

KONFLIKT A KOOPERACE II.

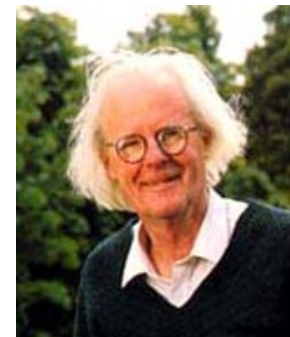


AGRESIVITA A ALTRUISMUS

- 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, pomnutí 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
- 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:

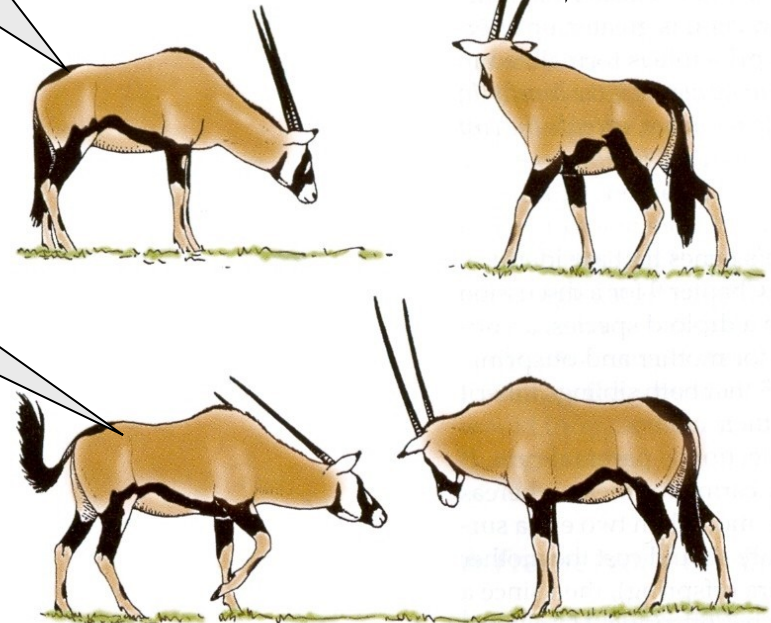
- tradiční vysvětlení ritualizace jako výhoda pro druh
- výhoda pro jedince?

Proč samci nezabíjejí jiné samce?

