

Obsah

A Úvod a historie etologie

A0 Úvodem 17

*Jan Havlíček, Marek Špinka,
Iveta Štolhoferová, Daniel Frynta*

1. Rozvrh knihy: čtyři Tinbergenovy otázky 17
2. Zahraniční etologická literatura 18
3. Etologická literatura v češtině 19

A1 Historie etologie 21

Jan Havlíček

1. Počátky moderního výzkumu chování 21
2. Behaviorismus 21
3. Klasická etologie 22
4. Zrod sociobiologie 26
5. Od vzniku behaviorální ekologie až po současnost 27
6. Etologie člověka 27

A2 Etologie v Čechách a na Slovensku 31

Luděk Bartoš

1. Počátky tradice etologických konferencí 31
2. Etologie jako horký kandidát na titul „pavěda“ 32
3. Z poloilegality do normálního světa 33

K1 V jednoduchosti je síla: chování švábů a mušicích larev 37

Jan Žďárek, Robert Hanus

1. V jednoduchosti je síla 37
2. Být učenlivý jako šváb 38
3. Kdo uteče, vyhraje 39
4. Čistota půl zdraví 42
5. Intimní život švábů 44
6. Jak a kdy si vybrat toho pravého? 46
7. Starosti švábí matky 47
8. Také larvy se umějí chovat 50

B Mechanismy chování

B0 Mechanismy chování – principy 59

Marek Špinka

1. Akce: tělesný pohyb 59
2. Percepce: vnímání světa 60
3. Kognice: zpracování informací 61

4. Řízení chování: hormony, bdělost, motivace, emoce 64

5. Sociální mechanismy: komunikace a skupinové chování 67

B1 Neurální řízení chování 71

Pavel Němec, Petr Telenský

1. Neurony jako stavební bloky chování 72
2. Neuropřenašeče a jejich funkce v nervové soustavě 75
3. Kontrola motoriky 77
4. Bdělost a spánek 84
5. Lokalizace stimulů a orientace v prostoru 87
6. Rozhodování a kontrola chování 91

B2 Hormonální mechanismy 101

Lukáš Kubička

1. Obecné mechanismy hormonálního účinku 101
2. Neuroendokrinní systém obratlovců – hierarchie v regulaci hormonů 102
3. Vliv hormonů na chování obratlovců 104
4. Neuroendokrinní systém bezobratlých 113

B3 Percepce, kognice, učení a paměť 119

Tereza Nekovářová, Eva Landová

1. Percepce 119
2. Učení 120
3. Paměť 126
4. Inteligence a vybrané kognitivní úlohy 128

B4 Afektivní stavy a motivace 137

Jitka Lindová, Marek Špinka

1. Afektivní stavy 138
2. Motivace 144

B5 Chování v prostoru a času, orientace a migrace 151

František Sedláček

1. Planetární cykly, biorytmy a vnitřní reprezentace času 151
2. Heterogenita prostoru, pohyb a orientace živočichů 153
3. Navigace – využití různých zdrojů orientace k dosažení cíle 158
4. Migrace – funkce k překonávání nejistoty zdrojů 160

B6 Komunikace a skupinové chování	165	2. Osobnostní rysy	249
<i>Marek Špinka, Tereza Petrusková</i>		3. Funkce osobnostních rysů	255
1. Signály: tvorba, přenos a vnímání	165	C4 Chování a životní strategie živočichů	259
2. Informační obsah signálů	173	<i>Lukáš Kratochvíl, Martin Reichard</i>	
3. Evoluce signálů a jejich detekce	174	1. Základní principy evoluce životních strategií	259
4. Adaptivní pohled na komunikaci	176	2. Chování v jednotlivých fázích životního cyklu	261
5. Skupinové chování	178	3. Pohlaví potomků	264
K2 Rypoši a slepci: adaptace a degenerace, konvergence a mantinely	185	4. Délka života a stárnutí	265
<i>Hynek Burda</i>		5. Pomalé a rychlé životy	266
1. Konvergence pod zemí	185	K3 Biologie, etologie a koevoluce: kukačka obecná a její hostitelé	269
2. Oči a zrak: adaptace, neutrální evoluce, vedlejší účinek, nebo ...?	187	<i>Marcel Honza</i>	
3. Uši a sluch subteránních savců: degenerace, nebo adaptace?	190	1. Hnízdní parazitismus jako reprodukční strategie	269
4. Seismická (vibrační) komunikace	191	2. (Ne)známá kukačka? Biologie a ekologie	271
5. Jak hledat, najít a sníst mrkev	191	3. Lokalizace hnízdního místa	271
6. Magnetorecepce: nový úkol pro starý smysl	192	4. Snesení vejce	272
7. Kopulační chování jako systematický znak	194	5. Zabránění parazitace hostitelem	274
8. Proč jsou rypoši eusociální?	195	6. Výchova mláďete kukačky	276
9. Kooperativní hrabání rypošů lysých	196	7. Poznání biologie druhů jako předpoklad pro poznání jejich koevoluce	279

C Ontogeneze chování

C0 Ontogeneze chování	201
<i>Jan Havlíček</i>	
1. Vývojové fáze	201
2. Ontogenetické adaptace	204
3. Fenotypová plasticita	204
4. Teorie životních strategií	207
5. Genetika chování	208
6. Epigenetika	210
C1 Genetika chování	213
<i>Romana Stopková, Pavel Stopka</i>	
1. Geny, chování a prostředí	213
2. Metody výzkumu genů spjatých s chováním	214
3. Kandidátní geny modulující chování	219
C2 Epigenetika chování	229
<i>Jana Švorcová, Anton Markoš</i>	
1. Epigenotyp a epifenotyp	229
2. Epigenetická dědičnost	233
3. Holobiont: epigenetická dědičnost symbiontů	236
4. Evoluční dopady	242
C3 Vznik individuálních rozdílů a personality	245
<i>Eva Landová, František Sedláček, Barbora Vobruba</i>	
1. Procesy vytvářející variabilitu mezi jedinci	246

D Funkce chování

D0 Funkce chování – principy	285
<i>Daniel Frynta</i>	
1. Co je funkce?	285
2. Kompromis jako základní princip	288
3. Evoluční stabilita	290
4. Adaptivní evoluce	290
5. Role příbuzenství	294
6. Problémy behaviorální ekologie	296
D1 Jak přežít: potravní a antipredační chování	299
<i>Roman Fuchs</i>	
1. Potravní chování	299
2. Antipredační chování	307
D2 Jak (a s kým) zplodit potomky	317
<i>Tomáš Albrecht, Peter Mikula, Oldřich Tomášek</i>	
1. Mechanismy pohlavního výběru	318
2. Sexuální chování	324
3. Výzvy a nové perspektivy	328
D3 Jak vychovat potomky: rodičovská péče	331
<i>Jitka Bartošová</i>	
1. Základní pojmy a definice	331
2. Principy rodičovského investování	333
3. Formy rodičovské péče	337

4. Když rodiče nepečují a překážky v rodičovské péči	341	3. Nervový systém dvoustranně souměrných živočichů (Bilateria)	418
5. Rodičovská péče o cizí potomky	344	4. Nervový systém obratlovců a jejich nejbližších příbuzných	421
D4 Jak spolupracovat: kooperace a afiliační chování	347	5. Evoluce komplexity a procesní kapacity	431
<i>Iveta Štolhoferová</i>		6. Nezávislý vznik komplexního chování a inteligence	436
1. Co je to kooperace	347	7. Co je tak zvláštního na mozku savců	437
2. Kooperace mezi příbuznými	348	8. Co je tak zvláštního na lidském mozku	440
3. Reciprocita	351	E2 Evoluce sociálních systémů	445
4. Jak se vypořádat s podvodem	354	<i>Daniel Frynta, Petra Frýdlová</i>	
5. Další faktory ovlivňující kooperaci	356	1. Co je sociální systém	445
6. Specializace	357	2. Savci	447
7. Afiliační chování	358	3. Ptáci	457
D5 Jak soupeřit: kompetice, agrese, dominance a teritorialita	363	4. Krokodýlové	466
<i>Daniel Frynta</i>		5. Obojživelníci	467
1. Agrese jako jev	363	E3 Eusocialita	475
2. Nadřazení a podřazení – střety o sociální postavení	366	<i>Michael Mikát</i>	
3. Teritorialita – střet o území	369	1. Co je eusocialita	475
4. Násilí s cílem získání sexuálních partnerů	374	2. Cesty vzniku eusociality	476
5. Spory mezi blízkými příbuznými	376	3. Fakultativní a obligátní eusocialita	476
6. Skupinová agrese	379	4. Kde se eusocialita vyskytuje	477
K4 Predační chování pavouků	383	5. Vznik eusociality	482
<i>Stano Pekár, Ondřej Michálek</i>		6. Kam se dál může jednoduché společenství vyvíjet?	485
1. Rozmanitost pavouků	383	K5 Chování a evoluce: případ vzdušných letců	493
2. Lovecké strategie	384	<i>Ivan Horáček</i>	
3. Evoluce loveckých strategií	394	1. Vstupní výměr	493
<hr/>			
E Evoluce chování		2. Jeskyně a socialita	497
E0 Evoluce chování – principy	399	3. Jeskyně, termiti a poušť	501
<i>Daniel Frynta</i>		4. Cyklus mírného pásma, varianty a invarianty sociální biologie – rod <i>Myotis</i> jako modelový taxon	502
1. Studium evoluce chování	399	5. Život v harému	506
2. Povaha fylogeneze	402	6. Potravní specializace a reciproký altruismus	508
3. Co potřebujeme vědět o fylogenetických stromech	404	7. Za bariérami faunivorie: letouni a rostliny	509
4. Makroevoluční vzorce	405	<hr/>	
5. Fylogeneze chování	407	F Aplikovaná etologie	
6. Problémy srovnávacího přístupu	409	F0 Aplikovaná etologie – principy	515
E1 Fylogeneze nervové soustavy ve vztahu k chování	415	<i>Marek Špinko</i>	
<i>Pavel Němec, Kristina Kverková</i>		1. Využití mechanismů chování v aplikované etologii	516
1. Život bez nervové soustavy	415	2. Využití ontogeneze chování v aplikované etologii	517
2. Vznik nervového systému	417	3. Využití funkčního pohledu chování v aplikované etologii	518
		4. Využití fylogenetického pohledu chování v aplikované etologii	520

