

# KONFLIKT A KOOPERACE II.



přírodní teologie: příroda jemně vyladěna, aby plnila určitou funkci,  
znaky dokonale adaptovány Stvořitelem („*argument from design*“)  
× znaky často suboptimální (srv. inverzní oko, hrtanový nerv)

jestliže fitness závisí na abundanci jiných druhů, interakcích mezi  
jedinci nebo frekvenci různých genotypů, nemusí selekce nutně vést  
ke zvýšení fitness (viz frekvenčně-závislá selekce)

**tj. nemusí existovat „nejlepší“ řešení**

selekce může vést ke snížení fitness všech organismů –  
rozpor s Fisherovým základním teorémem přírodního výběru

→ v této situaci nemůžeme použít jednoduché argumenty optimalizace

**→ TEORIE HER**

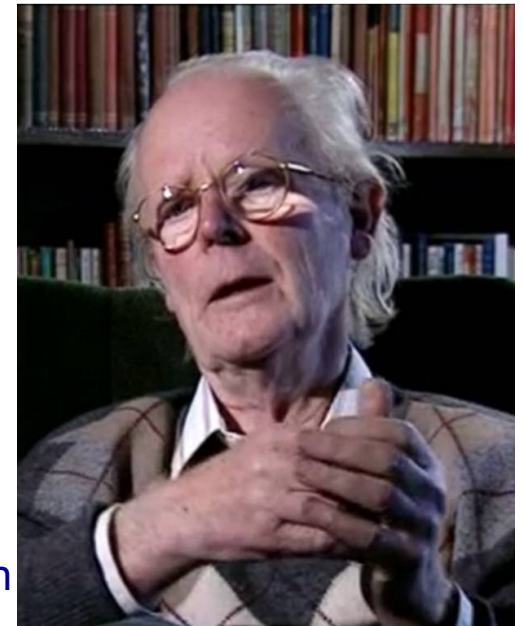
# Teorie her

1944 (John von Neumann a Oskar Morgenstern), 50. léta

v biologii William Hamilton (1967), [John Maynard Smith](#)

ekonomie, aplikovaná matematika, politologie, filozofie, informatika,...

8 odborníků na teorii her získalo Nobelovu cenu  
biologie: J. Maynard Smith (Crafoord Prize)



[J. Maynard Smith](#)

## 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.

**maticе zisků** (*payoff matrix*), které ze strategie plynou  
(zisk = více potomků = vyšší fitness)

John Maynard Smith, George Price (1973):

**evolučně stabilní strategie (ESS)** = strategie, která je-li v populaci fixována, nemůže do ní vlivem selekce proniknout strategie jiná

možná existence více ESS → vývoj populace ke konkrétní ESS bude záviset na počátečních podmínkách

strategie:

**čistá** → pouze 1 typ chování

**smíšená** → více typů chování

hry:

**symetrické** → všichni hráči stejní

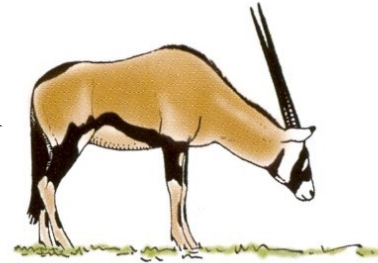
**asymetrické** → hráči se liší

# AGRESIVITA A ALTRUIZMUS

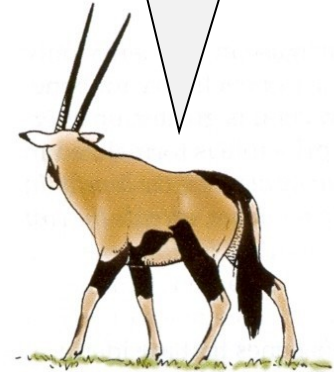
Ritualizace:

tradiční vysvětlení ritualizace jako výhoda pro druh  
výhoda pro jedince?

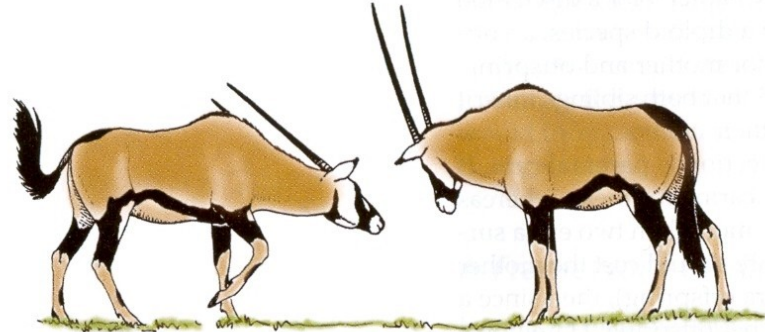
podřízený  
samec



dominantní  
samec



zesílený výraz  
podřízenosti



Proč samci nezabíjejí jiné samce?

# Symetrické modely – jestřáb a holubice

jestřáb: vždy útočí

holubice: nikdy neútočí

*payoff matrix:*

	J	H
J	$(V-C)/2$	$V$
H	$0$	$V/2$

Callouts:

- Top: oba útočí, jeden prohrává (nulový zisk, u obou ztráta v podobě rizika zranění)
- Right: jestřáb útočí (zisk)
- Bottom-left: holubice prchá (nulový zisk)
- Bottom-right: obě holubice vyčkávají, potom jedna z nich odlétá (nulový zisk), druhá získává ( $V$ )

Je jestřáb, nebo holubice ESS?

Př.:  $V = 1, C = 2$

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 nebo polymorfismus  $H : J$   
by v tomto případě byla  $1 : 2$



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  $\Rightarrow$  vítěz bere vše)  
proto se samcům vyplatí být agresivní  
někdy ale i alternativní strategie



## Podmíněné symetrické strategie:

Lze si např. představit tyto alternativní 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, hrej jestřába, jsi-li vetřelec, hrej holubici

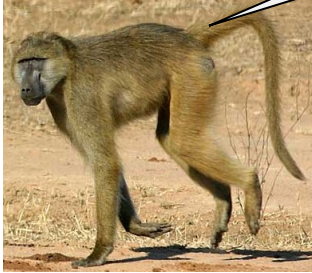
... např. obrana teritoria (pěvci, koljušky)



samec B



samice C



samec A

samec A



samice D



samec B

## Tři strategie v populaci:

nemusí dojít k ustavení rovnováhy → cykly

př. hra „kámen-nůžky-papír“:

kámen rozbíjí nůžky, nůžky stříhají papír, papír balí kámen

*payoff matrix:*

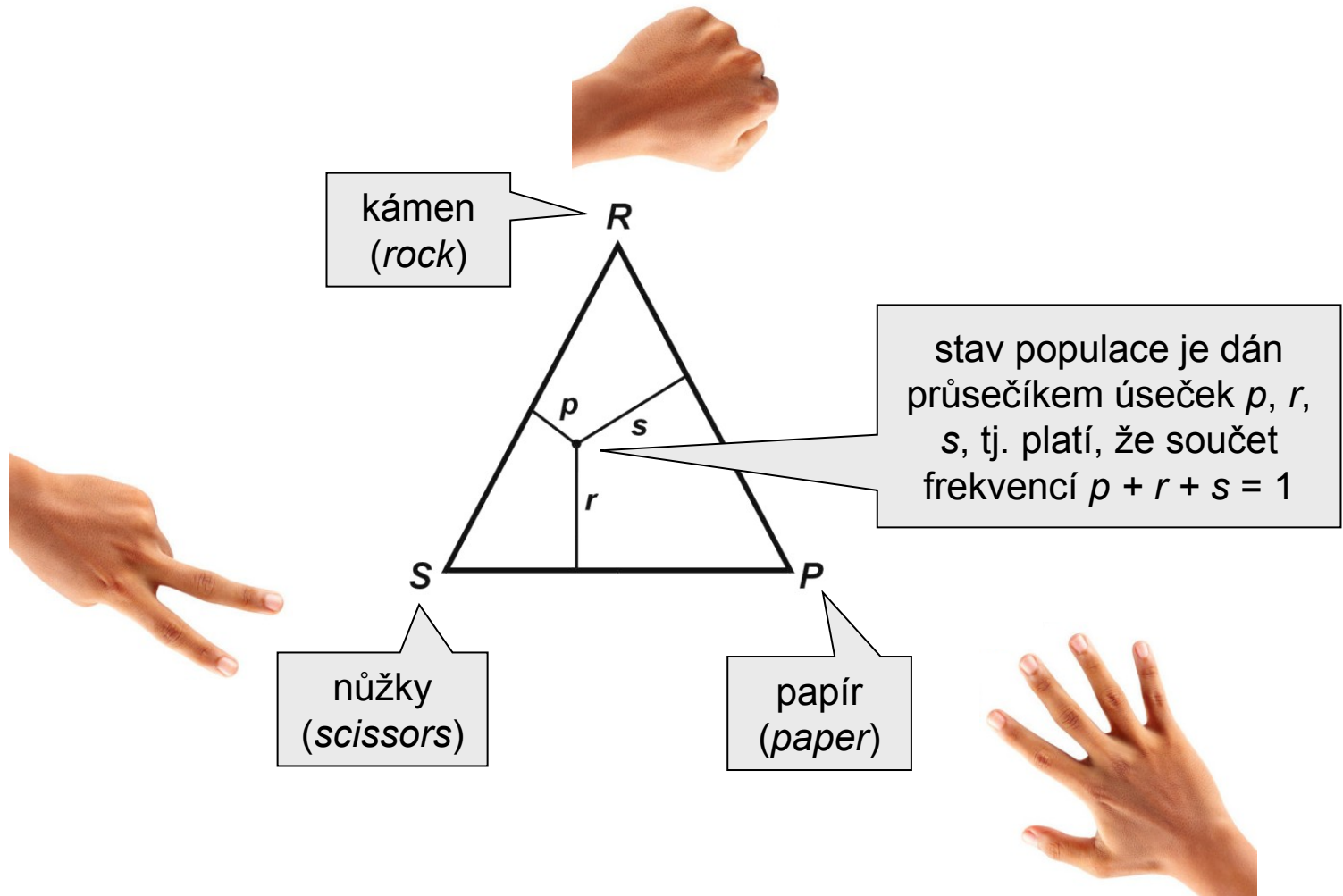
	kámen	nůžky	papír
kámen	$\varepsilon$	1	-1
nůžky	-1	$\varepsilon$	1
papír	1	-1	$\varepsilon$

záleží na hodnotě  $\varepsilon$ :

