

XVI EVOLUCE CHOVÁNÍ

Chování je možno definovat nejrůzněji, vesměs z mnoha hledisek neuspokojivými způsoby. Pro potřeby této kapitoly budeme chápat **chování** jako reakce jednotlivých organismů na podněty přicházející z jejich vnějšího i vnitřního prostředí, přičemž tyto reakce spočívají nejčastěji ve změnách jejich polohy či změnách polohy nebo vlastností jejich orgánů. Integrace signálů a uchování informací řídicích chování jedince se přitom neděje na úrovni genomu, ale na úrovni specializovaných orgánů či orgánových soustav, u živočichů především na úrovni soustavy nervové. Chování je v podstatě nedílnou součástí fenotypu organismu. V některých případech lze jen obtížně rozlišit, kde u jedince končí **vlastnosti**, ve smyslu morfologických, fyziologických či molekulárních znaků, a kde začíná jeho *chování*. Dokonce i barva tělního povrchu, tedy součást fenotypu spadající na první pohled jednoznačně do kategorie morfologických vlastností, může být (a u živočichů také často je) výsledkem či projevem chování organismu – viz například sezónní změny barvy kůže u hráčů plážového volejbalu či obdobné, pouze poněkud nápadnější změny u chameleona, hlavonožců a některých ryb. Na první pohled užitečnou analogií se může zdát přirovnání morfologických vlastností k hardwaru a chování k softwaru počítače. Genotyp jedince určí v průběhu ontogeneze vlastnosti organismu, jak jedinec s těmito vlastnostmi naloží, jak bude využívat orgány, které mu příroda v průběhu jeho ontogeneze nadělila, jak se bude chovat, však záleží na jeho softwaru. Stejnou morfologickou strukturu (hardware) je možné využívat k zcela odlišným účelům – stejným zobákem je často možné se srovnatelným úspěchem loupat semena nebo vylamovat plže z ulity, chápavé končetiny primátů jsou ještě univerzálnější. Zatímco hardware, tj. stavba těla organismu, zůstává po dobu života dospělého jedince zhruba stejná (alespoň když odhlédneme od projevů jeho postupného opotřebování), software se může neustále vyvíjet, jedinec mění své chování například v důsledku hromadění zkušeností. Je pochopitelné, že existují prvky chování, které se podobají v principu spíše softwaru, například naučené vzorce chování, zatímco jiné připo-

mínají spíše hardware, například vrozené fixní vzorce chování.

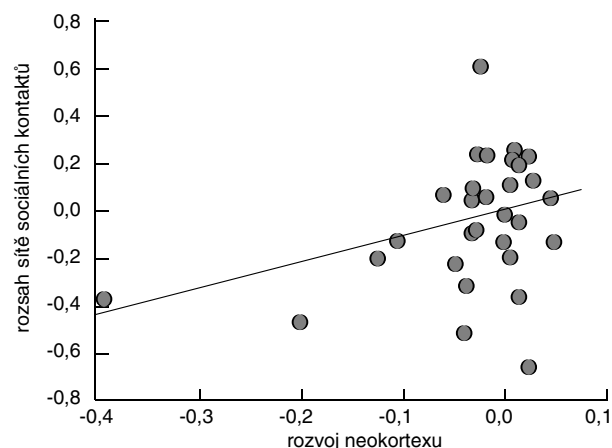
Do samostatné kapitoly jsem vyčlenil evoluci chování především proto, že některé evoluční mechanismy se skutečně uplatňují především, i když nikoli výhradně, v této oblasti. Naopak problematika *kulturní evoluce*, která by do této kapitoly rovněž logicky patřila, je věnovaná samostatná kapitola (XVII).

XVI.1 Chování jedince se může během života snadno a opakovaně měnit, výsledná plasticita chování umožňuje přizpůsobovat fenotyp proměnlivému prostředí.

Prostředí, v němž se organismy vyskytují, bývá zpravidla více či méně heterogenní v čase i v prostoru. V jednom konkrétním místě se cyklicky či nepravidelně mění, a to většinou mnohem rychleji, než by se populace jednotlivých druhů mohly změnám evolučně přizpůsobovat přirozeným výběrem. Proto se u mnohých druhů organismů objevily specifické mechanismy, které umožňují přizpůsobovat do určité míry fenotyp okamžitým podmínkám prostředí i v průběhu individuálního života jedince. Jednobuněčné organismy mohou v závislosti na dostupných zdrojích exprimovat systémy genů, jejichž produkty zajišťují zpracovávání určité živiny či její transport do buněk, rostliny velmi často účelně přizpůsobují svou morfologii, například velikost a tvar kořenové soustavy, velikost, tvar a počet listů, podmínkám daného stanoviště. Účelná *fenotypová plasticita* se však do značné míry uplatňuje i u živočichů. Některé druhy perlooček si v době, kdy byly ohroženy určitými dravci, vytvářejí na hlavě vysoké hřebeny, které je před těmito predátory chrání (Agrawal, Laforsch, & Tollrian 1999). Právě tak některé kaprovité ryby reagují na chemické signály, jež svědčí o přítomnosti dravých ryb ve vodní nádrži, zvětšováním výšky těla, což je rovněž může před predátory do jisté míry ochránit (Brönmark & Miner 1992). I člověk má schopnost reagovat na zvýšené namáhá-

ní jednotlivých svalů jejich zesílením a na zvýšený přísun UV-záření tvorbou ochranných pigmentů v kůži. Mnohé z uvedených změn jsou reverzibilní a naprostá většina z nich je omezena pouze na jedince, u kterého došlo k jejich indukci, a neprojeví se u jeho potomků. Vzhledem k tomu, že část faktorů vyvolávajících příslušné fenotypové změny však v prostředí přetrvává delší dobu, než je doba života jedince, vyvinuly se v průběhu evoluce i takové mechanismy, které umožňují předávání získaných modifikací fenotypu z pokolení na pokolení (Agrawal, Laforsch, & Tollrian 1999) (viz II.8.2). V případě, že se v dalších generacích jedinci s původním signálem již nesetkávají, příslušná modifikace fenotypu během dalších generací postupně vyznívá a obnovuje se původní fenotyp.

Nejsnadněji modifikovatelnou složkou fenotypu jedince je u živočichů **chování**. V typickém případě změna chování nevyžaduje změny v tělesné stavbě, i když na úrovni mikroanatomie mozku je zřejmě změnami provázána. To znamená, že příslušné změny fenotypu mohou být v podstatě okamžité, jsou velmi snadno vratné a relativně nenáročné na vynaloženou energii a jiné zdroje. Přestavba těla naopak může znamenat velmi hluboký a dlouhodobý zásah do energetické bilance organismu. Ve schopnosti přizpůsobovat své chování okamžitému stavu prostředí se samozřejmě jednotlivé organismy výrazně liší. Obecně lze říci, že kvantitativní i kvalitativní možnosti přizpůsobovat své chování požadavkům prostředí jsou v evoluci s rozvojem centrální nervové soustavy, orgánu, který je pro řízení chování určen. Po odstranění vlivu rozdílů daných evoluční historií studovaných taxonů, například když mezi sebou porovnáme taxony sesterské, se jako rozhodující faktor uplatňuje charakter niky, kterou daný druh v přírodě zaujímá. Organismy, které žijí v heterogenním prostředí, jež se navíc rychle acyklicky a nepředvídatelně mění, většinou vykazují větší plasticitu chování než druhy, které žijí v prostředí homogenním a neproměnlivém. Nutno připomenout, že pro mnohé druhy jsou z hlediska individuální zdatnosti nejdůležitějším faktorem prostředí vnitrodruhové sociální vztahy a že právě tento faktor se i v odpovídající míře projeví v rozvoji nervové soustavy u jednotlivých druhů. Srovnávací studie většinou ukazují, že rozvoj nervové soustavy, zejména rozvoj neokortexu u savců, velmi dobře koreluje s rozsahem sociální sítě, charakteristické pro daný druh (Kudo & Dunbar 2001) (obr. XVI.1).



Obr. XVI.1 Korelace mezi rozsahem sociální sítě a rozvojem neokortexu u primátů. Srovnávací studie provedená na 30 druzích primátů včetně člověka ukazuje, že mezi rozsahem sociální sítě (počet jedinců ve skupině, kteří mezi sebou dlouhodobě přímo nebo zprostředkovaně sociálně interagují) a rozvojem neokortexu (přesněji řečeno poměrem objemu neokortexu a celkového objemu mozkové tkáně) existuje pozitivní korelace. Na osách jsou vyneseny fylogenetické kontrasty vypočtené pro rozvoj neokortexu a pro velikost sociální sítě. Podle Kudo a Dunbara (2001).

XVI.2 V průběhu evoluce se u některých taxonů vytvořily takové mechanismy řízení chování, které umožňují jedinci účelně reagovat i na vlivy prostředí, s nimiž se daný druh v minulosti ještě nesetkal.

V průběhu evoluce se postupně objevovaly mechanismy řízení chování, které umožňovaly jedincům účelně reagovat na stále se rozšiřující spektrum podnětů přicházejících z vnějšího prostředí. Nejjednodušší mechanismus představuje **vrozený fixní vzorec chování**. Některé vrozené fixní vzorce chování se spouštějí v průběhu individuálního vývojového cyklu organismu zcela autonomně, nezávisle na vnějším prostředí. Pro své spuštění nepotřebují žádný vnější podnět a jejich forma a okamžik spuštění jsou naprogramovány výhradně geneticky. V mnoha případech se na jejich koordinaci vůbec nemusí podílet nervová soustava. Tento typ chování se často vyskytuje například u rostlin, tam je ovšem zpravidla provázen či zprostředkovan růstem, patrně se však uplatňuje během embryogeneze téměř u všech organismů.

O stupeň složitějším typem chování je **vrozené fixní chování reflexní**. Prototypem tohoto typu chování je **nepodmíněný reflex**, je však třeba mít na mysli, že na jednoduchý reflex může navazovat i velmi dlouhá sekvence dalších prvků chování, z nichž některé

mohou být fixní a další naučené (viz dále). Na zcela specifický **vnější spouštěcí podnět** zareaguje organismus opět spuštěním zcela specifického vzorce chování (viz např. známý *patelární reflex*). Specifičnost příslušného vnějšího spouštěcího podnětu zajišťuje, že se dané vzorce chování spouštějí za situace, kdy je to pro organismus obvykle výhodné. I tomuto typu řízení však chybí jakákoli plasticita, vyvíjí se, tj. vzniká a mění se výhradně přirozeným výběrem, takže neumožňuje, aby organismus účelně reagoval na aktuální podmínky. Ze statistického hlediska a v dlouhodobé perspektivě může být existence určitého vrozeného fixního vzorce chování výhodná, v konkrétní situaci, zejména v měnících se podmínkách, se může stát existence stejného vzorce chování pro organismus fatální. Múry, které se orientují při letu za tmy podle polohy zdrojů světla, za normální situace podle polohy měsíce či hvězd, tedy objektů nacházejících se z jejich hlediska v nekonečnu, a které v dnešních podmínkách kvůli tomuto způsobu orientace skončí svou pout' na rozpáleném sklu žárovky, by nám o tom, kdyby mohly, nejspíš pověděly své.

