

Zatvorenikova dilema u ekologiji

Ridl, Anamarija

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:217:305955>

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

Download date / Datum preuzimanja: **2025-01-08**



Repository / Repozitorij:

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



SVEUČILIŠTE U ZAGREBU
PRIRODOSLOVNO-MATEMATIČKI FAKULTET
BIOLOŠKI ODSJEK

ZATVORENIKOVA DILEMA U EKOLOGIJI

PRISONER'S DILEMMA IN ECOLOGY

SEMINARSKI RAD

Anamarija Ridl

Preddiplomski studij znanosti o okolišu
(Undergraduate Study of Environmental Science)

Mentor: izv.prof.dr.sc. Ivančica Ternjej

Zagreb, 2015.

SADRŽAJ

1. Uvod.....	1
2. Zatvorenikova dilema	1
3. Zatvorenikova dilema u ekologiji	4
3.1. Tko i zašto "igra" zatvorenikovu dilemu?.....	4
3.2. Darwinova teorija selekcije	5
3.3. Hamiltonova teorija.....	5
3.3.1. Eusocijalnost i socijalni kukci.....	7
3.4. Recipročni altruizam	8
3.5. Ponovljena zatvorenikova dilema	9
4. Problem prevaranata	9
5. Zaključak	10
6. Literatura.....	11
7. Sažetak.....	13
8. Summary	13

1. Uvod

Prema Caplanu (1984), socijalno ponašanje ljudi i životinja proučava sociobiologija – grana evolucijske biologije i suvremene populacijske biologije; mlada znanost koju je utemeljio Edward Wilson. Sociobiolozi koriste informacije i ideje iz etiologije, sociologije, antropologije i psihologije, no primarni izvor informacija ipak su im moderne teorije genetike i evolucije. Teorija igara jedno je od sredstava kojim sociobiolozi modeliraju biološku i socijalnu stvarnost. Upravo se modelima teorije igara pokazalo da su gotovi svi oblici altruističnog ponašanja u biologiji zapravo nastali iz sebičnih razloga (povećanje i osiguranje vlastite koristi); odnosno, zbog očekivanja da će se taj isti oblik altruizma „uzvratiti“ (Polšek, 1995).

Jedan od modela teorije igara je i zatvorenikova dilema kojom se bavi ovaj rad. Zatvorenikova dilema je model koja se najčešće koristi pri interpretaciji različitih situacija vezanih uz ljudsko ponašanje (Bojanić i Ereš, 2013), ali svoje je mjesto našla i u evolucijskoj biologiji gdje služi pri objašnjavanju suradnje u svijetu životinja (Johnson i sur., 2002).

2. Zatvorenikova dilema

Merrill Flood i Melvin Dresher, dvojica djelatnika korporacije RAND, 1950-ih su godina osmislili jednostavan koncept. Radi se o formulaciji igre koja predstavlja model konflikta i suradnje, takozvanoj „zatvorenikovo dilemi“, a ime i interpretaciju dao joj je Albert W. Tucker (Bojanić i Ereš, 2013; Keček, 2013).

Zatvorenikova dilema hipotetska je situacija u kojoj policija privodi dvojicu osumnjičenika za isti zločin; neovisno ih ispituje nastojeći iznuditi priznanja obzirom da drugi dokazi ne postoje. Pri tome se osumnjičenima nudi nagodba: ukoliko obojica osumnjičenika priznaju zločin, dobit će zatvorsku kaznu, no ona će biti blaga budući da su obojica priznali zločin. S druge strane, ako obojica zaniječu zločin, zatvorska kazna bit će još kraća jer, iako sumnja postoji, ne postoje konkretni dokazi koji bi pokazali da su osumnjičenici uistinu počinili zločin. Moguće je da jedan od osumnjičenika prizna zločin dok ga drugi zaniječe. U tom će slučaju prvi osumnjičenik dobiti blažu zatvorsku kaznu kao nagradu za priznanje, dok će drugi osumnjičenik biti optužen i dobiti maksimalnu zatvorsku kaznu. Svaki osumnjičenik ima dvije opcije na raspoložanju: priznati ili ne priznati zločin. Važno je napomenuti da osumnjičenici ne znaju kakvu će odluku svaki od njih donesti budući da im je onemogućena bilo kakva komunikacija (Tekol i Acan, 2003; Bojanić i Ereš, 2013; Keček, 2013).