5. Pragmatický a etický aspekt aplikované etologie	521	F4 Aplikovaná etologie ve farmakologii a preklinickém výzkumu	571
F1 Role etologie v ochraně biodiverzity	525	<i>Tomáš Petrásek, Iveta Vojtěchová, Aleš Stuchlík</i>	
<i>Stanislav Lhota</i>		1. Modely a modelování	571
1. Hodnocení početnosti populací a druhové rozmanitosti	525	2. Validita animálního modelu	572
2. Péče o území a populace	528	3. Modely podle způsobu navození	575
3. Řešení konfliktů s ohroženými zvířaty	530	4. Modelové druhy a kritéria pro jejich volbu	577
4. Přesouvání, rehabilitace a reintrodukce zvířat	531	5. Učení a paměť u animálních modelů	580
5. Záchranné chovy a zoologické zahrady	533	6. Lze modely nahradit?	580
6. Ekoturismus	534	K6 Etologie člověka	583
7. Ohleduplná výstavba	536	<i>Jan Havlíček</i>	
8. Etolog ve světě ochrany přírody	537	1. Úvod	583
F2 Chování invazních druhů a škůdců	541	2. Prostředí evoluční adaptovanosti	584
<i>Ondřej Slavík</i>		3. Adaptace na sociální prostředí	586
1. Chování invazních druhů při soutěži o zdroje	541	4. Dědičnost prostředí	586
2. Mezidruhové interakce spojené s invazemi	548	5. Sociální učení	588
3. Původní invazní druhy	549	6. Kooperace	592
4. Vysazování uměle odchovaných jedinců do volné přírody na příkladu ryb	551		
F3 Chování a welfare zvířat chovaných člověkem	557	<hr/>	
<i>Marek Špinka, Helena Chaloupková</i>		G Seznam literatury	
1. Vývoj konceptu <i>animal welfare</i>	558	G Seznam literatury	599
2. Zdraví, chování a welfare	558	<hr/>	
3. Přirozené chování a nepřirozené chování ve vztahu k welfare	560	H Rejstříky	
4. Ontogeneze chování a welfare	563	H1 Rejstřík taxonů	637
5. Afektivní stavy a welfare	563	H2 Rejstřík věcný a jmenný	651



D4 Jak spolupracovat: kooperace a afiliační chování

Iveta Štolhoferová

Po přečtení Darwinova díla *O vzniku druhů přírodním výběrem* nebo Dawkinsova *Sobeckého genu* může člověk nabýt dojmu, že jedině sobecké chování umožňuje zvířatům přežít, rozmnožit se a předat své geny do další generace. Pro spolupráci zde zkrátka není místo, a každý pokus o ni by měl nepochybně dříve či později zkrachovat kvůli podvodníkům. Lze si ještě možná představit spolupráci jako jakýsi vedlejší produkt sledování okamžitého sobeckého zájmu několika jedinců. Tak například při obraně před predátorem jsou všichni racci z hnízdní kolonie motivovaní stejným sobeckým zájmem ochránit sebe nebo svá mláďata, proto na predátora útočí několik jedinců najednou, což ve výsledku v podstatě mimochodem vede k efektivnější obraně. Existuje ale v přírodě taková kooperace, ze které jedinec nemá v daný okamžik nebo dokonce po celý život žádný přímý zisk, a přesto pořád kooperuje? Odpověď zní, že rozhodně ano!

Kooperativní chování je ve skutečnosti docela časté – nejspíš častější, než by se na první pohled mohlo zdát. Mechanismů, jak podpořit kooperaci a zamezit podvodům, je navíc celá řada. Nejprve se tedy pokusíme definovat několik základních pojmů a poté se pustíme do popisu dvou hlavních typů kooperativního chování: kooperace udržované příbuzenským výběrem a kooperace mezi nepříbuznými. Řekneme si také něco o tom, jak fungují tresty, trhy nebo vyjednávání, i o tom, jaký vliv na kooperaci mají některé charakteristiky jedinců. Následně si vysvětlíme, proč se jiným nechce pomoci nám s činnostmi, které nám jdou dobře (čili se budeme bavit o specializaci), a nakonec si krátce představíme hlavní formy afiliačního chování, tedy takového, které vytváří a upevňuje sociální pouta mezi jedinci.

1. Co je to kooperace

V sociálních interakcích můžeme obecně rozlišit dvě strany – první je jedinec, který provádí nějaké chování, a druhý ten, vůči němuž je chování prvního směřováno. Prvního jedince označujeme jako donora či pozorovaného jedince (*donor, focal individual*), druhého jako příjemce či partnera (*recipient, partner*). Aby šlo z evolučního hlediska skutečně o interakci, musí mít sledované chování vliv na přímou zdatnost (*fitness*) obou stran. Kooperace mezi dvěma jedinci je pak takové chování, které přináší zisk pro příjemce chování a které je v evoluci selektováno aspoň částečně právě kvůli tomuto zisku pro příjemce (West a kol. 2007).

Protože v definici není nic řečeno o tom, jaký vliv má kooperativní chování na přímou zdatnost donora,

mohou nastat dvě situace. Když je kooperativní chování pro donora nevýhodné (čistá ztráta z hlediska přímé zdatnosti), označujeme tuto situaci jako altruismus (*altruism*). Pokud kooperativní chování přináší zisk nejen pro příjemce, ale také pro donora, budeme tuto situaci označovat poněkud popisně jako vzájemně prospěšné chování (*mutual benefit*). Zisky a ztráty přitom měříme z hlediska dlouhodobého, nikoliv okamžitého dopadu na zdatnost jedince. Je dobré upozornit, že zatímco ve vědecké literatuře panuje v podstatě shoda na označení první situace, druhou můžeme najít pod celou řadou názvů (např. *cooperation, mutualism* nebo *synergism*), které zároveň v jiných kontextech označují jiné jevy (shrnuje ve West a kol. 2007).

Druhá část definice má za úkol vyloučit z kooperace situace, kdy příjemce získává výhodu v podstatě mimoděk bez jakéhokoliv efektu na donora. Příkladem jsou mnozí hmyzožraví ptáci, kteří doprovázejí stáda antilop a pohotově loví hmyz, vyplašený jejich kopyty. Přestože tedy ptáci mají z chování kopytníků výhodu, nedá se předpokládat, že bylo by i jen částečně selektováno kvůli této výhodě. Jiným příkladem je hrabavé chování pásovců devítipásého (*Dasyypus novemcinctus*). Pásovců si v rámci svého domovského okrsku vyhrabávají až deset relativně velkých a značně hlubokých nor, které následně mohou v jejich nepřítomnosti využívat jako úkryt i mnohé jiné druhy zejména savců (DeGregorio a kol. 2022). Opět si ale jde jen těžko představit, že by hrabání pásovců bylo v evoluci favorizováno díky jeho výhodám pro jiné savce. Naproti tomu u ryb čistíčů a jejich klientů lze předpokládat, že čistící chování (zvyšující zdatnost klientů) je selektováno, protože vede k nárůstu klientely, a tedy zvýšení potravních příležitostí pro čistíče.