Pokud mírné náklady za hru ( $\varepsilon < 0$ )

→ v populaci stabilní polymorfismus  
nebo smíšená strategie

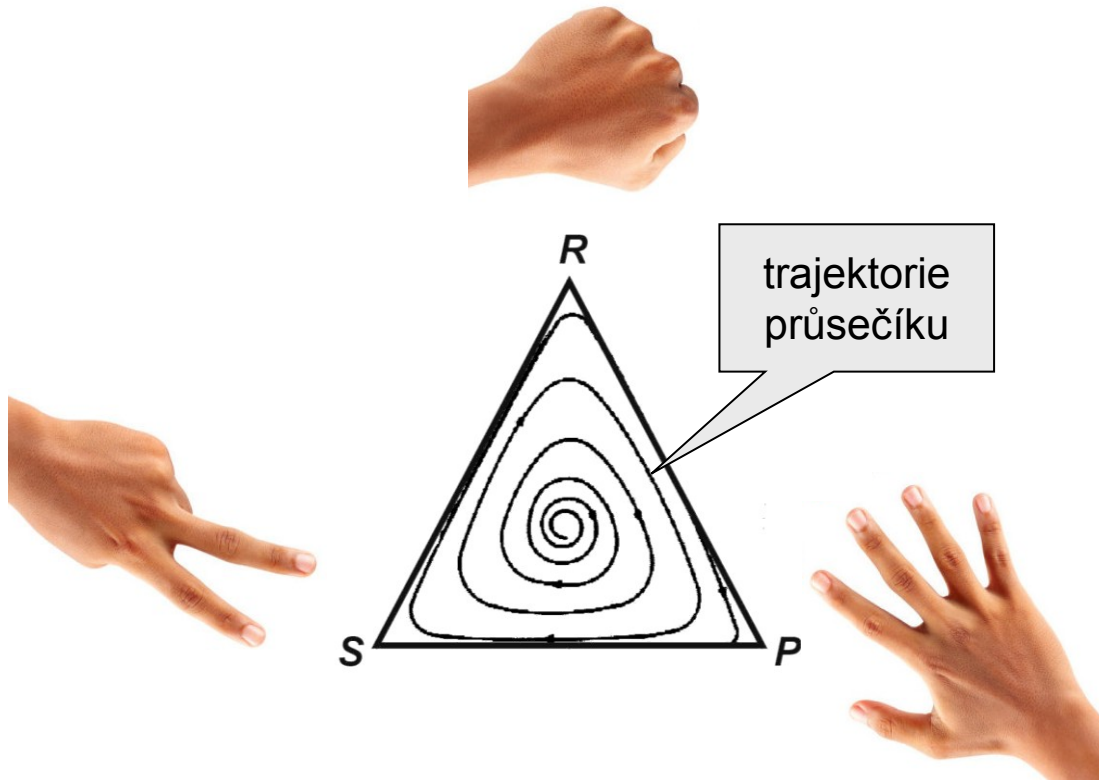
	kámen	nůžky	papír
kámen	$\varepsilon$	1	-1
nůžky	-1	$\varepsilon$	1
papír	1	-1	$\varepsilon$



Pokud mírný zisk za hru ( $\varepsilon > 0$ )

→ cyklování strategií, žádná ESS  
geneticky nestabilní polymorfismus

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





Př.: leguánek pestrý (*Uta stansburiana*):

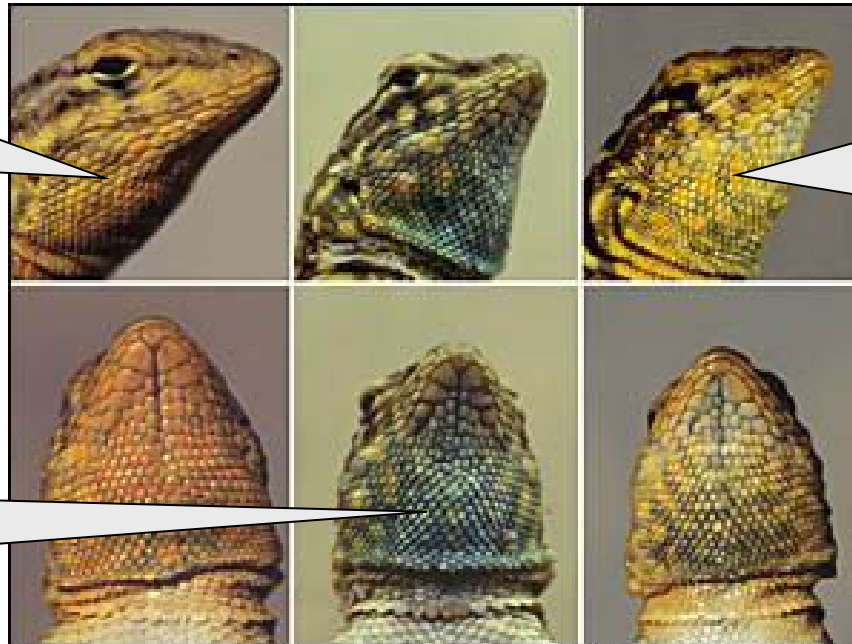
oranžové hrdlo: velké teritorium, několik samic

modré hrdlo: malé teritorium, jedna samice → méně s  
obrana proti „zlodějům“

žluté hrdlo: žádné teritorium, „kradení“ kopulací



oranžové hrdlo:  
velký, teritoriální,  
několik samic



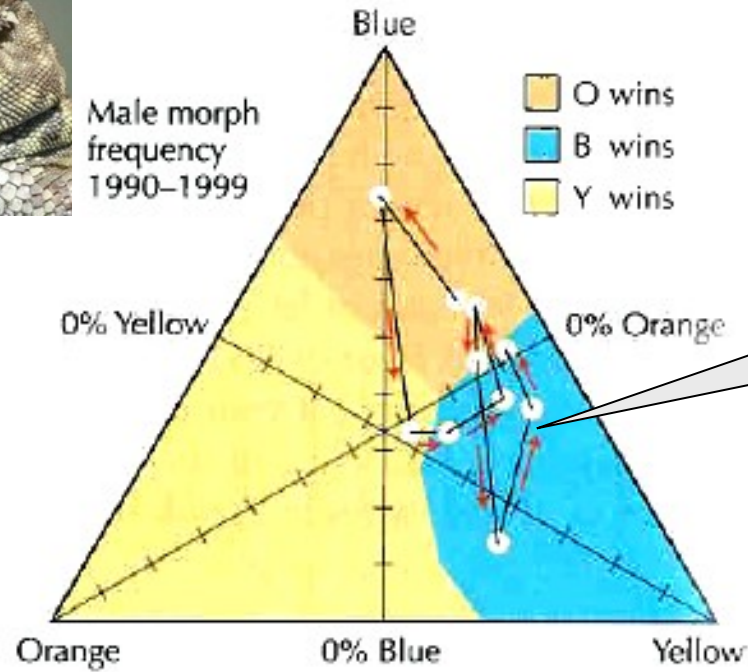
modré hrdlo:  
menší, teritoriální,  
jedna samice

žluté hrdlo:  
neteritoriální,  
napodobuje samice  
- kradení kopulací

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



Male morph frequency 1990-1999



trajektorie cyklování



# RECIPROČNÍ ALTRUIZMUS

příbuzenský altruismus (*kin selection*)

altruismus mezi nepříbuznými

někdy altruismus pouze zdánlivý (výhoda pro „altruistu“, manipulace atd.)

Robert Trivers (1971): **reciproční altruismus**

především ve stabilních skupinách

reciproční altruismus mezi druhy = **mutualismus**



Př. vybírání parazitů → možné strategie:

**hlupák:** vždy pomáhá

**podvodník:** nepomáhá, zneužívá pomoc druhých

**zdráhavec:** pomáhá jen za jistých situací



# Věžňovo dilema

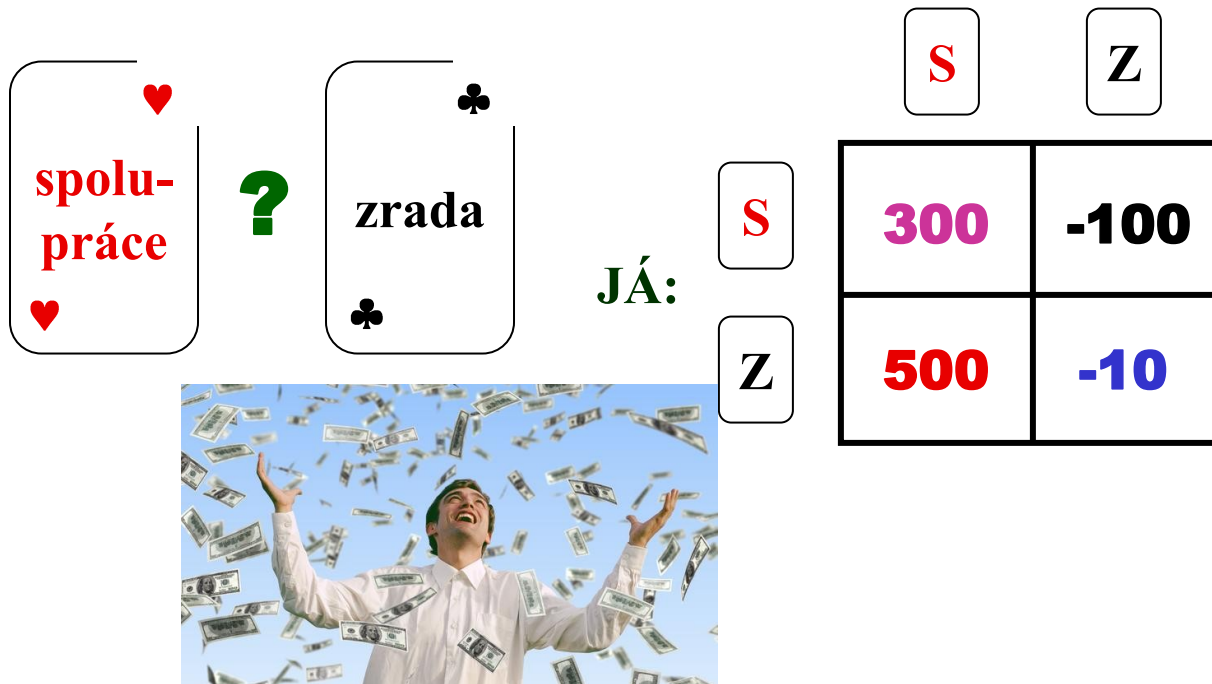


typ tzv. Nashovy rovnováhy = stav, kdy žádný z hráčů nemůže jednostranným krokem zlepšit svoji situaci (záleží na tom, co udělá druhý hráč)