Další stupeň ve vývoji mechanismů řízení chování organismů představuje **naučený vzorec chování**. Jednoduchým modelovým prototypem naučeného chování je **podmíněný reflex**. Nervová soustava mnoha typů živočichů je uzpůsobena k tomu, že když je spouštěcí podnět pro určitý nepodmíněný reflex opakovaně provázen nějakým jiným podnětem nebo mu tento podnět předchází, začne po určité době organismus reagovat spuštěním daného vzorce chování i na tento jiný podnět. Učebnicovým příkladem experimentálně vytvořeného podmíněného reflexu jsou proslulí slintající Pavlovi psi.

Vytváření podmíněných reflexů a další formy učení již poskytují živočichům dobrou plasticitu chování. Umožňují jedinci daného druhu přizpůsobit se konkrétním místním podmínkám, přičemž tyto podmínky se mohou podstatně lišit od podmínek, v nichž se dlouhodobě vyskytuje většina příslušníků daného druhu. Jedinec tak má možnost účelně přizpůsobit své chování i podnětům, se kterými se ve své evoluční historii daný druh ještě nesetkal. V případě, že se jedná o vytvoření účelného přizpůsobení takové situaci, která se vyskytne v životě individua pouze jednou, například nutnost rozpoznat vlastního rodiče, může probíhat učení **vtištěním** (imprintingem). Setká-li se jedinec v daném okamžiku či za dané situace s nějakým podnětem, například setká-li se mládě divoké husy po vyklubání z vejce s barevným míčem či s profesorem Konradem

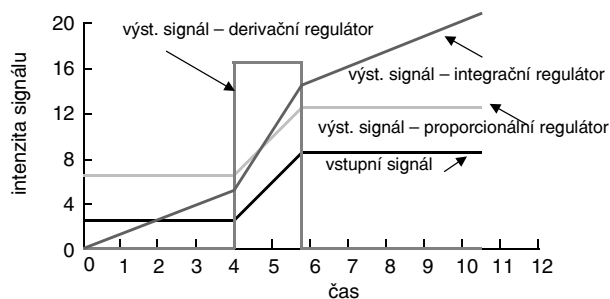
Lorenzem, vtiskne si příslušný objekt do paměti jako svou matku a po zbytek jeho života zůstane tento konkrétní podnět spouštěčem pro příslušné vzorce chování. Vzorce chování vytvořené vtištěním jsou dlouhodobé či trvalé a ke svému zachování nepotřebují **posilování**. Na druhou stranu bývá jejich vytvoření zpravidla do značné míry ireverzibilní, nemohou se změnit, když dojde ke změně vnějších podmínek. Klasické naučené vzorce chování naopak podléhají více či méně rychlému **vyhasínání**. Aby mohly dlouhodobě přetrvávat, musí být průběžně posilovány tím, že se opakovaně vyskytuje kombinace podnětů, která jejich vznik vyvolala. To je v měnícím se prostředí výhodné, neboť reflexy, které přestanou být pro organismus užitečné, tak mohou uvolnit místo reflexům novým. Naopak vtištění je výhodné pro učení se podnětům, které se v průběhu života individua patrně měnit nebudou, například rozpoznávání matky nebo rozpoznávání příslušníků vlastního druhu.

Další stupeň ve vývoji mechanismů řízení chování představuje vytváření účelných vzorců chování **operantním učením** na základě **vnitřní motivace**. Motivaci organismu je třeba v této souvislosti chápat jako konkrétní fyziologický stav organismu, nikoli jako abstraktní termín popisující směřování k dosažení nějakého cíle. Základem vzniku nového vzorce chování v tomto případě není rozvinutí některého z mnoha existujících specifických vzorců chování, jehož spouštěcí podnět by se propojil s nějakým jiným **vnějším** časově či místně asociovaným podnětem, nýbrž posilování těch vzorců chování, o kterých organismus ze zkušenosti ví, že se často pojí s určitým příjemným podnětem **vnitřním** (Lorenz *et al.* 1974). Konkrétně se jedná o ty vzorce chování, které vyvolávají příjemný pocit **slasti** nebo omezují nepříjemný pocit **strasti**. Tím, že se zcela různorodé podněty přicházející prostřednictvím smyslu organismu převádějí na společnou „měnu“ strast–slast, je výrazně zjednodušeno a zefektivněno vytváření a posilování těch vzorců chování, které jsou momentálně účelné pro přežití organismu. Převod vnějších podnětů na tuto vnitřní společnou měnu rovněž umožňuje jakési osvobození organismů od svazujících omezení (constraints) jejich materiálního světa. Jestliže je z hlediska biologické zdatnosti jedinice výhodné, aby za určité situace vyhledával určitý, za jiných okolností nepříjemný podnět, například podnět, který je obvykle provázen zraněním, může biologická evoluce „naprogramovat“ příslušníky daného druhu k jakémusi „masochismu“, tedy k tomu, že jim bude příslušný podnět v dané situaci příjemný (viz příklady

pasivního kanibalismu u samců některých druhů členovců v průběhu páření) (Fedorka & Mousseau 2002).

Regulaci chování prostřednictvím výše popsaného mechanismu slasti–strasti je možné přirovnat k regulaci prostřednictvím *proporcionálního regulátoru*, neboť intenzita výstupního signálu, například pocitu slasti, je úměrná intenzitě signálu vstupního – podnětu z prostředí. V řízení chování se však uplatňují i regulace prostřednictvím *derivačního regulátoru* (intenzita výstupního signálu je úměrná rychlosti poklesu či vzestupu vstupního signálu) a *integračního regulátoru* (intenzita výstupního signálu je úměrná délce trvání vstupního signálu) (obr. XVI.2). Zejména *integrační regulátory* mohou být využity k řízení spontánní aktivity organismů. Jestliže dlouhodobě nepřichází do organismu dostatek vnějších podnětů, může docházet k něčemu, co bychom mohli označit jako „nabíjení kondenzátoru nudy“. Když je nepříjemný pocit nudy dostatečně silný, bude se živočich snažit o vybití „kondenzátoru nudy“ například *hrou*. **Hra** je mimo jiné neobyčejně efektivní způsob, jak testovat nové vzorce chování a zařazovat ty, co se ukážou pro jedince s daným fenotypem v jeho obvyklém prostředí jako výhodné, do celkového repertoáru chování.

Mechanismus motivace na základě slasti–strasti, tedy v podstatě mechanismus *vnitřní motivace* umožňuje, aby se spouštěčem složitých vzorců chování mohly stát i takové signály, které s uspokojením některé konkrétní potřeby souvisejí jen nepřímo. Právě to v konečném důsledku umožňuje, aby jedinec mohl reagovat nejen na konkrétní objekty reálného světa, ale i na **symboly**, které je nějakým způsobem zastupují. Je přitom vcelku jedno, zda těmito symboly jsou feromony,



Obr. XV.2 Typy regulačních členů. Z hlediska teorie řízení rozeznáváme tři základní typy regulačních členů. U proporcionálního regulátoru je intenzita výstupního signálu úměrná intenzitě signálu vstupního, u derivačního regulátoru je intenzita výstupního signálu úměrná rychlosti změny vstupního signálu a u integračního regulátoru je intenzita výstupního signálu přímo úměrná součinu intenzity a doby trvání vstupního signálu. Na grafu jsou intenzity vstupního i výstupního signálu i čas vyjádřeny v náhodně zvolených jednotkách.

tj. chemické látky primárně určené ke komunikaci mezi příslušníky stejného druhu, hromádky trusu, kterými krysy označují otrávenou návnadu, nebo výstražná tabule „Pozor zlý pes“, zavěšená na vratech do dvora.

Schopnost duševní manipulace se symboly nakonec může vést až ke vzniku **vědomí**, včetně uvědomění si sebe sama. Vědomí a **sebeuvědomění** umožňuje mimo jiné představit si situace a souvislosti, které se ve skutečnosti zatím nenastaly. Většinou si tak dokážeme docela dobře představit, co se asi například stane, když strčíme ruku do tlamy rozzuřenému psovi, a nemusíme si výhodnost či nevýhodnost tohoto prvku chování nejprve v praxi vyzkoušet.

XVI.2.1 Některé vzorce chování bezprostředně spřažené s biologickou zdatností příroda neponechává na individuálním učení.

V okamžiku, kdy chování jedince začalo být určováno do značné míry vzorci chování, které se fixovaly učním v průběhu života jedince, nikoli přirozeným výběrem v průběhu evoluce daného druhu, výrazně vzrostla schopnost jedince účelně reagovat na různorodost a proměnlivost jeho prostředí. Na první pohled se taková schopnost jeví z hlediska biologické zdatnosti jedince jako jednoznačně výhodná. Ve skutečnosti však může přinášet jak z hlediska biologické zdatnosti jedince, tak z hlediska populace a druhu určitá rizika. Jestliže o fixaci jednotlivých vzorců chování rozhodoval přirozený výběr, potom naprostá většina druhově specifických vzorců chování objektivně přispívala ke zvyšování biologické zdatnosti organismu. Jestliže však o přítomnosti či nepřítomnosti určitého vzorce chování rozhoduje to, do jaké míry daný vzorec obvykle zvyšuje pocit slasti či snižuje pocit strasti, potom se mohou u jednotlivých organismů velmi snadno vytvořit i vzorce chování, které biologickou zdatnost svých nositelů ve skutečnosti snižují. Typickým příkladem je třeba kouření, alkoholismus a jiné drogové závislosti u člověka.

Ty vzorce chování, které nejvíce a bezprostředně ovlivňují biologickou zdatnost jedince, tedy v první řadě vzorce chování přímo související s výběrem hlavního partnera a s ostatními aspekty rozmnožování, proto evoluce ponechala i u živočichů s nejvyvinutějším mozkem spíše podvědomým a mimovědomým reflexům, než aby jejich vytváření, posilování či vyhazování svěřila mechanismům založeným na vědomém

porovnávání intenzit příslušných pocitů slasti a strasti. I u člověka rozhoduje o výběru pohlavního a mnohdy i životního partnera nebo o tom, zda se bude či nebude rozmnožovat, častěji srdce, rozuměj vegetativní nervový systém, než rozum, tj. racionální vědomé zvážení příslušných výhod, nevýhod a rizik. Kdyby tomu tak nebylo, patrně by naše osobní životy byly objektivně v průměru šťastnější, na druhou stranu průměrný počet genů, které bychom za život předali svým potomkům, by byl zřejmě nižší, nehledě na to, že by spisovatelé krásné literatury a výrobci „krásných“ telenovel patrně bídě zhylnuli hladu, pakliže by se ještě předtím neukousali nudou.

XVI.2.2 Ve vývoji určitých vzorců chování u „vyšších“ živočichů může být důležitější kulturní evoluce než evoluce biologická.