Na temelju ove paradigme načinjena je igra čiji sudionici raspolažu istim skupom strategija te dobivaju jednake „nagrade“ za iste strategije. U Tablici 1. izneseni su mogući ishodi ovisno o odluci koju donese svaki od igrača (osumnjičenika); pri tome je R nagrada koja se dodjeljuje svakome od igrača ukoliko oba surađuju (priznaju zločin); S je nagrada koju dobiva onaj igrač koji surađuje u situaciji kada se njegov suigrač odlučio za izdaju; T je nagrada za onog igrača koji je odabrao izdaju u situaciji kada je njegov suigrač odabrao suradnju i P je nagrada koju dobiju oba igrača ukoliko su se obojica odlučila za nesuradnju (Keček, 2013).

Tablica 1. Tablica mogućih ishoda zatvorenikova dileme (Preuzeto i prilagođeno iz Tekol i Acan, 2003).

		IGRAČ 1	
		suraduje	ne suraduje
IGRAČ 2	suraduje	R, R	S, T
	ne suraduje	T, S	P, P

Uzevši u obzir gore navedene varijable, zatvorenikova dilema definirana je relacijama:

$$(1) T > R > P > S,$$

$$(2) 2R > S + T.$$

Relacija (2) ističe kako je međusobna suradnja učinkovitija od kombinirane suradnje i nesuradnje, ali isto tako relacija (1) pokazuje kako je pojedinačno nesuradnja ipak najisplativija strategija (Keček, 2013).

Keček (2013) definira zatvorenikovu dilemu na sljedeći način:

(1) Svaki igrač na raspolaganju ima dvije strategije: strategiju suradnje i strategiju nesuradnje pri čemu mora izabrati jednu od njih.

(2) Neovisno o izboru drugih igrača, igrač uvijek dobiva veću nagradu za nesuradnju nego za suradnju.

(3) Igrači dobivaju manju nagradu kada svi ne surađuju nego kada svi surađuju.

Kada varijablama pridružimo konkretne vrijednosti, dobijemo rezultat prikazan u Tablici 2.

Tablica 2. Prikaz mogućih ishoda zatvorenikove dileme na konkretnom primjeru

(Preuzeto i prilagođeno prema: <http://www.hogwartsprofessor.com/wpcontent/uploads/2013/04/Prisoners-Dilemma2.png>)

		ZATVORENIK B	
		priznaje zločin	ne priznaje zločin
ZATVORENIK A	priznaje zločin	Obojica dobivaju 10 godina zatvora.	Zatvorenik B dobiva 20 godina zatvora; zatvorenik A je oslobođen.
	ne priznaje zločin	Zatvorenik A dobiva 20 godina zatvora; zatvorenik B je oslobođen.	Obojica dobivaju 1 godinu zatvora.

Moralno ispravna odluka bila bi priznati zločin ukoliko su ga uistinu počinili. No, uz pretpostavku da je sloboda cilj svakog osumnjičenika, najpovoljniji ishod ove situacije postići će ukoliko obojica ne priznaju zločin budući da je zatvorska kazna koju dobiju u slučaju kad obojica priznaju zločin veća nego onda kada ga negiraju. Obzirom da niti jedan od osumnjičenih ne zna koju će opciju odabrati onaj drugi jer je njihova komunikacija onemogućena, pred njima je teška odluka (Bojanić i Ereš, 2013).

