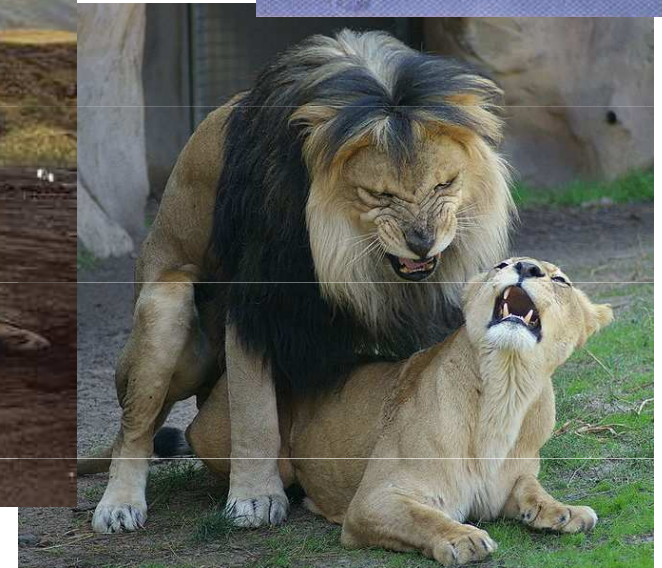
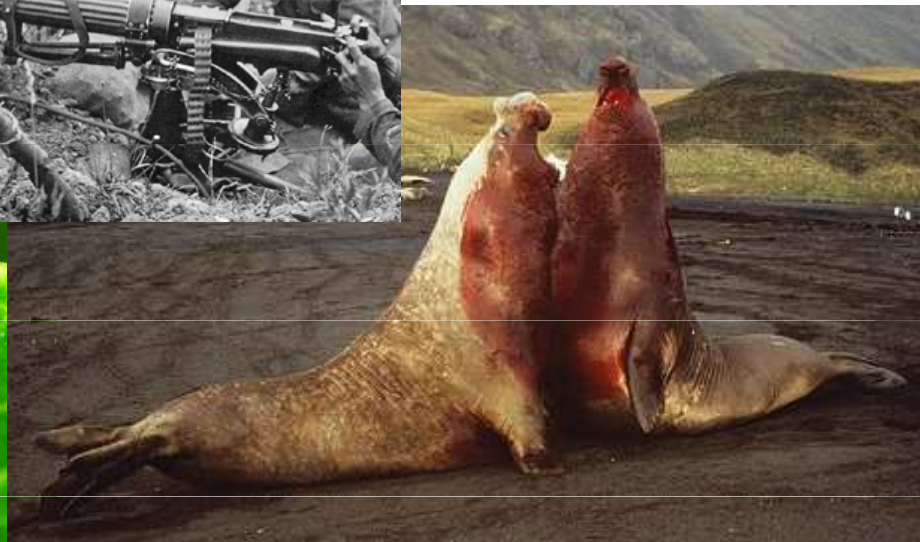


# KONFLIKT A KOOPERACE II.

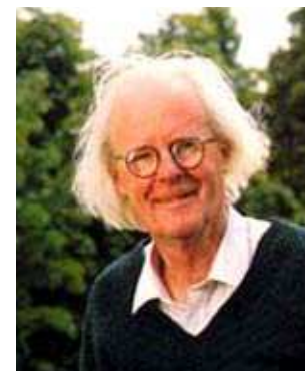


# AGRESIVITA A ALTRUIZMUS

- přírodní teologie: příroda jemně vyladěna, aby plnila určitou funkci, znaky dokonale adaptovány Stvořitelem (srv. „argument from design“)  
× znaky často suboptimální (srv. inverzní oko, hrtanový nerv)
- interakce mezi jedinci, konflikt na úrovni genů  $\Rightarrow$  maladaptivní výsledek, tj. jestliže fitness závisí na abundanci jiných druhů, interakcích mezi jedinci nebo frekvenci různých genotypů, nemusí selekce nutně vést ke zvýšení fitness (srv. frekvenčně-závislá selekce), tj. **nemusí existovat „nejlepší“ řešení**

## teorie her

- 1944 (John von Neumann a Oskar Morgenstern), 50. léta
- v biologii W. Hamilton (1967), **J. Maynard Smith**
- ekonomie, aplikovaná matematika, politologie, filozofie, informatika,...
- 8 odborníků na teorii her získalo Nobelovu cenu; biologie: J. Maynard Smith (Crafoord Prize)



# AGRESIVITA A ALTRUIZMUS

- evoluční teorie her: fenotyp, ne příslušné geny  
předpoklad: asexuální populace, pominutí biologie druhu
- proti jiným oborům (např. ekonomii) jasná výhoda v tom, že prospěch ve formě většího počtu kopií genů v dalších generacích, tj. strategie zvyšující fitness hráče se bude v populaci šířit v důsledku přírodního výběru
- **strategie = fenotyp**  
např. velikost těla, tempo růstu, chování, růst v různých prostředích atd.
- **zisk (payoff)**, který ze strategie plyne; payoff matrix (matice zisků)
- **evolučně stabilní strategie (ESS)** = strategie, která je-li v populaci fixována, nemůže do ní vlivem selekce proniknout strategie jiná (jde o určitou formu tzv. Nashovy rovnováhy)
- John Maynard Smith, George Price (1973)

strategie:

- **čistá** → pouze 1 typ chování
- **smíšená** → více typů chování

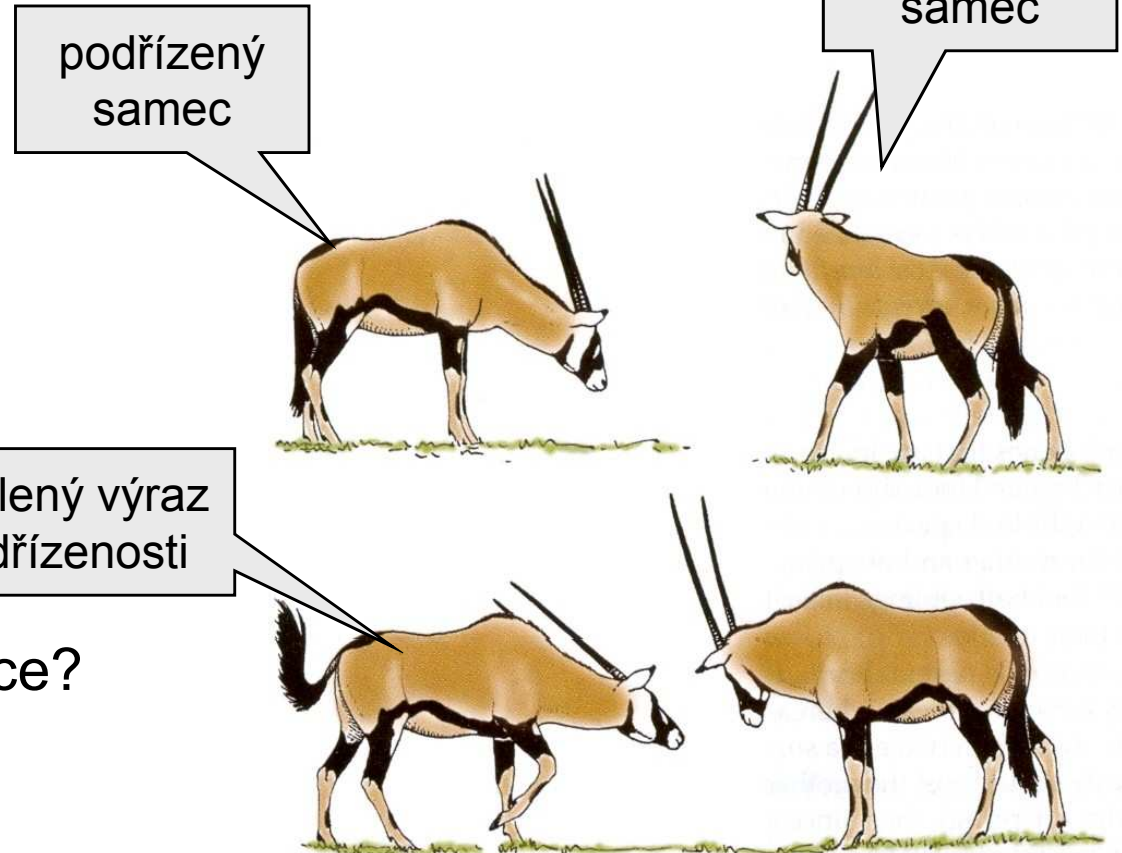
hry:

