

# 1

## Ewolucyjne teorie altruizmu

Zgodnie z modelem doboru indywidualnego geny determinujące zachowania, które przynoszą korzyści innym osobnikom kosztem interesu własnego, powinny być eliminowane przez dobór naturalny. Ponieważ jednak zachowania takie występują w świecie zwierząt, Wilson (1975) określił altruizm mianem „centralnego problemu socjobiologii”. Rozwiązanie tego problemu możliwe jest poprzez wykazanie, że zachowania altruistyczne pociągają doraźne koszty, które jednak w ostatecznym rozrachunku sprzyjają rozpowszechnieniu się hipotetycznego „genu altruizmu”. Omówione poniżej teorie wskazują drogę, jaką poniesione przez altruistę koszty mogą obrócić się w sukces reprodukcyjny.

### 1.1. Łączne dostosowanie

Koncepcja łącznego dostosowania zaproponowana przez Hamiltona (1964a, b) stanowi najbardziej popularne i najlepiej poparte wynikami badań wyjaśnienie ewolucyjnej genezy altruizmu. Zgodnie z tą koncepcją koszty w zakresie dostosowania indywidualnego mogą być rekompensowane wzrostem dostosowania łącznego, mierzonego sumą sukcesu reprodukcyjnego altruisty i jego krewnych. Jeśli altruista udziela pomocy krewnemu, to z określonym prawdopodobieństwem odpowiadającym stopniowi pokrewieństwa pomaga innemu altruście i tym samym działa na rzecz ekspansji genu altruizmu w populacji. Zachowanie pozornie obniżające dostosowanie może więc okazać się cechą zwiększającą dostosowanie,

jeśli rozpatruje się je nie w kategoriach dostosowania indywidualnego, ale dostosowania łącznego. Gen altruizmu rozpowszechni się w populacji, gdy koszty altruizmu mierzone indywidualnym dostosowaniem będą niższe od korzyści w zakresie dostosowania łącznego. Ściśle rzecz biorąc, z zaproponowanego przez Hamiltona (1964a, b) modelu analitycznego wynika, że gen altruizmu rozpowszechni się w populacji, gdy spełniony jest warunek zwany regułą Hamiltona:

$$k > 1/r$$

(gdzie  $k$  to stosunek korzyści biorcy do kosztu dawcy,  $r$  – współczynnik pokrewieństwa dawcy i biorcy). Z reguły tej wynika, że koszt poniesiony przez altruistę, wyrażający się w spadku jego dostosowania, musi być mniejszy od korzyści, czyli od wzrostu dostosowania beneficjenta pomnożonego przez współczynnik pokrewieństwa między nim a altruistą:

$$c < b \times r$$

(gdzie  $c$  to koszt poniesiony przez dawcę pomocy,  $b$  to korzyść biorcy pomocy). Jednorazowy akt altruizmu może przynieść korzyść więcej niż jednemu spokrewnionemu beneficjentowi, a wtedy jego opłacalność genowa będzie wyższa. W kategoriach łącznego dostosowania opłacalna może być nawet ofiara z własnego życia, jeśli beneficjentem okaże się odpowiednio wysoka liczba krewnych. Na przykład robotnice pszczoły miodnej (*Apis mellifera*) giną po użądleniu intruza zagrażającego gniazdu, jednak ich śmierć zwiększa szanse przetrwania ogromnej rzeszy krewnych.

Koncepcja łącznego dostosowania opisuje szanse na rozprzestrzenienie się genu warunkującego określoną cechę w zależności od tego, jak ta cecha wpływa na przetrwanie i reprodukcję krewnych. W świetle tej koncepcji warunkiem rozpowszechnienia się genu altruizmu staje się zdolność odróżnienia krewnych od osobników niespokrewnionych lub taka organizacja życia społecznego, która powoduje, że beneficjentem zachowań altruistycznych statystycznie najczęściej staje się organizm spokrewniony. Ten ostatni warunek spełniony jest w wypadku gatunków filopatrycznych, czyli takich, u których młode osobniki wykazują skłonność do pozostawiania na obszarze występowania rodziców lub w grupie społecznej, do której rodzice należą. W zakresie identyfikacji krewnych postulowane są dwa mechanizmy (Goodenough i in., 1993). Pierwszy z nich opiera się na znajomości. Osobniki wychowujące się w jednym gnieździe zapamiętują się i mogą

