



---

TEORETICKÁ A EVOLUČNÍ BIOLOGIE

---

Přírodovědecká fakulta University Karlovy

---



## Selekční tlak proti sobecké racionalitě

Disertační práce

---

Mgr. ALEŠ A. KUBĚNA







**Poděkování:** Děkuji svému školiteli Martinu Šmídovi za všestrannou odbornou i lidskou podporu a hlavně za trpělivost. Za totéž děkuji své manželce Vandě a té také za tři děti, kterých nám přibývalo rychleji než disertací. Valerii, Severinovi a Miriam i Vandě pak že jsou tak zlatí, že díky nim nebyl úplně neřešitelný problém tří těles, rodina × studium × zaměstnání.

Lidem z katedry pak za trpělivost, inspiraci a motivaci, spoluautorkám a spoluautorům k tomu navíc za spolupráci. Zvláště pak Jeleně Příplatové a Petru Houdkovi ve věci *Justine Effectu*.

Jiřímu Kuběnovi (1943-2016), prvnímu vědci, kterého jsem znal, za seznámení co je a jak se dělá věda.

.

V Milovicích 31. března 2017



**Čestné prohlášení:** Prohlašuji, že jsem tuto práci vypracoval samostatně a uvedl v ní veškerou literaturu a ostatní zdroje, které jsem použil. Některé texty užití jako přílohy vznikly ve spolupráci s dalšími výzkumníky. Tito jsou uvedeni jako spoluautoři, podrobně svůj podíl na jednotlivých částech specifikuji ke konci Úvodu.

Prohlašuji také, že jsem tuto práci ani její podstatnou část nepředložil k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Milovicích 31. března 2017





## Abstrakt

Teorie her aplikovaná přímo na konflikty a kooperaci živých organismů vede jak teoreticky, tak empiricky k odlišným předpovědím i závěrům, než když jsou na biologické jevy aplikovány modely teorie her původně vytvořené pro ekonomii. Rozdíl se projeví i tehdy, když se zkoumá zacházení živých organismů se zdroji nebo soutěžení o zdroje, tedy otázky zdánlivě řešitelné ekonomicky. Tato práce dokazuje, že tyto rozpory nelze plausibilně odstranit ani dodatečným zavedením nových biologických omezení do "ekonomického" rozhodovacího modelu a následně aplikovaných na živý organismus, ale ani rozšířením užitekve funkce o evoluční cíle. Nestačí tedy předpokládat ekonomicky se rozhodující agenty, kteří racionální maximalizaci užítka nahradili racionální maximalizací počtu potomků.

Pokud shromáždění zdrojů použijeme v teoretickoherní analýze jako nutnou, ale nikoli postačující podmínku evoluční udržitelnosti, předpovídá teorie her jako možný a pravděpodobný stav, kdy je větší náhody, zda v populaci zvítězí strategie individuálně racionální, kolektivně racionální, altruistická nebo i zcela iracionální. Závěr takto vystavěné analýzy tedy bude s nezanedbatelnou pravděpodobností v rozporu s perfect rationality. Což pozorujeme na lidech i jiných organismech v přirozených i laboratorních podmínkách.

V teorii her tento jev dokazuje pro opakované hry Folk theorem. Podle jeho znění umožňují nekonečně opakované hry zvítězit jakýmkoli arbitrárně vybraným behaviorálním strategiím, pokud jejich výplaty splňují podmínku dosažitelnosti a dolní omezení definovaná funkcí MAXIMIN. Tedy i takovým, které se vnějšímu pozorovateli mohou jevit individuálně nevýhodné nebo i zcela iracionální. Snaha organismu o (vnějškově pozorovatelnou) racionalitu je za takových podmínek odsouzena k nezdaru.

Biologickou analogií technik, které podle důkazů Folk Theoremu vedou k vynucení individuálně iracionálního chování všech zúčastněných, je fisherovská selekce. Jak Folk Theorem tak fisherovská selekce předpovídá cyklus vynucování vynucujících strategií. Rovněž v závěrech předpovídá jak Folk Theorem tak fisherovská selekce dlouhodobé vítězství arbitrárních forem znaků či strategií.

Pokud tento důsledek v biologii přijmeme, stane se pro jevy vzniklé v evoluci stejně důležité hledat vysvětlení užitečnosti jako hledat vysvětlení *robustní bezúčelnosti*. Tzn. chápat některé jevy jako vzniklé náhodou a stojící přímo proti (pozorovatelné) užitečnosti pro organismus, navzdory tomu však evoluci udržitelné a porážející užitečnější alternativy. Sexuální výběr a v jeho rámci fisherovská selekce prokazatelně selektuje znaky samoučelné. Zároveň je pro svou systémovou jednoduchost v jejich udržování maximálně robustní. Teoreticky i empiricky často prosadí vítězství strategií, které mohou být pro jedince - ve vztahu k jeho přežití či zajištění dostatku zdrojů - méně výhodné nebo také zcela iracionální.

Pokud navíc náhodou zvítězí taková strategie, která individuální racionalitu nahradí racionalitou skupinovou, zvýší to její robustnost o udržitelnost pomocí *group selection*. Speciálně fisherovská selekce tímto může *group selection* na úrovni *groups=pairs* přenést na úroveň větších skupin. Empirická data z experimentů na lidech potvrzují individuálně i kolektivně iracionální zacházení se zdroji a také adaptaci přesně na samoučelná kritéria sexuálního výběru nebo kritéria výhodnější pro fungování páru než pro jedince.

A direct application of game theory to conflicts and cooperation of organisms gives different theoretical predictions for their behaviour than economic models, even if the economic models are based on game theory themselves. These direct predictions are in better accordance with empirical data than the economic models. A difference is observed even if we analyse how organisms deal with sources and how they compete for sources, a problem of apparently economic nature. My work shows that these contradictions cannot be removed in a plausible way, even not via introducing new biological restrictions in the "economic" decision model applied to organisms, and not even via enriching the utility functions by evolutionary goals. Thus it is not satisfactory to assume rational agents who replaced a utility maximisation by the maximisation of offspring numbers.

In my model, gathering of sources is used in a game-theoretical analysis as a necessary condition, but not as a sufficient condition of evolutionary sustainability. Analýza predicts that the fact whether a rational, collectively rational, altruistic, or different strategy wins in some population, is a matter of random fluctuation. In this model, agents will, with non-neglectable probability, behave in a way that contradicts perfect rationality. This is indeed observed on humans and other organisms in both natural and laboratory conditions. A similar phenomenon for repeated games is reflected by the Folk Theorem. It states that infinitely repeated games enable for arbitrary chosen behavioral strategies to win, if their payoffs satisfy a feasibility condition and a lower bound defined by the MAXIMIN function. Thus winning strategies can seem, to an external observer, to be individually unprofitable or completely irrational. The aspiration of an (apparent) rationality will, under these conditions, lead to failure.

A biological analog of the techniques, which by the proofs of the Folk Theorem lead to enforcing individually rational behaviour of all participants, is Fisher's selection. Both Fisher's selection and Folk Theorem predict a cycle of enforcing necessitating strategies. In their conclusions, both Folk Theorem as well as Fisher's selection imply a long-term dominance of arbitrary forms of features or strategies.

If we assume this consequence in biology, it will become equally important to search for an explanation of usefulness of evolutionary phenomena as well as an explanation of their *robust uselessness*. That is, to interpret phenomena as a random result of coincidence and standing directly against (observed) usefulness for an organism, but still evolutionary sustainable and defeating more useful alternatives. The sexual selection, and Fisher's selection within this scope, demonstrably selects phenotypic traits purposeless. Moreover, due to its systemic simpleness, it is maximally robust in the conservation of these traits. Theoretically and empirically it often put through the winning of a strategy that may be, for an individual – in relation to his survival or providing enough resources – less convenient or completely irrational.

Furthermore, in case of a winning strategy that replaces the individual rationality by group-rationality, it enriches its robustness by sustainability via group selection. In particular, Fisher's selection can bring, via this mechanism, the group selection from the level groups=pairs onto the level of larger groups. Empirical data from human experiments confirm both individual- as well as collective-irrational treatment of resources. They also confirm the adaptation on the criteria of mate choice.



*"Snadno se shodneme, že je nanejvýš důležité vědět, zda nás morálka nevodí za nos"*

Emanuel Levinas - Totalita a nekonečno

## Úvod, cíle, přehled

Jednání organismu proti individuálním sobeckým - a z toho zdánlivě plynoucím také evolučním - zájmům je zajímavým paradoxem evoluční biologie chování. Neustále se vracejícím konceptem vysvětlujícím evoluční udržitelnost prosociálního chování na úkor bezprostředních zisků je hypotéza skupinové selekce [Allee 1949]. Např. RA Wilson změnil náhled na tuto otázku několikrát [Wilson 2007], DS Wilson spolu se Soberem ve společné souhrnné práci [Sober 1994] skupinovou selekci umírněně obhajují.

Skupinová selekce ovšem nikoli v hrubé a z pohledu evoluční biologie (a koneckonců i eticky) pochybné formulaci ve smyslu "důležité je blaho (přežití) kolektivu, jedinec je postradatelný". Ani v hypotézách skupinové selekce není ona skupina cílem skupinové racionality, nýbrž jen zprostředkovatelem a výhodnost proskupinového chování vrací zpět jedincům. Takto se skupinová selekce zdá schopnou vysvětlit volbu proskupinové volby na úkor sobecké přinejmenším v případech superaditivitního efektu prosociální strategie. Tzn. zisk skupiny v důsledku prosociálního chování všech účastníků dominuje ziskům sobeckého chování natolik, aby jej bylo možno (přímo nebo alespoň z pravděpodobnostního hlediska, měřeno střední hodnotou) distribuovat mezi zúčastněné.

*Exaktně formulováno řečí kooperativní teorie her: Kooperativní hra, ohodnocená charakteristickou funkcí rovnou rozdílu mezi hromadným užitím kolektivně racionální a individuálně racionální strategie, má neprázdné jádro. Ve skutečnosti je tento požadavek pro  $N > 2$ -člennou skupinu ostře silnější, než jak kooperativní teorie her definuje superaditivitu. Tato práce se ovšem kooperativní teorií her nebude zabývat; zájemce o podrobnosti ve věci otázky distribuce kolektivního zisku odkazují na [Shapley 1953], [Gilles 2010], [Kuběna 2013] a další práce.*

*Další zde dopodrobna neřešenou otázkou je pak individuální ochota tyto kolektivní zisky skutečně přeměnit zpět v zisky individuální, případně mechanismus, který tak alespoň ve střední hodnotě činí, a dále pak otázka, zda tento mechanismus nakonec kooperativní zisky nevymaže. Tento typ problémů je vlastní reverzní teorii her (někdy mechanism design) [Hurwicz 2006], [Myerson 1983], [Maskin 2002], ovšem převážně normativním způsobem. Evoluční udržitelnost těchto mechanismů je otázkou stále raritní, [Phelps 2007].*

**Příklad: superaditivita ve věžňově dilematu, slabé a silné věžňovo dilema:** Hra věžňovo dilema se stala ukázkovým a všeobecně známým modelem rozhodovací situace, v níž oboustranně proskupinová volba Cooperate (velikost skupiny = 2) je pro každého z členů skupiny lepší, než volba sobecká Defect. Strategie D ovšem dominuje nad strategií C a tak je jediným Nashovým ekvilibríem (**D, D**). V definici hry se ovšem střídavě objevuje

a neobjevuje další požadavek, aby  $(C, C)$  byla skupinově racionální, tedy skupinově optimální volbou. Rozdíl ilustruji na dvou maticích věžňova dilematu:

$$\text{a) PD}_A = \begin{matrix} C & \begin{pmatrix} 2 & 0 \\ 3 & 1 \end{pmatrix} \\ D & \end{matrix}$$

$$\text{b) PD}_B = \begin{matrix} C & \begin{pmatrix} 2 & 0 \\ 5 & 1 \end{pmatrix} \\ D & \end{matrix}$$

Ve verzi a) je skupinově racionální strategií  $[C, C]$ , ve verzi b) ovšem  $[C, D]$  a  $[D, C]$  V obou verzích věžňova dilematu přináší  $[C, C]$  oběma účastníkům superaditivní efekt oproti  $[D, D]$ ; verze  $\text{PD}_B$  ovšem obsahuje hned dvě kombinace čistých strategií superaditivní rovněž vůči  $[C, C]$   $\diamond$

Ani reformulace zavrhuující výše zmíněnou hrubou podobu ovšem skupinovou selekci nezbaví zdánlivé rozpornosti s evoluční biologii, s nutností v přírodě pozorované formy chování vysvětlit v souladu s evoluční udržitelností. A to ani pokud je splněna spodní podmínka superaditivity. Tezí skupinové selekce je (zjednodušeně a s maximální abstrakcí), že členství ve skupině převážně prosociální přináší i jedinci coby členovi lepší fitness než členství ve skupině převážně sobecké. Proti tomu ovšem stojí antiteze (opět zjednodušená na maximum), že členství ve skupině s převažující prosocialitou přináší ještě větší zisky jedinci, který sám volí strategie sobecké. Sobecké strategie pak získávají v rámci skupiny výhodu, navíc je tomu tak na úkor prosociálních. Pokud ve skupině platí teze o (alespoň pravděpodobnostní) dědičnosti chování, zanechávají sobecky orientovaní jedinci více potomků a ti prosociálně orientovaní méně. Což dlouhodobě vede k evoluční neudržitelnosti prosociálního chování i přesto, že prostřednictvím skupiny by mohlo nositelům přinášet výhody. Ty jsou zkonsumovány - a proměněny v potomky - právě jedinci sobeckými.

Antiteze má ovšem jednu výjimku, skupinu, pro niž ztrácí - přinejmenším absolutní - platnost. Biologům známou skupinu, v níž sobecký člen ani ziskem sebevětších výhod na úkor člena prosociálního nezužítkuje tyto výhody v rámci skupiny k zanechání více potomků. A tedy selhává ona evoluční dynamika neustále shazující jiné než sobecké chování.

Onou skupinou je pár. Myšleno pár jedinců sexuálně se rozmnožujícího druhu vzniklý za účelem reprodukce. Sebevětší *energetická* výhoda, např. dejme tomu ukořistění potravy, nad druhým členem reprodukčního páru a nad určitou mez nevede k výhodě "vítězného" člena páru nad poraženým ve smyslu v rámci této skupiny (tedy páru) zanechání většího množství potomků. Právě naopak: příliš drtivé "vítězství" nad prosociálním členem páru připraví o potomky "vítěze" i "poraženého", a je tedy pohledem fitness loss-loss. Bez ohledu na energetické zisky vítěze. Rozhodování mezi sobeckou a kooperativní (zde propárovou) strategií se v závislosti na ziscích a ztrátách oponenta se zde tedy, aby alespoň umožnilo evoluční úspěch, musí posunout od vyhodnocení sobeckou užitkovou funkcí  $\rho_s : X_{já} \rightarrow \max$  směrem k rozhodování odvozenému z kombinace sobectví s utilitarismem  $\rho_u : \frac{X_{já}}{a} + \frac{X_{partner}}{b} \rightarrow \max$  nebo rovnou se soucitem, vyhodnocení Leontiefskou užitkovou funkcí:  $\rho_l : \min\left(\frac{X_{já}}{a}, \frac{X_{partner}}{b}\right) \rightarrow \max$ .

Možnost využít zisky k zanechání potomků jinde neplatnost antiteze nepopírá, ta maximálně trochu rozšíří hranice zužitkovatelného vítězství nad partnerem. Partnerské soutěže tedy neruší, pouze je odkazuje do rozumných mezí. Příklad za všechny: Rodičovská péče

u moudivláčků, *remiz pendulinus*, není evolučně rozhodnuta v neprospěch samce ani samice a stává se předmětem individuálního souboje ve smyslu hry [Van Dijk & all]. Pokud se ovšem vajíčka ocitnou bez péče, zahynou. A to je evoluční ztráta pro oba rodiče.

Kooperativnost v rámci reprodukčních párů může ovšem poskytnout jen malou evoluční výhodu prosociálnímu chování ve srovnání s výzvami, kterými musí každá strategie projít: zda kooperativně nebo sobecky čelit ohrožení katastrofami, predátory, nedostatkem potravy... Pár je nejmenší možná velikost skupiny, v níž lze uvažovat o kooperaci. Navíc je zde řeč o partnerství reprodukčním, tedy u mnoha druhů pomíjivém. K dovysvětlení je nutno najít evolučně udržitelný mechanismus schopný přenést kooperativní chování z reprodukčního partnerství na rozsáhlejší úroveň koalic. Domnívám se, že vhodným mechanismem implikace kooperace v rámci reprodukčního partnerství  $\Rightarrow$  kooperace v rámci větších (i málo příbuzných nebo nepříbuzných) celků je **fisherovská selekce**, tedy *teorie sexy synů*, *sexy son hypothesis* [Fisher 1930], [Gould 2002].

Mou ideou antisobeckého selekčního tlaku je oddělit úspěšnost v získávání zdrojů - modelovaného nekooperativní hrou, např., ale ne nutně hrou modelující rozpor individuální a sobecké racionality - od úspěšnosti reprodukční. Úspěšnost strategie v socioekonomických interakcích/získávání zdrojů nehodlám úplně odsunout na vedlejší kolej. Jen ji prezentuji coby nutnou, nikoli však postačující podmínku přenosu strategie do dalších generací. K opravdovému evolučnímu úspěchu je nutno získat zdroje + být úspěšný v rozmnožování. A pokud se právě volba strategie používané v socioekonomických interakcích/získávání zdrojů stane faktorem nebo jedním z faktorů sexuálního výběru samce, pak má nenulovou šanci stát se sexy znakem kterákoli ze strategií, dosahující alespoň určitých minimálních předpokladů úspěšnosti v získávání zdrojů.

Fisherovská selekce není prvoplánově samospasitelná pro nesobecké chování v evoluci. Z ex ante pohledu je jen jedním z mnoha pokusů přenést evoluční zodpovědnost za individuálně ztrátové (např. prosociální) chování od přímo jednajících o stupeň dál. Analogicky jako např. (nákladné) trestání: Strach z trestu, případně trestem smazaná evoluční výhoda sobeckosti, možná jednajícího motivuje k prosociálnímu chování - ale co pak způsobuje evoluční udržitelnost samotného trestajícího chování? Zvláště pokud je spojeno s náklady nebo riziky pro trestajícího. V hypotetické vyvíjející se skupině by nejprve převládli netrestající nad trestajícími a poté v důsledku toho sobectí jedinci nad proskupinovými. Úplně stejně zůstává nedostatečným jakýkoli jiný koncept přenášení evoluční nevýhody, ve smyslu "jedinec se chová tak a tak, protože jej k tomu jiný jedinec donutí", pokud donucovací mechanismus rovněž podléhá evoluční selekci a přitom z něj neplyne pro donucovače přímá výhoda. Ve smyslu výšezmíněné antiteze nestačí výhoda sekundární, způsobená životem v kooperující skupině. Právě tak problém neřeší ani třetí iterace (někdo nutí trestající trestat) atd. a podle Backward Induction v teorii opakovaných her ani konečné zacyklení, za předpokladu jedné strategie dominující nad ostatními [Benoit & Krishna], [Neyman]. V čem se fisherovská selekce vymyká z této dynamiky, pokud onu evoluční zodpovědnost za nevýhody jiného než racionálně sobeckého (případně příbuzensky sobeckého) chování přesune na samice vybírající si partnery? Také ony samy se svými partnerskými preferencemi podléhají selekčnímu tlaku. A pokud se prosociálně jednající jedinec-samec nemůže alespoň pravděpodobnostně spolehnout na to, že sexy znakem je v jeho skupině právě prosociální chování, co jej teda motivuje se přesto rozhod-

nout pro něj?

Z *ex ante* pohledu nezaručuje pravděpodobnostní výhodu nesobeckého chování nic. Pokud víme, že v daném prostředí je oním sexy znakem jiné než sobecky racionální chování, je to jen další důvod vedle už existujících jednat sobecky racionálně. Fisherovská selekce ovšem zbavuje případné nesobecky racionální jedince nutnosti kráčet proti tlaku evoluce generace po generaci. Tedy s exponenciálně malým úspěchem. Neruší tedy nevýhody, které jiné než sobecky racionální strategie přinášejí, ale je schopna je soustředit do části možných výsledků; v nich ovšem nevýhodnost dopadne maximální soustředěnou silou.

Princip soustředění nevýhod ilustruji na dvou kombinatoricko-pravděpodobnostních hádankách, kde řešením je schopnost soustředit všechny pravděpodobné chyby do několika málo extrémně chybných případů, což ovšem umožní větší množství případů bezchybných.

1] Nepřátelé zajali  $n$  (např.  $n = 3$ ) zbojníků a dají jim poslední šanci: každý dostane na hlavu bílý nebo černý klobouk s pravděpodobností  $\frac{1}{2}$  a bez signalizování pak každý napíše na papír barvu svého klobouku. Může napsat i “nevím”, nicméně jak jediná chybná odpověď tak všechny odpovědi “nevím” vedou k popravě všech. Pokud ovšem alespoň jedna odpověď bude správná a žádná chybná, propustí je všechny. S předem domluvenou strategií se mohou zachránit s pravděpodobností  $> \frac{1}{2}$  (pro  $n = 3$ ), případně s ještě vyšší pro obecné  $n$ . Jak?

