

| | |
|---------------------------|----|
| Slovo na úvod..... | 1 |
| Interaktivní spratek..... | 2 |
| Fotografie Salátu..... | 2 |
| Cesta kolem Světa..... | 3 |
| Věžňovo dilema..... | 5 |
| Evoluce spolupráce..... | 7 |
| Kalendárium..... | 16 |

Slovo na úvod

Vážení čtenáři a vážené čtenářky,

uplynuly dva měsíce, a to znamená, že je čas ochutnat nový Salát, který nám v letních měsících pěkně narostl. Zatímco Salát si vesele bobtnal a tyl ve svém pařeníšti, proběhla ve světě K-Klubu spousta akcí. Dvě akce byly spjaté s medvědy. Nejmenší příznivci K-Klubu vyrazili s rodiči za medvídkem Pů na akci zvanou „Deset dní plných malých K-Klubáků a medvídků Pů“ a nejdřívější dobrodruzi se vydali do hloubi Asie dráždit horské medvědy u jezera Bajkal. Obě akce dopadly dobře – ani medvídek Pů ani horší medvědi nikoho nezadávali.

O medvídkovi Pů – ale nejen o něm – se hovořilo během poklidného prázdninového setkání zvaného [Cesta kolem Světa](#), které se konalo v půli prázdnin u Honzíka a Ivanky v Česnovicích u Českých Budějovic. Tohoto setkání se zúčastnil i náš pravidelný dopisovatel Zobák, a tak si v tomto čísle Salátu můžete přečíst podrobnou reportáž o tom, co se na [Cestě kolem Světa](#) dělo. Zbytek zářijového Salátu je věnován „Věžňovému dilematu“ – klasické kratochvilné hříčce, která se občas uvádí na různých zážitkových akcích. Jarmila Součková a Jaroslav Beránek pro vás připravili překlad jednoho z nejvýznamnějších vědeckých článků, který se „Věžňovým dilematem“ zabývá. Je to nadmíru zajímavé čtení a vřele vám do doporučuji.



A nyní krátce k naplánovaným akcím. Den po vydání tohoto čísla Salátu začne toužebně očekávaná akce [Nuda v Brně](#). O [Nudě v Brně](#) se jistě nemusím příliš rozepisovat, neboť kdo se zúčastnil loňského stejnojmenného podniku, ten na tuto výtečně připravenou akci bezpochyby nezapomněl a jistě netrpělivě očekává reprízu. Letošní ročník navíc bude okořeněn povídání doposud mlčících členů bajkalské expedice o jejich červených zážitcích v pustých krajích Asie.

[Netradiční hry](#) byly pro malý zájem zrušeny a tak druhou zářijovou akcí bude [Podzimní voda](#), což je Šášou organizovaná vodácká akce.

Konečně nejdůležitější podzimní akcí bude [Buza nápadů](#) – setkání zájemců o pořádání letní/zimní prázdninovky 2006 v roli instruktora. Chcete-li se zapojit do činnosti K-Klubu a přispět (byť sebemenším způsobem) k uspořádání letní/zimní prázdninovky, určitě byste na této akci neměli chybět. Na [Burze nápadů](#) si vzájemně vyložíme své představy o prázdninovce, seznámíme se svými více či méně šílenými nápady a zjistíme, co kdo může pro prázdninovku udělat. Zkrátka dáme hlavy dohromady a z myšlenkového kvasu vzejde letní/zimní prázdninovka 2006. A vy nám můžete pomoci – svými nápady, nadšením, ochotou. Akce je otevřená jakémukoliv příznivci K-Klubu, takže pokud máte zájem, určitě přijďte, rádi vás uvidíme. Nezapomeňte prosím na to, že zájemci o akci se musí do 18. září přihlásit Hamounovi (kontakt na Hamouna najdete v [informační tabulce](#) k akci). Těšíme se na vaše úžasné, neotřelé a vpravdě geniální podněty!

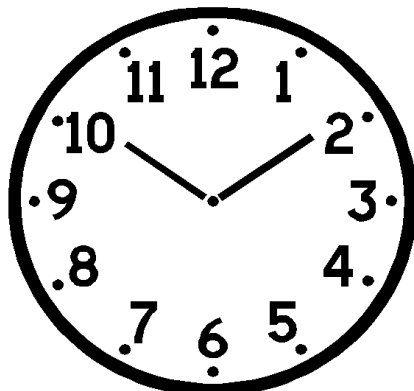
Pomalu se stává tradicí, že vás v každém Salátu na konci Úvodního slova vyzývám k obrácení listu v kalendáři K-Klubu. Nejinak tomu je i tentokrát. S pokřikem „Nezapomeňte si obrátit list v kalendáři K-Klubu!“ vás vítám v nadcházejícím podzimu.

Příjemné čtení vám za redakci přeje

Kryštof Polník

Interaktivní spratek

Milí příznivci Interaktivního spratka, vítejte u předposledního, zářijového kola. Váš úkol je protentokrát následující. Máte rozdělit ciferník hodin (třeba takových jako na obrázku 1) na šest (souvislých) dílů a to tak, aby byl součet čísel uvnitř každého dílu roven třinácti.



Obrázek 1: Hodiny

Řešení posílejte na známou adresu krystof.polnik@centrum.cz (uzávěrka tohoto kola soutěže je na konci října). Vyřešením úlohy získáte **2 body** do celoroční soutěže časopisu Salát. Neúspěšnější soutěžící získá na konci roku hodnotnou cenu.

Fotografie Salátu

Zářijová fotografie Salátu je napůl hádankou a napůl nostalgickou vzpomínkou. Na který významný český vrchol právě stoupá ona skupinka? Doufáme, že nikdo, kdo někdy stál na svazích této hory, nezapomněl! Taktéž doufáme, že se na hoře setkáme třeba na příští prázdninové, kterážto vzejde z říjnové [Burzy nápadů](#).



Připomínáme, že „Fotografie Salátu“ je rubrika určená k publikování vašich fotografií, takže pokud máte nějakou zajímavou fotografii z právě skončených prázdnin, neváhejte a pošlete nám ji do redakce na známou adresu krystof.polnik@centrum.cz.

Cesta kolem Světa

Ahoj kamarádi,

půli prázdnin proběhla u Ivanky s rodinou akce zvaná „Cesta kolem Světa“. Těto akce jsem se zúčastnil, a proto si nemohu odepřít potěšení zpravit vás o jejím průběhu.

Vše začalo v pátek v podvečer na Smíchovském nádraží, kde nás, totiž Martu, Šimiho, Káťu a mě, naložil Muhul do svého vozu a společně jsme vyrazili na jih. Cesta s veselým řidičem Muhulem proběhla jako vždy za značně povznesené nálady, a tak jsme, nezmoření dlouhou cestu, dorazili večer v plné síle do Češnovic, kde na nás již čekali zbylí účastníci, jmenovitě Honzík a Ivanka s dětmi – Lucinkou a Aničkou, Fík a Jiřinka s dětmi Tomášem a Terezkou, Hamoun a Džejný s dcerou Klárkou a dále Tomáš (zatím bezdětný) a Zdeněk (taktéž bezdětný). V průběhu večera nás Hamoun dokonale seznámil s hvězdnou oblohou a vzbudil v nás touhu vznést se ke hvězdám. Nicméně Ivanka se nenechala unést, zůstala stát nohama pevně na zemi, a pro začátek navrhla na sobotu pouhou obhlídku Světa. Krátce na to jsme šli spát.

V sobotu jsem v deset hodin vyrazili do Třeboně na naplánovanou obchůzku Světa. Cesta do Třeboně byla velice dobrodružná, protože Fík vybavil každý vůz vysílačkou. Jakmile jsem dostal vysílačku do ruky, začal jsem se chovat jako nejhorší spratek – naprosto jsme zahltil éter zcela neužitečnými hláškami, takže se mi takřka dokonale podařilo zhatit záměr použít vysílačky k navigaci po cestě. Nikdy bych neuvěřil, že jízda v koloně za kombajnem pro mě může být tak zábavná. A to všechno jen kvůli vysílačce.

Co se stalo pohádka?
Ztratilo se pípátko!
Pípá, pípá, nožky bolí,
marně hledá signál v poli.

Pověz milý ječmínku,
jak mám ladit maminku?
Ječmen syčí mezi vousy,
éter prázdný - nepípnou si.

Pomstychtiví mravenci,
ruší každou frekvenci!
Marně pípák v zemi ryje,
brzy dojdou baterie.

Nakonec jsme v pořádku dorazili do Třeboně, část skupinky (ti zdatnější) se vydala na cestu kolem Světa a ostatní zamířili do města na zmrzlinu a jiné pochutiny. Okolo Světa jsme nešli příliš rychle, takže jsme svým výkonem našťestí žádnou díru do Světa neudělali, což jistě ocenili všichni místní rybáři, provozovatelé kempů a půjčovatelé lodíček, vodohospodáři, ekologové, kachny, komáři a kapři.

Po šťastném setkání obou skupinek jsme opustili Třeboň a vrátili jsme se zpátky do Češnovic, sesedli jsme se u ohně, a přikročili jsme ke společenské konverzaci. Během večera jsme na vysoké úrovni probrali celou řadu důležitých otázek, například otázku použití lískooříškového krému, operace slepého střeva, partnerského soužití či vsakovačky (podrobnosti o vsakovačce a další zásadních bodech diskuse žádejte u Hamouna, jistě vám je neodmítne zopakovat). Konečně, kolem druhé hodiny v noci, jsme, vyčerpání intelektuálně nadmíru náročnou diskusí, šli spát.

V neděli jsme sehráli turnaj v petangue. Hned při prvním výhodu jsem zjistil, že v této hře pravděpodobně nemohu pomýšlet na umístění na předních příčkách – občas jsem stěžil v trávě viděl onu nejdůležitější kuličku zvanou prase. Turnaj proběhl bez nehod (žádné z dětí se v nevhodný okamžik nedostalo na dopadovou plochu), ale někteří hráči - obzvláště Muhul s Martou po nervydrásajícím střetnutí s Hamounem a se Šimim - ho dokončili naprosto psychicky vyčerpání. Cennou trofej za první místo získala Jiřinka a Džejný.