Skutečnost, že mnohé vzorce chování se u živočichů nevyvíjejí přirozeným výběrem a nejsou předávány z generace na generaci geneticky, vede k tomu, že se jejich evoluce přestává řídit některými zákonitostmi biologické evoluce a místo toho se začíná řídit zákonitostmi **evoluce kulturní**. V kulturní evoluci existuje možnost **horizontálního předávání znaků** mezi nepříbuznými jedinci a zároveň i **dědičnost (negenetická) získaných vlastností**. Dalším podstatným rysem kulturní evoluce je i to, že vzorce chování fixované v průběhu kulturní evoluce mohou být ve svém důsledku nevýhodné pro svého nositele i pro populaci a druh. Tento rys se ovšem může vyskytovat i u znaků fixovaných například *pohlavním výběrem*. Přehlížení tohoto důležitého rysu behaviorálních znaků je možná hlavním nedostatkem klasické sociobiologie a do určité míry i etologie. Obě tyto disciplíny se většinou snaží vysvětlovat vznik jednotlivých vzorců chování z úzkého hlediska jejich přínosu pro biologickou zdatnost jejich nositelů či pro efektivitu množování alel, které tyto vzorce chování podmiňují.

Vzhledem ke specifčnosti mechanismů kulturní evoluce bude této problematice věnována samostatná kapitola (XVII).

XVI.3 Lamarckistický model evoluce předpokládá, že změna chování u živočichů předchází ostatním změnám v jejich fenotypu.

Původní Lamarckova teorie předpokládala, že adaptivní vlastnosti organismů vznikají v evoluci tak, že se

nejprve organismus začne adaptivně chovat, například předchůdce žirafy začne spásat listy ze stromů, a následně v důsledku namáhání a procvičování příslušných tělesných partií dojde k jejich morfologické změně, v případě žirafy k protažení krku a nohou. V kapitole věnované evoluci ontogeneze (XII.7) jsme si ukázali, že se obdobný mechanismus může uplatnit ve velmi omezené míře v případě některých tkání a orgánů, například v morfologii kostní trámčiny. Aby však účelné přizpůsobování morfologie jedince charakteru jeho chování mohlo mít v evolučních procesech nějaký význam, je třeba, aby se příslušné morfologické změny fixovaly i geneticky. Tento požadavek není tak striktní, jak na první pohled vypadá. Teoreticky by měli příslušné **ekofenotypové změny**, tj. změny fenotypu vyvolané a udržované působením změněných faktorů vnějšího prostředí, bez jakékoli genetické fixace vykazovat i potomci první dlouhokrké žirafy, kdyby se od ní naučili žít listím stromů. Ze zkušenosti však víme, že naprostá většina morfologických znaků je předávána geneticky a vyvine se ve stejné formě i u jedinců, kteří neměli možnost učením převzít typické vzorce chování od svých rodičů.

Třebaže od dob Darwina a Weismanna pokládá většina biologů představu o možnosti genetické fixace získaných znaků za překonané, a tedy možnost ovlivnění evoluce fenotypu organismů účelnými změnami jejich chování za minimální, známe dnes dokonce dva mechanismy, **Baldwinův efekt** a **genetickou asimilaci**, jejichž působením může k něčemu podobnému docházet (viz XVI.3.2).

XVI.3.1 Přirozeným výběrem se mohou fixovat pouze takové změny fenotypu, které ovlivňují účelnost vzorců chování, jež příslušníci druhu skutečně vykazují.

Je vcelku triviální skutečností, že dokud příslušníci daného druhu nezačnou plavat, nemohou se u nich vyvinout ploutve (problematiku *exaptací* ponechme pro tuto chvíli stranou). Na první pohled se může zdát, že tento princip je v rozporu s dnešním učením o neexistenci účelných mutací (viz III.11). Je však třeba si uvědomit, že vznik nové mutace a vznik nového fenotypového znaku jsou ve většině případů dva odlišné jevy. Zatímco vznik mutace je jednostupňový proces, vznik, přesněji řečeno vývoj fenotypového znaku je zpravidla proces mnohostupňový, vyžadující ke svému uskutečnění velký počet mutací. Uskutečnění takového mnohostupňového procesu by nebylo možné,

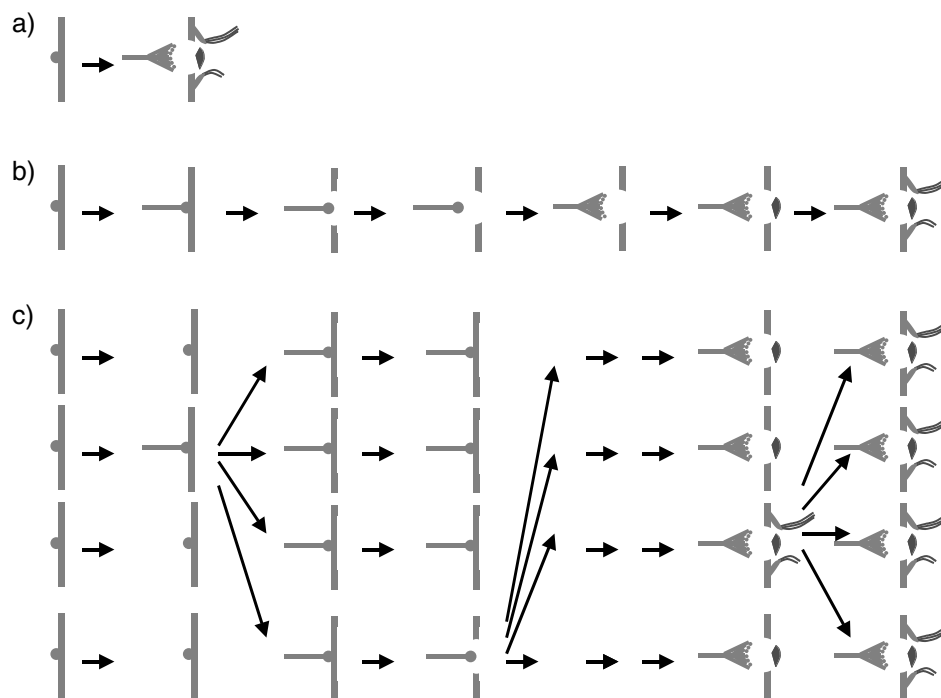
kdyby jednotlivé stupně nebyly podchyceny přirozeným výběrem, tj. kdyby nositelé jednotlivých mutací přispívajících ke vzniku daného znaku před vznikem další výhodné mutace nejprve nepřevládli v populaci v důsledku své zvýšené biologické zdatnosti. Jedna izolovaná výhodná mutace může náhodou vzniknout, a jak ukazují výsledky flukтуаčních testů, v naprosté většině případů také vzniká bez jakékoli návaznosti na existenci či neexistenci příslušného selekčního tlaku, avšak řetězec několika postupných mutací vedoucích ke vzniku určitého fenotypového znaku, například ploutve, může vzniknout pouze tehdy, když bude na populaci dlouhodobě působit příslušný selekční tlak (obr. XVI.3).

To ovšem ukazuje, že *adaptivní naučené chování* živočichů může mít dosti podstatný význam v biologické evoluci. Když si určitá populace živočichů vytvoří nějaký nový *adaptivní vzorec chování*, například když se příslušníci určitého ptačího druhu naučí místo vylupování semen žít vylupováním plžů z ulit, je jen otázkou času, než se vzorec chování původně předá-

vaný napodobováním a učením jednak zafixuje geneticky a jednak zefektivní tím, že přirozený výběr vyselektuje vhodné morfologické a fyziologické změny ve fenotypu příslušníků dané populace.

XVI.3.2 Naučené chování může urychlit adaptivní evoluci využitím Baldwinova efektu a genetické asimilace.

Tuto evoluční tvůrčí úlohu naučeného chování mezi prvními popsal ještě v 19. století psycholog James M. Baldwin; proto se tento jev většinou nazývá **Baldwinův efekt** (Baldwin 1896). Baldwinův efekt se často nesprávně ztotožňuje s fenoménem **genetické asimilace** (Waddington 1961), někdy také nazývané **organická selekce** (Baldwin 1902; Matsuda 1982). I když principy obou jevů mezi prvními popsal se zhruba desetiletým odstupem Baldwin, jedná se o dva vzájemně se doplňující, nicméně zcela distinktní a svébytné děje (Hall 2001). *Baldwinův efekt* urychluje evoluci adaptivních znaků u druhů schopných učení tím, že jedin-



Obr. XVI.3 Evoluce složitějšího orgánu. Schéma ukazuje tři možnosti vzniku složitějšího orgánu, v daném případě komorového oka. První možnost, vznik komorového oka v jednom stupni (a), je v podstatě vyloučená, neboť by předpokládala současný výskyt řady evolučních změn u jednoho jedince. Druhá možnost, tj. postupný vznik složitějšího orgánu kumulací jednotlivých evolučních změn bez účasti selekce (b), je rovněž dosti málo pravděpodobná. Jedinci, kteří nesou předchozí mutaci, jsou v populaci vzácní, takže je mnohem pravděpodobnější, že jejich potomci vyhynou v důsledku genetického driftu, aniž by se rozmnožili, ještě než získají další potřebnou mutaci. Naproti tomu třetí možnost, tedy postupná kumulace dílčích výhodných mutací za účasti selekce, která v každém kroku vede k rozšíření příslušné evoluční změny na všechny jedince v populaci (c), představuje vysoce efektivní mechanismus, schopný vytvořit i nejsložitější orgány v relativně krátkém čase.

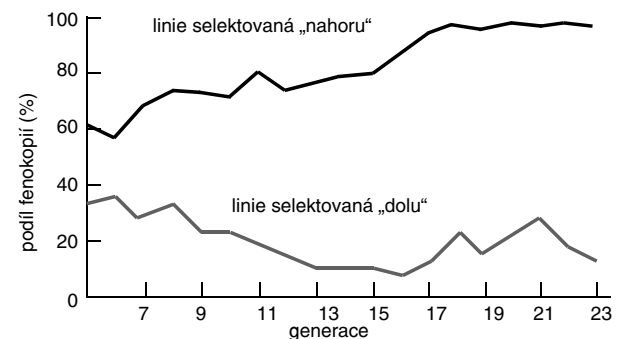
cům, kteří dokážou využívat nějaký nový zdroj nebo se dokážou vyhnout nějakému škodlivému faktoru pomocí naučeného vzorce chování, poskytne možnost přežití, a tedy čas k evoluční odpovědi na daný faktor vytvořením nejrůznějších adaptací. *Genetická asimilace* odpovídá za genetickou fixaci fenotypového znaku původně vyvolávaného u jedinců negeneticky. Například Conrad Hal Waddington v 50. letech 20. století pozoroval, že určitá změna křídelní žilnatiny u drosofil, vznikající původně u části populace jako odpověď na zvýšenou teplotu v průběhu vývoje larev, se objevuje u potomků pozmeněných jedinců v dalších generacích stále častěji, až se nakonec tento fenotyp začne vytvářet i u much vyvíjejících se za teploty normální (Waddington 1961; Grodnitsky 2001) (obr. XVI.4). Fenotypová změna podmíněná původně prostředím (fenokopie) se stala během několika generací podmíněnou geneticky. V současnosti se předpokládá, že ke *genetické asimilaci* dochází díky tomu, že pozmeněné podmínky prostředí nebo vzorec chování získaný učením zviditelní drobné meziindividuální geneticky podmíněné rozdíly v tendencích k příslušné změně fenotypu, a tak umožní, aby byly fixovány přirozeným výběrem (Hall 2001; Flegr 2002). Ve výše uvedeném hypotetickém příkladě vylupování plžů z ulit se může uplatnit jak *genetická asimilace*, tak *Baldwinův efekt*. Tím, že organismy začnou vykazovat určitý vzorec naučeného chování, zviditelní se do té doby skrytá genetická **variabilita v predispozicích** jednotlivých členů populace k vykonávání určité činnosti, v našem případě k vylupování plžů. To umožní, aby se selekcí postupně zafixovaly jednotlivé již dříve existující alely, které podmiňují nebo alespoň usnadňují samočinné vytváření příslušného znaku, v daném případě spouštění určitého vzorce chování, a to bez příslušného vnějšího podnětu, v daném případě bez nutnosti se mu nejprve individuálně učit. Zároveň je *Baldwinův efekt* odpovědný za to, že selekce časem zefektivní tento vzorec chování tím, že vhodným způsobem modifikuje fenotyp organismů – například vyselektováním ptáků s většími či silnějšími zobáky.