rozpoznawać się w przyszłości. Znajomość jest oczywiście tylko pośrednią i przez to zawodną metodą identyfikacji krewnych. W wyniku np. pasożytnictwa lęgowego w tym samym gnieździe mogą przebywać osobniki ze sobą niespokrewnione. Ponadto skuteczność mechanizmu znajomości jest ograniczona trwałością pamięci. U wielu gatunków ptaków i ssaków stwierdzono zdolność do zapamiętywania innych osobników, jednak możliwość rozpoznania wydaje się uzależniona od regularności kontaktów, np. u norników preriowych (*Microtus ochrogaster*) już dwudziestodniowy okres rozłąki uniemożliwia rozpoznanie (Paz-y-Miño i Tang-Martinez, 1999).

Drugi mechanizm identyfikacji krewnych opiera się na podobieństwie (dopasowanie fenotypu, fenotypowe dobieranie się; ang. *phenotype/phenotypic matching*). Mechanizm ten umożliwia rozpoznawanie osobników o zbliżonym genotypie na podstawie wspólnych cech fenotypowych (np. na podstawie zapachu). Tego typu zdolności rozpoznawania opisuje się przede wszystkim u owadów z rzędu błonkówek (*Hymenoptera*), np. mrówek i pszczół. Dopasowanie fenotypu opiera się prawdopodobnie na wyuczonym schemacie cech, z którym porównywany jest fenotyp nieznanego osobnika. Zbieżność schematu i fenotypu może dostarczać informacji o stopniu pokrewieństwa.

Odwołanie się do teorii Hamiltona na gruncie psychologii ewolucyjnej pozwala nie tylko uzasadnić, dlaczego ludzie faworyzują krewnych w sytuacjach, gdy udzielenie pomocy jest kosztowne (Burnstein, Crandall i Kitayama, 1994), ale także przewidywać i wyjaśniać bardziej subtelne zależności. Podobnie jak samce innych gatunków zwierząt, mężczyźni mają do czynienia z problemem niepewności ojcostwa. W konsekwencji pewność pokrewieństwa jest wyższa w linii żeńskiej niż męskiej. Można zatem oczekiwać, że u ludzi funkcjonują mechanizmy sprzyjające faworyzowaniu krewnych w linii żeńskiej oraz że mężczyźni wykazują wyższą niż kobiety wrażliwość na sygnały pokrewieństwa. Koncepcja łącznego dostosowania satysfakcjonująco wyjaśnia więc, dlaczego dziadkowie ze strony matki inwestują we wnuki więcej niż dziadkowie ze strony ojca i dlaczego największa inwestycja jest udziałem babki ze strony matki (Euler i Weitzel, 1996; Michalski i Shackelford, 2005). Teoria Hamiltona pozwala też wyjaśnić, dlaczego w wypadku mężczyzn podobieństwo twarzy do twarzy dziecka w większym stopniu determinuje inwestycje na rzecz dziecka, niż ma to miejsce w przypadku kobiet (Platek, Burch, Panyavin, Wasserman i Gallup, 2002). Odwołując się do mechanizmów detekcji pokrewieństwa, można wreszcie wyjaśnić, dlaczego czas dzielenia miejsca zamieszkania z rodzeństwem jest silniej skorelowany (dodatkowo) z udzielaniem mu pomocy w wypadku osób,

które mają starsze rodzeństwo, niż w wypadku mających rodzeństwo młodsze – osoby będące starszym rodzeństwem z racji kolejności narodzin nie muszą oceniać pokrewieństwa poprzez mechanizm znajomości (Lieberman, Cosmides i Tooby, 2007).

## 1.2. Kosztowne sygnalizowanie

Kolejnego rozwiązania problemu ewolucji altruizmu dostarcza proponowana przez Zahaviego (1975, 2003) zasada upośledzenia (ang. *principle of handicap*), która odnosi się do ewolucji cech epigamicznych, tj. cech stanowiących kryterium wyboru partnera seksualnego. Zgodnie z tą koncepcją dobór naturalny powinien faworyzować osobniki dobierające partnerów seksualnych na podstawie rzetelnych sygnałów wysokiej jakości genów. Według Zahaviego sygnałem takim może być tylko cecha na tyle kosztowna, że rozwinięcie jej przez organizm o niskiej jakości jest niemożliwe lub nieopłacalne.