Existují pochopitelně případy, kdy můžeme jen těžko určit, zda jde, nebo nejde o kooperaci, případně zda jde o altruistické, či vzájemně prospěšné chování. Nenechme se tím ale odradit a pokusme se v následujících kapitolách porozumět obecnějším zákonitostem kooperativního chování – tomu, jak může být ustanoveno a udržováno, a proč je ve skutečnosti kooperativní chování mnohem častější, než by se na první pohled mohlo zdát (obr. D4.1).

2. Kooperace mezi příbuznými

Mezi příbuznými bychom kooperaci nejspíš intuitivně očekávali. Jsou k tomu přinejmenším dva dobré důvody – rozšíření a přetrvání kooperativního chování je v rodině usnadněno (viz níže) a kooperaci s příbuznými si jedinec zvyšuje nepřímou zdatnost (viz kapitolu D0.5.1). Podívejme se tedy na to, za jakých podmínek se kooperativní chování může ustanovit a udržet jako evolučně stabilní strategie (ESS, viz kapitolu D0.3) a proč k tomu snáze (nikoliv však nutně) dochází mezi příbuznými. Příbuznými přitom rozumíme všechny nositele konkrétní alely podmiňující chování, které nás zajímá (v našem případě tedy „kooperační“ alely). V praxi se zdaleka nejčastěji jedná o příbuzné v rámci rodiny, tedy jedince sdílející blízkého společného předka, od něhož onu alelu zdědili. Mějme přitom na paměti, že kooperace mezi příbuznými je vždy favorizována příbuzenským



Obr. D4.1. Příklad kooperativního chování. Pro přežití mláďat je klíčová skupinová termoregulace například u tučňáka patagonského (*Aptenodytes patagonicus*). V průběhu zimy se mláďata sdružují do školek, které hlídá malá část dospělých, zatímco ostatní loví potravu. Kvůli relativně dlouhým obdobím hladovění mezi příchody rodičů mláďata ztrácejí hmotnost, díky skupinové termoregulaci jsou ale schopná s tím spojené energetické ztráty omezit. Foto: Anthony Ponzio.

výběrem, a pokud se jedná o vzájemně prospěšné chování, je navíc favorizována i výběrem přírodním.

2.1 Model zelenovousů

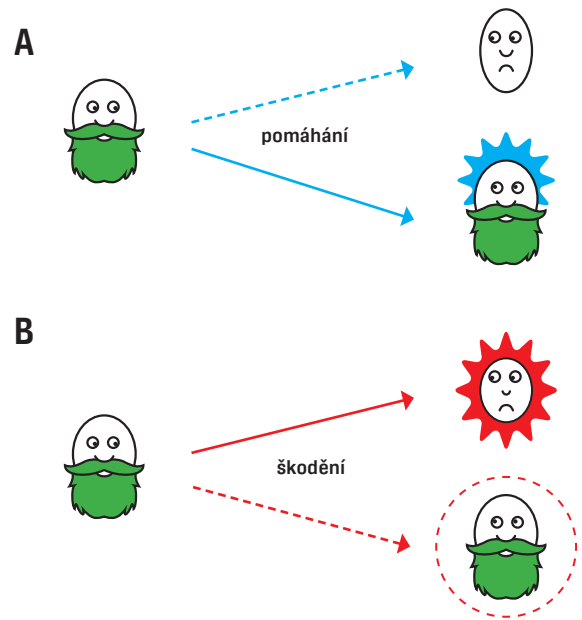
Problémem kooperativních jedinců je to, že mohou být využiti nespolečnými jedinci (*free-riders*, česky snad černí pasažéři či obecně podvodníci). Výsledkem takové interakce je ztráta pro spolupracujícího jedince a čistý zisk pro jedince nespolečného; v těchto podmínkách se tedy kooperativní chování nemůže udržet a dříve či později zanikne (nejde o ESS). Aby se kooperativní chování udrželo, kooperativní jedinci by měli být schopni rozlišit (nebo aspoň s dostatečně vysokou pravděpodobností odhadnout), kdo jsou jiní kooperativní jedinci, a spolupracovat pouze s nimi. Velmi slavným navrženým řešením této situace je myšlenkový experiment, tzv. model zelenovousů (*green-beard effect*). Ten předpokládá, že kooperativní chování je jednoznačně spojeno s nějakým fenotypovým znakem (např. zelený vous), který ostatní jedinci rozpoznávají a kooperují pouze s jedinci s tímto fenotypem (tudíž jen se zelenovousy; podrobněji viz např. Gardner a West 2010). Tento model tedy řeší problém podvodníků a umožňuje ustanovení kooperace i mezi jedinci, kteří se setkávají poprvé. Zároveň ale vyžaduje, aby alely

pro fenotypový projev (tj. zelený vous) a preferenční kooperativní chování vůči jedincům s tímto fenotypem byly součástí jednoho genu nebo několika genů ve vazbě (tedy aby selekce působila společně na obě alely). To je velmi silný požadavek a možné příklady zatím pocházejí zejména z bakteriální říše (shrnutí v Gardner a West 2010, obr. D4.2).

2.2 Ustanovení kooperace mezi blízkce příbuznými

Přestože v přírodě mnoho zelenovousů nejspíš nenajdeme, jsou situace, v nichž lze předpokládat, že naším partnerem je s vyšší než průměrnou pravděpodobností jiný kooperativní jedinec. Taková situace nastává právě v rodině. Pokud totiž jedinec preferenčně kooperuje se členy vlastní rodiny, je pravděpodobné, že interaguje s nositelem stejné „kooperační“ alely, jako je jeho vlastní. Snižuje se tím pravděpodobnost využití kooperativních jedinců podvodníky a kooperativní chování tak může být (aspoň lokálně) v populaci snáze fixováno. Vystává však otázka, jak rozeznat člena vlastní rodiny. Zdá se, že aspoň některé druhy jsou tohoto schopny na základě fenotypového projevu (viz kapitulu D0.5.2), ale pravděpodobněji výrazně častější je rozpoznání příbuzného na základě sdíleného prostředí. Tento mechanismus vychází z toho, že jedinci, kteří se kolem mě vyskytovali v raných stádiích mé ontogeneze, budou nejspíš mí blízcí příbuzní. Jakkoliv může být tento mechanismus náchylný k chybám a nemožňuje zcela přesné určení příbuznosti (např. rozpoznání vlastních a nevlastních sourozenců v rámci vrhu či snůšky), je zřejmě dostatečně přesný a robustní z pohledu evoluce. Z hlediska kooperativního chování pak musíme předpokládat, že platí aspoň jedna ze dvou následujících situací: 1) jedinci dokážou rozlišovat své partnery a kooperují s těmi, které považují za své příbuzné. 2) Disperze jedinců je relativně omezená a jedinci častěji interagují s těmi, kteří jsou jim fyzicky nablízku (Hamilton 1964b; McNamara a Leimar 2020).

Zdá se, že obojí jsou poměrně realistické předpoklady. První sice vyžaduje aspoň základní diskriminační schopnosti a dlouhodobou paměť, rozpoznání jedinců na individuální úrovni však bylo prokázáno u řady druhů (viz kapitulu B6.2.1) a to, jakým způsobem se uplatňuje při kooperaci, uvidíme i později. Druhá situace je zajímavější, protože na potenciální kooperující partnery neklade žádné kognitivní nároky. Ještě zajímavější pak je, že relativně omezená disperze charakterizuje zřejmě řadu druhů. Vzorec, kdy příbuznost jedinců klesá se vzdáleností jejich domovských okrsků (*home range*), najdeme nejen u řady sociálních druhů,



Obr. D4.2. Do konceptu zelenovousů ve skutečnosti spadá vícero typů interakcí. A. Zelenovousové selektivně pomáhají jiným zelenovousům nebo sice neselektivně pomáhají všem, ale z jejich pomoci mohou profitovat jen jiní zelenovousové. **B.** Zelenovousové selektivně škodí těm, kteří nemají alelu pro zelený vous, nebo neselektivně škodí všem, ale jiní zelenovousové jsou vůči jejich škodění imunní. **C.** U mravenců *Solenopsis invicta* byl identifikován *Sb* supergen a v rámci něj gen *Gp-9* s alelami *B* a *b*. Dělnice s alelou *b* selektivně zabíjejí možné budoucí královny s alelou *B*, zatímco možným budoucím královnám se stejnou alelou, jakou mají ony samy, neubližují. Rozpoznání nositelů stejné/odlišné alely probíhá na chemické bázi. Jde tedy o fakultativní (selektivní) škodění nezelenovousům. Podle Gardner a West (2010). Foto: birdingtexas.

ale i u některých druhů považovaných za soliterní, např. u medvědů hnědých (*Ursus arctos*; Støen a kol. 2005) nebo u tukotuko talarských (*Ctenomys talarum*; Cutrera a kol. 2005). Tímto vzniká potenciál pro uplatnění příbuzenského výběru i u těchto relativně asociálních druhů; podrobnějších studií na toto téma je však zatím jen málo (shrnuto v Hatchwell 2010).

