

Содержание

Введение	3
1 Естественное обоснование эгоизма	5
2 Сотрудничество и дилемма заключенного	7
3 Принцип локальной оптимизации	11
4 Гипотезы зарождения альтруизма	13
4.1 <i>Родовой отбор</i>	13
4.2 <i>Групповой отбор</i>	15
4.3 <i>Взаимный альтруизм</i>	15
4.4 <i>Морализм</i>	18
4.5 <i>В заключение о гипотезах зарождения альтруизма</i>	19
5 Различные стратегии для решения дилеммы заключенного	20
5.1 <i>Стратегия Зуб за Зуб</i>	20
5.2 <i>Стратегия Зуб за Два</i>	20
5.3 <i>Подозрительная стратегия Зуб за Зуб</i>	20
5.4 <i>Стратегия Вольного Наездника</i>	21
5.5 <i>Стратегия постоянного сотрудничества</i>	21
5.6 <i>Турниры Акселрода</i>	21
5.7 <i>Дилемма заключенного в действии</i>	21
5.8 <i>Крах детерминированных стратегий</i>	22
6 Эволюционные вычисления	23
6.1 <i>Понятие о наследственности и изменчивости.</i>	
<i>Цитологические основы наследования признаков.</i>	
<i>Хромосомная теория наследственности.</i>	23
6.2 <i>Представление стратегий хромосомами</i>	24
6.3 <i>Эволюционные вычисления</i>	25
Заключение	27
Использованные литературные источники, ссылки на источники	28

Введение

Основополагающей проблемой эволюционной этики является объяснение того, как сотрудничество (кооперация) и альтруизм могли возникнуть в процессе эволюцииⁱ. Эволюционный принцип «выживает сильнейший» должен предрасполагать индивидуумов к эгоизму. Однако, в то же время, все этические системы подчеркивают существенное значение взаимопомощи. Каждый согласится, что сотрудничество выгодно для взаимодействующей группы в целом, даже если оно может обуздывать некоторые свободы отдельного индивида. Высоко развитые системы кооперации и взаимопомощи можно найти в человеческом обществе. Однако, у нас все еще нет удовлетворяющего объяснения тому, как такие социальные системы возникли. Поэтому мы также и не можем определить, как они будут или должны развиваться в будущем.

Вероятно, наиболее популярным приближением к этой проблеме является социобиологияⁱⁱ. Социальную биологию можно рассматривать, как попытку объяснить социальное поведение животных и людей, базируясь на биологической эволюции. Но самая большая загадка социального поведения, альтруизма и кооперации во имя выгоды, все еще не решена адекватно.

«Слабый» альтруизм можно рассматривать как поведение, которое более выгодно для другого индивида, нежели для того, кто его проявляет. «Сильный» альтруизм означает поведение, выгодное другим, но за собственную ценуⁱⁱⁱ. Оба являются общими и необходимыми для тех высокоразвитых систем взаимодействия, которые Кампбелл называет «сверхобществом». Сверхобщество ссылается на коллектив с полным разделением труда, включающий как индивидов, которые питаются не самостоятельно, а за чужой счет, так и тех, кто готов пожертвовать собой в защиту других. В мире животных сверхобщества найдены только у определенных видов насекомых (муравьи, пчелы, термиты), у голых слепышей крыс и в человеческом обществе^{iv}. Несмотря на многие параллели между человеческим обществом с одной стороны и сообществами насекомых или крыс слепышей с другой стороны, как мы увидим, их развитие было обусловлено различными механизмами.

Сначала мы проанализируем склонность к развитию эгоизма, достоинства и недостатки кооперации. Затем будет предложено обозрение различных предложений социобиологии и относящихся к ней сфер объяснить возникновение кооперации, опираясь на естественный отбор. Из всего этого будет сделан вывод, что ни одно объяснение не является достаточным, хотя каждое из них по-своему сильно.

Так как многое в процессах эволюционного развития общества остается без объяснений, в этой области все еще ведутся разработки. В силу того, что исследовать эволюционные процессы на реальных объектах часто не представляется возможным (невозможно целенаправленно скрещивать людей для

последующего генетического анализа; невозможно экспериментально получить мутации; позднее половое созревание людей; малое количество потомков в каждой семье; медленная смена поколений; невозможно обеспечить одинаковые и строго контролируемые условия для развития потомков от разных браков; недостаточная точность регистрации наследственных признаков и небольшая родословная; сложный кариотип с большим числом групп сцепления), исследователи обращаются к различным эмуляциям в теории игр. Так, упомянутая ранее игровая ситуация дилемма заключенного, является одним из путей исследования типов поведения людей. Мы приведем уже существующие стратегии этой игры и также докажем их несостоятельность. Далее, совершим экскурс в генетику, для того, чтобы описать эволюционные механизмы наследования и изменчивости на уровне генов и хромосом. Затем применим понятийный аппарат генетики для эволюционных вычислений, а именно – рассмотрим, как можно представить ту или иную стратегию с помощью хромосом и насколько алгоритмы эволюционного программирования созвучны с биологическими эволюционными алгоритмами.

1 Естественное обоснование эгоизма

Предположим, что эволюция в целом основывается на случайностях и естественном отборе, включая все процессы развития и эволюции как на биологическом, так и на физическом, химическом, психологическом и социальном уровнях^v.

Естественный отбор может быть определен как выживание, а конкретнее, выборочное сохранение или поддержание наиболее удовлетворяющей, соответствующей системы или конфигурации. Выбор удовлетворяющих систем, в общем, ведет к вероятности столкновения одинаковых или похожих систем в будущем. Системы имеют высокий уровень пригодности, если они устойчивы (склонны к поддержанию одного состояния в течение продолжительного промежутка времени), и/или они оставляют множество потомков, после своего исчезновения, если они производят множество других систем, которые так или иначе могут считаться их собственными копиями или повторами.

Такие самовоспроизводящиеся системы называются *повторителями*^{vi}. Естественный отбор означает, что системы, недостаточно удовлетворяющие по причине своей нестабильности или того, что они не производят потомства, исключаются из рассмотрения. Процесс выборочного исключения происходит стихийно и продолжительно.

Любой отдельно взятый вариант говорит о том, что даже устойчивая система подвергается небольшим изменениям или производит слегка отличающихся потомков, приводя к постоянно обновляющемуся множеству конфигураций, подвергающихся отбору. В то время как на каждой ступени или в каждом поколении наименее удовлетворяющие системы постепенно ликвидируются, эволюционный процесс, в общем, ведет к повышению пригодности оставшихся систем (относительно своих соперников). В результате данного процесса получим системы, цель которых заключается в максимизации уровня соответствия, в расчете на то, что системы, которые не стремятся к оптимизации своего соответствия, просто не будут поддерживаться. Рассмотрим это более детально.

