

VIRPI KAUKO

## Laskelmointia mielen evoluutiosta

– ihmisen ja muiden eläinten yhteistyö- ja kilpailustrategioiden, sukulaisaltruismin yms. vuorovaikutusten tarkastelua luonnonvalinnan kannalta

[SKEPSIS RY:N KESKUSTELUTILAISUUS 31.3.2005  
KLO 18–20 SEPÄNKESKUS, JYVÄSKYLÄ]

### Luonnonvalinnan logiikka:

- geenit vaikuttavat yksilöiden ominaisuuksiin
- ominaisuudet vaikuttavat yksilön lisääntymismenestykseen
- geneettiset ominaisuudet periytyvät jälkeläisille
- ne geenit, jotka parantavat kantajansa lisääntymismenestystä, yleistyvät muiden kustannuksella

...selvää, mutta:

- Miten geenit voivat vaikuttaa käyttäytymiseen ja strategioihin?  
– Epäsuorasti!
- Vaistot, tunteet, tietoisuus, älykyys,...? Geenit vs. ympäristö?  
– Ken tietää...
- Miten uuden mutantin yleistyminen populaatiossa pääsee alkuun?  
– ESS

## Esimerkkejä:

- Rakastuvat preeriamyyrät (*Microtus ochrogaster*):
  - ”kuherruskuukausi” lisää naaraalla oksitosiinin ja koiraalla vasopressiinin eritystä
  - puoliset viihtyvät lopun ikäänsä yhdessä
  - uros puolustaa naarastaan ja pentujaan aggressiivisesti
  - sama tapahtuu ilman paritteluaakin, jos vasopressiinia annetaan ruiskeena – mutta parittelukaan ei johda sitoutumiseen jos koiraalle annetaan vasopressiinin estävää ainetta
  - vastaavia hormonireseptoreja on aivoissa muillakin yksiavioisilla nisäkkäillä, mutta moniavioisilla ei (esim. ”niittymyyrä”, *Microtus pennsylvanicus*)
- Maaoravat varoittavat toisiaan pedoista – etenkin vanhat naaraat
- Vampyyrien verisisaruus
- Sudenpennut jäävät auttamaan vanhempiaan metsästyksessä ja pentujen hoidossa
- Mehiläiset, muurahaiset ym. sosiaaliset pistiäiset
  - Milloin kannattaa lisääntyä itse, milloin taas auttaa vanhempiaan tuottamaan itselle lisää sisaruksia?
- Suokukot: tummakauluksiset aggressiivisia, vaaleakauluksiset eivät
- Kivi-paperi-saksi -liskot (”täpläkylkilisko”, *Uta stansburiana*)
  - oranssikurkkuinen koiras on aggressiivinen, sillä on iso reviiri ja paljon naaraita
  - keltakurkkuinen koiras käy varkain oranssikurkkuisen alueella
  - sinikurkkuiset koiraat asuvat pienellä reviirillä yhden naaraan kanssa ja pitävät keltakurkkuiset alueeltaan poissa

## Tieteenhistoriaa...

1859 (Darwin) : luonnonvalinta; survival of the fittest,  
vahvimman selviytyminen, kamppailu olemassaolosta

~1960 : lajin parhaaksi (epäitsekkyyden ja yhteistyön edut ilmiselvät)

1964 (Hamilton): sukulaisvalinta (nepotismi?);  
altruismi, itsekkyyys, yhteistyö, kauna

1971 (Trivers): vastavuoroinen altruismi (varoitushuudot, puhdistajakalat)

1973–82 (Maynard Smith): peliteoria ja eläinten konfliktit/yhteistyö

1976 (Dawkins): geenien itsekkyyys (voita geenisi!)

1981 (Axelrod & Hamilton): yhteistyön evoluutio  
(monta kierrosta Vangin dilemmaa; reilu peli sittenkin kannattaa!)

2003 (Sarmaja): perhetunteiden evoluutiopsykologia (anopit vs. miniät, ...)