Svišti obvykle žijí v rodinných skupinách, které podle druhu mohou být krátkodobé a zahrnovat pouze matku s mláďaty, nebo mnohaleté se samci i samicemi různého stáří a příbuznosti. Svišť lesní (*Marmota monax*) patří k relativně málo sociálním druhům. Mláďata tohoto druhu se rodí na jaře a obvykle ještě téhož roku v létě odcházejí z domovského okrsku své matky, aby si vytvořila okrsky vlastní. V některých populacích však až polovina mláďat (obou pohlaví) může první rok zůstat v domovském okrsku matky a dispergovat teprve následující rok; taková mláďata (zejména samice) se pak navíc usazují často hned v sousedství (Maher 2009). Výsledkem je potom právě to, že genetická příbuznost jedinců klesá úměrně tomu, jak vzdálené jsou jejich domovské okrsky. Z hlediska kooperace je zajímavé, že mláďata zůstávající první zimu v domovském okrsku matky s ní alespoň příležitostně sdílejí noru (Maher 2006). Je tedy možné, že využívají výhod sociální termoregulace, která u sociálnějších druhů svišťů, např. sviště horského (*Marmota marmota*), zvyšuje přežívání mláďat během hibernace (Arnold 1993).

Jiným příkladem by mohli být outloni váhaví (*Nycticebus coucang*; obr. D4.3). Ti sice vytvářejí stále rodinné skupiny, dospělí outloni nicméně tráví přes 90 % noci sami a interakce mezi nimi jsou extrémně vzácné – výzkumníci zaznamenali pouhých 15 interakcí během více než 600 pozorování. Přestože se krmí na stejných stromech, obvykle na stromě nejsou ve stejnou dobu a vedle dalšího outloně spí v průměru jen každý pátý den (Wiens a Zitzmann 2003). Výrazně se překrývající domovské okrsky rodinných členů jsou tedy spíše dány malými disperzními schopnostmi outloňů a tolerancí příbuzných v domovském okrsku. Vzácné interakce mezi dospělými outloni jsou nicméně nejspíš motivovány právě kooperativním chováním, totiž vzájemným drbáním a čištěním srsti (*grooming*), kterým se navzájem efektivněji zbavují ektoparazitů (Wiens a Zitzmann 2003). Jinak řečeno, socialita i kooperativní chování jsou zde nejspíš pouze vedlejším důsledkem omezené disperze, když už se ale možnost kooperovat naskytá, outloni jí občas využijí.

Tyto příklady ukazují, jak snadno může kooperativní chování ve skutečnosti vzniknout a udržet se v populaci. Lze namítnout, že v obou případech jde o chování vzájemně prospěšné, jehož přínos je navíc



Obr. D4.3. Outloň váhavý. Je to noční stromový a převážně býložravý primát, žijící v jihovýchodní Asii. Foto: Wich'yanan Limparungpatthanakij.

velmi malý – koneckonců outloni se zvládají drbat i sami a svišti lesní dokážou hibernovat i samostatně. Tyto příklady „na hranici“ jsou však klíčové, pokud nás zajímá vznik nějakého chování v evoluci. Komplexní příklady kooperativního chování, které si uvedeme v následujících podkapitolách, mají možná svůj základ právě v omezené disperzi na velké vzdálenosti. Je však nutné poznamenat, že fyzická blízkost příbuzných může mít i své nevýhody, např. zvýšené riziko příbuzenského křížení (*inbreeding*) nebo zvýšenou kompetici o lokální zdroje mezi příbuznými.

2.3 Vzájemně prospěšné chování v rodině

Dobrym příkladem vzájemně prospěšného chování je hlídkování (ostrážitost) a varovné volání (*alarm call*). Nejznámější jsou v tomto směru asi sociální skupiny surikat (*Suricata suricatta*), u nichž několik jedinců stojí na stráž, zatímco další vykonávají jiné úkony, například shánějí potravu. V sobeckém zájmu každého jedince je odhalit přítomnost predátora co nejdřív, což se pravděpodobně povede těm nejostřejším jedincům; proto nasycené surikaty samy dobrovolně hlídkují (Clutton-Brock a kol. 1999). Stejně tak se zdá, že vydávat varovné volání v přítomnosti predátora může být výhodné pro

varujícího jedince, jelikož se tím stane nejméně perspektivní kořistí. Z pohledu predátora je totiž varující jedinec ten se zřejmě nejlepšími informacemi – ví nepochybně nejen o jeho přítomnosti, ale i nejspíš o jakého predátora jde a kde přesně se nachází; je to tedy ten, kterého bude nejtěžší ulovit. Ostražitost a varovné volání tudíž zřejmě mají i sobeckou motivaci, včasné varování však přináší výhodu také všem ostatním členům rodiny, může se proto významně uplatňovat i příbuzenský výběr. Někdy bývají jedinci dokonce ostražitější a varují pravděpodobněji, pokud jsou nablízku jejich příbuzní (např. samice sojky zlověstné, *Perisoreus infaustus*; Griesser a Ekman 2004).

Mezi vzájemně prospěšné chování patří také snad veškerá nereprodukční dělba práce včetně vyhledávání potravy, stavby a údržby hnízda, obrany teritoria a podobně. To ovšem neznamená, že se jedinci nemohou pokusit podvádět, totiž využívat práce jiných, aniž by sami přispívali náležitým dílem. Výhodnost chování je však určena jeho vlivem na celoživotní, nikoliv okamžitou zdatnost. Jak uvidíme v podkapitolách 3 a 4, existuje celá řada mechanismů, které zajišťují, že podvod se dlouhodobě nevyplácí.

2.4 Příbuzenský altruismus

Příbuzenský altruismus (*kin altruism*) se může v populaci udržet pouze díky působení příbuzenského výběru. Přestože jedinec, který altruisticky pomůže svým příbuzným, z definice ztrácí na přímé zdatnosti, může stále získat na zdatnosti nepřímé. Důležité je, aby platila Hamiltonova podmínka, tedy $C < B * r$. Vyjádřeno slovy, náklady C musí být menší než výnosy B vynásobené koeficientem příbuzenství r (viz kapitolu D0.5.1).

Typickým příkladem příbuzenského altruismu je kooperativní rozmnožování (*cooperative breeding*). Jde o situaci, kdy část jedinců ve skupině odloží své vlastní rozmnožování, přestože fyziologicky by ho byli schopni, a namísto toho investuje do péče o své příbuzné. Těmto jedincům říkáme pomocníci neboli *helpers*; často jde o starší potomky rozmnožujícího se páru, kteří pomáhají s výchovou svých mladších sourozenců (sourozenců z další snůšky nebo vrhu). Kooperativní rozmnožování je v živočišné říši relativně rozšířené – najdeme je u několika ryb a mnoha ptáků i savců (viz kapitoly E2.2.7 a E2.3.10). Zcela specifickým příkladem je eusocialita řady blanokřídlých (viz kapitolu E3). Jiným dobrým příkladem příbuzenského altruismu jsou skupinové námluvy krocanů divokých (*Meleagris gallopavo*), při nichž se submisivní samec sice sám nepáří, jeho přítomnost však zvyšuje úspěšnost jeho bratra (viz kapitolu D2.2.2).

Příbuznost (koeficient příbuzenství) mezi rodičem a potomkem je vždy 0,5, příbuznost mezi vlastními sourozenci je v průměru také 0,5; z tohoto hlediska je proto investice do potomků rovnocenná investici do vlastních sourozenců. Pokud tedy jedinec svou pomocí zvýší šance na přežití svých vlastních sourozenců natolik, že to převýší potenciální úspěch jeho vlastního rozmnožení, měl by raději zůstat a pomáhat. Důležité je však zdůraznit, že na jedné misce vah je celkový počet vlastních odchovaných mláďat, zatímco na druhé je pouze rozdíl v počtu sourozenců odchovaných s pomocí a bez pomoci. Pokud pár vychová sám dvě mláďata, zatímco s pomocníkem tři, pak by pro mladého jedince mělo být výhodnější najít si partnera a vychovat vlastní dvě mláďata, než investovat do jednoho „extra“ sourozence. Realita je však obvykle složitější. I v případech, kdy pomoc vede jen k relativně malému zvýšení reprodukčního úspěchu příbuzných, se jedinec může rozhodnout pomáhat, protože kromě zvýšené inkluzivní zdatnosti může získat i jiné výhody, např. lepší ochranu před predátory a konkurenty (pramenící obecně ze života ve skupině) nebo zkušenosti s výchovou mláďat, hodící se do budoucna. Alternativně může jít prostě o vyčkávací taktiku, než se mladému jedinci podaří získat partnera či dostatečně kvalitní teritorium k vlastnímu rozmnožení, jako tomu je například u rákosníků seychelských (*Acrocephalus sechellensis*; Gilchrist 2007). Nemělo by nás tedy překvapit, že různé populace stejného druhu se mohou výrazně lišit mírou kooperativního chování v závislosti na okolních podmínkách. U některých druhů je však reprodukční úspěch páru bez pomocníků i za nejlepších okolností tak malý, že je jejich přítomnost v podstatě nutná.