- **symetrické** → všichni hráči stejní
- **asymetrické** → hráči se liší

## Symetrické modely – jestřáb a holubice

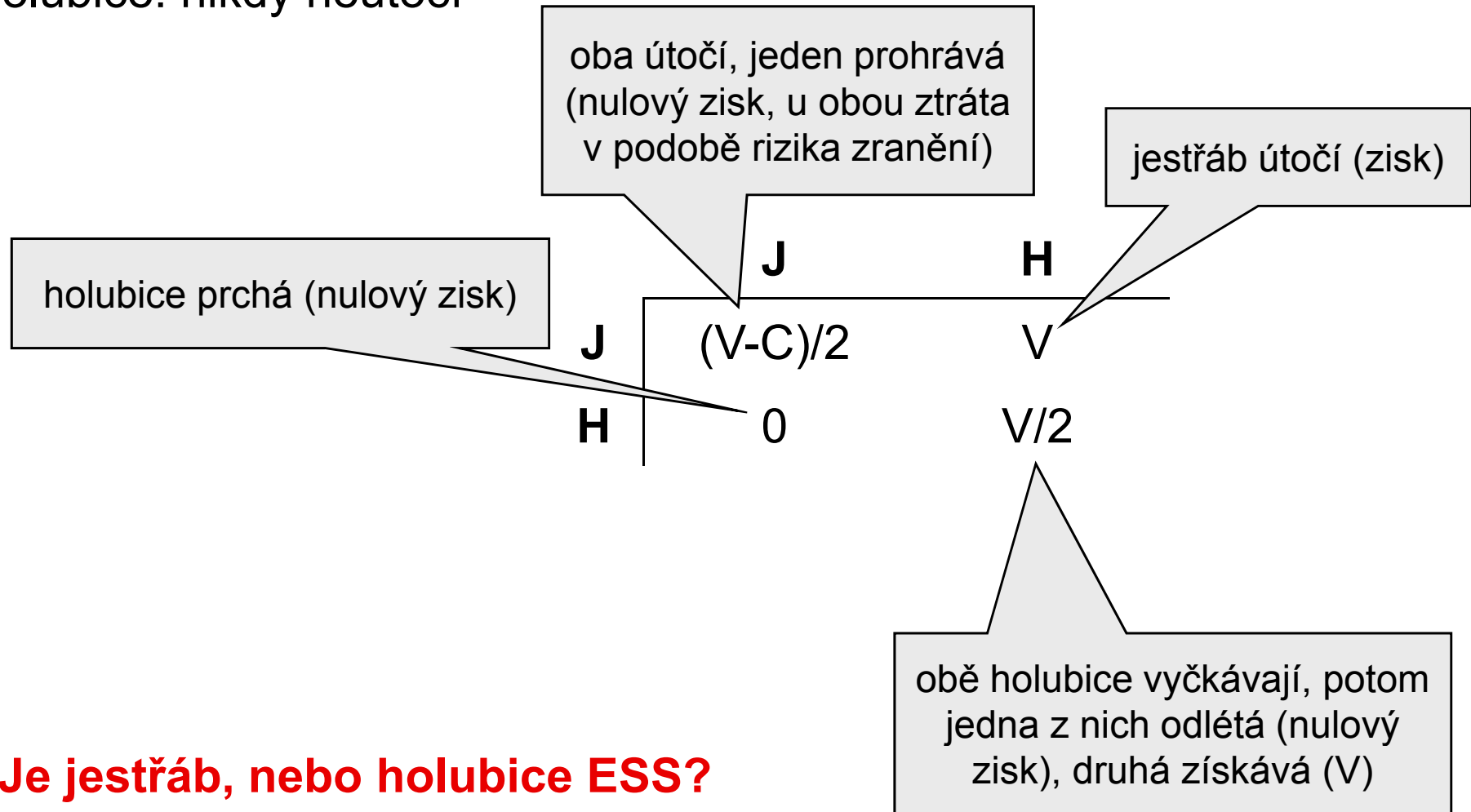
**Agresivita a ritualizace:**

- tradiční vysvětlení jako výhoda pro druh
- výhoda pro jedince?
- Proč samci nezabíjejí jiné samce?



## Model jestřába a holubice:

- strategie jestřáb: vždy útočí
- holubice: nikdy neútočí



**Je jestřáb, nebo holubice ESS?**

- $V = 1, C = 2$
- payoff matrix:

	J	H
J	-1/2	1
H	0	1/2

průměrný zisk J:  
 $(1 - 1/2)/2 = 1/4$

průměrný zisk H:  
 $(1/2 - 0)/2 = 1/4$

- **Závěr: ani jestřáb, ani holubice nejsou evolučně stabilní**  
 ⇒ **smíšená strategie** (v tomto případě  $H : J = 1 : 1$ )
- jestliže k interakci holubic přidáme u obou hráčů penalizaci  $-1/4$  za prodlení, bude průměrný zisk holubice  $(1/2 - 0 - 1/4)/2 = 1/8$   
 ⇒ strategie jestřába bude výhodnější a její frekvence v populaci poroste  
 → rovnováha smíšené strategie  $H : J = 1 : 2$
- skupinová selekce (populace holubic): funguje pouze v případě *vědomého chování* (kospirace) – pouze u lidí a pouze *teoreticky* (v praxi neplatí)

•  $\Rightarrow$  holubice není *nikdy* ESS ...

• ... a co jestřáb?

$\rightarrow$  pouze v případě, že  $V > C$

• např.  $V = 2, C = 1$

• payoff matrix:

	J	H
J	1/2	2
H	0	1

průměrný zisk J:  
 $(2 - 1/2)2 = 3/4$

průměrný zisk H:  
 $(1 - 0)/2 = 1/2$

• Př.: ploutvonožci:

- sice častá zranění, ale zisk vysoký (harémový systém  $\Rightarrow$  vítěz bere vše)
- proto se samcům vyplatí být agresivní
- někdy ale i alternativní strategie



## Podmíněné symetrické strategie:

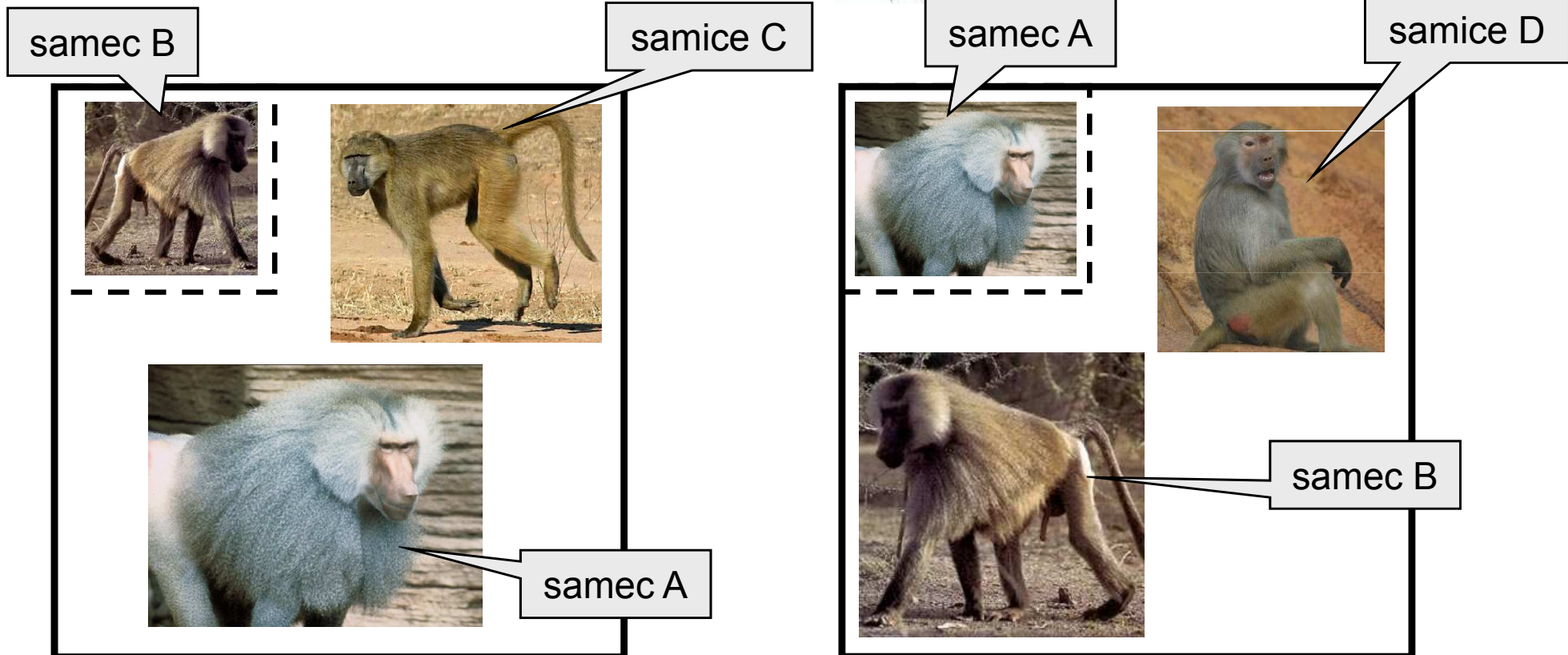
- **odvetník** (retaliator): začátek střetu = H, v případě útoku → odplata
  - setkáš-li se s holubicí, chovej se jako holubice, setkáš-li se s jestřábem, chovej se jako jestřáb
- **tyran** (bully): začátek střetu = J, při odvetě útěk
  - chovej se jako jestřáb, setkáš-li se s jestřábem, hraj holubici
- **odvetník-pokušitel** (prober-retaliator): odvetník, občas pokus o konflikt
- ESS se nejvíce blíží smíšená strategie odvetníka, pokušitele a holubice