John Forbes Nash



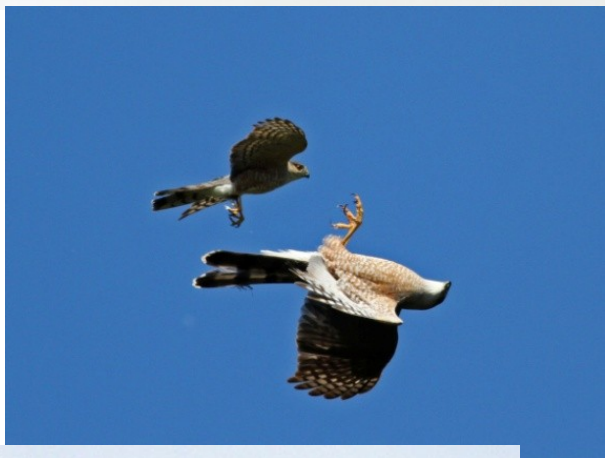
základní schéma hry:



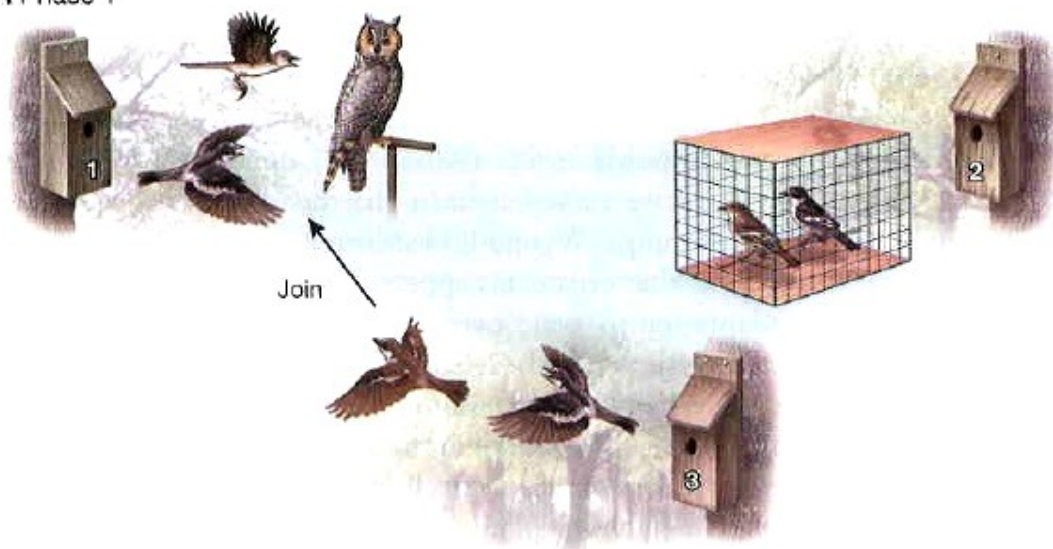
**Závěr: když neznám krok spoluhráče, je lepší zradit**

jinými slovy, ve vězňově dilematu je zrada je jedinou Nashovou rovnováhou

# Př.: *mobbing* ptáků



A Phase 1



B Phase 2



pomoc jen těm,  
kteří dřív pomohli

**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 věžňova dilematu: 5, 3, 1, 0

⇒ min. 0, max. 15 000 bodů

vítězem strategie **Tit for Tat (půjčka za oplátku, TFT)**:

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:

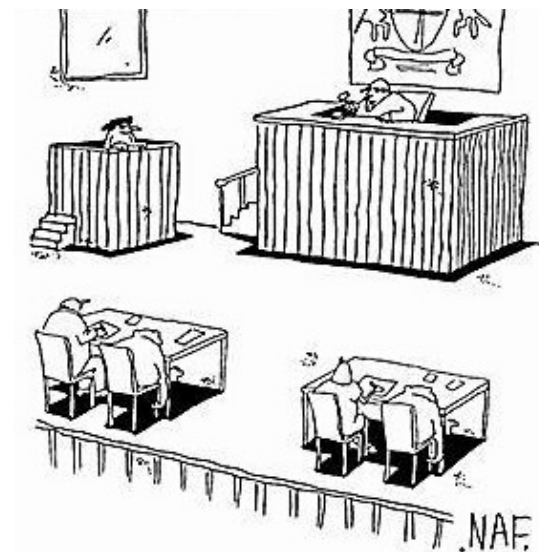
rozvod

upír obecný (*Desmodus rotundus*)



© Jim Clare / r

*Desmodus rotundus*



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

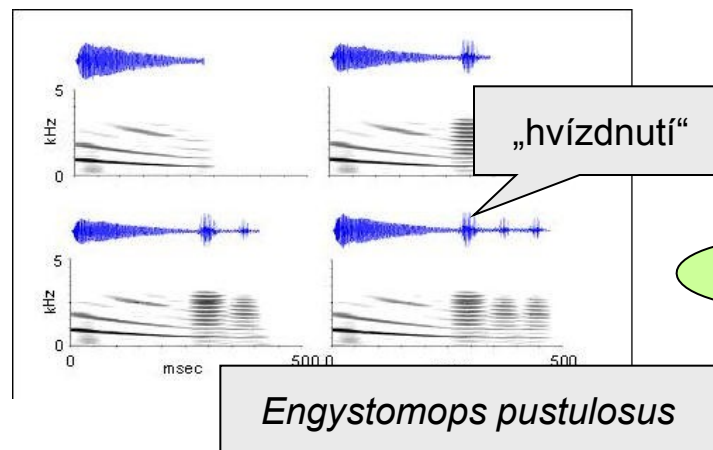
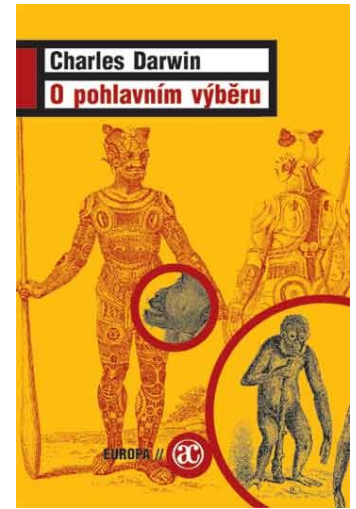




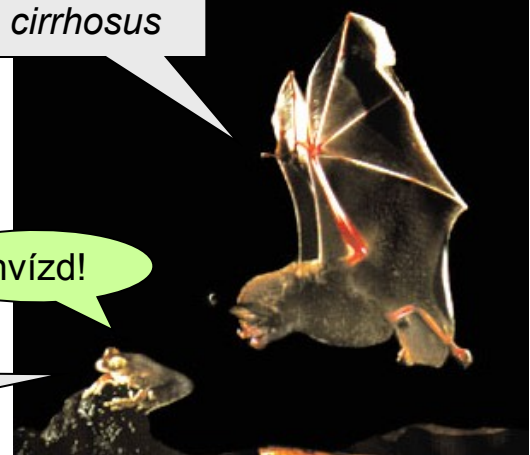
# POHLAVNÍ VÝBĚR (*sexual selection*)

Proč jsou samci většinou tak nápadní?