3. Reciprocita

Reciprocita, často též nazývaná reciproční altruismus (*reciprocal altruism*), je jedním z možných mechanismů vysvětlujících kooperaci i mezi nepřibuznými jedinci. Definoval ji Robert Trivers (1971) už v 70. letech minulého století a od té doby vznikla celá řada modelů z oblasti teorie her, jejichž cílem bylo definovat podmínky reciprocity, za nichž se kooperace může udržet v populaci nepřibuzných jedinců. Tyto modely obvykle vycházely ze hry „opakované vězňovo dilema“ s předem neznámým počtem kol (viz kapitolu D0.3) a modelovaly, které strategie se stanou evolučně stabilními za daných podmínek. Vězňovo dilema je ovšem poměrně extrémní hra, jelikož z principu předpokládá, že v daném kole je vždy výhodnější zradit (tj. nekooperovat). Na ní postavené modely simulující vznik

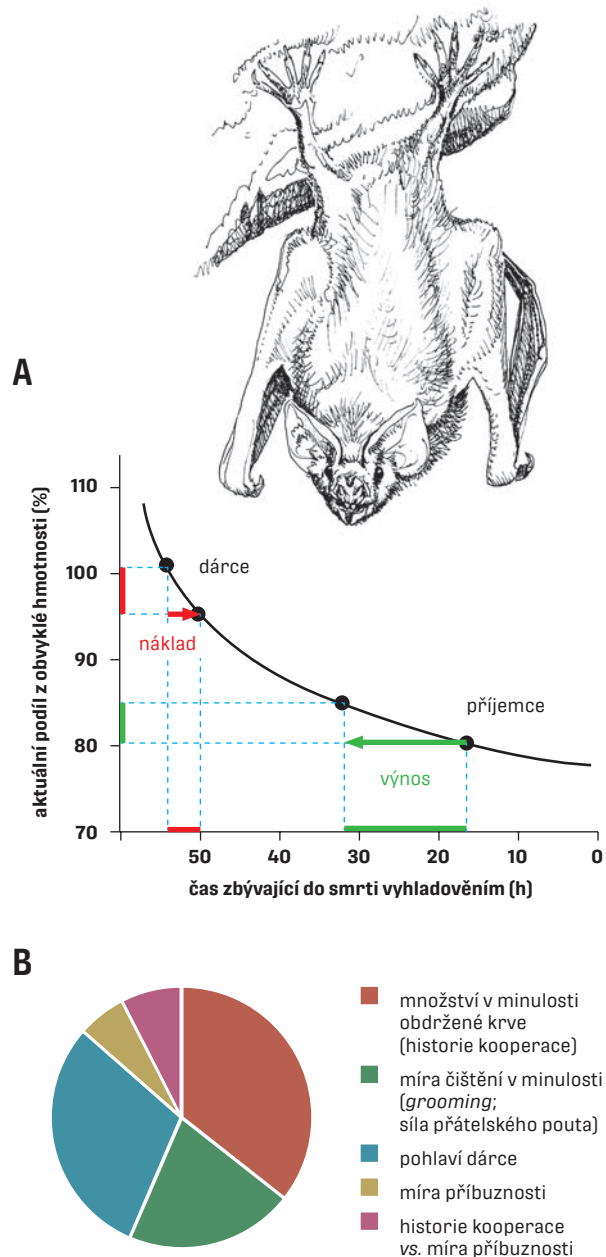
kooperace jsou tak omezené řadou předpokladů, což přispělo k diskusi o obecném uplatnění reciprocit v přírodě (např. Clutton-Brock 2009; Taborsky 2013). Původní koncept reciprocit je nicméně širší, nejde pouze o analogii TFT strategie (*tit for tat*, česky půjčka za oplátku) ve vězňově dilematu.

Reciprocita spočívá v tom, že jedinci střídavě ujmou roli donora, který v jednom okamžiku platí za kooperativní chování, a roli příjemce, který v jiném okamžiku získává z kooperativního chování výhodu. Izolovaně (tj. z pohledu okamžitého dopadu na zdatnost) se konkrétní reciproční akt jeví jako altruistické chování, díky výměně rolí v některém z dalších kol však jde o chování vzájemně prospěšné. Jelikož však kooperující jedinec platí za kooperaci okamžitou cenu, kdežto zisk z ní je časově odložený (respektive závisí na chování ostatních), naskytá se nekooperujícím jedincům snadná příležitost k podvodu. Rozhodnutí, zda v konkrétní situaci kooperovat, či ne, je tedy velmi důležité. Podle toho, jaké kritérium je k tomuto rozhodnutí použito, rozlišujeme tři typy reciprocit: přímou, nepřímou a generalizovanou reciprocitu.

3.1 Přímá reciprocita

Pokud se kooperace řídí pravidly přímé reciprocit (*direct reciprocity*), pozorovaný jedinec se zachová k aktuálnímu partnerovi stejně, jako se tento konkrétní partner zachoval v minulosti k němu. Při hře vězňovo dilema s předem neznámým počtem kol přímá reciprocita vlastně odpovídá strategii TFT.

Nejzajímavějším příkladem přímé reciprocit je upír obecný (*Desmodus rotundus*), potravní specialista živící se krví velkých savců a ptáků (viz též kapitola K5.6). Upíři každý večer vylétají hledat potravu. Pokud se upírovi podaří najít vhodnou kořist (což je víceméně otázkou náhody), může se díky roztažitelnému jícnovému vaku napít víc než do sytosti. Pokud se mu však kořist najít nepodaří, je ve vážném ohrožení života, neboť upíři umírají již po necelých třech dnech hladovění. Nasycený upír tak často část natrávené krve vyzvrátí jako potravu pro hladového upíra. V této situaci je totiž hodnota jakékoliv přebytečné krve relativně malá pro sytého, ale velmi velká pro hladového upíra; jinak řečeno, existuje výrazná asymetrie mezi cenou kooperace pro donora a zisk z kooperace pro příjemce (obr. D4.4A). Pozorování ukázala, že nejčastěji takto krev sdílí matka se svým mládětem. Dochází však i ke sdílení krve mezi dospělými, které se následně řídí pravidly přímé reciprocit – jedinec pomůže pravděpodobně tomu, jenž v minulosti pomohl jemu.



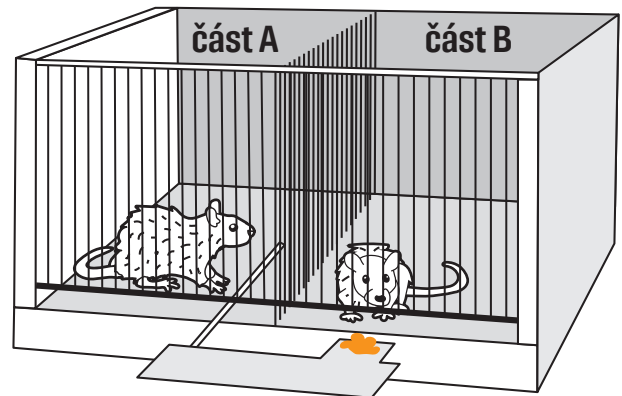
Obr. D4.4. Přímá reciprocita u upíra obecného. A. Jelikož je dárce krve sytý (tj. má svou obvyklou nebo vyšší než obvyklou hmotnost), darování krve pro něj představuje pouze malou ztrátu (posune se „blíže smrti“ jen o např. 10 hodin). Pro hladového příjemce však obdržené množství krve představuje „oddálení smrti“ o např. 20 hodin, hodnota krve je pro něj v tomto případě dvojnásobně velká. **B.** Faktory ovlivňující rozhodnutí, zda bude daný jedinec sdílet krev s jiným konkrétním jedincem – čím větší výšeč, tím větší má daný faktor na upírovo rozhodnutí vliv. Situace, kdy matka sdílela krev se svým mládětem, byly z této analýzy vyloučeny. Podle Taborsky (2013).

Partnery v těchto interakcích nejsou pouze příbuzní; rozhodujícími faktory jsou přátelské pouto a vzájemná historie kooperace (obr. D4.4B; Wilkinson 1984; Carter a Wilkinson 2013). Přátelská pouta mezi dospělými přitom vznikají postupně – nejprve je vzájemná ochota spolupracovat testována méně nákladným chováním, konkrétně vzájemným čištěním srsti, a teprve po určité době začne dvojice spolupracovat i prostřednictvím nákladnějšího sdílení potravy (Carter a kol. 2020). Důležité je ještě poznamenat, že sdílení krve není vynucováno; interakci zpravidla zahajují sytí upíří v reakci na fyzický stav hladového partnera (Carter a Wilkinson 2013).