**Závěr: nechovej se jako tyran, dobro oplácej dobrem, ale na agresivitu odpověz agresivitou!**



# Asymetrické modely:

- jeden protivník slabší nebo menší
- jeden protivník má méně co ztratit
- jeden z protivníků na místě dříve (princip pána hory)
  - strategie měšťák (burgeois): jsi-li doma, chovej se jako jestřáb, jsi-li vetřelec, uteč
  - obrana teritoria (pěvci, koljušky)



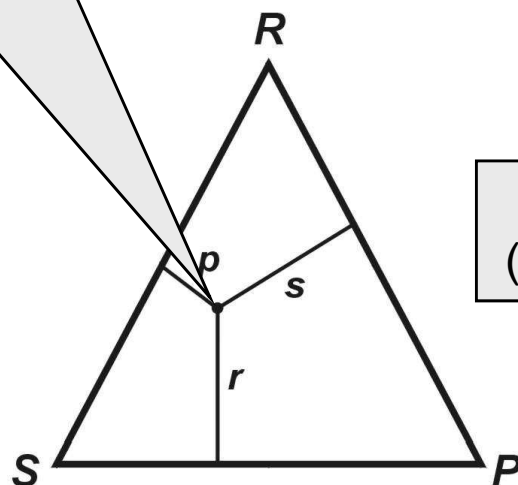
## Tři strategie:

- nemusí dojít k ustavení rovnováhy → cykly
- př. hra „kámen-nůžky-papír“:  
kámen rozbíjí nůžky, nůžky stříhají papír, papír balí kámen
- payoff matrix:

	kámen	nůžky	papír
kámen	$\varepsilon$	1	-1
nůžky	-1	$\varepsilon$	1
papír	1	-1	$\varepsilon$

$\varepsilon$  může být  
> 0, < 0  
nebo = 0

stav populace je dán  
průsečíkem úseček  $p$ ,  $r$ ,  
 $s$ , tj. platí, že součet  
frekvencí  $p + r + s = 1$

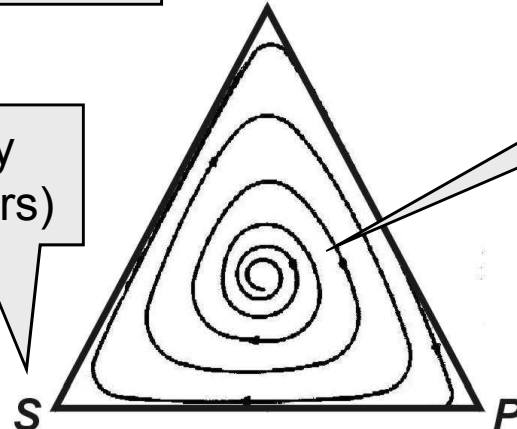


kámen  
(rock)

nůžky  
(scissors)

trajektorie  
průsečíku

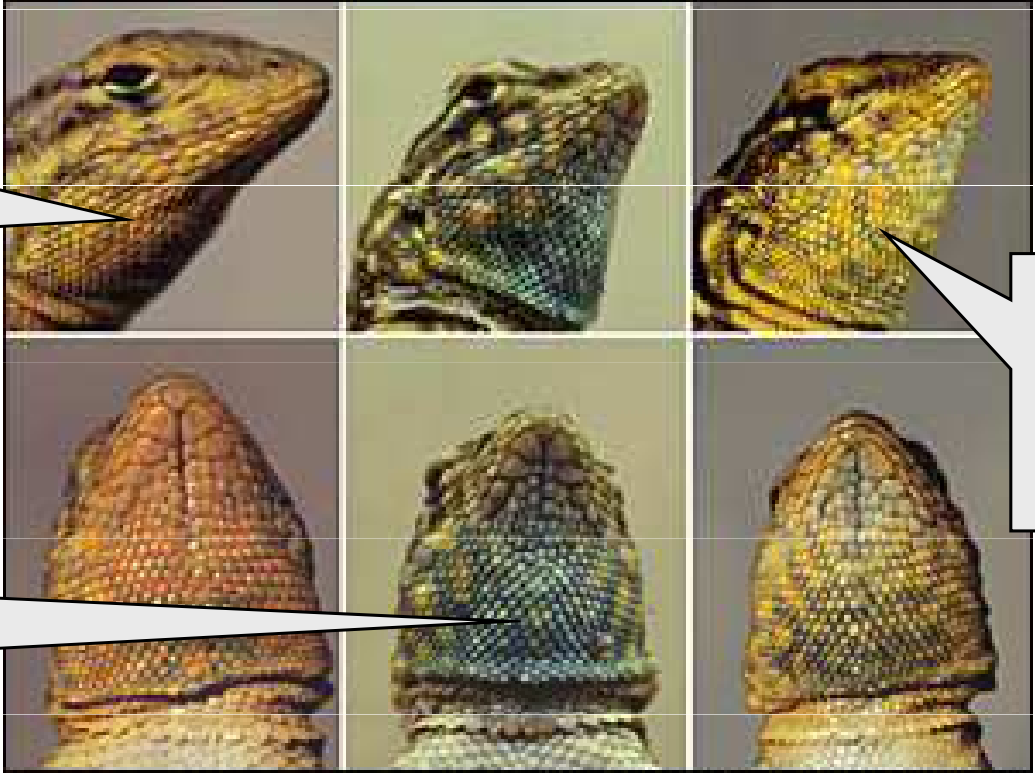
papír  
(paper)



## Tři strategie:

- Př. leguán *Uta stansburiana*:

- červené hrdlo: velké teritorium, několik samic
- žluté hrdlo: žádné teritorium, „kradení“ kopulací
- modré hrdlo: malé teritorium, jedna samice → méně samic, ale snazší obrana proti „zlodějům“
- ~ 10-leté cykly



oranžové hrdlo:  
velký, teritoriální,  
několik samic

modré hrdlo:  
teritoriální, jedna  
samice

žluté hrdlo:  
neteritoriální,  
napodobuje samice  
- kradení kopulací

# RECIPROČNÍ ALTRUIZMUS

- příbuzenský altruismus (kin selection)
- altruismus mezi nepříbuznými
- někdy altruismus pouze zdánlivý (výhoda pro „altruistu“, manipulace atd.)
- možné strategie vzájemné pomoci (např. vybírání parazitů):
  - **hlupák**: vždy pomáhá
  - **podvodník**: nepomáhá, zneužívá pomoc druhých
  - **zdráhavec**: pomáhá jen za jistých situací
- reciproční altruismus mezi druhy: **mutualismus**



# Vězňovo dilema:



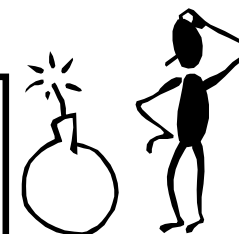
John Forbes Nash

- typ tzv. Nashovy rovnováhy (stav, kdy žádný z hráčů nemůže jednostranným krokem zlepšit svoji situaci)
- základní schéma hry:
- nevíme, co udělá druhý hráč



JÁ:

	S	Z
S	300	-100
Z	500	-10



**Závěr: když neznám krok spoluhráče,  
je lepší zradit**

**Robert Axelrod:** v 70. a 80. letech počítačový turnaj

- 14 programů = strategií + 1 náhodný (7 „zlých“ strategií)
- každá hra o 200 střetnutí proti ostatním i sobě
- 225 nezávislých her
- body na základě vězňova dilematu: 5, 3, 1, 0  
⇒ min. 0, max. 15 000 bodů
- vítězem strategie **Tit for Tat (půjčka za oplátku)**:  
v prvním střetnutí spolupráce, v dalších kopírování kroku předchozího soupeře
- dodatečně **Tit for Two Tats** (dvojitá půjčka za oplátku; J. Maynard Smith):  
první dva kroky spolupráce, potom normální Tit for Tat → kdyby byla  
v původním turnaji nasazena, zvítězila by



Robert Axelrod

## R. Axelrod – 2. turnaj:

- 62 + 1 strategie, jen 15 „dobrých“
- výsledkem opět Tit for Tat
- Proč nezvítězila Tit for Two Tats?

