

KONFLIKT A KOOPERACE II.



AGRESIVITA A ALTRUIZMUS

přírodní teologie: příroda jemně vyladěna, aby plnila určitou funkci, znaky dokonale adaptovány Stvořitelem (srv. „argument from design“)

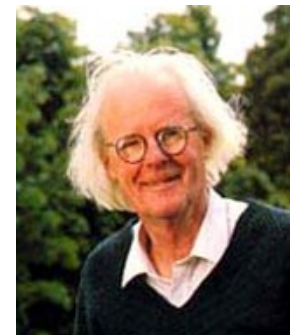
× znaky často suboptimální (srv. inverzní oko, hrtanový nerv)

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, pomínutí 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

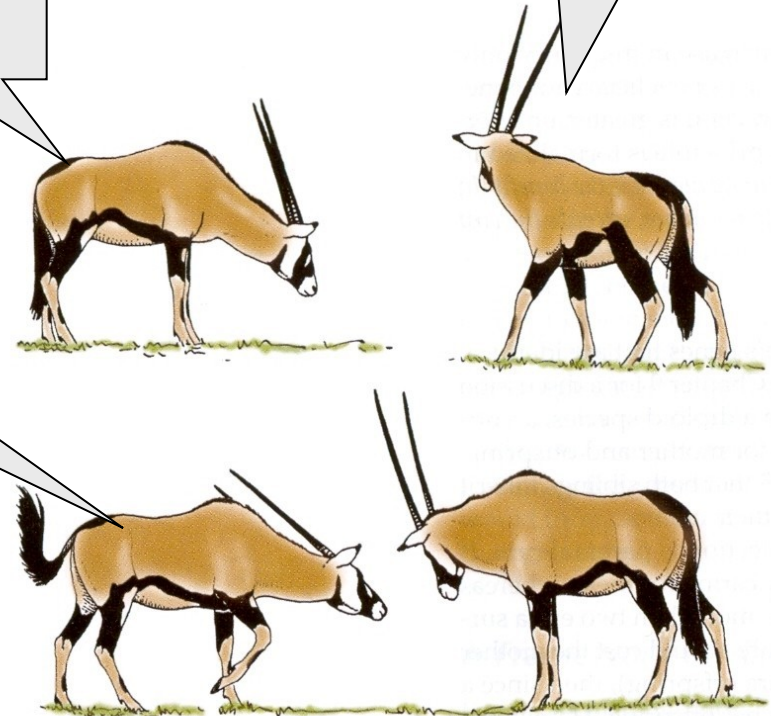
výhoda pro jedince?

podřízený
samec

dominantní
samec

zesílený výraz
podřízenosti

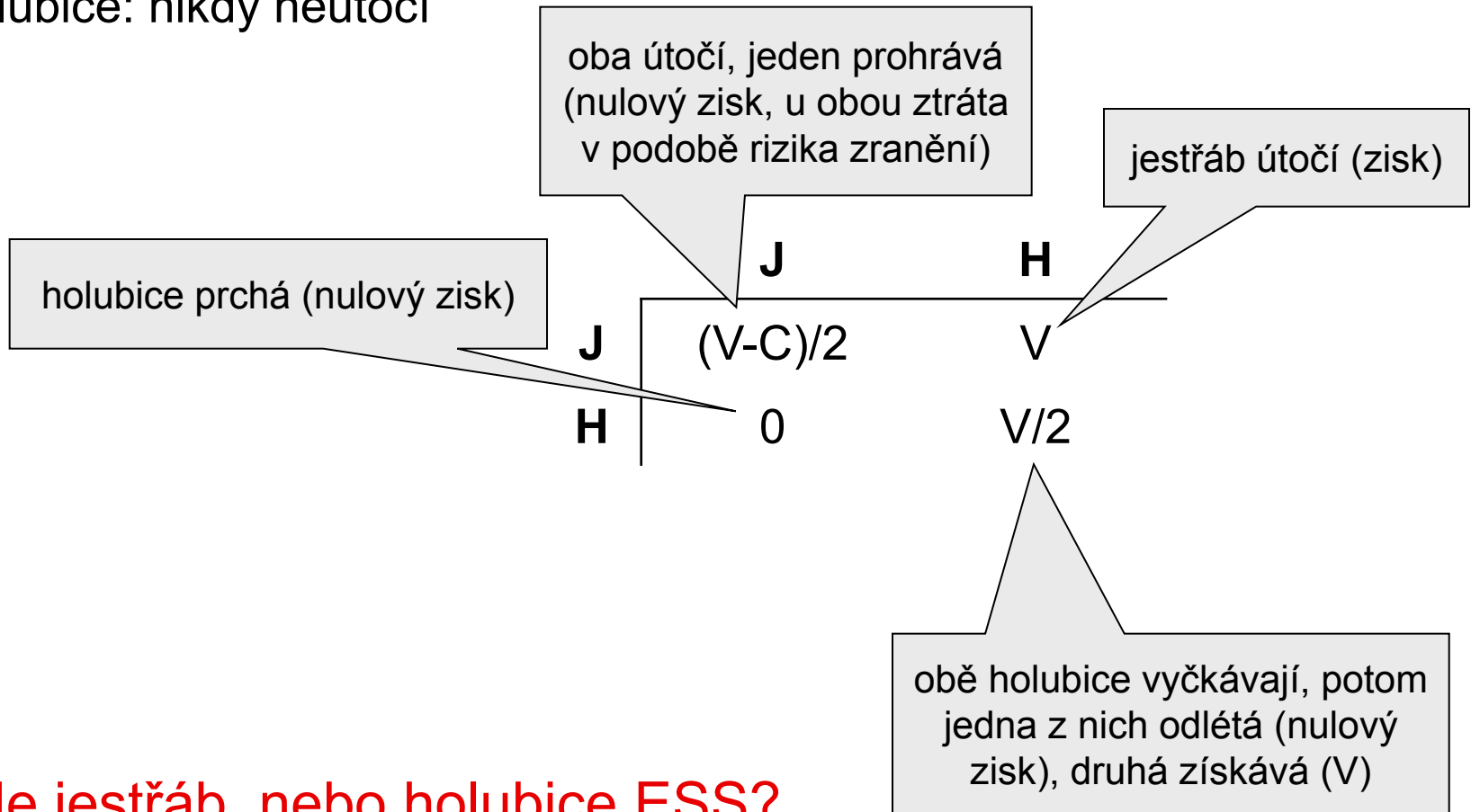
Proč samci nezabíjejí jiné samce?



