



tweedaagse zomercursus **Evolutie in de klas**  
Universiteit Gent  
Koninklijk Belgisch Instituut voor Natuurwetenschappen (KBIN)

21 augustus 2008

# Altruïsme vanuit een evolutionair perspectief

**Johan Mertens**

Vakgroep biologie  
Ledeganckstraat 35, 9000 Gent

[Johan.mertens@UGent.be](mailto:Johan.mertens@UGent.be)



Waarover gaat het?

We zijn allemaal goed, maar er zijn grenzen

Wie geeft me 1 €?

Wie geeft me 1000 €?

Wat is **altruïsme** en hoe is het geëvolueerd in het kader van de  
“survival of the fittest”?



## Essentiële stappen

- van solitair naar  **sociaal** (en geslachtsverschillen)
  - **polymorfe kenmerken** en evolutionair stabiele strategieën (**ESS**)
  - **win-win operaties**
  - ontwikkeling van **geheugen**
  - ontwikkeling van **reputatie, taal, angst en individualiteit**
- (- naar historische tijden)

## Van solitair naar sociaal

voordelen van sociaal leven:

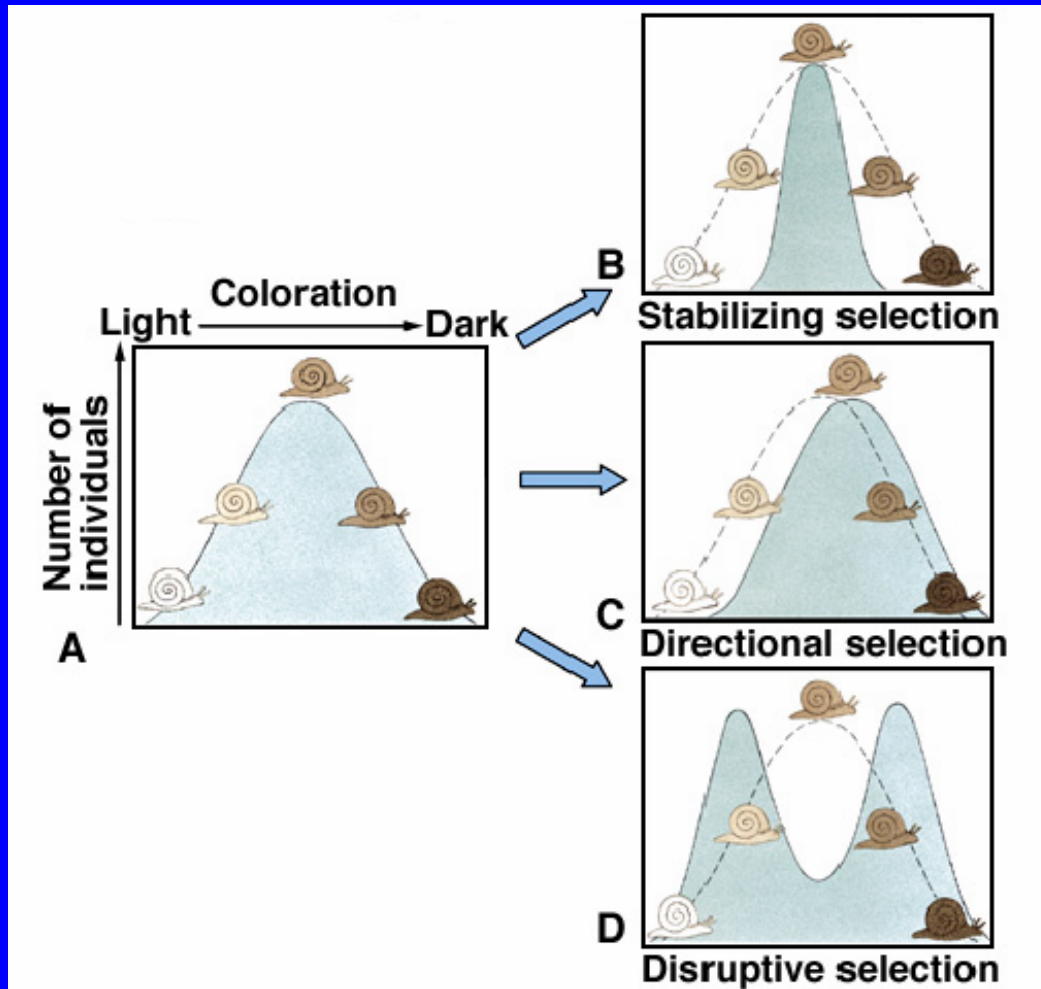
- 1 gevaar vermijden
- 2 proviand bemachtigen