## 3. turnaj:

- stejné strategie jako ve 2. turnaji
- místo bodů zvyšování/snižování počtu kopií programu (simulace evoluce)
- vždy výhra „hodných“ strategií, v 5 ze 6 her Tit for Tat

**Pozor! Tit for Tat není ESS! (možná koexistence dalších strategií, např. Tit for Two Tats)**

Šance „hodných“ strategií závisí na přítomnosti určité kritické četnosti

- náhodný posun frekvencí
- příbuzenství
- viskozita

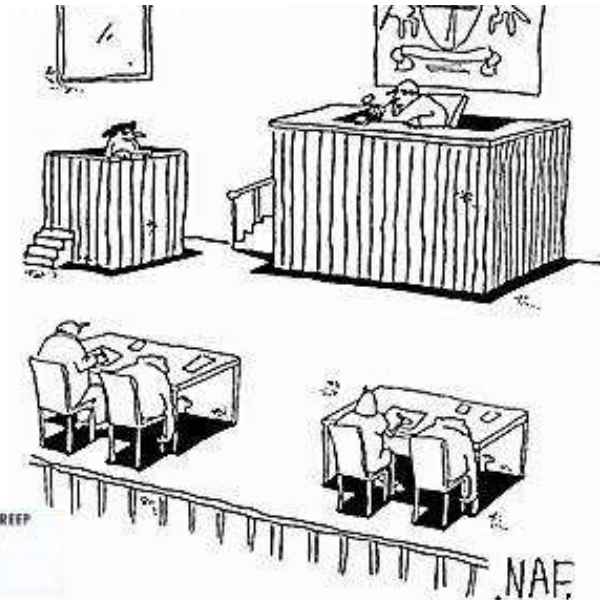
Počítačové simulace i samotná existence altruismu v přírodě se zdají být v rozporu se závěry vězňova dilematu i s psychologickou praxí

## Hra s nenulovým součtem

- hra s nulovým součtem:
  - např. hry (ale ne vždy – Premier League 1977)
- hra s nenulovým součtem:
  - rozvod
  - upír obecný (*Desmodus rotundus*)



*Desmodus rotundus*



DUSTIN HOFFMAN • MERYL STREEP

**Kramer  
vs.  
Kramer**

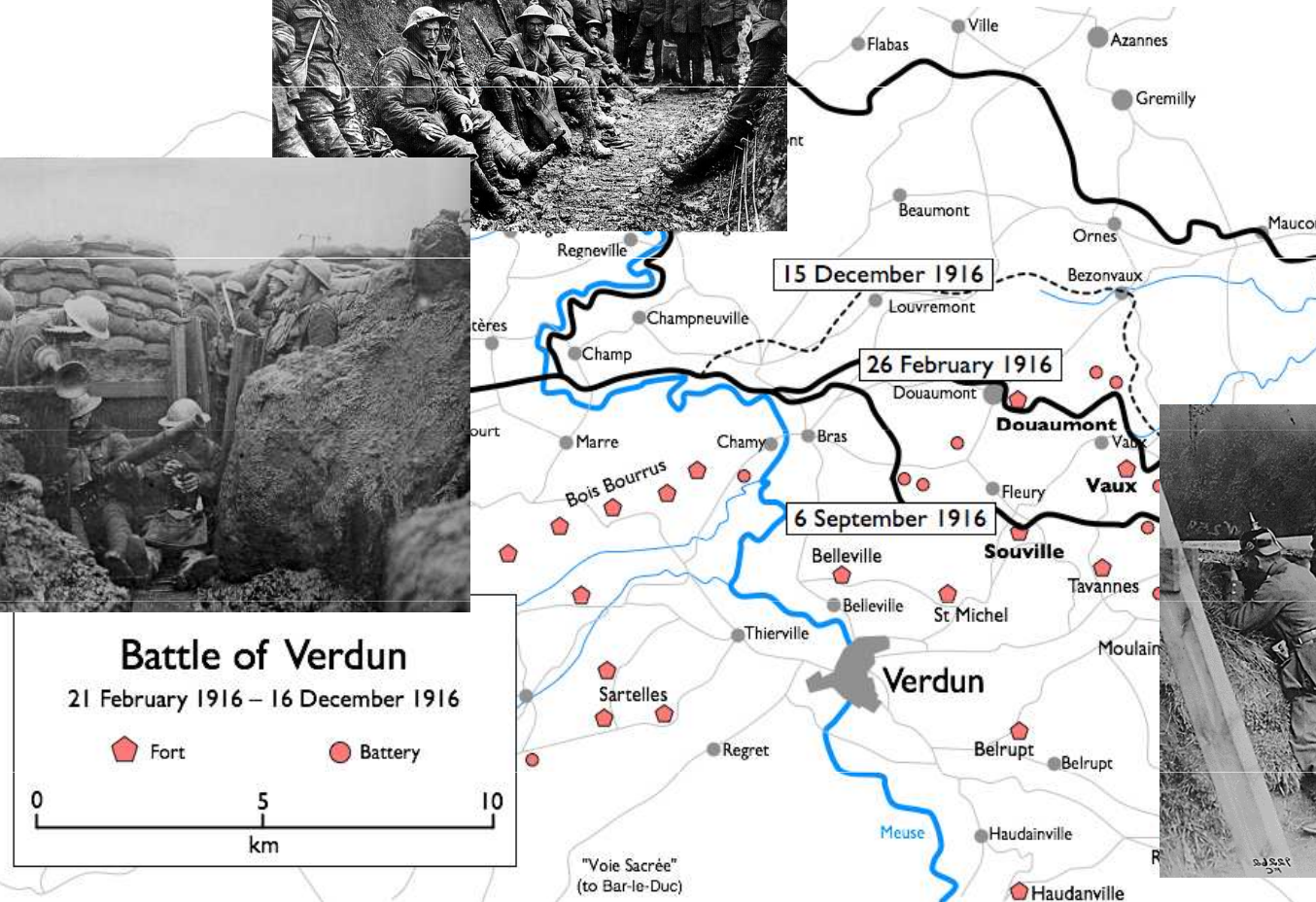
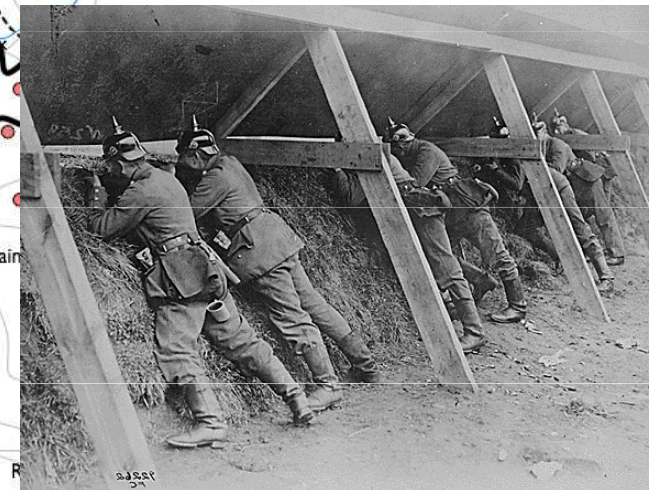
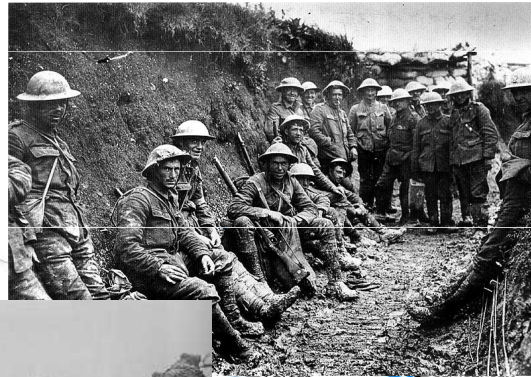


"I've considered all the evidence and I'm awarding custody of Tarzan to the female ape."



# Časový rámeec

- konec hry neznáme ⇒ spolupráce
- konec hry známe ⇒ zrada
- Př.: 1. světová válka – strategie „žít a nechat žít“