Вообще, воспроизводящие системы нуждаются в ресурсах (строительные блоки, энергия, пространство, ...) для того чтобы создавать свои копии. Ресурсы, как правило, ограничены. Потому так как каждый воспроизводитель пытается произвести наибольшее число копий, то он будет пытаться использовать предельный запас ресурсов. Однако, если более чем один воспроизводитель использует один и тот же ресурс, то возникнет соревновательная ситуация или конфликт. Небольшая разница в степени пригодности соперников будет нарастать из-за того, что более удачливый воспроизводитель будет преуспевать и постепенно использовать все больше и больше ресурсов, оставляя все меньше и меньше для

того, кто слабее. Через длительный промежуток времени для того, кто слабее ничего не останется, и как результат выживет сильнейший.

Теперь определим эгоизм и альтруизм в более абстрактных понятиях. Альтруизм означает, что система демонстрирует поведение, которое укрепляет другую систему, использующую тот же самый ресурс. Эгоизм означает, что система будет демонстрировать поведение, укрепляющее ее саму. Из нашего анализа эволюции следует, что прошедшие естественный отбор системы, будут не только эгоистичны, для того, чтобы оптимизировать свою собственную выгоду, но они будут, к тому же, стремиться избегать альтруизма. В действительности, помочь сопернику усилиться приведет к тому, что соперник будет способен использовать больше ресурсов, следовательно, меньше ресурсов останется для собственных потомков. Так, собственная сила косвенно уменьшается из-за альтруистического поведения (а в случае сильного альтруизма зависимость вообще прямая). Если же система будет активно мешать или атаковать соперника, это может усилить систему, если уменьшит количество употребляемых соперником ресурсов (но с учетом факта нападения и его рисков быть раненым или убитым это может ослабить больше, чем усилить путем составления преград сопернику).

2 Сотрудничество и дилемма заключенного

Описание систем прошедших естественный отбор, которое мы тут набросали скорее жестокое. Однако, нетрудно заметить, что кооперация может иметь и преимущества. Как говорилось ранее, предполагается, что ресурсы конечны и что отдельная система может исчерпать их самостоятельно. На самом же деле, запас ресурсов, который может быть исчерпан отдельно взятой системой, является только маленькой частицей общего, потенциально доступного запаса ресурсов. Например, волк-одиночка может убить относительно небольшую добычу, типа кролика или фазана. Стая волков, с другой стороны, может убить большую добычу, типа лося или оленя. Запас доступного ресурса в виде мяса, пригодного для кормежки волков и, тем самым, поддержания их жизни и возможности размножения, гораздо больше во втором случае. Кооперация среди волков в этом случае может создать объединение, для которого значительно увеличивается множество потенциально доступных ресурсов.

Этот пример можно рассмотреть более подробно, ознакомившись с некоторыми понятиями теории игр^{vii}. Игра – это взаимодействие или обмен между двумя (или более) действующими лицами (игроками), где каждый игрок пытается оптимизировать определенную переменную величину, и в зависимости от поведения противника, выбираем свои действия (ходы) таким образом, чтобы ожидаемый выигрыш был максимальным. Традиционно различают два типа игр. Игры с нулевой суммой – это игры, где выигрыш (ресурсы в нашей терминологии) ограничен. Все, что выиграл один игрок, другой проиграл: сумма выигрыша (с плюсом) и проигрыша (с минусом) равна нулю. Это соответствует соревновательной ситуации, которую мы набросали в предыдущем разделе.

Шахматы, например, это игра с нулевой суммой: невозможно, чтобы оба игрока победили (или проиграли). Монополия (если не играть с намерением, что победитель только один), с другой стороны, это игра с ненулевой суммой: все участники могут получить выигрыш из банка. В принципе, в монополии два игрока могут договориться и помогать друг другу получить максимум из банка. На самом деле, это не является смыслом игры, но разница понятна: в игре с ненулевой суммой общий итог выигрыша переменный и оба игрока могут выиграть (или проиграть). Феномен объединения, приведенный в начале данного раздела принадлежит к этой категории.

Обычно кооперация в теории игр рассматривается на примере игры с ненулевой суммой, называемой «Дилемма заключенного»^{viii}. Два игрока могут выбирать между двумя шагами, как-то «сотрудничать» или «предать». Идея в том, что каждый игрок выигрывает, когда оба сотрудничают, но если сотрудничает только один, то тот, который предает, выигрывает больше. Если оба предают, оба теряют (или выигрывают очень немного), но не больше, чем обманутый союзник,

коопeração которого не была взаимной. Общая картина игры и ее различные результаты представлены в таблице 2.1, где условные баллы начисляются, чтобы наглядно показать разницу в оценке результатов.

Таблица 2.1 - Платежная матрица игры

Ход игрока А \ Ход игрока В	Сотрудничать	Предать
Сотрудничать	Очень хорошо [+ 5]	Плохо [- 10]
Предать	Хорошо [+ 10]	Нейтрально [0]

Таблица 2.1: результаты игрока А (словесные и в условных баллах) в игровой ситуации «Дилемма заключенного» зависят от сочетания действий игрока А и игрока В. Та же схема предлагается и для игрока В.

Игра получила свое название от следующей ситуации: представим, что два преступника были арестованы по подозрению в совершении преступления сообща. Однако, полиция не имеет достаточно доказательств, чтобы признать их виновными. Два заключенных изолированы друг от друга, и полиция посещает каждого из них и предлагает сделку: тот, кто даст свидетельские показания против другого, будет освобожден. Если не один из них не принимает предложения, они фактически скооперировались против полиции и оба они получат лишь небольшое наказание из-за отсутствия доказательств. Они оба выигрывают. Однако, если один из них предает другого, признавшись во всем полиции, предатель выигрывает больше, так как он теперь свободен, тот же, кто сохранил молчание, в свою очередь понесет полное наказание, так как он не помог полиции и это достаточное доказательство. Если оба предают, оба понесут наказание, но несколько меньшее, чем если бы отказались говорить. Дилемма возникает из-за того, что каждый заключенный может выбирать только между двумя действиями, но не может принять выгодного решения, не зная, как поведет себя другой.

