% šanse da dijele iste gene)

$$\text{SRODNOST} = 0.5 + (0.5 \times 0.5) = 0.75$$

Zbog haplodiploidije sestre imaju veći koeficijent srodnosti nego što je to inače slučaj, pa sterilna ženka može izvući veću genetičku korist odgajajući svoje reproduktivne sestre, nego da sama proizvodi kćeri

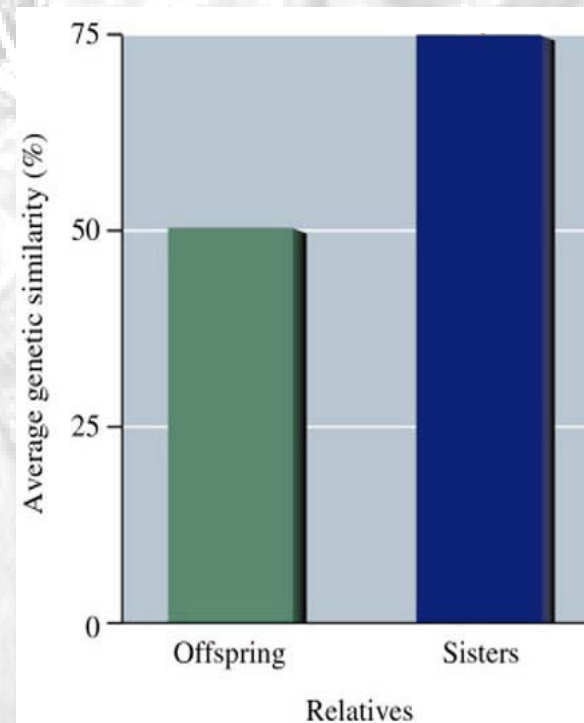
Koeficijenti srodnosti između bliskih srodnika kod haplodiploidnih vrsta (koeficijenti vrijede pod uvjetom da je kolonija formirana od jedne kraljice koja se parila samo jedanput)

	Majka	Otac	Sestra	Brat	Sin	Kćer	Rođak
Ženka	0.5	0.5	0.75	0.25	0.5	0.5	0.375
Mužjak	1	0	0.5	0.5	0	1	0.25

Koeficijent srodnosti je razlog zbog kojeg kod Hymenoptera samo ženke pomažu u podizanju sestara (ženka je sa sestrom u srodstvu 0.75, s vlastitim potomcima bi bila 0.50, dok je s bratom samo 0.25)

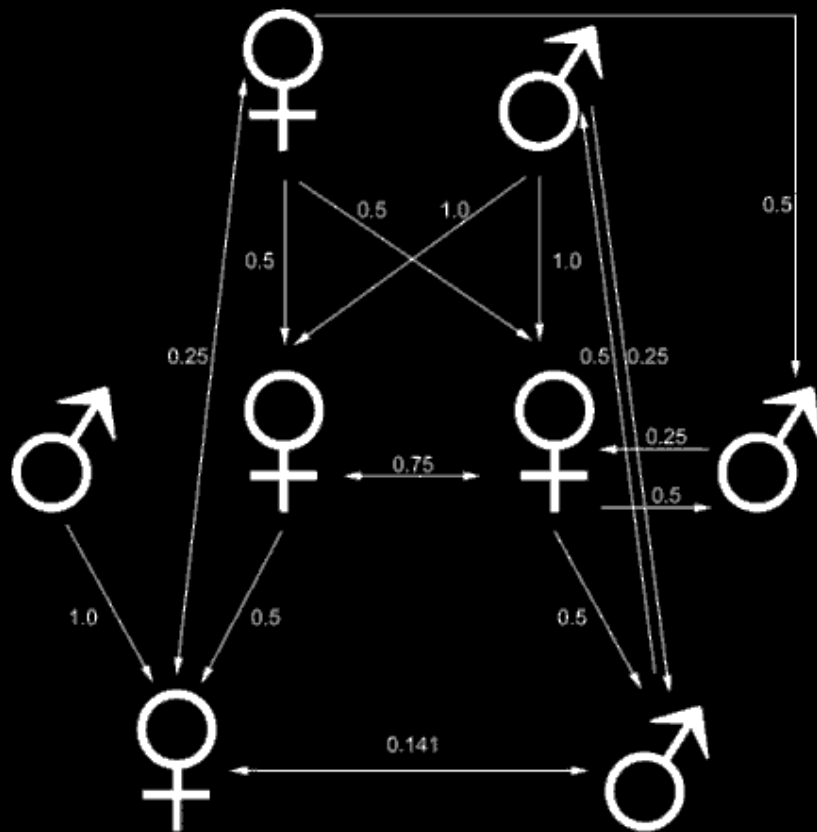
Kod termita su ženke i mužjaci jednako srodni sa svojom braćom i sestrama, pa oba spola mogu postati sterilni radnici