Darwin (1871): pohlavní výběr



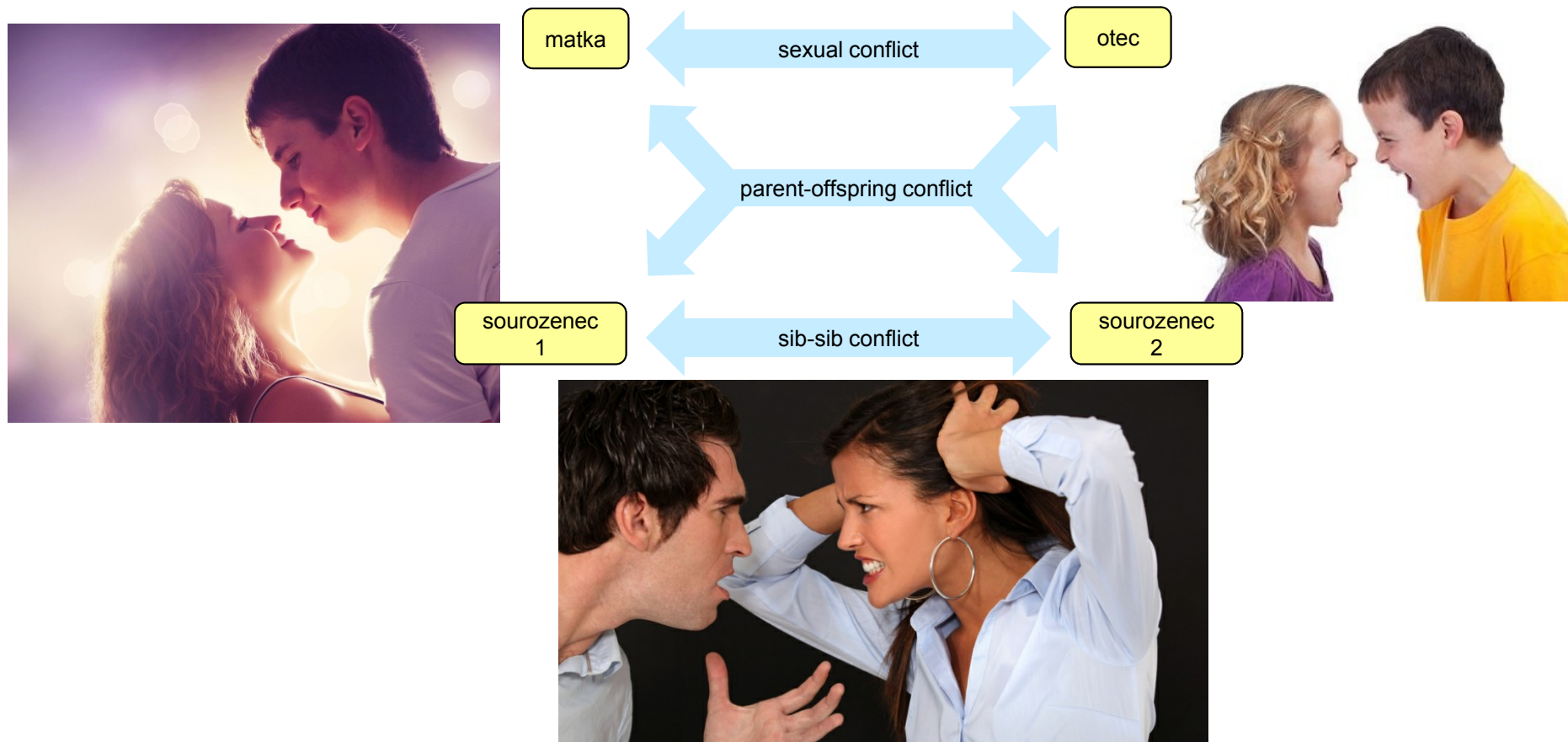
*Trachops cirrhosus*



hvízd!

*Engystomops pustulosus*

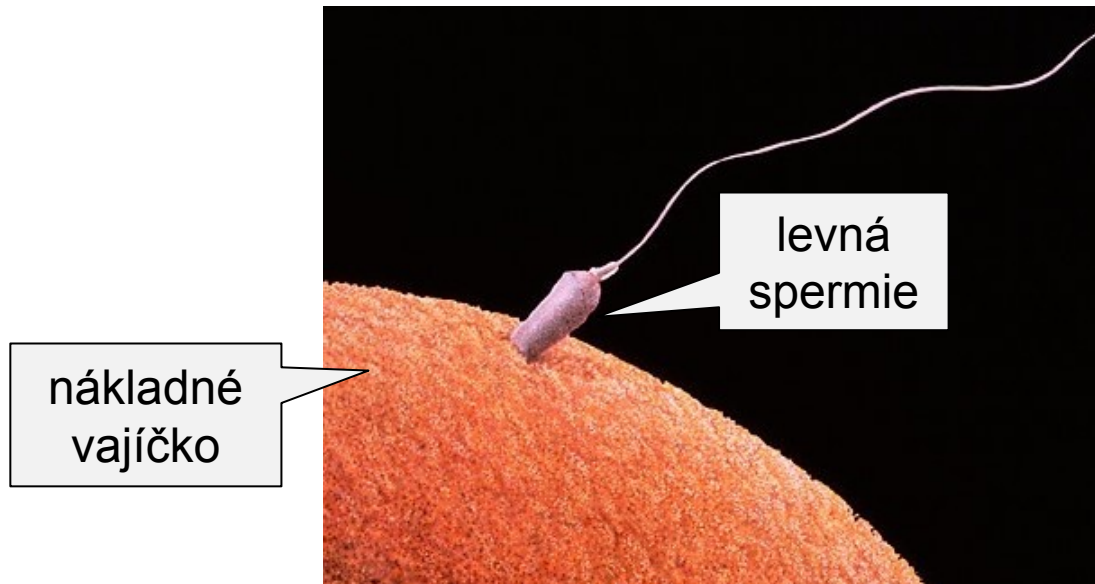
Pohlavní rozmnožování → kooperace, ale i konflikt mezi jedinci stejného pohlaví i jedinci opačného pohlaví



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

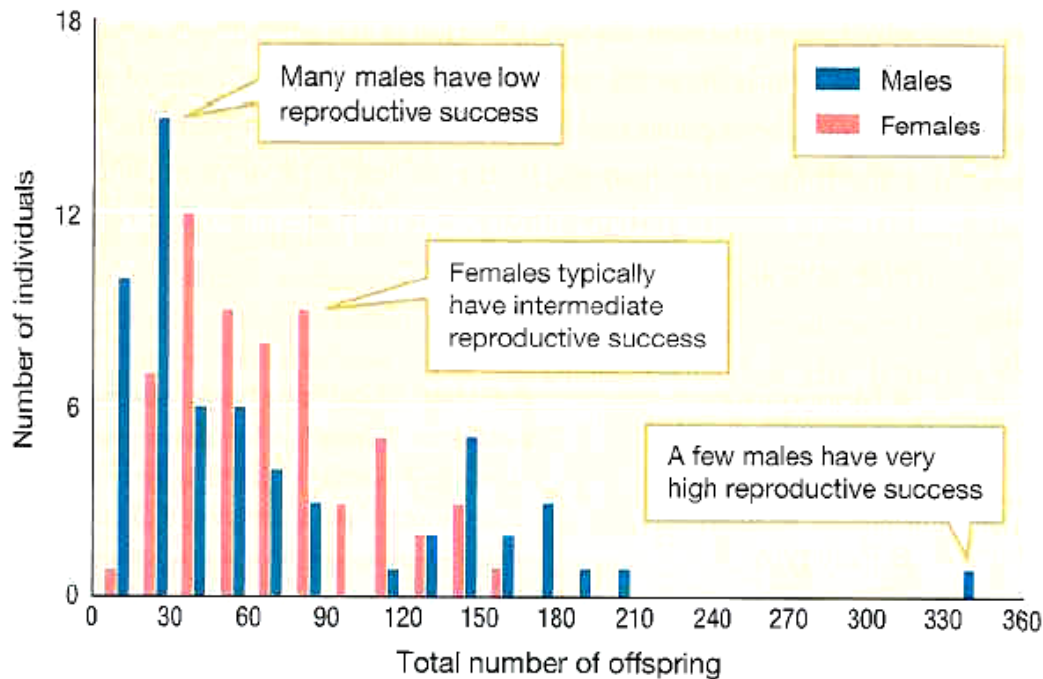
Primární příčina pohlavního výběru = **rozdílné rodičovské investice**

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** (Trivers 1972)

# rozpětí rozmnožovací úspěšnosti u samců téměř vždy vyšší než u samic



Závěr: mezi pohlavími rozdíly v rozmnožovacím chování:

**samci** jsou (většinou) **kompetitivní**  
**samice** jsou (většinou) **vybíravé**

Síla pohlavního výběru není u všech druhů stejná:

**monogamní druhy:** slabá selekce, nevýrazný dimorfismus



**polygamní druhy:** silná selekce, výrazný pohlavní dimorfismus

polygynie ♀ ♀ ♂

polyandrie ♀ ♂ ♂

promiskuita ♀ ♀ ♂ ♂

polygynandrie ♀ ♀ ♂ ♂

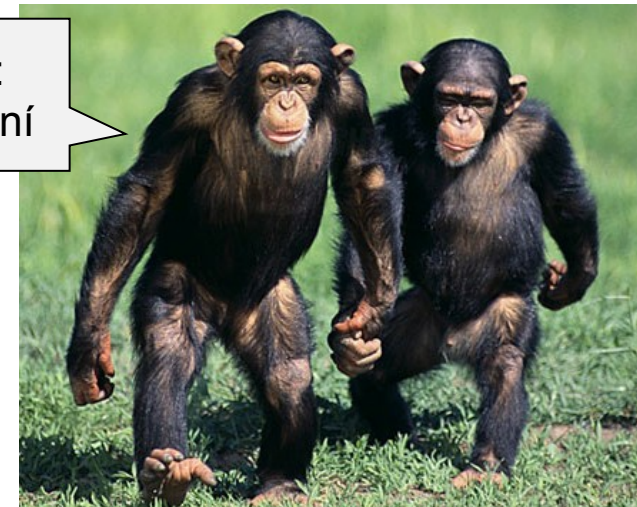


gibon: monogamní



gorila: polygynní

šimpanz:  
promiskuitní



... a člověk?



# Intrasexuální selekce

Samci kompetují – přímo ...

přímý souboj



# Samci kompetují – přímo ...

## předvádění

např. tok, hromadný tok (lek)  
tance pipulek  
loubí lemčičků atd.