Такое распределение потерь и выигрышей естественно для многих ситуаций, так как тот, чье сотрудничество безответно, проигрывает предателю, и возможность получить дополнительную выгоду от своего объединенного сотрудничества останется не использованной. Для простоты мы можем считать дилемму заключенного игрой с нулевой суммой, если не брать в расчет взаимное сотрудничество: либо оба получают 0 баллов, когда оба предают, либо когда один сотрудничает, предатель получает +10, а сотрудничавший -10 баллов, в итоге, сумма в обоих случаях 0. С другой стороны, если оба сотрудничают, то в результате объединения получают дополнительный выигрыш, что делает общую сумму положительной: каждый получает по 5 баллов, в общем 10.

Выигрыш от взаимного сотрудничества (5 баллов) в дилемме заключенного остается меньше, чем выигрыш от одностороннего предательства (10 баллов), и всегда будет соблазн предать. Это предположение, в общем, не верно. Например, легко представить, что два волка вместе могут убить зверя, который более чем в два раза больше самого большого, которого они могут убить по одиночке. Даже если волк-альtruist убьет кролика и отдаст его другому волку, а другой волк ничего не даст ему в замен, то у эгоистичного волка все равно будет меньше еды, чем если бы он помог своему компаньону убить оленя. Но все-таки, мы предположим, что эффект от взаимного сотрудничества меньше, чем выигрыш от предательства (т.е. пусть кто-то помогает нам безвозмездно).

Если представить таблицу 2.1 в общем виде (см. таблицу 2.2), то можно и дилемму сформулировать в общем виде (рисунок 2.1).

Таблица 2.2 - Платежная матрица игры в общем виде

Ход игрока А / Ход игрока В	Сотрудничать	Предать
Сотрудничать	Υ1/Υ1	Υ2/Υ3
Предать	Υ3/Υ2	Υ4/Υ4

$$2Υ1 > Υ2 > Υ3$$

$$Υ3 > Υ1 > Υ4 > Υ2$$

Рисунок 2.1 - Дилемма заключенного в общем виде

Было бы правильно учесть тот факт, что союзничество обычно начинает действовать в полную силу только по прошествии продолжительного процесса взаимного сотрудничества (охота на оленя это довольно длительное и сложное дело). Дилемма заключенного изучает процесс принятия решения в короткие сроки, когда у игроков нет каких-либо особых ожиданий по поводу будущей взаимности или предательства (как в случае с настоящими тюремными заключенными). Это нормальная ситуация для стихийной и избирательной эволюции. Выбрав однажды сотрудничество, его можно развивать в будущем путем нарастающего итога, улучшая мало-по-малу, без стихийных скачков.

Дилемма заключается в том, что, если оба участника хоть немного рациональны, они никогда не станут сотрудничать. Рационально принятное решение, это такое решение, которое будет наилучшим для тебя, независимо от того, какое решение примет другой игрок. Предположим, противник решит сотрудничать, тогда мы в любом случае выигрываем, но выигрыш будет больше, если мы сотрудничать не станем, следовательно, рациональнее предать. Но проблема в том, что если оба игрока будут рациональны, то оба они решать предать, и никто ничего не выиграет. В то же время, если оба будут иррациональны и решат сотрудничать,

оба выиграют по 5 баллов. Этот парадокс может быть объяснен более подробно следующим принципом.

3 Принцип локальной оптимизации

Когда мы пытаемся оптимизировать общий результат системы, состоящей из отдельных подсистем (например, минимизировать общее наказание для системы из двух заключенных или максимизировать добычу охотящейся стаи волков), мы можем попробовать сделать это путем оптимизации результата каждой из подсистем в отдельности. Это называется локальной оптимизацией. Принцип заключается в том, что, в общем говоря, локальная оптимизация не приводит к оптимизации системы в целом^{ix}. Действительно, локально оптимальным для каждого заключенного в отдельности является предательство, но это приведет к тому, что они будут осуждены на менее предпочтительный срок, тогда как они могли бы отделаться умеренным наказанием, если бы хранили молчание. Точно так же, оптимальным для каждого отдельно взятого волка является дать возможность охотиться другим, а потом полакомится их добычей. Однако, если все волки будут вести себя таким образом, то им не достанется вообще никакой добычи и они будут голодать.

Принцип локальной оптимизации может быть получен из более общего системного принципа, гласящего, что "целое больше чем сумма его частей"^x. Если бы система (стая волков, например) была простой суммой или "совокупностью" своих частей, то результатом системы, в целом, (количество убитой добычи) была бы сумма результатов ее подсистем (добыча, убитая каждым волком в отдельности), но, разумеется, не в том случае, если подсистемы взаимодействуют (и в частности сотрудничают) между собой. Рассмотрим последний пример: предположим, что мы хотим купить новый автомобиль, и у нас есть выбор между обычной моделью, и моделью с катализатором, который значительно уменьшает содержание ядовитых веществ в выхлопе. Модель с катализатором естественно дороже, и преимущество ее для нас минимально, так как загрязнение от нашего выхлопа распространяется в воздухе, и мы никогда не выделим из общей массы эффект, который оказывает на наше здоровье, загрязнение воздуха, производимое именно нашим автомобилем. Рациональные или оптимальные действия с нашей стороны приведут нас к покупке автомобиля без катализатора. Однако, если бы каждый сделал такой же выбор, общий итог загрязнения нанес бы урон здоровью каждого, включая наше собственное, урон этот будет очень серьезным, и конечно гораздо серьезнее по отношению к затратам на покупку катализатора. Локально оптимальное решение (без катализатора) несозвучно с глобально оптимальным (катализаторы у всех). Причина - наличие взаимодействия между подсистемами (владельцами и их автомобилями), так как каждый дышит выхлопами, произведенными совместно. Существует взаимодействие еще и между проблемами, решаемыми в каждой подсистеме, поэтому выбор оптимального решения каждой

отдельно взятой проблемы будет отличаться от оптимального решения проблемы в целом.

Итак, мы рассмотрели: a) почему естественный отбор ведет к эгоизму; b) почему сотрудничество между подсистемами имеет определенные преимущества, с точки зрения системы более высокого порядка, нам осталось объяснить, как естественный отбор может перейти на более высокий уровень и основываться на глобальном оптимуме, а не локальном. Потому как эволюция, как говорилось ранее, происходит путем небольших локальных изменений, то переход на глобальный уровень не очевиден. Далее мы рассмотрим различные попытки расширить узкий критерий отбора, работающий для отдельных систем, и попытаемся объяснить возникновение альтруизма.

4 Гипотезы зарождения альтруизма

4.1 Родовой отбор

Самое известное обобщение индивидуального отбора основано на, так называемом, совместном соответствии (совместной пригодности) ^{xi}. Основополагающей идеей является то, что в биологической эволюции не столь важно выживание и воспроизведение организмов, как выживание и воспроизведение их генов. Согласно этому представлению, гены являются истинными воспроизводителями, а организмы только их носителями ^{xii}. Следовательно, эгоистичны не организмы, а их гены. Значит, так как индивид передает гены своим потомкам или своему роду, то для отбора более важна не степень пригодности индивида, а степень пригодности рода, к которому принадлежит индивид, так как весь род имеет те же самые гены.