2] Tentokrát je zajatců  $n = 100$  a každý dostal přidělené jedno číslo 1 – 100. Jejich čísla zároveň budou umístěna po jednom do boxů očíslovaných také 1 – 100, ovšem v náhodném pořadí. Každý ze zajatců zvláště má právo otevřít 50 skříněk a jeho úkolem je najít při tom své číslo. Další bude postaven před ten samý úkol znova, se znovuzavřenými skřínkami (s tím samým umístěním čísel) Propustí je tehdy, pokud své číslo najde každý z nich. Lze dosáhnout netriviální pravděpodobnosti záchrany, dokonce přesahující 30 %. Jak? [Flajolet - Sedgewick 2009]

### Řešení:

1] Pro  $n = 3$  i pro obecné  $n$  je jistě strategií přinášející šanci  $\frac{1}{2}$  se předem domluvit na jednom zajatci, který bude hádat, přičemž ostatní se toho vzdají a regují *nevím*. Kterýkoli hádající se s pravděpodobností  $\frac{1}{2}$  splete, tedy musíme počítat přes všechny možné varianty nasazených klobouků {●●●, ●●○, ..., ○○○} se střední hodnotou počtu chyb  $\frac{1}{2}k$ , kde  $k$  je počet tipujících. Pro každou z osmi situací potřebujeme alespoň jednoho tipujícího, takže sečteno přes všechny variace musíme počítat se čtyřmi chybami.

Pokud ovšem pro  $n = 3$  domluvíme pravidlo “když uvidíš dva klobouky různobarevné, dej “nevím”, když stejnobarevné, hádej opačnou barvu”, v součtu přes všech osm variant sice udělají šest chyb (tedy více), ale všechny je soustředí do dvou (=nejmenšího možného počtu) situací, ●●● nebo ○○○ Jenomže z hlediska nastavení pravidel je jedno, jestli v dané situaci chybje jediný nebo všichni, nemohou je popravít každého 3 × Zajatci využili principu soustředění chyb.

Pro obecné  $n$  je princip stejný,  $2^n$  možných variací předem rozdělít na “polykače” chyb (ty, které soustředí chyby všech) a ty ostatní; jakmile některý z nich nabude podezření, že

situace by mohla odpovídat “polykači chyb” (a s pravděpodobností  $\frac{1}{2}$  tomu tak skutečně je), tipne si, jinak se tipu vzdá. Vybrat vhodné “polykače” je kombinatoricky komplikovanější, jednoduché suboptimální řešení je ze  $2^n$  možných pozic vybrat (předem!) náhodně.

2] Opět při 50 ze 100 voleb má každý ze zúčastněných pravděpodobnost úspěchu  $\frac{1}{2}$ , celkově pro každý návod jak vybírat obsahují všechny možné permutace čísel  $50 \cdot 100!$  chyb. Rozděleny jako IID (nezávisle stejně rozdělené) veličiny by měli šanci  $2^{-100} \cong 0$ . Princip soustředění chyb navrhuje vybrat malé množství permutací, v nichž se velké množství chyb soustředí. Kombinatoricky jednoduché řešení je otevřít box se svým číslem, najít tam číslo, které otevřu posléze atd. dokud se nevrátím ke svému číslu (vítězství!) nebo nevyčerpám všech 50 možností. Prohrávají permutace s dlouhými cykly, délky  $> 50$ , ale těch je mezi všemi aproximativně  $1 - \ln(2) \cong 0.306$ . Šance na záchranu nyní přesahují 30%  $\diamond$

Podobně se záchranou kooperativního chování v evoluci. Fisherovská selekce má podle modelu v [příloha 1] potenciál zbavit nezávislosti pokusy generaci po generaci prosadit jiné než sobecky racionální chování. Namísto spousty měkkých selekcí nabízí jedné nebo několika generacím velmi tvrdou. Chování jinému než sobecky racionálnímu překáží při “špatném” začátku kromě obvyklého nedostatku zdrojů navíc nezajem potenciálních partnerek o tyto “podivíny”. Nicméně tyto problémy jsou soustředěny v počátečních podmínkách v sice většinové, ale nikoli skoro vše pokrývající části fázového prostoru. Výhodou je, že po překonání těchto počátečních podmínek nemusí již nesobecké (nebo neracionální!) strategie čelit protivníkům adaptovanějším na zisk zdrojů generace po generaci, s exponenciálně malou nadějí na dlouhodobý úspěch.

Pokud se v tomto souboji náhodou prosadí strategie, která není sobecky racionální, ale ani zcela iracionální, nýbrž je skupinově racionální či jinak orientovaná na druhé členy skupiny (třeba altruismus nad rámec Hamiltonova pravidla ([Hamilton 1964]), přináší to členům skupiny výhodu, kterou ale nezničí náhodně se znovuobjevující sobecky racionální hráči. Ti kdykoli se objeví, získají více zdrojů, trochu možná uškodí, ale nezanechají relativně větší počet potomků.

Nevýhodou tohoto konceptu je značná arbitrárnost vítězné formy znaku či strategie. Pozorovaná forma znaku či strategie se v evoluci prosadila, protože se prosadila, nehledíme v tom nic víc než počáteční fluktuace úspěchů v evolučním dávnověku. Zvláště pak ne užitečnost, v čem by tato forma měla být úspěšnější než alternativy. Darwinovský koncept evoluce rezignoval na (kreacionistické) hledání užitečnosti vůči všehomíru, ale také užitečnosti vůči druhu; fisherovská selekce nás pak nutí aspoň občas rezignovat na hledání užitečnosti jedinci. V souvislosti se sexuálním výběrem se s tím biologie už v těch nejkřiklavějších případech musela smířit, na mnohé z nich odkazují v kapitole Folk Theorem, fisherovská selekce a kompetitivní altruismus. Mírím k tomu, že přinejmenším u sexuálně se množících živočichů s mezipohlavním sexuálním výběrem (a možná i tehdy když o něm nevíme nebo se odehrál v evoluční minulosti) budeme nadále muset hledět s podobným podezřením i na další, méně křiklavé znaky.

Teorie her ovšem také zná koncept podobné arbitrarity vítězí strategie pro opakované hry = opakování herních interakcí: *Folk Theorem*. *Folk Theorem* pro dlouhodobě opakované hry tvrdí, že jen pozorováním hry a použitých strategií máme jen malou šanci poznat, zda



hráč hraje racionálně nebo ne. Že z pozorovaných posloupností tahů (použitých strategií) může být leckterá zrovna tím Nashovým equilibriem (ale i perfektním equilibriem) a že kdyby se hráč odchýlil a zahrál “racionálněji” (z pohledu vnějšího pozorovatele), možná by skončil ještě hůře. Důkaz spočívá v prokázání, že Nashovým i perfektním equilibriem se může stát téměř jakákoli behaviorální strategie (soubor reakcí na všem dosud zahrané tahy a své zisky z nich), tedy speciálně s jistými omezeními téměř jakákoli posloupnost tahů. S tím, že hráči mají přikázáno “trestat” toho, kdo se odchýlí. Jakmile to jeden provede, hra se mění na trvalé “minimalizujte zisky odpadlíka” (Nashovo equilibrium) nebo “minimalizujte jeho zisky, dokud se někdo jiný neodchýlí od tohoto cíle; pak začněte ekvivalentně trestat jeho” (perfektní equilibrium).

Fisherovská selekce funguje na principu odrážejícím předchozí důkaz; je tedy jakousi biologickou realizací Folk Theoremu. Samci, pokud mají možnost volby, předvádějí nebo předstírají formu znaku ♠. Protože kdyby byli rozpoznáni jako nositelé ♣, znevýhodnilo by je to u samic a zanechali by méně nebo žádné potomky. Samice si ovšem nevybírají ♠ před ♣ ze zlé libovůle vůči ♣, ale proto, že se bojí, že jejich synové by nesli některou z horších forem: ♣, ♠, ♡ apod. A ti by měli horší šance najít partnerku mezi samicemi, které upřednostňují ♠. Ne ze zlé vůle, ale...

(Evolučně) opakovaná hra podle pravidel fisherovské selekce je speciálním případem her v souladu s Folk Theoremem, nicméně v jedné věci je tato výjimečná: cyklus špatná volba ⇄ evoluční trest ⇄ evoluční trest za nepotrestání atd. je zde velmi krátký. Což implikuje šanci na velkou robustnost takto stavěného mechanismu, když už se jednou rozjede. Předmětem Folk Theoremu jsou abstraktní entity a ty vydrží hodně; pokud jim předepíšeme složité povinné strategie na tisíc tahů, můžeme věřit, že mechanismus Folk Theoremu je udrží. Vztahy mezi živými organismy jsou ovšem křehké, nelze předpokládat udržitelné plánování na více generací dopředu. A z tohoto hlediska se jednoduchost fisherovské selekce jeví výhodou, ve srovnání se složitějšími mezigeneračními konstrukty via Folk Theorem. Chyba se pozná hned na vnoučatech. Což ovšem vede výzkumníky při rezignaci na užitečnost jedinci - nebo alespoň vedle ní - k doporučení coby kritérium používat doplňkově *robustní neužitečnost*. Pokud není forma znaku jedinci užitečná pro život, stále ještě je důležité, jak dobře je asi tak udržitelná vůči fluktuacím i jedincově vůli přesto, že nositeli nenese žádný životní prospěch nebo i nese škodu. Jistě, můžeme odpovědět “je mu přece užitečná při hledání partnerek”. Ale pokud nevíme *proč* je právě tato forma znaku k získávání partnerek zákonitě (nikoli náhodně) užitečnější než jiné, kritérium coby výzkumníci ztrácíme, aniž bychom za něj náhradou cokoli získali. Podle [Darwin 1871] je dobrým kritériem krása, zde ovšem hrozí záměna příčiny a následku, tzn možná, že vnímání krásného bylo ovlivněno právě tímhle.

---

## Cíle

Cílem výzkumu v rámci postgraduálního studia bylo experimentálně získat netriviální empirické doklady o rozšířenosti a dokonce široké výhodnosti jiných než sobecky racionálních strategií, tedy tlaku proti (z normativní teorie her známé) *Perfect Rationality*, perfektní racionalitě, někdy trochu ekonomicky *sobeké racionalitě*, i dalším konceptům racionality a hledat jejich evolučně biologické konotace (sexuální výběr, tlak parazitů...). Dále vytvořit teoreticky evoluční model, jehož analýza by ukázala možnost konvergence evoluce směrem

proti racionalitě (především té sobecké, *perfect*, ale i jiné) a konečně ukázat souvislost iracionality či non-*perfect* (nesobeké) racionality se sexuálním výběrem. Tedy že sexuální výběr je iracionální (v tomto smyslu) a by může se stát motorem onoho tlaku. Společným jmenovatelem je teorie her, její použití v biologii. Že laboratorní data budou získána simulací konfliktních či kooperativních rozhodovacích problémů pomocí experimentálních her (a jejich následná strategická analýza prokáže tlak proti perfektní racionalitě) a matematický model bude vytvořen v rámci evoluční teorie her. Mým soukromým cílem pak bylo z doporučených tří článků v mezinárodních impaktovaných časopisech publikovat jeden jako matematický model, jeden založený na empirických datech a jeden konceptuální coby verbální model.

Poslední podmínka se ukázala nad mé síly, nedokážu ideje presentovat tak silně, aby je prestižní časopisy přijaly zároveň bez empirických důkazů i bez podkladu v podobě formálního modelu. Z druhé strany se ukázalo, že kooperativitu kolegů v rámci společného výzkumu získám především tím, že zpracovávám data. Proto jsem dočasně rezignoval na publikování čistě verbálního modelu, ten předkládám pouze jako součást stati této disertační práce, a v příloze předkládám pět článků - tři již publikované a dva v podobě draftu - z nichž jeden [Příloha 1] je ryzím matematickým modelem a další čtyři jsou podpořeny daty. Ve třech z nich je ovšem podkladem analýzy dat i interpretace výsledků matematicky ne zcela triviální model a u jednoho z nich [Příloha 3] byla původní hypotéza o sexuálním výběru spolu s modelem a data mi laskavě poskytl Petr Weiss a další sehnala Kateřina Klapilová až následně pro dosažení do onoho modelu a ověření hypotézy.

---

## Přílohy

[Příloha 1] předkládám v podobě pracovní verze, ovšem až na použití českého jazyka má všechny náležitosti článku k (pokusu o) publikování v impaktovaném časopise. Mám k němu k dispozici i anglickou verzi, českou předkládám pro pohodlí českých čtenářů. Text je modelem pomocí evoluční teorie her situací, v nichž je schopnost shromáždit dostatek zdrojů nutnou, nikoli však postačující podmínkou přenosu genů do další generace a evoluční úspěšnosti. Model rozšiřuje známé rovnice replikátorové dynamiky o prvek sexuálního výběru právě mezi nositeli strategií a ukazuje, že za těchto podmínek může systém konvergovat k udržení nebo i vítězství strategií, u kterých je to v základním modelu replikátorové dynamiky nemožné. Zároveň simulací pro známé hry dokazují, že oblast atrakce těchto nových equilibrií je nejen netriviální, ale často také dost velká, v desítkách procent fázového prostoru. Tedy že počáteční podmínky vedoucí k vítězství iracionálních nebo nesobekých strategií mohou nastat s nezanedbatelnou pravděpodobností.

Formálním výpočtem dále vymezují podmínky stability equilibrií.

Další biologickou konotací je důkaz “inlace úlohy zdrojů” v tomto modelu, tzn že dostatek zdrojů pro výchovu mláďat “zostřuje” roli sexuálního výběru: zlepšuje podmínky stability pro strategie, které počáteční nahoda vybrala jako *sexy*. Biologickou konotací je chování samic lekových ptáků, kdy nedůležitost samců pro výchovu, krmení či bezpečí samice nebo mláďat vede právě k přísnějšímu výběru *sexy* samců, takže do další generace projdou geny jen několika málo samců.

Pro text [Příloha 1] jsem jediným autorem.

[Příloha 2], *Justine Effect: Punishment of the Unduly Self-Sacrificing Cooperative Individuals* je experimentální (laboratorní) evidencí tlaku proti skupinově racionálnímu chování,

který ovšem není motivován racionalitou sobeckou (naopak jde proti ní, krátkodobě i dlouhodobě). Nad rámec známých fakt, že ve hře *Public Goods with Punishment Game* jedinci přispívají, trestají a trestají také nespravedlivě (=antisociálně) jsme prokázali Justine Effect, t.j. že nejvíce prosociální hráči se také stávají nejoblíbenějším cílem antisociálního trestání. Což činí jejich prosociální pozici poněkud nepohodlnou, ve srovnání s průměrem nebo mírným nadprůměrem, a je dalším tlakem chovat se trochu méně prosociálně. Z pozice takto trestajících pak jde o iracionální jednání, kterým nejenže ztrácí zdroje užité k trestání a demotivují přispívající členy skupiny, na jejichž ochotě a prosocialitě závisí budoucí příjmy, ale i tu závist/škodolibost/zlomyslnost si tímto uspokojí dráž (s menší efektivitou), než by bylo nutné. Potrestáním trochu méně kooperativního hráče by ho připravili o víc peněz za stejnou cenu (nebo o stejné peníze laciněji)

Článek uvedený jako [Příloha 2] byl publikován v mezinárodním impaktovaném časopise PlosOne a jsem jeho prvním autorem. Jsem objevitelem základního sdělení článku, tedy Justine Effectu, který jsem formuloval jako hypotézu a posléze statisticky prokázal na základě dat z experimentu, jakož i jeho možných souvislostí a interpretací popsanych v diskusi. Na provedení experimentu jsem se fyzicky spolupodílel, ale samotné jeho uspořádání nebylo mým nápadem. Neprogramoval jsem webovou aplikaci k experimentální hře. Text článku je mým dílem v české podobě, publikován byl po mých úpravách dle odborných připomínek spoluautora Petra Houdka a po překladu do angličtiny Lenkou Příplatovou a následné jazykové korektuře Lasha Lanchava (který ovšem není spoluautorem).

[Příloha 3] nebyla dosud publikována, cílem první volby je opět PlosOne. Ideou bylo prokázat nebo vyvrátit hypotézy o lidském sexuálním výběru. Speciálně pak hypotézu *rich-get-richer* dynamiky, že velké množství sexuálních partnerů vede se zvyšující se pravděpodobností k dalším sexuálním vztahům, tzn. že úspěšnost sama o sobě může být sexy znakem. Což do velké míry iracionalizuje sexuální výběr, kdy jednou z hlavních motivací je následování “davu”, bez vyhodnocování konkrétních požadovaných znaků (ať smyslu plných či zcela nesmyslných). Především mi ale šlo o hypotézu, zda muži tento znak “falšují”. Přesněji řečeno zda jejich motivace přehánět své sexuální úspěchy je natolik silná, že ovlivní i jejich výpovědi v anonymním dotazníku. Tedy za podmínek, které odezvu v podobě zaujetí potenciálních partnerek vylučují. Na základě důvodů podrobněji rozebraných v textu se domnívám, že spíše ne. Původně tímto mechanismem, tedy rozdílnými sexuálními strategiemi žen a mužů, vysvětloval David Buss matematicky nesmyslné rozdíly v průměrných výpovědích žen a mužů o počtech sexuálních partnerů opačného pohlaví; zde jsem dokázal, že rozdíl je způsoben spíš podhodnocováním ze strany žen. Na rovině interpretace se pak domnívám, že samotný vysoký počet partnerek není u lidí zas tak moc přitažlivým znakem muže. A tedy že dynamika *rich get richer* má, na rozdíl od lekových druhů, u *Homo Sapiens* svá omezení.

V [Příloha 3] jsem autorem textu, grafů, testovaných hypotéz i statistických zpracování k jejich ověření či vyvrácení a uváděných interpretací výsledků. Spoluautor Petr Weiss je autorem a organizátorem českých průzkumů, na jejichž datech jsem hypotézy ověřoval. Spoluautorce Kateřině Klapilové vděčím za obstarání jiných než českých dat a za odborné připomínky a konzultace. Oba dva s podobou textu i s uvedením jako přílohy mé práce souhlasí, s výhradou pozdějšího zveřejnění dosud nepublikovaného výsledku.

[Příloha 4] se zabývá speciálním problémem lidských schopností rozpoznávat a emoce. Ve vztahu k cílům této práce považuji projevoování emocí za specifickou biologicky podmíně-

nou podobu *zablokovaného volantu*, výhodné dočasné ztráty schopnosti použít “rozumnější” strategie řešení konfliktu nebo si v rozhodovací situaci rozumněji vybrat. Ve vztahu k sexuálnímu výběru je pak důležité vědět především o rozdílech mezi muži a ženami v rozpoznání emocí ženských a mužských.

Článek byl publikován v impaktovaném časopise *Perceptual and Motor Skills*. Jsem autorem analýzy dat, textově pak české verze kapitoly *Results* a statistické části *Method*. Mou ideou v článku bylo otestovat trojnou interakci *Emoce × Pohlaví × Pohlaví*. Nejsem autorem hypotéz ani jsem se fyzicky nepodílel na sběru dat.

[Příloha 5] opět vychází z laboratorních dat získaných experimentálními hrami. Prokazuje změny ochoty k nesobeckému chování v důsledku parazitické infekce v modelovaných konfliktních/koperativních situacích, dále pak podmíněnost této změny pohlavím sledovaných hostitelů a hostitelek (interakce). Signifikantní vyšla m.j. interakce mezi pohlavím a infikovaností, což považuji za užitečný poznatek jako behaviorální doklad *Red Queen* hypotézy, podle níž je odolnost parazitickému tlaku ten faktor, který samci mnoha druhů v rámci sexuálního výběru samicím nepřímo prezentují. Zde se toto ukázalo zrovna na behaviorálním znaku ochoty jednat proti své sobecké racionalitě, tedy na znaku, který je tématem celé této práce.

Na [Příloha 5] jsem se podílel statistickým zpracováním dat a strategickou analýzou použitých strategií z pohledu teorie her. Speciálně jsem autorem použitého nápadu nesrovnávat jednotlivé skupiny přímo v použitých strategiích, ale v míře a s směru reakce na strategie použité soupeři. Tedy v Dictator Game měřit rozdíl darované částky vůči částce v minulém kole obdržené, v Trust Game v závislosti vrácené částky/maximálně možné hodnotě, vůči částce obdržené. Nepodílel jsem se na designu experimentu ani fyzicky na sběru dat. Jsem autorem české verze kapitoly *Results* a části kapitoly *Methods* týkající se statistiky. Text byl publikován jako článek v impaktovaném časopise *Folia Parasitologica*

Stat' této práce rozvíjí především verbální model výšeprezentované ideje. Kromě toho je rešerší současných poznatků z biologie, matematiky a teorie her, které jsem považoval za relevantní ve vztahu k ní.

Bezprostředně následující kapitola *Teorie her a teoretická biologie* se zabývá maticovými hrami a z nich vzešlými koncepty, které sloužily nebo by mohly sloužit k modelování biologických jevů. Další kapitola, *Empirické protipříklady a experimentální hry*, sepisuje empirické výsledky různých studií mluvící pro nebo proti (spíš proti) *perfektní* (sobecké) *racionalitě*, tedy základnímu předpokladu normativní (=původní) verze teorie her. Dále pak zde sepisují koncepty snažící se perfektní racionalitu zachovat s různými úpravami, např. užitkových funkcí ve směru k fakticky nesobecké motivaci; dále výsledky pro a proti hypotézám teoretickoherního rozhodování s těmito úpravami. V kapitole *Folk Theorem, fisherovská selekce a kompetitivní altruismus* a představuji a vysvětluji myšlenku analogie z teorie opakovaných her známého Folk Theoremu s v biologii známou fisherovskou selekcí. Dále pak uvádím empirické příklady i hypotézy tlaku proti individualní racionalitě i racionalitě obecné, vyplývajícího z obou paralelních konceptů. Kapitola *Úspěšnost sama sobě sexy znakem, rich-get-richer a heavy-tailed rozdělení* se zabývá extrémním příkladem sexuálního výběru oprostěného od nesení konkrétním znakem nebo kombinací znaků. Tedy speciálně i

od náznaků možnosti racionality skryté, smysluplnosti nad mez samoučelu, třeba výzkumníkem nerozpoznané. Ukázkou jevu, kdy se kriteriem výběru stává právě předchozí sexuální úspěch, byť i náhodný. Kapitola *Kontinuální adaptace a evoluční teorie her* představuje cíle, základní pojmy a biologické aplikace evoluční teorie her vylučující *perfektní* (sobeckou) *racionalitu* z apriorních předpokladů svých modelů. V Taylor-Jonkerově replikátorové dynamice populace přesto v jednoznačných rozhodovacích situacích (např. s dominující strategií) konvergují k populaci perfektně racionálních jedinců; po rozšíření o prvek sexuálního výběru již to nemusí být pravda a naopak se mnoho strategií může stát vítězi.