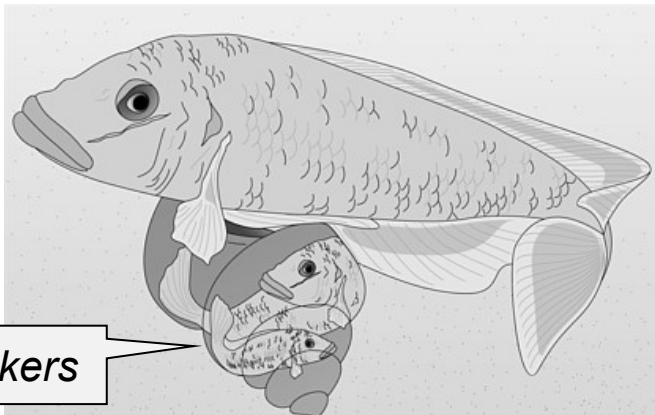


## Alternativní strategie:

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

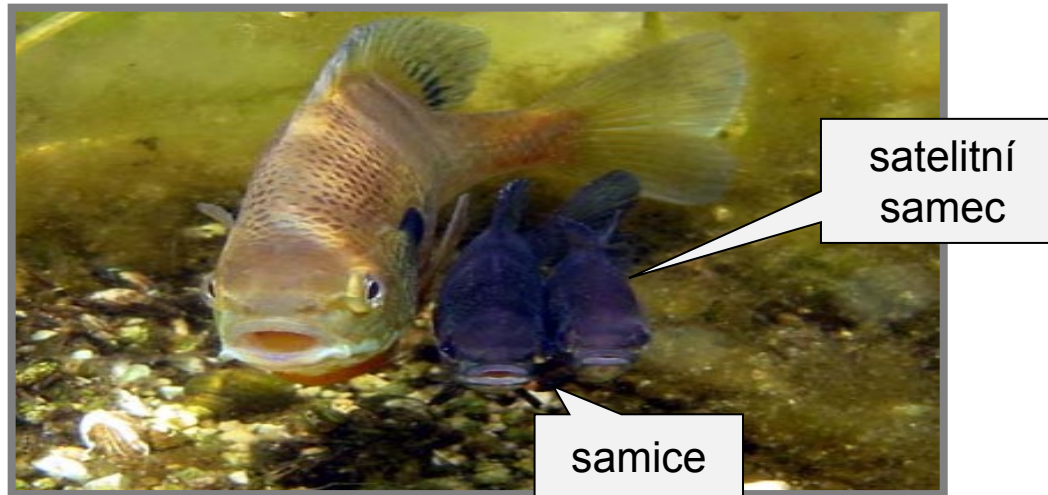


*Lamprologus callipterus* (Tanganika)



hořavka

často napodobování samic (menší velikost, zbarvení): cichlidy, lososi



slunečnice *obecná* (*Lepomis macrochirus*,  
okounkovití, S Amerika)

### důsledky existence neteritoriálních samců:

pro teritoriální (dominantní) samce negativní

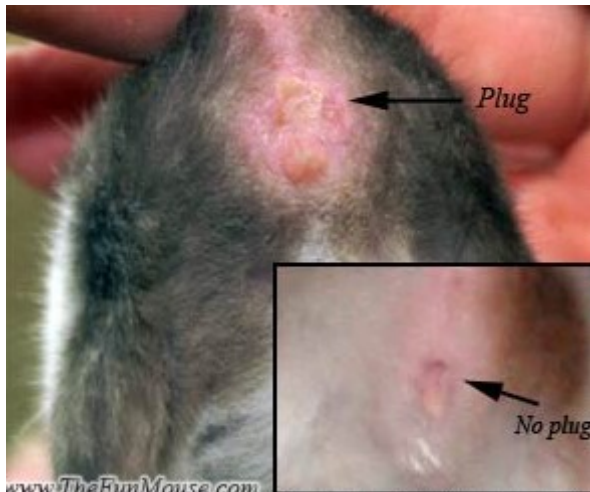
pro samice negativní (snížení fitness potomstva), ambivalentní, ale i pozitivní (zvýšení počtu oplozených vajíček, zvýšení variability potomstva, zvýšení genetické kompatibility)

... i nepřímo

zamezení oplodnění jiným samcem

hlídání samice

kopulační zátky (hlodavci, hmyz, štíři)



*Vaejovis punctatus*

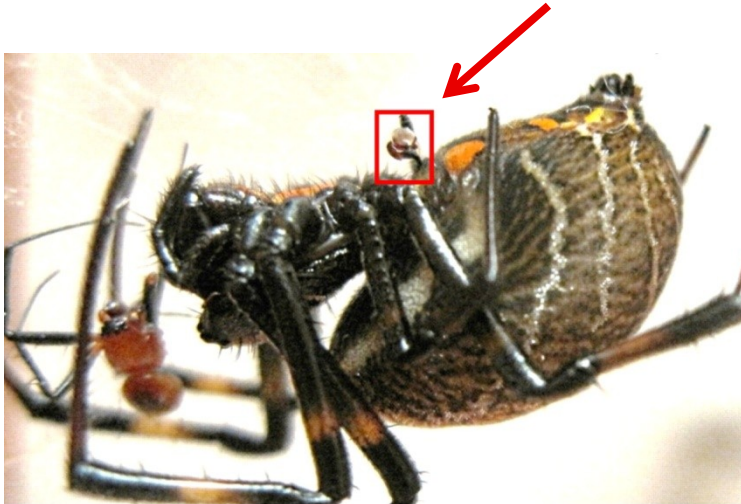
zátky se  
zpětnými  
háčky

... i nepřím

zamezení oplodnění jiným samcem

zalamování kopulačního orgánu v traktu samice (pavouci):

např. pavouk *Tindarren argo*“ odlomení pedipalpy, přichycení k epigyne samice ~ 4 h



*Nephilengys malabarensis*

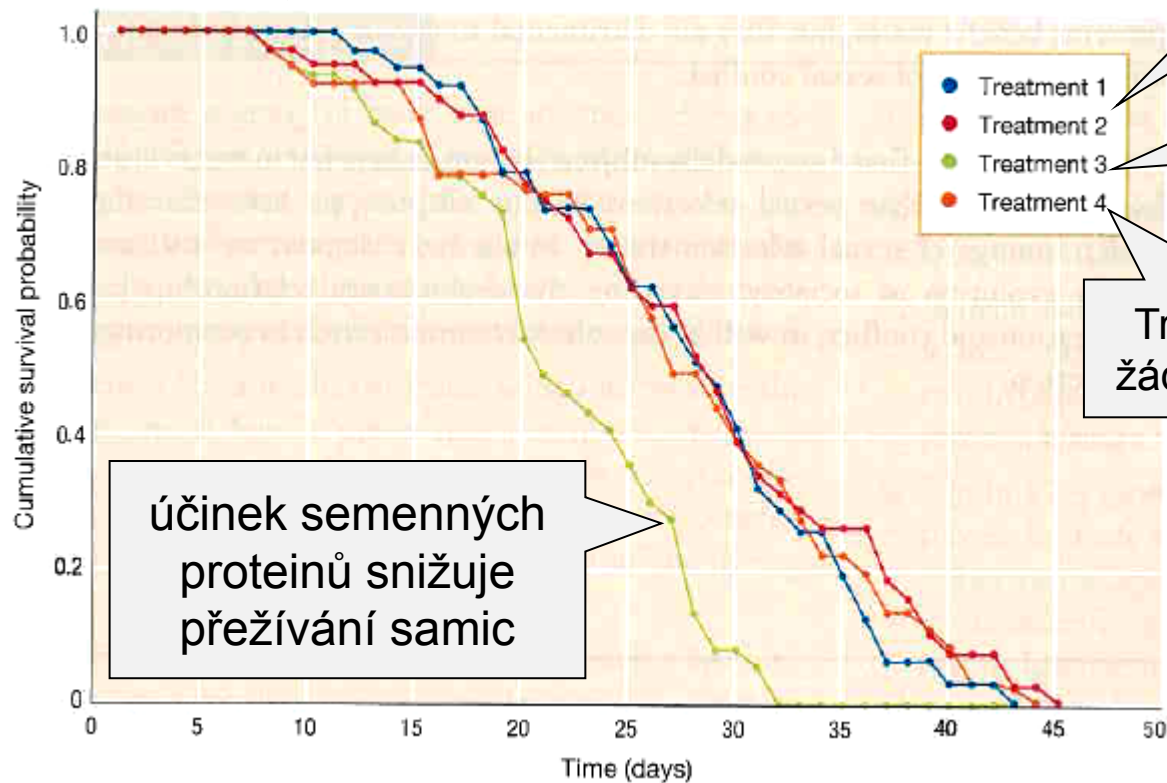
chemické repelenty ve spermatu (*Drosophila*, hadi)



*Drosophila*: proteiny přídatných žláz ve spermatu →  
zvýšení produkce vajíček, zátka, repelentní účinky



4 transgenní  
linie



Tr. 1 a 2:  
žádné sperma

Tr. 3: sperma,  
kopulace

Tr. 4: sperma,  
žádná kopulace

účinek semenných  
proteinů snižuje  
přežívání samic

**konflikt reprodukčních zájmů samců a samic!!**

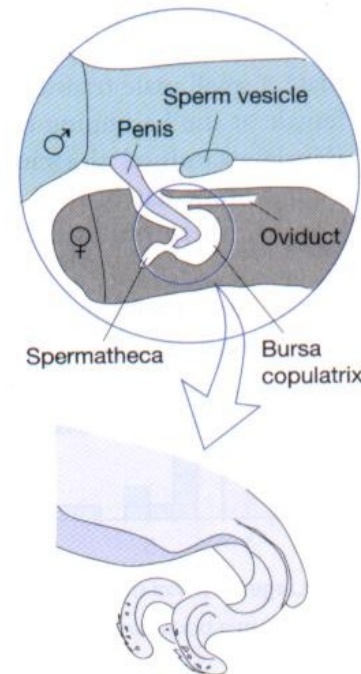
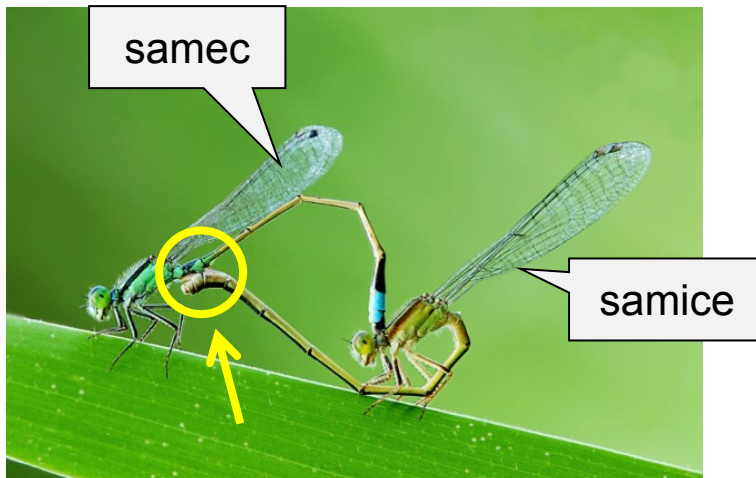
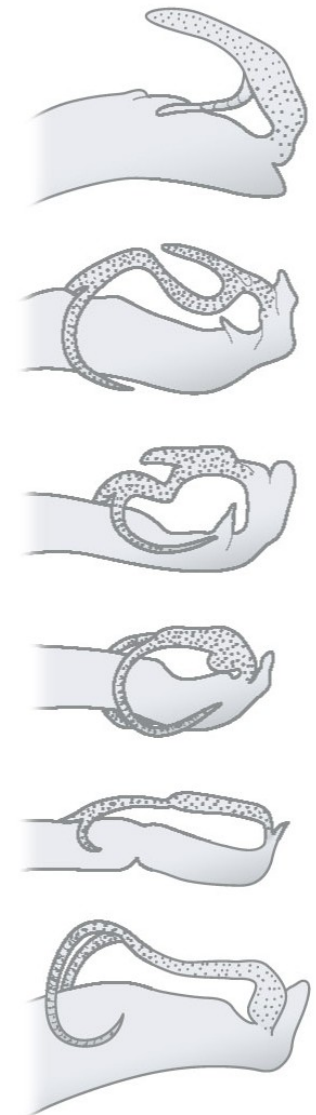
... i nepřím