Проблема состоит в том, что мы не можем знать, какие именно гены одинаковы, например, у двух родных братьев. Все же есть простые статистические правила для оценки общего количества разделенных генов. Например, у родных братьев 50% генов одинаковы, то же самое можно сказать о родителях и детях. Дяди и племянники, или деды и внуки, разделяют 25% генов; двоюродные братья разделяют 12,5% и т.д. В этих условиях сильный альтруизм может стать выгодным в определенных случаях. Например, стоит подвергнуть опасности свою жизнь, чтобы спасти жизнь двух братьев, или восьми двоюродных братьев. Действительно, 8 раз по 12,5 % = 100 % ваших генов были бы спасены этим самоотверженным поступком, цена риска, с точки зрения содержательной пригодности, тот факт, что Вы могли умереть.

Рассчитывая, что выгоднее для генов, необходимо принять во внимание множество усложняющих факторов, зависящих от ситуации. Например, человек слишком старый для воспроизведения, увеличит степень своей пригодности, пожертвовав жизнью даже ради одного родственника, так как его гены, которые погибнут вместе с ним, все равно уже не способны размножиться. С другой стороны, например, родитель может посчитать, что не стоит выхаживать ребенка, который настолько слаб, что его шансы выжить призрачно малы. Сложностью также является и то, что для индивида не всегда очевидно ясно кто родственник, а кто нет.

Последнее используется кукушками, которые подкладывают свои яйца в гнезда других птиц, таким образом, их птенцов кормят и воспитывают приемные родители, которые на генетическом уровне не имеют с ними ничего общего. Дакинс (в работе 1976г.) предлагает множество соображений на эту тему, снабжая их соответствующими наблюдениями за поведением животных. Эти размышления часто очень сложные, но дают ясное оправдание альтруизму, наблюдавшему по отношению к потомкам и семейству (например, самка, защищающая своих

детенышней под страхом смерти или старшие братья, присматривающие за младшими).

Хотя родовая селекция предполагает, что альтруистическое поведение ослабляется обратно пропорционально степени связности, она все-таки может объяснять некоторые чрезвычайные случаи "сверхобщества", где очень большие группы организмов сотрудничают^{xiii}. Самый наглядный пример – матриархальный строй с главенствующей маткой, который присущ осам, пчелам и муравьям. Эти насекомые имеют специфическую особенность: у мужских особей только половина хромосом¹ женских особей. Это означает, что "матка", оплодотворенная мужской особью, производит потомство, в котором женские особи будут более роднее по отношению друг к другу, чем по отношению к матери, и 75% генов у них общие (все отцовские гены будут теми же самыми). В таком случае, женские особи пчел «тружениц» заинтересованы в том, чтобы матка производила больше сестер, чем производить потомство самостоятельно^{xiv}. Действительно, то, что у вновь произведенных сестер будет больше общих с ними генов, чем было бы у их дочерей, увеличивает совместную пригодность. На самом деле, труженицы становятся бесплодными и все время прямо или косвенно заботятся о матке. Это позволяет биологам объяснить очень сильную коллективную организацию, которая является типичной для муравьиных гнезд или пчелиных колоний. Труженицы действительно могут пожертвовать жизнями, чтобы защитить гнездо, главная функция которого поддерживать процесс производства потомства маткой.

Схожие механизмы, хотя генетически по-другому обоснованные, у термитов и африканских голых крыс слепышей^{xv}. В обоих случаях, "рабочие" бесплодны, в то время как матка, кормящаяся и защищаемая рабочими, тратит все время на производство потомства. Вероятно, в случае термитов более 50% общих генов у родных братьев обусловлено активным межродовым скрещиванием, то же самое может касаться и крыс слепышей. Но в любом случае, очевидно, что гнездовой тип организации основан на поддержании бесплодия тружеников. Иначе у тружеников может возникнуть соблазн самостоятельно производить потомство, что приведет к противостоянию с маткой, а противостояние – это конец группового сотрудничества, как мы выясним далее. Если по каким-то причинам матка погибает, часто одна из тружениц восстанавливает свою способность оплодотворяться и занимает место матки.

¹ Хромосомы – структурные элементы ядра клетки, содержащие ДНК, в которой заключена наследственная информация организма. Самоудвоение и закономерное распределение хромосом по дочерним клеткам при клеточном делении обеспечивает передачу наследственных свойств организма от поколения к поколению. Каждая хромосома имеет специфическую форму, размер. В виде четких структур хромосомы различимы (при микроскопии) только во время деления клеток.

4.2 Групповой отбор

Наиболее очевидное, но наименее распространенное объяснение развития альтруизма - отбор на уровне группы. Аргумент очень прост: сравните две группы индивидуумов, например две волчьих стаи. Предположим, что одна группа скооперирована, а другая состоит из эгоистичных индивидуумов. По принципу совместных действий, скооперированная группа сможет захватить больше ресурсов, будет более пригодной, и, следовательно, пройдет отбор, тогда как нескооперированная группа отбор не пройдет и будет устранена. Таким образом, естественный отбор может развивать сотрудничество.

Но в этом рассуждении кроется хитрая ошибка. Хотя верно, что индивидуумы в альтруистической группе имеют больше шансов на выживание, и это касается всех членов группы, включая и тех кто в меньшей степени или вообще не сотрудничает (так как выборка случайна, то в группе всегда будут члены с разной степенью кооперативности). Более эгоистичным будет выгодна как можно более сплоченная организация, и не выгодно расходовать свои силы или рисковать, помогая другим. В результате они будут более пригодны для эволюции, чем альтруисты и их гены, в конечном счете, вытеснят альтруистические гены из генофонда группы. Другими словами, сотрудничество в группе на генетическом уровне самоубийственно.

Объяснения можно найти, базируясь на понятии устойчивой эволюционной стратегии^{xvi}. Стратегия альтруизма, помохи другим, даже если они не отвечают взаимностью, может повысить эволюционное соответствие группы, но этот процесс не устойчив, так как такая стратегия может быть подавлена эгоистичными стратегиями, в которых выгодно пользоваться жертвами альтруистов, не отдавая ничего взамен. Хотя, в общем для группы эгоистичные стратегии уменьшают ее шансы эволюционировать, в отдельных случаях они сильнее альтруистичных стратегий. Это тоже проявление принципа локальной оптимизации: генная эволюция работает на уровне подсистем (индивиду или род индивидов) и то, что оптимально на этом уровне пройдет отбор, не смотря на то, что будет отнютъ не оптимальным на уровне группы. Камбелл (в работах 1983 и 1991гг.) подытожил это затруднительное положение фразой "соревнование генов кооператоров": на уровне генов конкуренция продолжается, и это, в конечном счете, разрушит любое сотрудничество на уровне группы.