Zatvorenikova dilema primjer je dominantne strategije (ona koja je najbolja za igrača neovisno o izboru drugog igrača) (Bojanić i Ereš, 2013). Iz Tablice 2. očito je da je u ovom slučaju dominantna strategija za svakog osuđenika priznanje. No, tu dolazimo do paradoksalne situacije jer je kazna, ukoliko niti jedan od osuđenika ne prizna zločin (svatko dobije 1 godinu zatvora), manja nego u slučaju kada ga obojica priznaju (obojica su osuđena na 10 godina zatvora). Naizgled se ovaj problem javlja samo zbog činjenice da osuđenici nisu u mogućnosti međusobno komunicirati. No, komunikacija ipak nije jedini element koji nedostaje za rješenje ove dileme jer svaki od osuđenika treba biti svjestan mogućnosti da „onaj drugi“ odluči prekršiti dogovor. Naime, čak i da je komunikacija osumnjičenika moguća te da se dogovore da neće priznati zločin, ukoliko je osobni dobitak njihova glavna motivacija, uvijek postoji mogućnost da će, unatoč dogovoru, ipak priznati zločin kada dođe vrijeme davanja izjave (Bojanić i Ereš, 2013). Iz navedenog slijedi da vrlo bitnu ulogu u

ovakvoj situaciji ima savjesnost svakog od sudionika, odnosno krajnji cilj njihova djelovanja što pak ovisi o njihovom međuodnosu (Polšek, 1995).

Ubrzo nakon što je objašnjena, zatvorenikova dilema počela se široko primjenjivati i to ne samo kako bi se objasnilo ponašanje ljudi u određenim situacijama. Taj su model počeli koristiti i biolozi, osobito u tumačenju evolucijskih procesa suradnje (altruizma) u životinjskom svijetu.

3. Zatvorenikova dilema u ekologiji

3.1. Tko i zašto „igra“ zatvorenikovu dilemu?

Još od ranije majmuni vrste *Chlorocebus pygerythrus* F. Cuvier, 1821 poznati su po specifičnom glasanju (alarmu) u slučaju opasnosti. Naime, ovi majmuni žive u skupinama, a jedinke koje „oglašavaju alarm“ sebe svjesno izlažu opasnosti. Međutim, ova evolucijski naizgled nepovoljna osobina, opstala je sve do danas. Zašto? Istraživanja su pokazala da je za organizme koji žive u zajednicama ili su učestalo u kontaktu s određenim jedinkama iste vrste bolje izabrati suradnju jer tada takvo ponašanje mogu očekivati i od ostalih jedinki s kojima su u interakciji. Teoretski, majmun koji uoči neprijatelja može odabrati vlastitu sigurnost umjesto obavještanja „susjeda“ o prisutnosti predatora, ali tada isto takvo sebično ponašanje može očekivati i od ostalih članova skupine (<https://www.quantamagazine.org/20150212-game-theory-calls-cooperation-into-question/>).

Osim kod navedene vrste majmuna, na slično ponašanje nailazimo i kod mnogih drugih vrsta. Svaka jedinka svakodnevno je u interakciji s drugim jedinkama te dolazi u situacije u kojima treba izabrati između „suradnje“ i „izdaje“. Budući da je za pojedinca najisplativije „izdaja“ postavlja se pitanje motiva altruističnog ponašanja. Kako su evoluirale i opstale altruistične jedinke, naizgled „slabe evolucijske karike“ koje svojim postupcima žrtvuju vlastitu dobrobit, ponekad i život, u korist grupe? Mogu li potpuno egoistični i nesavjesni organizmi koji žive u zajedničkom okolišu izraditi pouzdane kooperativne strategije; može li se suradnja stvoriti u svijetu čistih egoista; tj. može li se suradnja razviti iz nesuradnje (Polšek, 1995) ?

Nastojeći odgovoriti na ova elementarna pitanja evolucijske biologije, brojna istraživanja kao temeljni motiv suradnje živih bića ističu učestalost interakcija. Odnosno, prema njima opcija koju će odabrati jedinka suočena s izborom između suradnje i izdaje ovisi

primarno o tome je li neka interakcija jednokratna, je li poznat konačan broj interakcija ili se interakcija ponavlja učestalo neograničen broj puta. Dakle, ako je vjerojatnost ponovnog susreta jedinki mala (ili ne postoji), odnosno njihova je interakcija jednokratna, strategija „izdaje“ (nesuradnje) je najbolja. Ukoliko se međutim interakcija između istih jedinki događa učestalo, velika je vjerojatnost da će jedinke odustati od sebičnosti te nastojati ostvariti stabilnu suradnju.