Během posledních zápasů turnaje se taktéž rozhořela takzvaná motorková aféra. Ve zkratce: Tomášek s Aničkou se domluvili, že si od Kláry půjčí její naprosto úžasnou plastovou motorku (moderní verze dobře známé koloběžky), a že se při ježdění na motorce vzájemně prošťídají. Jenže Tomášek se přes několikanásobné Aniččiny prosby (a nabídky odměny v podobě papírové kartičky s portrétem kteréhosi fotbalisty) nemínil motorky vzdát. Zdálo se, že Tomášek Aničku vůbec nevnímá, že je naprosto zaujatý oním plastovým výliskem zvaným motorka. Anička několikrát vyzkoušela, zda nějak nezapůsobí tradiční prostředek k řešení sporů – práskání dveřmi. Ani tohle ke smírnému řešení nevedlo. Hrozící konflikt se ještě v roli prostředníka pokusila urovnat Ivanka, jenže její snaha byla marná. Ivanka tedy vydala Aničce pokyn: „Zeptej se Tomáška ještě jednou, jestli ti motorku půjčí, a pokud ne, tak mu ji seber.“ Inu, výchova k samostatnosti. Jakmile Anička získala posvěcení k násilnému řešení, nabraly události spád. Anička vznesla formální otázku „Tomášku půjčíš mi motorku?“, na niž samozřejmě nepřišla toužebně očekávaná odpověď. Následovalo prudké

trhnutí řídítky a Tomáš už se válel na zemi, zatímco Anička se začala s blaženým úsměvem prohánět na čerstvě ukořistěné motorce. Konflikt mezi dětmi se našťěstí nepřenesl mezi rodiče, neboť i Fík uznal, že tentokrát dostal Tomášek za vyučenou oprávněně.

Odpoledne jsme v místní restauraci zasytili své bezedné žaludky obří porcí pizzy a postupně jsme se rozjeli domů.

*Za příjemné letní setkání děkuje Honzíkovi a Ivance
Zobák (a snad i další účastníci)*

Vězňovo dilema

Milí přátelé,

v tomto čísle Salátu se budeme v rámci našeho seriálu mapujícího významné práce v sociální psychologii zabývat „Vězňovým dilematem“.

Hru zvanou „Vězňovo dilema“ pravděpodobně všichni znáte, nicméně pro úplnost připomeneme její zadání. Představte si, že ve vězení sedí v oddělených celách dva zločinci, řekněme jim třeba Hamoun a Muhul, kteří společně spáchali nadmíru ohavný, bezbožný a hanebný skutek. Bezradný vyšetřovatel, kterému se stále nedaří vymámit z zločinců přiznání, použije následující lest. Nabídne každému zločinci zvlášť následující možnosti: zločinec buď zradí (udá) svého druha, nebo bude mlčet (to jest bude „spolupracovat“ se svým komplicem). Za udání druha nabídne vyšetřovatel zajímavou odměnu a naopak – za mlčení bude hrozit trest. Podle volby obou vězňů mohou nastat celkem čtyři případy. V prvním případě jeden ze zločinců zradí a druhý bude mlčet – zrádce pak obdrží odměnu, totiž beztrestnost, novou identitu a slušný důchod za korunní svědectví, zatímco jeho naivní druh bude krutě potrestán – třeba vypálením potupného znamení na pravou hýždí – neboť na něj bude svalena všechna vina. Druhý možný případ je totožný s prvním, pouze si oba zloduchové vymění role. Třetí případ nastane, pokud se oba zločinci rozhodnou zradit a obviní se navzájem. Pak budou oba potrestáni, ale trest bude pro zločince mírnější než v prvním případě – kupříkladu nucené okopávání ředkviček na obecních polích – neboť tentokrát se o trest podělí oba rabiáti zároveň. Konečně čtvrtý možný případ – oba zločinci budou mlčet – povede k tomu, že se vyšetřovateli „nepodaří prokázat spáchání trestného činu“ a lotři budou s nemalým odškodněním za křivé nařčení propuštěni.

Pro Hamouna nastává kritický okamžik, musí si rozmyslet, co provede – zradí nebo všechno popře? A tak Hamoun začne uvažovat. Dobrá, řekne si, Muhul ten mě určitě práskne, takže co mám dělat? Zradit také! Vždyť mě, Hamouna, přeci Muhul neobelstí! Nebudu kvůli němu trčet ve vězení! Pak ale Hamouna přepadnou pochybnosti a začne uvažovat, co by se stalo v případě, že Muhul bude mlčet. Hamoun zajásá, neboť i v tomto případě je volba jasná – ošku bu toho svatouška Muhula! Bude důchod, nová identita a navíc se budu moci kochat pomyslením na Muhulovo nazdobené pozadí. Hamounovi je tedy jasné, že ať už Muhul udělá cokoliv, bude v každém případě výhodně zradit.

Jenže stejně jako Hamoun bude uvažovat i Muhul, vždyť přeci není o nic hloupější (nebo chytřejší). I Muhul tedy dospěje k názoru, že v každém případě zradí. A tak se oba zradí navzájem a budou až do konce svých mrzkých životů pracovat na starostově záhonu – přitom stačilo tak málo – spolupracovat – a oba si mohli užívat odškodného. A v tom spočívá dilema. Zdánlivě racionální volba velí zradit, nicméně při konečném zúčtování se ukáže, že výhodnější by bylo, kdyby oba mlčeli. Jenže když takto oba zločinci dospějí k volbě „mlčet“ je jasné, že jednoho musí napadnout, že pokud druhý bude na základě předchozí rozvahy mlčet, pak on může získat pohádkovou odměnu pokud zradí. A tak se nakonec zase oba „prásknou“ ... a pořád dokola. Jediný, kdo z celé situace bude těžit je vyšetřovatel.

Zdá se tedy, že svět „Vězňova dilematu“ je zasvěcen práskacům, podrazákům, šejdífům a jiným, jak by ne jeden znalec mravouky pravil, morálně zkaženým jedincům. „Vězňovo dilema“ je ovšem modelovou situací pro střet zájmů dvou jedinců. Jak bude ukázáno námi přeloženém článku *Evolution of cooperation* (Evolution of cooperation), abstraktní matematická formulace popíše nejen „Vězňovo dilema“, ale i soužití symbiontů či „chování“ chorob v lidském těle¹ – zkrátka téměř jakoukoliv situaci, ve které je možné zradou získat nějakou výhodu na úkor spolupracujícího partnera. To ale znamená, že ve všech těchto situacích se vyplatí zradit, zachovat se nespravedlivě. A to je podivné. Že by měla nespravedlnost nabyt převahy nad spravedlností? Má snad svět patřit podvodníkům?

Otázka je to nadmíru zajímavá – vždyť zde jako by nám rozum říkal „zlo musí zvítězit“ – a velmi stará. Kdybychom opustili drsné vězeňské prostředí a přenesli se bezmála dva a půl tisíce let do minulosti, zaslechli bychom v Peiraireu, athénském přístavu, tuto rozmluvu:

„Ale o tom budeme uvažovat ještě jindy, ale mnohem vážněji se mi zdá, co nyní tvrdí Thrasymachos, že prý totiž život člověka nespravedlivého jest lepší nežli než spravedlivého. Jakkak by sis ty vybral, Glaukóne? A které z obou tvrzení se ti zdá pravdivější?“

„Že život spravedlivého jest užitečnější.“

„Slyšel jsi, kolik předností Thrasymachos právě vypočítal v životě nespravedlivého?“

„Slyšel, ale nevěřím.“

„Chceš tedy, abychom se pokusili mu dokázati, budeme-li moci nalézt jak a kudy, že nemluví pravdu?“

„Jakkak bych nechtěl?“²

1 S mrazením v zádech podotýkáme, že podle *Stanford encyclopaedia of philosophy* bylo „Vězňovo dilema“ zkoumáno v souvislosti s strategií nukleárních válečných konfliktů.

2 Platón: Ústava, II 347 e, II 348 a (citujeme z českého překladu Františka Novotného, Platón: Ústava, OIKOYMENH, Praha 2001, třetí opravené vydání).

Nebudeme se zde zabývat tím, jak v rozmluvě dále argumentoval jistý pobuda a pouliční povaleč Sókratés, neb jím zajisté nechceme být zkaženi jako athénská mládež. Na otázku neodpovíme ani nějakým psychologickým rozbohem, který by zapadl do našeho seriálu o sociální psychologii a který by se snažil dokázat, že z „Věžňova dilematu“ existuje nějaký vědomý únik³. Ne, ponecháme si tu „Věžňovo dilema“ v jeho syrovosti a pokusíme se⁴ s „Věžňovým dilematem“ (a tedy úlohou spravedlnosti) vypořádat přímo a bez postranních cestíček.

V roce 1981 napsali Robert Axelrod (politolog) a William Hamilton (biolog) článek *Evolution of cooperation*, který zkoumá „Věžňovo dilema“ v souvislosti s evoluční biologii. V evoluční biologii má klíčová otázka spjatá s „Věžňovým dilematem“ následující formu. Jestliže podle Darwin přezívají v přírodě ti nejzdatnější, a jestliže při setkání⁵ dvou jedinců modelovaném „Věžňovým dilematem“ přináší nejvyšší výnos⁶ volba „podvést“, pak musí evoluce nutně směřovat k populaci plně zrádců. Jenže to nepozorujeme, zvířata totiž spolupracují (a to nejen s jedinci stejného druhu, ale i s jedinci naprosto odlišných druhů). Jak je to možné?

Axelrod a Hamilton využili teorie her⁷ a podali ve výše zmíněném článku odpověď. Jejich přelomový článek byl⁸ od roku 1981 citován tisícídesátkrát⁹, a spustil doslova lavinu další výzkumů zabývajících se tímto tématem¹⁰ – právě proto jsme se vás rozhodli s tímto článkem seznámit. Pevně věříme, že ačkoliv článek formálně do oboru sociální psychologie nepaří, uvádíme ho v našem seriálu oprávněně.

Přejeme vám podnětné čtení a omlouváme se, pokud jsme nepřesně přeložili některé biologické termíny – nikdo z nás není biolog.

autor: Jarmila Součková a Jaroslav Beránek

3 Ačkoliv nijak neubíráme těmto rozborům možnost přinést významné poznatky osvětlující lidské jednání v věžňovo dilematu podobných situacích. Osobně se například domníváme, že by bylo nadmíru zajímavé porovnat výsledky hry ve dvou skupinách – jedné by bylo zadáno „Věžňovo dilema“ a druhá by řešila „Zajatcovo dilema“, což by bylo jen jinak pojmenované „Věžňovo dilema“.

4 Přesně řečeno: pánové Axelrod a Hamilton se v následujícím článku pokusí ...

5 Příkladem může například být spolupráce opic při vybírání parazitů ze srsti. Nejvyšší výnos samozřejmě přináší volba „ty vyčistíš srst mě a já se na tebe vykašlu“. Další možnosti rozuzlení tohoto „opičího dilematu“ jsou „vyčistíme si srst vzájemně“, „nikdo neudělá nic a oba budeme mít parazity“ a konečně „já vyčistím srst tobě a ty se na mě vykašleš“.

6 Výnosem tentokrát rozumíme zvýšení zdatnosti daného jedince.

7 Což, jak by jistě jízlivě podotkl Zobák, ukazuje, že matematiku lze najít všude.

8 Podle databáze ISI Web of Knowledge, stav k 24. srpnu 2005.

9 O takovémto počtu citací si může většina vědeckých článků nechat jenom zdát. Obvykle se počet citací pohybuje v jednotkách.