podřízený samec

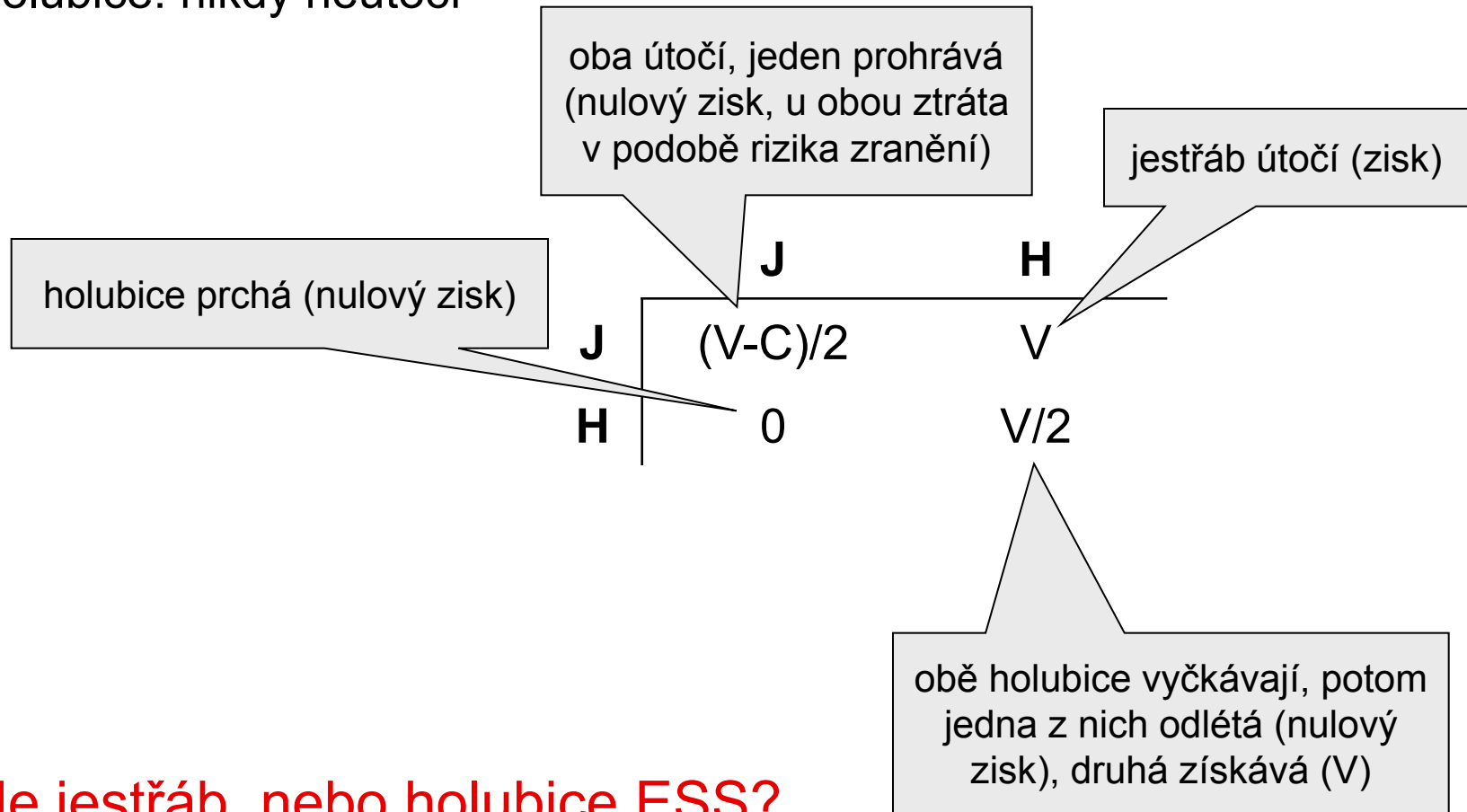
dominantní samec

zesílený výraz podřízenosti



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



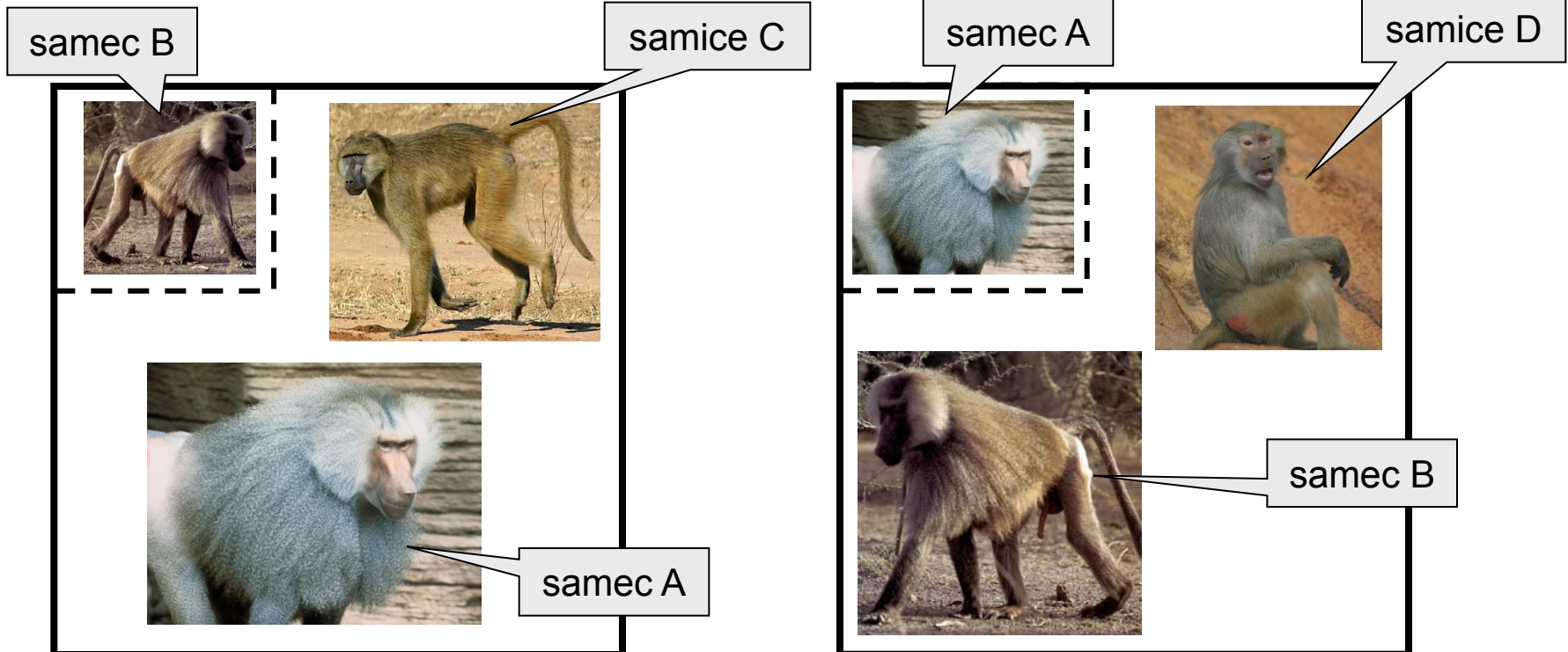
Podmíněné symetrické strategie:

- **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
 - např. obrana teritoria (pěvci, koljušky)