# evolutionair stabiele strategieën (ESS) en evolutie

1 (gedrags-) polymorfisme

2 erfelijke basis: frequentieafhankelijke selectie i.f.v. omgeving



## win-win operaties

- “ik krab jouw rug als jij de mijne krabt”

“dilemma van de gevangene”

nu helpt individu A indiv. B, als  
later B ind. A zal helpen

de **vertragingsfactor** (vandaag krijgen, morgen geven) opent  
de weg naar **bedriegen**: spel in functie van speler A.

- als spelers elkaar slechts éénmaal ontmoeten: geen E.S.S

- als spelers elkaar **voldoende ontmoeten**:

"lik op stuk" strategie ("tit for tat")  
is **ESS** in een **samenleving**



**Trivers**

## verwantschapsselectie ('kin selection')

(= genetisch egoïsme)

- 'broederliefde'

- begrip **fitness**: **directe + indirecte fitness**

aandeel eigen genen (%) in de volgende generatie van  
een **populatie**

$rB - C > 0$  of  $rB > C$  (regel van Hamilton)

r: verwantschapscoëfficiënt

B: baten

C: kosten



- de weg naar families

- inteelt vermijden

## verwantschapselectie

- 'broederliefde'
- de weg naar families

**coöperatieve broedzorg:** participeren in zorg voor andermans jongen

**bepierkingstheorie:** thuisblijven levert profijt

- 1 later overname territorium en broeden
- 2 opdoen ervaring door helpen
- 3 toename inclusieve fitness door indirecte fitness

**“eigen volk eerst”**

- inteelt vermijden



## verwantschapselectie

- ‘broederliefde’
- de weg naar families
- inteelt vermijden

bij socialiserende dieren: ene geslacht blijft, andere gaat weg  
gevolg: **meer verwantschapselectie onder het sedentair geslacht**



**incest**

**“politiek voor mannen”**

## gemeenschap

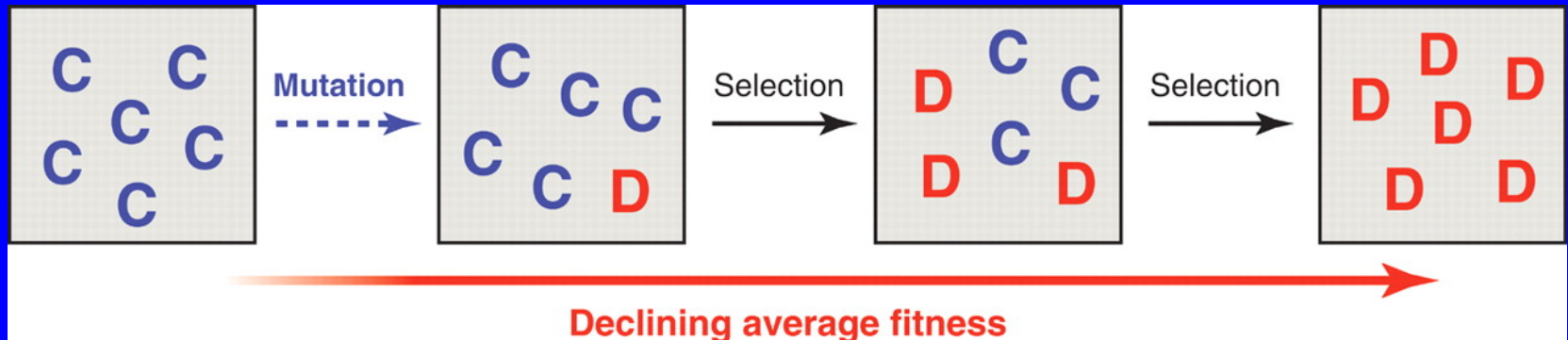
verwanten + niet verwanten

resultaat van groepsleven:  
veiligheid en proviand  
door ervaring



Dit is het uitgangspunt voor het weerleggen van de foute stelling:

Natuurlijke selectie bevordert egotripperij (D) ten koste van coöperatie (C):  
want D hogere fitness



## directe wederkerigheid

**'tit-for-tat'** of **dilemma van de gevangene** (Trivers)

katalysator voor coöperatie in onbetrouwbare gemeenschap

nadeel: - geen foutcorrectie  
- houdt geen rekening met misverstanden,  
zwakheden of nalatigheden

**'win-blijf, verlies-wissel' strategie** ('herhaald dilemma van de gevangene')

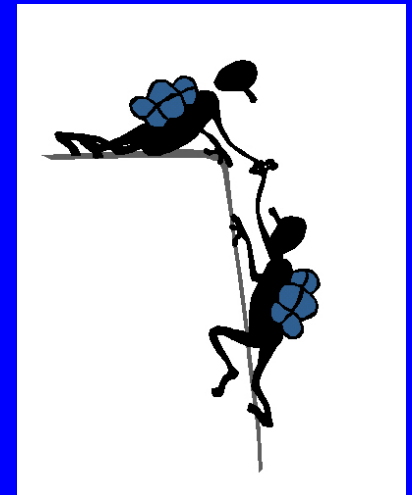
katalysator voor meer coöperatie in betrouwbare gemeenschap

'tit-for-tat' in lange reeksen speelbaar

ontwikkeling van **geheugen**

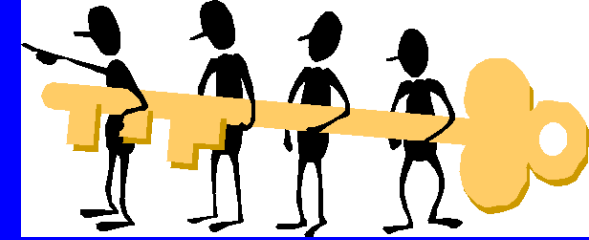
de weg naar **vriendschap**

**partners:** - zakenwereld  
- huwelijken



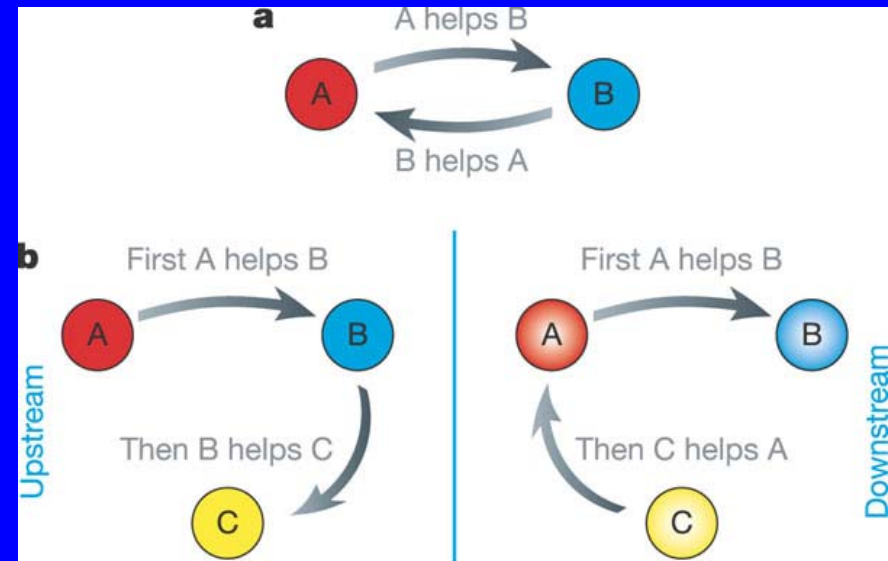
## indirecte wederkerigheid

“ik help jou en een andere helpt mij”



steunt op:

- uitbouwen van **reputatie**
- **cognitieve vermogens**
- **informatieoverdracht**  
(inclusief taal en roddels)



interacties zijn **openbaar** met **nabestaanden** als toeschouwers  
(**waarneming**) in een **dynamisch sociaal netwerk**