10 Chcete-li získat přehled o těchto navazujících pracích, doporučujeme vám Axelrod komentovanou bibliografii, kterou najdete na internetové adrese http://pscs.physics.lsa.umich.edu/RESEARCH/Evol_of_Coop_Bibliography.html.

Evoluce spolupráce

Robert Axelrod, William D. Hamilton: The Evolution of Cooperation, *Science*, Vol. 211, 27 March 1981, p. 1390-1396

Pro vývojovou teorii bylo již od dob Darwin těžké objasnit vznik spolupráce mezi organismy, ať už se jednalo o bakterie či primáty. Za předpokladu, že setkávání mezi dvojicemi jedinců má čistě pravděpodobnostní charakter, byl odvozen model založený na myšlence evolučně stabilní strategie ve smyslu hry „Vězňovo dilema“. Závěry získané z tohoto modelu a výsledky počítačového turnaje ukazují, jak se v původně asociálním prostředí může vyvinout strategie vzájemné spolupráce, jak dokáže strategie spolupráce uspět mezi dalšími rozmanitými strategiemi a jak tato strategie dokáže, jakmile se stane převažující, odolávat tlaku ostatních strategií. Možné aplikace modelu zahrnují rozmanité otázky týkající se teritoriality, páření a nemoci.

Vývojová teorie je založena na myšlence boje o život a přežití nejschopnějších. Přesto je běžné, že se mezi jedinci téhož druhu, či dokonce mezi jedinci různých druhů, vyvine spolupráce. Zhruba do roku 1960 byl v rámci vývojové teorie jev spolupráce opomíjený jakožto jev nevyžadující zvláštní pozornost, což bylo důsledkem toho, že vývojová teorie byla nesprávně pochopena. Při výkladu vývojové teorie byl totiž kladen důraz na mechanismus výběru na úrovni společenstev nebo dokonce druhů, důsledkem čehož byla spolupráce chápána jako vhodný nástroj k přežití společenstva (druhu). Nedávné poznatky vývojové teorie ovšem ukázaly, že výběr dle převládajícího pohledu – totiž na úrovni společenstva (druhu) – je v podstatě mizivý. Původní Darwinův důraz na výběr na úrovni jedinců je ve světle těchto poznatků oprávněnější^{1,2}.

Za účelem vysvětlení existence spolupráce a podobných typů skupinového chování, jako je altruismus a zájemné omezení soutěže, vznikly nedávno dvě rozšíření vývojové teorie. Jsou to (zhruba řečeno) teorie genetického příbuzenství³ (*genetical kinship theory*) a teorie recipročního altruismu^{4,5} (*reciprocal altruism*). V současnosti je zájem soustředěn – a to jak v teoretickém tak v terénním výzkumu – především na teorii příbuzenství. Formální přístupy k této teorii se nicméně změnily a teorie příbuzenství v stále větší míře využívá „genový“ pohled na mechanismus přírodního výběru⁶. Gen v podstatě přehlíží svého smrtelného nositele a jeho zájmem je uchovat soubor potenciálně nesmrtelných kopií sebe samého buď současném nositeli nebo v příbuzných jedincích. Pokud jsou interagující jedinci dostatečně příbuzní, může altruismus jednoho jedince přispět k rozšíření souboru kopií tohoto genu v ostatních jedincích i za cenu toho, že budou ztraceny kopie v altruisticky jednajícím jedinci. V souladu s předpověďmi této teorie, i když pomineme člověka, je jasné altruistické jednání pozorováno především mezi blízkými příbuznými jedinci, obvykle mezi nejbližšími rodinnými příslušníky. Jako typický příklad uvažování v rámci této teorie⁷ může posloužit vývoj sebevražedného žihadla opatřeného zpětnými ostny u dělnic včely medonosné.

Jasně příklady spolupráce (ačkoliv téměř nikdy naprostého sebeobětování) lze nalézt i málo příbuzných či dokonce nepříbuzných jedinců. Lze najít pozoruhodné příklady symbiózy jako: houba a řasa tvořící lišejník, mravenci a mravenčí akácie (*Acacia colensii*), kde strom poskytuje mravencům úkryt a potravu a ti ho na oplátku chrání⁸, fíkovník (*Ficus tremula tremula*) a fíkové vosičky (*Courtella wardi*), kde vosičky, obligatorní parazité fíkových květů, slouží jako jediný prostředek k opylení a vytvoření semen⁹. Symbióza obvykle probíhá bez konfliktů, nicméně občas partneři vykazují vzájemný antagonismus a to buď spontánně nebo v reakci na specifické podmínky¹⁰. Ačkoliv v některých případech, jak bude uvedeno dále, může hrát roli příbuzenství, je symbióza typickým příkladem druhého z diskutovaných rozšíření vývojové teorie, totiž teorie recipročního altruismu.

Spolupráce jako taková nebyla ve středu zájmu ani po publikování Trivers⁴ základního článku, nicméně podobný problém – problém záměrného omezení v konfliktních situacích – byl rozpracován teoreticky. V této souvislosti byl vyvinut nový formální koncept evolučně stabilní strategie^{6,11}. Spolupráce v běžném slova smyslu zůstala zakryta pochybnostmi, které pramenily obzvlášť z úvah týkajících se vzniku spolupráce v předchozím asociálním prostředí¹² a stability spolupracujícího prostředí po jeho vzniku. Vytvoření formální teorie spolupráce je tedy tudíž stále potřebnější. Znovuobjevený důraz na individualismus pak směřuje k pokušení podvést ve vzájemném vztahu. Pokušení zneužít vzá-

1 G.C.Williams: *Adaptations and Natural Selection* (Princeton University Press, Princeton, 1966); W. D. Hamilton: in *Biosocial Anthropology* R. Fox, Ed. (Malaby, London, 1975) p. 133

2 Nejlepší současnou prací o výběru na úrovni skupiny a altruismu založeném na genetické korekci nepříbuzných interagujících jedinců je D. S. Wilson: *Natural Selection of Populations and Communities* (Benjamin/Cummings, Menlo Park, Calif., 1979).

3 W. D. Hamilton: *J. Theoret. Biol.* **7**, 1 (1964).

4 R. Trivers: The evolution of reciprocal altruism, *Quarterly Review of Biology*, **46** (1971), p. 35-57

5 Doplnky týkající se teorie biologické spolupráce lze nalézt v I. D. Chase [*Am. Nat.* **117**, 827 (1980)], R. M. Fagen [*ibid.*, p. 858 (1980)] a S. A. Boorman a P. R. Levitt [*The genetics of altruism* (Academic Press, New York, 1980)].

6 R. Dawkins, *The Selfish Gene*, (Oxford Univ. Press, Oxford, 1976).

7 W. D. Hamilton: *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **3**, 193 (1972).

8 D. H. Janzen, *Evolution* **20**, 249 (1966).

9 J. T. Wiebes: *Gard. Bull. (Singapore)* **29**, 207 (1976); D. H. Janzen: *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **10**, 31 (1979).

10 M. Caullery: *Parasitism and Symbiosis* (Sidgwick and Jackson, London, 1952). Zde jsou udány příklady antagonismu ve vztahu orchidej-houba a symbióze lišejníku. Příklad se symbiózou vosa-mravenec je uveden v poznámce (7).

11 J. Maynard Smith and G. R. Price, *Nature (London)* **246**, 15 (1973); J. Maynard Smith and G. A. Parker: *Anim. Behav.* **24**, 159 (1976); G. A. Parker: *Nature (London)* **274**, 849 (1978).

12 J. Elster: *Ulysees and Sirens* (Cambridge Univ. Press, London, 1979).

jemné symbiózy pak činí odpověď na otázku, zda je symbióza vůbec možná, mnohem nejasnější než v rámci starého pohledu na výběr na úrovni druhů. Zároveň se také ukazuje, že v případech, které byly doposud vysvětlovány teorií příbuzenství, jsou interagující jedinci tak málo příbuzní, že nelze očekávat protekční altruismus. To se týká jak spolupráce ptáků při krmení¹³, tak spolupráce na obecné úrovni ve skupinách primátů¹⁴. Zde je výskyt spolupráce buď klamný – občas se vyskytuje částečný příbuzenský altruismus a občas dochází k podvodům – nebo lze větší část chování připsat stabilní reciprocitě. Předcházející vysvětlení založená na reciprocitě nicméně podceňují přísnost podmínek, za kterých může reciprocita nastat¹⁵.

Náš příspěvek v této oblasti je nový ze tří hledisek:

1. V biologickém kontextu je náš model nový v tom, že zahrnuje – za použití technik teorie pravděpodobnosti – možnost vícenásobné interakce dvou jedinců. To nám umožňuje osvětlit takové specifické biologické procesy jako je stárnutí nebo teritorialita.
2. Naše analýza vývoje spolupráce se nezabývá jen konečnou stabilitou dané strategie, ale bere v úvahu i počáteční životaschopnost strategie v prostředí, kde převažují nespolupracující jedinci, a robustnost strategie v prostředí tvořeném dalšími rozmanitými více či méně sofistikovanými strategiemi. To nám umožňuje důkladněji než bylo doposud možné pochopit časový vývoj spolupráce.
3. Náš model lze aplikovat i na chování na mikrobiální úrovni, což nám umožňuje spekulovat o logických výkladech objasňujících chronické a akutní fáze některých nemocí nebo jisté třídy chromozomálních poruch, jako je například Downův syndrom.

Strategie věžňova dilematu

Mnoho výhod vyhledávaných živými organismy je nepoměrně dostupných spolupracujícím skupinám. I když nepanuje shoda v tom, co přesně je míněno výrazy „výhoda“ a „vyhledávat“, je toto vyjádření, do té míry jak je pravdivé, základem pro veškerý sociální život. Problém spočívá v tom, že pokud jedinci těží z vzájemné spolupráce, může každý z nich získat ještě více, pokud bude spolupráce ostatních jedinců využívat ve svůj prospěch a nebude spolupráci opětovat. Jedinci, kteří spolu před jistou dobou interagovali, se mohou opět potkat, což vede k rozvoji komplexních strategií vzájemné interakce. Teorie her, a obzvláště model známý pod jménem „Věžňovo dilema“, umožňuje formálním způsobem uchopit strategické možnosti, které se v takovýchto situacích ve své podstatě objevují.

Věžňovo dilema je elegantním vyjádřením problému dosažení vzájemné spolupráce¹⁶ a poskytuje tudíž vhodný základ pro naši analýzu. Pro jednoduchost se soustředíme pouze na „Věžňovo dilema“ ve verzi pro dva hráče, která popisuje interakci mezi dvojicí jednotlivců. Ve „Věžňově dilematu“ mají oba hráči dvě možnosti – spolupracovat nebo zradit. Ziskem pro hráče je – v našem případě – navýšení tělesné zdatnosti (větší schopnost přežití a větší plodnost). Bez ohledu na to, co udělá druhý hráč v páru, vede sobecká volba zradit k vyššímu zisku než spolupráce. Ale když se oba hráči rozhodnou zradit, budou na tom oba hůře, než kdy se oba rozhodli spolupracovat.