Kod Homoptera postoji nespolno razmnožavanje pa cijela kolonija funkcionira kao jedan organizam

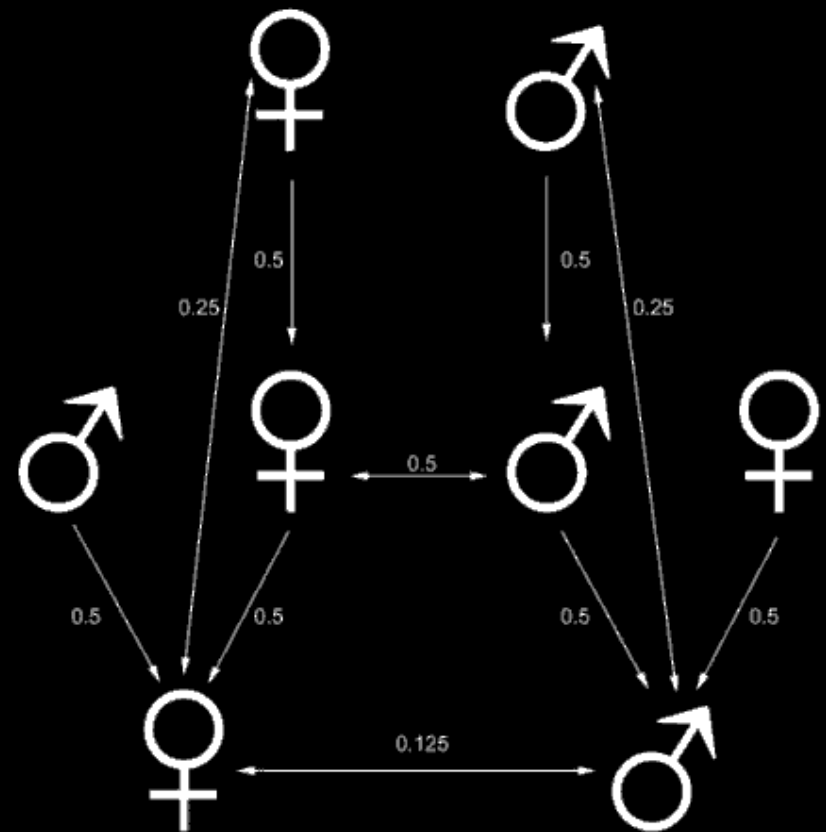


Koeficijenti srodnosti kod haplodiploidnih i diploidnih organizama

Haplodiploidni organizmi



Diploidni organizmi



Kako jedinke prepoznaju srodnike

1. Teorija “alela prepoznavanja”(Hamilton, 1964)

Postoje aleli prepoznavanja koji se izražavaju fenotipski i tako omogućavaju jedinki da prepozna alele (značajke) koje i sama nosi. (**Dawkins** je ovu ideju nazvao “**efekt zelene brade**”)

2. Teorija “tretiraj sve u svojoj kući kao srodnike”

Ovo bi pravilo, unatoč podvalama (npr. kukavica) ipak osiguralo da se u najvećem broju slučajeva jedinke brinu za svoje potomke ili druge srodnike

3. Teorija učenja

Tijekom zajedničkog odrastanja sa srodnicima jedinke nauče da su im to srodnici (bez obzira da li to zaista jesu)