## Battle of Verdun

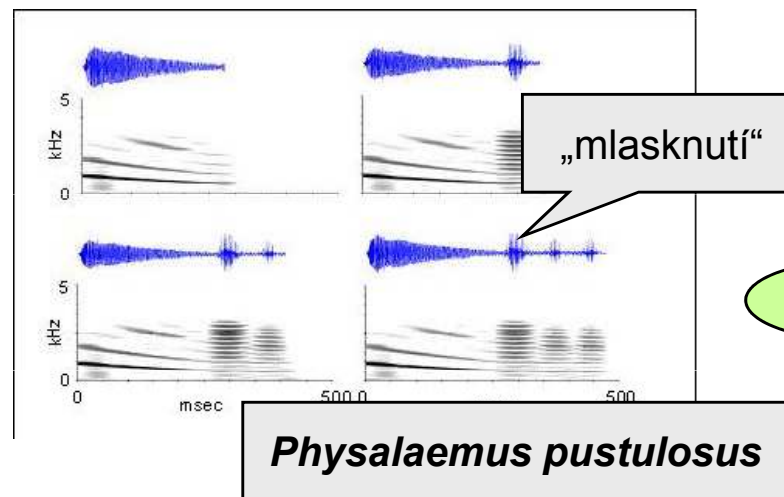
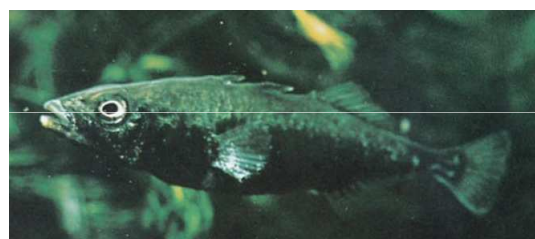
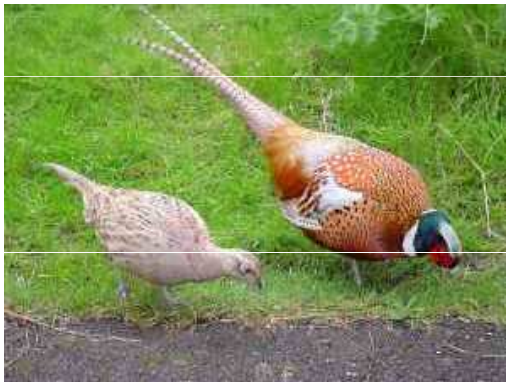
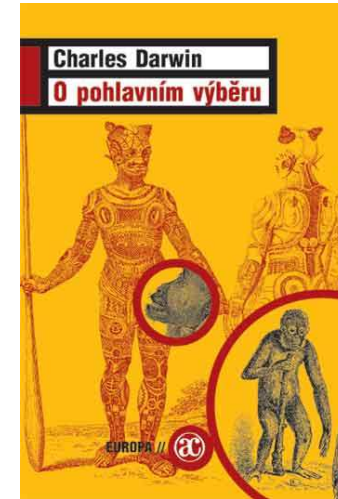
21 February 1916 – 16 December 1916

Fort Battery

0 5 10  
km

# POHLAVNÍ VÝBĚR (sexual selection)

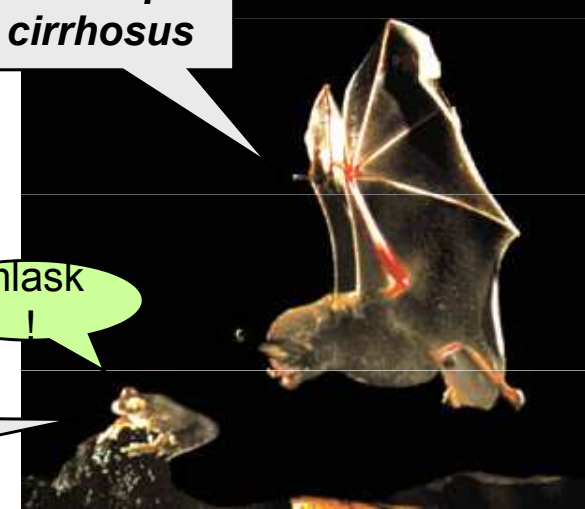
- Proč jsou samci většinou tak nápadní?
- zdánlivě v rozporu s přírodním výběrem
- Darwin (1871): pohlavní výběr



*Trachops cirrhosus*

mlask

*Physalaemus pustulosus*



- Pohlavní rozmnožování → kooperace, ale i konflikt mezi jedinci stejného pohlaví i jedinci opačného pohlaví

• **Jestliže jsou pohlavní partneři nepříbuzní, žádný z nich nemá zájem na přežití nebo reprodukčním úspěchu toho druhého!!**

- Primární příčinou pohlavního výběru jsou rozdílné rodičovské investice:  
levné spermie × nákladná vajíčka



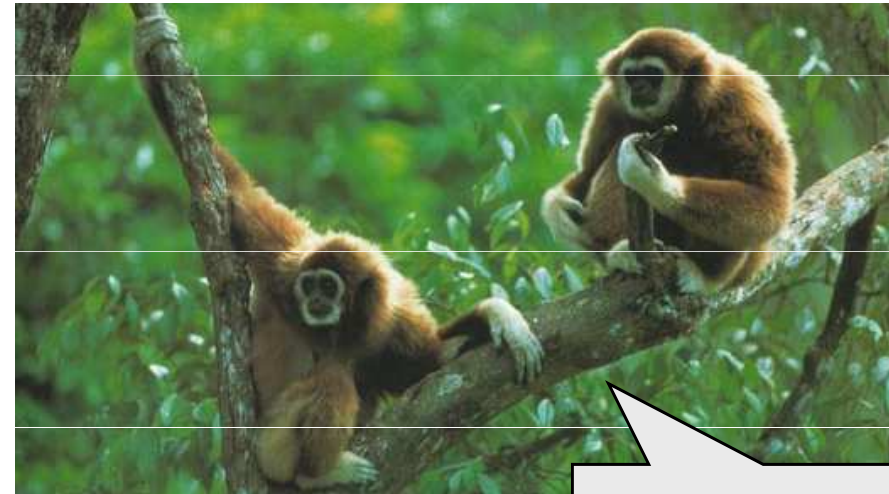
- operační poměr pohlaví = počet samců a samic, kteří se rozmnožují → vychýlený ve prospěch samců, protože samci kopulují častěji  
⇒ pro samce limitujícím faktorem počet samic, pro samice počet vajíček nebo mláďat ⇒ **konflikt reprodukčních zájmů** (R. Trivers 1972)
- rozpětí rozmnožovací úspěšnosti u samců téměř vždy vyšší než u samic
- Závěr: mezi pohlavími rozdíly v rozmnožovacím chování:  
**samci jsou kompetitivní**  
**samice jsou vybíravé**

Síla pohlavního výběru není u všech druhů stejná:

- polygamní druhy: silná selekce, výrazný **pohlavní dimorfismus**
- monogamní druhy: slabá selekce, nevýrazný dimorfismus

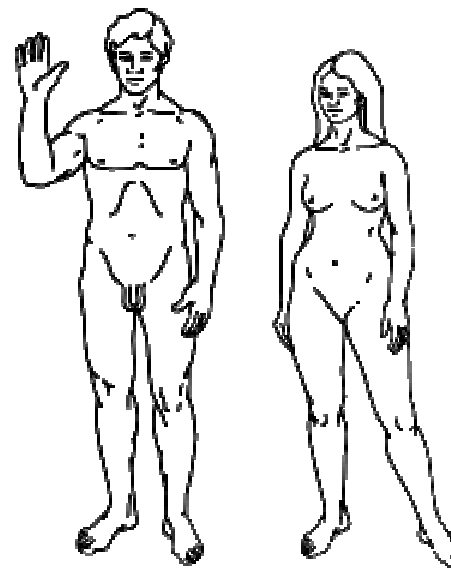


gorila: polygamní



gibon: monogamní

... a člověk?

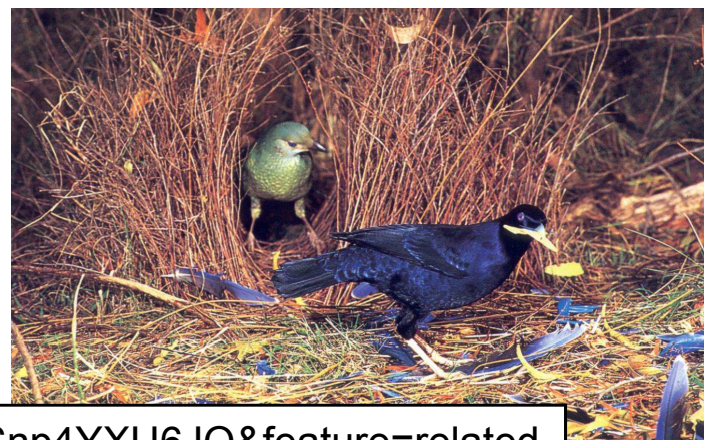
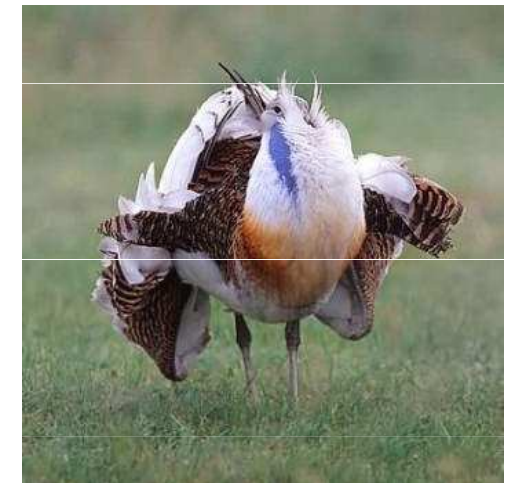
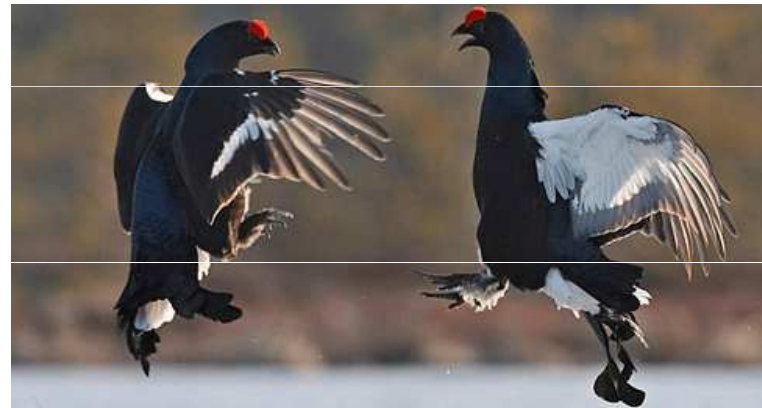


# Samci kompetují – přímo ...

- **přímý souboj**

- **předvádění**

- např. tok
- hromadný tok (lekking)
- „tance“ pipulek atd.