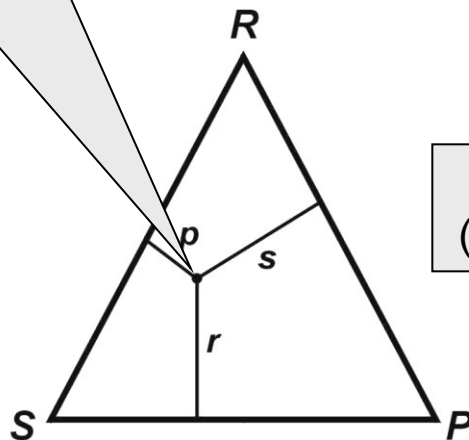
Tři strategie:

- 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	ε	1	-1
nůžky	-1	ε	1
papír	1	-1	ε

ε může být
> 0, < 0
nebo = 0

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

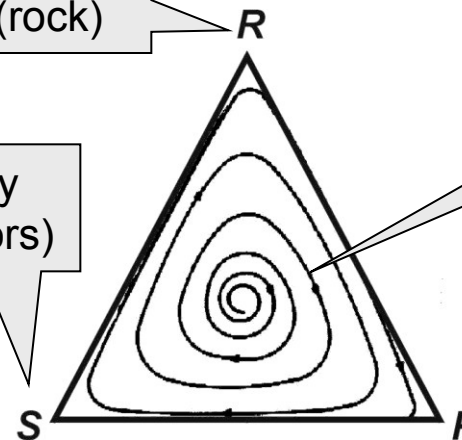


kámen
(rock)

nůžky
(scissors)

trajektorie
průsečíku

papír
(paper)



Tři strategie:

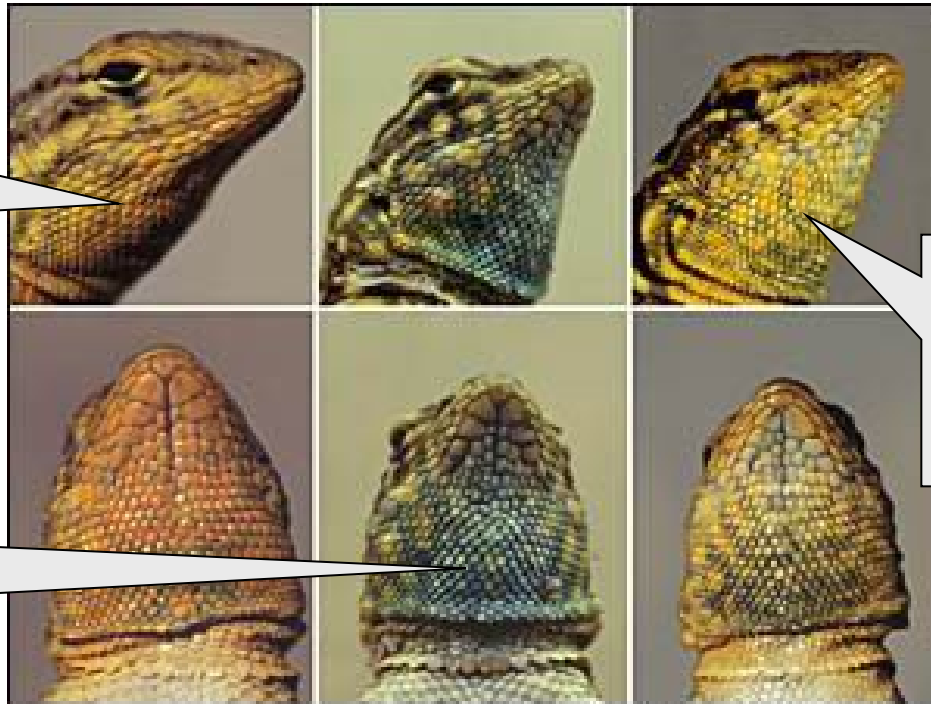
- Př. leguán *Uta stansburiana*:

- 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**

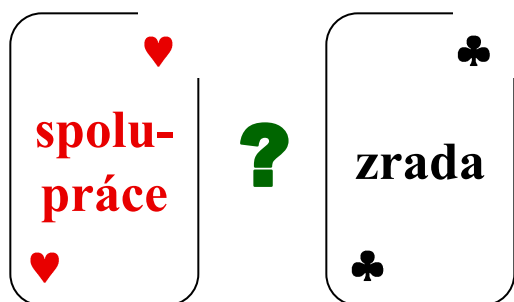


Vězňovo dilema:

- typ tzv. Nashovy rovnováhy (stav, kdy žádný z hráčů nemůže jednostranným krokem zlepšit svoji situaci)

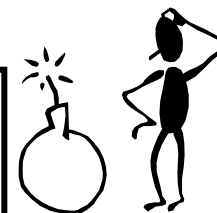
- základní schéma hry:
- nevíme, co udělá druhý hráč