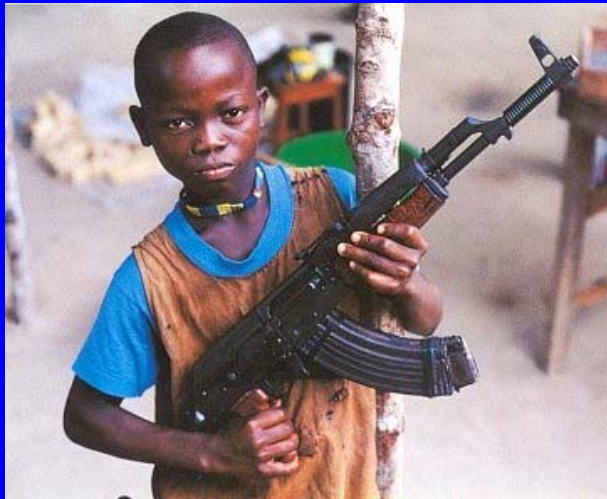
gevolg: hoe meer behulpzaam, hoe meer geholpen

meer theoretische modellen dan terreinonderzoek

evolutie naar:

- sociale en morele normen (goed en kwaad) die cultuurgebonden zijn
- empathie
- strategisch denken

coalitievorming,  
maar ook manipulatie en verraad



## angst

- essentieel om voortijdige dood te voorkomen
  - individuele angst
  - groepsangst
- **N-gestuurde populaties**
  - hoog % van de populatie verdwijnt
  - angst minder ontwikkeld



**“betalen de predatorkost door predator te voeden”**

- **$\mu$ -gestuurde populaties**
  - **schrikrespons; angst ecologie**
  - toename predatordensiteit  $\neq$  evenredige afname prooidensiteit
  - **voortplantingsonderdrukking**

**“zetten predator betaald door aangepast foerageren en lage vruchtbaarheid”**

**‘time-out’ en vogelvrij**



## individualiteit (niet alleen bij mensen)

- bereidheid om **risico's** te nemen variabel (aanleg en milieu: adaptieve selectie)

kortere levensduur (snelle voortplanting):

minder angst, meer stoutmoedig

langere levensduur (uitgestelde voortplanting):

meer angst, meer voorzichtig en behoudsgezind

- **polymorfe populaties** (ESS):

frequentiedistributie van verschillende strategieën  
in de populatie.

populaties met hoge angstfrequentie  
(groepsangst)