Tabulka 1 ukazuje matici zisků pro „Věžňovo dilema“. Pokud druhý hráč spolupracuje, má první hráč na výběr mezi spoluprací, za což by obdržel odměnu R (odměna za vzájemnou spolupráci), a zradou, za což by obdržel odměnu T (pokoušení zradit). Dle předpokladů je $T > R$, což znamená že se vyplatí zradit, pokud druhý hráč spolupracuje. V opačném případě – druhý hráč hraje zradu – má první hráč na výběr mezi spoluprací, což by znamenalo zisk S , a zradou, což by hráči přineslo zisk P . Dle předpokladů je $P > S$, tudíž se i v tomto případě vyplatí prvnímu hráči zradit. Ale pokud oba hráči zradí, oba obdrží zisk P , což je ovšem méně než zisk R při vzájemné spolupráci. A právě v tom spočívá dilema¹⁷.

Hrají-li hru dva hráči, kteří jsou předurčení k tomu, že se již nikdy nepotkají, je jedinou možnou herní strategií, kterou lze označit jako řešení, strategie *vždy zradit* a to navzdory zdánlivému paradoxu spočívajícímu v tom, že si oba hráči povedou hůře, než kdyby byli bývali spolupracovali.

Nezávisle na tom, že zrada je řešením ve smyslu teorie her, je zrada rovněž řešením v rámci biologické evoluce¹⁸, což je důsledkem nevyhnutelných evolučních trendů působících skrze mechanismy mutace a přirozeného výběru: je-li ziskem zvýšení tělesné zdatnosti a je-li interakce mezi dvojicemi jedinců náhodná a neopakující se, pak se jakákoliv

13 S. T. Emlen: in *Behavioral Ecology: An Evolutionary Approach*, J. Krebs and N. Davies, Eds. (Blackwell, Oxford, 1978) p. 254; P. B. Stacey, *Behav. Ecol. Sociobiol.* **6**, 53 (1979)

14 A. H. Hartcourt: *Z. Tierpsychol.* **48**, 401 (1978); C. Packer: *Anim. Behav.* **27**, 1 (1979); R. W. Wrangham: *Soc. Sci. Info.* **18**, 335 (1979).

15 J. D. Ligon and S. H. Ligon: *Nature (London)* **276**, 496 (1978).

16 A. Rapoport and A. M. Chammah: *Prisoner's dilemma* (Univ. of Michigan Press, Ann Arbor, 1965). Existuje mnoho dalších modelů, ve kterých lze těžit ze vzájemné spolupráce. Jako příklad uveďme J. Maynard Smith a G. R. Price model vnitrodruhového boje popsaný v (11).

17 Podmínka $R > \frac{(S+T)}{2}$ je součástí zadání věžňova dilematu proto, aby byla vyloučena možnost, kdy je střídající se vzájemná zrada hráčů výhodnější než trvalá spolupráce.

18 W. D. Hamilton: in *Man and Beast: Comparative Social Behavior* (Smithsonian Press, Washington, 1971), p. 57. R. Fagen [v (5)] uvádí jisté podmínky za kterých není při jednom setkání zrada řešením.

populace složená z rozmanitých dědičných strategií vyvine do stavu, ve kterém všichni jedinci volí strategii „vždy zradit“. Navíc si žádná odlišná strategie nemůže v populaci řídit se strategií *vždy zradit* vést lépe než zbytek populace. V tomto smyslu je tedy strategie *vždy zradit* stabilní.

| | | Hráč B | |
|--------|-----------------|--|------------------------------------|
| | | C Spolupráce | D Zrada |
| Hráč A | C Spolupráce | $R=3$ Odměna za vzájemnou spolupráci. | $S=0$ Ztráta zrazeného. |
| | D Zrada | $T=5$ Pokušení zradit. | $P=1$ Trest za vzájemnou zradu. |

Tabulka 1: Matice zisků pro „Věžňovo dilema“. Matice uvádí zisk hráče A (čísla jsou orientační). Matice popisuje „Věžňovo dilema“ pokud pro čísla R, S, T a P platí vztahy $T > R > P > S$ a $R > \frac{(S+T)}{2}$.

Pojem stability je základním pojmem užívaným v další diskusi, a proto bude vhodné zavést tento pojem formálnějším způsobem. Řekneme, že strategie je evolučně stabilní, pokud populace jedinců užívajících tuto strategii nemůže být napadena řídcem se vyskytující odlišnou mutantní strategií¹⁹. V případě jednokolového „Věžňovo dilematu“ nemůže žádná strategie napadnout strategii *vždy zradit*. Je to proto, že žádná jiná strategie nemůže ve střetu s zrádcovskými jedinci dosáhnout lepšího zisku než P , což je ovšem zisk ve střetu dvou hráčů hrajících strategii *vždy zradit*. Strategie *vždy zradit* je tudíž evolučně stabilní strategií v jednokolovém „Věžňově dilematu“.

V mnoha případech vyskytujících se v biologii se ovšem dva stejní jedinci mohou potkat více než jednou. Pokud jedinec dokáže rozeznat jedince, se kterým se již setkal, a pokud si dokáže zapamatovat výsledky tohoto setkání, pak se strategická situace mění z jednokolového „Věžňovo dilematu“ na opakované (*iterated*) „Věžňovo dilema“, což vede k mnohem bohatší škále možností. Strategie bude v tomto případě nějaké pravidlo, které bude určovat pravděpodobnost spolupráce nebo zrady na základě výsledků předchozích setkání. Ale pokud bude předem znám počet setkání mezi dvěma jedinci, bude strategie *vždy zradit* opět jedinou evolučně stabilní strategií a to z toho důvodu, že při posledním setkání bude pro obě strany nejvýhodnější hrát „zradit“ – ze stejného důvodu je ovšem „zradit“ nejvýhodnější volba i pro předposlední kolo a dál můžeme uvažovat stejným způsobem dokud se nedostaneme zpět až k prvnímu kolu.

Náš model je založen na mnohem realističtějším předpokladu – předpokládáme, že počet setkání dvou jedinců není předem znám. Namísto toho je předepsána pravděpodobnost w , se kterou se oba jedinci opět potkají. Mezi faktory ovlivňující tuto pravděpodobnost patří průměrná délka života, poměrná mobilita populace a zdravotní stav jednotlivců. Pro libovolnou hodnotu pravděpodobnosti w je strategie *vždy zradit* (dále ji označujeme jako ALL D) evolučně stabilní; pokud každý jedinec užívá tuto strategii, nemůže být tato populace napadena žádnou jinou strategií. Nicméně v tomto případě mohou existovat i jiné evolučně stabilní strategie. Ve skutečnosti, pokud je pravděpodobnost w dostatečně vysoká, neexistuje žádná jednoznačně nejlepší strategie, která by nezávisela na chování ostatních jedinců v populaci¹⁹. To, že neexistuje jedna nejlepší strategie, ještě neznamená, že jakýkoliv pokus o analýzu je beznadějný. Naopak, dokonce se nám podaří ukázat nejen stabilitu dané strategie, ale vyšetříme i její odolnost a počáteční životaschopnost.

Dříve než rozvedeme naši teorii, zabývejme se na okamžik otázkou, jak velkou část biologické reality lze postihnout metodami teorie her. Začneme tím, že organismus nepotřebuje mozek, aby dokázal užívat jistou strategii. Například bakterie mají základní schopnosti hrát v tom smyslu, že:

- i. bakterie reagují na vybrané vlastnosti okolního prostředí – obzvláště na jeho chemické charakteristiky
- ii. z předchozího bodu plyne, že bakterie mohou reagovat odlišným způsobem na aktivitu organismů nacházejících se v jejich blízkosti
- iii. podmíněné reakce na prostředí mohou být zcela jistě dědičné
- iv. reakce bakterie může ovlivnit fyzickou zdatnost organismů nacházejících se v její blízkost, stejně tak chování těchto organismů může ovlivnit fyzickou zdatnost bakterie.

I když lze prostřednictvím strategií velmi snadno popsat rozmanité odezvy na okamžité nebo dlouhodobé (průměrné) změny v prostředí, je možná reakce bakterie na prostředí limitovaná. Bakterie si například nemůže „zapamatovat“ a „vyhodnotit“ komplexní posloupnost změn v prostředí, stejně tak pravděpodobně nedokáže rozlišit různé zdroje

19 Formální důkaz lze nalézt v R. Axelrod: *Am. Political Sci. Rev* (v tisku). Další podobné výsledky týkající se možné stability spolupracujících strategií lze nalézt v R. D. Luce and H. Ruffia: *Games and Decisions* (Wiley, New York, 1957), p. 102; M. Taylor: *Anarchy and Cooperation* (Wiley, New York, 1976); M. Kurz: in *Economics Progress, Private Value and Public Policy*, B. Balassa and R. Nelson, Eds. (North-Holland, Amsterdam, 1977), p. 177.

nepříznivých či výhodných změn. Některé bakterie kupříkladu produkují vlastní antibiotika – bakteriociny – , které jsou neškodné pro bakterie stejného druhu, ale smrtící pro ostatní. Bakterie může snadno přizpůsobit produkci bakteriocinu zjištěnému množství nepřátelských organismů v prostředí, ale již nedokáže nasměrovat toxin přímo proti konkrétnímu útočícímu nepřátelskému organismu. Na základě dosavadních poznatků se zdá, že rozlišovací schopnost – pokud se zabýváme obecnými „nadindividuálními“ zákonitostmi – se týká spíše druhů nežli odrůd. Kupříkladu bakterie druhu *Rhizobium* vytvářejí nádory na kořenech luštěnin, ale mohou být rostlině i prospěšné tím, že váží půdní dusík – to se ovšem děje jen u několika druhů luštěnin²⁰ a v ostatních případech jsou bakterie rodu *Rhizobium* čistými parazity. V rámci teorie, kterou dále vyložíme, by bylo zajímavé položit si otázku, zda je pro volně žijící půdní bakterie případná symbióza s luštěninami, na kterých bakterie pouze parazitují, méně výhodná, než symbióza s luštěninami, se kterými bakterie skutečně spolupracují. Nicméně naším hlavním úmyslem bylo v této poznámce ukázat, že se zdá, že rozlišovací schopnost bakterií *Rhizobium* není pozorovatelná na úrovni odrůd v rámci druhu.

Zaměříme-li se na evolučně starší druhy s složitějším nervovým systémem, bude možné jednání organismů při hraní her mnohem bohatší. Inteligence primátů, včetně člověka, umožňuje užívat celou řadu důležitých vylepšení – komplexnější paměť, komplikovanější zpracování informace o minulém vývoji, na základě které je určena budoucí akce, lepší odhad pravděpodobné reakce při opakovaném setkání se stejným jedincem a lepší schopnost rozlišovat mezi různými jedinci. Schopnost rozlišit různé jedince je přitom patrně nejdůležitější, neboť umožňuje reagovat na různé jedince různými způsoby, a je tudíž možné odměnit spolupráci jednoho jedince a potrestat zradu jiného jedince.