W naukach społecznych idea Zahaviego funkcjonuje w postaci teorii kosztownego sygnalizowania (ang. *costly signaling theory*). Według tej teorii funkcją kosztownych cech (morfologicznych i behawioralnych) jest przenoszenie rzetelnych informacji przynoszących korzyść zarówno nadawcy, jak i odbiorcy (Smith i Bliege Bird, 2000). Kosztownym sygnałem może być tylko cecha: (1) łatwo obserwowalna dla innych, (2) kosztowna dla nadawcy w kategoriach energii, zasobów itp., (3) wskazująca na właściwość nadawcy, taką jak zdrowie, zdolność konkurencji, kontrola zasobów itp. Korzyść nadawcy sygnału wyraża się we wzroście jego atrakcyjności seksualnej i społecznej, odbiorcy zaś – w możliwości wyboru wartościowego partnera.

W logikę zasady handicapu doskonale wpisują się zachowania altruistyczne, które upośledzając szanse przetrwania, mogą stanowić rzetelny sygnał jakości genetycznej. W zależności od rodzaju pomocy altruizm może sygnalizować stan zdrowia, sprawność fizyczną lub dostęp do zasobów materialnych, którymi dzielenie się z kolei pośrednio wskazuje na zaradność i inteligencję. Przekonującą ilustracją zasady upośledzenia w kontekście altruizmu może być zachowanie tymali arabskich (*Turdoides squamiceps*). Jedną z opisanych u tych ptaków form altruizmu jest dokarmianie się i pomimo że pomoc taka jest często odrzucana, a nawet spotyka się z agresją, zwierzęta rywalizują o możliwość jej udzielenia (Kalishov, Zahavi i Zahavi, 2005; Zahavi, 2003). Teoria Zahaviego dostarcza interpretacji tego

rodzaju zachowań jako sygnału zaradności decydującego o atrakcyjności osobnika na rynku matrymonialnym. Niechęć do przyjmowania pomocy jest naturalną konsekwencją tego mechanizmu.

Konkurencja między altruistami stanowi centralny element opartej na teorii kosztownego sygnalizowania psychologicznej koncepcji altruizmu rywalizacyjnego (ang. *competitive altruism*), zaproponowanej przez Hardy'ego i van Vugta (2006). Altruizm rywalizacyjny to proces, poprzez który jednostka usiłuje pokonać innych w kategoriach hojności. Altruizm w tym ujęciu stanowi kosztowny sygnał jakości. Sygnał taki okazywany publicznie przyczynia się do wzrostu reputacji i w konsekwencji atrakcyjności jednostki jako potencjalnego partnera. Rywalizacji między altruistami towarzyszy konkurowanie odbiorców sygnału o najbardziej atrakcyjnych nadawców. Opisany proces powinien zachodzić zwłaszcza w warunkach braku anonimowości.

Badania empiryczne dotyczące zachowań altruistycznych człowieka potwierdzają wiele prawidłowości przewidywanych na gruncie teorii kosztownego sygnalizowania. Stwierdzono m.in., że altruści są spostrzegani jako jednostki o wyższym statusie społecznym, są chętniej wybierani na lidera lub partnera w grach ekonomicznych, poziom altruizmu wzrasta w warunkach publicznych (Hardy i van Vugt, 2006), altruści charakteryzują się wyższym poziomem inteligencji ogólnej (Millet i Dewitte, 2006a), a uczestnicy dylematu dóbr publicznych zwiększają swój wkład, jeśli są informowani, że później wezmą udział w „grach zaufania” (Barclay, 2004). Wreszcie wykazano, że otrzymaniu pomocy mogą towarzyszyć negatywne emocje i spadek samooceny (El-Alayli i Messé, 2004; Fisher, Nadler, Whit-cher-Alagna, 1982), co może odzwierciedlać działanie mechanizmu sygnalizowania jakości genetycznej poprzez zachowania altruistyczne.