John Forbes Nash



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 střetnutích proti ostatním i sobě
- 225 nezávislých her
- body na základě věžňova 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 věžňova dilematu i s psychologickou praxí

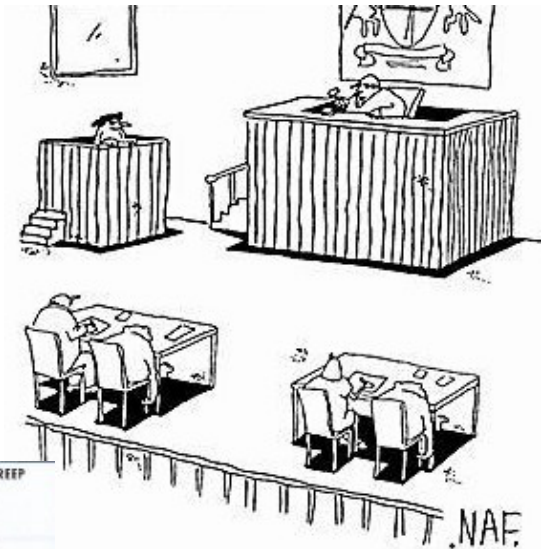
Hra s nenulovým součtem

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



© Jim Clare / r

Desmodus rotundus



DUSTIN HOFFMAN • MERYL STREEP

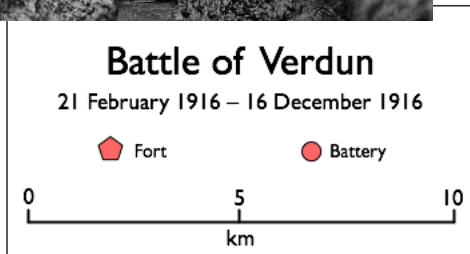
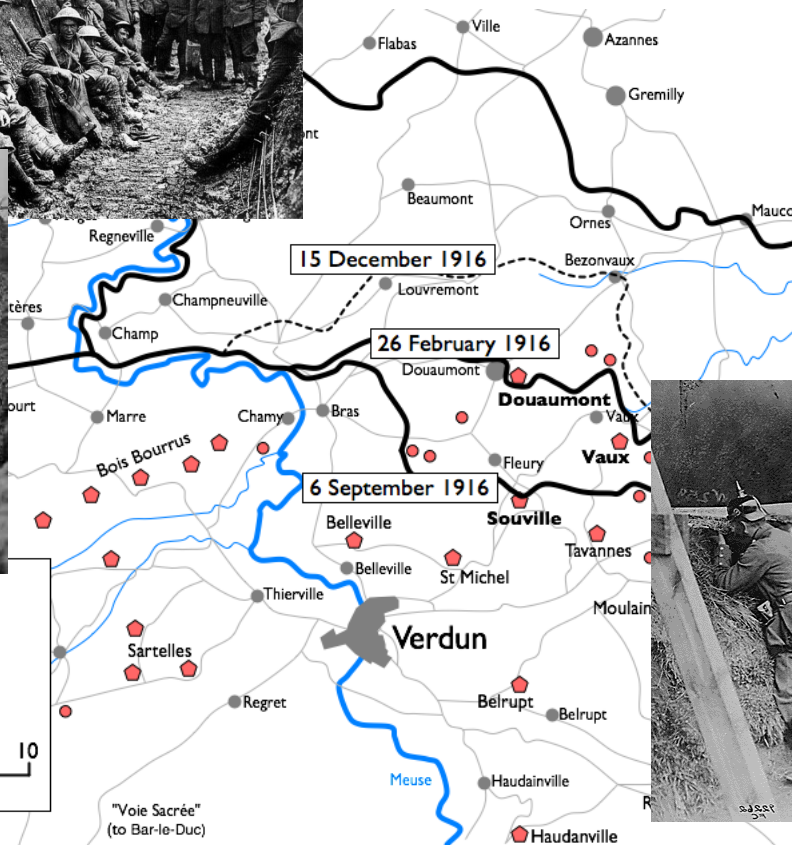
Kramer vs. Kramer