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 zpravidla neplatí)

⇒ holubice není *nikdy* ESS ...

... a co jestřáb?

→ 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 ⇒ 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:

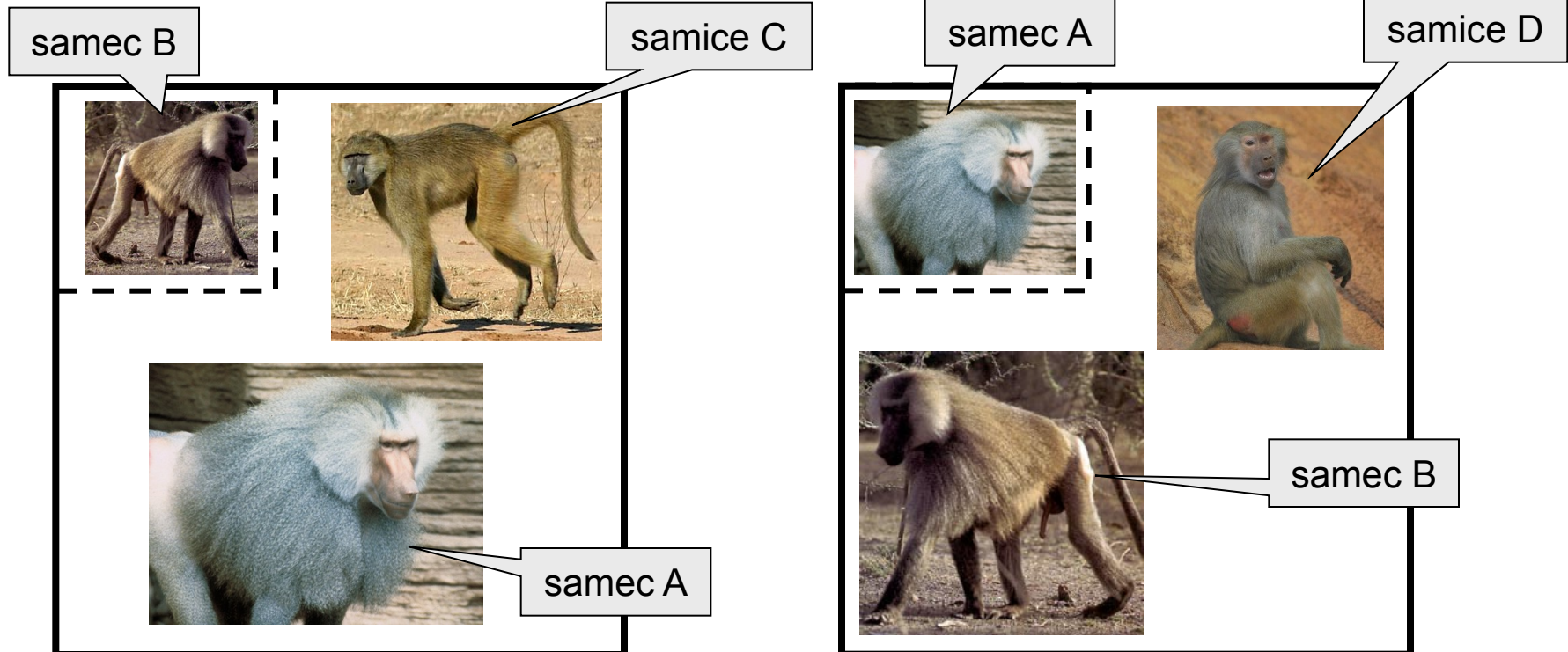
jeden protivník slabší nebo menší

jeden protivník má méně co ztratit

jeden z protivníků na místě dříve (**princip pána hory**)

strategie **měšťák** (bourgeois): 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“:

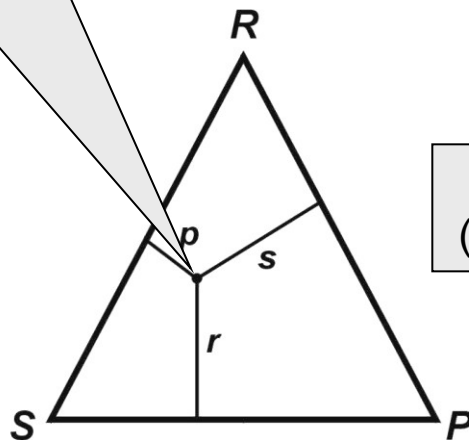
kámen rozbíjí nůžky, nůžky stříhají papír, papír balí kámen