<http://www.youtube.com/watch?v=ySnp4YXU6JQ&feature=related>

## Alternativní strategie:

- leguán mořský: rychlý přenos zásoby spermatu během krátké kopulace subordinovaných samců
- neteritoriální samci – „kradení“ kopulací („sneakers“): leguán *Uta stansburiana*, lososi, slunečnice, cichlidy, hořavka duhová
- často napodobování samic (menší velikost, zbarvení): cichlidy, lososi

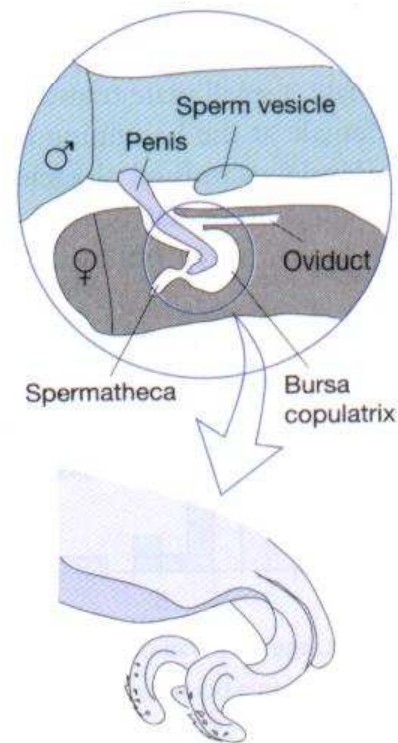
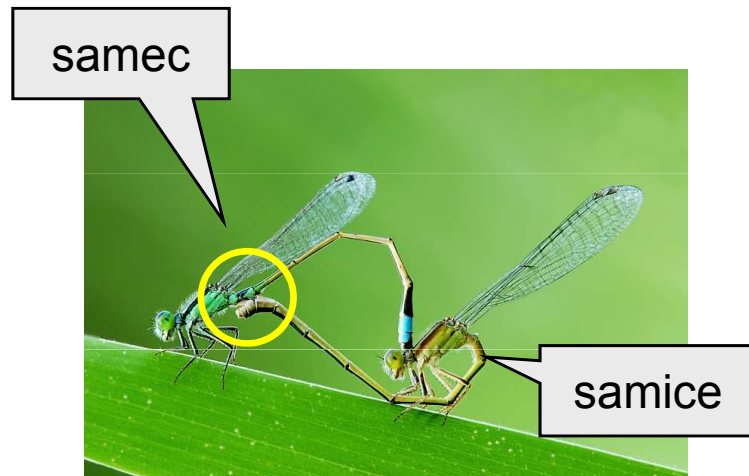


- **důsledky existence neteritoriálních samců:**
  - pro teritoriální (dominantní) samce negativní
  - pro samice negativní (snížení fitness potomstva), ambivalentní, ale i pozitivní (zvýšení počtu oplozených vajíček, zvýšení variability potomstva, zvýšení genetické kompatibility)

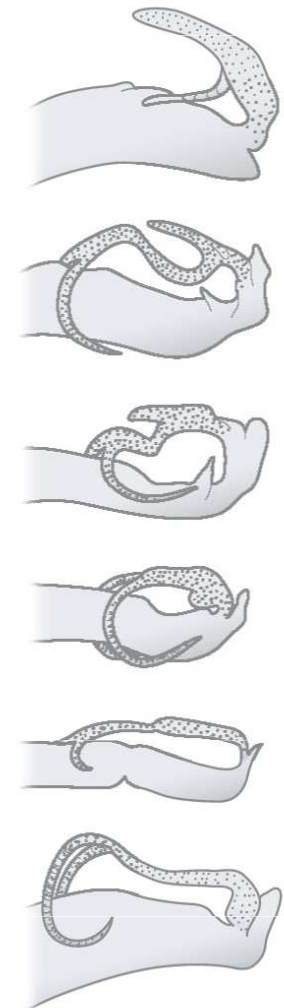
## ... i nepřímo

- **zamezení oplodnění jiným samcem**

- hlídání samice
- kopulační zátky (hlodavci)
- zalamování kopulačního orgánu v traktu samice (pavouci)
- chemické repelenty ve spermatu (*Drosophila*, hadi)
- prodloužené spojení po kopulaci (psovitě šelmy)
- odstranění spermatu předchůdce



motýlice rodu *Argia*:

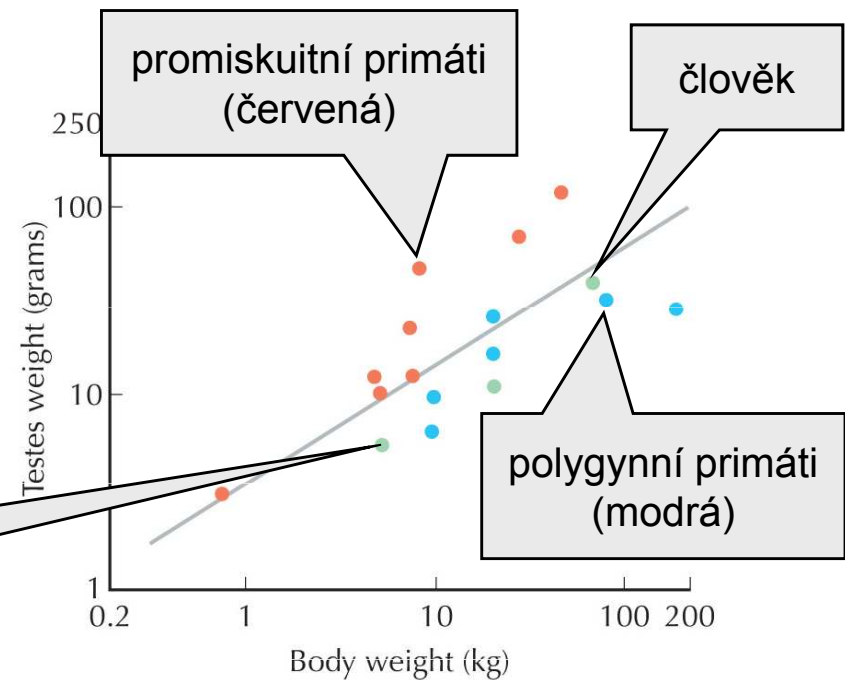


## ... i nepřímo

- **kompetice spermií**

- delší kopulace
- větší ejakulát → větší testes:  
šimpanz > člověk > gorila > gibbon

monogamní primáti  
(zelená)



- **infanticida**

- zabíjení mláďat: kočkovité šelmy (lev, kočka domácí)



- hlodavci: **efekt Bruceové** = abort vyvolaný pachem cizího dominantního samce – i když prospěch samce je jasný, jde o strategii samice, která se tím brání pravděpodobné budoucí infanticidě (zbytečná investice)



# Samice si vybírají ...

## ... ale na základě čeho?

### 1. přímý užitek

- samčí péče o potomstvo:
  - větší teritorium (⇒ více zdrojů)
  - přinášení potravy
  - stavba hnízda