XVI.3.3 Podle hypotézy evolučních adopcí vzniká účelnost v evoluci tím, že si mutanti dodatečně vytvoří takové vzorce chování a najdou takové životní prostředí, které nejlépe odpovídají jejich mutacím.

Někteří autoři se domnívají, že mezi morfologickým znakem účelným z hlediska určitého chování organis-

mu a tímto chováním je často vztah přesně opačný, než jak jsem uvedl při popisu *Baldwinova efektu*. Předpokládají, že primární je příslušná (náhodná) změna fenotypu a druhotné je účelné využití této změny vytvořením vhodného vzorce chování. Když se vrátíme zpět k příkladu z odd. XVI.3.2, tak nejprve mutací vznikají ptáci s velkým silným zobákem, ti následně hledají možnosti, jak ho co nejučelněji využít, až nakonec metodou pokusu a omylu zjistí, že se s ním dají vylamovat plži z ulit. Podle těchto představ se tedy v průběhu evoluce nepřizpůsobuje fenotyp organismů činností a prostředím díky **adaptacím**, ale díky **adopcím** – aktivnímu vytváření vzorců chování, které nejlépe využívají změny ve fenotypu vzniklé mutacemi, a vyhledávání prostředí, ve kterém se dané změny fenotypu nejlépe uplatní (Piaget 1979; Ho & Saunders 1982).

Na první pohled by se mohlo zdát, že obě cesty vzniku účelnosti jsou možné a v případě adaptivních znaků podmíněných jedinou mutací dokonce stejně pravděpodobné. Ve skutečnosti je však vznik účelnosti adaptací s využitím *Baldwinova efektu* podstatně pravděpodobnější. Vznikne-li totiž určitá nová mutace, například mutace vedoucí ke vzniku velkého silného zobáku, a příslušný mutant bude mít to štěstí, že najde způsob, jak ho účelně využívat, například k louskání



Obr. XVI.4 Genetická asimilace. V populaci drosofil *Drosophila melanogaster* se s nízkou frekvencí objevují mutanti, kterým schází posteriorní příčná žilka na křídlech. Jestliže vystavíme kukly drosofil mezi 21. a 23. hodinou teplotnímu šoku (40 °C), získáme u značného procenta jedinců fenokopie dané mutace, tj. mouchy, které budou mít stejný fenotyp jako zmínění mutanti. Graf ukazuje průběh experimentu, při kterém byly drosofil selektovány jednak na zvýšenou frekvenci a jednak na sníženou frekvenci fenokopii v populaci vystavené teplotnímu šoku. V linii, která byla selektována „nahoru“, tj. k větší frekvenci fenokopii v populaci vystavené teplotnímu šoku, došlo během pokusu ke genetické asimilaci, v důsledku které stále větší procento jedinců vytvářelo fenokopie i za situace, kdy nebyli vystaveni ve stadiu kukly teplotnímu šoku. Podle Waddingtona (1953b).

plžů, může předat danou, nyní již užitečnou mutaci pouze svým potomkům. Převládnutí potomků mutovaného jedince v populaci je však jev dosti dlouhodobý a dosti nepravděpodobný. Většina i velmi výhodných mutací totiž z populace v několika málo generacích vymizí působením *genetického driftu*. Jestliže je navíc k optimální hodnotě znaku, v našem případě k optimální velikosti zobáku, potřeba několika mutací, potom ke všem musí dojít v potomstvu daného mutantu. Naproti tomu jestliže evoluční novinka vzniká *Baldwinovým efektem*, tj. nejprve se vytvoří příslušný vzorec chování (ptáci začnou louskat plže, i když kvůli slabému zobáku velmi nedokonale), může se tento vzorec chování rozšířit horizontálně napodobováním do celé populace a výhodné mutace (např. pro silnější zobák) mohou následně vznikat u kteréhokoli jedince. Rychlost a pravděpodobnost vzniku evoluční novinky *Baldwinovým efektem*, tedy tak, že se prostřednictvím mutací organismy adaptují na své prostředí i na své chování, je mnohem větší, než kdyby evoluční novinka vznikala tak, že si organismy budou nacházet takové prostředí a takové chování, které se bude k jejich mutacím hodit.

XVI.4 Jednotlivé vzorce chování lze z evolučního hlediska rozdělovat podle toho, jak ovlivní biologickou zdatnost svého nositele a biologickou zdatnost ostatních jedinců v populaci.

Biologická zdatnost jedince je zpravidla posuzována jakožto zdatnost relativní, tj. vztažená k průměrné nebo k maximální zdatnosti ostatních členů populace. V prvním přiblížení by se proto mohlo zdát, že není třeba přísně rozlišovat, zda určitý vzorec chování (určitý znak) zvyšuje individuální zdatnost svého nositele, nebo snižuje individuální zdatnost ostatních jedinců v populaci. Skutečnost je však poněkud jiná, a to především z jednoho zásadního důvodu: Zatímco z chování, jež zvyšuje individuální zdatnost, má užitek pouze nositel tohoto chování, z chování snižujícího zdatnost jiných jedinců mají užitek i ostatní členové populace, přesněji řečeno ti jedinci, vůči kterým právě v daném případě není příslušné chování uplatňováno. Jestliže tedy dané chování snižující zdatnost jiných členů populace představuje pro svého nositele určitou zátěž, a to je situace patrně velmi častá, potom z tohoto chování mají větší užitek ostatní, tímto chováním nezasažení členové populace než samotný nositel tohoto chování. Takový znak se pochopitelně může jen velmi

obtížně v populaci fixovat běžnými evolučními mechanismy.

V zásadě se jeví užitečné vymežit si a na tomto místě blíže charakterizovat především tři kategorie chování: **chování sobecké**, tj. chování zvyšující biologickou zdatnost svého nositele a zároveň přímo nebo nepřímo snižující biologickou zdatnost ostatních členů populace, **chování altruistické**, tj. chování zvyšující zdatnost ostatních členů populace a snižující biologickou zdatnost svého nositele, a **chování zlovolné** (ve smyslu vandalské, anglicky spiteful), tj. chování neovlivňující, případně mírně snižující zdatnost svého nositele a přitom výrazně snižující zdatnost jiných členů populace. Do kategorie *chování sobeckého* patří většina běžných vzorců chování. Vznik vzorců sobeckého chování můžeme snadno vysvětlit běžnými mechanismy přirozeného výběru. Druhé dvě kategorie chování, tj. *chování altruistické* a *chování zlovolné*, však vyžadují k vysvětlení svého vzniku speciální evoluční mechanismy.

XVI.4.1 Altruistické chování snižuje biologickou zdatnost svého nositele a zvyšuje biologickou zdatnost jedince, vůči kterému je uplatňováno.

Altruistické chování bylo vždy předmětem zvýšeného zájmu evolučních biologů. Vznik a dlouhodobé přetrvávání vzorců *altruistického chování* totiž nelze vysvětlit mechanismem individuální (vnitrodruhové) selekce, takže vysvětlení jeho relativně častého výskytu v přírodě představovalo pro biology po dlouhou dobu určitou výzvu.

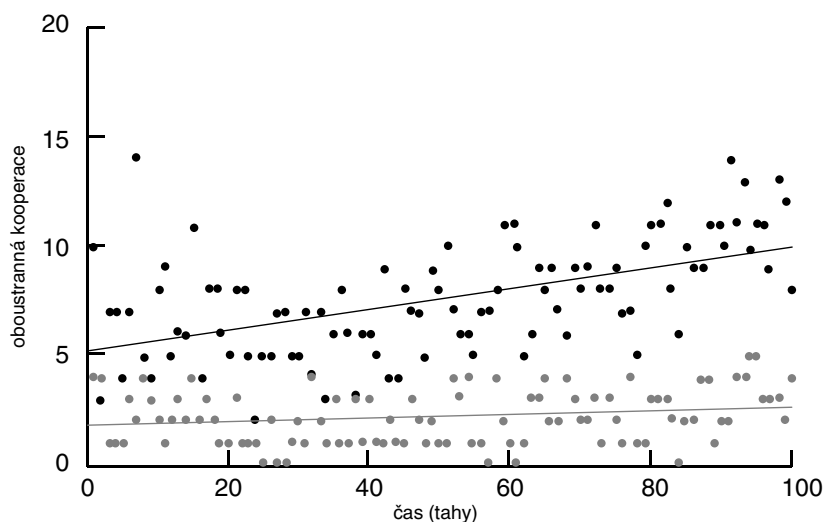
Historicky patrně první navržený mechanismus evolučního vzniku *altruistického chování* představovala **skupinová selekce**. Podle této hypotézy patří altruistické chování mezi znaky, které se nefixovaly *individuálním*, nýbrž *skupinovým výběrem*, neboť zvýhodňují skupiny (subpopulace), ve kterých se jejich nositelé vyskytují, na úkor skupin, v nichž se jejich nositelé nevyskytují nebo kde je jich méně. Po dlouhou dobu bylo zvykem o účinnosti *skupinové selekce* pochybovat, především s poukazem na to, že vliv *individuální selekce* ve prospěch sobců uvnitř jednotlivých skupin snadno převáží nad vlivem *mezipopulačního výběru* ve prospěch skupin s altruisty (viz IV.8.2). Dnes však již opět pomalu převažuje názor, že ve vhodně strukturované populaci, která se skládá z většího počtu průběžně vznikajících a zanikajících subpopulací, může být tento mechanismus velmi účinný a může dokonce pře-

vážít nad vlivem *individuálního výběru*. Lze proto očekávat, že alespoň v některých případech je za vznik altruistického chování odpovědný *skupinový výběr* (Alexander & Borgia 1978; Shanahan 1998; Wilson 1975a).