zamezení oplodnění jiným samcem

prodloužené spojení po kopulaci (psovité šelmy)  
odstranění spermatu předchůdce



kopulační orgán  
motýlic rodu *Argia*:





... i nepřímo

kompetice spermií

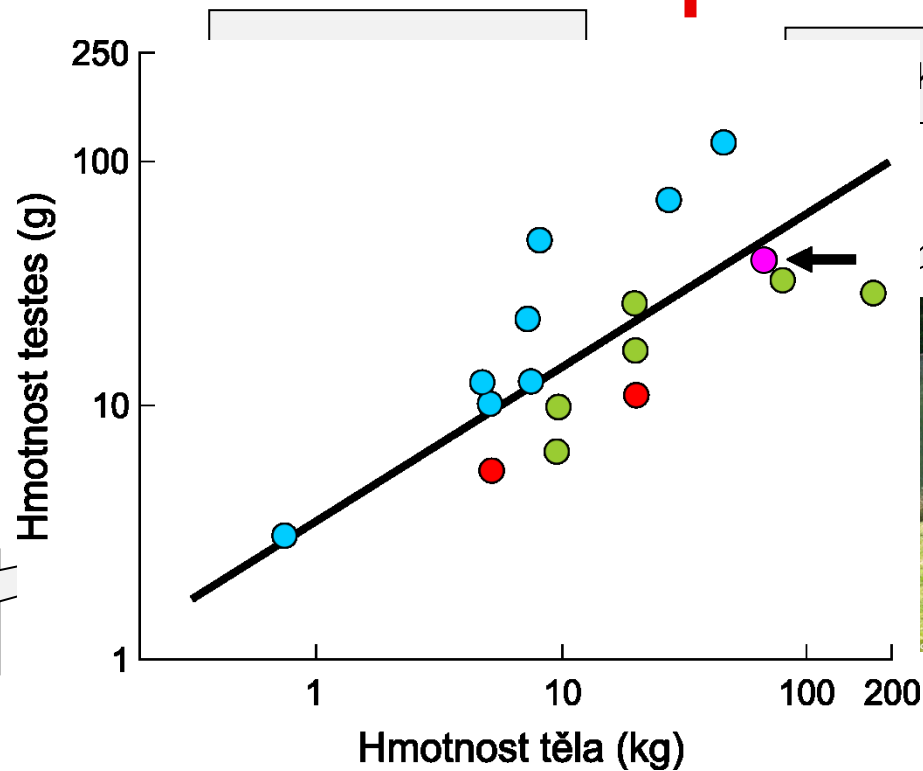
delší kopulace

větší ejakulát → větší testes:

šimpanz > člověk > gorila > gibbon



monogamní primáti  
(červená)



... i nepřímá

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)

# Intersexuální selekce

Samice si vybírají ...

... ale na základě čeho?

## 1. přímý užitek

samčí péče o potomstvo:

větší teritorium ( $\Rightarrow$  více zdrojů)

přinášení potravy

stavba hnízda



# Jak si zajistit péči o potomstvo ze strany samce?

→ oddalování kopulace – „*the Concord fallacy*“  
(u nás = „temelínský princip“)



Zdeněk Tunka © www.birdphoto.cz

schování  
vajíček



3 možné samčí strategie:

„tatík“ – zůstává se samicí

„není ta, bude jiná“ – odlétá před kopulací, hledání povolnější samice

„frajer“ – po kopulaci odlétá

## 2. senzoričká úchylka (*sensory bias*)

= existence preference před vznikem samčího znaku  
např. větší odezva na nadnormální podněty

Př.: mečovky rodu *Xiphophorus*:

samice „nemečových“ druhů preferují samce s „mečíkem“

preference samic rodu *Priapella* silnější než u samic vlastního druhu

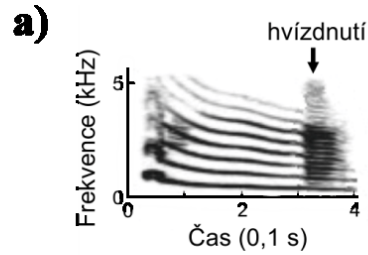


*Xiphophorus helleri*

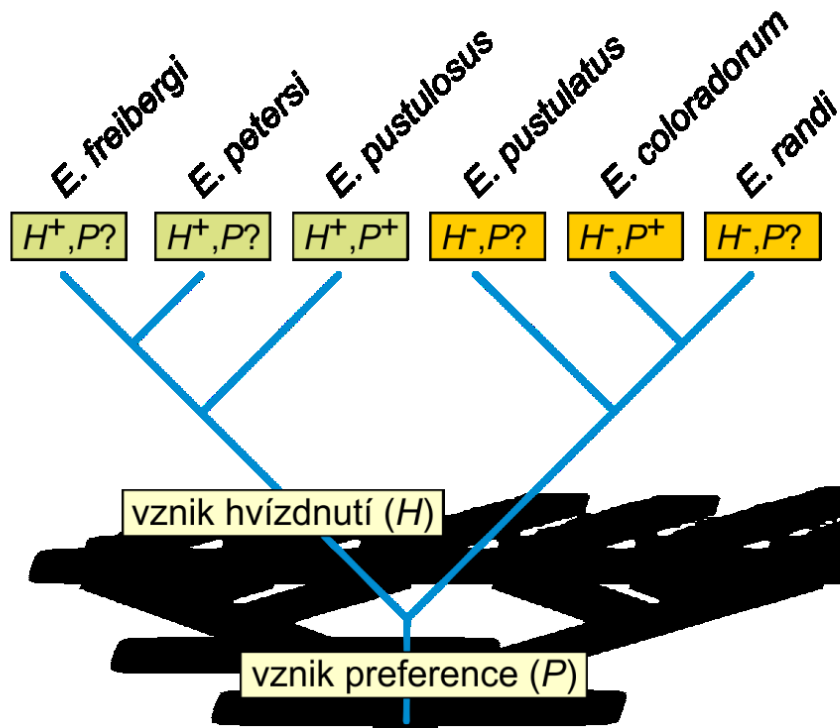


*Priapella intermedia*

# Př. hvízdalky rodu *Engystomops*:



**b)**



### 3. nepřímý užitek

samčí příspěvek = pouze geny

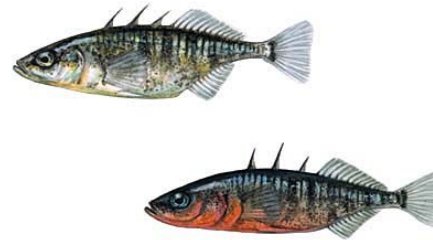
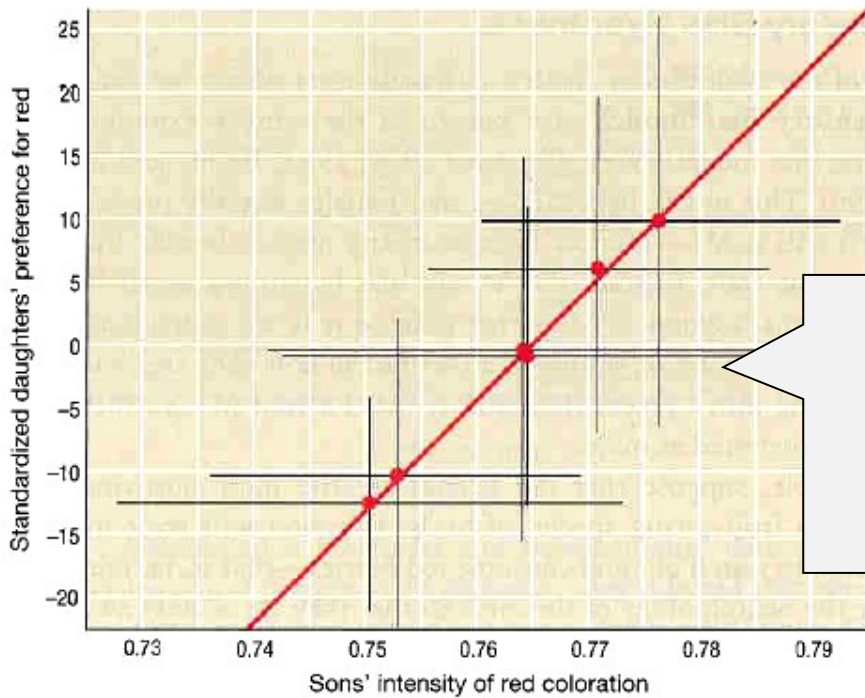
**hypotéza „sexy synů“:** R. A. Fisher (1915, 1930):