Zdaniem van Vugta, Robertsa i Hardy'ego (2009) podejście oparte na zasadzie handicapu dostarcza wyjaśnienia dla specyficznie ludzkich aspektów altruizmu, takich jak zdolność do poświęcenia na rzecz dużych grup społecznych złożonych z niespokrewnionych osobników, działalność charytatywną oraz skłonność do altruistycznego karania (omówionego w podrozdz. 1.4).

### 1.3. Altruizm zwrotny

Według zaproponowanej przez Triversa (1971) teorii altruizmu zwrotnego, altruizm może być faworyzowany przez dobór naturalny, jeśli pomoc

udzielana jest tylko osobnikom, które się za nią rewanżują. Zwróćmy uwagę, że rewanż taki nie tylko stanowi rekompensatę poniesionych przez dawcę pomocy kosztów, lecz także jest zapłatą biorcy za możliwość dalszego korzystania z tej pomocy. Biorcy, którzy nie uiszczą takiej opłaty, zostaną w przyszłości pozbawieni korzyści wynikających z takiej możliwości. Tak więc, dzięki odwzajemnianiu, w długiej perspektywie czasowej pomaganie może okazać się bardziej opłacalne niż egoizm, pod warunkiem jednak, że spełnione są trzy warunki (Trivers, 1971).

Po pierwsze koszt udzielenia pomocy przez altruistę musi być niższy od korzyści odniesionej przez beneficjenta: zachowanie altruistyczne ma być inwestycją, która zwróci się z naddatkiem, gdy role się odwrócą. W realnym świecie warunek ten bardzo często jest spełniony w związku z tzw. asymetrią w wartości zasobu, wynikającą z różnego poziomu zaspokojenia potrzeb biologicznych (Goodenough i in., 1993). Na przykład określona porcja pokarmu ma wyższą wartość dla osobnika głodnego niż najedzonego. Omawiany warunek będzie więc spełniony, jeśli osobnik syty podzieli się pokarmem z osobnikiem głodnym.

Po drugie prawdopodobieństwo ponownej interakcji musi być wysokie – jeśli szansa na ponowne spotkanie jest niska, a co za tym idzie niska jest szansa uzyskania rewanżu, udzielenie pomocy nie przyniesie adaptacyjnych korzyści. Dwa omówione warunki można podsumować przypominającą regułę Hamiltona formułą  $c < pb$ , gdzie  $c$  to koszt poniesiony przez dawcę,  $b$  to korzyść biorcy, a  $p$  to prawdopodobieństwo ponownej interakcji.

Po trzecie organizm musi dysponować właściwościami pozwalającymi uniknąć eksploatacji ze strony tzw. oszustów (ang. *cheaters*), tj. osobników, które przyjmują pomoc, ale jej nie odwzajemniają. Trivers wyróżnia dwie kategorie oszustów: takich, którzy w ogóle nie odwzajemniają (*gross cheaters*), oraz takich, którzy odwzajemniają, ale odpłacają w mniejszym stopniu, niż sami otrzymali (*subtle cheaters*). Podstawowym problemem adaptacyjnym jest unikanie tej pierwszej kategorii oszustów. W tym celu organizm musi być wyposażony w zdolność odróżnienia ich od altruistów, zapamiętania i wykorzystania tej wiedzy w kolejnej interakcji. Unikanie subtelnych oszustów jest dużo trudniejsze, ale też nie tak istotne, gdyż relacja z nimi przynosi korzyści, choć oczywiście mniejsze niż relacja z altruistami.

Trivers (1971) zwrócił uwagę na fakt, że relacja między dwoma osobnikami w kontekście altruizmu zwrotnego jest analogiczna do relacji między uczestnikami dylematu więźnia (ryc. 1.1). W grze tej każdy gracz ma do dyspozycji dwie strategie: współpracę (kooperację) lub zdradę. Współpra-