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 $p + r + s = 1$

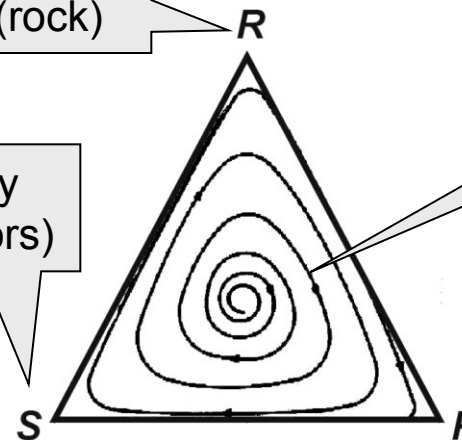


kámen
(rock)

nůžky
(scissors)

trajektorie
průsečíku

papír
(paper)



Tři strategie:

Př.: leguánek pestrý *Uta stansburiana*:

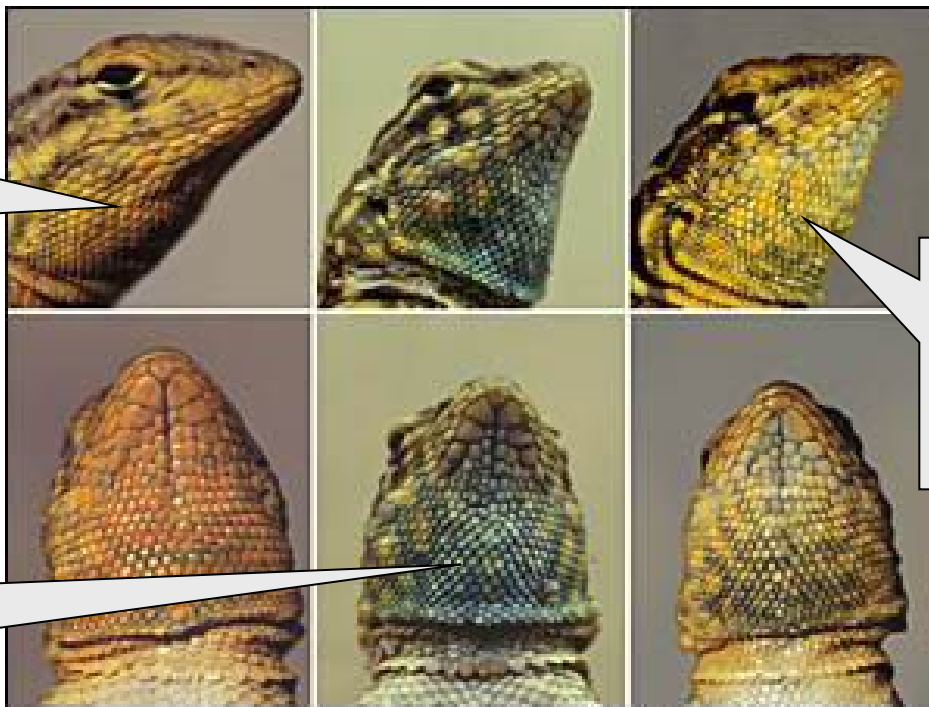
oranžové hrdlo: velké teritorium, několik samic

žluté hrdlo: žádné teritorium, „kradení“ kopulací

modré hrdlo: malé teritorium, jedna samice → méně samic, ale snazší obrana proti „zlodějům“

každá strategie převládá 4-5 let, ~ 10-leté cykly

oranžové hrdlo:
velký, teritoriální,
několik samic



žluté hrdlo:
neteritoriální,
napodobuje samice
- kradení kopulací

modré hrdlo:
teritoriální, jedna
samice

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**



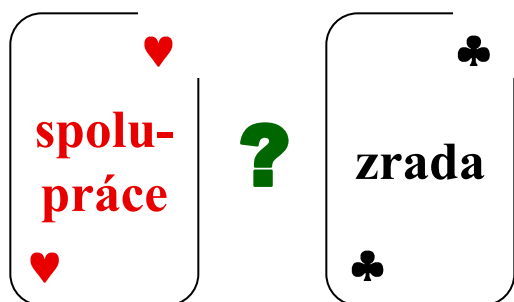
Vězňovo dilema:

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



John Forbes Nash

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 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:

stejně 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:

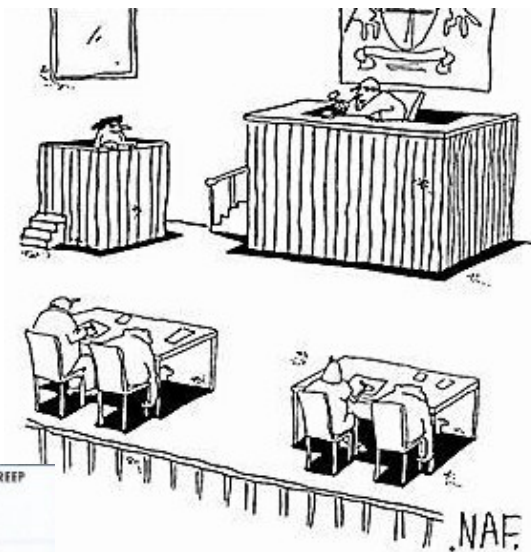
rozvod

upír obecný (*Desmodus rotundus*)