**neřízený pohlavní výběr (*runaway sexual selection*)**

samčí znak nemusí přinášet jedinci výhodu, ale je z nějakého důvodu samicemi preferován  $\Rightarrow$  je výhodné mít potomky s tímto samcem (synové sexuálně přitažliví pro ostatní samice)



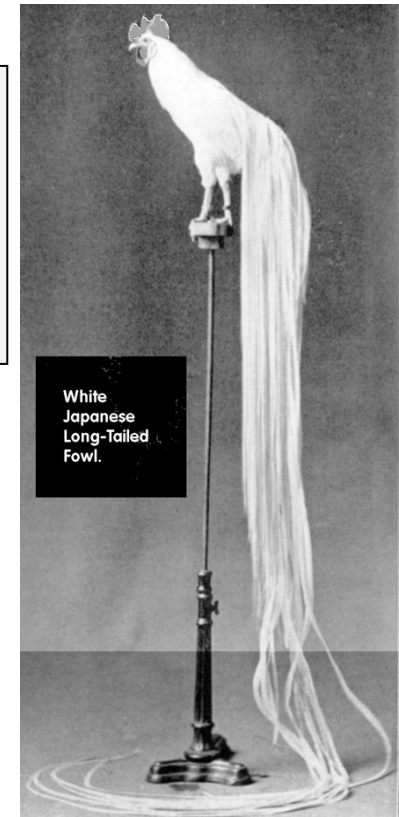
základem silná vazba mezi genem pro samičí preferenci a genem pro samčí znak (oba geny u obou pohlaví, odlišná exprese)



korelace intenzity  
červeného zbarvení a  
preference červené u  
koljušky tříostné

„efekt sněhové koule“ – neřízený („*runaway*“) proces  $\Rightarrow$   
vznik extravagantních struktur

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

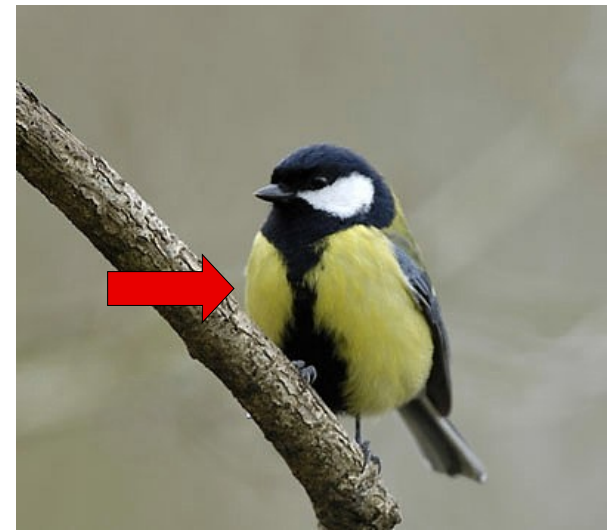
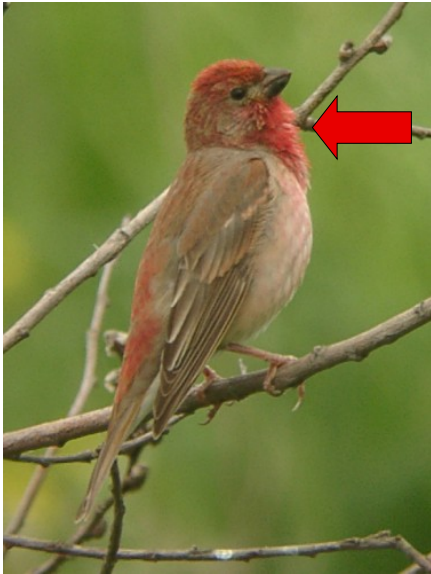




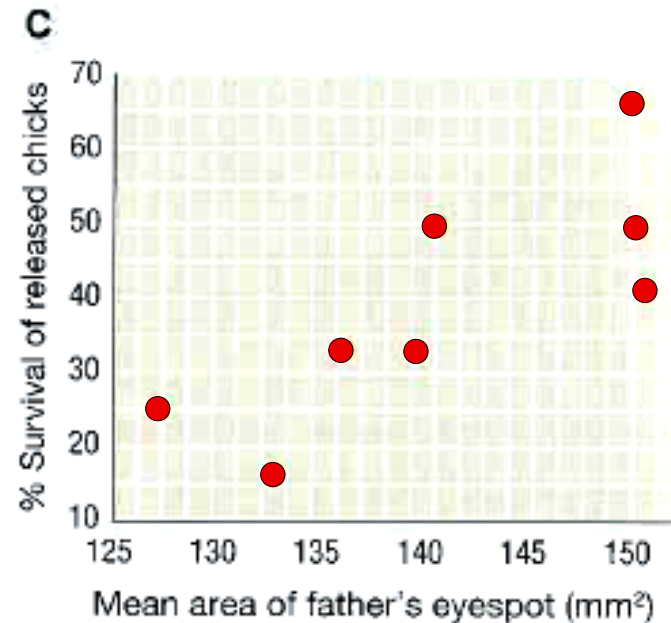
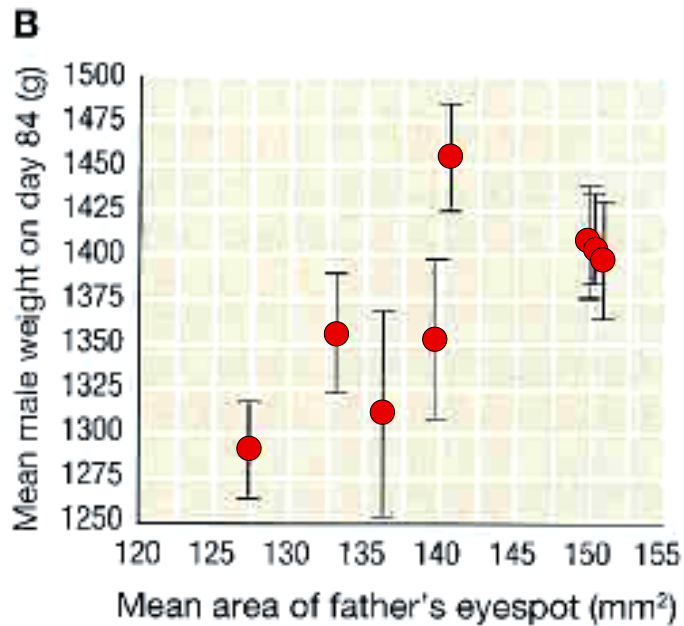
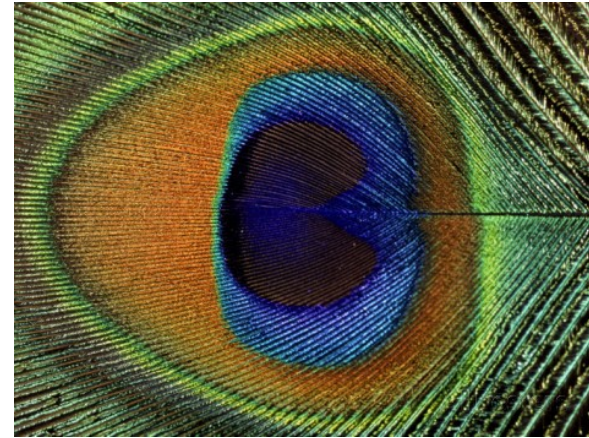
## hypotéza „dobrých genů“:

preferovaný znak naznačuje vysokou genetickou kvalitu potomstva

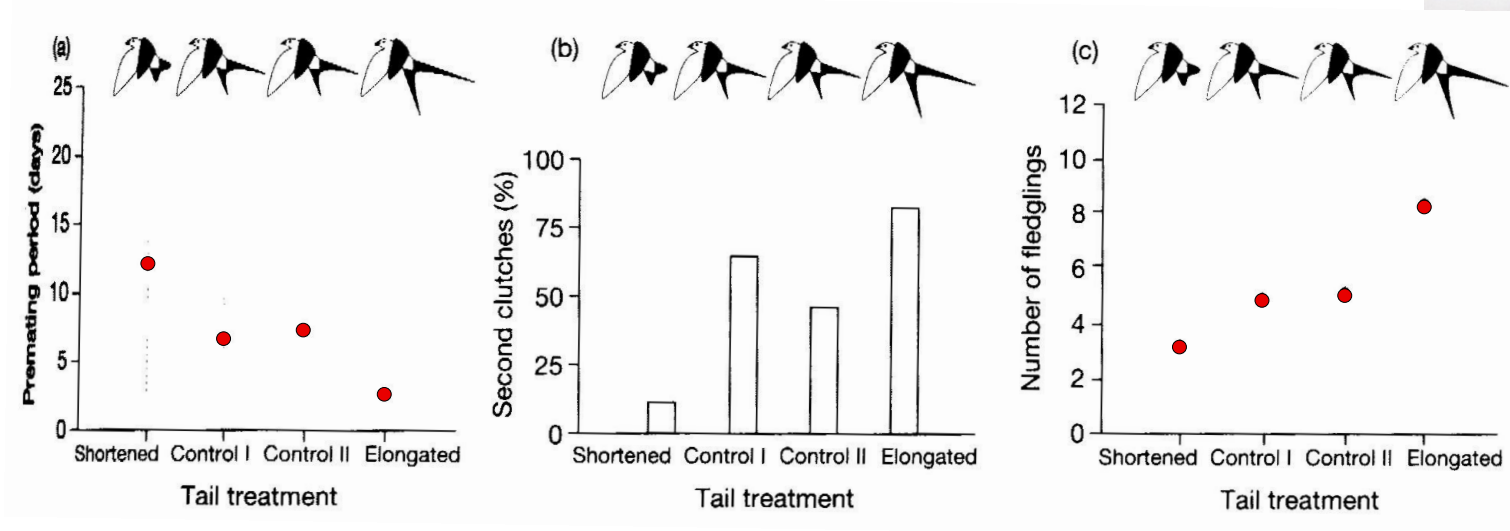
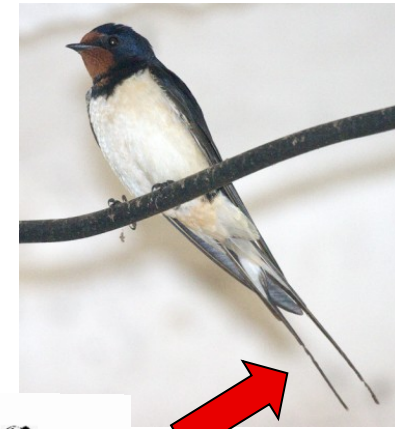
Př.: koljuška tříostná, sýkora koňadra, hýl rudý, vlaštovka obecná



páv (*Pavo cristatus*): korelace mezi velikostí a počtem „ok“ a fitness potomků



# Anders Pape Møller: vlaštovka obecná (*Hirundo rustica*)



kratší před-  
kopulační fáze

více druhých  
snůšek

více  
potomstva

## handicapový model:

Amotz Zahavi (1975)

indikace vysoké životaschopnosti („dobrých genů“)  
navzdory handicapu

handicap nutný, aby informace byla spolehlivá,  
tj. aby samec nemohl „lhát“



Amotz Zahavi



timálie šedá  
(*Turdoides squamiceps*)