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

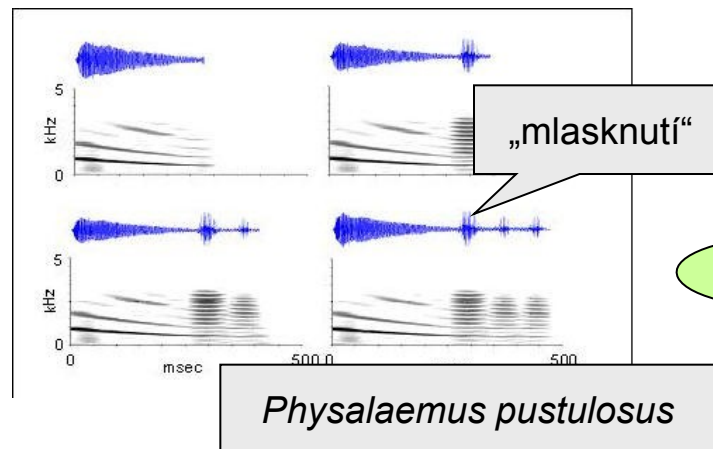
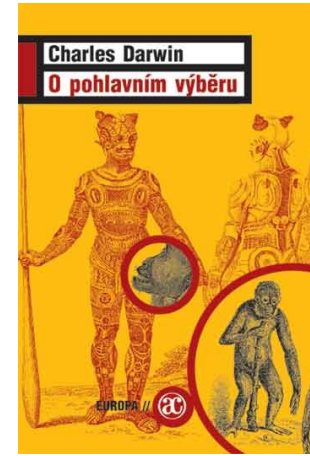
Časový rámec

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



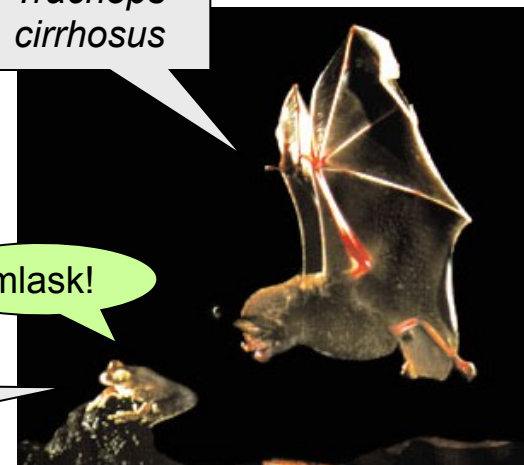
POHLAVNÍ VÝBĚR (sexual selection)

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



Trachops cirrhosus

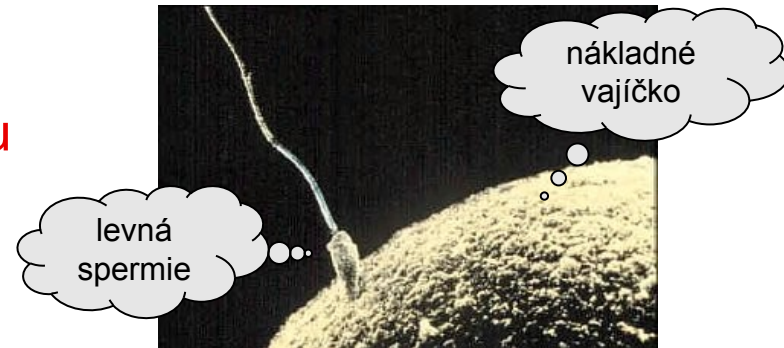
mlask!