3.2. Darwinova teorija selekcije

Charles Darwin, engleski znanstvenik i prirodoslovac čiji je doprinos znanosti nemjerljiv, 1859. godine izdao je djelo nazvano *O podrijetlu vrsta (On the Origin of Species)* u kojem je iznio vlastitu teoriju evolucije vrsta. Jedna od glavnih postavki njegove teorije prirodna je selekcija koju je Darwin istaknuo kao odlučujući čimbenik opstanka pojedinih svojstava (Ratniets i sur, 2010). Naime, prema njemu su sva svojstva vrsta evoluirala nizom neprimjetnih, sukcesivnih promjena koje su međugeneracijski prenošene. Međutim, kako bi svojstvo bilo preneseno u sljedeću generaciju, treba povećavati šanse organizma za preživljavanje i reprodukciju. Budući da prirodni odabir u pravilu favorizira sebično ponašanje u vidu postizanja maksimalnog protoka gena u sljedeće generacije (Ratnieks i Helanterä, 2009), nameće se pitanje postojanja suradnje među jedinkama. Zbog čega je prirodnom selekcijom omogućen opstanak ponašanja koje ne donosi prednost jedinki koja ga ima?

Čak je i Darwin bio svjestan ovog problema označivši ga kao „*special difficulty*“. Tim je pojmom opisao ponašanje koje jedinki ne donosi direktnu korist, štoviše, nerijetko joj šteti, ali donosi koristi drugoj jedinki, grupi ili vrsti općenito. Kako bi objasnio ovu pojavu Darwin je uveo pojam višerazinske selekcije: odabir nekih svojstava bio bi utemeljen na činjenici da koriste samoj jedinki, dok bi s druge strane postojala i ona svojstva koja su odabrana jer donose korist cijeloj populaciji (Ratniets i sur, 2010).

3.3. Hamiltonova teorija

Budući da u Darwinovo vrijeme nisu postojale moderne genetičke metode, njegova teorija o višerazinskoj selekciji istražena je tek nakon stotinjak godina, a provjera je pokazala da je nije bio daleko od istine.

Naime, 1964. godine, biolog William Hamilton objavio je rad *The Genetic Evolution of Social Behavior* u kojem je izložio tzv. teoriju srodstvenog prepoznavanja (engl. kin-

slection theory). Prema toj teoriji uspjeh organizma mjereno je brojem kopija gena prenesenih u sljedeću generaciju. Altruistično ponašanje smanjuje uspješnost jedinke nosioca, no istovremeno ono povećava sveukupnu uspješnost grupe. Prema teoriji srodstvenog prepoznavanja na altruizam utječu i geni i okoliš, te se ponašanje životinja ne prenosi samo putem gena, već i imitacijom i socijalnim ponašanjem. U najjednostavnijem obliku, ukoliko se u populaciji pojavi gen koji za posljedicu ima altruistično ponašanje jedinke, uspješnost gena ovisi o koristi samog gena, a ne o koristi jedinke nosioca gena. Frekvencija gena raste u "gen pool"-u ukoliko je jedinka u srodstvenim odnosima s jedinkom koja se altruistično ponaša pa je veća vjerojatnost da srodnik nosi isti gen. Stoga se teorija i zasniva na ideji da oboje, i altruist i recipijent, nose altruistični gen. Što je jedinka srodstveno udaljenija od nosioca altruističnog gena, manja je vjerojatnost da nosi isti gen. U tom slučaju, ukoliko se gen želi proširiti, mora biti veći udio koristi za recipijenta nego li cijena za altruista.

Na temelju svoje teorije Hamilton je formulirao i matematički koncept - nazvan Hamiltonovo pravilo - koji definira altruistično ponašanje jedinki: $c < rb$.

Pri čemu je:

b – korist recipijenta

c – cijena altruista

r – srodstveni koeficijent (udio zajedničkih gena koji dijele dvije jedinke, a koji potječe od zajedničkog pretka).