Konrad Lorenz:

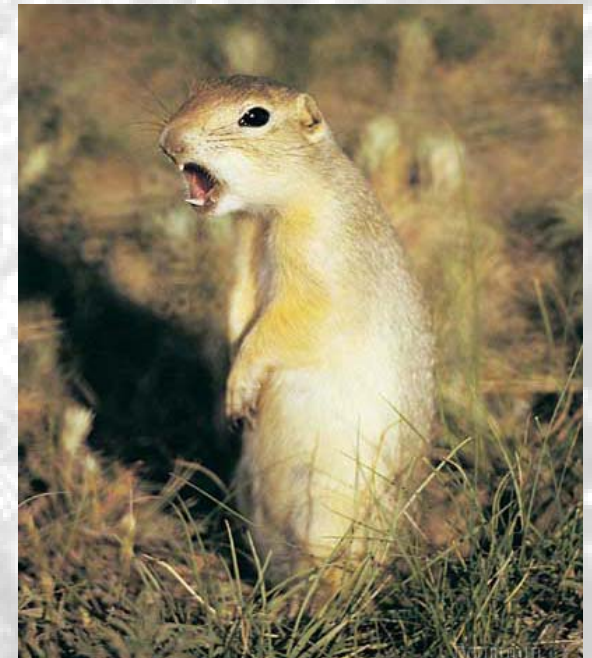
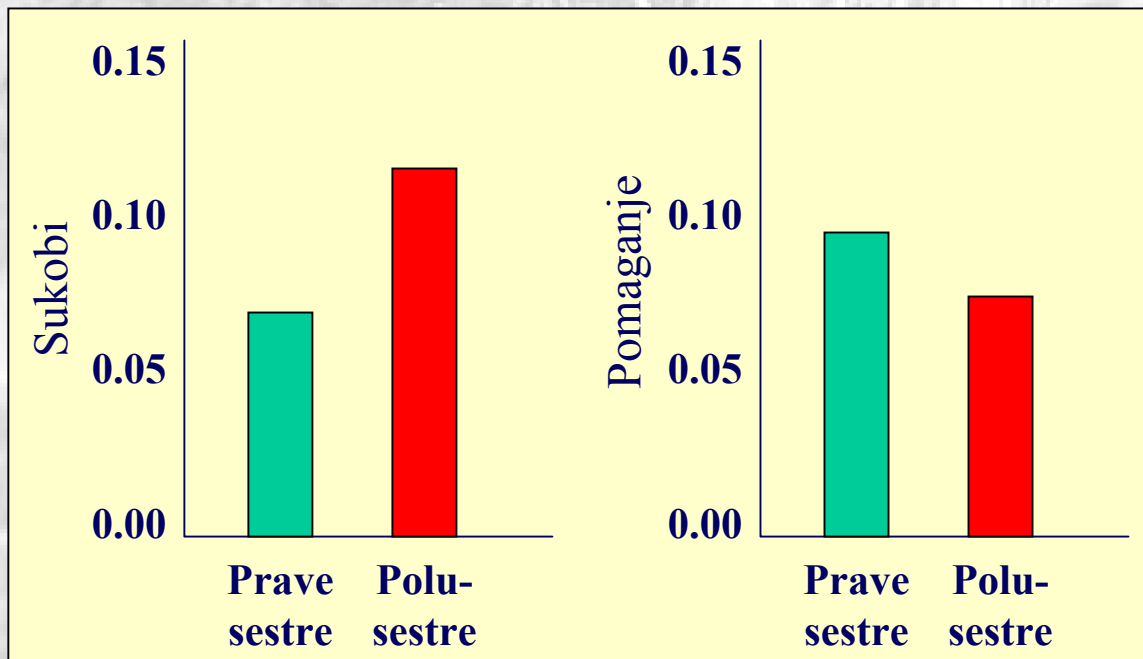
“Imprinting” (“utiskivanje”)