- 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

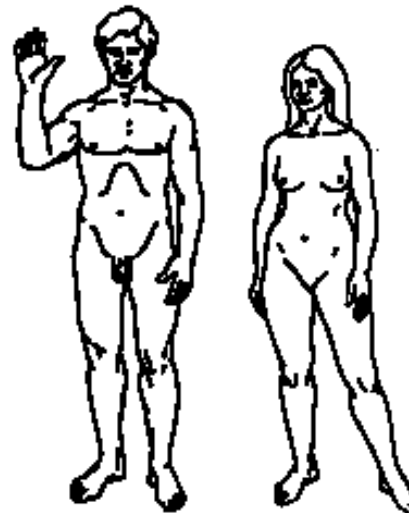


gorila: polygamní



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



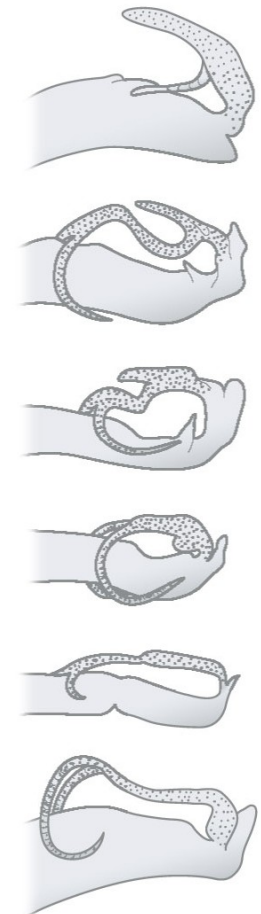
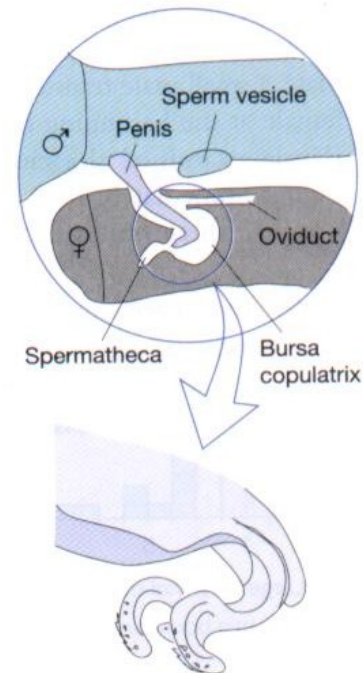
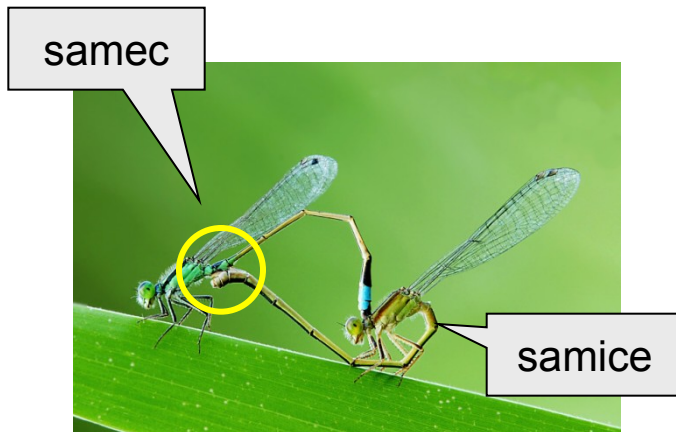
- **důsledky existence neteritoriálních samců:**
 - pro teritoriální (dominantní) samce negativní
 - pro samice negativní (snížení fitness potomstva), ambivalentní, ale i pozitivní (zvýšení počtu oplozených vajíček, zvýšení variability potomstva, zvýšení genetické kompatibility)

... 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 (psovité šelmy)
- odstranění spermatu předchůdce

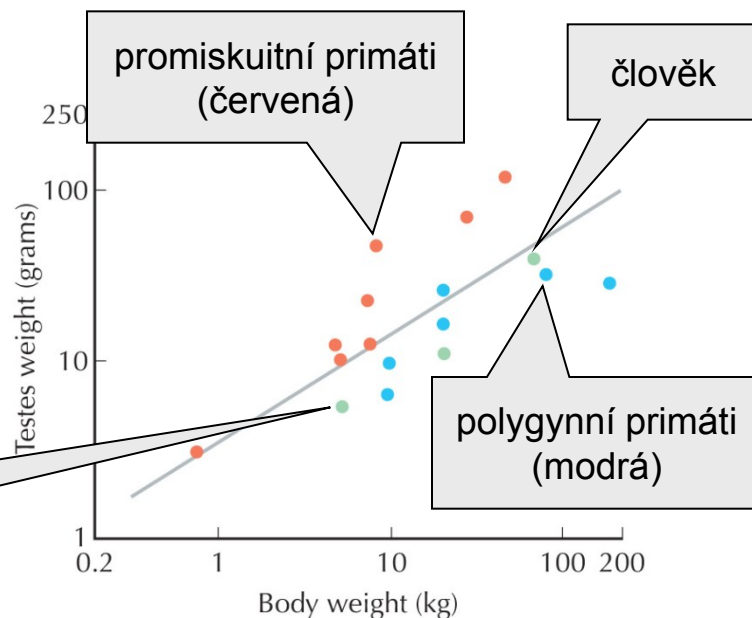
motýlice rodu *Argia*:



... i nepřímo

• kompetice spermií

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



• 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

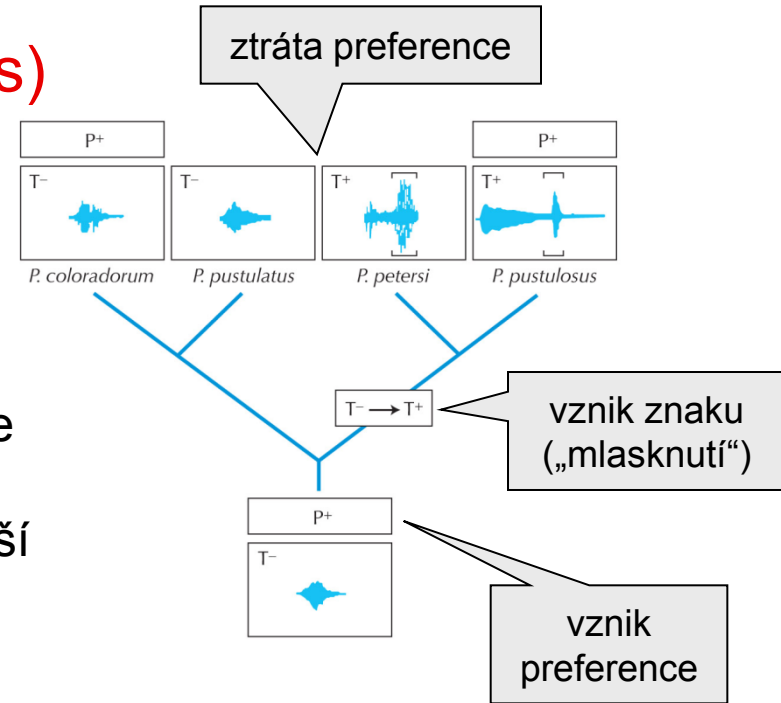


- Jak si zajistit péči o potomstvo ze strany samce?
 - oddalování kopulace – „the Concord fallacy“ (u nás = „temelínský princip“)
 - 3 možné samčí strategie:
 - „tatík“ – zůstává se samicí
 - „není ta, bude jiná“ – odlétá před kopulací, hledání permissivnější samice
 - „frajer“ – po kopulaci odlétá
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



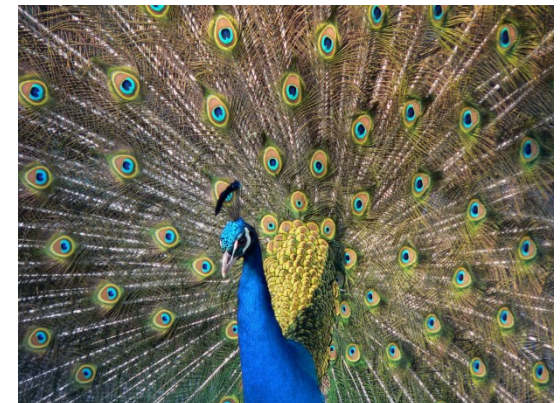
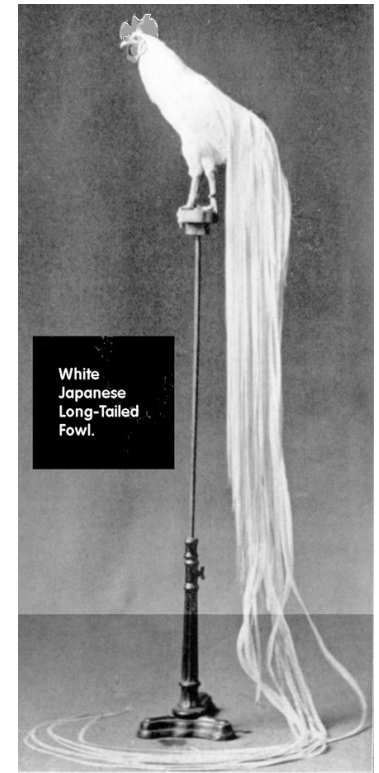
Priapella intermedia

3. nepřímý užitek

- samčí příspěvek = pouze geny

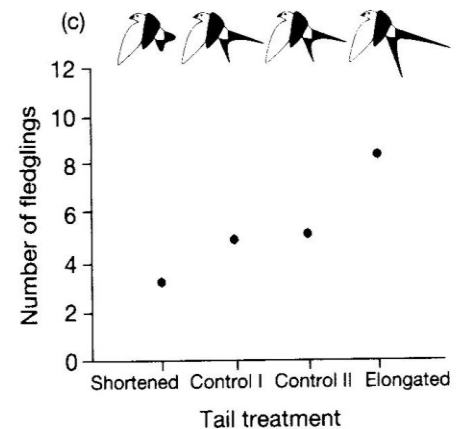
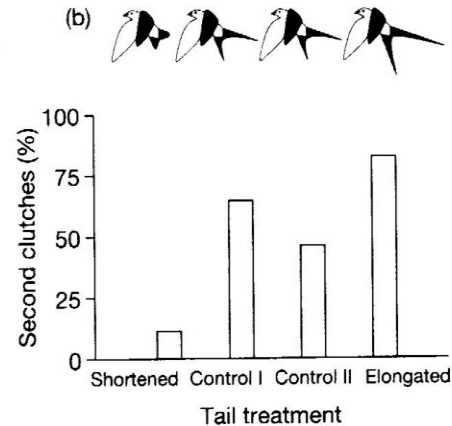
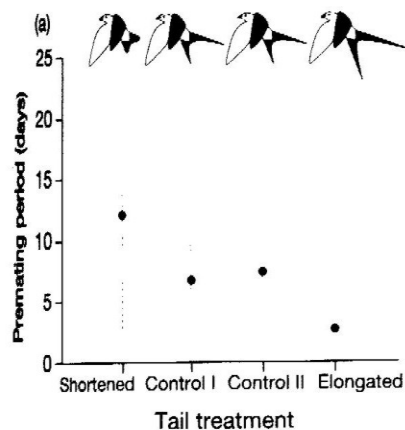
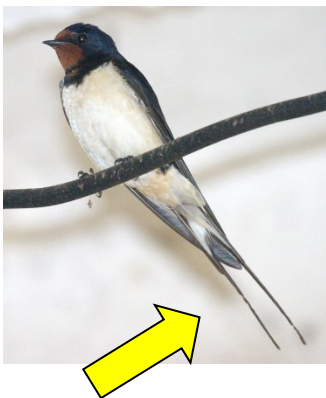
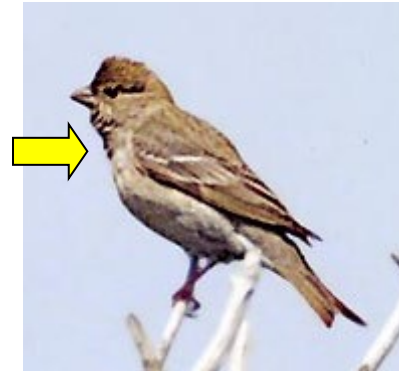
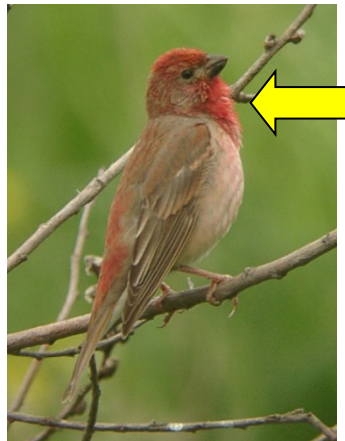
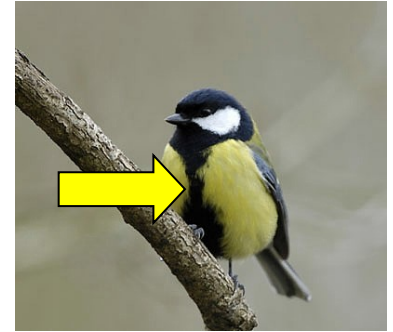
- **hypotéza „sexy synů“: R. A. Fisher (1915, 1930):
pádící pohlavní výběr (runaway sexual selection)**