Dalším mechanismem, který může být za vznik altruistického chování zodpovědný, je **příbuzenská selekce** (kin selection) (Hamilton 1964a; Hamilton 1964b). Jak zdůrazňuje *teorie mezialelické selekce* (*teorie sobeckého genu*), rozhodujícím kritériem fixace či ztráty mutované alely není to, jak alela přispěje k biologické zdatnosti jedince, v jehož genomu se nachází, nýbrž to, jak přispěje k šíření kopií dané alely v příslušném lokusu uvnitř genofonu populace (Dawkins 1976). Některé alely mohou přispět k šíření svých kopií v rámci genofonu právě tím, že jejich nositel zvyšuje prostřednictvím svého *altruistického chování* biologickou zdatnost jiných nositelů stejné alely, zpravidla svých biologických příbuzných, na svůj vlastní úkor (obr. XVI.5). Opět se zdá, že existenci některých vzorců altruistického chování lze vysvětlit právě tímto mechanismem.

Další vysvětlení existence altruistického chování předpokládá, že se často ve skutečnosti jedná o tzv.

reciproční altruismus (Trivers 1971; Axelrod & Hamilton 1981). V případě recipročního altruismu uplatňuje jedinec příslušný vzorec *altruistického chování* pouze vůči těm členům populace, od nichž může v budoucnu očekávat, že mu příslušné *altruistické chování* vrátí. Etologické studie většinou ukazují, že si jednotliví členové populace neustále „vedou evidenci“, jak se který příslušník populace chová altruisticky k němu samému či k jiným členům populace, a podle stupně jeho altruismu i oni sami vůči němu uplatňují či neuplatňují altruistické chování. U druhů s dostatečně vyvinutou nervovou soustavou a dostatečně rozvinutou sociální strukturou populací se fixovaly i takové vzorce chování, které vedou k **restání málo altruistických jedinců** nebo dokonce k **restání jedinců, kteří se nepodílejí na restání nedostatečně altruistických jedinců** (Gintis, Smith, & Bowles 2001; Okamoto & Matsumura 2000). Tyto vzorce chování pochopitelně existenci altruistického chování velmi silně podporují. Problematikou recipročního altruismu se budeme zabývat ještě v oddílu věnovaném kompetici strategií v rámci her s opakovanými interakcemi mezi jednotlivými hráči (XVI.5.3).



Obr. XVI.5 Vliv genetické příbuznosti na ochotu spolupracovat. Ochota ke vzájemné spolupráci byla testována u 59 jednovaječných a 37 dvojevaječných dvojčat stejného pohlaví pomocí experimentální hry *vězňovo dilema*. Sourozenci seděli během pokusu každý v jednom rohu místnosti a ve stejný okamžik měli zvednout červenou nebo modrou značku. Jestliže oba zvedli modrou značku (spolupráce), dostal každý 3 pence. Jestliže oba zvedli červenou značku (zrada), doslal každý 1 penny. Jestliže jeden zvedl modrou značku a druhý červenou značku, dostal ten, který zvedl červenou značku, 5 penci, zatímco ten, který zvedl modrou značku, nedostal nic. Celkem sehrála každá dvojice sourozenců 100 her. Graf ukazuje vývoj průměrné kooperativity během 100 her pro jednovaječná dvojčata (černé body) a pro dvojčata dvojevaječná (šedé body). Kooperativita byla vyjádřena jako průměr z počtu oboustranné spolupráce (ohodnocené +1) a oboustranné zrady (−1). Jednostranná zrada byla počítána jako 0 bodů. Z grafu je zřejmé, že u geneticky příbuznějších jedinců, tj. u jednovaječných dvojčat, byla míra kooperativity v průměru vyšší a během pokusu kontinuálně rostla, zatímco u dvojčat dvojevaječných zůstávala po celou dobu pokusu nízká. Podle Segala a Hershbergera (1999).

XVI.4.2 Zlovolné chování je v přírodě rozšířeno poměrně málo.

Protože o rozšíření určitého biologického znaku rozhoduje u pohlavně se rozmnožujících druhů to, do jaké míry zvyšuje účinnost šíření příslušné alely v porovnání s účinností šíření alel jiných, a u nepohlavně se rozmnožujících organismů to, do jaké míry zvyšuje individuální biologickou zdatnost svého nositele v porovnání s individuální zdatností ostatních jedinců v populaci, dalo by se očekávat, že se budou v evoluci fixovat stejně jako *vzorce sobeckého chování* i *vzorce chování zlovolného* (Hamilton 1970). Na první pohled se zdá být lhostejné, zda jedinec dosáhne zvýšení své relativní zdatnosti zvýšením své absolutní zdatnosti nebo snížením absolutní zdatnosti konkurentů, ostatních jedinců v populaci. Přesto pozorování z přírody ukazují, že *vzorce zlovolného chování* jsou poměrně vzácné (Dobson, Chesser, & Zinner 2000; Foster, Wenseleers, & Ratnieks 2001). Záměrně na tomto místě ponechám stranou nejtriviálnější vysvětlení, tj. že jedinci „nezištně škodí“ ostatním členům populace natolik šikovně a nenápadně, že to ve většině případů unikne pozornosti naivního, idealistického přírodovědce. Je však přinejmenším vhodné připomenout, že naše společně sdílené zkušenosti s chováním mnohých zástupců jednoho nejmenovaného a přitom velmi dobře prostudovaného druhu primáta naznačují, že by se tato možnost rozhodně neměla tak úplně opomíjet.

Nejjednodušším vysvětlením zjevné absence *zlovolného chování* je, že všechny tři mechanismy vzniku *altruistického chování*, uváděné v předchozím oddílu, tj. skupinová selekce, příbuzenská selekce i reciproční chování, zároveň působí jako bariéra proti vzniku a šíření vzorců zlovolného chování. Principiálně jiným, avšak přinejmenším stejně důležitým důvodem absence těchto vzorců chování je to, že z něj ve svém důsledku těží nejen nositel daného znaku, vandal, ale i ostatní jedinci z populace, přesněji řečeno ti, kteří nejsou v daném okamžiku zlovolným chováním přímo zasaženi. Tito „nevinní okolostojící“, jejichž relativní biologická zdatnost stoupne díky snížení absolutní biologické zdatnosti jedince zasaženého vandalismem, jsou navíc zvýhodněni i oproti nositeli zlovolného chování. Na rozdíl od vandala totiž nemusí vynakládat na toto zlovolné chování žádné úsilí a nevystavují se riziku možné odplaty obětí vandalismu.

Teoretické modely ukazují, že *zlovolné chování* se může v populaci šířit zejména tehdy, když vandalové dokážou rozpoznat stupeň své genetické příbuznosti

k obětem a zaměřovat své *zlovolné chování* přednostně na sobě nepřibuzné jedince. V této souvislosti se občas diskutuje, zda určité prvky chování jedinců infikovaných některými parazity není možné interpretovat a jejich vznik vysvětlit jako *zlovolné chování* nakaženého hostitele (Rozsa 1999; Rozsa 2000). Jestliže je biologická zdatnost jedince snížena, protože se nakazil nějakým parazitem, potom to nejlepší, co může udělat pro zvýšení své relativní biologické zdatnosti, je nakazit ostatní jedince v populaci. Teoretické modely ukázaly, že v případě, že nakazí ostatní jedince v populaci bez ohledu na stupeň jejich příbuznosti, a tedy na míru pravděpodobnosti, že s nimi bude sdílet kopie stejných alel, bude takové chování selekčně neutrální, tj. nebude přinášet žádnou změnu inkluzivní zdatnosti daného jedince. Jestliže však nakažený jedinec bude škodit přednostně jedincům jemu nepřibuzným, může se gen pro toto chování v populaci šířit. Je velmi dobře známo, že jedinci nakažení některými druhy parazitů mají velmi často zvýšenou motilitu a migrují často i na dlouhé vzdálenosti (Poulin 1994a). Podle některých představ se jedná o projev manipulačních aktivit parazita, který je větší motilitou nakažených jedinců zvýhodněn, protože může dále nakazit větší množství dosud nenakažených jedinců (Randolph 1998). Podle jiné hypotézy se však může jednat o projev *zlovolného chování* nakaženého hostitele, který se tímto způsobem snaží nakazit co nejvíce jemu nepřibuzných jedinců v populaci, a zvýšit si tak svou vlastní relativní biologickou zdatnost.

XVI.5 Evoluce chování je založena na kompetici alternativních vzorců chování, tento proces lze studovat pomocí matematického aparátu teorie her.

Výhodnost či nevýhodnost určitého znaku nebo vzorce chování pro svého nositele bývá velmi často podmíněna tím, jaké znaky nebo vzorce chování nesou ostatní jedinci v populaci. Nejnápadněji se tato skutečnost projevuje právě v evoluci jednotlivých vzorců chování, a proto není divu, že právě na modelech evoluce chování byly poprvé příslušné jevy studovány. Je však třeba zdůraznit, že většina jevů, jimiž se ve zbytku kapitoly budeme zabývat, se může uplatňovat u pohlavně se rozmnožujících druhů i při evoluci zcela jiných znaků, včetně znaků projevujících se v ontogenezi, a tedy následně i ve fenotypu dospělých organismů. Výhodnost či nevýhodnost určité alely je i zde totiž velmi často určena tím, jaká alela je přítomna na ho-

mologním chromosomu pocházejícím od druhého rodiče (neaditivní *efekty dominance*) nebo jaké alely jsou přítomné v jiných lokusech na ostatních chromosomech (neaditivní *epistatické efekty*). Vzhledem k tomu, že v naprosté většině případů se příslušné jevy studují na modelech popisujících soupeření alternativních vzorců chování, tj. alternativních behaviorálních strategií, rozhodl jsem se v duchu tradice zařadit danou problematiku z velké části do této kapitoly, ačkoli logicky patří spíše do kapitoly věnované selekci závislé na frekvenci. Podrobněji a z trochu jiného úhlu je daná problematika vysvětlena v odd. IV.5.1.

Soupeření alternativních strategií studujeme pomocí matematického aparátu **teorie her**. V principu se pro jednotlivé vzájemně soupeřící strategie sestaví *matice odměn*, v níž je zaneseno, jak je v průměru odměněn jedinec, nositel určité strategie, když se dostane do příslušné interakce s jedincem jiným, opět nositelem některé strategie (např. s nositelem identické strategie). Jestliže studujeme soupeření evolučních strategií probíhající na vnitrodruhové úrovni, můžeme vyjadřovat velikost odměn pro jednotlivé účastníky evolučních her v jednotkách biologické zdatnosti. V přímé závislosti na průměrné biologické zdatnosti nositelů jednotlivých soupeřících strategií můžeme v průběhu hry, tj. z generace na generaci, upravovat zastoupení nositelů jednotlivých strategií v populaci. V průběhu evoluční hry nakonec buď některá strategie zvítězí, nebo se ustaví určitý rovnovážný stav, při kterém zůstává stabilní poměr v zastoupení jednotlivých strategií v populaci, případně se tento poměr může neustále cyklicky měnit. Kromě **strategií čistých**, při nichž se jedinec během příslušné interakce s jiným jedincem chová vždy stejným způsobem, známe i **strategie smíšené**, při nichž se jedinec chová s pravděpodobností p_1 jedním způsobem, s pravděpodobnostmi $p_2, p_3, p_4 \dots p_i$ způsoby jinými, a dále **strategie kontextově podmíněné**, při nichž se jedinec při interakci s jiným jedincem chová podle toho, jaké strategie je druhý jedinec nositelem.