ca jako możliwość potencjalnie mniej korzystna dla podmiotu (i bardziej korzystna dla drugiego gracza) jest odpowiednikiem altruizmu, a zdrada jest odpowiednikiem egoizmu. Jeśli obaj gracze wybiorą współpracę, to każdy z nich uzyska lepszy wynik ( $R = 3$ , od ang. *reward* – nagroda) niż w sytuacji, gdy obaj wybiorą zdradę ( $P = 1$ , od *punishment* – kara). Jednocześnie jednak największy zysk wiąże się z wyborem zdrady w sytuacji, gdy partner decyduje się na współpracę ( $T = 5$ , od *temptation* – pokusa), a wynik najniższy z wyborem kooperacji, gdy partner wybrał zdradę ( $S = 0$ , od *sucker's payoff* – zarobek frajera). Wynik uzyskiwany przez egoistę w interakcji z altruistą jest najwyższym z możliwych, ale w konfrontacji z altruistą zwrotnym w dłuższej perspektywie czasowej możliwa jest wyłącznie obopólna współpraca lub mniej od niej atrakcyjna obopólna zdrada. Altruizm może przynosić więc wyższy zysk niż egoizm, jeśli interakcje powtarzają się (warunek 1) i egoiści karani są odmową dalszej współpracy (warunek 3; warunek 2 jest wpisany w stosunkowo wysoką wypłatę za obopólną współpracę, która jest bilansem udzielenia i przyjęcia pomocy).

W dalszej części pracy pojęcie kooperacji będzie używane w odniesieniu do wyboru w dylemacie więźnia lub traktowane jako synonim kooperacji altruistycznej, czyli altruizmu zwrotnego. W odróżnieniu od „zwykłej egoistycznej” kooperacji, w której wszystkie zaangażowane strony odnoszą (lub mają szansę odnieść) bezpośrednie i natychmiastowe korzyści, w kooperacji altruistycznej osobnik podejmujący współpracę przynosi korzyść innemu, samemu ponosząc koszty. Również ten rodzaj kooperacji jest obopólnie korzystny, jeśli koszty są krótkoterminowe, a ich poniesienie jest warunkiem uzyskania długoterminowych korzyści.

Rozwiniętą analizę problemu ewolucji altruizmu zwrotnego przy użyciu dylematu więźnia przedstawili Axelrod i Hamilton (1981). Autorzy ci wskazują, że w wypadku jednorazowej interakcji dwóch osobników, jak również wtedy, gdy liczba interakcji jest z góry określona, strategia zdrady jest ewolucyjnie stabilna. Oznacza to, że każda mutacja powodująca, że organizm wybierze inną strategię, będzie eliminowana przez dobór naturalny. Jeśli jednak liczba interakcji będzie większa od jednej i nie będzie z góry określona, to istnieje takie prawdopodobieństwo ponownego spotkania *w* (determinowane długością życia, mobilnością, stanem zdrowia), przy którym stabilne ewolucyjnie mogą być strategie współpracujące, m.in. strategia „wet za wet” (TFT od ang. *tit for tat*). Ta prosta strategia polega na wyborze współpracy w pierwszym ruchu, a w kolejnych ruchach na odwzajemnianiu wyboru partnera. Jeśli interakcja odbywa się między dwoma strategiami TFT lub między TFT i strategiem zawsze kooperującym, to zostaje

nawiazana obopólna współpraca. Jeśli strateg TFT trafia na stratega zawsze zdradzającego, to pomijając pierwszy ruch, w którym wybiera kooperację, w kolejnych rundach stosuje zdradę, tak długo, jak partner nie zdecyduje się na kooperację. Strategia „wet za wet” jest więc uprzejma (zaczyna się od kooperacji), mściwa (odpowiada zdradą na zdradę), ale też dzięki krótkiej pamięci obejmującej tylko wybór dokonany przez partnera w poprzedniej rundzie szybko wybacza zdradę. Krótka pamięć strategii TFT zapewnia jej również odporność na eksploatację. Mogłaby tego dokonać wyłącznie strategia będąca kombinacją dwóch ruchów uwzględniających uprzejmość strategii TFT (tj. wybór kooperacji w pierwszym ruchu), np. zdrada–zdrada lub kooperacja–zdrada. Prawdopodobieństwo, że  $n$ -ta interakcja dojdzie do skutku, wynosi  $w^{n-1}$ . Tak więc, aby obliczyć sumaryczny wynik w sekwencji ruchów, należy przypisać wagi  $1, w, w^2, \dots$  kolejnym wypłatom w sekwencji. Gdy TFT gra z inną TFT, to otrzymuje korzyść  $R$  w każdym ruchu, co daje łączny wynik przy całkowitej liczbie ruchów  $R + wR + w^2R, \dots$ . Sekwencja ruchów z prawdopodobieństwem  $w$  sumuje się do  $1/(1-w)$ , więc całkowity zysk wyniesie  $R/(1-w)$  (ryc. 1.2). „Zawsze zdradzaj”, grając z TFT, uzyskuje wypłatę  $T$  tylko w pierwszym ruchu, a w kolejnych musi zadowolić się wynikiem  $P$  ( $R + wP + w^2P, \dots$ ). Strategia ta nie może wyprzeć TFT, jeśli  $R/(1-w) \geq T + wP/(1-w)$ . Strategia naprzemienna w grze z TFT uzyskuje na zmianę  $T$  i  $S$  ( $T + wS + w^2T + w^3S, \dots = (T + wS)/(1-w^2)$ ), nie może więc wyprzeć TFT, jeśli  $R/(1-w) \geq (T + wS)/(1-w^2)$ . Tak więc strategia TFT nie może być wyparta przez żadną inną, jeśli tylko jednocześnie są spełnione dwa warunki:  $w \geq (T - R)/(T - P)$  oraz  $w \geq (T - R)/(R - S)$ .