Model „Věžňova dilematu“ je mnohem obecnější, než by se mohlo na první pohled zdát. Lze ho totiž aplikovat nejen na interakci mezi dvěma bakteriemi či dvěma primáty, ale i na interakci mezi kolonií bakterií a, řekněme, primátem, který tuto kolonii hostí. Není zde žádný předpoklad souměřitelnosti zisků obou stran. Jsou-li splněny požadavky vyjádřené nerovnostmi v definici věžňova dilematu (Tabulka 1), budou výsledky analýzy vždy stejné.

V modelu se předpokládá, že výběr reakce probíhá u obou stran zároveň a v diskrétních časových intervalech. Pro většinu úvah je tento předpoklad ekvivalentní předpokladu spojitě interakce v čase, přičemž časová perioda modelu odpovídá minimu z času potřebného ke změně chování jedné strany a času potřebného k odezvě druhé strany. A pokud model pracuje s současnou volbou, není to téměř žádný rozdíl oproti případu postupné volby²¹.

Přejdeme nyní k vlastní teorii. Otázky, které si můžeme při zkoumání evoluce spolupráce položit jsou tyto:

1. Odolnost (*robustness*). Jaká strategie se bude rozvíjet v různorodém prostředí zaplněném jedinci, kteří používají rozličné více či méně důmyslné strategie?
2. Stabilita (*stability*). Za jakých podmínek může strategie, která se stala převládající, přežít vpád cizí mutantní strategie?
3. Počáteční životaschopnost (*initial viability*). I když je strategie odolná a stabilní, jak se vůbec může ujmout v prostředí, které je převážně nespolečenský?

Odolnost

Abychom zjistili, která strategie se bude rozvíjet v různorodém prostředí složeném z rozličných více či méně důmyslných strategií, uspořádal jeden z nás (R. A.) počítačový turnaj ve hře „Věžňovo dilema“. Strategie do tohoto turnaje zaslali odborníci na teorii her z rozmanitých oborů – ekonomie, sociologie, politologie a matematiky²². Pravidla hry byla nastavena dle výše uvedené tabulky (Tabulka 1) a délka hry byla stanovena na dvě stě tahů. Soutěž se zúčastnilo čtrnáct strategií a k nim byla ještě přidána čistě náhodná strategie. Strategie se utkaly v párech systémem každý s každým. Některé ze zaslanych strategií byly velice složité. Například jedna ze strategií modelovala v každém kole chování druhého hráče užitím Markovovských řetězců a pak pomocí metod Bayesovského rozhodování vybírala nejlepší volbu s ohledem na dlouhodobý vývoj. Nejvyššího průměrného zisku ovšem dosáhla nejjednodušší zaslaná strategie: *půjčka za oplátku (tit for tat)*. Tato strategie volí v prvním tahu spolupráci a v dalších tazích volí stejný tah, jako druhý hráč v předchozím tahu. Strategie *půjčka za oplátku* je tudíž strategií vzájemné spolupráce.

Výsledky prvního kola turnaje byly zveřejněny a čtenáři byli požádáni o zaslání dalších strategií. Tentokrát se sešlo šedesát dva strategií ze šesti zemí²³. Většina soutěžících byli počítačová nadšenci, ale strategie zaslali i profesori evoluční biologie, fyziky a informatiky a dalších již dříve zmíněných vědních oborů. *Půjčka za oplátku* byla opět zaslá-

20 M. Alexander: *Microbial Ecology* (Wiley, New York, 1971).

21 V obou případech je spolupráce na základě strategie *půjčka za oplátku* evolučně stabilní pouze když je pravděpodobnost w dostatečně vysoká. Předpokládáme, že v případě postupné volby existuje jistá pravděpodobnost p , že daný interagující jedinec z páru bude následně jedincem, který bude potřebovat pomoc. Lze ukázat, že kritická hodnota w je v tomto případě rovna minimu z výrazů $\frac{A}{p(A+B)}$ spočtených pro oba jedince, přičemž A jsou náklady na poskytnutí pomoci a B je zisk z přijetí pomoci. Viz. také P. R. Thompson: *Soc. Sci. Info.* **19**, 341 (1980).

22 R. Axelrod: *J. Conflict Resolution* **24**, 3 (1980).

23 V druhém kole byla délka hry předem neznámá, očekávaná délka hry byla dvě stě kol. Toho jsme dosáhli tak, že jsme nastavili pravděpodobnost, že daný tah nebude tahem posledním na $w=0.99654$. Stejně jako v prvním kole se každý pár vzájemně utkal pětkrát (24).

na vítězem prvního kola turnaje, profesorem Anatol Raport z Institute for Advanced Study (Vienna). Strategie opět zvítězila. Analýza tří milionů voleb učiněných ve druhém kole ukázala, že působivá odolnost strategie *půjčka za oplátku* je založena na třech skutečnostech:

- strategie nikdy nezradila jako první,
- dokázala odplatit zradu druhé strany,
- odpouštěla ihned poté, co odplatila předchozí zradu²⁴.

Takto provedené zkoumání odolnosti strategie *půjčka za oplátku* bylo příkladem a pobídkou pro „ekologickou analýzu“ celé řady dalších turnajů. Ekologický analýza spočívá v tom, že je dána jistá sada počátečních druhů (strategií) a vyšetřuje se časový vývoj při vzájemné interakci. Analýza je založena na otázce, co se stane, pokud budou strategie v dalším kole zastoupeny podle toho, jak si vedly v kole předchozím. Tento proces výběru je pak dále opakován, což umožňuje zachytit časový vývoj poměrného zastoupení jednotlivých strategií v populaci. Výsledky byly následující: méně úspěšné strategie vymizely a strategie *půjčka za oplátku* si nadále vedla dobře i v porovnání se strategiemi, které se taktéž původně umístily na předních místech. V dlouhodobém horizontu nahradila strategie *půjčka za oplátku* všechny ostatní strategie a ustálila se v populaci jako převažující strategie²⁴. Toto pozorování nám poskytuje další důkaz toho, že strategie *půjčka za oplátku* založená na vzájemné spolupráci je odolná strategie, která se může rozvíjet v různorodém prostředí.

Stabilita

Jakmile se jednou stane určitá strategie převažující, je na místě položit si otázku, je-li tato strategie evolučně stabilní, tedy zda tato strategie dokáže odolat vpádu cizí mutantní strategie. V následujících dvou odstavcích ukážeme, že jakmile se strategie *půjčka za oplátku* stane převládající strategií v populaci, tak nemůže být, pokud je pravděpodobnost w opětovného setkání dvou jedinců dostatečně vysoká, napadena žádnou jinou strategií.

V prvním kroku důkazu si uvědomme, že strategie *půjčka za oplátku* si „pamatuje“ pouze výsledek předchozího tahu, a tudíž jediný tah C (spolupráce) protihráče v libovolném kole vede k tomu, že situace ve hře je stejná jako na začátku hry. Podobně lze dovodit, že jeden tah D (zrada) protihráče činí situaci stejnou jako na počátku hry poté, co protihráč hrál D v prvním tahu. Jelikož existuje jistá pravděpodobnost w , že daný tah není poslední, nemůže žádná strategie hrající proti *půjčce za oplátku* dosáhnout maximálního zisku, pokud nehraje stejně při prvním a každém dalším výskytu daného stavu. Tudíž dosahuje-li strategie maximálního zisku a její první tah je C , je stav ve druhém tahu stejný jako v tahu prvním a maximální strategie pokračuje tahem C a následně tedy neustále spolupracuje s *půjčkou za oplátku*. Ale takováto strategie si nepovede lépe, než když se vzájemně utkají dvě strategie *půjčka za oplátku*, a strategie tedy nemůže proniknout do populace. Na druhou stranu, pokud strategie zahajuje hru tahem D , pak D znamená změnu stavu pro strategii *půjčka za oplátku* a existují celkem dvě možnosti, jak může strategie dále pokračovat, aby dosáhla maximálního zisku. Pak je-li první D v dalším tahu následováno D , a protože první D bylo maximální, musí být nadále maximální volbou hrát po každém D opět D , což znamená, že strategie je ekvivalentní strategii ALL D (vždy zradit). Pokud po úvodním D následuje tah C , vrací se hra na začátek a maximální strategie tudíž musí do nekonečna opakovat kombinaci tahů D a C . Tyto úvahy vedou k tomu, že z celé potenciálně nekonečné množiny strategií, které by mohly napadnout *půjčku za oplátku*, je třeba uvažovat pouze strategii ALL D a strategii nekonečného opakování D a C . Pokud ani jedna z těchto strategií nedokáže napadnout *půjčku za oplátku*, nedokáže to ani žádná jiná možná strategie.

Abychom zjistili, kdy tyto strategie mohou proniknout do populace *půjčky za oplátku*, provedeme následující úvahu. Pravděpodobnost, že se hráči skutečně setkají n -krát je rovná w^{n-1} . Celkový zisk strategie tudíž můžeme snadno najít součtem zisků z jednotlivých setkání počítaných s příslušnou vahou $1, w, w^2, \dots$ Při vzájemném utkání dvou strategií *půjčka za oplátku*, obdrží oba hráči v každém kole zisk R , což znamená, že celkový zisk ze hry je $R + wR + w^2R + \dots$, což dává $\frac{R}{1-w}$. Strategie ALL D hrající proti strategii *půjčka za oplátku* získá v prvním tahu T a v každém následujícím tahu bude její zisk P a strategie tudíž nemůže proniknout do populace pokud je splněna nerovnost

$$\frac{R}{1-w} \geq T + w \frac{P}{1-w}.$$

Stejnou úvahou ukážeme, že pokud strategie střídající tahy D a C hraje proti strategii *půjčka za oplátku*, pak je její zisk roven

$$wS + w^2T + w^3S + \dots = \frac{T + wS}{1-w^2}.$$

24 R. Axelrod: *J. Conflict Resolution* **24**, 379 (1980).

Strategie střídající tahy *D* a *C* tudíž nemůže napadnout strategii *půjčka za oplátku*, pokud je splněna nerovnost

$$\frac{R}{1-w} \geq \frac{T+wS}{1-w^2}.$$

Zjistili jsme tedy, že pokud pro pravděpodobnost *w* platí nerovnosti

$$w \geq \frac{T-R}{T-P}$$
$$w \geq \frac{T-R}{R-S},$$

pak do populace strategie *půjčka za oplátku* nemůže proniknout ani strategie ALL D a ani strategie střídající tahy *D* a *C*, důsledkem čehož je strategie *půjčka za oplátku* stabilní i vůči jakékoliv jiné strategii. Ukázali jsme tudíž, že strategie *půjčka za oplátku* je evolučně stabilní strategií, pokud je pravděpodobnost opakovaného setkání hráčů dostatečně velká¹⁹.