4.3 Взаимный альтруизм

Эволюционную неустойчивость стратегии чистого альтруизма может обойти стратегия «условного» альтруизма. Такой альтруист будет помогать другим индивидам, только если ожидает от них ответного одолжения. Если оппонент не

станет сотрудничать, то условный альтруист тоже прекратит сотрудничать и тратить свои ресурсы, от которых эгоистичный компаньон выигрывает больше, чем он сам. Такая стратегия *взаимного альтруизма*^{xvii} может быть устойчива к вторжению мошенников и сохранять преимущества совместной деятельности индивидов, желающих сотрудничать.

Эту идею очень красочно продемонстрировал Акселрод (работа 1984г.). Акселрод организовал турнир, на котором различным исследователям теории игр было предложено представить свои программы, описывающие их лучшие стратегии победы в многошаговой вариации игры Дilemma заключенного. В ходе турнира стратегии попарно играли друг против друга цикл игр. Баллы, заработанные в каждой игре, суммировались. Затем каждая стратегия играла такой же цикл с другой стратегией. В конце концов баллы заработанные стратегией во всех циклах игр суммировались, что позволило определить стратегию-победителя турнира.

Хотя некоторыми из самых опытных исследователей теории игр были предложены очень сложные и хитрые стратегии, стратегией-победительницей турнира стала чрезвычайно простая стратегия: «Зуб за Зуб». Эта стратегия начинается с сотрудничества. Но если противник предает, согласно «Зуб за Зуб» - предай в ответ. Если в последствии или с самого начала оппонент сотрудничает, «Зуб за Зуб» отплатит сотрудничеством. Охарактеризовать стратегию «Зуб за Зуб» (и многие другие удачные стратегии) можно тремя параметрами:

- 1) стратегия «добрая»: это значит, что она никогда не предаст первой;
- 2) стратегия «провокационная»: предательство в ответ на предательство;
- 3) стратегия «прощающая»: если оппонент возвращается к сотрудничеству, то стратегия забывает былое предательство и сотрудничает снова.

Доброта благоприятствует взаимовыгодному сотрудничеству. Возмездие необходимо, чтобы не быть захваченным эгоистичными спекулянтами. Польза прощения в том, чтобы избежать циклов взаимного возмездия. Действительно, если предположить, что индивид вследствие недоверия, испытания или просто из-за недоразумения предаст всего лишь раз, то непрощающая стратегия далее будет отвечать только предательствами и сотрудничество не сможет возникнуть или восстановиться.

Во втором исследовании Акселрод привел теоретическую симуляцию игры к понятиям эволюции. В этих понятиях пригодность была определена конкретно, путем присвоения стратегии количества потомков пропорциональному количеству баллов, набранных в предыдущем турнире. Турнир повторялся с участием всех стратегий нового поколения (в котором более удачливые стратегии более многочисленны). Баллы, набранные в новом туре, использовались для производства второго поколения потомков. Новое поколение участвовало в новом

турнире и т.д. Через многие поколения наименее удачливые стратегии были исключены путем естественного отбора, в то время как наиболее удачливые становились все более и более многочисленными. Это представление не похоже на предыдущее, где пригодность стратегии зависела от стратегии оппонента или степени отклонения от этой стратегии в ходе моделируемой эволюции. То есть стратегия, которая успешна против одних соперников, может быть не пригодной, если соперник координально поменяется. Акселрод установил, что самой удачной стратегией осталась все та же стратегия «Зуб за Зуб».

Однако, стратегия "Зуб за Зуб" в строгом смысле оказалась, не устойчивой к эволюции. Действительно, там, где стратегия «Зуб за Зуб» входит во власть, другие стратегии, которые не столь карающие (или не столь прощающие) становятся на один уровень с ней, так как у мошенников пропадает возможность пользоваться безоговорочным альтруизмом. Однако, как только достаточный процент стратегий становится слишком альтруистичным, эгоистичные стратегии могут снова укрепиться путем эксплуатации их альтруизма. В результате должно получится что-то в роде сбалансированной смеси стратегий, в которой взаимно альтруистичные стратегии как «Зуб за Зуб» доминируют, но может быть и несколько «противных» (противоположность хорошим) стратегий и стратегий безвоздмездного альтруизма.

Насколько результаты этого моделирования могут быть близки к реальной эволюции? Самым серьезным ограничением экспериментальной версии является то, что оппоненты взаимодействуют друг с другом продолжительно. Это может быть верным только для индивидов, находящихся в близких и устоявшихся отношениях. Так, взаимный альтруизм хорошо объясняет развитие симбиоза между организмами (например, краб отшельник и актиния, живущая на его панцире) ^{xviii}. С другой стороны в интересующих нас ситуациях, когда в противоборство вовлечено большое количество индивидов, вероятнее, что оппоненты столкнутся друг с другом только однажды или повторно, спустя длительный промежуток времени, в течение которого происходят столкновения с другими оппонентами.

Стратегия "Зуб за Зуб" будет успешна только в случае неизвестного числа повторений дилеммы заключенного. Если столкновение единично, то последующее отмщение невозможно, и рационально будет предать. Если число столкновений известно заранее, то стоит предать на последнем ходе, но если вы ожидаете, что ваш оппонент тоже предаст на последнем ходе, то вы должны предать на предпоследнем, а мудрый оппонент предаст вас на 1 ход раньше и так далее. Следовательно, игры с конечным числом (известным участникам) транзакций ведут к продолжающимся предательствам. На практике, такой проблемы не возникает, так как оппонентам не известно, сколько раз им придется встретиться в будущем.

Однако, основным ограничителем на практике является память: взаимный альтруист должен не только помнить, как повел себя оппонент в последний раз (что могло быть очень давно), но и узнавать и отличать всех оппонентов, с которыми ему когда-либо приходилось сталкиваться. Это требование невыполнимо для больших групп, как то человеческое общество. Более того, в таких больших системах, много столкновений случается один (и возможно единственный) раз. В таких случаях взаимный альтруизм дает отрицательный результат и «добрый» индивид, который все время начинает с сотрудничества чаще всего будет обманутым кем-то, с кем больше никогда не столкнется. И тем не менее, когда мы покупаем что-то в чужом городе, куда больше никогда не вернемся, мы не ждем, что нас обманут (хотя, конечно, это возможно), не смотря даже на то, что мы не сможем принять ответных мер. В заключение можно сказать, что взаимный альтруизм также не дает исчерпывающего объяснения сверхсоциальному человеческому обществу.