XVI.5.1 V dlouhodobém časovém měřítku je vítězem kompetice alternativních strategií tzv. evolučně stabilní strategie.

Jako **evolučně stabilní strategie** je definována taková strategie, která když jednou v populaci převládne, nemůže být vytěsněna žádnou jinou (minoritní) strategií (Maynard Smith & Price 1973). Jedná se tedy o tu strategii, která je ze všech alternativních strategií nej-

úspěšnější v konkurenci se sama sebou. Přeloženo do řeči biologů, dlouhodobá početní převaha nositelů evolučně stabilní strategie v populaci není ohrožena případným objevením se mutantů nebo migrantů, neboť nositelé jakékoli alternativní strategie budou mít nižší biologickou zdatnost než nositelé strategie majoritní.

Nejznámější model, na jehož příkladě si můžeme princip soupeření alternativních strategií ukázat, je model zvaný **holubice a jestřáb**, který byl z matematického hlediska popsán v jiné souvislosti v odd. IV.5.1. Holubice a jestřáb jsou názvy dvou alternativních strategií, které se uplatňují při střetu dvou jedinců konkurujících si o určitý zdroj, například o kus potravy. Jestliže se o kus potravy střetnou dva jedinci řídící své chování podle strategie holubice (dále budeme pro zjednodušení hovořit o dvou holubicích, dvou jestřábích apod.), rozdělí se o potravu a každý získá v průměru jednu polovinu dané odměny. Jestliže se střetnou dva jestřábi, o potravu se poperou, nakonec ji (celou) získá pouze jeden z nich a druhý si odnese více či méně vážná zranění, jejichž negativní hodnota obvykle převyšuje pozitivní hodnotu získané potravy. Průměrná odměna, kterou si odnesou ze souboje dva jestřábi, vítěz a poražený, je tedy záporná. Jestliže se setká jestřáb a holubice, holubice bez boje, a tedy bez zranění ustoupí a celou potravu získá jestřáb. Příklad příslušné matice odměn je na obr. IV.5 (str. 106). Analýza daného modelu ukazuje, že ani holubice, ani jestřáb nepředstavují evolučně stabilní strategie. Jestliže se všichni jedinci v populaci budou chovat jako holubice, potom mutant, jestřáb, zvítězí bez zranění ve všech střetech a příslušná strategie se bude šířit v populaci. Právě tak v populaci skládající se pouze z jestřábů si mutant, holubice, ze všech střetů odnese v průměru největší, tj. nulovou odměnu, neboť jestřábi se budou většinou střetat s jinými jestřáby, takže jejich průměrná odměna bude záporná. Je zřejmé, že se v populaci nakonec ustaví určitá rovnováha, tedy takové zastoupení obou strategií, při němž bude průměrná odměna holubice a průměrná odměna jestřába stejná. Jestliže připustíme existenci tzv. *smíšených strategií*, bude evolučně stabilní strategií chovat se s pravděpodobností p_1 jako jestřáb a s pravděpodobností $(1 - p_1)$ jako holubice.

Pochopitelně evoluční stabilita určité strategie je pouze podmíněčná, daná strategie je stabilní pouze za podmínek popisovaných idealizovaným modelem. Kdyby se v reálné populaci například objevila minoritní (mutovaná) nová strategie, kterou jsme do původní analýzy, tj. do původní matice odměn, nezahrnuli, mohla by

velmi snadno původní vítězná strategie přestat být evolučně stabilní. Tato pro matematika zcela samozřejmá omezující podmínka pochopitelně platí pro jakékoli teoretické modely, žádný model nemůže předvídat chování systému za podmínek, které jsme při jeho vytváření neuvažovali.

XVI.5.2 Hra věžňovo dilema popisuje situaci, kdy zrada na spolupracujícím protihráči přinese největší zisk.

Při určitém nastavení *matice odměn*, konkrétně v případech, kdy zrada na spolupracujícím protihráči přinese největší zisk, vzájemná spolupráce zisk o něco menší, vzájemná zrada zisk ještě menší a jednostranná zrada ze strany protihráče největší ztrátu a zároveň součet odměny za jednostrannou zradu pro oba zúčastněné je menší než dvojnásobek odměny za vzájemnou spolupráci, se dostávají hráči do situace označované jako **věžňovo dilema**. *Hra věžňovo dilema* má mnoho variant, přičemž jednu z nich můžeme popsat následovně: Dva vězni byli dopadeni poté, co spolu spáchali nějaký vážný zločin. Přímé důkazy proti nim neexistují, takže v případě, že oba dva budou navzájem spolupracovat, tj. zapírat, jejich hlavní zločin jim nikdo nedokáže a budou odsouzeni pouze za vedlejší zločin, například za přechovávání kradeného předmětu, k relativně mírnému trestu, například ke 3 letům vězení. Vězni jsou zavřeni každý ve své cele a každý dostane následující nabídku. Jestliže se přizná jako první a označí jako hlavního viníka svého komplice, dostane jen mírný trest, například jeden rok vězení. Jestliže však bude zapírat, zatímco druhý vězeň, který dostal stejnou nabídku, se přizná jako první, dostane mnohaletý trest. Jestliže svého komplice zradí oba, dostane každý 5 let vězení. Ve většině prací se analyzuje hra, v níž za vzájemnou spolupráci je odměna 3 body, za oboustrannou zradu 1 bod a za jednostrannou zradu 5 bodů pro zrádce a 0 bodů pro zrazeného. Matematická analýza této situace ukazuje, že za daných podmínek je pro kteréhokoli vězně nejvýhodnější svého komplice okamžitě zradit a nevystavovat se riziku, že s tímto řešením přijde až jako druhý. Průběh velké části skutečných vyšetřovacích procesů ukazuje, že k nalezení té jediné správné strategie nepotřebuje většina pachatelů znát matematický aparát teorie her. Se situací, která je víceméně obdobou věžňova dilematu, se samozřejmě setkáváme i v přírodě. Jedinec se někdy dostává do situace, kdy musí volit mezi zradou, která mu může přinést buď velký zisk, nebo malou ztrátu, a spolupra-

ci, která mu může přinést průměrný zisk, když jeho partner bude rovněž spolupracovat, nebo velkou ztrátou, když jeho partner zradí. Za situace, kdy se oba partneři již v budoucnu nestřetnou nebo kdy se jedná o organismy, které nemohou rozpoznat nebo si zapamatovat své bývalé protihráče, téměř jistě oba jedinci v souladu s teorií zvolí strategii **vždy zradit**.

Určitá obdoba *hry věžňovo dilema* se uplatňuje i za situací, kdy hraje jedinec sledující své vlastní zájmy proti velké skupině hráčů, například proti celé společnosti. V takovém případě zákonitě vyústí chování všech zúčastněných do situace, která se nazývá **tragédie společných statků** (Tragedy of commons) (Hardin 1968). Velmi názorně byl popsán průběh a výsledek této hry na osudu společných obecních pastvin (commons) na anglickém venkově. Jestliže vesnice měla obecní pastviny a přitom nebylo nijak shora regulováno, kdo a jak intenzivně na nich smí pást, byly tyto pastviny nadměrnou pastvou zcela zničeny a stáda těch vesničanů, kteří mohli pást pouze na obecních pastvinách, zašla hlady. Kdyby byly obecní pastviny rozděleny mezi jednotlivé vesničany, každý by si pořídil pouze tolik zvířat, kolik by jeho část pastviny užívala. V případě existence obecních pastvin však bylo pro každého jednotlivce nejvýhodnější strategií poříditi si co nejdříve co nejvíce zvířat, protože jinak mu pastvinu stejně zničí ostatní a on navíc bude oproti nim do doby zničení pastviny prodělávat. Velmi podobnou hru, tzv. **vlčí dilema**, spadající do širší kategorie *experimentálních her na obecné blaho*, můžeme namodelovat i v laboratoři. Na rozdíl od *hry věžňovo dilema* je v tomto případě odměna za vzájemnou spolupráci dokonce větší než odměna za jednostrannou zradu, riziko zrady je však vzhledem k většímu počtu hráčů rovněž větší. Posadíme dvacet pokusných osob do samostatných kójí před klávesnice počítačových terminálů a seznámíme je s následujícími pravidly: Kdo první zmáčkne klávesu, získá zcela anonymně, tak, že se to ostatní spoluhráči nedozví, 100 korun. Když klávesu nikdo během 10 minut nestiskne, dostane každý zúčastněný 500 korun. Je velmi pravděpodobné, že hra bude jen velmi krátká a že na jejím konci budeme muset vyplatit na odměnách pouze 100 korun. Zradit a vyinkasovat malou odměnu okamžitě po zahájení hry, než na správné řešení přijde někdo jiný, je totiž bohužel tím nejracionálnějším řešením. (Je to bez záruky, rozhodně si ke mně nechoďte pro finanční výpomoc v případě, že snad narazíte na spolupracující skupinu a budete muset vyplatit na odměnách 10 000.)

XVI.5.3 V evoluci chování má zásadní význam skutečnost, že stejní jedinci mohou spolu během života interagovat za obdobných podmínek opakovaně.

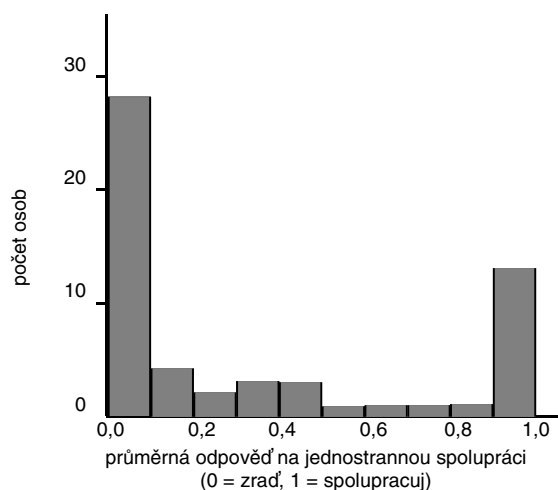
Z hlediska evoluce chování je velmi podstatnou skutečností, že stejní jedinci se mnohdy dostávají do vzájemných interakcí opakovaně. Jedinci totiž mohou přizpůsobovat své chování podle toho, s jakou odezvou se toto chování u partnera v minulosti setkalo, a zároveň musí počítat s tím, že jejich chování ovlivní příští chování partnera (protivníka). V takovém případě existuje i ve *hře vězňovo dilema* řada strategií, které jsou mnohem výhodnější než strategie **vždy zradit**. Jednou z nejstarších a přitom relativně nejúspěšnějších je strategie **půjčka za oplátku**, známá spíše pod svým anglickým názvem **Tit for tat** (Axelrod & Hamilton 1981). Tato strategie spočívá v tom, že jedinec začíná vždy spoluprací a v dalším tahu opakuje strategii svého protihráče v minulém tahu. Jestliže na sebe narazí dva jedinci řídící se touto strategií, potom mohou dlouhodobě těžit z výhody vzájemné spolupráce, zatímco když narazí na jedince řídící se strategií **vždy zradit**, sice v prvním tahu trápí, v dalších tazích však již neposkytnou chronickým podrazákům žádnou výhodu. V celkové bilanci tedy jednoduchá strategie *půjčka za oplátku* zvítězí.