## Sukulaisuusaste

~ Todennäköisyys, että kahdella yksilöllä on sama "ainutlaatuinen" geeni

$$p(A \text{ ja } B) = p(A)p(B); \quad p(A \text{ tai } B) = p(A) + p(B)$$

Diploidit eläimet:

- identtiset kaksoset:  $r = 1$
- lapsi & vanhempi:  $r = \frac{1}{2}$
- lapsenlapsi & isovanhempi:  $r = \left(\frac{1}{2}\right)^2 = \frac{1}{4}$
- lapsenlapsenlapsi & isoisovanhempi:  $r = \left(\frac{1}{2}\right)^3 = \frac{1}{8}$
- sisarpuolet:  $r = \left(\frac{1}{2}\right)^2 = \frac{1}{4}$
- täyssisarukset:  $r = \frac{1}{4} + \frac{1}{4} = \frac{1}{2}$
- täti & veljenpoika (yms.):  $r = \left(\frac{1}{2}\right)^2 = \frac{1}{4}$
- serkukset:  $r = \left(\frac{1}{2}\right)^4 + \left(\frac{1}{2}\right)^4 = \frac{1}{8}$

Haplodiploidit eläimet (esim. mehiläinen):

- emo & tytär:  $r = \frac{1}{2}$
- emo  $\rightarrow$  poika:  $r = 1$
- poika  $\rightarrow$  emo:  $r = \frac{1}{2}$
- isä & poika:  $r = 0$
- isä  $\rightarrow$  tytär:  $r = \frac{1}{2}$
- tytär  $\rightarrow$  isä:  $r = 1$
- sisko & sisko:  $r = \left(\frac{1}{2}\right)^2 + \frac{1}{2} = \frac{3}{4}$  !!!
- veli  $\rightarrow$  sisko:  $r = \left(\frac{1}{2}\right)^2 + 0 = \frac{1}{4}$
- sisko  $\rightarrow$  veli:  $r = \frac{1}{2}$

## Haukka ja kyyhky

Kilpailu ruoasta, reviiristä, puolisoista jne. Näillä hyödykkeillä on jokin arvo "evoluution valuutassa" eli lisääntymiskykyisten jälkeläisten määrässä.

Kaksi (pelkistettyä) strategiaa:

- "haukka": tappele kunnes jompikumpi voittaa
- "kyyhky": uhkaile tai pakene

Kumpi pärjää paremmin?

- Kilpailutilanteen voittaja saa palkkioksi  $G$  yksikköä
- Tappelussa loukkaantunut menettää  $C$  yksikköä

	kohdatessaan haukan	kohdatessaan kyyhkyn
Haukka saa	$(G - C)/2$	$G$
Kyyhky saa	$0$	$G/2$

$$\text{Jos } \frac{\text{haukat}}{\text{populaatio}} = x, \quad \frac{\text{kyyhkyt}}{\text{populaatio}} = 1 - x,$$

niin haukka-strategian keskimääräinen menestys on

$$x \cdot (G - C)/2 + (1 - x) \cdot G$$

ja kyyhkyn  $(1 - x) \cdot G/2$ . Strategiat ovat tasaväkiset, kun

$$x \cdot (G - C) + 2(1 - x) \cdot G = (1 - x) \cdot G \iff Gx - Cx + G - Gx = 0 \iff x = \frac{G}{C}$$

Kyyhky voittaa mikäli  $x > G/C$  eli haukkoja on paljon, haukka taas voittaa jos kyyhkyjä on paljon. Kumpikaan strategia ei siis ole *vakaa*.

*Käyttäytymismalli on evolutiivisesti vakaa, jos siitä poikkeavasti käyttäytyvä vähemmistö ei pääse luonnonvalinnassa yleistymään populaatiossa.*

Haukka ja kyyhky olivat *puhtaita* strategioita, mutta yksilö voi käyttäytyä myös eri tavoin eri todennäköisyyksillä eli noudattaa *sekastrategiaa*

$$\mathbf{p} = (p_1, p_2, \dots, p_n); \quad p_1 + p_2 + \dots + p_n = 1.$$

Kun  $\mathbf{p}$ -strategi pelaa  $\mathbf{q}$ -strategia vastaan (ja  $n = 2$ ), se voittaa (tai häviää) keskimäärin

$$\mathbf{p}U\mathbf{q} = (p_1 \quad p_2) \begin{pmatrix} u_{11} & u_{12} \\ u_{21} & u_{22} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} q_1 \\ q_2 \end{pmatrix}$$

Strategia  $\mathbf{p}$  on ESS, joss se on Nashin tasapainotila ja vakaa, eli

$$\mathbf{p}U\mathbf{p} \geq \mathbf{q}U\mathbf{p} \quad \text{kaikilla } \mathbf{q}$$

jos  $\mathbf{q} \neq \mathbf{p}$  ja  $\mathbf{p}U\mathbf{p} = \mathbf{q}U\mathbf{p}$ , niin  $\mathbf{p}U\mathbf{q} > \mathbf{q}U\mathbf{q}$ .

eli joss  $\mathbf{p}U\mathbf{q} > \mathbf{q}U\mathbf{q}$  kaikilla  $\mathbf{q} \neq \mathbf{p}$ .