Kromě upírů se může přímá reciprocita uplatňovat také u laboratorních potkanů, psů, některých primátů a snad i u kapybar (*Hydrochoerus hydrochaeris*; Lalot a kol. 2021), obecně je však považována za relativně málo častou formu kooperace. Je tomu tak nejspíš proto, že vyžaduje splnění řady podmínek, například (1) asymetrie mezi ziskem pro příjemce (B) a cenou pro donora (C) ($B \gg C$), (2) relativně časté příležitosti ke kooperaci, (3) opakované příležitosti pro kooperaci se stejným partnerem, (4) individuální rozpoznávání všech potenciálních partnerů a (5) dlouhodobá paměť (pro zapamatování si poslední interakce). K udržení kooperace v populaci je navíc zapotřebí jistá minimální frekvence kooperativních jedinců – pokud se jedinec s TFT strategií setkává téměř výhradně se vždy nekooperujícími jedinci, TFT strategie ani kooperace obecně se nemohou nikdy prosadit. Přímou reciprocitu bychom tak mohli čekat zejména u sociálních dlouhověkých druhů s dobrými kognitivními schopnostmi, které žijí v relativně malých, polouzavřených skupinách.

3.2 Nepřímá reciprocita

Podmínky pro fungování nepřímé reciprocit (indirect nebo *reputation-based reciprocity*) jdou ještě o krok dál – nepřímá reciprocita totiž funguje na principu reputace, kdy rozhodovací pravidlo může například znít „kooperuj s tím, kdo někomu v minulosti pomohl“. Reputace může být definována různě, zásadní však je, že musí brát v úvahu akce obou partnerů. Pokud by špatnou reputaci získal každý nespolutracující jedinec (tedy i ten, který interaguje se vždy nespolutracujícím jedincem), jedinou evolučně stabilní strategií zůstane nikdy nespolutracovat (McNamara a Leimar 2020). Rozsáhle byla nepřímá reciprocita zkoumána u člověka, u jiných živočišných druhů se však (zatím) nepovedlo její fungování prokázat (např. Schweinfurth a Taborsky 2016).



Obr. D4.5. Pokusná aparatura k testování recipročního chování laboratorních potkanů. Klec je rozdělena na dvě části a do každé je umístěn jeden potkan. Potkani se navzájem vidí, slyší i cítí. Posuvná „policíčka“ je umístěna vně klece, její rameno však zasahuje do jedné poloviny klece (části A). Potkani jsou nejprve vycvičeni, aby dokázali s policíčkou pohybovat zatlačením na rameno, jež k nim zasahuje. Na policíčku je následně umístěna odměna (kousek jídla, například banán), na kterou však může potkan v části B dosáhnout pouze tehdy, pokud k němu potkan v části A policíčku přisune. Jsou sledovány okolnosti, za nichž potkan v části A posune policíčku tak, aby potkan v části B dosáhl na odměnu. Potkan v části A je na konci pokusu (kola) odměněn stejnou odměnou bez ohledu na to, zda policíčkou posunul či ne. Podle Schweinfurth a Taborsky (2020).

3.3 Generalizovaná reciprocita

Generalizovaná reciprocita (*generalized reciprocity*) naopak představuje značné zjednodušení. Jedinec v tomto případě nemusí rozpoznávat potenciální partnery a pamatovat si jejich chování, rozhoduje se pouze na základě své poslední zkušenosti: „kooperuj, pokud ti kdokoliv posledně pomohl“ (Pfeiffer a kol. 2005).

Generalizovaná reciprocita byla zkoumána u laboratorních potkanů. Potkani samice se nejprve naučily, že zatáhnutím páčky uvolní malou potravní odměnu pro svou partnerku ve vedlejší kleci (obr. D4.5). Poté byla každá samice postupně vystavena buď třem kooperativním partnerkám (tahaly za páčku a samice tedy získala odměnu), nebo třem partnerkám nekooperativním (za páčku netahaly), a následně sama dostala příležitost zatáhnout za páčku a uvolnit tak odměnu pro novou, neznámou partnerku. Třináct z 19 samic uvolnilo pro novou partnerku větší množství potravy

(průměrně o 21 % víc), pokud byly samy v předchozím kroku vystaveny kooperativní partnerce (Rutte a Taborsky 2007).

V sérii navazujících experimentů následně Taborsky a jeho kolegové ukázali, že potkaní samice se řídí také pravidly přímé reciprocit, která ve skutečnosti upřednostňují před pravidly generalizované reciprocit (Rutte a Taborsky 2008; Kettler a kol. 2021). Potkaní také při kooperaci dokážou vzít v úvahu kvalitu pomoci – rychleji pomoc oplatí těm, od nichž předtím dostali oblíbený banán oproti málo oblíbené mrkvi (Dolivo a Taborsky 2015) – nebo potřebu partnera (hladovost), který ji dává najevo vysokofrekvenční vokalizací (Schweinfurth a Taborsky 2018).

3.4 Parcelling

Jakkoliv atraktivním mechanismem se reciprocita může zdát, její výskyt v přírodě je v současnosti považován za vzácný (existují ale i názory opačné – viz diskuzi v Carter 2014 a Schweinfurth a Call 2019). Jedním z problémů je například časová prodleva mezi vynaloženými náklady a ziskem z kooperativního chování. *Parcelling* (česky např. rozdělení na drobné) je možným řešením – jedinci se sice střídají v roli donora a příjemce, ale střídání probíhá bezprostředně a chování je „dávkováno“ po velmi malých částech. Výsledkem je rozložení zlomků nákladů mezi zlomky zisků, díky čemuž „zrada“ partnera v kterémkoliv kole nepředstavuje prakticky žádnou ztrátu. Příkladem může být souběžná výměna pohlavních buněk mezi dvěma hermafrodity (Connor 1992) nebo vzájemné drbání impal (*Aepyceros melampus*; Connor 1995), vzájemné čištění upírů obecných (viz výše) a nejspíš i mnohé vzájemné čištění a drbání u řady jiných druhů. Takto vnímaná reciprocita se zdá naopak velmi častá.

4. Jak se vypořádat s podvodem

Podvodem se rozumí úplná absence kooperativního chování, přispívání menším než úměrným dílem nebo nárokování si více než úměrného dílu. Kooperující jedinci se zdají být přirozeně zranitelní chováním podvodníků, proto byly mechanismy zabraňující podvodům od začátku v centru zájmu. Je ovšem dobré si uvědomit, že cílem není úplné zabránění podvodům, jelikož to by byl úkol v podstatě nemožný. Skutečným

cílem je „pouze“ redukce podvodů pod určitou přijatelnou míru.

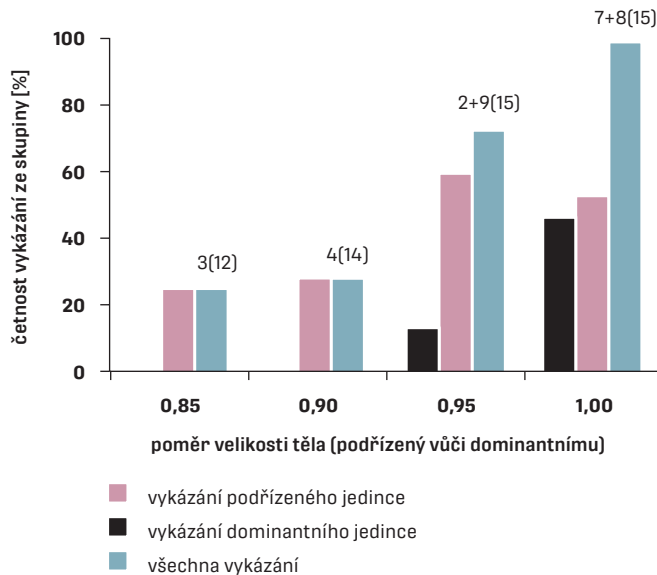
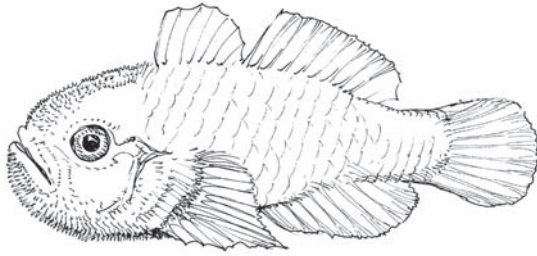
4.1 Donucovací prostředky

První možností jsou mechanismy, souborně nazývané donucovací prostředky (*enforcement*). Řadí se mezi ně test, sankce a dohled (a technicky i reciprocita). Většina dosud popsaných příkladů pochází buď od vysoce sociálních (až eusociálních) druhů, nebo z mezitaxonových interakcí bakterií, rostlin a živočichů.