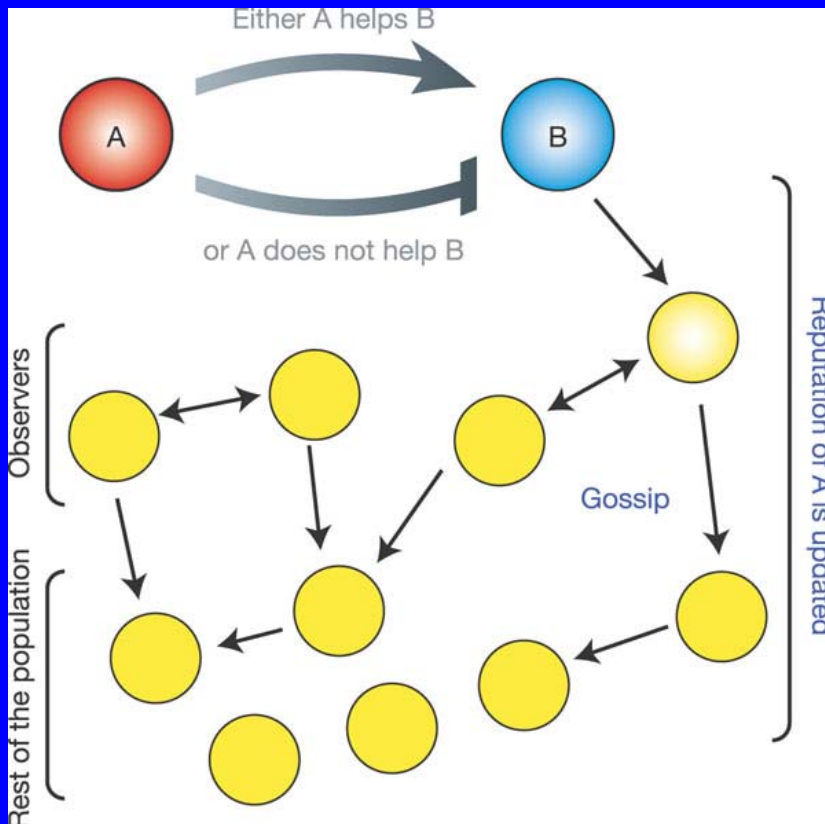
populaties met lage angstfrequentie



gemengde coalities mogelijk met:

**onvoorwaardelijke strategie** (vast) of  
**voorwaardelijke strategie** van een **discriminerende speler**  
op basis van **ervaring** uit het verleden met medespeler

gevolg: hulp wordt gekanaliseerd naar helpers

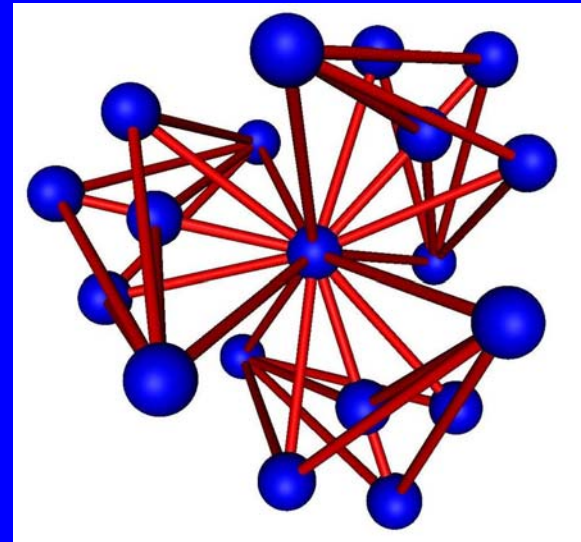


## netwerkwederkerigheid

populaties zijn heterogeen (clusters)  
gevolg: **sociale netwerken**

ontwikkeling **evolutionaire diagramtheorie**

**netwerkclusters** van **coöperatoren** ontstaan tussen egotrippers met **netwerkwederkerigheid**



**discriminerende strategie:**

scoreafhankelijk (verdiensite van medespeler telt)

onstabiel systeem:



in een populatie **discriminatoren** kunnen **onvoorwaardelijke coöperatoren** toenemen en **invasies van egotrippers** veroorzaken

als gevolg van verschil tussen:

egoïsten: enkel bekommerd om eigen score (reputatie)

altruïsten: enkel bekommerd om belangen van medespelers  
(steunend op wederkerigheid)

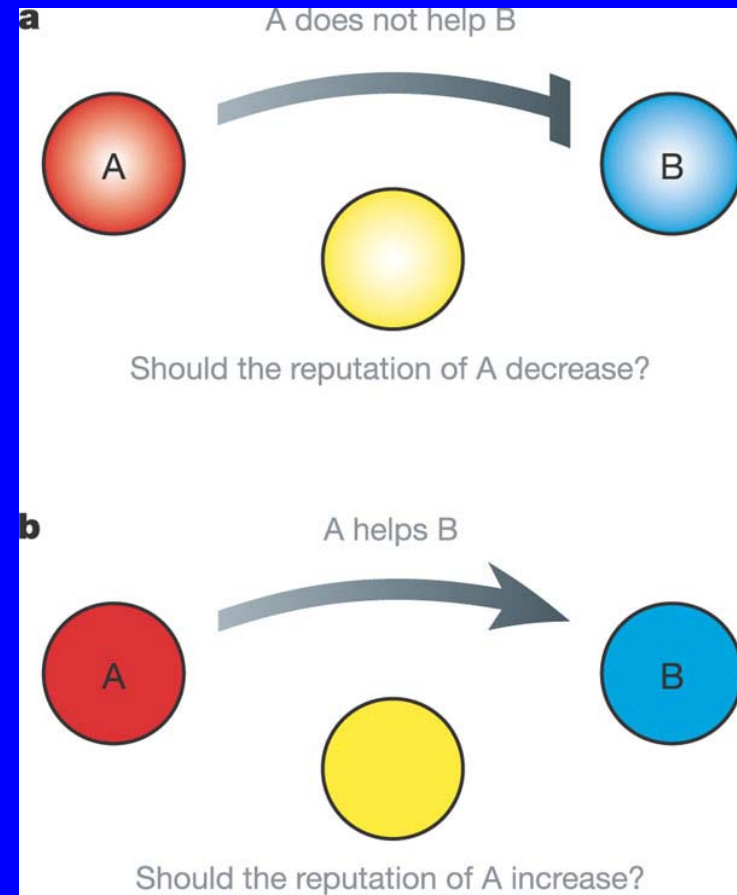
doch resultaat gelijk: hulp wordt geboden