Haukka-kyyhky -pelissä strategia  $\mathbf{p} = (\frac{G}{C}, \frac{C-G}{C})$  on ESS, koska

$$\begin{aligned} \mathbf{p}U\mathbf{q} - \mathbf{q}U\mathbf{q} &= \left(\frac{G}{C} \quad \frac{C-G}{C}\right) \begin{pmatrix} \frac{C-G}{2} & G \\ 0 & \frac{G}{2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} q_1 \\ q_2 \end{pmatrix} - (q_1 \quad q_2) \begin{pmatrix} \frac{C-G}{2} & G \\ 0 & \frac{G}{2} \end{pmatrix} \begin{pmatrix} q_1 \\ q_2 \end{pmatrix} \\ &\dots = \frac{(G - Cq_1)^2}{2C} > 0 \end{aligned}$$

aina kun  $q_1 \neq \frac{G}{C}$ .

## Kivi-paperi-sakset

Pelimatriisi on tyyppiä

$$U = \begin{pmatrix} 0 & 1 & -1 \\ -1 & 0 & 1 \\ 1 & -1 & 0 \end{pmatrix}.$$

Tässä pelissä ei ole ESS:iä, mutta kylläkin tasapainotila, jonka ympärillä eri strategiaa harjoittavien runsaussuhteet populaatiossa vaihtelevat syklisesti.

## Vangin dilemma

Kaksinpeli, jossa pelaajilla on kaksi vaihtoehtoa: *yhteistyö* tai *huijaus*.  
Ei ole nollasummapeli!

$$u = \begin{pmatrix} b & d \\ a & c \end{pmatrix}; \quad \begin{cases} a > b > c > d \\ 2b > a + d \end{cases}$$

(esim.  $a = 200, b = 100, c = -100, d = -1000$ )

- Jos molemmat tekevät yhteistyötä (Y), he saavat palkkion  $b$ .
- Jos molemmat huijaavat (H), he saavat rangaistuksen  $c$ .
- Y vs. H: Y häviää  $d$  ja H voittaa  $a$  "pelimerkkiä".

H voittaa aina! ?

...paitsi jos peliä *toistetaan*.

Jos samat pelaajat joutuvat vastakkain toistekin todennäköisyydellä  $w$ , niin  $n$ :s kierros tapahtuu todennäköisyydellä  $w^n$ .

Jos pelaajan tulos  $n$ :nnellä uusintakierroksella on  $u_n$ , niin tulos koko pelistä on

$$u_0 + u_1w + u_2w^2 + u_3w^3 + \dots$$

Mikään strategia ei ole *paras kaikkia* strategioita vastaan.

Johdonmukaisesti Y:tä pelaavaa vastaan paras strategia on pelata johdonmukaisesti H:ta, koska silloin tulos on  $a/(1-w)$ .

Jos taas vastustajan strategia on "Y kunnes toinen pelaa H, ja sen jälkeen H", niin pelaamalla "H aina" tulos onkin vain  $a + cw/(1-w)$ .

Sen sijaan pelaamalla "Y aina" tulos on  $b/(1-w)$ . Kumpi on parempi?

$$a + \frac{cw}{1-w} > \frac{b}{1-w} \iff a(1-w) + cw > b$$

$$\iff a - b + w(c - a) > 0 \iff w < \frac{a - b}{a - c}$$

Huijaus siis kannattaa vain, jos todennäköisyys kohdata sama vastapelaaja toiste on pieni. Mitä pienempi yhteisö, sen suurempi todennäköisyys.  
Johtopäätös: reilu peli kannattaa, etenkin pienessä yhteisössä!

Axelrodin tietokoneturnauksen voitti strategia "Tit for Tat" (= "Silmä silmästä") eli "Ensimmäisellä kierroksella pelaa Y, sen jälkeen tee samoin kuin vastustaja edellisellä kierroksella".

## Kirjallisuutta

Robert AXELROD: Evolution of Cooperation, 1986

Josef HOFBAUER & Karl SIGMUND: Evolutionary Games and Pop. Dynamics, 2000

Heikki SARMAJA: Ihmislajin perheenmuodostuksen evoluutiopsykologinen perusta (The evolutionary base of human family formation), Yhteiskuntapolitiikka 3/2003

Robert TRIVERS: Natural Selection and Social Theory, 2002 (artikkelikokoelma)

Jussi VIITALA: Inhimillinen eläin, eläimellinen ihminen, 2003

Kelly R. ZAMUDIO & Barry SINERVO: Polygyny, mate-guarding, and posthumous fertilization as alternative male mating strategies; PNAS December 19, 2000, vol. 97, no. 26, 14427-14432 (Kivi-paperi-saksi-liskot)  
<http://www.pnas.org/cgi/content/abstract/97/26/14427>