Výše uvedené závěry ovšem platí pouze za jedné zásadně důležité podmínky: oba protihráči nesmí vědět, kdy budou jejich vzájemné interakce ukončeny, tj. na kolik tahů se daná hra hraje. Jakmile by bylo jasné, že hra končí a že se protihráči již v budoucnu nestřetnou, bylo by pro kteréhokoli z nich výhodnější v posledním tahu zradit a vyinkasovat si extra odměnu za jednostrannou zradu. Tím by byl průběh posledního tahu jednoznačně předurčen a okamžitě by se naskytl otázka, jak se zachovat v tahu předposledním – nejvýhodnějším řešením by bylo opět zradit. Od samého počátku střetu by se tak začalo hrát o to, kdo zradí dříve. V případě, že protihráči nemohou předem zjistit, který tah bude poslední, jedná se o situaci zcela jinou a pro vznik a šíření přívetivějších herních strategií podstatně příznivější.

XVI.5.4 V reálném světě, ve kterém hráči občas chybují, není půjčka za oplátku optimální strategií a vítězem se zde stávají strategie jiné.

Organismy žijí v reálném světě, nikoli ve světě idealizovaných modelů. Jedním ze zásadních rozdílů mezi modely a skutečností je to, že reálný svět je vždy více nebo

méně nepředvídatelný (stochastický) a že v něm například dochází s určitou pravděpodobností k omylům. Jedinec může omylem nebo náhodou zradit svého protihráče nebo naopak s ním omylem spolupracovat, případně tak jeho chování může být protihráčem mylně interpretováno. V reálném světě již není *půjčka za oplátku* optimální strategií a může být z populace vytěsněna strategiemi jinými. Příkladem strategie, která je v částečně nepředvídatelném světě úspěšnější, je **velkorysá půjčka za oplátku** (Generous Tit for tat), nazývaná někdy také **přísný, ale spravedlivý** (Firm-but Fair) (Nowak & Sigmund 1992). Tato strategie s určitou pravděpodobností (např. 30 %) odpouští ojedinelou zradu, tj. odpovídá na ni v dalším kole hry spoluprací. Když proti sobě hrají dva nositelé strategie *půjčka za oplátku* a jeden z nich omylem zradí, spustí se dlouhá série vzájemného trestání, na čemž oba protihráči trápí. Když naproti tomu dojde k podobné situaci u dvou nositelů strategie *velkorysá půjčka za oplátku*, případně jeden nositel strategie *velkorysá půjčka za oplátku* a jeden nositel strategie *půjčka za oplátku*, bude série vzájemného trestání poměrně rychle ukončena, jakmile nositel strategie *velkorysá půjčka za oplátku* odpoví na zradu v dalším kole spoluprací. Z hlediska teorie her však ani *velkorysá půjčka za oplátku* není ve stochastickém světě evolučně stabilní strategií, neboť její přechodné vítězství umožní rozmnožení strategie *vždy spolupracovat* a rozšíření strategie *vždy spolupracovat* umožní úspěšný návrat strategie *vždy zradit*. Hra tedy nemá stabilní řešení, zastoupení jednotlivých strategií v populaci neustále cykluje. Zatím se zdá, že evolučně stabilní mohou být pouze takové strategie, které neřídí své chování podle chování soupeře v minulém kole, ale podle toho, jak se ony samy chovaly v minulém kole a jaký zisk jim to přineslo. Poměrně úspěšnou, i když rovněž nikoli evolučně stabilní strategií tohoto druhu je **Pavlov** (Nowak & Sigmund 1993). Tato strategie se řídí jednoduchým pravidlem: opakuj své chování z minulého kola, jestliže bylo úspěšné (tj. ty jsi zradil a tvůj protivník spolupracoval nebo oba jste spolupracovali), změň své chování, jestliže jsi v posledním kole utrpěl ztrátu (tj. ty jsi spolupracoval a tvůj protivník zradil nebo oba jste zradili). Na rozdíl od *velkorysé půjčky za oplátku* nedovolí *Pavlov* v částečně nepředvídatelném světě ani přechodné rozšíření strategie *vždy spolupracovat*, umožní však rozšíření strategie *vždy zradit*. Dosavadní výsledky ukazují, že i nejjednodušší zatím popsané evolučně stabilní strategie musí být schopné učení, tj. musí mít paměť a možnost se při volbě strategie v daném kole řídit výsledky většího počtu kol předchozích (Wakano & Yamamura 2001). Pokusy prováděné za pomoci experimentálních her s lid-



Obr. XVI.6 Výskyt strategií podobných *velkorysá půjčka za oplátku* a *Pavlov* ve vzorku studentů. Studenti prvního ročníku biologie z univerzity v Bernu ($N = 58$) hráli o peníze experimentální hru *věžňovo dilemma* s opakováním. Studenti neznali teorii příslušných experimentálních her. Za situace, že v určitém tahu hráč zradil, zatímco jeho protihráč spolupracoval, v následujícím kole velká část studentů téměř vždy spolupracovala, což odpovídá strategii *velkorysá půjčka za oplátku*, a jiná, přibližně dvojnásobná část studentů naopak téměř vždy zradila, což odpovídá strategii *Pavlov* (viz krajní sloupce histogramu). Chování představitelů obou skupin i v ostatních třech možných situacích (tj. v předchozím tahu oboustranná spolupráce, oboustranná zrada, jednostranná zrada ze strany protihráče) téměř vždy odpovídalo příslušným strategiím. Výsledky teoretických analýz ukazují, že strategie *velkorysá půjčka za oplátku* je výhodnější za situace, kdy se oba hráči v jednotlivých kolech hry pravidelně střídají v tom, kdo zveřejní svou volbu jako první a kdo jako druhý, zatímco strategie *Pavlov* je výhodnější tehdy, když oba hráči zveřejní svou volbu ve stejný okamžik. Během experimentu však hráči neměnili své oblíbené strategie a při obou zpisobech hry se drželi buď strategie *velkorysá půjčka za oplátku*, nebo strategie *Pavlov*. Podle Wadekinda a Milinského (1996).

skými dobrovolníky ukázaly, že v normální populaci se skutečně vyskytují jak osoby řídicí se převážně strategií podobné *velkorysá půjčka za oplátku*, tak strategii *Pavlov* (obr. XVI.6). Zároveň se ukázalo, že skutečně používané strategie byly poněkud složitější a také úspěšnější než *velkorysá půjčka za oplátku* či *Pavlov* a že při nich zřejmě hráči využívali informace o průběhu většího počtu předchozích kol (Wedekind & Milinski 1996).

XVI.6 Organismy se při volbě svého chování neřídí součtem nákladů a zisků vyjádřených v jednotkách biologické zdatnosti, ale obdobným součtem negativních a pozitivních emocí.

Na základě výsledků etologických pozorování a pokusů a ostatně i na základě introspekce lze říci, že se při

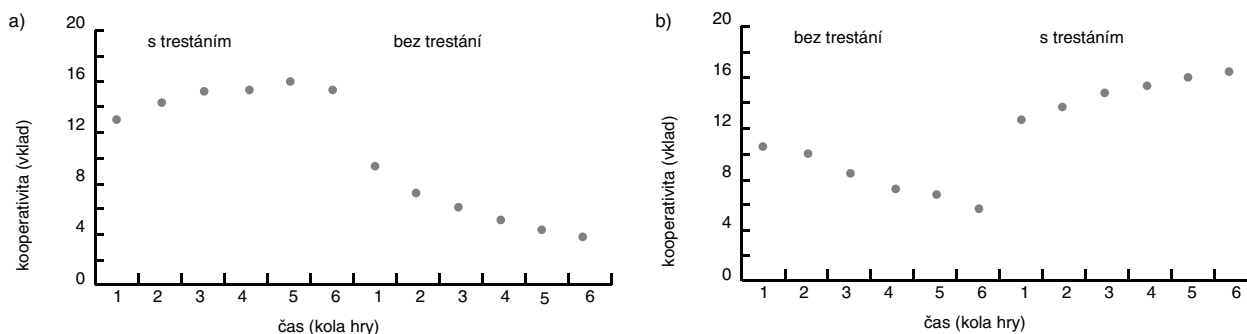
svém rozhodování jedinec zpravidla neřídí tím, kolik reálného zisku či reálných ztrát mu určité chování přinese, a dokonce velmi často ani tím, kolik zisku či ztrát mu dané chování přinese v jednotkách slasti a strasti. V mnoha situacích se z obou těchto hledisek mohou jedinci chovat velmi iracionálně. O tom, jak se jedinec v příslušné situaci zachová, rozhodne v konečné instanci nikoli racionální kalkul, ale iracionální emoce (Fehr & Gächter 2002). To má ovšem za následek, že se chování reálných organismů může za určitých situací velmi podstatně lišit od chování, které bychom u nich očekávali na základě teorie her. Příkladem, na kterém si můžeme danou skutečnost jednoduše ukázat, je psychologický experiment nazvaný **hra na ultimátum**. Hru hrají dva hráči, a to podle následujících pravidel: Hráč A dostane od experimentátora 1000 korun. Libovolný podíl z této částky může dát hráči B. Jestliže se však hráči B bude zdát tato částka malá, může ji odmítnout, a v takovém případě nedostane nikdo z hráčů nic. Hra se hraje pouze jednoduše, tj. hráči nemohou předpokládat odměnu či odplatu za své chování v budoucích kolech. Z hlediska teorie her i z hlediska normální racionální úvahy je nejvhodnější strategií pro hráče A nabídnout hráči B libovolně malou částku, třeba jednu korunu, a z hlediska hráče B libovolně malou nenulovou částku se skřípěním zubů přijmout. Problém je právě s tím skřípěním zubů. Právě kvůli existenci velmi negativních emocí, které případně nespravedlivé dělení částky u hráče B vyvolá, lze s velkou jistotou očekávat, že hráč B nepřiměřeně malou částku nejspíše odmítne. Svého soupeře tak potrestá, i když sám na tom bude také finančně trpět – místo alespoň malé částky si neodnese vůbec nic. Emocionálně na tom však bude mnohem lépe – bude ho hřát pocit z toho, že jeho nespravedlivý podrazácký protivník, ten zatracenej škrť, nedostal také vůbec nic. Protože hráč A může takovéto chování od hráče B téměř s jistotou očekávat, není divu, že částku rozdělí mnohem spravedlivěji, velmi často dokonce v poměru 1:1 (obr. XVI.7). V tomto případě si někteří hráči A odnesou ještě navíc bonus v podobě příjemného pocitu, že zase ukázali světu, jak jsou spravedliví; pro jiné povahy pochopitelně může být podobným bonusem naopak pocit, jak svému protivníkovi hezky vytřeli zrak, když mu nabídli jen malou částku a on ji nakonec přijal (a přitom tak pěkně „skřípal zubama“).