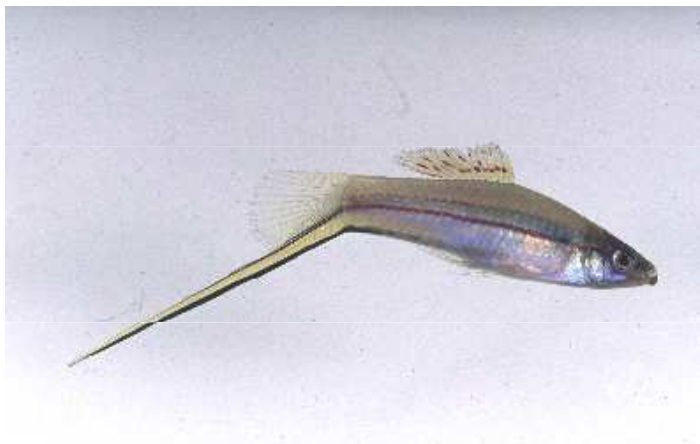
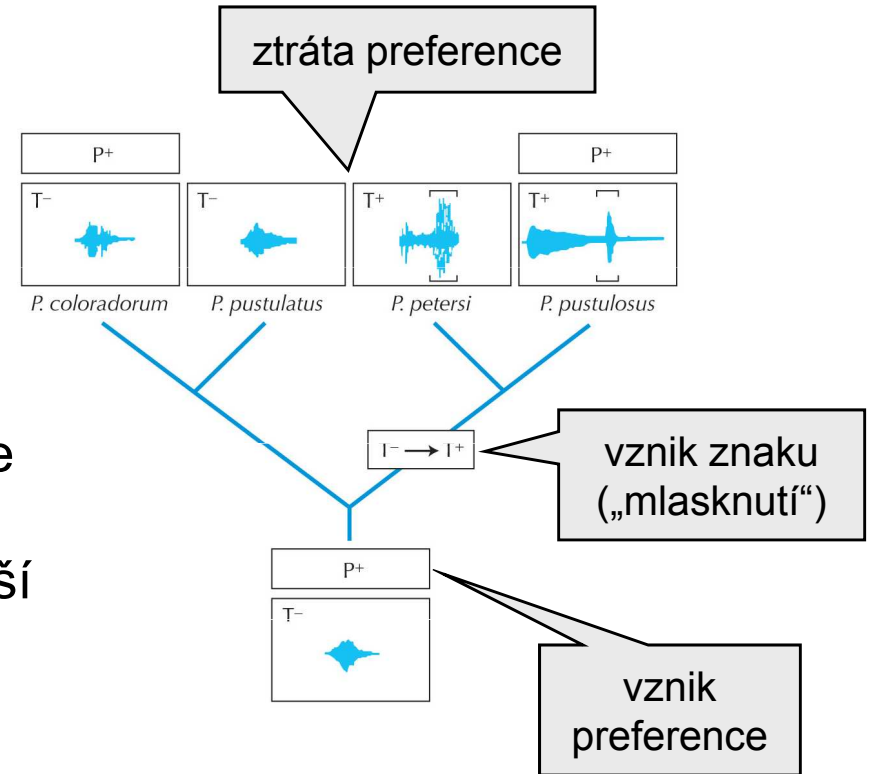


- Jak si zajistit péči o potomstvo ze strany samce?
  - oddalování kopulace – „the Concord fallacy“ („temelínský princip“)
  - 3 možné samčí strategie:
    - „tatík“ – zůstává se samicí
    - „není ta, bude jiná“ – odlétá před kopulací, hledání permissivnější samice
    - „frajer“ – po kopulaci odlétá
  - častá modifikace rodinné idyly – **partnerská nevěra**

## 2. senzorká úchylka (sensory bias)

= existence preference před vznikem samčího znaku

- např. větší odezva na nadnormální podněty
- např. některé mečovky rodu *Xiphophorus*: samice „nemečových“ druhů preferují samce s „mečem“
- např. preference samic rodu *Priapella* silnější než u samic vlastního druhu



*Xiphophorus helleri*



*Priapella intermedia*

### 3. nepřímý užitek

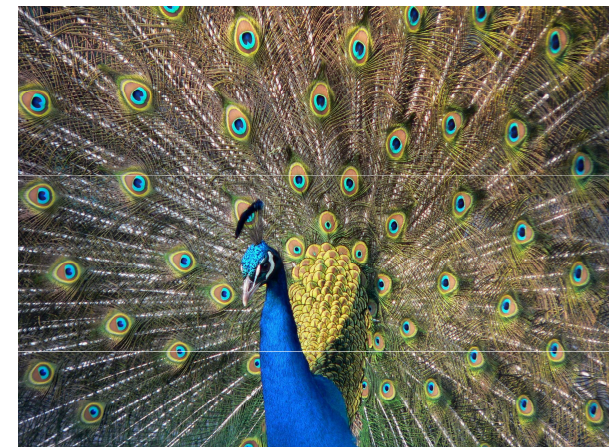
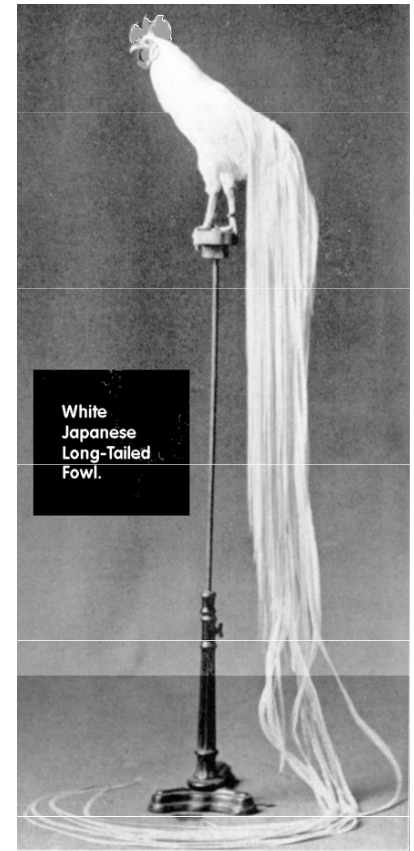
- samčí příspěvek = pouze geny

- **hypotéza „sexy synů“:**

- R. A. Fisher (1915, 1930):

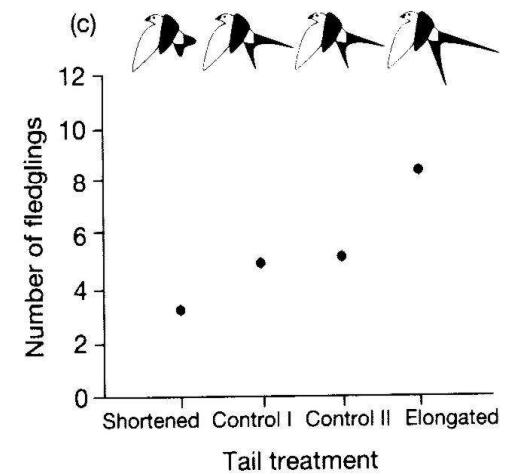
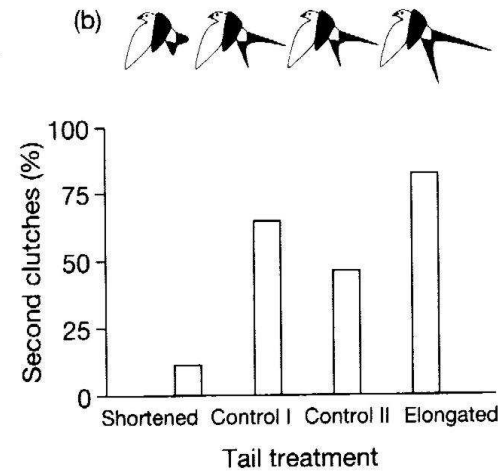
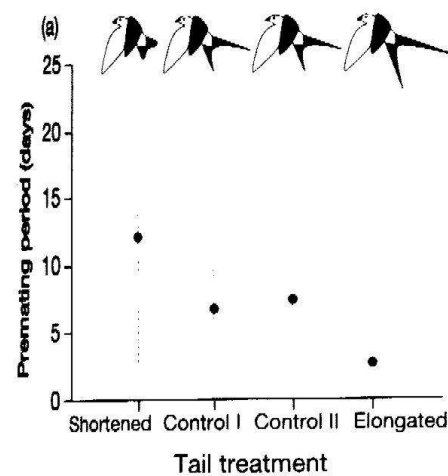
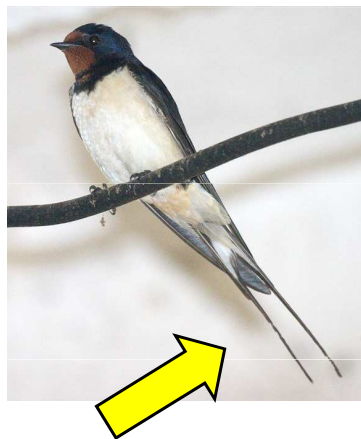
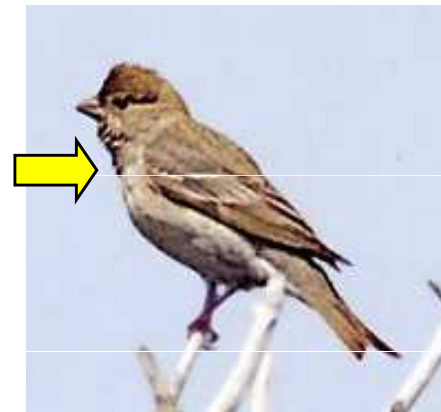
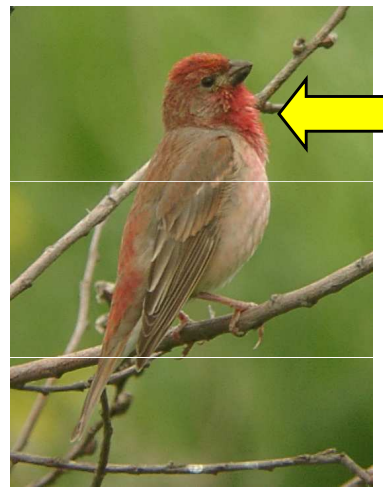
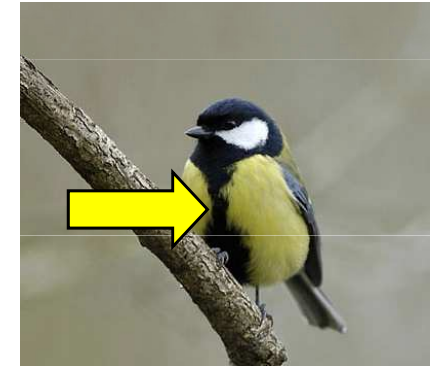
- **pádící pohlavní výběr (runaway sexual selection)**