Poznámka k jazykové verzi: Stat' = základní text práce píšu česky. Přílohy 2, 4 a 5 byly publikovány v mezinárodních vědeckých časopisech anglicky a příkládám je v této jazykové podobě. Přílohy 1 a 3 dosud publikovány nebyly a příkládám je česky. Pro přílohu 1 existuje anglická verze, českou jsem vybral pro pohodlí čtenáře. U přílohy 3 jsem jedním ze tří autorů a o úpravách se domlouváme česky, proto také (zatím) nad českou variantou.

Kromě toho i v českých textech používám mnoho technických pojmů, které mají ustálenější název v angličtině; český je buď nejednotný, okrajově známý nebo vůbec neexistuje. Když pojem zmiňuji poprvé, snažím se uvést co nejvíc podob názvu jej označujícího, m.j. pro usnadnění případného vyhledávání dalších informací na internetu čtenářem. V některých případech používám v dalším textu anglismy raději než doslovný překlad nebo jen okrajově známý pojem. *Věznovo dilema* pochopí každý, *lidovou větu* málokdo. Prosím o shovívavost, pokud jsem v tom občas sklouzl do odborné hantýrky a při opravách si toho nevšiml.

Speciálním případem nejednotnosti nebo mé neznalosti přesných pravidel je psaní velkých/malých písmen v názvech vět, her, strategií apod.



## Teorie her a teoretická biologie

### Jestřáb x Hrdlička

První hrou, která vešla v širokou známost coby ilustrační model biologického jevu je Jestřáb x Hrdlička, Hawk & Dove, [Maynard Smith 1982], původně v komplikovanější verzi s více strategiemi [Smith-Price 1973]. Model Jestřáb x Hrdlička zjednodušuje konflikt na minimum, potřebuje jen dva možné fenotypy chování = dvě možné strategie přístupu ke konfliktu o zdroje. Jestřáb (Hawk) je ochoten bojovat až do vlastního úplného vyčerpání, které mu další boj znemožní, nebo do vítězství, kdy soupeř buď vzdá nebo mu vyčerpání boj znemožní. Naproti tomu Hrdlička (Dove) odhodlání bojovat mistrně předstírá, ale eskalaci konfliktu se vyhne. Pokud se tedy u kořisti sejdou dvě Hrdličky, podělí se rovným dílem. Pokud Jestřáb s Hrdličkou, Jestřáb získává kořist a Hrdlička přijde zkrátka. Pokud dva Jestřábi, rozpoutá se konflikt v němž každý z nich má poloviční šanci kořist získat, ovšem jak vítěze tak poraženého konflikt stojí určitá zranění. Označíme-li  $v$  hodnotu kořisti a  $c$  náklady spojené se zraněními, je vyplatní matice, měřeno střední hodnotou

$$\begin{matrix} \mathbf{D} & \begin{pmatrix} \frac{v}{2} & 0 \\ v & \frac{v}{2} - c \end{pmatrix} \end{matrix} \quad (0.1)$$

Hra byla koncipována jako model agresivního chování, současně ovšem posloužila jako ilustrační model evoluční udržitelnosti populace heterogenní v určitém znaku. Pokud se boj vyplatí vždy, tzn možná zranění jsou malá oproti zisku z kořisti ( $\frac{v}{2} > c$ ), strategie  $\mathbf{H}$  dominuje strategii  $\mathbf{D}$  a jediné Nashovo equilibrium je  $[\mathbf{H}, \mathbf{H}]$ . Pokud ovšem  $\frac{v}{2} < c$ , konflikty se statisticky nevyplácejí a jediná výhoda zbývající pro Jestřába ( $\mathbf{H}$ ) je šance, že se občas setká s Hrdličkou ( $\mathbf{D}$ ) a konfliktu a s ním spojeným nákladům vyhne (a kořist přesto získá). K tomu je ovšem nutnou podmínkou, aby v populaci nějaké Hrdličky byly a čím je jich více, tím více se vyplatí přijmout strategii  $\mathbf{H}$ , a vice versa. Jediné Nashovo ekvilibrium je tedy smíšené, se zastoupením Hrdliček a Jestřábů v poměru  $(2c - v) : v$ , přičemž pokud je poměr v populaci mimo toto equilibrium, výhodu přináší ta ze strategií zastoupená pod míru.

V příloze [1] jsou řešeny důsledky jevu, když je výšepopsaná dynamika hry Jestřáb x Hrdlička narušena fisherovskou selekcí. Zapojení sexuálního výběru a připuštění sexy son hypothesis vede mimo toto původní ekvilibrium do stavů, kdy v populaci převládnu nad výšeodvozenou míru buď jedinci agresivní nebo naopak jsou Jestřábi z populace postupně vytlačováni.

---

## Poměr pohlaví 1:1

Jestřáb x Hrdlička ovšem nebyla prvním řešením biologické otázky metodami analogickými teorií her. Podle [Darwin 1871] byl nejasný původ empirické zákonitosti proč se samci a samice rodí v poměru 1 : 1, když přece jakýkoli jiný poměr by vedl ke stejnému fitness měřenému počtem dětí. Charles Darwin před objevem chemické podstaty genetiky nepoužil později rozšířené (nesprávné) vysvětlení tohoto jevu coby důsledku poměru Gamet vzniklých meiózou.

Dlouho před Darwinem se stejnou otázkou zabýval anglický duchovní John Arbuthnott (1683-1775). Původ zákonitosti mimovědecky přiřadil Prozřetelnosti, nicméně jeho práce *An Argument for Divine Providence, Taken from the Constant Regularity Observed in the Births of Both Sexes*, dostupná [Arbuthnott 1710], je pro historii vědy zajímavá prvním zdokumentovaným použitím statistického testu, tedy rozvahy nad otázkou doplněnou empirickými daty na bázi výpočtu  $p$ -value, pravděpodobnosti, že napozorované kvantitativní výsledky vznikly v důsledku jen náhody.

S řešením technikou dnes odpovídající teorii her přišel ještě před formalizací teorie her Düsing [Düsing 1883], za autora nápadu je ovšem dnes považován Ronald Fisher [Fisher, 1930] (který nicméně Düsingovu práci necituje a možná ani neznal). Nápadem bylo počítat nikoli děti, nýbrž vnučata. Pokud se sex-ratio v populaci vychýlí z poměru 1 : 1, je z pohledu fitness měřené počtem vnučat výhodnější rodit to pohlaví, kterého je nedostatek. Fisher ovšem své řešení podal v podobě formálního modelu, což dnes umožňuje ujasnit si další otázky, např. které vlastně sex ratio má dosáhnout 1 : 1. Z pohledu teorie her jde o hru proti populaci; speciálně z toho plyne, že optimalizace fitness nevede nutně k vítězství genu způsobujícího pravděpodobnostní poměr 1:1 pro vlastní potomky. Stejně přijatelné je řešení koexistencí genotypů či fenotypů vedoucích statisticky k různým sex ratio, ale v takových poměrech, aby výsledné sex ratio populace bylo 1:1. Hypotéza, zda a u kterých druhů/populací potenciální sex-ratio skutečně dosáhne 1:1 na úrovni párů nebo až na úrovni populace, je statisticky i biologicky testovatelná; ovšem s výjimkou testů s cílem ověřit či vyvrátit Triwers-Willardovu hypotézu mi není známo, že by tak někdo skutečně učinil. Podrobněji se Fisherovým zákonem sex-ratio z pohledu teorie her zabývá [Hofbauer 1998], česky pak [Křivan, 2004]

---

## Chicken Game

Jiný přístup k analýze konfliktů než Jestřáb x Hrdlička reprezentuje hra Kuře, Chicken Game [Rapoport 1966]. Modeluje situaci, kdy je na spadnutí konflikt hrozící přinést oběma hráčům velké ztráty. Zabránit konfliktu může ústupek jednoho nebo obou hráčů, nicméně pro každého z hráčů je výhodnější, aby ustoupil ten druhý. Pokud ustoupí oba, je výsledek každého z nich lepší než katastrofa i lepší než jeho jednostranný ústupek, ale horší, než kdyby donutil k jednostrannému ústupku soupeře. Anekdotické znázornění je inspirováno

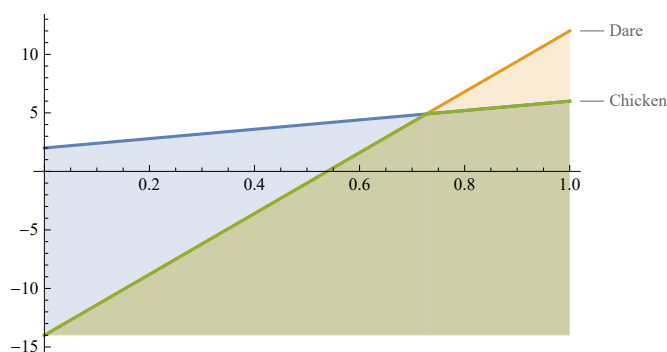


scénou z filmu Nicholase Raye Rebel bez příčiny: na rovné dostatečně široké silnici bez překážek míří proti sobě plnou rychlostí dvě auta s cílem donutit toho druhého uhnout dohodnutým směrem. Uhnout dřív než soupeř znamená pro soupeře sociální zisky - dejme tomu přízeň potenciální partnerky - a pro poraženého ztrátu cti. Ovšem neochota obou uhnout vede ke srážce (ve filmu ovšem auta nejedou proti sobě, ale míří ke srážce). Strategie jsou tedy ve statické podobě hry **Chicken** (ústup) a **Dare** (neuhnout) s výplatní maticí

$$\begin{matrix} \mathbf{Ch} & \begin{pmatrix} T & L \end{pmatrix} \\ \mathbf{D} & \begin{pmatrix} W & C \end{pmatrix} \end{matrix} \quad (0.2)$$

kde  $\text{Crash} \ll \text{Lose} < \text{Tie} < \text{Win}$ , někdy také bývá přidána podmínka  $L + W > 2T$ . Hra má dvě čistá evolučně stabilní asymetrická Nashova equilibria + jedno smíšené evolučně nestabilní symetrické: čistá  $[\mathbf{Ch}, \mathbf{D}]$  a  $[\mathbf{D}, \mathbf{Ch}]$ , smíšené  $[x \rightarrow -\frac{-C+W}{C-L+T-W}, y \rightarrow -\frac{L-T}{C-L+T-W}]$ . Obě čistá equilibria jsou za předpokladu  $L + W > 2T$  efficientní. Ovšem každé z nich je výrazně výhodnější pro jednoho z hráčů a naopak nevýhodné pro jeho oponenta. Podstatou hry je spor kdo si prosadí své lepší equilibrium a co dělat, pokud skončí v tom špatném.

### plotChicken



Střední hodnota výplatní funkce pro strategie **Dare** a **Chicken** jako funkce zastoupení **Chicken** v populaci (osa  $x$ ). pro volbu matice  $\begin{pmatrix} 6 & 2 \\ 12 & -14 \end{pmatrix}$  Pro nízká zastoupení a převahu **Dare** je **Dare** ztrátová, naopak při vysokém zastoupení **Chicken** přináší výhodu zkusit **Dare**. Výplaty obou strategií jsou zde rostoucí funkcí zastoupení **Chicken** v populaci, na které ale má jeden rozhodující se subjekt zanedbatelný vliv.

Řešení hry vnáší do teorie her dva koncepty - jeden v duchu kompromisu a kooperativity a druhý naopak antagonistický.

a) **Correlated equilibrium**, (+ Public Correlating Device): [Aumann 1987], [Aumann 1974], [Lehrer 1992] Pokud jsou soupeři naklonění dohodám, je žádoucí najít mechanismus umožňující jim hrát tak, aby se vyhnuli kombinaci vedoucí k  $[\text{Crash}, \text{Crash}]$  a přitom se žádný z nich necítil poškozen. V případě opakované hry je (snad) možné equilibria střídat. Pro hru jednorázovou Public Correlating Device vylosuje některý ze žádoucích konců hry a následně každému z hráčů náhodně, ale nikoli nezávisle, doporučí strategii tak, že s ohledem na pravděpodobnostní závislost druhého doporučení je individuálně výhodné to své dodržet.

**Příklad** z [Forges 2009] a [Mailath 2006]: Matici Chicken Game  $\begin{pmatrix} 8 & 3 \\ 10 & 0 \end{pmatrix}$  (nesplňující podmínku  $L + W > 2T$ ) přiznává symetrické smíšené Nashovo equilibrium  $[\frac{3}{5}, \frac{2}{5}]$  každému

ze soupeřů střední hodnotu výplaty 6. Nicméně hypotetické vnější zařízení, které by jim umožnilo vyhnout se Crash a přitom s třetinovou pravděpodobností vybrat výsledek [Ch, Ch], s třetinovou [D, Ch] a s třetinovou [Ch, D] by každému z nich přineslo střední hodnotu výhry 7. Což je v průměru ještě více, než střídání [D, Ch] a [Ch, D].

Hru dělá hrou to, že o výsledku rozhodují hráči, nikoli nějaké externní zařízení. Nicméně pokud ono zařízení doporučí použít konkrétní strategii, s ohledem na podmíněné pravděpodobnosti strategií doporučených soupeři se vyplatí doporučení akceptovat. V situaci o odstavec výše mediátor vylosuje s pravděpodobností  $\frac{1}{3}$  jeden ze tří žádoucích stavů a v případě, že to není [Ch, Ch], dá příslušnému z hráčů tajně informaci, že nemusí uhnout. Hráč, který podobnou informaci neobdržel, stále ví, že oponent informaci dostal s podmíněnou pravděpodobností  $\frac{1}{2}$  a že se tedy nevyplatí riskovat D. [Aumann & all, 1968, 1995] navrhuje jak se při losování obejít bez mediátora. Algoritmus vešel ve známost jako jointly controlled lottery. Umožní hráčům vylosovat si jednu ze žádoucích kombinací strategií vlastními silami a přitom informačně nezvýhodňuje a ani jinak nemotivuje k podvodu žádného z nich.  $\diamond$

Pohledem teoretického zájmu o možné přínosy iracionality poskytuje koncept correlated equilibrium příklad (a vysvětlení, pokud je jev empiricky pozorován) situací, kdy se jednotlivci při rozhodování řídí kritériem, které je objektivně ve vztahu k dané rozhodovací situaci naprosto nesmyslné, ale shodou náhod zrovna ono koordinuje rozhodování ostatních. Takže se jedinci nevyplatí se jeho následování jednostranně vzdát a jedinci nově vstupujícímu do hry (interakce) nezbyvá než jej následovat. Případně se pokusit celkové fungování změnit a smířit se se ztrátou, kterou mu to přinese. Empirický příklad uvádí [Mailath, 2006] z roku 1950, kdy se trh s elektrickou energií prokazatelně, ač ekonomicky nedůvodně, řídil podle aktuální fáze měsíce. Na využití ke zlepšení náhledu na některý biologický jev koncept Correlated equilibrium teprve čeká, byť z teoretického hlediska vypadá nadějně zkoumání nutné koordinace vzájemně si neúplně důvěřujících živočichů. Z pohledu fisherovské selekce by koordinačním mechanismem byl hypotetický vnější signál, který pro nově vzniklý znak rozhodne, která z forem onoho znaku bude vítězem sexy sons loterie. Ovšem není mi známo, zda byl podobný mechanismus v živé přírodě již empiricky objeven a domnívám se, že fisherovskou loterii rozhodují spíše náhodné fluktuace reprodukční úspěšnosti v počátečních dobách nerozhodnosti, v mezních situacích nebo v obdobích bottleneck a obecně malých populací.

b) **Zablokovaný volant.** V případě antagonostického přístupu k situaci podobné Chicken Game se pro opakované hry - možno i se střídajícími se hráči - ten, který prohraje, ocitá v nezáviděníhodném postavení. Jeho ústupek vede ke ztrátě prestiže a při dalším opakování hry ať už s tím samým hráčem nebo jen s jiným, který o předchozích prohrách jen ví, k očekávání dalšího ústupku. Přičemž vyhovět tomuto očekávání znamená další prohru, další ztrátu prestiže a příště další očekávání, nevyhovět zase srážku s překvapeným oponentem. Ztráta prestiže vede k další ztrátě prestiže a celková kumulovaná ztráta může přesáhnout jednorázovou ztrátu v důsledku srážky. Cestu z pasti navrhl [Kahn 1965] v podobě metafory a [Rapoport 1966] formalizoval: utržený (zablokovaný) volant. Veřejně, tak, aby se o tom soupeř dozvěděl, se zbavit možnosti použít některou ze strategií. Slovy Kahnovy metafory exaltovaně utrhnout a oknem vyhodit volant. Pro teorii her byl přínosem neintuitivní výsledek, že zmenšení počtu možných strategií může někdy přesto být výhodou. Prvo plánové očekávání může dovést k závěru, že horší strategii lze přinejhorším nepoužít, takže

s nadmnožinou strategií budou taktické možnosti tautologicky stejné nebo lepší než s ostře menší množinou.

Koncept utrženého volantu pronikl do obrazu studené války v podobě zbraně míru (někdy zbraň posledního soudu) [Kahn, 1965]: soustředit uvnitř vlastní země velké množství jaderné síly, která v případě prohrané války s opačnou mocností bude schopna zničit lidstvo na celé zemi. Tedy neumožní nepřátelské mocnosti válku opravdu vyhrát. Měla v případě kombinace okolností ukazujících porážku fungovat automaticky, bez zásahu vojska či vládců poražené mocnosti a hlavně bez možnosti kohokoli - velení vlastního vojska nevyjímaje - jednou spuštěný proces zastavit. Z dostupných historických archivů není jasné, zda některá z jaderných mocností studené války něco podobného opravdu postavila nebo se o to pokusila.

Komplexní výzkum agresivity a zavražďování přinesl teoretickoherním výzkumníkům YR Aumannovi a Thomasi Schellingovi nobelovu cenu za ekonomii, zdůvodněnou přínosem jejich poznatků k ekonomii války a míru [Aumann - Schelling 2005]

Pro analýzu chování živočichů je utržení volantu dobrým modelem situací, kdy se pro jedince stane evolučně výhodným vlastní dočasné viditelné zneschopnění jednat "rozumně". Tedy tak, jak by mohlo být z pohledu rozumu (nebo odpovídajícího ekvivalentu u daného druhu) pro daného jedince aspoň trochu výhodné, jen kdyby byl schopen zbrzdit jednání iracionální. Ovšem není a tento fakt oponentovi znemožní nebo výrazně oslabí efektivitu výhrůžek a učiní zbytečným oponentovo "taktizování", přenastavení podmínek, aby se jedinci "těsně vyplatilo" oponentovi se přizpůsobit. Jednorázově možná opravdu vyplatí, nicméně u tvorů s aspoň základy sociálního myšlení se propříště dává všanc ke zneužívání ztráty prestiže a odhaluje vlastní hranice. Příkladem budiž liské i mimolidské (pokud jejich možnost jiným živočichům přiznáme) emoce. Zde odkazují na výzkumy jejich rozpoznatelnosti, mimolidské [Fernández-Carriba, 2002], [Par 1998] i lidské [Little 2015], [Russell, 1994], [Třebický 2015] a rozdíly v závislosti na pohlaví (tedy důležité z pohledu možné úspěšnosti rozmnožování) [Trnka 2014], [Thompson 2014], [Trnka, 2007] = [Příloha 4], [Woiciechowski 2014]...

---

## Battle of the Sexes I

Souboj pohlaví, *Battle of the Sexes* [Hofbauer 1998] modeluje evoluci námluv (v jiných zdrojích se ovšem názvem Battle of the Sexes označuje jiná hra, viz dále). Model sporu mezi samci a samicemi, zda se na péči o mláďata bude spolupodílet také samec. Na rozdíl od ostatních zde zmíněných her je tato asymetrická, jinou výplatní maticí mají strategie samců a jinou samic. Podstatou nepřímého vynucení si péče o mláďata je ještě před oplodněním vyžadovat "zásnuby", tzn. určité náklady (například čekací čas). Ty ovšem nejsou ve prospěch samice, není to výkupné, nýbrž jsou "spáleny" - a z pohledu potenciálního páru tedy znamenají oboustrannou ztrátu, nikoli investici použitelnou k péči o mláďata. Přínosem je pak vyšší stabilita páru a hlavně nutnost samce dodržet závazek péče o mláďata: nemůže si dovolit riskovat, že znovu narazí na samici vyžadující tuto investici.

Hra opět zjednodušuje konflikt na minimum, předpokládá pro samice výběr ze dvou možných čistých strategií: **Slow** - trvat na předinvestici (zásnubách) nebo **Fast** - tuto část námluv přeskočit. Samec také vybírá ze dvou strategií: buď ochotu zásnuby poskytnout (**Slow**) nebo za předpokladu jejich vyžadování se počítí potomka s nekompromisní samicí vzdát, **Fast**. Autor modelu předpokládá, že samec ochotný k preinvestici se bude podílet na

výchově potomků, ať už jeho partnerka preinvestici reálně vyžádá či nikoli, zatímco samec neochotný se podílet nebude a pokud partnerka preinvestici vyžaduje, nepočne s ní potomka. Označíme-li tedy  $B$  zisk potomka,  $C$  náklady na jeho výchovu a  $I$  cenu zásnub, jsou výplatní matice pro samce a samici

$$\sigma = \begin{matrix} F \\ S \end{matrix} \begin{pmatrix} B & 0 \\ B - \frac{C}{2} & B - \frac{C}{2} - I \end{pmatrix} \quad \varphi = \begin{matrix} F \\ S \end{matrix} \begin{pmatrix} B - C & B - \frac{C}{2} \\ 0 & B - \frac{C}{2} - I \end{pmatrix} \quad (0.3)$$

Idea konfliktu vychází z [Dawkins, 1989], podoba hry pochází z [Hofbauer 1998]. V [Mylius 1999] je podrobněji rozebrán z pohledu evoluční teorie her dopad jednotlivých parametrů.