Trest (*punishment*) by měl snížit zdatnost podvodníka na úroveň stejnou nebo menší než toho, kdo trest vykonává; pro podvodníka se díky tomu kooperativní chování stane nejlepším řešením. Možným příkladem trestu jsou modropláštěvní nádherní (*Malurus cyaneus*), kteří intenzivně napadají své pomocníky na jeden den experimentálně oddělené od skupiny v době krmení mláďat, ale chovají se přátelsky k pomocníkům odděleným mimo hnízdní sezónu. V sociálních skupinách pestřenců skvělých (*Neolamprologus pulcher*) jsou trestáni zvýšenou agresí či podřízením, kteří se nezapojili do obrany jiker. U těchto ryb jsou však tresty uplatňovány jen v relativně malých skupinách – v příliš velkých skupinách už dominantní jedinci zřejmě nejsou schopni sledovat činnost všech ostatních a trest nefunguje jako efektivní prostředek podmiňující spolupráci (Fischer a kol. 2014). Takovýchto příkladů trestání podvodníků je však málo a naopak převažují případy, kdy podvodníci nejsou potrestáni vůbec. Ve smečkách lvů (*Panthera leo*) se některé lvice nikdy neúčastní kooperativní obrany teritoria, a i když je kooperativní lvice rozpoznávají, neprojevují vůči nim zvýšenou agresí ani neuplatňují žádnou jinou formu trestu (Heinsohn a Packer 1995).

Sankce (*sanctions*) je reakce na podvod partnera, která ve svém důsledku sníží partnerovu zdatnost a zároveň vede k ukončení interakce. Dobrým příkladem sankcí v rámci sociální skupiny je vykázaní podřízeného, který příliš ohrožoval nadřazené postavení dominantního jedince. Příkladem mohou být hlaváči *Paragobiodon xanthosomus*, žijící v korálech ve skupinách složených z dominantního páru a až 15 nemnožících se čekatelů. Pokud podřízený příliš vyrostle (dominantním párem jsou vždy dva největší jedinci ve skupině), je vykázan, aby neohrožoval postavení dominantní samice (obr. D4.6; Wong a kol. 2007). Je dobré poznamenat, že tyto ryby jsou schopné regulovat svůj růst; zvětšení těla je tudíž v tomto kontextu skutečně behaviorálním projevem.

Dohled (*policing*) je pojem typicky používaný u eusociálního hmyzu, kde označuje dělnice ničící vajíčka



Obr. D4.6. Vliv velikosti těla na vykázání ze skupiny u sociálních hlaváčů *Paragobiodon xanthosomus*. Pokud je podřízený jedinec relativně malý oproti dominantnímu jedinci, k jeho vykázání dochází relativně zřídka. Pokud však poměr velikosti těla mezi podřízeným a dominantním jedincem překročí určitou hranici (odhadnuta na 0,93), četnost vykázání podřízených se výrazně zvýší, a někdy dochází dokonce k vykázání dominantního jedince. Pokud jsou podřízený a dominantní jedinci stejně velcí, k vykázání jednoho z nich dochází se stejnou pravděpodobností. Číslo nad šedými sloupci značí absolutní četnost, např. při poměru 0,95 došlo v 11 z 15 experimentálních skupin k vykázání nějakého jedince – ve dvou skupinách to byl jedinec dominantní, v devíti skupinách podřízený. Podle Wong a kol. (2007).

nakladená jinými dělnicemi. Vzhledem k haplodiploidnímu systému určení pohlaví by se z vajíček dělnic vylíhli samci, s nimiž by matka sdílela 50 % svých genů, kdežto ostatní dělnice pouze maximálně 37,5 %

(v průměru). Snaha kterékoliv dělnice o rozmnožení se tímto způsobem tedy může být chápána jako podvod, kterému má zamezit právě vzájemné hlídání a ničení vajíček ostatními dělnicemi (viz kapitolu E2.6.6).

4.2 Vyjednávání a čestné signály

Nejnámější příklad kooperativního vyjednávání najdeme u ptáčat sov pálených (*Tyto alba*). Toto vyjednávání neprobíhá mezi ptáčaty a rodiči, ale mezi ptáčaty navzájem v době nepřítomnosti rodičů. Sovy krmí svá mláďata malými savci, které nosí v relativně dlouhých intervalech v průběhu noci; ptáčata se přitom o kořist nedělí, celý kus zkonzumuje pouze jedno ptáče. Ptáčata si v intervalech mezi přinesením kořisti intenzitou žadonění dávají navzájem najevo svou hladovost. Méně hladová ptáčata následně omezí své žadonění a přenechají příští kořist svému sourozenci, takže potenciální konflikt o potravu je tak vyřešen ještě před přiletem rodičů (Roulin a kol. 2000). V tomto případě je žadonění čestný signál (*honest signal*), jehož nákladnost sama o sobě zamezuje podvodům. Za podobný způsob kooperace můžeme považovat pohyb mláďat rehka zahradního (*Phoenicurus phoenicurus*) v hnízdní dutině mezi krmeními. Méně hladová mláďata se přesunují na místa vzdálenější od vletového otvoru a tím umožňují hladovějším sourozencům, aby byli s vyšší pravděpodobností nakrmeni (Porkert a Špinko 2006).

4.3 Trhy

Trh (*market*) označuje situaci, v níž si jedinec může vybrat partnera, se kterým bude interagovat. V rámci biologie jsou trhy typicky studovány v kontextu námluv a výběru sexuálního partnera, ale i v kontextu evoluce kooperace jde o velmi důležitý koncept, protože kooperativním jedincům umožňuje vyhnout se interakcím s podvodníky.

Dosud nejkompexnějším příkladem, který zároveň ilustruje i řadu jiných mechanismů popsaných výše, jsou ryby (případně krevety) čističi a jejich klienti. Čističi se živí mrtvými buňkami, ektoparazity nebo epibionty (komezály na povrchu těla) klientů. Čističí chování je oboustranně výhodné – čističům poskytuje potravu a pro klienty má hygienickou funkci (shrnuto ve Vaughan a kol. 2017). Někdy ovšem čističi preferují živou tkáň klienta nebo ochranný sliz na jeho těle a klienti občas požívají čističe, na obou stranách se tedy naskytá příležitost k podvodu. Jeden z mnoha čističů, pyskoun rozpůlený (*Labroides dimidiatus*), preferuje sliz jednoho z mnoha klientů, bodloka žihaneho (*Ctenochaetus striatus*), a krmí se

zejména na něm, pokud je bodlok uspaný. Pokud se však pyskoun živí slizem neuspaného bodloka, bodlok odplave k jiné „čisticí stanici“ nebo začne pyskouna agresivně pronásledovat. Bodloci (i řada jiných klientů) tak uplatňují sankce či trest, které skutečně fungují, jelikož míra podvodů je v jejich příští interakci s tímto čističem nižší (Bshary a Grutter 2002). Klienti s větším domovským okrskem si čističe vybírají a preferují takové, u nichž mohli pozorovat, že předchozí interakce proběhla bez podvádění. Pokud klient pozoroval, že pyskoun v předchozí interakci podváděl, často se odmítne nechat očistit a plave k jiné stanici, i pokud jej pyskoun láká taktilní stimulací – uplatňuje se tedy efekt trhu. Pyskouni jsou si tohoto zřejmě vědomi a málokdy podvádějí při čištění malých klientů, aby vylepšili svou reputaci a nalákali tak větší klienty s větším množstvím slizu (Bshary 2002). Někdy také pyskouni čistí ve stálých párech. Při čištění párem pyskounů je podvádění výrazně méně časté, jelikož pyskouni v páru se navzájem kontrolují – z podvodu by totiž profitoval pouze jeden z nich (druhý by se dostatečně nenajedl ani ektoparazitů, ani slizu, protože klient by odplaval; Bshary a kol. 2008). Také některé krevety čističi mohou podvádět, výrazně méně často přitom podvádějí dravé ryby. Podvody u krevet však nejsou tak dobře zdokumentovány, naopak krevety jsou zřejmě velmi důležité pro čištění poranění u ryb a větší skupiny krevet druhu *Ancylomenes pedersoni* jsou vyhledávané zřejmě právě díky vysoké kvalitě jimi poskytovaných služeb.