4.4 Морализм

Основная слабость взаимного альтруизма в объяснении сверхобщества в том, что он начинается с двухсторонних отношений типа «Я потру тебе спину, если ты потрешь мою». Сложно представить, как такой непосредственный, парный обмен может сформировать основание большого коллектива. Поэтому хотелось бы видеть устойчивую эволюционную стратегию, ориентирующую поведение по отношению к группе, а не к отдельным индивидам.

В качестве такой стратегии был предложен морализм, то есть поведение, которое поощряет или укрепляет альтруизм противника и карает мошенничество и предательство. Например, Триверсом (работа 1971г.) была предложена «агрессия морали», а Лоренц (работа 1975г.) говорит о «врожденном чувстве этичности». Преимущество морализма по сравнению с чистым альтруизмом в том, что быть моральным по отношению к другим и требовать такого же отношения к себе обходится дешевле, чем просто быть альтруистом^{xix}. Да, если все вокруг моралисты и готовы изгнать вас из общества или даже убить вас, если вы не проявляете альтруизма, то довольно сложно вести себя эгоистично. Следовательно, группы высоко моральных индивидов также будут склоняться к альтруизму, хотя у них нет собственных мотивов для такого поведения. Стратегии морализма устойчивее стратегий чистого альтруизма еще и потому, что мошенники не станут вторгаться в популяции, где их жизнь будет делать на столько сложной, на сколько это возможно. Недостатком стратегий морализма является то, что они порождают лицемерие, когда эгоистическое, по сути, поведение выдается за альтруизм.

Основная проблема стратегии в том, что сложно представить себе как нечто,

столь сложное как «этический смысл» может развиваться на генном уровне. Представляется весьма сложным задать правила как отличать моральное или альтруистическое поведение от эгоистичного, которые были бы применимы во всех ситуациях и ко всем индивидам. Можно представить как развиваются простые образцы поведения, такие как агрессия против эгоистичного волка, который не хочет делиться пищей с другими членами стаи, но объяснить механизмы сверхобщества все еще не представляется возможным.

Еще одна слабая сторона морализма в том, что эта стратегия в основном работает на поддержание сформированных систем сотрудничества, путем уменьшения пригодности тех, кто не повинуется правилам. Однако, стратегия не объясняет как мотивы сотрудничества и моральные отношения, которые поддерживаются, могли первоначально возникнуть из эгоистичного поведения.

4.5 В заключение о гипотезах зарождения альтруизма

Естественный отбор создает системы, с неявной целью оптимизации степени их пригодности. Хотя сотрудничество между отдельными системами делает возможным глобальную оптимизацию, отдельные самовоспроизводители в основном эгоистичны, а следовательно для эволюции сложно будет преодолеть близорукие стратегии локальной оптимизации. И все же, мы наблюдаем сотрудничество, альтруизм и сверхобщество в животном мире и, особенно, в нашем человеческом обществе. Вдохновившись социобиологией и теорией игр, были рассмотрены четыре надстройки к чисто индивидуальному эгоистичному отбору, каждая из которых пытается объяснить наблюдаемое альтруистическое поведение.

Родовой отбор – самая общепринятая модель, за исключением отдельных случаев, когда очень большие группы организмов разделяют большинство своих генов (как в муравьином гнезде). Модель объясняет альтруизм только в узком кругу близких родственников.

Групповой отбор не приемлем эволюционистами, из-за нестабильности групповых стратегий по отношению к индивидуальным, хотя мы все же можем представить определенные обстоятельства, в которых это могло бы сработать^{xx}.

Взаимный альтруизм, иллюстрируемый стратегией "Зуб за Зуб", является весьма привлекательным механизмом, объясняющим двухстороннее сотрудничество, но не ясно как он может работать для больших групп, частично по причине ограниченной памяти и числа повторений.

Морализм – это путь сделать групповой альтруизм более устойчивым без больших потерь для моралистов, но не понятно как такой тип поведения мог спонтанно возникнуть из эгоизма.

5 Различные стратегии для решения дилеммы заключенного

5.1 Стратегия Зуб за Зуб (33)

- Выбираемое решение основано на последнем ходе противника
 - На первом шаге предыдущий ход не определен, поэтому первый ход всегда сотрудничать
 - Дальше, свой следующий ход делать таким же, как последний ход противника
- Ключевые моменты стратегии Зуб за Зуб:
 - Добрая; изначально все время сотрудничество
 - Регулирующая; предательство наказуемо предательством в ответ
 - Прощающая; продолжает сотрудничать после сотрудничества противника
 - Ясная; противникам легко угадать следующий ход друг друга, так что легче достигнуть взаимной выгоды

5.2 Стратегия Зуб за Два (323)

- Аналогична стратегии Зуб за Зуб, но для того чтобы предать необходимо, чтобы противник повторил предательство дважды подряд
 - Два первых хода – сотрудничество
 - Если противник предает дважды подряд, предательство выбирается в качестве следующего хода
- Ключевые моменты стратегии Зуб за Два:
 - Если первый ход противника – предательство, стратегия перерождается в стратегию Зуб за Зуб
 - Если после первого предательства было сотрудничество, значит противник должен тоже сотрудничать, так что в конечном счете, оба игрока набирают больше баллов

5.3 Подозрительная стратегия Зуб за Зуб (ПЗ3)

- На первом ходу всегда предательство, далее вторить последнему ходу противника
- Ключевые моменты Подозрительной стратегии Зуб за Зуб:

- Если первый ход, который сделал противник предательство, то стратегия перерождается в стратегию 33
- Однако, в общем, стратегия хуже, чем 33
- Первый ход может привести к бесконечному зацикливанию на предательстве

5.4 Стратегия Вольного Наездника

- Всегда выбирать предательство, не зависимо от того, что было последним ходом соперника
- Это наилучшая стратегия для игры с противником, склонным к сотрудничеству

5.5 Стратегия постоянного сотрудничества

- Всегда выбирать сотрудничество, не зависимо от того, что было последним ходом соперника
- Этой стратегией может злоупотребить тот, кто избрал стратегию Вольного Наездника или даже стратегия просто склонная к предательству

5.6 Турниры Акселрода

- Имели место в начале 80-х. Профессионалы в области теории игр были приглашены Акселродом, чтобы представить свои программы для многошаговой версии игры Дилемма Заключенного.
- Все стратегии сразились друг с другом, со своей копией и со стратегией, которая сотрудничает или придает по случайности сотни раз.
- Стратегия «Зуб за Зуб» выиграла первый турнир.
- Более того, «33» выиграла и второй турнир, где все 63 захода дали те же результаты, что и в первом турнире.