## basissystemen voor de **morele beoordeling** van de medespeler

- 1ste orde: medespeler heeft hulp geboden (**goed**) of niet (**kwaad**)  
indien kwaad: hulp weigeren  
gevolg:
  - speler wordt zelf 'kwaad' en niet meer geholpen
  - dus men betaalt een prijs voor bestraffing: sociaal dilemma

- 2de orde: introductie van **gerechtvaardigde en ongerechtvaardigde ontrouw**

**“hulp weigeren aan een slechte medespeler (met lage score) is niet negatief (voor eigen score)”**



- 3de orde:

brengt bovenop score van medespeler ook score van donor in rekening

**'een slecht individu dat hulp weigert aan een slechte medespeler blijft slecht'**

- hogere orden: complex

**fouten in perceptie** kunnen coöperatie ondermijnen:

gevaar van roddelpraat (**co-evolutie van taal en coöperatie**)

voorbeeld: beoordelingsregel "mijden":

**'iedereen wordt slecht die een slechte medespeler ontmoet'**

en varianten:

(**'een slechte goed behandelen is slecht'**: collaboratie)

(**'een slechte slecht behandelen is goed'**: doodstraf)



## populatiestructuur

‘random drift’ in kleine groepen belangrijk (jagerverzamelaars)

egotripper heeft hogere fitness dan coöperator, maar

groep egotrippers heeft lagere fitness dan groep coöperatoren



## groepselectie

als populatie opgedeeld is in groepen met coöperatie

dan selectie door competitie op 2 niveaus

individueel: egotrippers versus coöperatoren

groep: groepen egotrippers versus groepen coöperatoren

veel (verouderde) controversiële theorieën

selectie voor:

**groepsvruchtbaarheid**

levensvatbaarheid van de groep



## Conclusie: natuurlijke coöperatie

- uitgaande van de 5 mechanismen voor evolutie van coöperatie, kan tot de voorwaarden gekomen worden voor **evolutie van altruïsme tot ESS**
- evolutie is constructief t.g.v. coöperatie: nieuwe **organisatieniveaus** ontstaan uit samenwerking op een lager niveau
- coöperatie leidt tot **specialisatie** en **differentiatie**

### natuurlijke coöperatie:

samenleven kan ontstaan uit competitie;  
een **fundamenteel principe van evolutie**  
naast mutatie en natuurlijke selectie

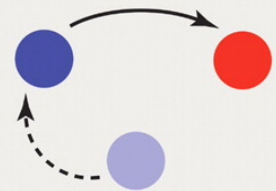
Kin selection



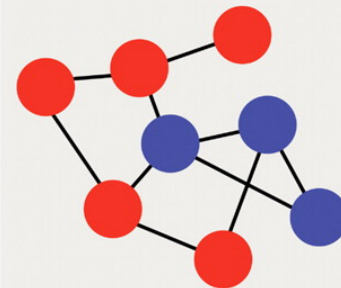
Direct reciprocity



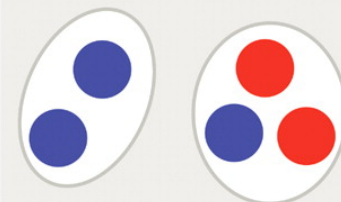
Indirect reciprocity



Network reciprocity



Group selection



# Dank voor de aandacht

Bij  
**Academia Press**  
of  
**Story-Scientia™**  
Sint Kwintensberg 87  
9000 Gent