© Jim Clare / i

Desmodus rotundus



DUSTIN HOFFMAN • MERYL STREEP

**Kramer
vs.
Kramer**



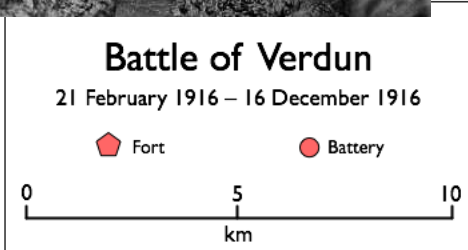
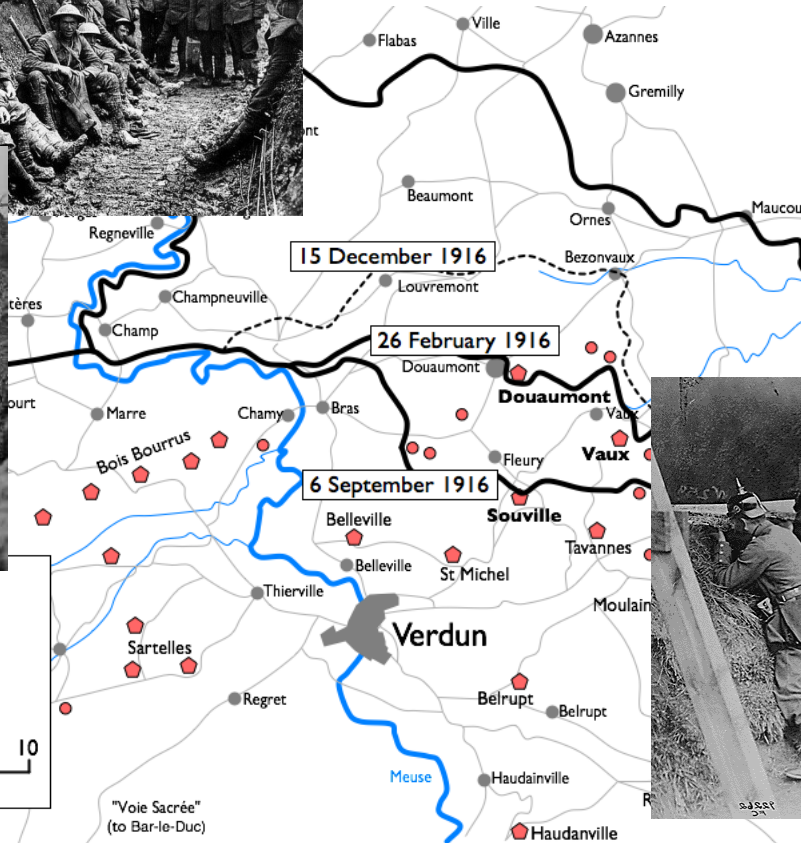
"I've considered all the evidence and I'm awarding custody of Tarzan to the female ape."

Časový rámeček

konec hry neznáme ⇒ spolupráce

konec hry známe ⇒ zrada

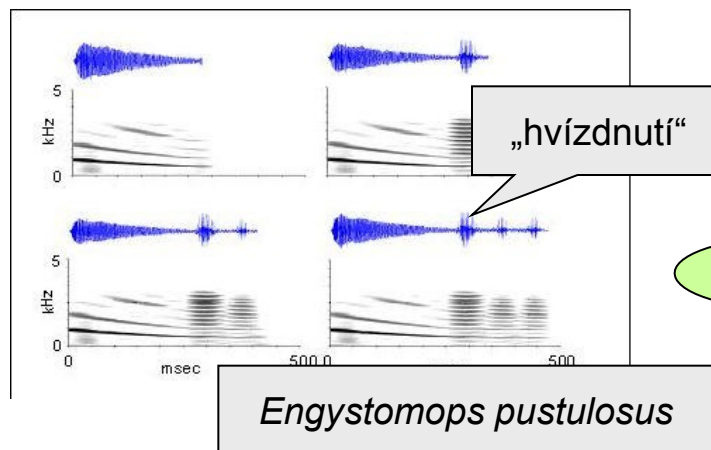
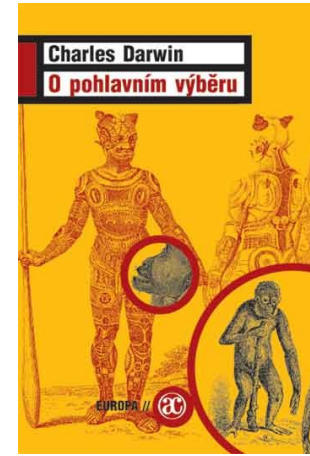
Př.: 1. světová válka – strategie „žít a nechat žít“



POHLAVNÍ VÝBĚR (sexual selection)

Proč jsou samci většinou tak nápadní?
zdánlivě v rozporu s přírodním výběrem

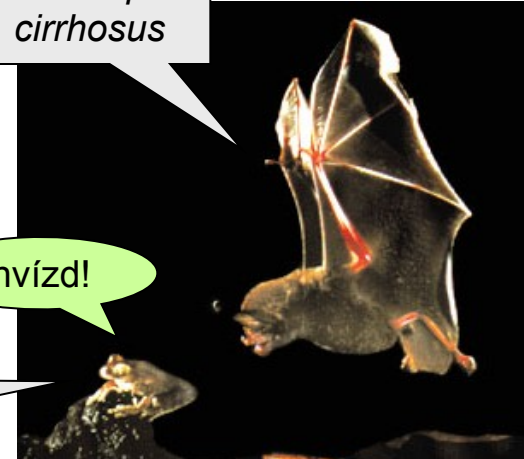
Darwin (1871): pohlavní výběr



Trachops
cirrhosus

hvízd!