Osnovna ideja teorije srodstvenog prepoznavanja je jednostavna. Ukoliko zamislimo gen koji za posljedicu ima altruistično ponašanje jedinke nosioca, koja primjerice dijeli hranu s ostalim jedinkama, lako je zaključiti kako će ovakvo ponašanje smanjiti uspješnost jedinke. Stoga je eliminacija altruističnog gena iz populacije očekivana. No, obzirom da jedinke dijele hranu većinom sa svojim rođacima, očekuje se da i rođaci nose isti gen čija je posljedica altruistično ponašanje (vjerojatnost ovisi o srodstvenoj bliskosti). Time je širenje altruističnog gena moguće prirodnom selekcijom. Jedinke nosioci altruističnog gena svojim ponašanjem smanjuju vlastitu uspješnost, ali povećavaju uspješnost svojih rođaka. Zbog toga je vjerojatnije da se jedinke altruistično ponašaju prema svojim rođacima, nego li prema jedinkama s kojima ih ne vežu srodstveni odnosi. Dakle, stupanj altruizma je veći što su jedinke srodstveno bliže (Hrgović, 2012).

3.3.1. Eusocijalnost i socijalni kukci

Upravo je Hamiltonova teorija riješila problem s kojim se suočio Darwin - problem opstanka jedinki koje ne daju potomke u zajednicama društvenih, eusocijalnih kukaca kao što su pčele, ose i mravi. Pojam eusocijalnosti najčešće je vezan uz kukce reda Hymenoptera (opnokrilci). Taj pojam obilježavaju tri stvari, a to su: zajednička briga o mladima, reproduktivne kaste s nereproduktivnim članovima koji brinu o reproduktivnom paru, preklapanje generacija te mladi koji asistiraju roditeljima u podizanju sestara i braće.

Mravi, pčele i ose skupine su kukaca koje žive u zadrugama unutar kojih je uspostavljena točno definirana podjela rada. Upravo ove skupine predstavljaju vrhunac evolucije socijalnih kukaca kod kojih se razvio takav oblik samožrtvovanja da je velik broj jedinki potpuno sterilan te one provode život pomažući reprodukciji drugih jedinki. Dakle, na čelu svake od zadruga nalazi se matica (ili nekoliko njih) čija je osnovna zadaća liježenje jajašaca. Osim matice tu su i radnici – također ženske jedinice koje su se odrekle svoje reproduktivne sposobnosti te preuzele niz drugih zadataka – gradnju i obranu gnijezda, nabavu hrane i briga za potomstvo matice. Altruizam kukaca radnika često se isticao kao paradoks Darwinove teorije prirodne selekcije koja bira one osobine koje će povećati reproduktivnu sposobnost te osigurati opstanak pojedine vrste. Pitanja koja se tu nameću su sljedeća: ukoliko je prema teoriji prirodne selekcije mjera uspješnosti reproduktivni uspjeh, kako je moguće da postoje neplodne jedinice koje nemaju mogućnost prenošenja svojih gena na potomke te zbog čega radnici žrtvuju svoju mogućnost razmnožavanja?

Odgovor na prvo pitanje ponudio je Hamilton testirajući svoju teoriju na eusocijalnim kukcima. Naime, mravi, ose i pčele pripadaju redu Hymenoptera za koji je karakterističan specifičan način reprodukcije, a samim time i nasljeđivanja. Kod njih se javlja haplodiploidija zbog čega mužjaci sve svoje gene nasljeđuju od majke (haploidnost), dok ženke (radilice) dobivaju po pola gena od svakog roditelja (diploidnost). Prema tome, ukoliko se sve ženke pare s jednim mužjakom, one će sa svojim kćerima dijeliti 50% gena. Nadalje, svaka će kćer sa svojim sestrama dijeliti 75% genetskog materijala (svi očevi i pola majčinih gena). Iz navedenog slijedi da je kod zadružnih kukaca genetska povezanost jača između sestara nego između roditelja i njegovih potomaka. No, toj teoriji prkosi činjenica da je sličnost ženki sa braćom samo 25% (Ratnieks i sur, 2010).