4.4 Frekvenčně závislá selekce

I v případech, kdy kooperativní chování přináší okamžitý zisk pro všechny zúčastněné, např. kooperativní lov, se mohou objevit podvodníci, v tomto kontextu označovaní jako příživníci (*freeloaders*). Snovačky *Anelosimus studiosus* mohou žít v sociálních skupinách, skládajících se průměrně z pěti samic. Společně si staví síť, do níž chytají kořist, kterou si následně rozdělí. Snovačky vykazují dva behaviorální fenotypy: „sociální“ a „asociální“. Nejvyšší loveckou úspěšnost na úrovni skupiny mají ty, skládající se pouze ze sociálního fenotypu; v přírodě jsou však nejčastější skupiny tvořené snovačkami sociálního a asociálního fenotypu v poměru 3 : 2. Lovecké experimenty ukázaly, že asociální fenotyp dokáže využít větší část kořisti než sociální fenotyp, ovšem jen ve skupinách, kde je relativně vzácný. Jakmile jeho početnost příliš vzroste, výhoda asociálních samic se ztrácí, složení skupiny je tedy zřejmě pod vlivem frekvenčně závislé selekce. V praxi jsou asociální samice více agresivní,

což jim přináší výhodu ve skupinách sociálních samic – dokážou si zabrat větší než rovný díl kořisti. Pokud je ale ve skupině asociálních samic příliš mnoho, ztrácejí čas agresivními interakcemi mezi sebou a jejich zdatnost je relativně nižší. Bezprostředním mechanismem udržujícím vyvážené složení skupiny je zřejmě disperze – asociální samice odejdou samy ze skupiny, jakmile množství agresivních interakcí přesáhne určitou míru (Pruitt a Riechert 2009). Další příklady působení frekvenčně závislé selekce na kooperativní chování pocházejí ze společenství bakterií, ale též například brouků lýkohubů (*Dendroctonus frontalis*).

5. Další faktory ovlivňující kooperaci

5.1 Pomoc příbuzným a nepříbuzným

Intuitivně asi čekáme, že jedinci pomáhají více svým příbuzným než nepříbuzným. Obvykle tomu tak skutečně bývá. Medosavky zvonkohlasé (*Manorina melanophrys*) například hnízdí v koloniích a k výchově mláďat využívají pomocníky. Pomocníci přitom typicky pomáhají s výchovou mláďat ve dvou až třech hnízdech najednou. Přestože všem ptáčatům nosí stejně velké porce, hnízda s blíže příbuznými mláďaty navštěvují o něco častěji, a celkově jim tedy přinášejí potravu více (Wright a kol. 2009). Někdy ale může být situace i opačná. Sociální cichlidy pestřenci skvělí žijí v sociálních skupinách zahrnujících jeden dominantní pár a až 25 pomocníků různého stupně příbuznosti. V experimentu byly vytvořeny skupiny tří jedinců – dominantního páru a submisivní samice, která byla dominantní samici buď příbuzná ($r = 0,5$), anebo ne. Ukázalo se, že zatímco nepříbuzné samice se na péči o vajíčka dominantní samice podílely výrazně, příbuzná pomocnice pomáhala dominantní samici jen málo. Po simulovaném kanibalismu vajec pomocnicí zvýšily nepříbuzné pomocnice intenzitu péče o vajíčka, zatímco příbuzné pomocnice nikoli. Pomocníci pestřenců profitují ze života ve skupině díky sníženému riziku predace a přestože jsou v submisivním postavení, v menší míře se také rozmnožují. Zdá se tedy, že dominantní samice toleruje nepříbuzné submisivní samice jen tehdy, pokud se dostatečně starají i o její vajíčka (tzv. *pay-to-stay hypothesis*). Příbuzné samice ovšem takto „platit“ nemusí, protože z jejich rozmnožování získává dominantní samice zřejmě dostatečnou výhodu v podobě zvýšené

nepřímé zdatnosti – dominantní samice jim dokonce s péčí o jejich vejce občas pomáhají (nepříbuzným nikdy). Podobně jako u hlaváčů ovšem dominantní samice vykáže příliš velkou submisivní samici bez ohledu na příbuznost, aby neohrožovala její dominantní postavení (Zöttl a kol. 2013).

5.2 Pohlavní rozdíly v kooperaci

Kooperativní chování a pohlaví jsou propojeny přes třetí faktor – disperzi. Například u většiny savčích druhů jsou samice filopatrické (zůstávají poblíž místa narození), zatímco samci dispergují na větší vzdálenosti. Pokud je tedy kooperativní chování v evoluci favorizováno, u samic je tomu víc než u samců díky silnějšímu působení příbuzenského výběru. Míra kooperace samců a samic se proto může lišit. Potkaní samci například kooperují podle pravidel přímé reciprocity, ale generalizovanou reciprocitu na rozdíl od samic neuplatňují (Schweinfurt a kol. 2019). Viděli jsme také, že u upírů obecných je pohlaví jedním z nejdůležitějších faktorů při recipročních výměnách krve mezi dvěma dospělými – krev je častěji sdílena mezi samicemi (viz obr. D4.4B). Ovšem u řady druhů jsou více filopatričtí samci (například u medosavky zmiňované o dva odstavce výše), nebo je disperze obou pohlaví vyrovnaná. Mezupohlavní rozdíly v kooperaci tedy budou různé u různých druhů.

5.3 Variabilita mezi jedinci

Kavčik bělokřídý (*Corcorax melanorhamphos*) může k odchovu mláďat využívat pomocníky. Pomocníci (nepříbuzní rozmnožujícímu se páru) často přinášejí potravu ptáčatům až do hnízda nebo dokonce přímo do zobáku, nakonec si ji však někdy vezmou a snědí sami. Na první pohled jde o jasný příklad podvodu. Později se ale ukázalo, že pomocníci celkem přesně reagují na kombinaci hladovosti ptáčat a vlastní kondice – pokud jsou ptáčata zrovna docela sytá, zatímco oni mají hlad, vcelku logicky snědí potravu sami. Tento příklad ilustruje, že chování je potřeba vždy vyhodnocovat v kontextu, protože okolnosti i důsledky stejného chování mohou být různé.

Obecně řečeno, jedinci se mezi sebou téměř vždy liší, a mohou se tedy lišit i jejich náklady a výnosy z kooperativního chování. Ti, kteří se méně zapojují do kooperativního lovu, mohou být například v horší fyzické kondici než ostatní; náklady na kooperativní chování jsou tudíž pro ně vyšší. Také výhody kooperativního chování mohou být nerovnoměrně rozdělené, například podle sociální dominance, což se opět odráží

v míře zapojení různých jedinců do kooperativní aktivity (více viz Riehl a Frederickson 2016). To je dobré mít na paměti, pokud se začteme do modelů z oblasti teorie her, které se používají k funkčnímu vysvětlení kooperativního chování. Modely dovolující variabilitu mezi jedinci, učení nebo náhodu (tj. chybná rozhodnutí) – tedy extrémně realistické faktory – mohou vést k závěrům překvapivě odlišným od jejich základních forem (McNamara a Leimar 2010).

6. Specializace

Jedinci stejného druhu se vzájemně liší také ve schopnosti realizovat určité chování. Z hlediska výhod a nákladů vlastně schopnost lépe realizovat určité chování znamená, že takové chování je pro jedince méně nákladné nebo z něj ten získá více benefitů, jinými slovy vykazuje vyšší čistý zisk. V takovém případě je v jeho nejlepším zájmu toto chování realizovat častěji než jeho alternativy, k nimž takové schopnosti nemá. Tyto dva faktory – tedy schopnost a ochota realizovat určité chování – jsou tudíž obvykle spojené. Někteří jedinci například lépe šplhají a zpravidla jsou proto také ochotnější skutečně šplhat, jiní zase lépe hrabou, a tudíž jsou i ochotnější hrabat. Takováto asymetrie následně umožňuje specializaci neboli dělbu práce v rámci kooperace. Pokud se dělba práce skutečně vyvine, zvyšuje efektivitu aktivity, na níž jedinci spolupracují (McNamara a Leimar 2020).

Extrémním případem specializace jsou kasty sociálního hmyzu; specializaci ale najdeme také u kooperativně lovicích delfínů, šimpanzů nebo lvic. Lvice se mohou ke kořisti přibližovat z několika úhlů, některé lvice přitom kořist téměř vždy pronásledují ze stejného úhlu (např. z levého boku), zatímco jiné jsou v tomto ohledu generalisty. Pravděpodobnost ulovení kořisti je přitom vyšší, pokud lvice loví ze svých preferovaných pozic (Stander 1992). U kooperativně se rozmnožující medosavky hlučné (*Manorina melanocephala*) se někteří pomocníci specializují na krmení ptáčat, jiní na obranu hnízda, a i když většina vykonává oba úkoly, existuje *trade-off* mezi časem věnovaným krmení a antipredačnímu chování (Arnold a kol. 2005; obr. D4.7). Často je specializace spojená s pohlavím. U hrobařika *Nicrophorus orbicollis* se samice v rámci rodičovské péče specializuje na krmení larev a údržbu hnízda, kdežto samec na jeho obranu (Trumbo 2006). Dělba práce však rozhodně není pravidlem; například u kooperativně se rozmnožujících rypošů damarských (*Fukomys damarensis*) se pomocníci na jednotlivé činnosti nespécializují (Thorley a kol. 2018).