Krótką pamięć TFT może stanowić także jej wada. W warunkach naturalnych może dojść do błędnej identyfikacji lub interpretacji strategii part-

|         |            | Gracz B                                 |                                  |
|---------|------------|---|----------------------------------|
|         |            | kooperacja                              | zdrada                           |
| Gracz A | kooperacja | R = 3<br>nagroda za wzajemną współpracę | S = 0<br>zarobek frajera         |
|         | zdrada     | T = 5<br>pokusa zdrady                  | P = 1<br>kara za wzajemną zdradę |

**Ryc. 1.1.** Macierz wypłat dylematu więźnia (w komórkach przedstawione są wyniki gracza A). Gra określona jest dwoma warunkami:  $T > R > P > S$  oraz  $R > (S + T)/2$



|               |                    |                    |
|---------------|--------------------|--------------------|
|               | TFT                | Zawsze zdrada      |
| TFT           | $R / (1 - w)$      | $T + wP / (1 - w)$ |
| Zawsze zdrada | $T + wP / (1 - w)$ | $P / (1 - w)$      |

**Ryc. 1.2.** Macierz wypłat iterowanego dylematu więźnia dla strategii „wet za wet” (TFT) i strategii ciągłej zdrady. „Wet za wet” nie może być wyparta przez strategię zdrady, jeśli  $R/(1 - w) \geq T + wP/(1 - w)$ , a więc gdy  $w \geq (T - R)/(T - P)$

nera na skutek losowych usterek percepcji, pamięci itp., co w wypadku interakcji dwóch TFT spowoduje pogrążenie się w sekwencji wzajemnych zdrad, aż do wystąpienia kolejnego błędu, tym razem przywracającego możliwość kooperacji. Według Nowaka i Sigmunda (1992, 1993a, b) słabość ta jest wynikiem deterministycznej natury strategii TFT. Aby uwzględnić losowe błędy, należy obniżyć prawdopodobieństwo wyboru kooperacji lub zdrady jako wyniku wcześniejszego wyboru partnera z  $p = 1$  do  $p < 1$ . Ponieważ wybór partnera dokonany dwie rundy wcześniej nie ma znaczenia (bo jest zapominany), reguła decyzyjna stanowi punkt w dwuwymiarowym układzie współrzędnych  $(p, q)$  z prawdopodobieństwem  $p$  lub prawdopodobieństwem  $q$  wyboru kooperacji po odpowiednio kooperacyjnym lub egoistycznym wyborze partnera ( $0 < p, q < 1$ ) (Nowak i Sigmund, 1992). Zgodnie z powyższym strategia TFT ma współrzędne  $(1; 0)$ , strategia „zawsze zdradzaj”  $(0; 0)$ , a strategia „zawsze kooperuj”  $(1; 1)$ .