Uzevši u obzir to odstupanje, pitanje koje se često postavlja je je li eusocijalnost evoluirala kod kukaca zbog njihove genetike ili ekologije? Novija su istraživanja kao odgovor na to pitanje ponudila činjenicu da je monogamija bila temelj razvoja eusocijalnosti. Prema tome, radnici bi bili u jednakoj mjeri srodni sa braćom i sestrama kao i sa svojim

potomstvom pa bi i najmanja korist od podizanja braće i sestara ($b/c > 1$) pridonijela razvoju altruističnog ponašanja. No, ukoliko se matica pari s više mužjaka, tada je koeficijent srodnosti između braće i sestara znatno manji zbog čega bi korist koju bi radnici imali od odgoja potomaka matice trebala biti vrlo velika. Na temelju tih spoznaja smatra se da je prvo evoluirala monogamija, a tek onda eusocijalnost dok je parenje matice s više mužjaka odvedenije ponašanje unutar zajednica kukaca koje se razvilo tek nakon što su radnici postali sterilni (West i Gardner, 2010).

Osim navedenog „dobrovoljnog“ altruizma, istraživanja su pokazala kako kod pojedinih vrsta socijalnih kukaca matice zapravo „prisiljavaju“ radnike na altruistično ponašanje jedući njihova jajašca, kontrolirajući ih feromonima ili agresivno se ponašajući prema njima čime uzrokuju degeneraciju njihovih jajnika (Gobin i sur., 1998).

3.4. Recipročni altruizam

Jedan od nedostataka Hamiltonove teorije bila je njena ograničenost na grupu genetski povezanih jedinki. Naime, u prirodi se suradnja i altruizam susreću i između jedinki koje nisu u srodstvu.

Zadovoljavajuće je rješenje ponudio biolog Robert Trivers koji je u teoriju o evoluciji suradnje uveo pojam recipročnog altruizma. Koncept je zapravo vrlo sličan Hamiltonovu, no razlikuje ih činjenica da Triversov model ne zahtjeva postojanje genetske povezanosti među jedinkama nego pokazuje na koji je način određeno altruistično ponašanje selektirano čak i onda kada srodnost između dviju jedinki ne postoji (Bracanović, 2006). Dakle, Triversov model kaže da se suradnja javlja ukoliko je cijena (c) altruističnog ponašanja manja od koristi (b) koju to ponašanje donosi drugoj jedinki pomnoženog s vjerojatnošću (w) da će suradnja biti uzvraćena; $c < wb$.

Prema ovoj teoriji altruistično ponašanje evoluirala jer je poželjno surađivati s jedinkama koje također surađuju. Iako na prvi pogled jedinke djelomično žrtvuju svoju dobrobit kako bi pomogle članovima grupe, takvo je ponašanje zapravo promišljeno, a princip po kojem funkcionira jednostavan. Naime, pomaganje drugima zapravo podrazumijeva i očekivanje da će ta pomoć biti uzvraćena. S druge strane, nepoštovanje pravila i uspostavljenih hijerarhija u grupi, kao i sebičnost, prijevara i neuzvratanje „usluga“, može biti kažnjeno protjerivanjem iz grupe što podrazumijeva i gubitak zaštite, a to pak dovodi u pitanje opstanak takve jedinice i njenu mogućnost da nađe partnera s kojim će dobiti potomstvo (Bracanović, 2006).

3.5. Ponovljena zatvorenikova dilema

Ponovljena zatvorenikova dilema zapravo je igra koja se sastoji od ponavljajućih jednostavnih zatvorenikovih igara zbog čega je sudionicima omogućena reakcija na prethodni potez suigrača. Ukoliko igrači uzastopno dolaze u interakciju, strah od mogućeg niskog profita zbog sebičnosti navodi jedinke na suradnju; to je osnovna ideja recipročnog altruizma (Doebeli i Hauert, 2005). Axelrod (1997) tvrdi da temelj suradnje nije povjerenje nego trajnost odnosa. Kada su uvjeti povoljni, igrači počinju surađivati učeći kroz pokušaj i pogrešku o mogućnostima međusobnih nagrađivanja, imitacijom drugih uspješnih igrača ili čak slijepim procesom selekcije uspješnijih strategija pri čemu otpadaju manje uspješne.