Fenomen opažen kod mladih gusaka

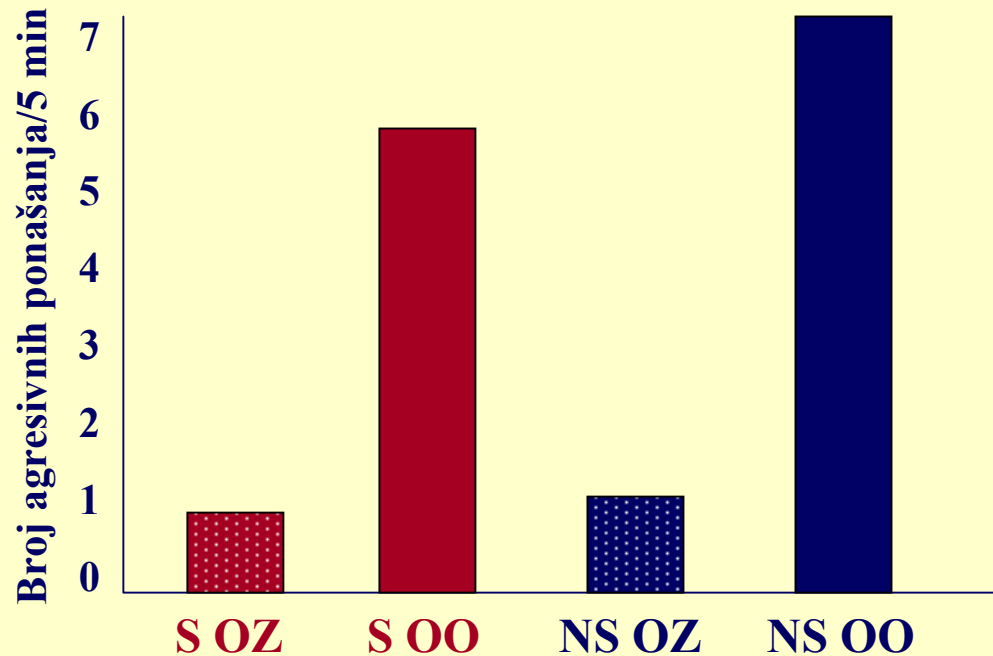


Holmes i Sherman (1982)

Pokazali su eksperimentalno da se jednogodišnje ženke zemljišnih vjeverica koje su prave sestre rijeđe bore i češće međusobno pomažu u odnosu na mlade ženke koje se polusestre



Međutim, isti su autori eksperimentalno pokazali da su sukobi između jednogodišnjih ženki zemljišnih vjeverica značajno rijedi kada su ženke skupa odrastale, bez obzira da li su bile genetički srodne.



S OZ - srodnici, odgojeni zajedno

S OO - srodnici, odgojeni odvojeno

NS OZ - ne-srodnici, odgojeni zajedno

NS OO - ne-srodnici, odgojeni odvojeno

Reciprocitet (uzajamnost)

Altruističko ponašanje davatelja ne mora uvijek biti odmah naplaćeno, već se može od primatelja naplatiti i u budućnosti (čest slučaj u ljudskom društvu gdje je taj odnos reguliran novcem i zakonima)

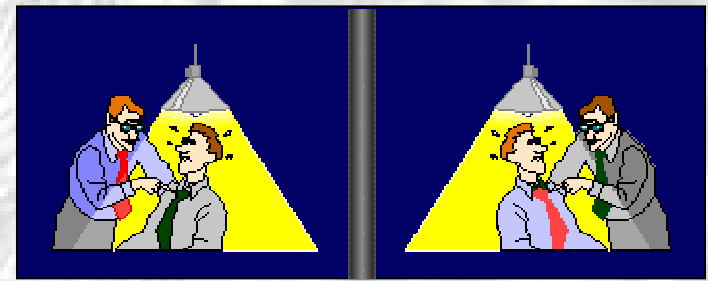
Problem ovog odnosa kod životinja je mogućnost prevare!

Može li i pod kojim uvjetima reciprocitet postati ESS?