- 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



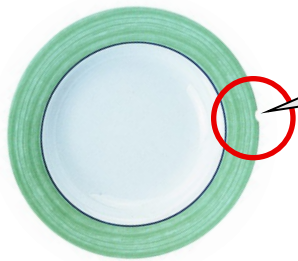
• hypotéza „dobrých genů“:

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

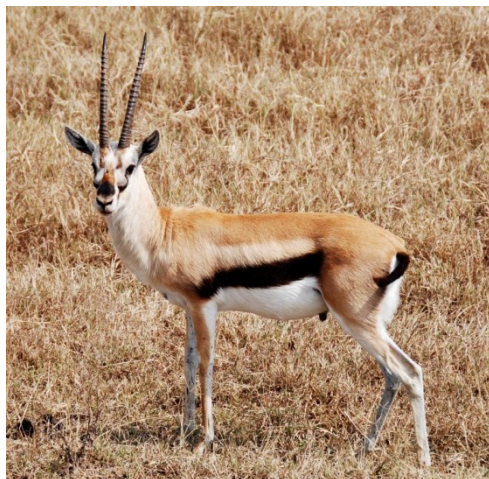


• **handicapový model:**
Amotz Zahavi (1975)

- 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.



díky ornamentu snadno odhalíme kaz



voduška jelenovitá
(*Kobus ellipsiprymnus*)



Amotz Zahavi



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



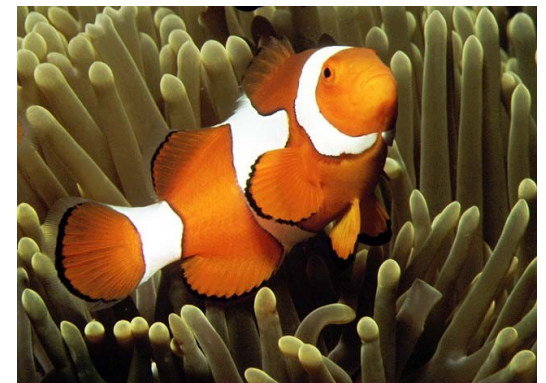
• Př.: uakari červený

u jedinců s malárií
nažloutlá barva



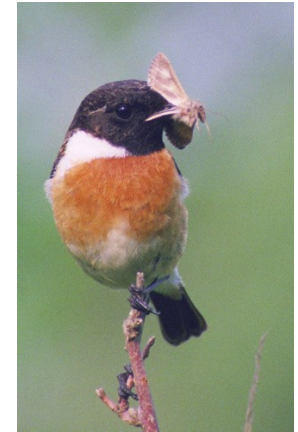
• MHC geny:

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



Mimopárové fertilizace (extra-pair copulations, EPC; e-p fertilizations, EPF)

- samci: zvýšení počtu oplozených samic
- samice: zvýšení kvality potomstva pářením se samcem s lepšími geny než partner \Rightarrow zvýšení fitness potomstva
- Příklad: 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*)