Ponavljajuće interakcije otvorile su čitav novi svijet mogućih strategija, no najisplativijom se pokazala ona najjednostavnija, a to je strategija „milo za drago“ („Tit for Tat“) (Axelrod, 1997). Prema toj strategiji, djelovanje igrača B ovisit će o odluci koju je donio igrač A; tj. ukoliko se igrač A odlučio na suradnju, suradnju će odabrati i igrač B. Ukoliko je igrač A izabrao sebičnost, ista odluka može se očekivati i od igrača B. U osnovi, prva runda uvijek je otvorena suradnjom, a daljnje se odluke temelje na odluci protivnika (Doebeli i Hauert, 2005). Prednosti strategije „milo za drago“ su sljedeće: jednostavna je, dobronamjerna (nikad ne „vara“ prva), osvetoljubiva (na prijevaru uzvraća prijevarom) i opraštajuća (čak i nakon prijevare na suradnju odgovara suradnjom). Kako bi suradnja kao posljedica recipročnoga altruizma bila isplativa, trebaju biti ispunjena 2 uvjeta: 1. mora postojati vjerojatnost ponovnog susreta (što prevarenoj jedinki pruža mogućnost osвете) i 2. kako bi suradnja bila stabilna, vjerojatnost da će se susret dvaju igrača ponoviti mora biti velika (kako varanje ne bi bilo isplativo) (Doebeli i Hauert, 2005).

4. Problem prevaranata

Uza sve prednosti koje suradnja donosi, uvijek se nađu one jedinke koje i dalje varaju. Problem je u tome što, iako jedinka može profitirati i od uzajamne suradnje, često se nađu one jedinke koje smatraju da će njihov profit biti veći ako eksploatiraju produkte rada i suradnje drugih jedinki. A, ukoliko svi suigrača koriste istu strategiju tj. ako svi varaju, niti jedna druga strategija ne može se razviti unutar takve populacije. U svijetu u kojem svi varaju, pojedinac koji surađuje definitivno ne može profitirati ako oko njega nema jedinki koje bi mu uzvratile na isti način (Axelrod, 1997).

Teorija koju su 2002. predložili Bowles, Boyd, Gintis i Richerson tvrdi da ipak nije tako. Prema njihovoj teoriji koordiniranog kažnjavanja protivnika na svako sebično ponašanje jedinke prvo slijedi upozorenje, a, ukoliko ono ne daje rezultate, primjenjuje se strategija koordiniranog kažnjavanja (Boyd i sur., 2002).

Svoju teoriju objasnili su koristeći primjer lovca koji se vratio iz uspješnog lova. Lovac ima dvije mogućnosti: podijeliti ulovljeni plijen s ostalim članovima grupe ili biti sebičan i zadržati plijen za sebe. Boyd i suradnici došli su do zaključka da će, ukoliko lovac odabere suradnju tj podijeli plijen, svi članovi grupe profitirati, no njegov profit bit će i dalje nešto veći jer, zbog svog altruističnog ponašanja, može očekivati da će i drugi lovci podijeliti svoj plijen s njim kada budu uspješniji u lovu. S druge strane, nesuradnja – u navedenom primjeru zadržavanje plijena za sebe – izazvat će reakciju drugih članova grupe koji će osuditi sebično ponašanje i najprije će sebičnu jedinku upozoriti da je njeno ponašanje neprihvatljivo, a ukoliko upozorenje ne polučiti željeni rezultat, grupa primjenjuje kažnjavanje (Boyd i sur., 2002).

5. Zaključak

Suradnja među životinjama oduvijek je bila posebno intrigantna i začuđujuća pojava budući da se radi o ponašanju koje bi, uzevši u obzir Darwinovu teoriju prirodnog odabira, mogli okarakterizirati kao „promašaj“ odnosno „slabu točku“ evolucije. Upravo su zatvorenikovu dilemu, nedugo nakon definiranja, evolucijski biolozi prepoznali kao odgovarajući koncept kojim bi mogli objasniti dotad neshvatljiva ponašanja tj. motive za ista.

Dugotrajna su istraživanja pokazala da postoji nekoliko motiva za odabir nesebičnog ponašanja, ali isto tako da životinje odabiru nesebično ponašanje jer očekuju nešto zauzvrat (slučaj koji se javlja kod ponovljene zatvorenikove dileme; recipročni altruizam). Poseban slučaj su zadruge socijalnih kukaca u kojima je osnovni motiv altruističnog ponašanja genska srodnost među jedinkama, no postoje i one zadruge u kojima je altruizam prisilan.