### Battle of the Sexes II

Druhou verzí hry stejného názvu Soubor pohlaví, (Battle of the Sexes, dále *Souboj pohlaví II*; někteří autoři používají názvu *Bach or Stravinsky*) je skupina koordinačních dvouhroučkových her, kde samci i samice disponují stejnou množinou strategií a výplaty jsou (0, 0) kdykoli použijí různé strategie a  $(X_i, Y_i)$  - obě hodnoty pozitivní - pokud použijí shodně strategii  $i$  [Binmore 2007]. Anekdoticky modeluje hru situaci manželského páru, který chce strávit večer společně, ale nepanuje úplná shoda v otázce kde. Každý z partnerů preferuje jiný způsob, což vyjadřují jeho či její hodnoty  $X_i$  a  $Y_i$ . Z biologického pohledu pak nutnost shodnout se na podmínkách početí potomka a následné péče, kdy každá volba nese jiné náklady a jiné výhody pro každého z partnerů, nicméně stále je vždy výhodnější se shodnout než neshodnout.

### Stag Hunt Game

Další hrou, tentokrát používanou v modelování vzniku sociálních struktur, je **Lov na jelena**, *Stag Hunt Game*. Ideou v podobě hry pro dva hráče je, že každý hráč se nezávisle rozhoduje, zda půjde na lov jelena (Stag) nebo zajíce (Hunt). Zajíce uloví každý sám, na jelena se musí sejít oba. Výplatní matice pro hodnoty **S** a **H** je

$$\begin{matrix} S \\ H \end{matrix} \begin{pmatrix} \frac{s}{2} & 0 \\ h & h \end{pmatrix} \quad (0.4)$$

Pokud předpokládáme  $\frac{s}{2} > h$ , má hra dvě čistá evolučně stabilní Nashova equilibria [**H,H**] a [**S,S**] a jedno evolučně nestabilní smíšené Nashovo ekvilibrium dané poměrem  $(s - 2h) : h$ . Podstatou modelovacího potenciálu hry je právě existence dvou čistých Nashových equilibrií, z nichž ale jen jedno je paretooptimální,  $(S, S) > (H, H)$ , výhodnější pro každého z hráčů, nicméně chybí triviální mechanismus přechodu od horšího equilibria k lepšímu. Hráč, který se k tomu rozhodne jednostranně, skončí bez jakékoli kořisti. Hra je proto používána k modelování oněch přechodů daných koordinací, vyjednáváním a v

důsledku toho nutnosti rozvoje sociální struktury [Skyrms 2004], [Pacheco & all, 2009].

---

### Prisoners Dilemma

Hrou dvou hráčů sloužící k modelování rozporu individuální x kolektivní racionality je Vězňovo dilema, Prisoners Dilemma [Rapoport 1965] Modeluje situaci rozhodování mezi dvěma strategiemi, Cooperate a a Defect. Přičemž kolektivně optimální je  $[C, C]$ , ale každému jednomu z obou hráčů přinese zvýšení zisku zrada - užití  $D$  - pokud bude jednostranná, tzn. pokud protihráč stále koperuje. Matice hry má tvar [Hofbauer 1998]

$$\begin{matrix} C & \begin{pmatrix} R & S \\ T & P \end{pmatrix} \\ D & \end{matrix} \quad (0.5)$$

kde  $T > R > P > S$  + (někdy vynechávaná) podmínka účinnosti  $[C, C]$   $S + T < 2R$ .  $D$  tedy ostře dominuje nad  $C$  a  $[D, D]$  je Nashovým equilibriem; jednostranné porušení je ztrátou pro jednostranně kooperujícího. Přestože  $[C, C]$  představuje kolektivně optimální a paretooptimální výsledek a  $[D, D]$  není ani paretooptimální, podobně jako Lov na jelena nemá Vězňovo dilema k dispozici mechanismus, který by situaci  $[D, D]$  dokázal zvrátit na oběma upřednostňovanou  $[C, C]$  a na rozdíl od Lovu na jelena ani mechanismus, který by  $[C, C]$  udržel. Protože Vězňovo dilema je modelem rozhodovacích situací, v nichž účastníci empiricky skutečně rozhodují proti sobeckým zájmům, budu se mu podrobněji věnovat v dalších kapitolách. V [Příloha 1] také slouží jako jedna z her, pro níž jsou analyzovány dopady fisherovské selekce.

---

### Snowdrift Game

Hrou modelující emergenci kooperace je také Sněžná závěj, *Snowdrift Game* [Doebeli 2005]. Matice hry se strukturou shoduje s maticí Jestřába x Hrdličky, nicméně anekdota k ní vede jiná: Dvě auta uvízla ve sněžné závěji a alespoň jeden z řidičů musí obětovat náklady nutné k tomu, aby se dostala ven. Strategiemi jsou opět  $C$  a  $D$  a maticí

$$\begin{matrix} C & \begin{pmatrix} b - \frac{c}{2} & b - c \\ b & 0 \end{pmatrix} \\ D & \end{matrix} \quad (0.6)$$

kde  $b$  je zisk z osvobozeného auta,  $c$  náklady k tomu nutné. I když je podobná hře Jestřáb x Hrdlička, cílem je zkoumat koordinaci shody na tom kdo se podílet bude a kdo ne. V biologických modelech ji používá např. [Van Dijk & all, 2012] jako jeden z možných scénářů (ne)rozdělení péče o mláďata, speciálně pak u moudivláček, *Remiz Pendulinus*. U moudivláček není konflikt, zda pečovat bude otec či matka, rozhodnut jednoznačně v něčí neprospěch evolučně a tak se přesouvá na úroveň jednotlivců, resp.páru. Ten z rodičů, jemuž se podaří péči vyhnout, má šanci v dané sezoně zvládnout ještě jednu snůšku. V matematických modelech evoluce obecně hru používá např. [Sánchez 2012]. V [Gore 2009] model pronikl ke konfliktům jednobuněčných organismů (zde kvasinek).

## Altruism

Altruismus, někdy gift exchange Game.[Fehr & all, 1998] Na rozdíl od kooperace neexistuje důvod prohlásit altruismus za jednoznačně skupinově výhodný. Vzdání se zdrojů, nebo energie nutné k jejich získání, ve prospěch (nepříbuzného) jedince ve skupině může být kolektivně přínosné - např. pokud bohatší jedinec daruje přebytečné zdroje jedinci "chudšímu", u něhož lze očekávat vyšší efektivitu využití - nebo ztrátové - např. při velkých transakčních náladách nebo v případě "bezhlavého" kompetitivního altruismu redistribuujícího zdroje směrem k jedincům z jakýchkoli důvodů méně schopným je efektivně využít. Hra gift exchange Game modeluje altruismus skupinově neutrální. Každý z hráčů se může rozhodnout vzdát nebo nevzdat části zdrojů ve prospěch soupeře. Výplatní matice je

$$\begin{matrix} \mathbf{A} \\ \mathbf{nA} \end{matrix} \begin{pmatrix} V & 0 \\ 2V & V \end{pmatrix} \quad (0.7)$$

Příloha [1] opět testuje změnu v důsledku sexuálního výběru.

## Rock-paper-scissors

Veřejně nejznámější hrou reprezentovatelnou jako hra maticová je Kámen-Nůžky-Papír, **Rock-Paper-Scissors**, v níž shodné symboly dávají výplatu (0, 0), jinak Kámen vítězí nad nůžkami, Nůžky nad Papírem a Papír nad kamenem. Výplatní matice je tedy

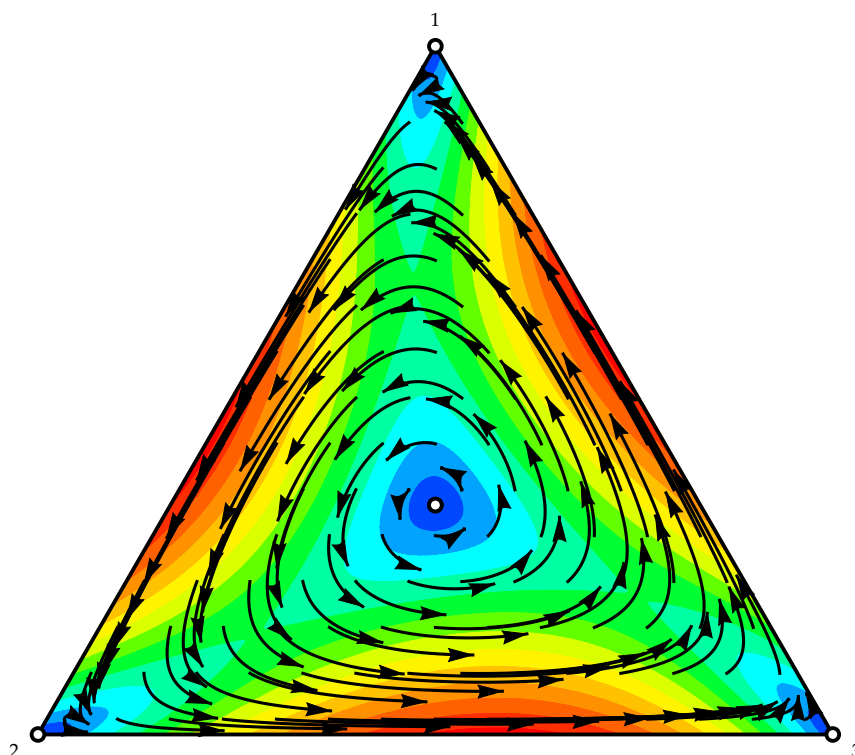
$$\begin{matrix} \mathbf{R} \\ \mathbf{S} \\ \mathbf{P} \end{matrix} \begin{pmatrix} 0 & w & -w \\ -w & 0 & w \\ w & -w & 0 \end{pmatrix} \quad (0.8)$$

Evoluční teorie her pak zkoumá její různé varianty, pro rozdílné poměry zisků a ztrát a pro různá vyhodnocení remízy. Především tuto rozhodovací situaci rozšiřuje i pro nenulové součty na obecnější

$$\begin{matrix} \mathbf{R} \\ \mathbf{S} \\ \mathbf{P} \end{matrix} \begin{pmatrix} 0 & w & -l \\ -l & 0 & w \\ w & -l & 0 \end{pmatrix} \quad (0.9)$$

a rozlišuje mezi stabilní *god RPS* pro  $l < w$  a nestabilní *bad RPS* s  $l > w$ .

I pro tak jednoduchou a známou hru existuje biologický jev, jehož je tato hra modelem: Trojice typů samců *Uta Stansburiana* (leguánek pestrý) odpovídající třem možným strategiím páření: žárlivé střežení   jedné nebo několika samic vs více samic   hůře uhlídatelných vs promiskuita, "kradení samic"   [Sinervo 1996]. Zajímavé je, že jednotlivé formy se liší zbarvením, přesto mezi nimi není známa adaptace, která by tohoto faktu využívala. Promiskuitní typ (žluté hrdlo) dokáže lépe krást samice polygammnímu typu (oranžové hrdlo), ale je bezmocný vůči žárlivému typu (modré hrdlo), takže v období *modrých* končí bez potomků Vzhledem k tomu, že populace spíše než směřování k rovnovážnému zastoupení všech tří typů vykazuje cca 10-15leté cykly se 4-5letou výraznou převahou jednoho z typů [Alonzo 2001], vývoj se odehrává spíše v souladu s *bad RPS* modelem, z pohledu evoluční teorie her.



Model vývoje populace podle schématu Bad RPS,  $w=1$ ,  $l=-2$ , znázorněný ve fázovém diagramu. Populace nesměřuje k rovnovážnému zastoupení, nýbrž naopak ke stabilnímu cyklu. Model i obrázek je vytvořen v systému *Dynamo*, [Sandholm 2012], [Sandholm 2010]

Komplexnější maticovou hrou lze popsat soupeření stejnonožců *Paracerceis sculpta* [Shuster 1990], [Shuster 1989] dokonce s identifikovaným genem určujícím volbu strategie. Podle [Shuster 1990] si samičky mezi dostupnými partnery k páření nevybírají, strategie ovšem soutěží o přístup k nim. Samec  $\alpha$  (obě kopie genu nesou  $\alpha$  variantu genu) vytváří harémy, samec  $\beta$  (alespoň jedna kopie  $\beta$ ) se do nich snaží proniknout pomocí nápodoby samice, samec  $\gamma$  (kombinace  $\gamma\gamma$  nebo  $\gamma\alpha$ ) k témuž účelu využívá malého vzrůstu. [Shuster 1991] ukazuje empiricky smíšenou populaci samců= nositelů jednotlivých strategií a dokládá rovnováhu tabulkou měření úspěchů v páření, z níž lze odvodit empirickou matici hry.

---

## Základní použité pojmy

**Hru** (nekooperativní, statickou) definují tři prvky

- **hráči**. Množina  $I$  hráčů, tzn agentů schopných zasáhnout do hry a motivovaných to skutečně udělat. Pro hráče  $i$  označíme symbolem  $-i$  množinu všech ostatních hráčů.

- **strategie**. Každému hráči  $i \in I$  je přiřazena množina strategií  $A_i$  strategií. Tato mu dává výběr z možností jak do hry zasáhnou, z logiky věci  $|A_i| > 1$ . Jednotlivé strategie hráče  $i$  značíme  $a_i$ , kombinaci

strategií jeho protihráčů  $a_{-i}$

- **vyhodnocení.** Zobrazení  $v: \otimes_I A_i \rightarrow R^I$  Vyhodnocení každé kombinaci strategií přiřadí vektor *co daná kombinace přinese každému z hráčů*. Opět z logiky věci by pro každého hráče měly existovat alespoň dvě kombinace strategií, v nichž se liší jím použitá strategie a zároveň mu přinášejí rozdílné výplaty. Pro konečné množiny strategií nazýváme pravidlo vyhodnocení také výplatní maticí, i když pro více než dva hráče jde o vícerozměrné pole. Pro dva hráče s nepříliš velkým počtem strategií lze symetrickou hru reprezentovat jedinou maticí, v níž pole  $(i, j)$  je ohodnoceno ziskem strategie  $i$  proti strategií  $j$  oponenta.

Pojem strategie používá definice formálně, jako jakýkoli dovolený způsob zásahu hráčem do hry. Na rozdíl od běžného jazyka, kde pojmu strategie přiřazujeme již jistou promyšlenost, sofistikovanost.

**Smíšená strategie** je pravděpodobnostní rozdělení na prostoru strategií  $A_i$  hráče. Pravděpodobnostní rozdělení s pravděpodobností 1 u jedné ze strategií nazýváme čistou strategií. V tomto kontextu se pojem smíšená strategie používá pro odlišení (formálně smíšené) strategie, která předchází nesplňuje.

V předchozích příkladech se objevují především hry symetrické, kde množiny strategií hráčů lze formálně ztotožnit a vyhodnocení je pak symetrické vůči permutacím hráčů při zachování onoho ztotožnění; definice ale tuhle vlastnost nevynucuje. Hru, pro kterou je splněna, nazýváme symetrickou; pokud je konečná hra dvou hráčů symetrická, lze výplatní funkci přehledně znázornit maticí výplat: řádky i sloupce jsou strategie, hodnota políčka  $[i, j]$  je výplata hráči hrajícímu  $i$ , pokud protihráč zahraje  $j$

Při použití smíšených strategií počítáme vyhodnocení každého hráče jako střední hodnotu vyhodnocení za předpokladu, že hráči používající smíšené strategie tu svou konečnou losují nezávisle, tzn 
$$V_i = \sum_{\mathbf{r} \in \otimes_I A_i} v_i(\mathbf{r}) \prod_{j=1}^n P(X_{r_j})$$

**Nashovo equilibrium:** Kombinace čistých nebo smíšených strategií  $(X_i)_{i \in I}$  taková, že žádný z hráčů změnou své strategie nemůže dosáhnout vyššího ohodnocení za předpokladu, že tak učiní jako jediný. Nashovo ekvilibrium je čisté, pokud všechny v něm užívané strategie jsou čisté, a smíšené, pokud alespoň jedna užitá strategie je smíšená.

**Symetrické Nashovo equilibrium:** Pro symetrickou hru Nashovo equilibrium, při němž všichni hráči použijí tutéž (možno smíšenou) strategii. Modeluje situace, kdy neznámí hráči spolu hrají jednorázově a žádný z hráčů nekomunikuje s ostatními a nemůže se na použité strategii dohodnout. První volbou k analýze behaviorálně složitějších her bývají právě symetrická equilibria.

**Dominance strategií:** Strategie hráče  $a_i \in A_i$  (čistá nebo smíšená) dominuje jeho strategií  $a'_i \in A_i$ , pokud pro každou kombinaci strategií ostatních hráčů  $a_{-i}$  výplata přinese hráči  $i$  při užití  $a_i$  a za předpokladu užití  $a_{-i}$  ostatními stejně nebo více než užití  $a'_i$  proti  $a_{-i}$  ostatních, přičemž alespoň pro jedno  $a_{-i}$  je nerovnost ostrá.  $a$  v takovém případě dominuje  $a'$ ,  $a'$  je dominována  $a$ . Strategie hráče  $i$  je dominována (bez kontextu uvádějícího dominující strategii) pokud existuje strategie, která jí z pohledu hráče dominuje. Strategie je dominující z pohledu hráče  $i$ , pokud z jeho pohledu dominuje všem ostatním jeho strategiím.

Kombinace strategií  $(X_i)_{i \in I}$  je **Paretooptimální**, pokud neexistuje jiná kombinace strategií, která dává každému z hráčů stejný nebo větší zisk a přitom alespoň jednomu ostře větší. Pokud taková kombinace existuje, říkáme, že první (paretooptimální) kombinaci paaretovsky dominuje.



Kombinace strategií  $(X_i)_{i \in I}$  je **eficientní** nebo **skupinově** či **kolektivně optimální** pokud maximalizuje celkový součet výplat jednotlivých hráčů. Strategie, které k ní hráče dovedou, se nazývají skupinově/kolektivně racionální.

Kombinace strategií  $(X_i)_{i \in I}$  je leontiefsky optimální, pokud maximalizuje (vzhledem k ostatním kombinacím strategií) minimum výplat všech hráčů plynoucích z kombinace  $(X_i)_{i \in I}$



## Empirické protipříklady a experimentální hry

Všeobecně známou a snad až kulturním symbolem teorie her se stala hra věžňovo dilema. Podle monografie [Poundstone 1993] hru i příslušnou anekdotu vymyslel matematik a jeden ze zakladatelů teorie her Albert Tucker pro účely přednášky o možných přínosech vznikající teorie her na katedře psychologie Stanfordské univerzity. Paradoxně za účelem ilustrovat omezení použitelnosti teorie her pro analýzu skutečného lidského chování. Vždyť přece Nashovo řešení jasně říká **D** a přesto se tak lidé zdaleka vždy nechovají! Tucker to zdůvodnil rozparem nereálnosti teoretickoherní idealizace rozhodování coby vždy racionálního aktu (předpoklad *perfect rationality*); skuteční lidé se ovšem vždy racionálně nechovají a tak občas zahrají **C**. Z dnešního pohledu je takové či v podobných rozhodovacích situacích ekvivalentní rozhodování považováno spíše za rozpor mezi individuální a kolektivní racionalitou než mezi hypotetickým racionálním a skutečným (podle Tuckera a staršího náhledu teorie her neracionálním) chováním lidí [Kollock 1998]. Teorie her a rozhodování obecně si nicméně ponechala termín *perfect rationality* coby předpoklad chování agentů za každých okolností se rozhodovat v souladu s maximalizací svého užitku a totéž očekávat od ostatních + iterované verze (očekávat, že totéž očekávají od nás i od ostatních atd). V rozhodování o zdrojích se pro tento předpoklad vžil název sobecká racionalita, což ovšem v obecném použití může být poněkud zavádějící, protože nesobeckost může být integrována už v oné užitkové funkci.

Věžňovo dilema nebylo první hrou ilustrující rozpor mezi racionálním a kooperativním chováním, resp. v souladu s pozdějším upřesněním mezi individuálně a kolektivně racionálním chováním. Předcházela mu trochu méně elegantní dvoumaticová hra

$$\begin{array}{cc} & \begin{array}{cc} C & D \end{array} \\ \begin{array}{c} C \\ D \end{array} & \left( \begin{array}{cc} \left( \frac{1}{2} & 1 \right) & (-1 & 2) \\ (1 & -1) & \left( 0 & \frac{1}{2} \right) \end{array} \right) \end{array} \quad (0.10)$$

zkonstruovaná Merillem Floodem a Melvinem Dresherem. Princip byl stejný jako věžňovo dilematu: Strategie **D** dominuje strategii **C**, nicméně použita oběma stranami vede k výsledku, který není eficientní ani paretooptimální. Tato dvojmatice byla posléze využita k první známé experimentální hře ve smyslu teorie her. Armen Alchian z UCLA a John D. Williams z RAND Corporation sehráli r. 1949 tuto hru na sto kol, AA v roli hráče vybírajícího řádek a JW sloupec. Záznam zůstal zachován včetně hráčských komentářů, přetiskuje jej [Poundstone 1993]; ukázalo se, že ani mezi odborníky nepřevažovala tendence konvergo-

vat směrem do Nashova equilibria. Naopak lze ze zachovaných komentářů testerů ke svým tahům odvodit jisté lavírování mezi reciprocitou, snahou protihráče obelstít a mstou za to.