W komputerowych symulacjach ewolucji Nowak i Sigmund (1992) uwzględnili 100 strategii jednorodnie rozmieszczonych w układzie współrzędnych (tj. reprezentujących kolejne wartości  $p$  i  $q$ ) o tej samej frekwencji w punkcie startu. W kolejnych rundach (pokoleniach) częstości zmieniały się na podstawie wypłat we wcześniejszej rundzie (strategie, które nie osiągnęły założonego progu, były eliminowane). Początkowo dominowały strategie zbliżone do „zawsze zdradzaj”  $(0; 0)$  żerujące na frajerach (czyli strategiach charakteryzowanych przez wysokie  $q$ ). Jeśli w próbie znajdowały się strategie bliskie TFT, to strategie bliskie „zawsze zdradzaj” nie osiągały jednak stabilności. Zmniejszenie częstości występowania frajerów redukowało dostosowanie tych strategii – w miarę jak malała liczba frajerów, uzyskiwały one coraz częściej wynik  $P$ , podczas gdy strategie zbliżone do TFT uzyskiwały wypłatę  $P$ , grając z typem „zawsze zdradzaj”, ale

wypłatę R, grając ze sobą. Po wyeliminowaniu strategii w rodzaju „zawsze zdradzaj” strategie bliskie TFT zaczęły z kolei być wypierane przez mniej skora do odwetu hojną TFT (odwzajemniającą kooperację, ale nie zawsze dokonującą odwetu za zdradę).

W kolejnych symulacjach Nowak i Sigmund (1993a) uwzględnili nie tylko ruch partnera, lecz także podmiotu w poprzedniej rundzie. W ten sposób uzyskali czterowymiarową przestrzeń podejmowania decyzji z prawdopodobieństwem  $p_1...p_4$  dla kooperacji po uzyskaniu w poprzedniej rundzie wyniku R, S, T i P. Strategii TFT odpowiadają w tym układzie współrzędne (1; 0; 1; 0). Każda symulacja rozpoczynała się od losowej strategii o współrzędnych (0,5; 0,5; 0,5; 0,5), parametry  $w$ , R, S, T, P były stałe, a mutacjom podlegały wartości  $p_1-p_4$ . Początkowo wzrastała liczba strategii zdradzających, które następnie zostały wyparte przez bliskie TFT, ale te zostały zdominowane przez nową strategię bliską charakterystyce (1; 0; 0; 1), czyli kooperuj po uzyskaniu w poprzedniej rundzie wyniku R i P, zdradzaj po uzyskaniu S i T – inaczej mówiąc, nie zmieniaj decyzji po uzyskaniu wyższego wyniku, zmieniaj po uzyskaniu niższego. Strategię tę Nowak i Sigmund nazwali „Pawłow”, choć – jak słusznie zauważa Brems (1996) – bardziej uzasadniona byłaby nazwa „Skinner”, bo strategia przypomina bardziej warunkowanie instrumentalne niż klasyczne<sup>3</sup>. Przewaga tej strategii w stosunku do TFT opiera się na dwóch właściwościach: zdolności do korekty przypadkowych błędów oraz zdolności eksploatacji strategii bliskich „zawsze kooperuj”. Jednak w przeciwieństwie do TFT strategia „Pawłow” przegrywała z „zawsze zdradzaj” (bo po uzyskaniu wyniku S lub P zmienia wybory między kooperacją i zdradą, zamiast wybrać zdradę i trzymać się jej konsekwentnie, jak TFT), jeśli  $2R < T + P$ . Strategia bliska „Pawłowowi” o współrzędnych (1; 0; 0;  $x$ ), gdzie  $x < (R - P)/(T - R)$ , okazała się już jednak stabilna w grze przeciwko „zawsze zdradzaj”.

Nowak i Sigmund (1993a) twierdzą, że wiele przypadków kooperacji interpretowanych w kategoriach TFT (jak np. dzielenie się pokarmem u nietoperzy wampirów *Desmodus rotundus*) równie dobrze może reprezentować strategię „Pawłow”, jeśli organizmy wykazują skłonność do wznowienia zerwanej na skutek oszustwa kooperacji z tym samym partnerem i wyko-

<sup>3</sup> Stephens i Clements (1998) zajmują bardziej bezkompromisowe stanowisko – oceniają tę nazwę jako historyczny nonsens i porównują ją z nazwaniem teorii względności „newtonowską” tylko dlatego, że Newton jest jedynym fizykiem, którego nazwisko możemy sobie przypomnieć.