5.7 Дилемма заключенного в действии

- Все возможные стратегии конкурируют друг с другом (как природное взаимодействие индивидов)

- Только стратегии, набравшие баллы свыше некоторого порога, перейдут в следующий раунд
- Выжившие стратегии порождают новые, себе подобные стратегии
- Успех стратегии заключается в ее возможности достойно противостоять другой стратегии

5.8 Крах детерминированных стратегий

- Хотя Ахелрод обоснованно утверждал, что стратегия «Зуб за Зуб» это лучшая детерминированная стратегия для решения дилеммы заключенного, все они оказались несостоительными в естественных условиях.
- Теорема: как доказано Бойдом и Лорбербаумом (работа 1987г.), нет ни одной устойчивой в процессе эволюции детерминированной стратегии для решения дилеммы заключенного.
 - Другими словами, они все могут вымереть в процессе моделирования эволюции

6 Эволюционные вычисления

6.1 Понятие о наследственности и изменчивости. Цитологические основы наследования признаков. Хромосомная теория наследственности.

Перед тем как говорить о представлении стратегий в дилемме заключенного при помощи хромосом, выясним, что такое хромосома, для этого обратимся к первоистокам этого понятия – генетике.

Наследственность, как уже понятно из вышесказанного, – это свойство организмов сохранять и передавать в ряду поколений характерные для вида особенности строения, функционирования и развития. Благодаря этому каждый вид живых организмов сохраняет на протяжении длительного времени характерные для него черты. Процесс передачи наследственной информации от одного поколения организмов другому называется наследованием.

Изменчивость – способность организмов приобретать новые и терять старые признаки под воздействием различных факторов. Благодаря изменчивости особи в пределах вида различаются между собой.

В обосновании теории наследственности и изменчивости генетика использует методы гибридологии, цитологии и биохимии. Некоторые из этих методов мы рассмотрим.

Альтернативные признаки (например, темные или светлые волосы у людей) определяются какими-то наследственными факторами (задатками), которые передаются от родителей потомкам с гаметами¹. Впоследствии эти наследственные задатки, ответственные за формирование признаков стали называть *генами*.

В 1902-1903 гг. американский цитолог У. Сеттон и немецкий цитолог и эмбриолог Т. Бовери независимо друг от друга высказали предположение, что гены расположены в хромосомах. Однако экспериментальное доказательство локализации конкретных генов в хромосомах было получено только в 1910 г. американским генетиком Т. Морганом, который в последующие годы (1911-1926) обосновал хромосомную теорию наследственности. Согласно этой теории, передача наследственной информации связана с хромосомами, в которых линейно, в определенной последовательности локализованы гены. Таким образом, именно хромосомы представляют собой материальную основу наследственности.

Однако в организме число генов, как правило, значительно превышает количество хромосом. Например, у человека около 2000 генов, тогда как хромосом у него 23 пары. Это дало основание предположить, что в каждой хромосоме

¹ Гаметы – половые или репродукционные клетки. Женские (яйцеклетки, яйца) и мужские (сперматозоиды, спермии) половые клетки животных и растений.

локализовано множество генов. Гены, локализованные в одной хромосоме, образуют группу сцепления и наследуются вместе.

Упусткая (временно, на этапе этого отчета, из-за спешки) некоторые, научно обоснованные, логические цепочки, приведем сразу обобщенную хромосомную теорию наследственности. Хромосомная теория наследственности гласит: передача наследственной информации связана с хромосомами, в которых линейно, в определенной последовательности локализованы гены. Гены, расположенные в одной хромосоме, образуют группу сцепления и наследуются вместе. Совместное наследование генов Т. Морган назвал сцепленным наследованием. Сцепление генов не бывает абсолютным. Кроссинговер¹ приводит к перераспределению генов, что является причиной упомянутой ранее изменчивости. Знание явлений сцепления и кроссинговера позволяет построить генетические карты хромосом², на которых указаны порядок расположения генов в хромосоме и относительные расстояния между ними.

Перефразируем и подытожим вышесказанное: в основе наследования лежит способность ДНК к репликации. Дочерние хромосомы при этом во время клеточного деления равномерно распределяются между дочерними клетками. В хромосомах локализованы гены (участки молекул ДНК), кодирующие все белки организма; белки же определяют развитие признаков. Совокупность наследственных задатков (генов) называется генотипом. Совокупность всех признаков и свойств организма называется фенотипом.

6.2 Представление стратегий хромосомами

Для того, чтобы представить стратегию поведения в дилемме заключенного при помощи хромосом нам нужно, пользуясь терминологией предыдущей главы, представить фенотип через генотип. Безусловно, понятие хромосома в цитологии и в автоматизированных эволюционных вычислениях понятия разные. Общее в них то, что и там и там хромосомы это носители генотипа. В случае с дилеммой заключенных под генотипом стратегии мы будем понимать последовательность ходов. Элементы последовательности являются элементами множества {«сотрудничать», «предать»}. Под фенотипом стратегии будем подразумевать ее словесные характеристики и результативность, степень пригодности стратегии для дальнейшей эволюции. Из генетики известно, что фенотип развивается на основе генотипа и условий среды. А что в нашем случае? Как известно в теории игр

¹ Кроссинговер – это обмен участками гомологичных хромосом, приводящий к возникновению новых гамет. Гомологичные хромосомы – парные хромосомы, т.е. одинаковые по форме, структуре и размерам, но имеющие разное происхождение (одна материнская, другая отцовская).

² Генетическая карта хромосом – это схема взаимного расположения генов, находящихся в одной группе сцепления.

делаются условные допущения, так вот в нашем случае, будем считать, что фенотип зависит только от генотипа.

Проблема в том, как составить генотип стратегии. Во всех, рассмотренных в 5-м разделе стратегиях, следующий ход определяется на основании максимум предыдущих трех. Если рассматривать классическую дилемму с двумя участниками, то для того, чтобы описать все возможные комбинации за последние 3 хода нам надо $2^6 = 64$ бита, каждый из которых элемент множества {«сотрудничать», «предать»} (1-сотрудничать, 0-предать). Таким образом, мы можем представить генотип стратегии при помощи 64-битной хромосомы (см. рисунок 6.1).