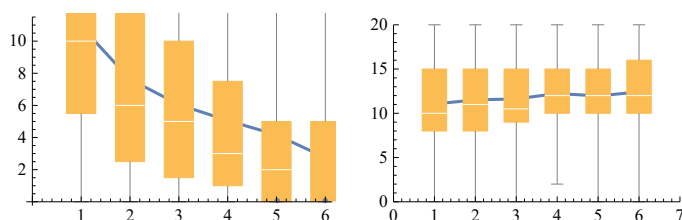
Pro výzkum rozhodování v situacích rozporů mezi individuální a kolektivní racionalitou se věžňovo dilema stalo zlatým standardem jak modelů emergence kooperace tak experimentů. Pro interakce více než dvou hráčů pak podobně posloužila experimentální hra Public Goods Game, *Veřejné blaho, někdy VCM - Voluntary Contribution Mechanism*. Experimentálně Public Goods Game simuluje fond, do něhož hráči přispívají dobrovolnou částkou, kterou fond předem definovaným způsobem navýší (např. v lineární verzi Public Goods Game násobkem  $r$ ), ale zisk je pak rozdělen všem hráčům, bez ohledu na výši příspěvku. Hranice praktického odlišení Věžňova dilematu a Public Goods Game je nejasná, např. článek [Falk 2005] nazývá věžňovým dilematem hru tří hráčů hranou zcela jasně podle pravidel hry na veřejné blaho, dokonce včetně možného trestání nekooperativních hráčů (jiným způsobem než následnou nekooperací ala TFT či Grim Trigger). Z druhé strany, public Goods pro dva hráče s koeficientem zhodnocení vkladu  $1 < r < 2$ , přepsaná do matice pro strategie  $D$ =nedat nic,  $C$ =dát vše, je také maticí věžňova dilematu. Konečně, věžňovo dilema je hypotetická konstrukce, ale situace, kdy část zdrojů, úsilí nebo vlastního bezpečí obětovaná jedincem zvýší prospěch skupiny víc než jen o oběť, je snadno pochopitelná a experimentálně i empiricky zaznamenanelná nejen u lidí.

Public Goods Game s obvyklými pravidly a parametry však rozšiřuje věžňovo dilema o možnost použít kromě strategie čistě individuálně racionální (nedat nic) nebo čistě kolektivně racionální (dát do fondu všechno) také velké množství strategií mezi těmito póly - dát část. Věžňovo dilema toto umožňuje jen v podobě smíšené strategie, která je ovšem pro experimentátora obtížněji pozorovatelná. Experimentální výsledky pro vícekolové veřejné blaho bez trestů se ve většině experimentů opakujících [Andreoni 1988], [Andreoni 1995] (bez trestů) či [Fehr 1999] (bez trestů + s tresty, pro srovnání), rovněž v experimentu provedeném na PřF UK, [Kuběna 2014, též příloha 2] i podle metaanalýzy [Sally 1995] zdají být více souladu s teoretickou předpovědí teorie her, možná doplněnou o předpoklady teorie her evoluční: na začátku se sice hráči nechovají individuálně racionálně (přispívají), ale v dalších kolech průměrný příspěvek klesá a zřejmě se blíží téměř 0. Tedy pozorujeme postupné přibližování se Nashovu ekvilibriu, *asymptoticky individuálně racionální chování*

Zcela v rozporu se závěry této (nekooperativní) teorie her jsou ovšem experimentální výsledky varianty hry na veřejné blaho s tresty [Fehr 1999]. Ve variantě *With Punishments S tresty* následuje v každém kole po rozdělení zisků fondu další část, v níž jsou ostatním hráčům ukázány jednotlivé výše příspěvku a každý z hráčů má možnost "potrestat" své protihráče stržením části peněz - ovšem stojí to náklady rovněž trestajícího. Teoretická předpověď pomocí zpětné indukce predikuje při aproximaci sobecky racionálním rozhodováním stejný výsledek jako bez trestů, via **Backward Induction Paradox** [Pettit 1989]: Hráči v posledním kole (teoreticky!) trestat nebudou, protože je to stojí náklady a ty už se jim nevrátí. V důsledku toho bez ohledu na předchozí tresty v poslením kole hráči nepřispějí do fondu a tak nemá cenu plýtvat náklady na jejich trestání ani v předposledním

kole... Na rozdíl od varianty bez trestů experimenty tento předpoklad vyvrátily i asymptoticky. Možnost trestání kooperativní chování udržela a ve variantě s trestáním průměrný příspěvek s postupujícími koly neklesal [Fehr 1999] nebo dokonce signifikantně rostl [Kuběna 2014]. Trestající hráči se v těchto výzkumech opravdu vyskytli a trestání setrvalo; ač nevynutitelné, nejevilo známky konvergence k blízkosti 0.

grafyPG



2 × šestikolová verze Public Goods Game bez trestů (vlevo) a s tresty (vpravo) na dvanáctičlenné skupině - vývoj vkladů během šesti kol, maximální možný vklad byl 20 Kč. Výsledky experimentu publikovaného v [Kuběna 2014], tento graf nebyl v PLoS One publikován.

Trestající chování je z pohledu jednorázových nebo konečně opakovaných her už v rozporu jak s individuální tak i s kolektivní racionalitou. Trestání stojí trestajícího náklady (rozpor s individuální racionalitou) a přitom zároveň sníží společný zisk o náklady na trestání + obdržený trest (rozpor s kolektivní racionalitou). Přesto se i v mimolidské v živé přírodě s nákladným trestáním setkáme, stejně tak u lidí v reálném životě nebo i v laboratorních experimentech, např. v těch zmíněných výše.

Jako model dalších situací, kdy jedinec jedná jak proti individuální tak proti kolektivní racionalitě, slouží kromě her umožňujících nákladné trestání také experimentální hra **Ultimatum**, *Ultimatum Game*, *Ultimatum Bargaining* [Roth 1991], [Bolton 1991]. K experimentu jsou pozváni dva hráči, nicméně výplatu  $V$  obdrží nejprve jen jeden z nich, *Proposer*. Obdrží ji podmíněně s tím, že část dle vlastní volby přenechá kolegovi, *Akceptorovi*. Akceptor má možnost rozdělení buď akceptovat nebo odmítnout, ve druhém případě experimentátor sebere peníze oběma, výplata je  $(0, 0)$ . Opět individuální racionalita předpovídá výsledek  $(V - 1, 1)$ , tedy situaci, kdy donor dá nejmenší možnou částku a Akceptor ji akceptuje coby stále lepší než nic. Z kolektivní racionality zase plyne akceptace jakéhokoli rozdělení. Přesto tomu experimentální výsledky neodpovídají, souhrn mnoha experimentů napříč kulturami shromáždil [Camererer 2003] a tedy ukazují dilema mezi individuální a kolektivní racionalitou jako zde falešné, přinejmenším na úrovni jednorázových zisků a ztrát. [Camererer 2003] shrnuje výsledky mnoha experimentů na lidech a všechny se kvalitativně shodnou v závěru, že jen výjimečně *proposer* nabízí výrazně menší část než 50% a procentuálně malé částky jsou akceptorem odmítány s pravděpodobností blízkou jistotě.

Experimentální hra **Trust Game**, *Důvěra*, *Investor - Podnikatel* rozšiřuje potenciál předchozích experimentálních her o možnost experimentálně sledovat (ne)důvěru a reakci na ni v rámci jednokolové hry. Hrají dva hráči, z nichž jeden, *Investor*, obdrží od experimentátora částku, z nichž část může poslat druhému, *Podnikateli*. Poslaná částka se cestou znásobí koeficientem  $r$  (podnikatelský záměr “uspěl”) a podnikatel pak dobrovolně zvolenou část vložených peněz vrací investorovi. Trust Game byla jednou ze dvou experimentálních her použitých v experimentu [Lindová 2010, též příloha 5] konaného na Přírodovědecké fakultě

UK.

V rámci experimentálních her je nejčistším modelem (ne)ochoty experimentálních subjektů se zcela dobrovolně vzdát části svých zdrojů ve prospěch druhého **Dictator Game**, *Diktátor*, poprvé exaktně použitá k experimentu v [Kahneman 1986]. Jeden ze dvou hráčů, *Diktátor*, obdrží od experimentátora částku, z níž může dle své vůle část věnovat druhému, *Příjemci*. Na rozdíl od Ultimatum Game nemá Příjemce žádný vyjednávací potenciál vynutit si nějakou částku hrozbou, na rozdíl od Trust Game se nemůže protihráči revanšovat žádným ziskem, na rozdíl od Věžňova dilematu či Public Goods Game mu nemůže přinést prospěch ani jinak, nezávisle. Navíc žádná ze strategií nezvyšuje na úrovni zdrojů skupinový zisk, tedy zde padá i motivace skupinovou racionalitou. Nad to všechno je jednoduchá a snadno pochopitelná i ve všech iteracích (“*jak a zda vůbec asi protihráč pochopí, když se rozhodnu... a jak mám chápat jeho protireakci...*”) Zde je rozhodovací situace jasná - jako Diktátor přijdu přesně o ty zdroje, které pošlu spoluhráči, a ten nemá žádnou možnost tuto premisu jakkoli ovlivnit. Jako Příjemce získám přesně ty zdroje, které pošle Diktátor. Experimentální hra je ze všech zmíněných nejbližším modelem altruismu. Metastudie [Engel 2011] tvrdí, že za 25 let experimentálního opakování Dictator Game nebyl vyvrácen základní Kahnemanův závěr vyplývající z jeho počátečního výzkumu na toto téma, totiž ochota velké části lidí nezištně přispívat druhým.

Studie [Kahneman 1986] ukázala, že mezi variantami (10 \$, 10 \$) a (18 \$, 2 \$) jak rozdělit 20 \$ se 76 % experimentálních subjektů z nich přiklonilo k té první byť pro ně byla nevýhodná. Rovněž se v rozhodovací situaci, v níž hráli roli (nikoli nestranných) “rozhodčích” mezi těmito dvěma děleními, 74 % z nich přiklonilo k dodatečnému odměnění (na svůj úkor, ale i na úkor kolektivní racionality!) těch, kteří obdrželi jen 2 \$.

Varianta Diktátora posloužila rovněž k experimentálnímu ověření jedné ze základních premis, totiž že u lidí dobrovolné podělení se o zdroje plyne právě z ochoty se dělit. Tedy ze zcela racionálně motivované péče o blaho druhého, spíše než z iracionálních či náhodných popudů; v terminologii podle [Binmore 2014], originálně [Simon, 1976] tím prokázala převažující *procedurální racionalitu* altruistických rozhodnutí. Tzn za předpokladu, že blaho druhého je částí cílových měřítek rozhodnutí, schopnost racionálně zvážit a vybrat cestu k němu. Je popsána v [Andreoni, Miller, 2008]. Experiment se přímo zaměřil na otázku, zda altruismus chápat spíše jako důsledek rozhodnutí iracionálních i procedurálně nebo je altruismus - ve shodě se svým názvem - racionálním důsledkem starosti o dostatek rovněž pro druhého. Experimentální subjekty dostávali několikrát po sobě určitou částku, již měli rozdělit mezi sebe a neznámého spoluhráče, a k tomu v náhodném pořadí scénáře kolikrát se zvýší darovaná a kolikrát ponechaná část. Experimentátoři zkoumali na základě jejich rozhodnutí jejich individuální užitkovou křivku, jak je důležitý zisk pro druhého v závislosti na dosud obdrženém příjmu subjektu. Předpoklad výzkumníků byl, že při racionálním rozhodování budou body reprezentující rozdělení obdržené částky ležet cca na konvexní křivce, zatímco při iracionální motivaci altruismu budou rozloženy nahodile. Tzn, podle *racionální hypotézy*, blaho druhých si za své zdroje kupujeme právě tak jako jiné zboží; čím více zdrojů už druhý má, tím

méně jsme motivováni kupovat mu další a tím výraznější musí být *ceteris paribus* poměr zisk druhého / naše ztráta, aby dokázal motivovat k dalšímu altruismu. Podle výsledků ze 142 lidských subjektů se 22% ukázalo sobeckých nebo téměř sobeckých. Tedy bez ohledu na poměr zisk druhého / naše ztráta i na dosud získané peníze se snažili maximalizovat  $U(X_{ja}, X_{druhý}) = X_{ja} \rightarrow \max$ . Blízko utilitarismu, tedy absolutní kolektivní racionalitě - tzn snažících se maximalizovat společný zisk,  $U(X_{ja}, X_{druhý}) = X_{ja} + X_{druhý} \rightarrow \max$  bylo 21 % (6 % absolutně, tzn posílali zdroje vždy tam, kde byly více zmnoženy). Absolutně soucitný (Leontiefsky) přístup - přidávat tomu, kdo dostal dosud méně, dokud bude mít méně,  $U(X_{ja}, X_{druhý}) = \min(X_{ja}, X_{druhý}) \rightarrow \max$ , zvolilo 16 % z nich. Jiný racionální přístup pak dalších 36 % a 9 % účastníků rozdělovalo zdroje neracionálním způsobem. I bez započítání sobeckých jedinců stále převládá racionalita zhruba 88 : 12. Tedy skutečně starost o druhé, nikoli náhodný popud, nejčastěji vede u lidí k rozdělení se o zdroje či peníze.

Naopak odklon od (pravděpodobně procedurální) racionality zaznamenal [Saijo 1995] s upravenou verzí Public Goods Game pro dva hráče. Porovnali dvě vlákna experimentu, přičemž v jednom zvyšoval fond vybranou částku  $2 \times 0.7$  krát, ale ve druhém  $2 \times \frac{1}{0.7}$  krát. Tedy skupinově racionální bylo v obou případech přispět do fondu maximální možnou částkou, ve druhém vlákně bylo totéž navíc také individuálně racionální. Každý dolar vložený do fondu by se přispívajícímu automaticky vrátil spolu se 40 centy navíc, i kdyby soupeř nevložil nic. Ve výsledku pak ukázali dokonce mírně vyšší míru odklonu od individuálně racionálního chování tehdy, když bylo v souladu rovněž s kolektivně racionálním, než když byly tyto dvě motivace v rozporu. Nedostatek procedurální racionality hráčů je zde ovšem jen jedním z možných vysvětlení, i podle názvu se autoři přiklonili k vysvětlení občasnou existencí negativního užitku ze zisků druhého.

Empiricky pozorujeme, že většina těchto experimentů se ve výsledcích odchyluje jak od závěrů předpovídaných předpokladem sobectvím myopického (tzn snahy maximalizovat zisk vzhledem k aktuálnímu stavu, za předpokladu, že tento zůstane zachován, bez zohlednění dopadu očekávatelných akcí protihráčů), tak především od závěrů opírajících se o předpoklad *perfect rationality* ve formě sobecky racionálního chování, tedy Nashova equilibria. Věžňovo dilema by za těchto podmínek končilo [**D**, **D**], Public Goods Game nulovými vklady do fondu, Public Goods Game s tresty nepotrestanými nulovými vklady do fondu, Ultimátum Game posláním nejnižší možné částky a jejím schválením coby lepší než nic, Trust Game posláním nulové částky s oprávněnou nedůvěrou v případné vrácení části zisku, Diktátor posláním nulové částky. Velký souhrn empirických výsledků experimentů s těmito hrami na lidských subjektech obsahuje kniha [Camerer 1990]. Otázka *proč* se v biologickém zkoumání rozpadá na dvě podotázky. Za prvé najít přirozenou, snadno pochopitelnou a testovatelnou motivaci subjektů reagovat jinak než sobecky racionálně nebo věřit v motivace protihráčů reagovat jinak než sobecky racionálně, např. o své újmě trestat sobecké chování. Za druhé pak jakým mechanismem se chování vedoucí k dobrovolné ztrátě části zdrojů udrží v evoluci, případně jak a zda se udrží nositelé některé z popsanych motivací vůči jedincům, kteří se této motivace prostě zbavili. Ideálem úvah jsou modely prokazující

udržitelnost ultimátní, tzn. koncepty opírající se o výhody jiné než poskytnuté prostě jinými jedinci chovajícími se jinak než sobecky racionálně. Například v Public Goods Game: pokud dospějeme k závěru, že hráči přispívají do fondu, protože se bojí, že by jinak byli potrestáni, jsme od ideálu ještě daleko. Protože co udržuje motivaci sobce o své újmě trestat?

Nutnou podmínku evoluční udržitelnosti kooperace - dědičnost psychologické tendence kooperovat - prokázala na lidech studie [Cesarini 2008] srovnáním jedno- a dvouvoječných dvojčat (nehráli mezi sebou, srovnávána byla univerzální schopnost kooperovat, nikoli kooperovat mezi sebou). Použitou experimentální hrou byla Trust Game.

I když motivaci v rozhodování kolektivní racionalitou či užitkem druhého považujeme za prokázanou, přesto ani různorodý mix kolektivní a individuální racionality některé pozorované jevy nevysvětlí. V první řadě trestání v Public Goods Game s tresty či odmítání jakýchkoliv nabídek “lepší než nic” v Ultimatum Game. Dalším konceptem je averze k nerovnosti, případně výše zmíněný negativní užitok ze zisků druhého za určitých podmínek (závist) [Kirchsteiger, 1994]. Averzi k nerovnosti zavedli do výplatních funkcí různých her [Fehr-Schmidt 1999]. Výpočtem předpovězené výsledky skutečně ukázaly pro Public Goods Game s tresty i bez trestů, Ultimatum Game, Trust Game i Dictator Game situaci kvalitativně podobnou empirickým výsledkům, tzn. Nashovo equilibrium někde mezi krajními polohami strategií (nedat nic x dát vše apod), v závislosti na parametrech nakolik snižuje užitok získat méně a nakolik více než druhý. [Fletcher 2008] prokázal averzi k nerovnosti experimentem na skupině malp hnědých, *Cebus apella*.

[Rabin 2003] pak do teoretickoherních výpočetních konceptů vnáší přirozenější, ale ve formalizované podobě složitý koncept *fěrovosti*, opírající se kromě zhodnocení zisků taky o predikci a zhodnocení motivací spoluhráčů. I za stejných podmínek rozdělení zdrojů se užitky liší také v závislosti na motivacích a cestě, jak k tomuto rozdělení došlo.

Výše zmíněné koncepty i mnoho dalších možná poskytují systematické, elegantní a s psychologickou zkušeností souhlasící zdůvodnění proč experimentální hry dopadají tak, jak dopadají. Nicméně druhou část otázky, evoluční udržitelnost, pouze odsouvají. Možná mají lidé opravdu vrozenou/vštípenou úctu ke kolektivní racionalitě či averzi k nerovnosti, nicméně jak to, že svět ještě neovládly geny těch, kteří ji vrozenou nemají a vštípení odolají? Dtto pro jiné živočichy. Případně o krok dále: možná by ve společnosti nepřežili, protože úspěch jejich racionálně sobeckých strategií je rozkládán trestáním. Ale co udržuje dlouhodobě ve hře dostatečné množství jedinců ochotných obětovat zdroje k trestání? Pokud trestání má být motivací pro příští chování či strach z trestů pro netrestající, dostáváme se trochu do vysvětlení kruhem (možná přesto správného a nevyhnutelného - viz další kapitola).

Jeden směr úvah vede k doporučení nahlížet na výše zmíněné i ty opominuté motivace udržující kooperaci či altruismus nikoli jako na mechanismy konstruované a fungující v evolučním vakuu, nýbrž jen jako na nástroje posilující vzájemnost tehdy, fungovala-li by (hůře) i bez nich. Například mechanismy posilující vzájemnost příbuzenskou nebo snižující práh příbuznosti nutný k její výhodnosti definovaný Hamiltonovým pravidlem [Hamilton 1964] Design experimentů testujících tento koncept pak vede k manipulaci ukazatelů vzá-



jemné příbuznosti. V experimentu [Krupp 2008] v rámci experimentální hry Public Goods ukazovali na ploše počítačů fotografie protihráčů, ale experimentálně manipulované (coby kompozitní fotografie) směrem k větší nebo naopak menší podobnosti s daným hráčem. Experiment skutečně prokázal vyšší kooperaci s “podobnějšími”. V [Kuběna 2014] toto v rámci Public Goods Game s tresty autoři navrhli v diskusi jako jedno z vysvětlení Justine Effectu, tzn. tendence při nespravedlivém trestání trestat - i za cenu vyšších nákladů ve srovnání s jiným zlomyslným trestáním - ty nejvíce přispívající do fondu. Prokázalo se, že takto jednají právě nejméně kooperující hráči, podle tohoto vysvětlení v podmínkách anonymity trestají v rámci nespravedlivých trestů nejpřísněji ty sobě nejméně behaviorálně podobné, tedy právě nejvíce kooperující.

Jinou cestou je na odpověď *proč* rezignovat a celou otázku obrátit, podobně jak to pro jiné neřešitelné problémy učinil antropický princip [Carr 1979]. Čili že možná nevíme, jak se v evoluci vyvinuly a proč se v evoluci dlouhodobě udržely mechanismy udržující kooperaci, nicméně vrozenost aspoň některých mechanismů udržujících kooperaci z evolučního hlediska dlouhodobě u alespoň části jedinců je *sine non qua* fungování společnosti v podobě, v jaké jí známe. A tedy v jaké vůbec můžeme klást podobnou otázku. Analogicky antropickému principu: důvod/mechanismus podmínek a fyzikálních konstant umožňujících naši existenci neznáme, nicméně víme, že nebýt jeho, neřešili bychom tady tento problém. Emergenci kooperace poté sledujeme jako evoluci socializace lidské - nebo mimolidské - společnosti. Hra na obecné blaho je skutečně považována za model evoluce společenských vztahů a její různé mutace experimentálně testují podmínky udržitelnosti této sociality/společenské kooperace, hra s tresty pak udržitelnosti sociálních norem vycucujících kooperaci [Ostron 2014]. Např. experiment [Güererk 2006] nabídl hráčům volbu, zda chtějí hrát variantu s trestáním či bez trestání, podle čehož byli zařazeni do jedné či druhé skupiny, z nichž jim pak experimentátoři losovali spoluhráče. Přestože skupina bez trestů byla z počátku populárnější, s postupujícími koly se ukazovala převaha kooperace (a zisků) ve skupině umožňující trestání a také do ní postupně většina hráčů přešla.