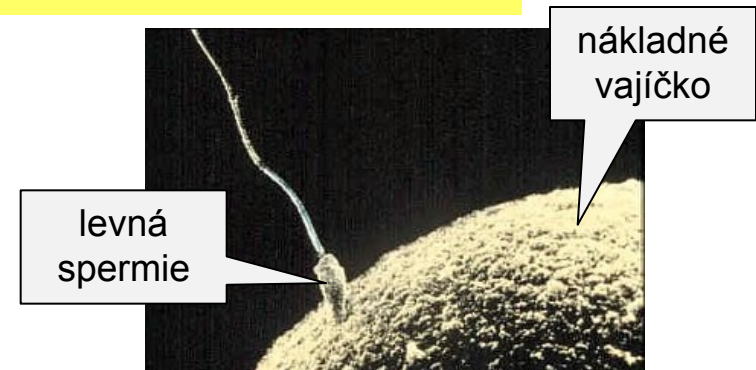
Engystomops
pustulosus



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

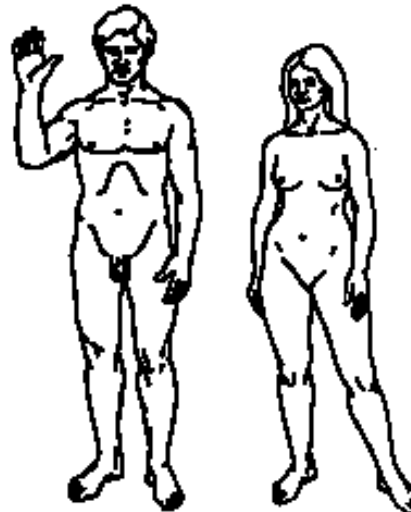


gorila: polygamní



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“): leguánek pestrý (*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)

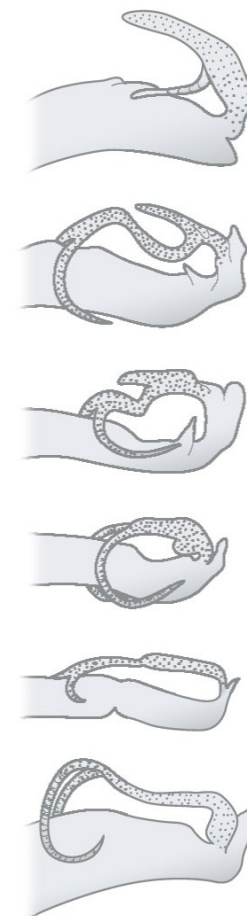
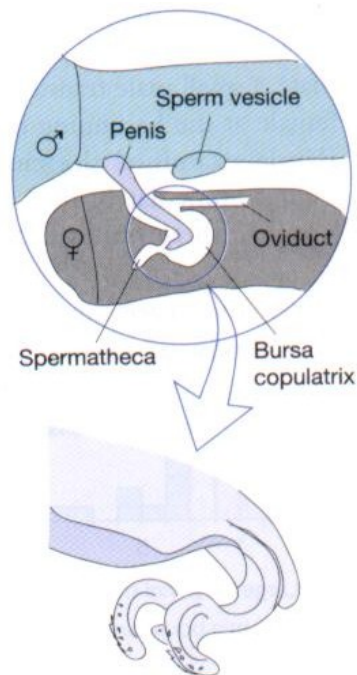
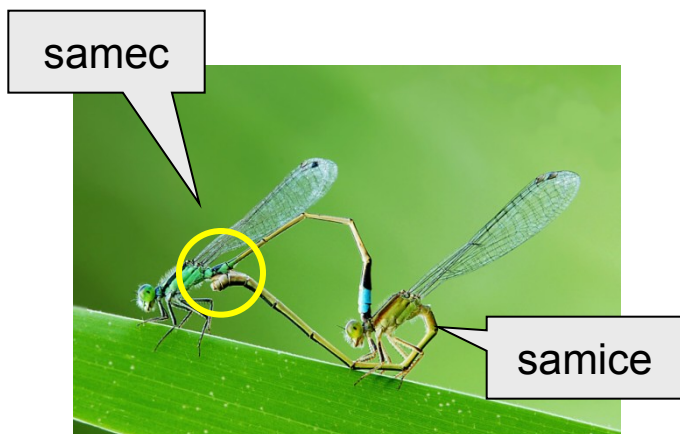
zalamování kopulačního orgánu v traktu samice (pavouci)

chemické repelenty ve spermatu (*Drosophila*, hadi)

prodloužené spojení po kopulaci (psovité šelmy)

odstranění spermatu předchůdce

motýlice rodu *Argia*:



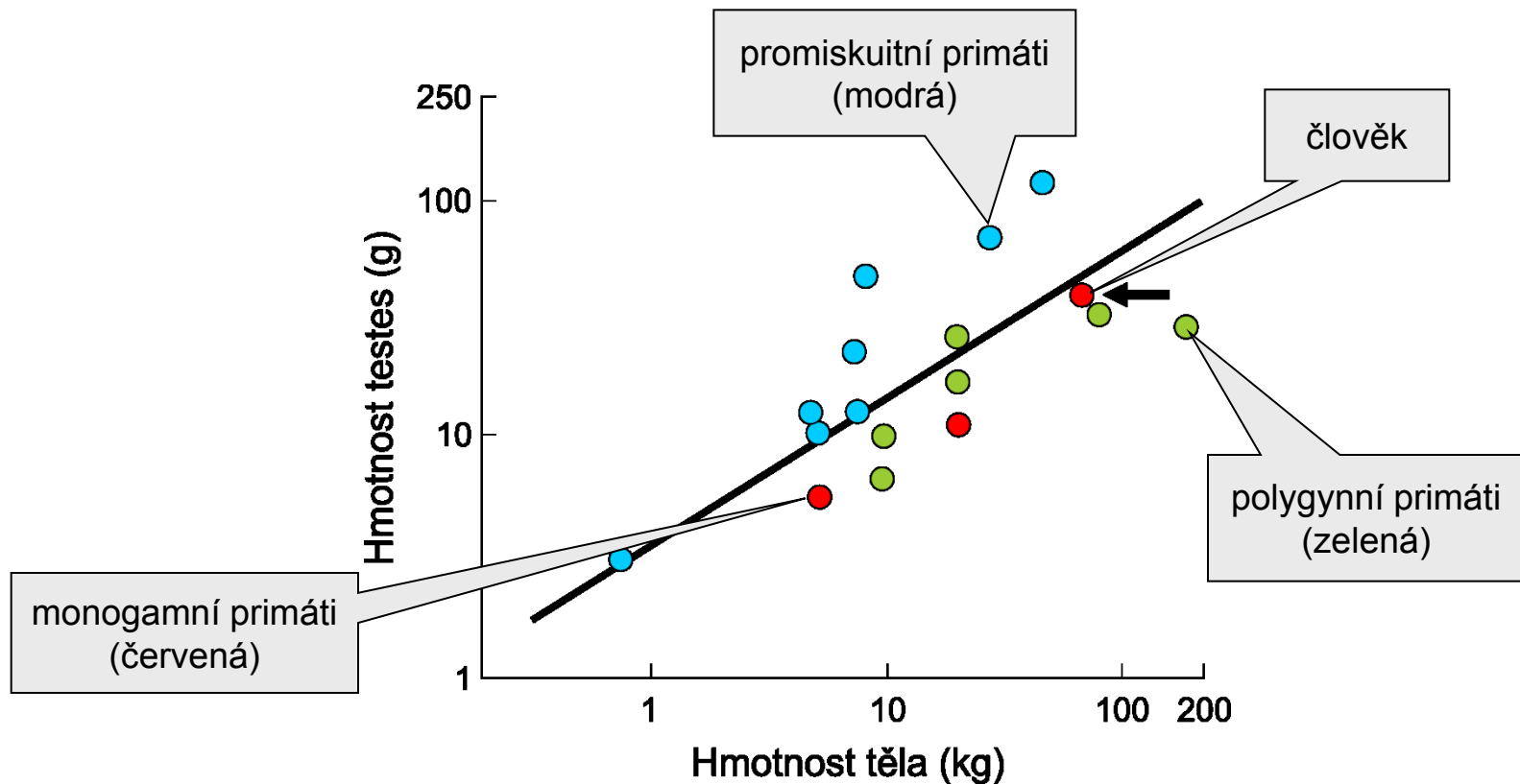
... i nepřímo

kompetice spermií

delší kopulace

větší ejakulát → větší testes:

šimpanz > člověk > gorila > gibon



... i nepřímo

infanticida

zabíjení mláďat: kočkovité šelmy (lev, kočka domácí)



hlodavci (myš, potkan, lumíci, křečci, hraboš pensylvánský): **efekt Bruceové**
= abort vyvolaný pachem cizího 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