Pokušajmo na ovo pitanje odgovoriti pomoću jednog jednostavnog modela: “Zatvorenikova dilema” (Axelrod i Hamilton, 1981)

“Zatvorenikova dilema”



		Prisoner B's Strategies	
		Suradnja	Izdaja
Prisoner A's Strategies	Suradnja	1 Year 1 Year	Parole Life
	Izdaja	Life Parole	20 Years 20 Years

U čemu je dilema?

Svakom se igraču, neovisno o izboru drugog igrača, isplati varati, iako je dobitak kada oba igrača varaju manji nego kada oba surađuju

“Zatvorenikova dilema”

Zamislamo dva igrača u igri u kojoj svaki ima pravo izabrati jednu od dvije opcije:

SURADNJA ili **IZDAJA**

Matrica isplativosti za igrača A (numeričke vrijednosti u tablici su proizvoljno određene a predstavljaju dobitak u fitnessu od dane interakcije; npr. broj potomaka)

	IGRAČ B	IGRAČ B
IGRAČ A	Suradnja	Izdaja
Suradnja	Nagrada za obostranu suradnju $R = 3$	Kazna za naivca $S = 0$
Izdaja	Iskušenje za izdajom $T = 5$	Kazna za obostranu izdaju $P = 1$

Opći uvjeti koji definiraju igru “zatvorenikove dileme” su:

$$\mathbf{T > R > P > S \quad i \quad R > (S + T)/2}$$

Analiza igre jasno pokazuje da suradnja nije ESS, jer će se mutant izdajica brzo proširiti u populaciji

S druge strane, izdaja je ESS jer mutant koji surađuje neće u populaciji izdajica ostvariti prednost

Svaka populacija s jedinkama koje primjenjuju različite strategije (neke surađuju, neke varaju) će se na kraju pretvoriti u populaciju čistih izdajica

Postoji li način da jedinke izbjegnu ovu dilemu i ostvare stabilnu suradnju?

Odgovor na gornje pitanje je:

NE – ukoliko se dva igrača susreću samo jednom u životu (igraju jednu igru)

NE – ukoliko igrači igraju više igara, ali je broj igara unaprijed poznat

MOŽDA – ukoliko uvijek postoji vjerojatnost da će se igrači ponovno sresti
(ukoliko postoji mogućnost osвете za prevaru)

NATJECANJE!

Robert Axelord (1984) je napravio kompjutorsko natjecanje u igri “zatvorenikove dileme” između 62 različite strategije koje su smislili znanstvenici, igrači pokera i hazarderi širom svijeta. Svaka je strategija odigrala protiv svake strategije (igralo se 200 krugova, ali se broj krugova nije unaprijed znao). Bodovi su se osvajali prema ranije prikazanoj tablici (5, 3, 1 ili 0 bodova), a pobjeda pripada onoj strategiji koja sakupi najviše bodova (ne onoj koja ostvari najviše pobjeda)

“Milo za drago”

Pobjedila je jedna vrlo jednostavna strategija (na zadnjem mjestu je bila najkompliciranija strategija) koja je nazvana “Milo za drago”, a koja se sastojala u sljedećem:

1. Prvi potez je uvijek suradnja
2. Svaki sljedeći potez jednak je potezu koji je suparnik odigrao u prethodnom krugu

Značajke strategije “Milo za drago”

- 1. Jednostavna (lako je shvatiti poruku) (“Ne pravi se pametan”)**
- 2. Dobronamjerna (“Nikad ne varaj prvi”)**
- 3. Osvetoljubiva (osveta za prevaru stiže odmah)**
- 4. Praštajuća (nije zlopamtilo; ako je osveta opametila suparnika, ponovo je spremna za suradnju)**

ZAKLJUČAK

Kooperacija (suradnja) temeljena na reciprocitetu se može proširiti u populaciji i postati stabilna uz dva uvjeta:

- 1. Mora postojati vjerojatnost ponovnog susreta (mogućnost osvete)**
- 2. Da bi reciprocitet bio stabilan vjerojatnost da će se dvije jedinke ponovo susresti mora biti velika (u suprotnom se varanje može isplatiti)**