Počáteční životaschopnost

Strategie *půjčka za oplátku* není jedinou evolučně stabilní strategií. Evolučně stabilní strategií je také strategie ALL D (*vždy zradit*) a to bez ohledu na to, jaká je pravděpodobnost opakovaného setkání hráčů. Je tedy zřejmé, že před námi vyvstává otázka, zdali se evoluční trend spolupracovat vůbec může ujmout.

Jednu z možností jak se dostat z rovnovážného stavu představovaného populací ALL D nabízí teorie genetického příbuzenství. Úzká příbuznost hráčů umožňuje pravé altruistické chování – obět' zdatnosti jednoho jedince ve prospěch druhého. Pravý altruismus se může rozvinout, pokud jsou parametry jako cena, zisk a stupeň příbuznosti nastaveny tak, že je ve hře možné získat čistý zisk pro altruismus způsobující geny v příbuzných jedincích²⁵. Tah *spolupracovat* je v jednokolovém „Věžňově dilematu“ příkladem druhového altruismu (jedinec se vzdává možného zisku) a může být zahrán v případě, že jsou oba jedinci dostatečně spřízněni¹⁸. Pokud skutečně přepočítáme matici zisků v případě, že jeden hráč má zájem na prospěchu svého partnera ve hře (to jest, přepočítáme-li zisk na společnou zdatnost), můžeme často dospět k tomu, že jsou narušeny nerovnosti $T > R$ a $P > S$, což vede k tomu, že spolupráce je jednoznačně upřednostňována^{18,26}. Je tudíž možné představit si, že zisky ze spolupráce v situacích podobných „Věžňově dilematu“ mohou být zužitkovány ve skupině vzájemně spolupracujících příbuzných jedinců. Je zřejmé, že pokud se zajímáme o páry příbuzných jednotlivců, napadnou nás ihned páry rodič-potomek nebo sourozenecké páry. V těchto párech je skutečně známo mnoho příkladů spolupráce a nesobeckého jednání.

Jakmile jednou budou geny pro spolupráci existovat, bude v populaci přírodní výběr podporovat šíření chování založeného na spolupráci⁴. Faktory jako promiskuitní chování²⁷ a nejasně definované hranice skupiny sice povedou k nepřesné znalosti o příbuznosti jednotlivých potenciálně interagujících jedinců, ale schopnost rozeznat příbuzenské znaky a schopnost zvolit na jejich základě spolupracující chování přesto umožní navýšit všeobecnou zdatnost⁴ spolupracujících jedinců. Jedním ze znaků, který umožňuje rozeznat příbuzné jedince je skutečnost, že odplácejí spolupráci spoluprací. Budou tudíž zvýhodňovány takové vzorce chování, které při nedostatku znalostí o stupni příbuznosti reagují na nespolečující jednání sobectějším přístupem. Tímto způsobem je do vzájemné interakce vnesena podmíněnost odezvy a spolupracující chování se může šířit mezi stále méně příbuznými jedinci. Konečně pokud je pravděpodobnost opětovného setkání dvou jedinců dostatečně velká, může spolupráce vzkvétat a být evolučně stabilní strategií i v populaci nepříbuzných jedinců.

Výše popsany scénář šíření spolupráce odpovídá, přinejmenším na první pohled, nedávno získaným poznatkům o tření mořských okounů. Ryby, které jsou hermafrodity, vytvářejí páry a v párech se, zhruba řečeno, střídají ve výši investice do plazení (kladení vajíček – vyšší investice, tvorba spermatu k oplodnění vajíček – nižší investice). Během jednoho dne se ryby třou až desetkrát a během každého tření je k dispozici pouze několik vajíček. Páry mají sklon rozpadnout se, pokud nejsou sexuální role rovnoměrně rozděleny. Zdá se, že tento systém umožňuje ekonomičtější velikost varlat, Fischer²⁸ ovšem navrhl, že toto chování se vyvinulo v době, kdy byl druh málo rozšířený a měl tudíž sklon k příbuzenskému křížení. Příbuznost v páru pak vedla k výhodnosti spolupráce na principu *půjčka za oplátku* a následně i k spolupráci mezi nepříbuznými jedinci.

Jiný mechanismus, pomocí kterého může spolupráce proniknout do prostředí, ve kterém se téměř každý řídí strategií ALL D, je seskupování. Představme si, že malá skupinka jedinců užívá strategii jako je *půjčka za oplátku*, a že je jisté množství všech interakcí členů skupiny, označme ho *p*, uskutečňováno v rámci skupiny. Pak průměrný zisk

25 R. A. Fischer: *The Genetical Theory of Natural Selection* (Oxford Univ. Press, Oxford, 1930); J. B. S. Haldane: *Nature (London) New Biol.* **18**, 34, 1955; W. D. Hamilton: *Am. Nat.* **97**, 354 (1963)

26 M. J. Wade and F. Breden: *Behav. Ecol. Sociobiol.* (v tisku).

27 R. D. Alexander: *Annu. Rev. Ecol. Syst.* **5**, 325 (1974).

28 E. Fischer: *Anim. Behav.* **28**, 620 (1980); E. G. Leigh, Jr.: *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.* **74**, 4542 (1977).

členů skupiny řídící se strategií *půjčka za oplátku* činí

$$p\left(\frac{R}{1-w}\right) + (1-p)\left(S + w\frac{P}{1-w}\right).$$

Pokud je interakce členů skupiny s jedinci stojícími mimo skupinu zanedbatelná, pak je zisk jedinců, kteří užívají strategii ALL D stále roven $\frac{P}{1-w}$. Pokud jsou tedy pravděpodobnosti p a w dostatečně velké, může být skupinka hrající strategii *půjčka za oplátku* životaschopná v prostředí převažující strategie ALL D¹⁹.

Seskupování je často spjato s příbuzenstvím a tyto dva mechanismy se tedy mohou vzájemně posilovat a podnitit počáteční průnik strategie vzájemné spolupráce. Nicméně seskupování může být efektivní i bez příbuzenství³.

Ukázali jsme, že jedinci hrající *půjčku za oplátku* mohou jako skupinka proniknout do populace ALL D, ačkoliv je strategie ALL D evolučně stabilní. Je to způsobeno tím, že skupinka hrající *půjčku za oplátku* znamená pro každého člena skupiny nenulovou pravděpodobnost setkání s jedincem, který opětuje spolupráci. Našli jsme tedy mechanismus, který může vysvětlit vznik spolupráce v populaci – to ovšem vede k další otázce, a sice zda není možné, aby se něco podobného stalo i v populaci, kde převažuje *půjčka za oplátku*. Mezi oběma případy je ovšem ve skutečnosti zajímavá asymetrie. Definujme si dobromyslnou (*nice*) strategii, jako strategii, která nikdy nezradí jako první. Je zřejmé, že pokud se setkají dvě dobromyslné strategie, pak obě v každém tahu získají R , což je nejvyšší možný průměrný zisk, kterého může strategie dosáhnout při utkání se sebou samou. Tudíž, je-li strategie dobromyslná a evolučně stabilní, nemůže se v ní vytvořit skupinka hrající jinou strategii. Je to proto, že zisk strategie hrané skupinkou je váženým průměrem mezi ziskem při vzájemném střetu strategií ze skupinky a ziskem při střetu s dominantní strategií. Oba zisky jsou ovšem menší nebo rovné zisku, který obdrží dominantní evolučně stabilní a dobromyslná strategie, z čehož plyne, že strategie hraná skupinkou nemůže proniknout do dominantní evolučně stabilní dobromyslné strategie¹⁹. To znamená, že pokud je pravděpodobnost w dostatečně velká, pak je *půjčka za oplátku* evolučně stabilní strategií, která nemůže být napadena žádnou skupinkou vyznávající jakoukoliv jinou strategii. Ozubená kolečka jsou připravena, sociální evoluce může začít ...

Schéma časového vývoje, který z této analýzy vyplývá, je následující. ALL D je prvotní stav a je evolučně stabilní. To znamená, že může odolávat průniku jakékoliv strategie, která se setkává pouze s ALL D. Nicméně spolupráce založená na opláčení se v této populaci může uchytit díky dvěma mechanismům. Za prvé mohou být mutantní strategie příbuzné, což dává mutantním genům možnost těžit z prospěchu příbuzenstva; v modelu „Věžňova dilematu“ se tudíž mění matice zisků tak, aby odpovídala pohledu genů a nikoliv jedinců. Druhý způsob jak se vymanit z neustálého zrazování spočívá ve vytvoření skupinek jedinců praktikujících mutantní strategii, což vede k tomu, že zanedbatelné, třebaže v porovnání s množstvím interakcí mezi ALL D nepatrné, množství interakcí probíhá uvnitř skupiny. Turnaj strategií „Věžňova dilematu“ pak prokázal, že strategie *půjčka za oplátku* je, jakmile je jednou přítomna v prostředí s rozmanitými strategiemi, mimořádně odolná. Strategie *půjčka za oplátku* si dobře vede v širokém rozmezí podmínek a postupně nahrazuje všechny ostatní více či méně komplikované strategie. Pokud je navíc pravděpodobnost pokračování interakce mezi dvěma jedinci dostatečně velká, pak je navíc *půjčka za oplátku* i evolučně stabilní. Stabilita strategie je navíc dobře zabezpečena, neboť strategie odolá i průniku skupinek mutantních strategií. Strategie vzájemné spolupráce se tudíž může rozvinout i v původně nespolutracujícím prostředí, může vzkvétat v rozmanitých podmínkách a dokáže se, jakmile se stane převažující, i sama ubránit.

Aplikace

Splnění dvou požadavků na evoluci spolupráce vede k široké aplikaci výše uvedeného přístupu na biologické systémy. Prvním z požadavků je, že jedinec nesmí mít možnost zradit, aniž by mu ostatní mohli účinně odplatit²⁹. Je nutné, aby se zrádný jedinec nemohl ukrýt v anonymním davu. Vyšší organismy se tomuto problému vyhýbají díky své dobře vyvinuté schopnosti rozeznávat jedince vlastního druhu, nižší organismy se musí spolehnout na jiné mechanismy, které drasticky omezují počet různých jedinců či společenstev, se kterými jedinec skutečně interaguje. Druhým důležitým požadavkem k uplatnění účinné odvety je, aby pravděpodobnost w opětovného setkání stejných jedinců byla dostatečně velká.

Pokud není organismus schopen rozeznat jedince, se kterým se již dříve dostal do kontaktu, je nutné aby užíval nějaký náhradní způsob, jak se ujistit, že vzájemná interakce probíhá stále s daným jedincem. Toho lze dosáhnout například udržováním neustálého kontaktu s druhým jedincem. Tento způsob můžeme pozorovat u většiny mezidruhových mutualismů, kupříkladu u raka poustevníka a mořské sasanky, u cikády a rozmanitých kolonií mikroorganismů žijících na jejím těle nebo u stromů a mykorhizních hub.