Vyjasnit pochyby, jak a zda vůbec je kooperace dlouhodobě evolučně udržitelná, se roku 1980 Robert Axelrod pokusil *in silico* pomocí evolučního turnaje v opakovaném vězňové dilematu s volbou parametrů  $R = 3$ ,  $T = 5$ ,  $S = 0$ ,  $P = 1$ . Výsledek publikoval následujícího roku [Milgrom 1984], knižně pak [Axelrod 2006]. Čtrnáct zúčastněných strategií + strategie střídající **C** a **D** náhodně, **RANDOM**, hrálo každá z každou 200 kol. Nejúspěšnější se ukázala jednoduchá strategie **TFT** - *Tit for Tat*, *Půjčka za oplátku*: v prvním kole **C** a v dalších kopíruje strategii soupeře - navržena Anatolem Rapaportem. Tato strategie zvítězila rovněž v následující verzi turnaje, kdy Axelrod vyhlásil cíl *Porazit TFT* [Axelrod 1988]

Navzdory přesvědčivému vítězství i rozšířenému omylu není za obecných podmínek **TFT** univerzálně evolučně stabilní v intuitivním ani formálním významu tohoto slova. **TFT** poskytuje stejně dobré výsledky **TFT** jako strategii  $\vec{C}$  - vždy kooperuj. Převaha **TFT** v prostředí tedy umožní rozmnožení  $\vec{C}$ , která posléze poskytuje dobré výsledky  $\vec{D}$  - vždy zrad' - a tedy umožní zánik kooperace. Forma vyhodnocování v Axelrodově turnaji neu-

možnila reflektovat toto nebezpečí, strategie tam hrály mezi sebou stále stejný počet kol a nezanikaly ani se nemnožily v důsledku neúspěšnosti. Anatol Rapoport explicitně deklaroval, že *TFT* není řešením vězňova dilematu. *TFT* za určitých restriktivních podmínek je evolučně stabilní proti alternativě  $\bar{D}$  [Hofbauer 1998], ovšem např. proti behaviorální strategii *RANDOM* je *TFT* horší než  $\bar{D}$

*TFT* je považována za abstraktní formu v živé přírodě pozorovaného jevu - recipročního altruismu nebo obecněji reciprocity. Jakmile vznikne mezi více jedinci vztah vzájemné dlouhodobé důvěry implikující reciprocitu, zisk ze zrady je pouze krátkodobý, ztráta dlouhodobá. Zradivší jedinec za cenu onoho jednorázového zisku buď ztrácí onen z dlouhodobé perspektivy výhodný vztah, nebo je nucen akceptovat trest v podobě jednorázové nekooperace oponentem (na niž ovšem musí reagovat kooperativně). Strategie GRIM (viz dále, případně Přehled pro tuto kapitulu) zradivším jedincům tuto volbu ani neposkytuje, cenou za jednorázovou zradu je trvalá ztráta kooperace oponenta, bez ohledu na případné přijetí trestu a nápravu.

Roku 1984 publikovala Nature článek [Wilkinson 1984] prokazující reciprocitu u upíra obecného, *Desmodus Rotundus*. Tento létající savec se živí výhradně krví větších teplokrevných živočichů, což ho odsuzuje k velké kolísavosti množství získané výživy: často na zdroj nenarazí dlouhou dobu, občas naopak mohou nasbírat množství převyšující možnost spotřeby. Protože jde o potravu, kterou nelze skladovat a ani k hypotetické evoluční adaptaci v podobě vytváření tělních zásob není u létajících savců moc potenciál, řeší tento druh problém nepredikovatelného střídání nadbytku a nedostatku dělením se o potravu. Práce [Wilkinson 1984] prokázala právě reciprocitu v ochotě podělit se v čase nadbytku.

U lidem evolučně bližších primátů pozorujeme kromě krátkodobé směny např. potravy za sex u šimpanzů bonobo [Godall 1986], [Stanford 1998] i učenlivých, *Pan Troglodytes* [Tutin 1979] (směnu lze také chápat jako formu recipročního altruismu či *TFT*, i když lidskému jazyku se vzpírá hrubou směnu označovat slovem “altruismus”) také dlouhodobé verze. Tedy rozhodování založené již na důvěře, že vstřícné chování bude oplaceno v budoucnu, jakmile jen k tomu bude lepší příležitost. Výzkum [Gomes 2009] prokázal obdarovávání šimpanzích samic atraktivní potravou od šimpanzích samců v časech mimo ovulaci, které následně průkazně zvýšilo šance na sex tohoto páru v době ovulace samice. I za podmínek, že samec v té době již lákavou potravou nedisponoval.

Přestože intuitivně můžeme považovat za nutnou podmínku potenciálního výskytu recipročního altruismu v daném druhu dosažení určité minimální míry kognitivních sociálních schopností (je třeba přinejmenším jedince svého druhu vzájemně rozeznávat a pamatovat si jejich chování), některé práce referují o reciprocitě podobné *TFT* u ryb: [Milinski 1990] u koljušky tříostné, *Gasterosteus aculeatus* [Dugatkin 1991] a [Dugatkin-Alfieri 1991] u živorodky duhové, *Poecilia reticulata*, známé též jako paví oko. Rozpor mezi individuální a kolektivní racionalitou vzniká v ochotě na vlastní riziko a ve prospěch skupiny prozkoumat okolí s ohledem na riziko výskytu predátorů. Metodologická práce

[Stephens 1997] ovšem přesvědčivost argumentů pro TFT či reciprocitu u prací na téma predační inspekce ryb zpochybňuje.

Přísnější než TFT je strategie známá v teorii opakovaných her pod názvem GRIM, případně GRIM Trigger. Podobně jako TFT začíná kooperací, kterou udržuje dokud protihráč kooperuje. Jakmile ovšem jednou oponent zradí, na rozdíl od TFT GRIM nezná slitování ani nápravu a zradivší hráč se musí smířit s neustálým  $D$  ze strany protihráče. Abstraktní a zjednodušený model GRIM má svůj vzor v chování nazývaném *Strong reciprocity*, *silná reciprocita* [Fehr-Gächter 2002], [Kollock 1998]. Tedy jednání zpočátku vstřícné, které přetrvává až do zrady, po níž ovšem nositel Strong reciprocity mění svou motivaci na jediné: o své újmě i újmě ostatních neustále co nejvíce zhoršovat životní podmínky provinilce. Přínosem pro vynucování sociálních norem, jako např. kolektivně optimální chování, je ve srovnání s reciprocitou nízké zastoupení nositelů Strong reciprocity [Fehr-Fischbacher 2002] Riziko, že na některého přece jen narazím, motivuje sociální normy dodržet, protože střední ztráta daná tímto rizikem je vyšší, než zisk z onoho porušení.

---

## Přehled zmíněných experimentálních her a strategií

**Public Goods Game**, *Public Goods*, *Veřejné blaho*, *VCM*, někdy doplněno “bez trestů”: Experimentální hra simulující rozhodování při rozporu individuální a kolektivní racionality. Existuje v mnoha variantách a úpravách. V základní verzi dostane každý z  $n$  hráčů - experimentálních subjektů - určitou (obvykle stejnou) částku, z níž si zvolí část, kterou vloží do společného fondu. Experimentátoři peníze fondu navýší (obvykle lineárně, testovány však byly i jiné funkce) a výsledně ji rozdělí stejným dílem mezi všech  $n$  účastníků, bez ohledu na vklady do fondu. V lineární verzi pokud pro koeficient navýšení platí  $1 < r < n$ , je kolektivně racionální přispět maximální možnou částkou - částka ve fondu se zvyšuje, ale individuálně racionální nedat nic - každý dolar vložený do fondu sníží zisk odpovídajícího hráče o  $\frac{n-r}{n}$  oproti situaci, když si onen dolar ponechá. V experimentech se často hraje několik kol za sebou, se stále stejnými nebo střídajícími se skupinami hráčů. Výplata hráče  $i$  za předpokladu vkladů  $(x_1, x_2 \dots x_n)$  je tedy až na aditivní konstantu  $\frac{r}{n} \sum_{j \neq i} x_j - (1 - \frac{r}{n}) x_i$  Pro  $r < n$  je individuálně racionální dávat do fondu 0, pro  $r > 1$  je kolektivně racionální dát do fondu maximální možnou částku. Pokud  $1 < r < n$ , vzniká rozpor mezi individuální a kolektivní racionalitou.

**Public Goods with Punishments Game**, *Veřejné blaho s tresty*, *VCM with punishments*: Varianta Public Goods Game s doplněním možnosti vidět (obvykle anonymně, bez přiřazení konkrétním protihráčům) vložené částky a proti jedné nebo více zvoleným vyslat “trest”. V závislosti na počtu nasbíraných trestných bodů od všech protihráčů se poté výplata trestaného hráče sníží, nicméně trestajícího rovněž stojí určité náklady.

**Ultimátum, Ultimatum Game**: Experimentální hra pro dva hráče. Experimentátor vyplatí odměnu  $V$  jednomu z nich, navíc podmíněně. Hráč, který dostal peníze (donor) může část z nich  $X \leq V$  dát svému protihráči (akceptorovi). Pokud tento považuje obdrženou částku za spravedlivou, své peníze si každý z nich ponechá, výplata je  $(V - X, X)$  Pokud akceptor spravedlnost nepotvrdí, nedostane nikdo nic; výplata je  $(0, 0)$ .

**Diktátor, Dictator Game:** Jeden ze dvou hráčů dostane od experimentátora celou částku, druhý nedostane nic. První hráč má ovšem možnost část výplaty ( $X$ ) přenechat protihráči; na rozdíl od hry ultimátum ovšem protihráč nemá vyjednávací potenciál částku odmítnout. Výplata bude  $(V - X, X)$

**Trust Game** Důvěra, Investor-Podnikatel: První hráč, *investor*, dostane od experimentátora částku  $V$ , z níž část  $X \leq V$  pošle protihráči, *podnikateli*. Předpokládáme úspěch podnikatelského záměru, tedy že podnikatel získá  $r \cdot X$ , z nichž zvolí část  $Y \leq r \cdot X$ , kterou vrátí investorovi. Výplaty tedy budou  $(V - X + Y, r \cdot X - Y)$

**TFT**, Tit for Tat, česky někdy půjčka za oplátku. Behaviorální strategie pro opakované hraní věžňova dilematu, spočívající v tom vždy oplácet protihráči poslední tah. Pokud naposledy zahrál C, v následujícím kole zahrát C; pokud D, v následujícím kole taky D. Vzorem TFT v živé přírodě (i.e. pozorovaným chováním, jehož idealizovaným a zjednodušeným modelem má být TFT) je reciprocita, případně reciproční altruismus.

**Grim Trigger**, strategie GRIM. Behaviorální strategie pro opakované hraní věžňova dilematu hrát C dokud oponent hraje C, jakmile jednou zahraje D, hrát už navždy D. V rozšířeném smyslu pak pro libovolnou opakovanou hru: hrát kolektivně požadovanou (ne nutně kolektivně racionální, v podstatě téměř libovolnou) či dohodnutou strategii, dokud on hraje svou požadovanou či dohodnutou strategii. Jakmile toto jednou poruší, hrát dále tu, která minimalizuje jeho výplatu za předpokladu, že se na hranou strategii adaptuje, tzn. minimalizuje přes své možné strategie maximum přes jeho možné odpovědi. Vzorem strategie GRIM v živé přírodě je strong reciprocity, silná reciprocita.

**Perfect rationality**, ideální racionalita: Pohledem teorie her formalizovaný předpoklad sobecké racionality, Homo economicus. Spočívá v předpokladu, že hráči ve hře použijí přesně tu strategii, která maximalizuje jejich střední hodnotu zisku za předpokladu, že totéž učiní i ostatní. Vysvětlování empirických jevů při zachování perfektní racionality vede obvykle k transformaci výplatní funkce - matice hry například již nezobrazuje přesně zisky a ztráty zdrojů, nýbrž hypotetický celkový užitek z výsledku, s přepočtem zisků psychologických apod. Např. článek [Kirchsteiger 1994] předpokládá negativní užitek z nerovnosti získaných zdrojů mezi hráčem a jeho oponenty.

**Backward Induction paradox:** Konečné opakování s pevně daným počtem opakování hry s jediným Nashovým equilibriem, které není efficientní ani paretooptimální, nemůže za předpokladu perfektní racionality hráčů zvrátit výsledek ve prospěch kolektivně racionálního řešení na úkor individuálně racionálního. Stejně tak konečné střídání takových her, např. hry testující kooperativitu a hry umožňující trestat předchozí nekooperativní chování. Zpětnou indukci je zde míněna úvaha řešit hru od posledního kola směrem k prvnímu. V posledním kole, pokud je hráčům známo, že je poslední, se jednotlivcům vyplatí hrát sobecky, protože žádné další potrestání už nebude možné. Protože je ovšem strategie v posledním kole zřejmá, není účelné obětovat část výplaty v předposledním kole ve snaze ji ovlivnit, tedy se vyplatí maximalizovat svou jednorázovou výplatu rovněž v předposledním kole. Postupnou aplikací tohoto kroku dojdeme k důkazu, že perfektně racionální hráč bude za výše uvedených předpokladů v konečně opakované hře volit stejné strategie jako v jednorázové. Paradoxní je zpětná indukce v tom, že neodpovídá pozorovaným výsledkům, např. dlouhodobé opakované interakce vedou ke kooperaci, kterou nenaruší ani poslední kolo apod.

**Evoluční turnaj:** Pro definovanou hru soutěž většího množství strategií vytvořených k opakovanému

hraní této hry. Vstupem jsou formalizované algoritmy jednotlivých hráčů jak regovat na kterou situaci vytvořenou hráči ve hře. Požadavky jsou často výzkumníky formulovány volněji, aby se mohli zapojit také hráči programátorsky méně zdatní, spokojí se pořadatelé rovněž se slovním popisem strategie.



## Folk Theorem, fisherovská selekce a kompetitivní altruismus

Interakce mezi živočichy skutečně probíhají opakovaně, mnohé z nich ani není smysluplné zkoumat jako jednorázové. Tit for Tat a z něho odvozený reciproční altruismus, resp. reciprocita obecně, se zdají být výstižným modelem emergence kooperativního chování, které přesto neumožní nekooperativním jedincům podílet se na konzumaci výhod kooperace nad míru těch kooperujících. Evoluční turnaj ji prohlásil vítězem, a to dokonce i následný evoluční turnaj vyhláshující cíl “porazte TFT” [Axelrod 1988]. Empirická pozorování reciprocitu skutečně potvrzují v rozličných částech živocišné říše. Psychologicky je idea jednoduchá a snadno pochopitelná. Teoretické práce ukazují její evoluční udržitelnost alespoň v některých podmínkách [Hofbauer 1998], [Doebeli 1997] (nikoli univerzálně!)

Z pohledu teorie opakovaných her v analýze otázky proč je to či ono chování evolučně udržitelné, ovšem TFT a teorie reciprocity obecně sdílí velkou nevýhodu: TFT coby vítězná strategie je jen jedním z nekonečného množství příkladů vítězných strategií, které pro opakované hry produkuje **Folk Theorem**.

Folk Theorem je navzdory názvu spíš než jedno konkrétní tvrzení za konkrétních předpokladů souborem matematických závěrů pro opakované hry se sjednocující ideou "pro opakované hry se za daných podmínek optimální může stát každá strategie z velmi široké třídy". Analýza opakovaných her vychází z konceptu neustálého opakování jednoduché maticové hry (rozšířit model na pravidelné střídání konečného počtu konečných maticových her je triviální) s tím, že - v nejjednodušším případě opakovaných her s plným monitoringem, kterým se zde budu zabývat - strategie každého hráče v čase  $T + 1$  je funkcí strategií použitých hráči až do času  $T$ . Vybrat může strategii čistou nebo smíšenou, nicméně i když vybere smíšenou a losuje z čistých strategií, v čase  $T + 2$  a dalších hráči neuvidí smíšenou a budou posuzovat tu konkrétní vylosovanou. Množinu všech těchto konkrétních funkcí  $\sigma$  “co budu dělat, když ostatní dosud hráli...” pokládáme za množinu strategií v nové hře “nekonečněkrát opakujeme základní statickou hru”. Strategie v této hře se nazývají behaviorálními strategiemi [Mailath 2006], [Gossner 2012].

**Příklady:** Při opakovaném hraní věžňova dilematu dvěma hráči odpovídá TFT strategii “z historie extrahuj poslední strategii protihráče a tu zahraj”, strategie GRIM “z historie extrahuj poslední strategii obou hráčů a pokud alespoň jedna byla **D**, hraj **D**, jinak hraj **C**”. Strategie  $\vec{D}$  i  $\vec{C}$ , vždy zrad, resp. vždy kooperuj, jsou konstantními funkcemi historie atd.  $\diamond$

Behaviorální strategie jsou vyhodnocovány v čase  $T$  výplatou odpovídající skutečně použitým strategiím v čase  $T$ . Napříč časem pak existuje několik variant způsobu vyhodnocení. Je-li  $\mathbf{u}(T) = (u_1(T) \dots u_n(T))$  vektor výplat v čase  $T$  pro danou kombinaci behaviorálních strategií, pak vyhodnocení pro **trpělivé hráče** je asymptotická střední hodnota výplat, formálně vektor výplat hry  $\mathbf{u} = \mathbf{u}(\infty) = \liminf_{T \rightarrow \infty} \frac{\sum_{t=0}^T (u_1(t) \dots u_n(t))}{T}$

Pro ilustraci - pokud oba hráči hrají v opakovaném věžňové dilematu TFT, ale jeden z nich jedenkrát šokbortne a zahraje nevyprovokovaně **D**, budou se nadále donekonečna střídát

kombinace strategií  $[D, C]$  a  $[C, D]$ ; výplata podle pravidel pro trpělivé hráče bude  $(\frac{S+T}{2}, \frac{S+T}{2})$

Model netrpělivých hráčů pak výhry přepočítává pozdější výplaty oproti časným diskontním faktorem  $0 < \lambda < 1$ ; vyhodnocení pro netrpělivé hráče je tedy  $\mathbf{u} = \mathbf{u}(\infty) = (1 - \lambda) \sum_{T=0}^{\infty} \lambda^T (u_1(T) \dots u_n(T))$ . Koncept netrpělivých hráčů alternativně modeluje ideu, kdy počet opakování hry není shora omezen pevným číslem, ovšem v každém kole je nezávisle na použitých strategiích pravděpodobnost  $1 - \lambda$ , že hra bude náhle ukončena (pak už ovšem nepočítáme s diskontem)

Opakované hry s trpělivými hráči i opakované hry s netrpělivými hráči tedy na základě původní (statické) hry definují novou: hráči = ti samí jako ve statické hře, strategie = behaviorální strategie (množina velikosti kontinua, ovšem pro konečnou statickou hru stále kompaktní v součinnové topologii konečných diskrétních prostorů), vyhodnocení - definováno vzorci výše podle toho, zda modelujeme situaci s trpělivými či netrpělivými hráči. Jsou zde tedy dobře definovány všechny vlastnosti hry. V modelu s trpělivými hráči pro věžňovo dilema je možno v této hře dosáhnout výplat např.  $\mathbf{u}_{CC}(\infty) = (R, R)$  (oba dva hráči od začátku nebo od určitého tahu dále kooperují),  $\mathbf{u}_{DD}(\infty) = (P, P)$ , (oba dva se zrazují)  $(S, T)$  i  $(T, S)$  (jeden neustále kooperuje, druhý zrazuje), ale oproti statické hře navíc také například  $\mathbf{u}_{TFT,DTFT} = (\frac{S+T}{2}, \frac{S+T}{2})$ . Lze snadno odvodit, že vzájemnou součinností hráčů motivovaných právě a jen tímto cílem (nikoli ovšem vlastním prospěchem!) lze dosáhnout jakékoli konvexní kombinace výplatních vektorů  $(R, R)$ ,  $(P, P)$ ,  $(T, S)$ ,  $(S, T)$ . Toto zůstává v platnosti pro jakoukoli konečnou hru, i s více než dvěma hráči: Pro každou konvexní kombinaci možných výplat statické hry = políček výplatní dvojmatice, resp. n-tenzoru (složeného z vektorů!) = z konvexního uzávěru konečného oboru hodnot výplatní funkce  $\mathbf{u} : \otimes_I A_i \rightarrow R^I$  statické hry (pro dva hráče odpovídá konvexnímu uzávěru všech políček dvojmatice) - existuje kombinace behaviorálních strategií, která vede právě k této výplatě. Konvexní uzávěr  $\mathcal{F} = \text{conv}(\otimes_I A_i \rightarrow R^I)$  se nazývá oblastí dosažitelných výplat, dosažitelnými výplatami.

V teorii her musíme vzít v úvahu i jiné motivace hráčů než dosažení předepsaného vektoru výplat. Zdaleka ne pro každou dosažitelnou výplatu máme k dispozici vynucovací strategii, která by k ní vedla i za předpokladu racionality hráčů. Především musíme počítat s tím, že každý hráč s nekonečně dlouhou perspektivou k dispozici se dokáže adaptovat na každou smíšenou strategii (kombinaci smíšených strategií) soupeře (soupeřů) a vzhledem k ní optimalizovat své výplaty, tedy najít si v každé statické situaci své maximum. Výplatu hráče  $i$  v opakované hře s trpělivými hráči nemohou spoluhráči žádným trestáním dostat pod minimum z těchto jeho maxim, tedy pod  $\text{minimax}_i = \min_{a_{-i} \in \otimes_{I-\{i\}} (\Delta A)_{-i}} (\max_{a_i \in A_i} \mathbf{u}(a_i, a_{-i}))$  I kdyby ostatní hráči rezignovali na své výplaty a jejich jedinou motivací se stalo škodit hráči  $i$ , v dlouhodobém průměru dosáhne tento výplaty právě minimax; při jakékoli jiné motivaci protihráčů pak téhle nebo vyšší.