Suradnja se kao posebno dobar izbor pokazala u situacijama u kojima iste jedinke dolaze u interakciju više puta (ili žive unutar iste populacije) jer tu postoji mogućnost kažnjavanja nesuradnje. U populaciji kazna može značiti i izgon, a takav je ishod izuzetno nepovoljan za jedinku.

6. Literatura

- Axelrod, R. (1997): Društvena struktura suradnje (preveo: Polšek, D.). U: Matijašević, A., ur. *Treći program Hrvatskog radija*. Zagreb: Hrvatski radio, str 115-121.
- Caplan, A. (1984): Sociobiology as a Strategy in Science. *The Monist*, 67: 143-160.
- Bojanić, I.B., Ereš, M. (2013): Teorija igara i pravo. *Pravni vjesnik*, 29: 59-76.
- Boyd, R., Gintis, H., Bowles, S., Richerson, P.J. (2003): The evolution of altruistic punishment. *PNAS*, 100: 3531-3535.
- Bracanović, T. (2006): Evolucijska etika: tradicija i suvremenost. *BS*, 76: 983-1000.
- Doebeli, M., Hauert, C. (2005): Models of cooperation based on the Prisoner's Dilemma and the Snowdrift game. *Ecology Letters*, 8: 748-766.
- Gobin, B., Peeters, C., Billen, J. (1998): Production of trofic eggs by virgin workers in the ponerine ant *Gnamptogenys menadensis*. *Psychological entomology*, 23: 329-336.
- Hrgović, J. (2012): Suvremeni doprinosi evolucijske teorije društvenim znanostima. *Diacovensia*, 20: 93-109.
- Keček, D. (2013): Igra zatvorenikova dilema u kojoj sudjeluje n igrača. *Technical journal*, 7: 80-83.
- Polšek, D. (1995): Sociobiologija. Jesenski – Turk, Zagreb, 141 str.
- Ratnieks, F.L.W., Foster, K.R., Wenseleers, T. (2010): Darwin's special difficulty: the evolution of „neuter insects“ and current theory. *Behav Ecol Sociobiol*, 65: 481-492.
- Ratnieks, F.L.W., Helanterä, H. (2009): The evolution of extreme altruism and inequality in insect societies. *Philosophical transactions of the royal society*, 364: 3169-3179.

Tekol, Y., Acan, A. (2003): Ants Can Play Prisoner's Dilemma. *IEEE*: 1348-1354.

West, S.A., Gardner, A. (2010): Altruism, Spite and Greenbeards. *Science*, 327: 1341-1344.

<http://www.hogwartsprofessor.com/wpcontent/uploads/2013/04/Prisoners-Dilemma2.png>

<https://www.quantamagazine.org/20150212-game-theory-calls-cooperation-into-question/>

7. Sažetak

Zatvorenikova dilema vrlo je pojednostavljena projekcija stvarnih interakcija. Radi se o „igri” u kojoj igrači biraju između suradnje i izdaje pri čemu ne znaju koju će strategiju izabrati njihov suigrač. Navedeni je model primjenu našao u različitim područjima, no ovaj rad bavi se njegovom ulogom u ekologiji.

Zatvorenikova dilema u ekologiji primjenjuje se kao model koji objašnjava postojanje altruističnog ponašanja kod živih organizama što je naizgled evolucijski neprihvatljivo jer prirodni odabir preferira egoistično ponašanje. Ipak, istraživanja su pokazala da je nesebično ponašanje često nužno kako bi se izbjegle kazne; posebice u situacijama kada je interakcija dvaju organizama učestala.

8. Summary

Prisoner's dilemma is very simplified projection of real interactions. It is a "game" in which players choose between cooperation and defection where they don't know which strategy will choose their mate. This model is applied in different areas, but this paper focuses on its role in ecology.

The prisoner's dilemma in ecology is applied as a model that explains the existence of altruistic behavior in living organisms seemingly as evolutionary unacceptable because natural selection prefers egotistical behavior. However, studies have shown that altruistic behavior is often necessary in order to avoid penalties; especially in situations where the interactions between two organisms are iterated.