## handicapový model:

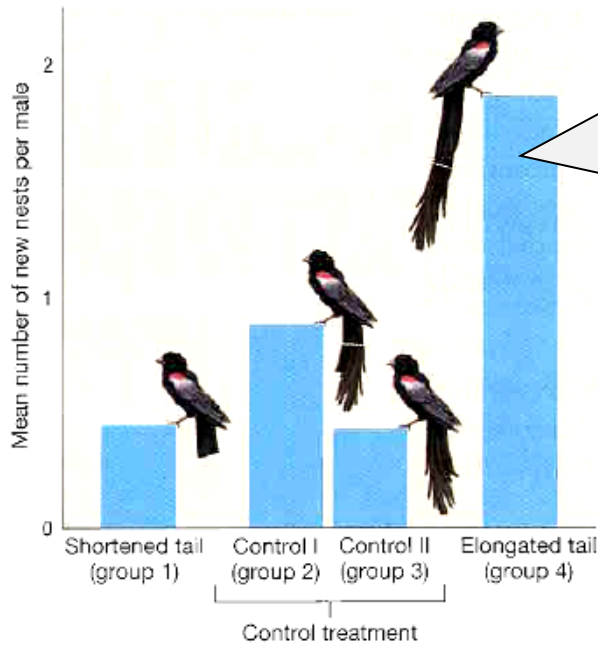
pestré zbarvení, složitá ornamentace, prokrvené struktury, toxická podstata chemických signálů atd.



voduška velká  
(*Kobus ellipsiprymnus*)

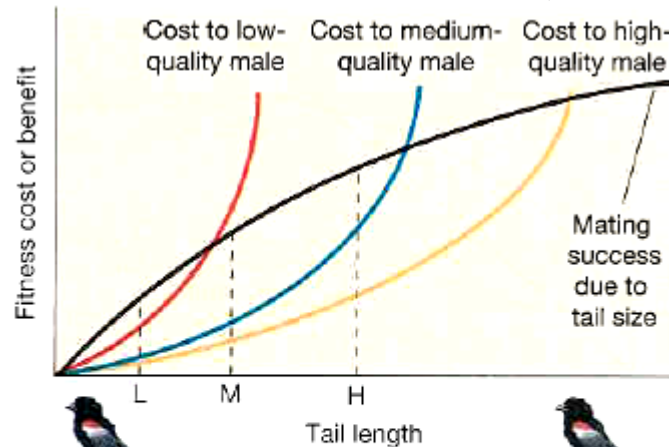


# Malte Andersson: vida kohoutů (*Euplectes progne*)



nejvyšší reprodukční úspěšnost samců s prodlouženými ocasními pery

relativně nižší zátěž pro geneticky kvalitnější samce



rostoucí fitness



# handicapový model – vliv parazitace

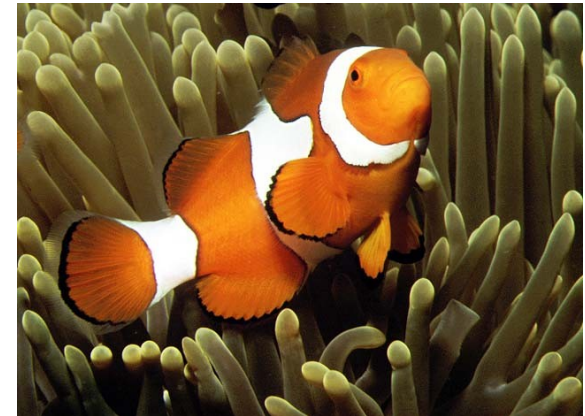
William Hamilton a Marlene Zuk (1982):

problém opakované preference pro určitý znak → vyčerpání variability  
= „lek paradox“

řešením proměnlivost selekčního optima – např. patogeny

pohlavní výběr bude zvýhodňovat znaky, které „férově“ signalizují  
zdravotní stav, tj. schopnost vypořádat se s parazity a patogeny

zvířata se „špatnými geny“ nemohou účinně bojovat proti infekci



hypotéza: samci více parazitovaných druhů budou obecně pestřejší  
→ některé druhy pěvců

Př.: uakari šarlatolící (*Cacajao calvus*)

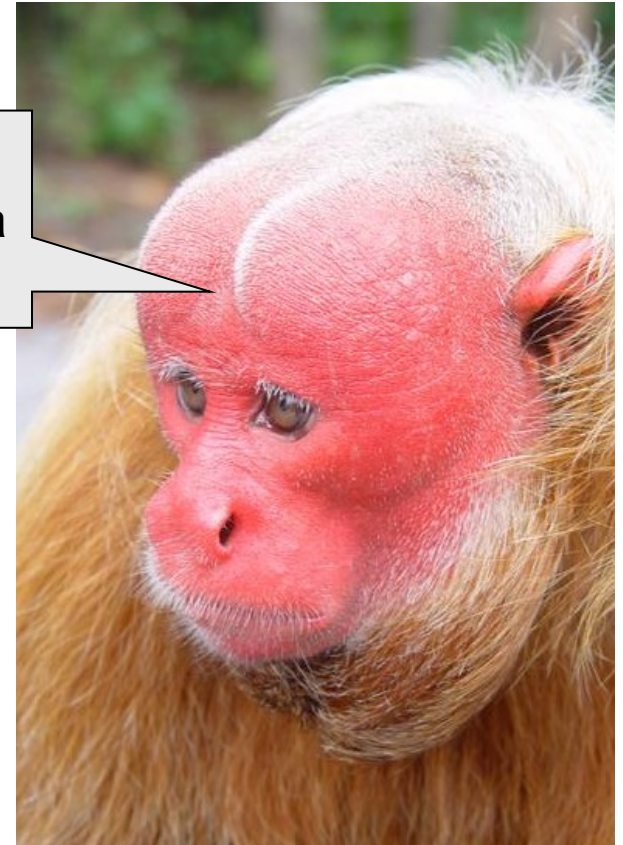


u jedinců s  
malárií  
nažloutlá barva



u druhů z  
nemalarických  
oblastí tmavé  
zbarvení

u zdravých  
jedinců červená  
barva





# 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



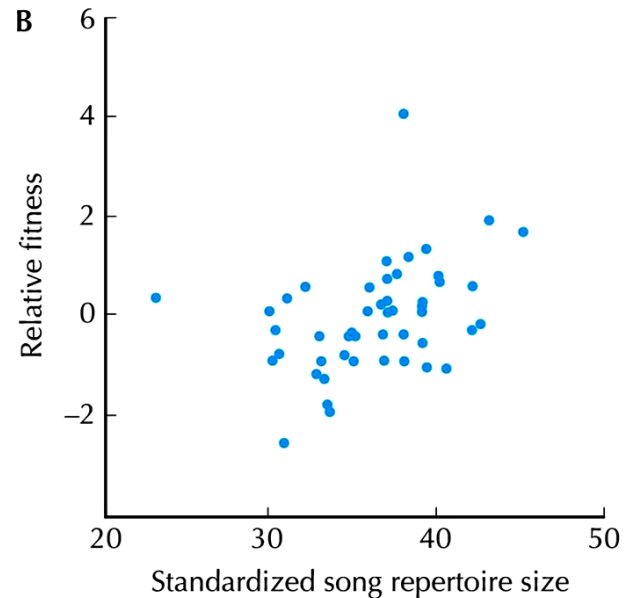
Př.: rákosník velký: šířka zpěvního repertoáru korelována s fitness

→ u všech pozorovaných EPF měli biologičtí otcové širší repertoár zpěvu než partner

⇒ nepřímý prospěch samice v podobě vyšší fitness potomků



rákosník velký  
(*Acrocephalus arundinaceus*)



získání dobrých, nebo komplementárních genů?

## EPC u člověka:

Univ. of Western Australia: 28 % mužů, 22 % žen – mimomanželský sex

Francie, Velká Británie, USA: 5–52 %

**EPF:** obtížný odhad, ~2 %, Janomamové ~10 %, Himba (Namibie) ~17 %

jihoameričtí indiáni (např. Mehinaku, Kaingang, Araweté, Curripaco, Tapirapé, Janomamo, Bari, Matis, Aché): rozdělitelná paternita (*partible paternity*)

Canelové (střední Brazílie): zpravidla více než 12 potenciálních otců  
60 % mužů krátkodobě v polyandrickém svazku

soulož s více muži často součástí veřejného rituálu

## rozdíly mezi pohlavími v žárlivosti:

muži: fyzická nevěra partnerky (riziko EPF)

ženy: duševní spříznění (riziko odchodu partnera)