**Příklady:** Ve hře věžňovo dilema dvou hráčů je je minimax jednoho i druhého hráče  $P$ . V Chicken Game pak  $L$  V Kámen-Nůžky-Papír je shodná se střední hodnotou hry.  $\diamond$

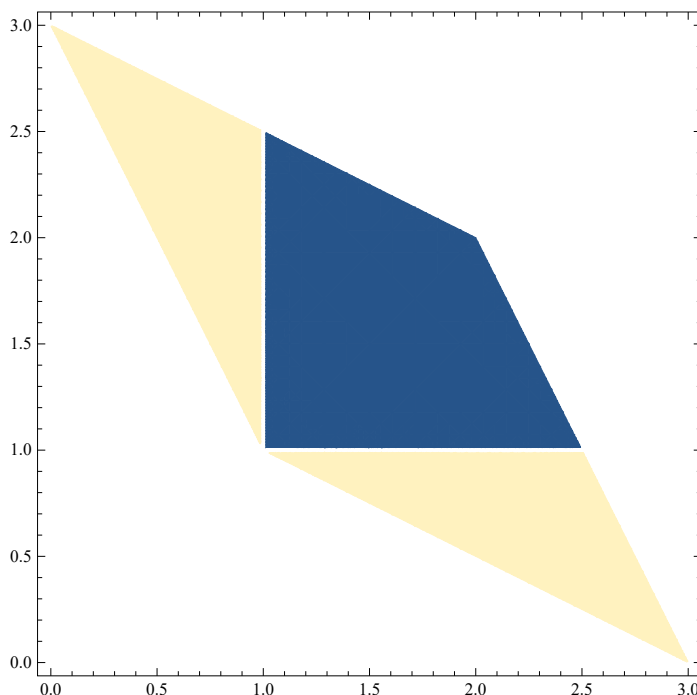


Podle Folk Theoremu ve znění Aumanna [Aumann 1981] jsou toto - dosažitelnost výplaty a individuální adaptibilita hráčů na libovolnou “šikanu” ze strany protihráčů - jedinými omezeními pro Nashova equilibria opakovaných her s trpělivými hráči

**Věta - Folk Theorem** [Aumann 1981]: V opakované hře konečné statické hry  $G$  s trpělivými hráči platí, že pokud je výplatní vektor  $\mathbf{u}$ , který je v  $G$  dosažitelný a pro každého hráče je jeho výplata v  $\mathbf{u}$  větší nebo rovna hodnotě jeho *minimax*, pak v opakované hře existuje Nashovo equilibrium (=kombinace behaviorálních strategií), které všem hráčům přiřadí výplaty přesně  $\mathbf{u}$ .

Množina výplatních vektorů vyhovující těmto dvěma podmínkám se nazývá *oblast racionální dosažitelnosti*

aumanFolk



Oblast .racionálně dosažitelných výplat (modře) uvnitř oblasti dosažitelných výplat pro opakované věžňovo dilema s maticí  $\begin{matrix} C & \begin{pmatrix} 2 & 0 \\ 3 & 1 \end{pmatrix} \\ D & \end{matrix}$

Závěr je pro menší komplikovanost formulován jako tvrzení o výplatách, nicméně znamená také individuální optimalitu (v Nashově smyslu) téměř jakékoli posloupnosti tahů. Přesněji řečeno: behaviorální strategie je z definice soubor pravidel “jak reagovat na...”. Nicméně pro vnějšího pozorovatele jsou viditelné jen skutečně zahrané tahy, nikoli tedy tahy, které “by byly zahrány v reakci na...” za předpokladu absence podnětu. A tak v rámci velmi širokých podmínek nemůže pozorovatel vyloučit ani na základě nekonečně mnoha tahů, že sebedivnější hru hrál každý přesto individuálně racionálně.

Důkaz je technicky komplikovaný, nicméně princip je jednoduchý: Bude se hrát dohodnutá posloupnost tahů a první, kdo ji poruší, bude nadále trestán = všichni ostatní budou hrát tak, aby jeho průměrná výplata byl co nejnižší, i pokud se dotyčný na trestání ostatních adaptuje. Tedy strategie zobecněné GRIM Trigger - speciální varianta GRIM, která zde ale nevynucuje nutně kooperaci, nýbrž předdefinovanou posloupnost tahů z daleko širší

množiny strategií. Podrobnosti, jako např. koho trestat, když při hře více než dvou hráčů poruší pravidlo dva najednou, řeší právě důkaz [Aumann 1981], případně také učebnicověji v [Mailath-Samuelson 2006]

Takže, řečeno příkladem: v rámci opakovaného věžňova dilematu je coby individuálně optimální strategie vynutitelná trvalá kooperace (pomocí TFT nebo GRIM), ale stejně tak i strategie *pořád kooperuj, až na to, že po každých 100 tazích střídáním C a D vyťukej morseovkou slovo "darwin"*. Nebo jakékoli jiné sebezbyznější pravidlo, pokud je stále ještě lépe jej dodržet než se stát terčem trestání. V rámci teoretické analýzy opakovaných her je to trochu rezignace, že už nadále nebudeme schopni pozorováním rozeznat rozumnou strategii od nerozumných. Kromě toho Folk Theorem devaluje úspěch *TFT*, *GRIM* i dalších strategií pro emergenci kooperace. *TFT* je úspěšná, protože existuje (nepřísahá, ale silná) dohoda o tom, že bude úspěšná. V rámci teorie her, pokud má ambice teoreticky vysvětlit také empiricky pozorované chování, Folk Theorem ukazuje na obtížné hledání rovnováhy mezi "nemožnostmi" dosáhnout kooperace a evolučně ji udržet v rámci jednorázové analýzy a potenciálem vysvětlit cokoli v opakovaných hrách. Možná závěr vypadá z empirického pohledu absurdně, přece jen reciprocitu a vynucování kooperace v přírodě pozorujeme. Nicméně zrovna tak empiricky pozorujeme vynucování jiných, už ne nutně kolektivně optimálních strategií.

Pro ukázkou rozeberu možné přístupy k Public Goods Game s tresty. S tím, že ke každému "rozumnému" přístupu existuje empiricky pozorovaný jev, který právě jej vyvrací, resp. vyvrací univerzální vysvětlující schopnost souhrnu těch předchozích. [Kollock, 1998] nabízí jako možné přístupy ke kolektivní akci kooperativní (snaha maximalizovat společný zisk), kompetitivní (maximalizace relativního náskoku svého zisku oproti ostatním), altruistický (maximalizace partnerova zisku), individualistický (maximalizace vlastního zisku, odhlíží od zisků všech ostatních). Pod čarou pak doplňuje "exotické" přístupy: mučednický, sadistický a rovnostářský (snaha minimalizovat rozdíly mezi všemi hráči, včetně sebe). Univerzálnost vyjmenovaných přístupů ovšem vyvrací laboratorní pozorování. Rozeberu z tohoto pohledu výsledek prokázaný v [Kuběna 2014, též příloha 2], byť pro hru Public Goods with Punishments Game bez plného monitoringu. Příspěť do fondu jakoukoli kladnou částkou není individuálně racionální, nicméně stále je kolektivně racionální. Pokud tedy připouštíme možnost, že zisk ostatních zvyšuje blaho hráče, je přispívání vysvětlitelné. Trestání není z jednorázového pohledu individuálně ani kolektivně racionální. Nicméně pokud připustíme některou z hypotéz *inequity aversion*, individuálního vyhodnocování svého zisku rovněž podílem na zisku celkovém apod., je stále vysvětlitelné; v rámci daného přepočtu se hráči chovají racionálně. Mnoho prací - včetně zmíněné [Kuběna 2014] prokázalo zneužití trestání - někteří hráči, ač za to sami platili, jej v nezanedbatelné míře používali vůči hráčům kooperativním [Falk 2005] a přítomnost tohoto jevu se prokázala napříč kulturami [Herrmann 2008]. Zde už se dostáváme do rozporu s *inequity aversion* - kooperujícím hráčům zbylo méně peněz a jejich potrestáním se nerovnost ještě zvýší; rovněž tak s hypotézou hodnocení vlastního podílu na zisku, s fair konceptem, s trestáním nekooperativnosti apod. Takže musíme jako další motiv akceptovat zlomyslnost, neboli negativní závislost užitku na zisku

jineho hráče. [Kuběna 2014] navíc experimentálně dokazuje Justine Effect, t.zn. že cílem zlomyslného trestání se nestávají náhodní kooperující, ale právě ti kooperující nejvíce. Ovšem pro zlomyslně trestající to v rámci pravidel znamená volbu koupit si uspokojení své zlomyslnosti nejdráž, resp. nejméně efektivně. Tedy musíme i pro zlomyslnost buď předpokládat vybíravost - ovšem v podmínkách anonymity založenou právě a jen na behaviorální nepodobnosti - nebo jejich volbu skutečně vnímat jako motivaci vynutit si na takto potrestaných strategií dávat příště méně. Tedy trestání, ale k vynucení zcela opačné strategie než kolektivně racionální, tedy než té trestajícímu přínosné. Justine Effect boří hned několik pater budované účelnosti, mimo jiné všechna dosavadní vysvětlující podobné formy jednání mimo perfektní racionalitu: není individuálně racionální, kolektivně racionální, nepoužitelný k vynucení kolektivní racionality ostatních, nesnižuje nerovnost a navrch ve srovnání s alternativami není ani efektivní v prosazení zlomyslnosti. V článku i v předchozí kapitole zmiňuji možné evoluční negací příbuzenského altruismu, tzn zlomyslností s volbou cílů na základě nepodobnosti, nicméně stále nelze vyloučit naprosto iracionální motivaci, vynucenou životem ve střetu sociálních norem a přenesenou do laboratoře. Rozhodnout mezi tímto vysvětlením a čirou bezúčelností ve smyslu Folk Theoremu budou muset speciální experimenty, datová podpora pro článek [Kuběna 2014] skončila u prokázání existence jevu.

Pro doplnění k Folk Theoremu také výsledek pro netrpělivé hráče: Folk Theorem ve znění [Fudenberg 1986] dokazuje pro každý vektor výplat splňující stejné podmínky jako v Aumannově znění jeho dosažitelnost coby Nashova equilibria pro  $\lambda$  dostatečně blízké 1. Tedy pokud trpělivost hráčů je nad určitou mezí, resp. pravděpodobnost dalšího pokračování hry je vždy dostatečně velká.

Dále pak [Benoit 1984] dokázal podobný závěr i pro konečně opakované hry, ovšem s další podmínkou: Libovolnému vektoru výplat splňujícímu podmínky výše se lze libovolně přiblížit dostatečně dlouhým, ale konečně opakovaným hraním hry  $G$  za předpokladu, že sama  $G$  má pro každého hráče alespoň dvě Nashova equilibria, které mu přinášejí různé výplaty (+ technická podmínka, že množina dosažitelných výplat má neprázdný vnitřek). Podmínku dvou equilibrií nesplňuje např. Vězňovo Dilemma, naopak ji splňuje hra Na kuře. Výsledek je trochu kontraintuitivní, protože prvoplánově lze očekávat jen možnost vynutit si různé kombinace těchto equilibrií. Ve skutečnosti hrozba tím “horším” equilibriem může vynutit poslušnost i za jeho hranou. Důkaz ukazuje možnost přiblížit se libovolnému výplatnímu vektoru (a racionalitu příslušné behaviorální strategie) pro počet opakování  $T$  dostatečně velký, byť konečný.

Folk Theorem v Aumannově [Aumann 1981] i Fudenberg-Drew-Maskin [Fudenberg 1986] formulaci ovšem s sebou nese stejné slabé místo jako vysvětlování kooperace tím, že nekooperujícího by někdo potrestal: nedořešení otázky proč by to na svůj úkor dělal? Pokud jeden z hráčů poruší vynucená pravidla, ostatní pak po zbytek času hrají tak, aby jej co nejvíc vytrstali - ovšem to přece vůbec není racionální strategie pro ně! Formálně úvaha chybná není není - strategie “dokud všichni dodržují, dodržuj také, jakmile někdo poruší, nadále ho trestej” je opravdu Nashovým equilibriem opakované hry. Nashovo equilibrium řeší jen nevýhodnost jednostranného odchýlení, nikoli další navazující důsledky. Podle

těchto behaviorálních strategií kdokoli se odchýlí, výplatu si tím sníží a tečka. Pokud je v úvaze mezera, pak v nedostačující definici Nashova equilibria, přesněji v nepřiměřeném použití pro účel opakovaných her stále racionálních hráčů.

Předchozí formulace Folk Theoremu jsou tedy vhodné pro modelování organismů či agentů, kteří kooperaci či jinou vynucenou strategii dodrží ze strachu z trestu - aniž by přemýšleli o krok dále co by trestající poté motivovalo hrozbu dodržet. Požadavek omezit se na ty behaviorální strategie, při nichž je také na reakci na porušení pravidel vznesena podmínka, aby byla také individuálně racionální, je v definici SubGame perfect equilibria, perfektního equilibria [Selten 1965], anglicky pak [Harsanyi 1988]:

**Definice:** Kombinace behaviorálních strategií  $(\sigma_i)_{i \in I}$  je, pro opakovanou hru  $G$  a definované vyhodnocení, perfektním equilibriem, pokud odpověď  $(\sigma_i)_{i \in I}$  na libovolnou historii tahů až do času  $T$  je, vyhodnocena od tahu  $T+1$ , Nashovým equilibriem.

Perfektní equilibrium tedy trestající sequence tahů připouští jen za předpokladu, že pro každého z hráčů je trestání udržovat do budoucna nejvýhodnějším možným rozhodnutím v daný okamžik. Z pohledu modelování evoluce tedy už nestačí, že existují vynucovací mechanismy, které to či ono chování činí evolučně výhodným; je nutno zdůvodnit také evoluční udržitelnost těch vynucovacích mechanismů a tak dále. Přesně to, co bylo v předchozí kapitole představeno jako ideální koncept řešení.

Přesto ani tento silnější požadavek důsledek Folk Theoremu neanuluje. Podle dalších výsledků Aumanna, Shapleyho a Rubinsteina [Aumann 1994], [Rubinstein 1977] (dostupné lépe jako [Rubinstein 1994]) platí závěr úplně stejně. tedy

**Věta** - Folk Theorem [Aumann, Shapley, Rubinstein]: V opakované hře konečné statické hry  $G$  s trpělivými hráči platí, že pokud je výplatní vektor  $u$ , který je v  $G$  dosažitelný a pro každého hráče je jeho výplata v  $u$  větší nebo rovna hodnotě jeho *minimax*, pak v opakované hře existuje perfektní equilibrium (=kombinace behaviorálních strategií), které všem hráčům přiřadí výplaty přesně  $u$ .

Pro důkaz zase odkážu na literaturu, zde jen jeho idea, popis mechanismu: Opět budou hráči hrát požadovanou posloupnost tahů (která může být téměř libovolná), dokud ji někdo z nich neporuší. Jakmile ji poruší, začnou jej ostatní dohodnutým způsobem trestat - tzn budou hrát některou ze strategií, která mu i při adaptaci na trestání přinese nejmenší zisky. Toto bude pokračovat, dokud někdo neporuší trestající kombinaci strategií - pak začnou všichni (včetně hráče, který se odklonil předtím) trestat jeho. Atd atd. Princip udržitelnosti tedy stojí na trestání netrestajících netrestajících netrestajících... a jen na jeho základě ukazuje v podstatě libovolnou posloupnost tahů jako možná odpovídající optimální strategii. [Fudenberg 1986] závěr založený na perfektních equilibriích rozšířili i na hry s netrpělivými hráči, analogicky větě opírající se o Nash equilibria.

V živé přírodě známe jev, který se - alespoň v souladu s vysvětlením svého objevitele (objevitelů) - vyvíjí a udržuje podle zákona Folk Theoremu ve znění [Aumann,

Shapley, Rubinstein]: fisherovskou selekci, sexy sons hypothesis, hypotézu sexy synů [Fisher 1930]. Pro daný samčí znak, pokud je pro samice pozorovatelný, je vynucována jedna nebo jen několik přípustných forem, přičemž počáteční volba může být zcela arbitrární. Nesení jiné formy znaku samice trestají ztížením přístupu k páření a tedy horší šancí přenést tuto formu do dalších generací. Ovšem samice tak nečiní z nepřátelské libovůle: pokud odmítnou trestat nevhodné formy, jsou samy potrestány syny s horším fitness - protože s větší pravděpodobností ponosou formu znaku, kterou budou samice další generace trestat at.d. Nejenže vzájemné trestání vynucuje přizpůsobení všech zúčastněných, ale navíc je cyklus trest  $\Leftrightarrow$  trest za nepotrestání velmi krátký. Nejde o nijak sofistikovaný postup, z možných udržitelných mechanismů na výrobu neúčelnosti je tento nejjednodušší. Až v evoluční biologii při vysvětlování empirických poznatků rezignujeme na účelnost - a fisherova selekce i Folk Theorem nás k tomu nabádají přinejmenším pro sexuální se množící organismy - budeme alternativním kritériem měřítko odvozené z komplexních systémů, variace na entropii či robustnost. Pak fisherovská selekce bude mít oproti ostatním vysvětlením právě výhodu jednoduchosti a z ní plynoucí odolnosti vůči náhodnému narušení. Entropií v konečných opakovaných hrách se zabývá práce [Neyman 1999]. Její výsledky by mohly být inspirací, až se budeme snažit libovůli predikcí evoluční biologie zase vnutit nějaká omezení - nabízí se komplexita organismů a zde jmenovitě robustnost komplexity vztahů mezi nimi.

V prvním plánu vysvětluje fisherovská selekce vítězství jedné formy znaku nad druhou coby důsledek náhodné minulé fluktuace pro znaky mimo kontext partnerského výběru neutrální. Takové, kde je z pohledu přežití, zisku zdrojů i rizik jedno, kterou formu synové ponosou. Jen to musí být ta, která je populární. V modelu zobecněné replikátorové dynamiky [příloha 1] tento příklad reprezentuje konstantní matice statické hry, tedy matice reprezentující socioekonomické interakce, která mezi různými formami nerozlišuje.

Výhodu možnosti vědeckého testování zde přinášejí znaky experimentálně manipulovatelné. V experimentu [Höglung 1990] samci bekasiny větší, *Gallinago Media*, skutečně získali více samic poté, co jim experimentátor přimalovalováním zvětšil bílou skvrnu na ocase. U několika druhů ptáků pak pomohlo prodloužení ocasních per: vlaštovky [Møller 1988], Vida kohoutí *Euplectes Progne* [Anderson 1982], studie napříč ptačími druhy druhy pak [Cherry 1990]

Za druhé jsou pak zajímavé znaky, které samy o sobě evolučně neutrální nejsou a některé formy jsou svému nositeli prospěšné i jinak než k získání pozornosti samice, nicméně fisherovská selekce velí upřednostnit formy excesivní, přesahující užitečnou míru. Takže náklady pak už převáží nad prvoplánovým přínosem. Například při výměně kupky pro vejce za kopulaci samice tabona lesního *Alectura Lathamii* upřed-

nostňují samice kupky větší před velikostí z praktického hlediska dostatečnou k tomu, aby posloužila jako inkubátor [Troy 1991]. Podobně samci ryby *Cyrtocara Eucinostomus* z čeledi vrubozubcovitých přitahují samičky hnízdy z písku stavěnými několik týdnů a délkově desetinásobně přesahujícími velikost jedinců tohoto druhu [McKaye 1983], [McKaye 1990] Zde je ještě možné vysvětlení požadavků excesivnosti požadavkem samic ochranného pásma kolem optima, pro jistotu, kdyby se synové v důsledku náhodné genetické kombinace nebo vlivu okolností o kousek zhoršili či byli nuceni soutěžit za horších podmínek. V jiných příkladech ovšem toto trvání může vést k vyhynutí druhu - podle některých hypotéz se obrovské paroží třetihorního daňka *Megaloceros giganteus* stalo překážkou přežití slučitelného s evolučními nároky, zvláště pak za podmínek postupujícího zalesňování. Přesto nebyl selekční tlak schopen přinutit tento druh excesivní paroží zmenšit [Gould 1974], pravděpodobně právě z důvodu nezanechání mláďat přiměřenějšími samci [Gould 1974], [Miller 2011]. Což je zřejmé důvod, který druh dovedl až k vyhynutí. Mimo ptačí třídu např. rozpětí očí preferované samičkami mouchy u mouchy *Cyrtodiopsis Dalmanni* [David 2000]. Z příkladů, kdy se sexy znak jiný než vizuální projeví na tvaru těla např. [Bradbury 1977] - samci lekového netopýra kaloně kladivohlavého, *Hypsignathus monstrosus*, se snaží samice získat co nejhlasitějším zvukem, zřejmě díky čemuž se u tohoto druhu vyvinul velký pohlavní dimorfismus a kromě rozdílů tělesné velikosti velikosti se samci od samic liší hrtanem zabírajícím až polovinu těla.

Dalším stupněm jsou pak formy znaku od počátku překázející. Hranice oproti předchozím situacím je arbitrární, excesivní forma jinak užitečného znaku překáží vždy. Lemčici *Archbondia papuensis* v boji o pozornost samiček stavějí sofistikovaná hnízda z obtížně získatelných materiálů, jimž vévodí ozdobné nadoční péro rajky páskované, *pteridorphora alberti* [Diamond 1991]. Článek [Ridley 1984] ukazuje paví ocas v jakékoli jiné situaci než námluvy jako ryze nepraktický, samci jej nosí složený Podle [Evans 1992] umělé experimentální prodloužení ocasních per samcům strdimila stromového, *Anthreptes fraseri*, nositele poškodilo aerodynamicky, tzn také v chytání potravy či v potenciálním úniku před predátory; naopak zkrácení v tomto ohledu pomohlo. Podle [Ridley 1987] se samice výběrem sexy znaku rovněž poškozují samy v tom smyslu, že sexy samci bývají špatnými v péči o mláďata. V kontextu [přílohy 1] a tam použitého zobecnění replikátorové dynamiky rozšířením o sexuální výběr tento typ znaků modelově odpovídá maticím s konstantními řádky.