Schopnost partnerů ve svazku reagovat jistým způsobem na zradu není známa, nicméně je, jak se zdá, možná.

29 Ekonomické teorie zabývající se tímto problémem lze najít v publikacích G. Akerlof: *Q. J. Econ.* **84**, 488 (1970); M. R. Darby and E. Karni: *J. Law. Econ.* **16**, 67 (1973); O. E. Williamson: *Markets and Hierarchies* (Free Press, New York, 1965).

Hmyz, který hostí symbionty, jich často hostí několik druhů (například bakterie a kvasinky). Rozdíl mezi rolami těchto symbiontů je povětšinou bezvýznamný³⁰. Role symbiontů jsou ve skutečnosti takřka totožné, a hostitel si tudíž tím, že hostí dva symbionty, zajišťuje možnost bezpečné odplaty vůči jednotlivým vykořisťujícím koloniím. Pokud hostitel a kolonie nejsou v neustálém kontaktu, je namísto toho využíván mechanismus okamžité bezohledné odplaty. Tak je tomu například u fíkových vosiček. Role vosiček je při opylování naprosto zásadní, samice vosiček v podstatě slouží fíkovníku jako pohyblivé létající samčí gamety. Kvůli extrémní protogynii¹ a současnému rozkvétání nemohou vosičky zůstat pouze na jednom stromu. Ukazuje se, že v mnoha případech, kdy vosička vnikne do mladého fíku a neopylí dostatek květů a namísto toho naklade do většiny květů svá vajíčka, je tento rostoucí fík vzápětí fíkovníkem odhozen, což znamená zkázu pro veškeré potomstvo vosičky.

Dalším mechanismem, jak se obejít bez rozlišování jedinců, je zajistit jedinečnost interagujících párů pomocí přesně daného místa, kde se pár setkává. Uvažujme kupříkladu mutualismus čističů, tedy malých rybek či koryšů, kteří odstraňují a požírají ektoparazity z těl (či dokonce z ústní dutiny) větších ryb, které jsou jejich potenciálními predátory. Mutualismus vodních čističů se vyskytuje pouze v pobřežních vodách nebo na korálových útesech, což jsou oblasti, ve kterých mají živočichové přesně vymezená teritoria^{4,5}. Podobné okolnosti, zdá se, nenastávají na volném moři.

Další případy mutualismu jsou taktéž charakteristické tím, že pokračování vzájemné interakce jedinců je pravděpodobně a pravidelně se vytvářejí polostálé svazky jedinců od nichž je vyžadováno společné úsilí ať endogamického či bezpohlavního charakteru³¹.

A naopak: podmínky, ve kterých dochází k volnému mísení jedinců, a ve kterých se formují pouze přechodné vztahy a rozlišení jednotlivých jedinců není možné, mnohem pravděpodobněji vyústí v vykořisťování – parazitismus, nemoci a podobně. A tak zatímco se mravenčí kolonie účastní mnoha symbiotických vztahů a občas jsou na nich značným způsobem závislé, nemají včelstva, jejichž místa pobytu jsou mnohem nestálější, žádné známé symbionty a jsou terčem mnoha parazitů³². Malý sladkovodní živočich *Chlorohydra viridissima* setrvává v pevném stabilním svazku s řasou, kterážto je vždy přirozenou a těžko odstranitelnou součástí jeho tkání. U tohoto druhu je řasa do příští generace předávána vajíčkem. *Hydra vulgaris* a *H. attenuata* taktéž žijí ve svazku s řasou, ale nepředávají ji s pomocí vajíčka. Při popisu těchto druhů můžeme říct: „infekci předchází oslabení živočicha a je provázena patologickými příznaky, které ukazují, že rostlina je čistým parazitem“³³. Opět se tedy ukazuje, že nestálost svazku má sklon vést k destabilizaci symbiotického vztahu.

U druhů, které mají omezenou schopnost rozlišovat mezi jedinci stejného druhu, může být vzájemná spolupráce stabilní, pokud existuje mechanismus, který by snížil nutnost používání této schopnosti. K tomuto účelu může například sloužit teritorialita, či sklon tažných zvířat k návratu na stejné místo. Slovní obrat stabilní teritorium znamená, že existují dva odlišné druhy interakcí mezi jedinci: interakce s jedinci ze sousedních teritorií, kde je velká pravděpodobnost dalšího setkání, a interakce s jedinci z nesousedních teritorií, kde je pravděpodobnost dalšího setkání malá. Samci teritoriálních ptáků užívají zpěvu k tomu, aby se navzájem mohli rozeznat se sousedy. V souladu s naší teorií jsou pak samci teritoriálních ptáků mnohem agresivnější, pokud v okolí zaslechnou zpívat neznámého samce³⁴.

Vzájemná spolupráce může být stabilní i při větším množství jedinců, pak je ale potřeba, aby schopnost rozlišovat jedince byla natolik vyvinutá, aby nebylo nutné spoléhat se na dodatečná vodítka jako například polohu. U člověka je schopnost rozlišovat jedince velmi dobře vyvinutá a je založena převážně na schopnosti rozeznávat obličej. Rozsah, v jakém byla tato schopnost rozvinuta, můžeme doložit na příkladu mozkové poruchy zvané prosopagnosieⁱⁱ. Normální člověk dokáže rozeznat jiného člověka jen podle rysů tváře a to i v případě, že se tyto rysy během let významně změnily. Lidé postižení prosopagnosií toho nejsou schopni, ale kromě ztráty části zorného pole mají jen málo dalších neurologických příznaků. Část mozku odpovědnou za tuto poruchu lze dobře identifikovat – je to spodní plocha obou týlních laloků a dále vnitřní povrch spánkových laloků. Poloha místa způsobujícího poruchu a ostrost příznaků ukazují, že schopnost rozeznat jednotlivé tváře je natolik důležitou dovedností, že ji byla vyhrazena významná část zdrojů mozku³⁵.

Stejně jako je schopnost rozeznat jednotlivce nepostradatelná pro rozšíření okruhu vzájemně spolupracujících jedinců, je schopnost sledovat vodítka vypovídající o pravděpodobnosti další interakce užitečná při předpovídání stability vzájemné spolupráce. Konkrétněji: pokud pravděpodobnost w poklesne pod kritickou mez danou vztahy

$$w \geq \frac{T-R}{T-P}$$

$$w \geq \frac{T-R}{R-S},$$

30 P. Buchner: *Endosymbiosis fo Animals with Plant Microorganisms* (Interscience, New York, 1965).

31 W. D. Hamilton: in *Diversity of Insect Faunas*, L. A. Mound and N. Waloff, Eds. (Blackwell, Oxford, 1978).

32 E. O. Wilson: *The Insect Societies* (Bellknap, Cambridge, Mass., 1971); M. Treisman, *Anim. Behav.* **28**, 311 (1980).

33 C. M. Yonge [*Nature (London)* **134**, 12 (1979)] uvádí další příklady bezobratlých živočichů žijících s jednobuněčnými řasami.

34 E. O. Wilson: *Sociobiology* (Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass., 1975), p. 273.

35 N. Geschwind, *Sci. Am.* **241**, (No. 3), 180 (1979).

nevyplatí se dále opětovat spolupráci druhé strany. Nemoc jednoho z partnerů, která vede k poklesu jeho životaschopnosti, může být jedním z rozpoznatelných příznaků snížení pravděpodobnosti w . Lze očekávat, že pak budou oba živočichové v partnerském vztahu méně spolupracovat. Stárnutí partnera lze v tomto smyslu považovat za nemoc, což za předpokladu, že pravděpodobnost další interakce je dostatečně malá, popouzí k zradě a zisku jednorázové odměny.

Tento mechanismus se může projevit už na mikrobiální úrovni. U každého symbionta, který má doposud zachovanou schopnost přenosu v „horizontálním“ (to jest je nakažlivý) a stejně tak i ve vertikálním směruⁱⁱⁱ (to jest samice hostící symbionta přenáší tohoto symbionta do další generace ve vlastních vajíčkách nebo, v řídkých případech, přenáší symbionta samec pomocí spermií), by se dalo očekávat, že se symbióza změní v parazitismus v okamžiku, kdy poklesne pravděpodobnost pokračování interakce ze strany hostitelského organismu. V parazitické fázi může být hostitel zneužit ke zvýšené produkci infekčních propagulí^{iv}. Lze očekávat, že popsaný mechanismus se spustí v okamžiku, kdy je hostitelský organismus vážně poraněn, napaden jinou smrtelně nebezpečnou čistě parazitickou infekcí či v okamžiku, kdy hostitel začne projevovat známky stáří. Skutečně, bakterie žijící ve vnitřnostech, které jsou za normálních okolností zdánlivě neškodné či dokonce prospěšné, mohou při zranění vnitřností (což znamená při vážném poranění organismu) přispět k otravě krve³⁶. A déle: běžní obyvatelé povrchu těla (jako *Candida albicans*) se mohou v případě nemoci či stáří proměnit v invazivní a nebezpečné organismy.

Je taktéž možné, že tento argument může být přínosný s ohledem na etiologii^v rakoviny, přinejmenším pokud se ukazuje, že rakovina je způsobována latentními viry v genomu³⁷. Rakovina má sklon propuknout ve věku, kdy rychle klesá šance na vertikální přenos³⁸. Jeden virus způsobující nádory, totiž virus Burkitt lymfomu^{vi}, nemá možnost vertikálního přenosu, nicméně může volit mezi dvěma alternativami – rychlým a pomalým šířením propagulí. Pomalá forma se projevuje jako chronická mononukleóza, zatímco rychlá forma se projevuje jako akutní mononukleóza nebo jako lymfom³⁹. Zajímavé ovšem je, že některá pozorování nabádají k závěru, že proces tvorby lymfomu může být spuštěn v okamžiku, kdy je hostitel napaden malárií. Lymfom pak roste velmi rychle a pravděpodobně tedy soutěží s malárií o včasný přenos (pravděpodobně pomocí komárů) z těla umírajícího hostitele. Vezmeme-li v úvahu další případy současného napadení organismu dvěma či více různými druhy choroboplodných činitelů nebo jen dvěma zástupci téhož druhu, můžeme opět uplatnit naši teorii, abychom zjistili, zda bude mít nemoc pomalý, pro choroboplodné činitele vzájemně optimální průběh (z pohledu hostitele jde tedy o chronický průběh) nebo zda začne být hostitel drasticky zneužíván (z pohledu hostitele jde o „akutní“ průběh). V případě jedné infekce lze očekávat pomalý průběh. Ovšem v případě dvojí infekce může buď okamžitě začít bezohledné zneužívání hostitele přesně tak, jak je to předpovězeno maticí zisků, nebo infekce propukne později, jakmile hostitel dostatečně zestárne⁴⁰.