Na první pohled se může zdát, že existence emocí, které nás nutí v mnoha situacích chovat se iracionálně, je pro organismy nevýhodná, a nabízí se tedy otázka, jak tento mechanismus mohl vzniknout v průběhu

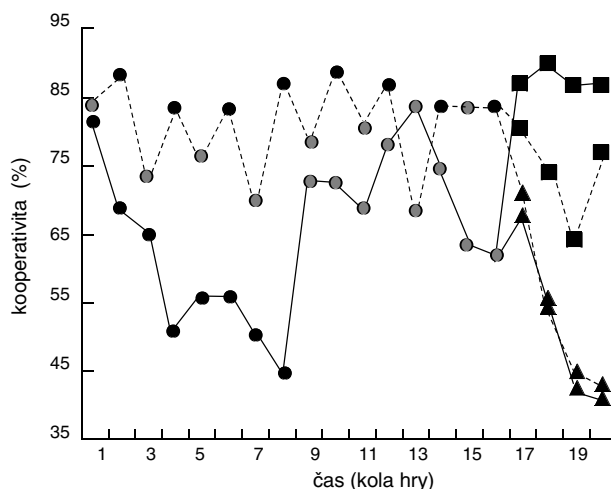
evoluce přirozeným výběrem. Ve skutečnosti však jedinci řídicí se spíše svými emocemi než racionálním kalkulem mohou být z dlouhodobého hlediska podstatně úspěšnější. To, za jakých situací a v jaké intenzitě budou vnější podněty u nás spouštět jednotlivé emoce, měla evoluce možnost optimalizovat z hlediska dlouhodobého evolučního zisku. Díky tomu, že se tato optimalizace dělá zcela objektivním mechanismem přirozeného výběru, tj. prosadit se mohlo jen to, co skutečně v dlouhodobém měřítku zvýšilo biologickou zdatnost svého nositele, zahrnuje evoluce do konečného kalkulu i takové náklady a zisky, které by jedinec do svého racionálního kalkulu zahrnout nemohl nebo neuměl. Jestliže se například vůči zcela cizímu člověku při hře na *ultimátum* zachováme altruisticky, nemůžeme například předem odhadnout, jak často se o našem „ušlechtilém a nezištném“ chování může dozvědět ještě někdo další, jak moc si tím vylepšíme svou pověst a jak se může v budoucnu promítnout naše dobrá pověst do naší biologické zdatnosti (obr. XVI.8). Naproti tomu evoluce měla dostatek času na to, aby si to mohla mnohokrát v praxi vyzkoušet a podle výsledků

jednotlivých „pokusů“ nastavit příslušné spouštěcí hladiny emocí, které mají v budoucnu řídit v obdobných situacích chování jednotlivců.

Ve většině populací existuje dostatek geneticky podmíněné variability týkající se emocí, navíc se příslušné znaky mohou předávat také kulturním přenosem. To znamená, že za spoluúčasti *Baldwinova efektu* a *genetické asimilace* se mohou mechanismy řízení emocionálního chování relativně velmi rychle vyvíjet a přizpůsobovat změnám prostředí. Přesto evoluce příslušných mechanismů řízení, a tedy i evoluce chování jedinců v populaci může v některých případech zaostávat za změnami prostředí, v němž organismy momentálně žijí. To se týká zejména evoluce člověka, jehož prostředí, zejména jeho patrně nejdůležitější složka z hlediska biologické zdatnosti – sociální prostředí –, se vyvíjí v měřítcích biologické evoluce přímo bleskovým tempem. Je proto možné, že náš emocionální svět je optimalizován na prostředí, v němž náš druh žil v minulých desítkách či stovkách tisíců let, a nestačil se přizpůsobit změnám, které s sebou přineslo přelidnění a život většiny z nás v početných a značně ano-



Obr. XVI.7 Altruistické trestání a jeho vliv na udržování kooperativity. V průběhu experimentu pokusné osoby (dále hráči) sehrály dvě série po 6 hrách *na obecné blaho*. Na začátku každé hry dostali 4 hráči 20 peněžních jednotek a každý mohl libovolnou částku, tedy 0–20 jednotek, neveřejně vložit do banku a zbytek si mohl nechat. Poté experimentátor spočítal celkovou vloženou částku, doplnil ji na 1,4násobek a rovnoměrně ji rozdělil mezi 4 hráče, a to bez ohledu na to, kolik který do hry přispěl. Za každou vloženou peněžní jednotku se tak hráči vrátilo zpět pouze 0,4 jednotky, kdyby však všichni hráči plně spolupracovali a vložili do banku každý všech svých 20 jednotek, získali by nakonec ve hře místo 20 jednotek 32 jednotek. Hráči na začátku pokusu věděli, že se bude hrát celkem 6 her a že nikdy nebudou hrát proti stejnému hráči dvakrát. Hráči nevěděli, jak který z ostatních hráčů zahrál v minulých hrách. Hra *na obecné blaho* se hrála ve dvou variantách, s trestáním a bez trestání. Při hře bez trestání každá hra skončila rozdělením částky v banku mezi hráče. Při hře s trestáním se však ještě předtím zveřejnilo (pod pseudonymy), kolik který z hráčů do hry vsadil, a hráči měli možnost se navzájem trestat: mohli si udělovat navzájem pokuty 0–10 peněžních jednotek. Jestliže hráč A udělil hráči B pokutu například ve výši 1 jednotky, odečetla se z jeho účtu 1 jednotka a z účtu hráče B 3 jednotky. Trestání tedy bylo projevem altruismu – trestající na něm finančně tratil a přitom s potrestaným on sám již nikdy neměl hrát, takže mu případné polepšení se lakomého hráče B nemohlo přinést žádnou finanční výhodu. Přesto za těchto podmínek hráči velmi často své lakomější (nekooperující) spoluhráče trestali: 84 % hráčů trestalo v šesti hrách alespoň jednou, 34 % více než 5× a 9 % více než 10×. Tresty byly poměrně vysoké, jestliže hráč investoval o 14–20 jednotek méně, než investovali ve hře ostatní tři hráči, dočkal se v průměru pokuty bezmála 30 jednotek. Polovina skupiny hráčů hrála 6 kol hry *na obecné blaho* bez trestání (a) a polovina s trestáním (b), poté jim bylo oznámeno, že bude následovat dalších 6 kol tentokrát skutečně definitivně poslední hry opačné varianty, než daná skupina hrála původně. Celkem se hry zúčastnilo 240 hráčů a v průměru si každý vydělal asi 27 jednotek. Z grafu je zřejmé, že při hře bez trestání průměrná kooperativita (průměrný počet jednotek, který hráči vkládali do banku) postupně klesala, zatímco při hře s trestáním byla kooperativita mnohem větší a během času ještě postupně stoupala. Podle Fehra a Gächtera (2002).



Obr. XVI.8 Vliv možnosti změny dobré pověsti (reputace) na udržování kooperace. Devatenáct šestičlenných skupin studentů hrálo zcela anonymně, přesněji řečeno pod přidělenými pseudonymy, střídavě dvě experimentální hry: hru *na nepřímou reciprocitu* (šedé symboly) a hru *na obecné blaho* (černé symboly). V prvním případě byl každý z šestice v každém kole jednou potenciální donor a jednou potenciální akceptor zhruba 2,5 DM. Potenciální donor se mohl rozhodnout, zda věnuje tuto částku konkrétnímu akceptorovi. V případě, že se rozhodl kladně, ztratil svých 2,5 DM a akceptor získal 4 DM. Donor věděl, že konkrétní akceptor nikdy nebude v příštích kolech vystupovat proti němu v roli donora, a že mu tedy nebude moci jeho tah oplatit. Tahy jednotlivých hráčů se po každé hře zveřejňovaly (pochopitelně pod jejich pseudonymy). Hra *na obecné blaho* se hrála tak, že v každém kole mohl každý hráč vložit nebo nevložit 2,5 DM do společného banku. Po skončení vkládání peněz do banku experimentátor celkovou vloženou částku dorovnal na dvojnásobek a rozdělil stejnoměrně mezi všechny hráče, nehlédě na to, zda do banku přispěli nebo nikoli. Tahy jednotlivých hráčů se opět po každé hře zveřejňovaly. V případě, že daná skupina hrála od začátku střídavě hru *na nepřímou reciprocitu* a hru *na obecné blaho*, udržovala se mezi hráči trvale relativně vysoká míra kooperativy (přerušovaná čára). Jestliže však na začátku daná skupina hrála 8× hru *na obecné blaho* (kde reputace hráče nemůže ovlivnit jeho výsledek), kooperativita mezi hráči rychle klesala (plná čára). V následujících osmi kolech hry *na nepřímou reciprocitu* se kooperativita hráčů zvedla. Experiment byl zakončen čtyřmi koly hry *na obecné blaho*. Jestliže hráči předem věděli, že se jedná o poslední čtyři kola a že se už hra *na nepřímou reciprocitu* nebude hrát (trojúhelníky), kooperativita velmi rychle klesla. Jestliže tato informace hráčům sdělena nebyla (čtverce), udržela se kooperativita velmi vysoko. Podle Milinského *et al.* (2002).

nymních skupinách. To znamená, že některé vzorce chování, k nimž nás nutí naše emoce, mohou být ve skutečnosti nevýhodné z hlediska naší biologické zdatnosti, například mohou být skutečně altruistické, tj. mohou objektivně snižovat inkluzivní zdatnost svého nositele na úkor nepříbuzných jedinců v populaci.

Závěry evoluční psychologie nastíněné v této kapitole se někomu mohou zdát poněkud cynické. Je však třeba se lépe zamyslet nad některými méně zřejmými důsledky jevů popsaných v předchozím odstavci. Vyplyvá z nich totiž mimo jiné i to, že náš vnitřní svět je do značné míry autonomní, nezávislý na vnějším světě, v němž žijeme. To, co nás naplňuje příjemnými pocity, nemusí být vždy to, co objektivně přispívá ke zvětšení naší biologické zdatnosti, a to, co je nám nepříjemné, nám z biologického hlediska nemusí vždy škodit. Že to může být pouze důsledek nedokonalé schopnosti evo-

luce udržovat tempo vývoje našich emocí s tempem vývoje našeho prostředí, se může zdát poněkud deklasující. Objektivně je však podstatnější to, že nám evoluční psychologie ukazuje, že nejsme vězni nebo rukojmí své biologické přirozenosti, ale naopak jsme svobodné bytosti, které jsou samostatně zodpovědné za svá rozhodnutí a za své chování. O tom, které chování je správné a které nesprávné, tj. ve věcech etiky, se musíme rozhodnout sami za sebe, nemůžeme se vymlouvat na to, že chování, které nám přináší příjemné pocity, je také objektivně správné. Jako určitou kompenzaci za tuto naši zvýšenou námahu a osobní odpovědnost můžeme na oplátku získat jistě hřejivý pocit, že nežijeme v cynickém světě, kde každý altruistický skutek je altruistickým pouze naoko, ale že se my i naši blízní můžeme chovat, a patrně se často také chováme, opravdu nezištně.