„frajér“ – po kopulaci odlétá

častá modifikace rodinné idyly – **partnerská nevěra**

2. senzoričká 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



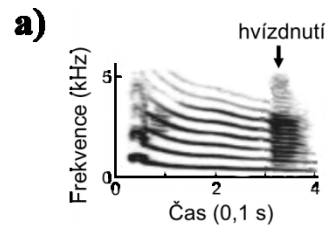
Xiphophorus helleri



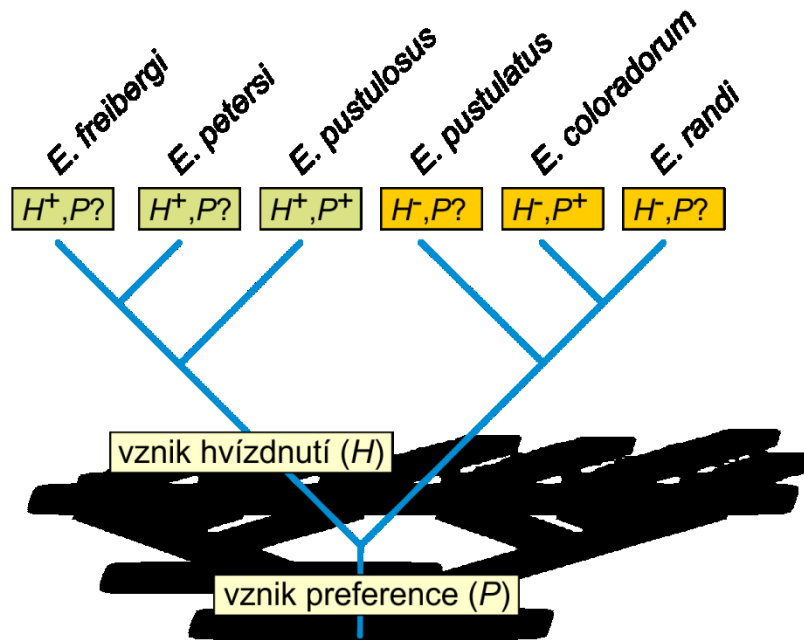
Priapella intermedia

2. senzorká úchylka (sensory bias)

= existence preference před vznikem samčího znaku
např. hvízdalky rodu *Engystomops*



b)



3. nepřímý užitek

samčí příspěvek = pouze geny

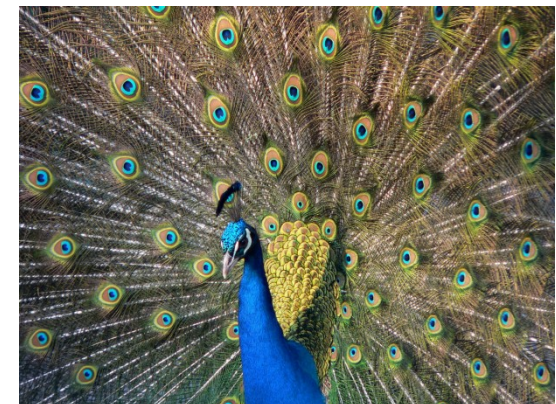
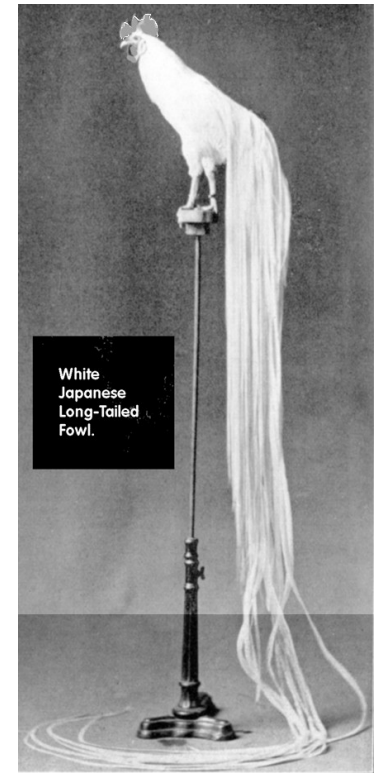
hypotéza „sexy synů“: R. A. Fisher (1915, 1930):
neřízený pohlavní výběr (runaway sexual selection)

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“ – neřízený („runaway“) proces ⇒ vznik extravagantních struktur