Náš model (v němž je pozice obou stran symetrická) můžeme rovněž pokusně použít při vysvětlení nárůstu počtu nerozdělených chromosomů při formování vajíčka (oogenese)⁴¹ v pozdním mateřském věku. Nerozdělení chromozomů vede k počtu vážně postižených potomků. Nejznámějším případem takové poruchy je Down syndrom, který je způsoben nadbytečnou kopií dvacátého prvního chromosomu. Vznik poruchy je takřka výhradně způsoben selháním normálního oddělení chromozomů matky, což poukazuje na souvislosti s naším modelem. Buněčné dělení při oogenesi (ale obvykle ne při spermatogenesi) je typicky asymetrické a chromozomy, které se nacházejí na nesprávném místě v buňce jsou zapuzeny (zůstanou v zanikající pólové buňce). Zdá se, že je možné, že zatímco v diploidním organismu stejné chromosomy obecně spolupracují, v případě oogenese tomu tak není, neboť situace oogenese je typem „Věžňova dilematu“: chromosom, který „zradí první“ se spíše dostane do vajíčka než do pólové buňky. Můžeme předpokládat, že toto jednání spouští v následných miózách řadu dalších podobných pokusů u shodných chromosomů. Pokud se oba chromosomy z páru pokusí o totéž, je výsledkem nahodilý výskyt nadbytečného chromosomu u potomků. Zdatnost jedinců vybavených nadbytečnými chromosomy je obecně velmi malá, nicméně chromosom, který by skončil v pólové buňce by nezískal vůbec nic. Platí tedy $P > S$. Aby model fungoval, měla by být ostatní vyvíjející se vajíčka schopná znamenat „zradu“. Jestli je to skutečně možné je pouhá spekulace, stejně tak jako možnost sebeprosazujícího jednání chromosomů během dělení buňky. Ale naprosto neuvěřitelné to není: koneckonců bakterie s jediným chromosomem mohou vykazovat komplexní podmíněné jednání. Pokud takové efekty připustíme, může náš model vysvětlit nárůst počtu abnormálních chromosomů ve vajíčkách (a nikoliv ve spermiích) s věkem rodičů.

Závěr

Darwin důraz na individuální výběr byl formalizován prostředky teorie her, čímž bylo dosaženo toho, že byly nalezeny podmínky, za kterých se může rozvinout vzájemná spolupráce.

Za podnětém návrhy děkujeme Robert Boyd, Michael Cohen a David Sloan Wilson.

překlad: Jaroslav Beránek, Jarmila Součková

36 D. C. Savage: in *Microbial Ecology of the Gut*, R. T. J. Clarke and T. Bauchop, Eds. (Academic Press, New York, 1977) p. 300.

37 J. T. Manning: *J. Theoret. Biol.* **55**, 397 (1975); M. J. Orlove, *ibid.* **65**, 605 (1977).

38 W. D. Hamilton: *ibid.* **12**, 12 (1966).

39 W. Henle, G. Henle, E. T. Lenette: *Sci. Am.* **241** (No. 1), 48 (1979).

40 Viz. také I. Eschel: *Theoret. Pop. Biol.* **11**, 410 (1977), kde lze najít další možné důsledky vícenásobné infekce.

41 C. Stern: *Principles of Human Genetics* (Freeman, San Francisco, 1973).

Kalendárium

| Název akce: | Nu-Da! v Brně (II) |
|---------------------------|---|
| Stručný popis: | Betelné scuk po prázdninách. Bude bečka, nějaká sítěž, nějaké ten film a hafo čuriny! |
| Termín: | 2. až 4. září 2005 |
| Místo: | Rozdrojovice (Brno) |
| Cena: | Příspěvek na bečku. |
| Spaní: | V chalupě, betlí málo, asi i na zemi. |
| Jídlo: | Vlastní, hospoda na dosah. Počítáme se sobotním obědem v nějaké příjemné hospůdce, kam nás (rozhodně nepředvídatelné ale příznivé) okolnosti zavanou. |
| Budete potřebovat: | Chrochtsak (spacák) , krygl (půllitr, kdo nemá, nekupujte), hodí se i kari-máma. |
| Kontakt: | Radek email: radkovo@centrum.cz mobil: 728 50 25 94 Rena email: hrabinda@seznam.cz mobil: 606 47 68 81 |
| Poznámky: | Účast a způsob příjezdu prosím oznamte Radkovi nebo Reně. Sledujte http://radkovo.mysteria.cz/nudavbrne/ . |

| Název akce: | Netradiční hry |
|---------------------------|---|
| Stručný popis: | Víkend pohybových her téměř zapomenutých. |
| Termín: | 9. až 11. září 2005 |
| Místo: | Říčky v Orlických horách |
| Cena: | cca 100 - 120 Kč |
| Spaní: | V chatě na matracích ve vlastním spacáku. |
| Jídlo: | Jídlo vlastní (v chatě je k dispozici kuchyně), nejbližší obchod v Rokytnici v Orlických horách. |
| Budete potřebovat: | Sebou spacák, jídlo, sportovní oblečení na ven, dobrou náladu a pokud chcete, můžete dát k dobru svoje sportovní zážitky ze vzduchu, vody, země i podzemě (fotky, vyprávění a tak). |
| Kontakt: | Maruš email: petr.marus@seznam.cz mobil: 732 15 16 23 Brebta mobil: 605 40 25 84 P.S.: 19. až 27. srpna jsme mimo ČR |
| Poznámky: | Konání akce je podmíněno přihlášením aspoň osmi lidí do konce srpna! Akce byla pro nedostatek účastníků zrušena. |

| | |
|---------------------------|---|
| Název akce: | Podzimní voda |
| Stručný popis: | Pohodové splutí řeky - Lužnice nebo Vltavy. |
| Termín: | 23. až 28. září 2005 |
| Místo: | Podle stavu vody, my bychom upřednostnili Lužnici. |
| Cena: | Odhaduju tak 600 Kč za dopravu lodí a lodě, něco na kempy a ... Bude záviset na tom kam pojedeme. |
| Spaní: | Po kempech podél řeky. |
| Jídlo: | Asi každý sám, nebo jak se domluvíme. |
| Budete potřebovat: | Nic speciálního mně teď nenapadá, upřesníme později. |
| Kontakt: | Šáša email: sarka.novakova@seznam.cz mobil: 604 91 34 44 ICQ: 71352067 |
| Poznámky: | Předběžné přihlášení do konce srpna. Napište, kterou řeku chcete jet raději. Podrobné info a úsek řeky tak 14 dní před akcí. |

| | |
|-----------------------------|--|
| Název akce: | Burza nápadů |
| Stručný popis: | Sraz zájemců o pořádání letní/zimní prázdninovky 2006 v roli instruktora. |
| Termín: | 7. až 9. října 2005 |
| Místo: | Předběžně: Říčky v Orlických horách (místo bude potvrzeno). |
| Cena: | Jen za ubytování a spotřebovanou energii (do 50 Kč/noc). |
| Spaní: | Horní patro chalupy ve vlastních spacácích na erárních matracích. |
| Jídlo: | Vlastní jídlo - v místě konání akce nelze koupit (nejblíže v Rokytnici) |
| Budete potřebovat: | Dobré nápady, vybroušený jazyk, empatické dovednosti, nezměrné nadšení, psací potřeby. |
| Kontakt: | Oficiální emailová adresa K-Klubu: kklub@seznam.cz Organizačně zajišťuje Hamoun. Roman Soukup (Hamoun), email: hamoun@email.cz , mobil: 737 77 70 02 |
| Příprava: | Svou účast nahlaste do 18. 9. (včetně) na výše uvedený email (kklub@seznam.cz) a připojte informaci, zda-li na akci přijedete: <ul style="list-style-type: none"> • jen jako zájemce o práci instruktora • navíc jako předkladatel zpracovaného projektu - konkrétního nápadu na realizaci budoucí letní/zimní prázdninovky (pozn. předkladatelem může být i skupina instruktorů) |
| Program: | <ul style="list-style-type: none"> • v sobotu 1.10. dopoledne rozlosování pořadí prezentací projektů • jednotlivé prezentace projektů • oběd • burza nápadů • navečer - tajné volby: hlasování o účasti na projektech |
| Komentář k programu: | <p><i>Prezentace projektu</i> bude trvat max. 30 minut (max. 15 min - prezentace předkladatelem a max. 15 min - diskuze nad projektem) V rámci prezentace sdělte ostatním takové informace o svých záměrech, abyste při závěrečných volbách získali co nejvíce hlasů - to bude míra hodnocení kvality Vašich záměrů.</p> <p><i>Burza nápadů</i> bude volnou diskuzí skupinek instruktorů mezi sebou, kde se budou dále rozvádět odprezentované nápady. Dá se např. předpokládat, že předkladatelé dvou podobných projektů spojí své síly do projektu jednoho.</p> <p>Předkladatelé přihlásí své projekty k volbám. Proběhnou <i>tajné volby</i>, kdy každý účastník této akce obdrží dva hlasovací lístky: lístek pro „hlavní zájem“ a lístek pro „alternativní zájem“.</p> <p>Výstupem celé akce je seznam zájemců (lístky v hlasovací urně příslušného projektu), které jsou předány předkladateli projektu. Bude jen na předkladateli, co s hlasovacími lístky udělá.</p> |
| Upozornění: | Akce proběhne jen v případě dostatečného zájmu, protože jinak by neměla význam - tj. pro cca 20 účastníků a více. |

Omluva

Předem se omlouváme za všechny pravopisné chyby, které se mohou v Salátu vyskytnout. Buďte prosím shovívaví.

Poděkování

Toto vydání Salátu bylo zpracováno pomocí textového editoru OpenOffice (<http://www.openoffice.org/>) a grafického programu GIMP (<http://www.gimp.org/>).

- i Proterogynie *bot.* dozrávání pestíků v květech dříve, než dozrají tyčinky, protogynie, prvobliznost (*op.* protandrie, proterandrie); *zool.* (u oboupohlavních živočichů) jev, kdy samičí pohlavní buňky dozrávají dříve než samčí. (*pozn. překlad*)
- ii Prosopagnosie *med.* mozková porucha, při které postižení přestanou poznávat lidské tváře, včetně své vlastní v zrcadle; jiné objekty přitom obvykle poznávají dobře. (*pozn. překlad*)
- iii Vertikální přenos *biol.* přenos nemoci (genů, ...) z rodiče na potomky. (*pozn. překlad*)
- iv Propagule *biol.* jakákoliv část organismu, která může sloužit k reprodukci – semena, spóry, ... (*pozn. překlad*)
- v Etiologie *med.* obor zabývající se studiem příčin nemocí. (*pozn. překlad*)
- vi Lymfom *med.* chorobný útvar vzniklý proliferací lymfatické tkáně. (*pozn. překlad*)