- samčí znak nemusí přinášet jedinci výhodu, ale je z nějakého důvodu samicemi preferován  
⇒ je výhodné mít potomky s tímto samcem (synové sexuálně přitažliví pro ostatní samice)
  - silná vazba mezi genem pro samičí preferenci a genem pro samčí znak
  - „efekt sněhové koule“ – překotný („pádící“) proces ⇒ vznik extravagantních struktur
  - tento proces se zastaví ve stavu rovnováhy mezi pádící selekcí a normální selekcí ze strany prostředí



• **hypotéza „dobrých genů“:**

- preferovaný znak naznačuje vysokou genetickou kvalitu potomstva
- Př.: koljuška tříostná, sýkora koňadra, hýl rudý, vlaštovka obecná

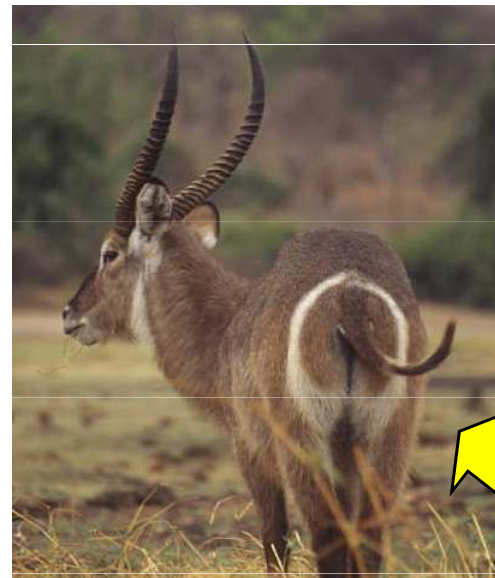
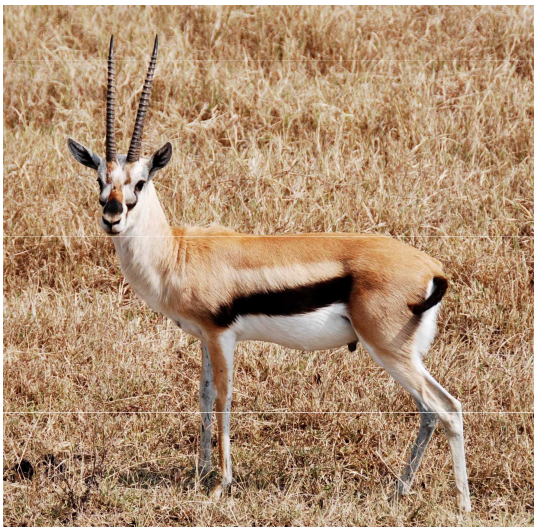
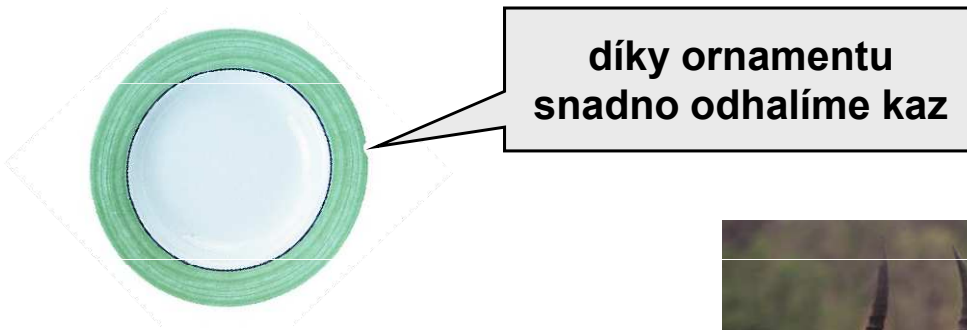


• **handicapový model:**  
Amotz Zahavi (1975)

- indikace vysoké životaschopnosti navzdory handicapu
- handicap nutný, aby informace byla spolehlivá, tj. aby samec nemohl „lhát“
- pestré zbarvení, složitá ornamentace, prokrvené struktury, toxická podstata chemických signálů atd.



Amotz Zahavi



**voduška jelenovitá**  
(*Kobus ellipsiprymnus*)



**timálie šedá**  
(*Turdoides squamiceps*)

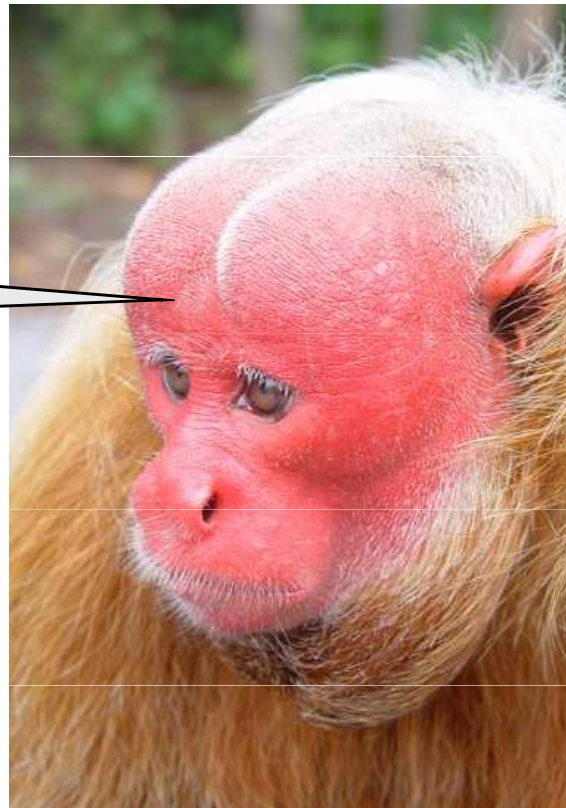
- **handicapový model – vliv parazitace**  
W. Hamilton a Marlene Zuk (1982):

- indikace zdravotního stavu, tj. schopnosti vypořádat se s parazity a patogeny
- zvířata se „špatnými geny“ nemohou účinně bojovat proti infekci
- pohlavní výběr bude zvýhodňovat znaky, které špatný stav lépe odhalí
- hypotéza: samci více parazitovaných druhů budou obecně pestřejší  
→ některé druhy pěvců



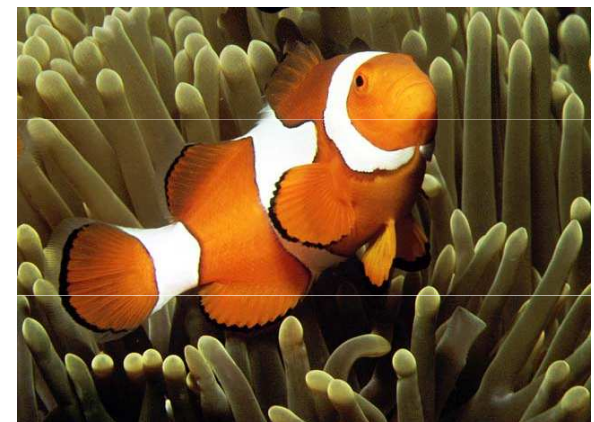
- Př.: uakari červený

u jedinců s malárií  
nažloutlá barva



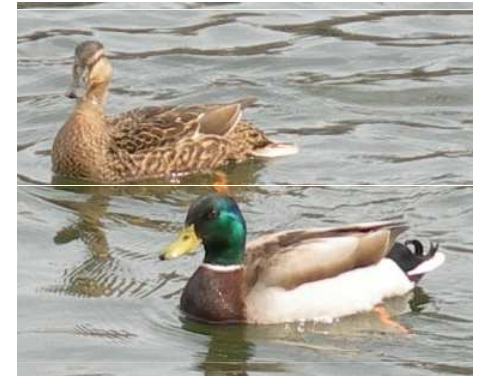
- MHC geny:

- proti inbreedingu
- zvýšení variability → komplementární, nebo kompatibilní geny?



## Mimopárové fertilizace (extra-pair fertilizations, EPF)

- samci: zvýšení počtu oplozených samic
- samice: zvýšení kvality potomstva pářením se samcem s lepšími geny než partner  $\Rightarrow$  zvýšení fitness potomstva
- Př.: rákosník velký: šířka zpěvního repertoáru korelována s fitness  $\rightarrow$  u všech pozorovaných EPF měli biologičtí otcové širší repertoár zpěvu než partner  $\Rightarrow$  nepřímý prospěch samice v podobě vyšší fitness potomků



**rákosník velký**  
(*Acrocephalus arundinaceus*)