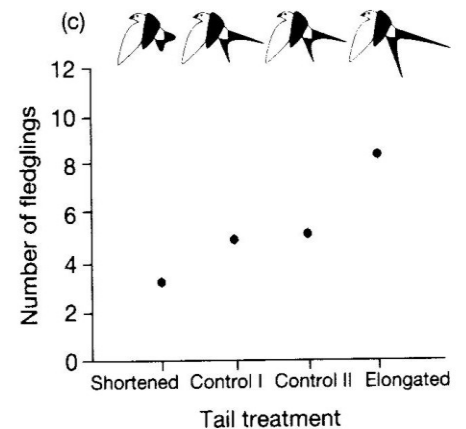
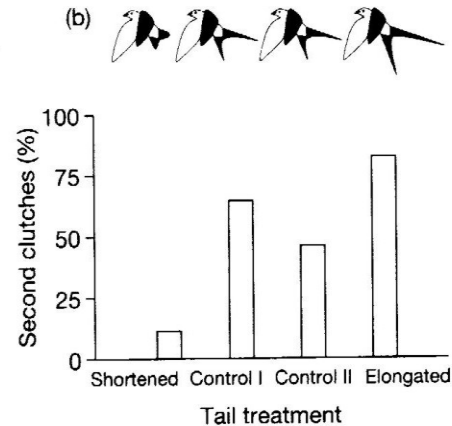
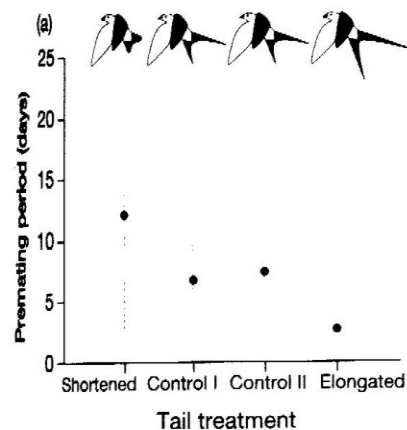
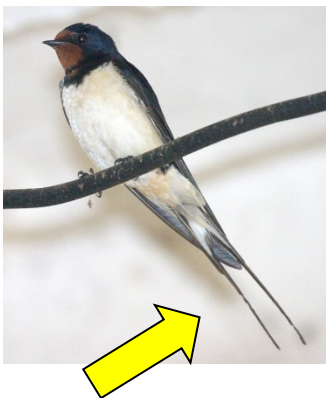
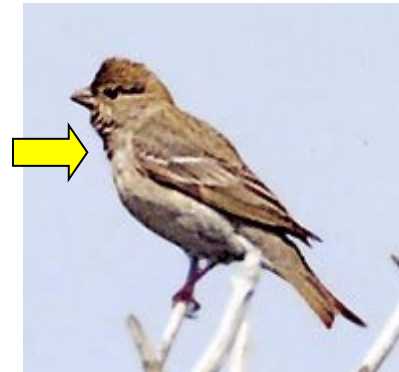
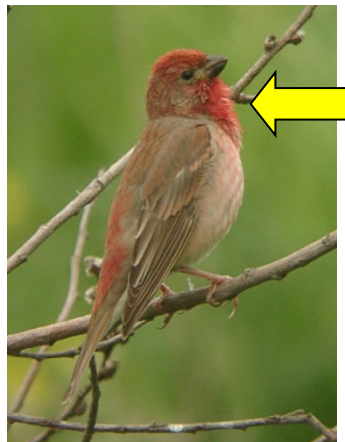
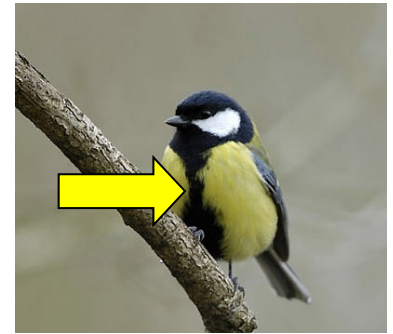
tento proces se zastaví ve stavu rovnováhy mezi selekcí ze strany samic a normální selekcí ze strany prostředí



hypotéza „dobrých genů“:

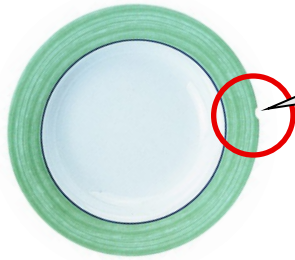
preferovaný znak naznačuje vysokou genetickou kvalitu potomstva

Př.: koljuška tříostná, sýkora koňadra, hýl rudý, vlaštovka obecná

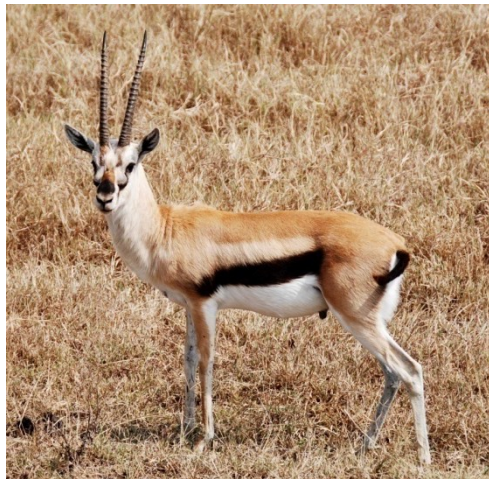


handicapový model: Amotz Zahavi (1975)

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.



díky ornamentu snadno
odhalíme kaz



voduška velká
(*Kobus ellipsiprymnus*)



timálie
šedá

Amotz Zahavi



timálie šedá
(*Turdoides squamiceps*)

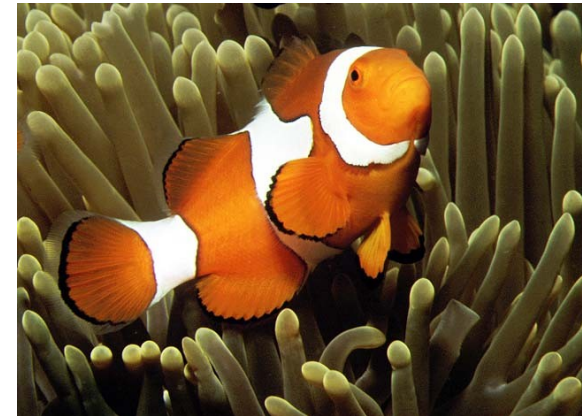
handicapový model – vliv parazitace

William 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



handicapový model – vliv parazitace

William Hamilton a Marlene Zuk (1982):

Př.: uakari šarlatolící
(*Cacajao calvus*)

u jedinců s malárií
nažloutlá barva



v oblastech bez
malárie barva tmavá

MHC geny:

proti inbreedingu

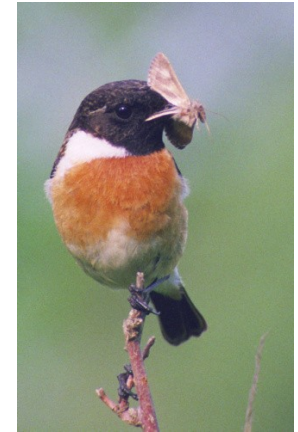
zvýšení variability → komplementární, nebo kompatibilní geny?

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

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*)