Dakle, strategija “Milo za drago” može biti ESS

Ali, strategija “Svi uvijek varaju” je također ESS

KAKO SE ONDA RAZVILA SURADNJA:

- 1. Između srodnika (srodnička selekcija)**
- 2. Između ne-srodnika (“surađuj ako drugi surađuju”)**
- 3. Jedinke koje primjenjuju strategiju “Milo za drago” mogu biti globalno rijetke, ali lokalno česte**

Primjeri reciprociteta u prirodi

1. Mriješćenje ribe *Hypoplectrus nigricans* (Fisher, 1980)

Ova je riba simultani hermafrodit i mrijesti se u parovima gdje svaki član para naizmjenice oslobađa malu količinu jaja (jaja su skuplja os spermija, pa se naizmjenice izbacuju male količine jaja kako bi se izbjegla prevara)



2. Skidanje krpelja kod ptica i majmuna



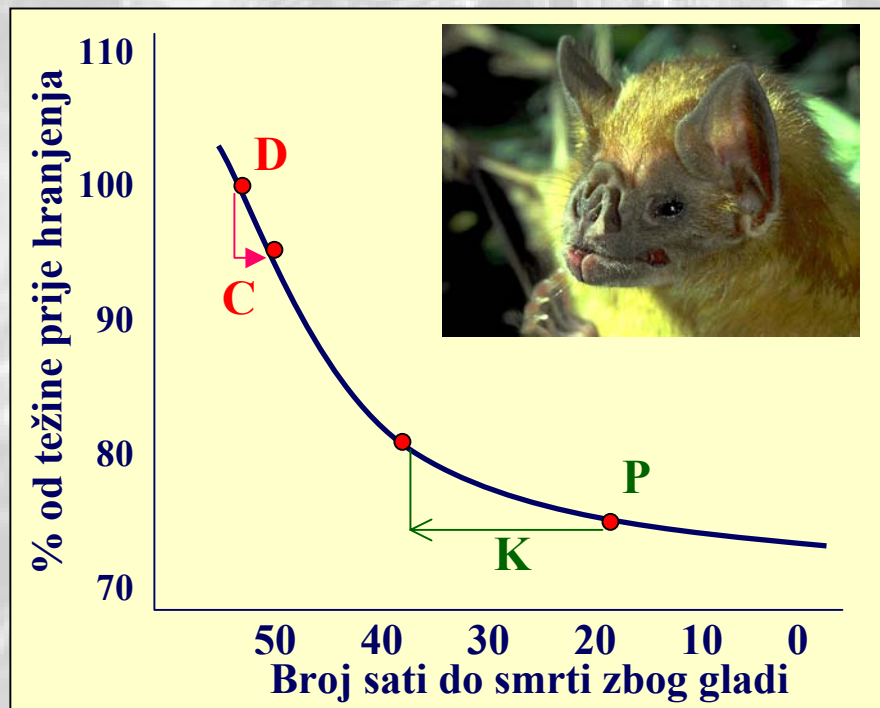
3. Povraćanje krvi kod vampirskih šišmiša (*Desmodus rotundus*) (Wilkinson, 1984)

Jednike po povratku u odmarališta povraćaju krv i s njom hrane svoje susjede (bez obzira jesu li im srodnici ili nisu) koji se nisu uspjeli nahraniti

Da bi se razvio ovaj reciprocitet potrebni su sljedeći uvjeti:

A) Jedinke moraju biti sposobne prepoznati prevaru (dovoljno ponovljenih interakcija)

B) Korist od primanja pomoći mora biti veća od cijene davanja ($R > S$)



Nakon hranjenja, šišmiš eksponencijalno gubi na težini tijela, a do smrti od gladi dolazi kada mu težina tijela padne ispod 75% u odnosu na težinu prije hranjenja. Donacija krvi koja povećava njegovu težinu za 5% znači malu cijenu (C) za davatelja (D), a veliku korist (K) za primatelja (P)

**Vampirski
šišmiš**
(*Desmodus
rotundus*)