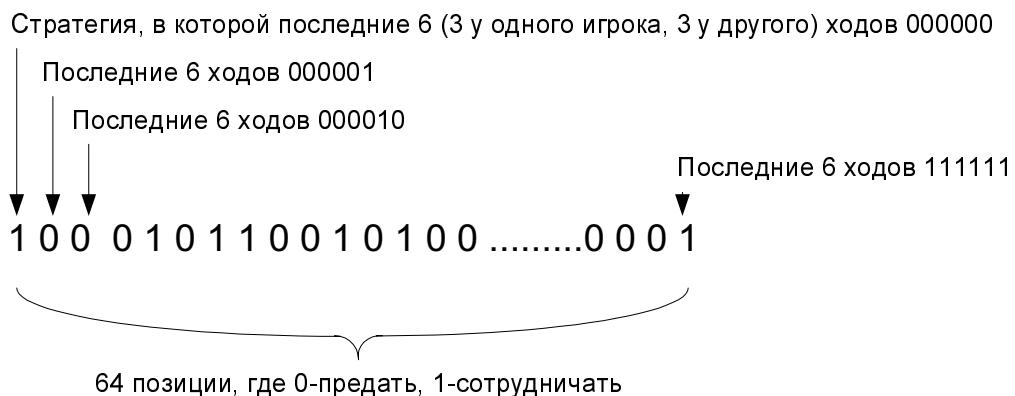


Рисунок 6.1 - 64-битная хромосома

6.3 Эволюционные вычисления

Теперь, когда у нас есть цифровое представление генотипа, мы можем обратиться к эволюционным вычислениям.

Что такое эволюционные вычисления, вообще говоря? Эволюционные вычисления это программные алгоритмы, вдохновленные биологической эволюцией и главным ее принципом – «выживает сильнейший». Целью эволюционных вычислений является нахождение наиболее оптимальных решений сложных задач, которые не решаются аналитически. Обращаясь к эволюционным вычислениям нам нужно решить: как представить нашу проблему в виде хромосомы и как оценивать пригодность результатов.

Одну из проблем мы решили – представили генотип стратегии как 64-битную хромосому. Теперь что касается оценки пригодности. Более пригодной в дилемме заключенного считается та стратегия, следуя которой подозреваемый получает минимальный срок, или пользуясь понятиями баллов – максимальное количество баллов. Для того, чтобы оценивать результативность стратегий у нас есть платежная матрица игры (например, таблица 2.1).

Теперь рассмотрим сам алгоритм эволюционных вычислений.

- 1 Переходим от фенотипа к генотипу – хромосоме.
- 2 Создаем первое поколение, как случайный набор хромосом.
- 3 Оцениваем пригодность каждой из хромосом.
- 4 Выбираем две хромосомы исходя из того, что у более пригодных более высокие шансы быть выбранными.
- 5 Путем скрещивания и мутаций из двух выбранных хромосом создаем новую. Точно так же, выборочно воспроизводим еще какое-то количество новых хромосом, создавая тем самым новое поколение.
- 6 Возвращаемся на шаг 3.
- 7 Продолжаем до тех пор, пока не найден глобальный экстремум или не достигнуто максимально возможное поколение.

Заключение

В заключении хотелось бы еще раз подытожить все вышесказанное и сделать выводы.

Со времен зарождения жизни на Земле эгоизм был двигателем эволюции. Выживал тот, кто был сильнее, больше и быстрее. Однако со временем, эволюция создала сложнейшие организмы и сложнейшие социальные механизмы. Самыми малоизученными, на удивление, оказались механизмы поведения в человеческом обществе. Многие ученые стали разрабатывать гипотезы как, основываясь на тотальном эгоизме, возникло человеческое сверхобщество. Для построения своих гипотез и для их подтверждения ученые обращаются к искусственным моделям общества, к теории игр, так как проводить исследования на реальных объектах не представляется возможным. Так, например ни одна из существующих гипотез о возникновении альтруизма и его преимуществах до сих пор не является удовлетворяющим объяснением развития человеческого сверхобщества, поэтому ученые снова и снова обращаются к теории игр, чтобы смоделировать новые стратегии поведения. Для моделирования жизни и деятельности стратегий, для определения оптимальной из них используются эволюционные вычисления. Основу эволюционных вычислений составляют понятия и процессы социобиологии, генетики, биологической эволюции. Общий алгоритм эволюционных вычислений также приведен в данной работе.

Использованные литературные источники

1. Richard Dawkins. *The Selfish Gene*. 1976
2. D.T. Campbell. *Comments on the sociobiology of ethics and moralizing*. 1979
3. R. Axelrod. *The simulation of genetics and evolution*. 1985
4. R. Axelrod. *The evolution of strategies in the iterated prisoner's dilemma*. 1987
5. Richard Dawkins. *Evolution of Cooperation*. 1989
6. Francis Heylighen. *Evolution, Selfishness and Cooperation*. 1992

Ссылки на источники

ⁱ Campbell, 1979 *Comments on the Sociobiology of Ethics and Moralizing*

ⁱⁱ Wilson, 1975 *Sociobiology: the New Synthesis*

ⁱⁱⁱ Campbell, 1983

^{iv} Campbell, 1983

^v Heylighen, 1991a,b,c, 1992 *Modeling emergence; Cognitive Levels of Evolution: pre-rational to meta-rational; Evolutionary Foundations for Metaphysics, Epistemology and Ethics; Principles of Systems and Cybernetics: an evolutionary perspective*

^{vi} Dawkins, 1976; Csanyi, 1991 *Evolutionary Systems and Society: a general theory*; Csanyi & Kampis, 1985 *Autogenesis: the evolution of replicative systems*

^{vii} Maynard Smith, 1982 *Evolution and the Theory of Games*; Axelrod, 1984 *The Evolution of Cooperation*

^{viii} Axelrod, 1984 *The Evolution of Cooperation*

^{ix} Machol, 1965 *System Engineering Handbook*

^x cf. Heylighen, 1992 *Principles of Systems and Cybernetics: an evolutionary perspective*

^{xi} Hamilton, 1971 *The Genetic Evolution of Social Behavior*

^{xii} Dawkins, 1976 *The Selfish Gene*

^{xiii} Campbell, 1983

^{xiv} Dawkins, 1976 *The Selfish Gene*

^{xv} the only mammals known having this type of organization, Jarvis, 1981 *Eusociality in a Mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies*

^{xvi} Maynard Smith, 1982 *Evolution and the Theory of Games*; Axelrod & Hamilton, 1981 *The Evolution of Cooperation*; Dawkins, 1976 *The Selfish Gene*

^{xvii} Trivers, 1971 *The Evolution of Reciprocal Altruism*

^{xviii} cf. Axelrod & Hamilton, 1981 *The Evolution of Cooperation*

^{xix} Campbell, 1983

^{xx} see e.g. Campbell, 1983