Speciálním případem znaků s potenciálem být fisherovsky selektovanými jsou interakce socioekonomické. Případá v úvahu několik forem znaku, jimiž jsou strategie samců ve vzájemných socioekonomických interakcích (kam řadím jak souboje tak kooperaci, všechny interakce, které mění pravděpodobnost přežití nebo množství získaných zdrojů). Model zobecněné replikátorové dynamiky v [příloha 1], v kon-

trastu s replikátorovou dynamikou standardní počítanou pro (hypotetické) haploidní organismy [Sigmund 1986], bere v úvahu nejen diploiditu, ale hlavně právě schopnost samic rozpoznat používanou strategii coby formu znaku. Model nedeleguje a priori na samice zodpovědnost za udržení prosociální nebo jinak evolučně kontraintuitivní strategie. Nicméně pokud v modelu připustíme pravděpodobnostní nebo plnou schopnost samic jednotlivé strategie od sebe rozeznat + výskyt samic orientovaných konkrétní strategii upřednostnit (= matice  $M$  bez dominovaných řádků), stává se limitní chování populace závislé na počátečních podmínkách. Přitom pravděpodobnost počátečních podmínek implikujících vítězství kooperativních (nebo i jiných mimo perfektní racionalitu) strategií je sice nižší než těch sobeckých, ale stále netriviálně vysoká. Nyní přichází na řadu, byť jen ve verbálním modelu, skupinová selekce: fisherovská selekce působící na množství izolovaných skupin možná sice vytvoří více těch “sobeckých”, nicméně umožní dlouhodobě přežít rovněž výjimkám. A v náhodně se vyskytujících situacích ohrožujících přežití celé skupiny (třeba katastrofy či zhoršení podmínek pro shánění zdrojů) mají větší šanci udržet se právě ony skupiny kooperující. Nutnou podmínkou tohoto scénáře je ovšem dostatečná sociální inteligence druhu, především samic, pro schopnost rozpoznávat potenciální partnery podle těchto kritérií.

Biologii známým příkladem z pohledu perfektní racionality paradoxního chování, které je považováno za závislé na sexuálním výběru, je kompetitivní altruismus. Podle [Roberts 1998] stav populace, kdy jedinci spolu soutěží právě v altruismu; ti altruističtější vítězí, méně altruističtí jsou ostrakizováni, sexuálně nebo sociálně. V analýze výsledků experimentu [Kuběna 2014] toto považujeme za jedno z možných vysvětlení zde pozorovaného “justinovského” trestání - sebeobrana oněch méně altruistických, trest za posunutí laťky. Mimo lidskou společnost objevili Carlisle a Zahavi [Carlisle 1986] u timálií, *Turdoides squamiceps*, později další zoologové u dalších zpěvných ptáků. Nicméně výsledná situace nese znaky excesivního nárůstu hnaného fisherovskou selekcí do extrému, který nevypadá nutně pro skupiny *Turdoides squamiceps* kolektivně racionálně: samci soupeří o právo nápadně nakrmit kohokoli ze svých druhů, což často končí násilným cpaním potravy sociálně výše postaveným samcem níže postavenému [Kalishov 2005]. U *Homo sapiens* dává do souvislosti signály velkorysosti s partnerským výběrem např. experiment [Barclay 2007]. Na úrovni verbálního modelu se domnívám, že možným vysvětlením lidských sofistikovanějších forem může být záliba v altruistickém chování, ovšem spojeném nikoli s excesivností, ale naopak s - do extrému hnanou - nenápadností. Oceňovanou se náhodou stala motivace konat dobro nenápadně a vítězstvím je tedy situace, kdy to vyjde najevo náhodou - ovšem posuzována je kromě míry oběti také snaha altruisty ji utajit. Což ve vedlejšímu efektu může vést k rozvoji sociální inteligence. A zpětně pak k požadavkům rostoucí komplexity one sociální inteligence.

Helen Fisher zbývající se výzkumem lásky, m.j. také evolučními hypotézami jejího vzniku, nabízí právě hypotézu lidského sexuálního výběru coby evolučního motoru rozvoje emocionální inteligence, schopnosti rozpoznávat - především u opačného pohlaví - a dávat najevo emoce, [Fisher H. 2000], [Fisher H., 2005], [Aron, Fisher H.

2005], částečně už [Fisher 1982]

Také studie partnerského výběru na lidech - dotazníkové [Buss 1989], analyzující inzertaty [Kenrick 1992] i jiné nacházejí právě v různých formulacích schovaný požadavek na potenciálního mužského partnera schopnosti vzájemné emocionální komunikace a schopnost dobře se adaptovat na emoční vyjadřování. [Shackelford 2005] emoční naladění odhaluje jako jeden pól první z dimenzí partnerských preferencí, stojící v opozici k požadavku disponování zdroji či sociálním statutem.

Konceptem diskutovaným někdy jako alternativa, jindy jako podpůrný prvek fisherovské selekce zdánlivé samoučelných forem znaků je tlak parazitů. V tomto vysvětlení je jako sexy forma některá z forem znaku vybrána s větší pravděpodobností tehdy, pokud je znak zároveň schopen ukázat vrozenou odolnost samce proti parazitům [Lively 1990]. Podle [Møller 1993] je i v případech, kdy samec poskytuje samicím právě a jen geny - a ony jejich kvalitu posuzují podle znaků, v rámci nichž dokáží rozlišit - stále ještě na místě rozlišit mezi druhy "fisherovskými" a druhy "dobrých genů" podle toho, zda preferovaná forma znaku opravdu ukazuje pravděposobnější odolnost proti infekcím či parazitům, nebo zda žádný jiný účel kromě sexy synů nenese. Parazitickou teorii, tedy rozpoznání odolnosti vůči infekcím a parazitům nebo rovnou aktuální infekce, vymezuje [Ridley 1994] jako alternativní vysvětlení úspěchů a neúspěchů znaků, které na první pohled mohou vypadat rize fisherovsky bezúčelné.

Souvislost behaviorálních znaků - kooperace a altruismu - v souvislosti s infekcí *Toxoplasma gondii* zkoumá [Lindová 2010, též příloha 5] právě na chování ve dvou experimentálních hrách popsaných v kapitole Non-nashovost empiricky pozorovaného chování a experimentální hry: Dictator Game pro zkoumání dopadu na čistý altruismus a Trust Game na sofistikovanější formy kooperace. V obou hrách se pak ukázala kvantitativní závislost na infikovanosti v rozdílných reakcích na strategie použité spoluhráči vůči nim. Článek jako příčinu diskutuje spíše manipulativní hypotézu (= evoluční výhodu pro parazita), zpětně se coby spoluautor a strůjce teoretickoherní analýzy výsledků domnívám, že alternativní vysvětlení *Red Queen* hypotézou bylo opominuto neprávem.

---

## Přehled pojmů pro opakované hry

Pro jednoduchost se zde budu zabývat pouze opakovanými hrami s úplnou informací o historii tahů všech a s plným veřejným monitoringem

**Opakované hry s plným veřejným monitoringem:** V čase rozhodování  $T + 1$  má každý hráč plnou inforaci o všech strategiích použitých všemi hráči v tazích  $1 .. T$ . Z dříve zmíněných experimentálních her není plný monitoring součástí např. opakované Public Goods Game - experimentátor sdělí hráčům pouze celkový vklad do fondu a pokud je hráčů více než dva, nelze z této informace odvodit kdo nabídl kolik. Rovněž hra veřejné blaho s tresty - experimentátoři sice ukazují anonymně vklady jednotlivých osob, ty ale nelze ztotožnit s vklady v předchozích kolech.

**Behaviorální strategie:** Strategie pro opakované hraní jedné statické hry, která je definována jako naplánovaná odpověď na každou historii dosud použitých strategií, tedy zobrazení  $\mathcal{H}_T \rightarrow A_i$ , případně  $\mathcal{H}_T \rightarrow \Delta A_i$ , pokud připouštíme coby odpověď strategii smíšenou. I při použití smíšených strategií se ovšem každá historie  $\mathcal{H}_T$  skládá jen



ze strategií čistých; při rozhodování na základě smíšené strategie je do historie zařazena ta skutečně vylosovaná.

**Opakovaná hra s trpělivými hráči:** Opakovaná hra konstruovaná ze statické hry, v níž množina hráčů zůstává nezměněna, množinou strategií jsou behaviorální strategie a výplatní funkcí pro kombinaci behaviorálních strategií je  $\mathbf{u} = \mathbf{u}(\infty) = \liminf_{T \rightarrow \infty} \frac{\sum_{t=0}^{\infty} (u_1(t) \dots u_n(t))}{T}$ , tedy liminf průměrné výplaty přes konečná opakování hry.

**Opakovaná hra s netrpělivými hráči s discontním faktorem  $\lambda$ :** Opakovaná hra konstruovaná ze statické hry, v níž množina hráčů zůstává nezměněna, množinou strategií jsou behaviorální strategie a výplatní funkcí pro kombinaci behaviorálních strategií je  $\mathbf{u} = \mathbf{u}(\infty) = (1 - \lambda) \sum_{t=0}^{\infty} \lambda^t (u_1(t) \dots u_n(t))$ . Tedy buď diskontovaná hodnota výplaty nebo střední výplaty za předpokladu geometrického rozdělení počtu kol.



## Úspěšnost sama sobě sexy znakem, rich-get-richer a heavy-tailed rozdělení

Speciální případ úspěšnosti při zapojení do kompetice v rámci fisherovské selekce představují situace, kdy je mezifáze sexy znaku přeskočena a samice (ne)úspěšnost potenciálního partnera v získávání samic pro páření odvozují rovnou z jeho pozorované (ne)úspěšnosti dosavadní. Tedy vývoj pravděpodobné úspěšnosti v páření podle pravidla *rich-get-richer*.

Rich-get-richer je pravděpodobnostní dynamika kvantitativního jevu definovaná předpokladem, že pravděpodobnost dalšího růstu veličiny je rostoucí funkcí dosažené hodnoty, v některých modelech požadujeme toto pouze asymptoticky. Rich-get-richer pravidlo pro sebe objevilo mnoho oborů výzkumu, ovšem každý ji zná pod jiným názvem. Ekonomie Paretovo rozdělení pro distribuci bohatství spojenou s pravidlem "peníze dělají další peníze" [Wold 1957], [Arnold 2015]. Sociologie, především pak sociologie vědy, coby Matoušův efekt, *Matthews Effect* [Merton 1968], [Meron 1988] s názvem odkazujícím na novozákonní Matoušův výrok "*Nebo každému majícímu bude dáno, a bude více míti, od nemajícího pak i to, což má, bude odjato*" [Matouš 25:29, podle Kralického překladu]; speciálním důsledkem je pak vývoj citovanosti vědeckých publikací [Laiviere 2010], [Serenko 2011]. Lingvistika jako Zipfův zákon pro frekvenci užívání slov v přirozeném jazyce [Newman 2005], [Montemuro 2002]. Korčákův zákon v ekologii. Jacksonův zákon velikosti sídel v demografii [Kent 1982]. Analýza sítí - biologických [Jeong 2000], [Albert 2005] i jiných [Barabasi 2000], [Barabasi 2009] - zase zná dynamiku vedoucí k bezškálovým (scale-free) grafům, kdy pravděpodobnost dalšího zvýšení konektivity uzlu roste s jeho dosavadním stupněm [Albert 2002]. Dalším názvem, používaným univerzáleji, je *accumulated advantage* [Watts 2014], [Volchenkov 2016]. Se speciálním názvem v zoologii pro počet úspěšných páření jsem se dosud nesešel, používám tedy generické *rich-get-richer*

*Historie Matoušova efektu v sociologii je sama příkladem Matoušova efektu. Zformuloval jej student Stephen Stigler [Gieryn 1980], nicméně jeho znalost se rozšířila až po publikování již tehdy slavným sociologem Robertem K. Meronem; Mertonovi je v učebnicích často připisován a někdy i po něm pojmenován.*

První otázkou spojenou s hypotézou rich-get richer úspěšnosti páření samců samozřejmě je, zda se situace s touto dynamikou v přírodě vůbec objevují. Ano, empiricky pozorujeme druhy, u nichž se většina úspěchů - jak páření tak počtu potomků - soustředí u několika málo samců a velký zbytek se jejich výsledkům nedokáže ani přiblížit. U rypoušů - podle

[Ridley 1994] jen hrstka samců zanechá geneticky vlastního potomka. U tetřívka křovinného, *Centrocercus urophasianus*, jeden kohoutek získá až polovinu páření celého leku [Boyce 1990] a otci celé následující generace bývá sotva 10% samců generace předchozí. Dále např. u pávů [Ridley 1984], bekasin [Höglund-Robertson 1990], bažantů [Ridley 1987] Nicméně alternativní vysvětlující hypotézou neúměrné převahy až drtivého vítězství menšiny a podprůměrného úspěchu velkého zbytku populace zůstává možnost znaku úspěch způsobujícího - behaviorálního, chemického, viditelného... Znaků často zřejmého, nicméně přesto občas skrytého přírodovědcům, ovšem (hypoteticky) nikoli samičímu rozlišování.

Ilustrační protipříklad proti nesprávnému nadužívání hypotézy rich-get-richer: pro lidské jednotlivce, resp. páry, i dnes vykazuje značnou variabilitu počet zanechaných potomků. Přesto počet potomků nekopíruje dynamiku rich-get-richer a velké rodiny jsou spíše důsledkem lépe či hůře pozorovatelných forem určitých znaků ala náboženské vyznání. S náhodou teprve coby přidavným prvkem k (ne)plánování, případně coby omezujícím faktorem (náhodná neplodnost). Náhodná fluktuace v počtu potomků v rodině, způsobená např. např. narozením vícerčat, totiž nezvyšuje sama o sobě pravděpodobnost početí potomků dalších.

Také zrovna zmínění rypoušové se zdají vítězit spíše v mezisamčích soubojích a na ty nejspíše náhodný počáteční úspěch u samic nebude mít statistický vliv; testovat to experimentem by ovšem bylo velmi obtížné. Podobně je zdá se zřejmý znak vysvětlující převahu samců gorilích. Pro jeleny sice vítěze v zisku co nejvíce samic předem s jistotou neurčíme, nicméně mechanismus je přesto známý a podmíněnou pravděpodobnost vítězství zřejmě nezvyšuje náhodný počáteční úspěch u samic.

V rámci třídy ptáků formulovali [Taylor 1982] a [Ridley & Hill 1987] závěr, že čím méně užitečný je v daném druhu samec z praktického, bezprostředního hlediska - pro ochranu či výživu samice nebo péči o mláďata - tím větší vybíravost samice daného druhu vykazují (podobný závěr - zájem samic nezávislý na poskytnutí zdrojů či péče o mláďata - ukazuje i mimo ptačí třídu [Balmford 1991]). Často na základě viditelných, ale nepraktických znaků, někdy ovšem zcela bez nutnosti mezifáze realizované znakem. Podle [Pomiankowski, 1990] nejenže má sameček tetřívka křovinného větší šanci získat k páření samičku, pokud se těsně předtím spáril s jinou, ale i vycpaná samice tetřívka přiláká do jeho teritoria další. První fakt ještě nemusí dokazovat hypotézu rich-get-richer (může být prostě z nepozorovaných důvodů opravdu atraktivnější); druhý už ano. Mimo třídu ptáků - podle [Dugatkin 1992] jeví samička živorodky duhové (paví oko, *Poecilia reticulata*) větší zájem o samce, který se současně dvoří jiné samičce, než o souběžně představeného osamoceneného, přičemž rozdíl v míře zájmu posléze přetrvává i po zmizení sokyně. Nápodoba samičí volby jinou samicí byla pozorována rovněž u daňků [Balmford 1991]. Mezním příkladem mezi přitažlivostí znaku a přitažlivostí úspěchu oprostě od nosného znaku je chování samic a samců koljušky tříostné, *Gasterosteus aculeatus*. Podle [Ridley-Rechen 1981] samec samicí zaujme hnízdem s množstvím vajíček. Což může být dokladem jeho předchozích úspěchů u jiných samic, ale také schopnosti vajíčka ukrást jiným samcům [Wootton 1971], [Rohwer 1978], [Mori 1995]. Mezním případem je tento druh coby přechod mezi čistou přitažlivostí úspěchu u samic a přitažlivostí znaku "schopnost nakrást vajíčka". Tzn. zda kradení vajíček

považovat za (úspěšnou) nápodobu úspěchu nebo za pářením odměněnou schopnost. Případně můžeme teoreticky predikovat evoluční vývoj zájmu samic od jednoho typu ke druhému.

Studie jevu rich-get-richer na homo sapiens podobnou experimentální manipulaci neumožňují z etických i praktických důvodů. Na druhou stranu lidský způsob života nabízí vítězům kompetice možnost tento jev ještě posílit: muži nadprůměrní v počtu sexuálních partnerek mohou nést svůj úspěch celým životem - a pokud je spojen s dynamikou rich-get-richer, úspěch dále navyšovat. U výše zmíněných ptačích ani jiných druhů není důvod předpokládat, že z náhodně získaného či experimentálně vyvolaného úspěchu vytěží výhodu i v dalších letech. Přesněji, byť trochu komplikovaně řečeno, není důvod toto předpokládat v pravděpodobnosti podmíněné nesenými formami znaků, těch experimentátorům známých i těch neznámých. U vlaštovek v experimentu [Møller 1991], kde ovšem úspěch podmiňovala skutečně forma znaku (délka ocasu), experimentálně zvýšený úspěch umělým prodloužením ocasu měl v dalších letech za následek ocasní péra kratší než obvykle. Samec tedy experimentálně získanou výhodu nejenže nepřenesl do další sezóny, ale naopak ještě ztratil více, než nezaslouženě získal. U lekových ptáků i dalších druhů zmíněných dříve, u nichž byla přízeň samic pozitivně zmanipulována experimentálním předstíráním, není jasné, zda tíž samci měli nějakou výhodu další rok a ať už ano či ne, bylo by ji obtížné sledovat celoživotně. V kontrastu s tím se lidí můžeme na počty sexuálních partnerů zeptat a z mnoha důvodů je znalost podobných statistik natolik společensky přínosná, že se napříč zeměmi a kulturami tyto zjišťují i v celonárodních stratifikovaných průzkumech.

I když jsou výpovědi anonymní a sledovatelné pouze jednorázové pomocí průřezové studie, průřezová studie přesto umožňuje jev rich-get-richer zkoumat nepřímo na základě statistického rozdělení okamžitých hodnot. Rich-get-richer vede k heavy-tailed a někdy dokonce k fat-tailed rozdělení, pro něž hazard function asymptoticky klesá k 0. Tedy čím vyšší zvolíme prahovou hodnotu, tím nižší je pravděpodobnost, že se růst zastavil právě při dosažení této hodnoty; například tedy že je snazší získat svou desátou partnerku k sexuálnímu styku než bylo tu první. Pro diskrétní veličiny to znamená formálně  $P(X = x | X \geq x) = \frac{P(x)}{1-F(x)} \searrow_{x \rightarrow \infty} 0$ , pro spojité  $-\frac{d}{dx} \ln(1-F(x)) \searrow_{x \rightarrow \infty} 0$ . Rozdělení počtu sexuálních partnerů, celoživotní i ve vymezeném časovém období, skutečně mnoho výzkumů ukázalo jako heavy-tailed [Liljeros 2001], [Jones 2003], [Colgate 1989] [příloha 3 pro českou a finskou populaci]. Statistické rozdělení skutečně vykazuje známky heavy-tailed nebo rovnou fat-tailed. Ovšem i v rámci self-referenční sexy-sons-hypotézy je toto rozdělení důsledkem, ale ne nutně důkazem dynamiky rich-get-richer. Za prvé je nutno vypořádat se s námitkou, že fat tailed rozdělení ukazuje také počet sexuálních partnerů žen, byť statistický odhad ukazuje efekt pozitivní zpětné vazby, tzn. partneři přitahují partnery, jako podstatně slabší ve srovnání s muži. I u jiných monogamních druhů se objevuje sexuální výběr také ze strany samců, nicméně pro homo sapiens se nezdá být plausibilním tvrzení, že by potenciálního mužského partnera uspělo množství jeho předchůdců jako sexy forma znaku nositelky. Kromě toho je jev rich-get-richer znám rovněž z konstrukce sociálních sítí - a je

pravděpodobné, že sexuální sítě je kopírují. Podle této hypotézy potvrzené i švédskou studií [de Blasio 2007] je extrémně velké množství sexuálních partnerek i partnerů typické pro určitá relativně malá místa v sociální síti.

Společným paradoxním výsledkem průzkumů sexuálního chování je, že muži se podle anonymního sebevyjádření ukazují, v rámci heterosexuálních styků, statisticky promiskuitnějšími než ženy. Což je matematicky nemožné a všeobecně rozšířená vysvětlující hypotéza přičítá rozdíl právě tendenci mužů falšovat self-referenční sexy znak velkého počtu partnerek. K rozdílným dopadům počtu partnerů opačného pohlaví na přitažlivosti žen a mužů [Buss 1993] a [Buss 1998]. Podle tohoto vysvětlení tendence mužů falšovat navyšováním a žen snižováním je zakořeněná natolik, že působí zkreslení i v situaci, kde to z pohledu možného potenciálního úspěchu u dalších partnerů nedává žádný smysl, totiž v anonymním dotazníku. [Příloha 3], kromě toho, že se zabývá “ucpáváním” různých nepravděpodobných, ale stále možných děr matematické nemožnosti, na základě dat šesti celonárodních průzkumů (+ jednoho agregovaného) toto vysvětlení zpochybňuje a zaznamenaný rozdíl vysvětluje spíš snižováním udaného počtu ze strany žen. Podrobně zdůvodnění pochyb viz [příloha 3], nicméně extrémně vysoký dosavadní počet sexuálních partnerek *Homo sapiens* muže má coby sexy znak několik nedostatků. Jednak není úplně jasně sledovatelný, ale hlavně je velmi snadno falšovatelný ve smyslu, že vysoké počty nutně neodráží přízeň, pokud byly získány “nefér”, např. platbou za sex [Brewer 2000]. To je dle mého názoru jednou z příčin jevu, (který v [příloha 3] ovšem dokazují další statistické ukazatele!) proč tendence navyšovat a snižovat jdou u mužů proti sobě. Kromě toho muž s příliš velkým počtem sexuálních partnerek může být potenciální partnerkou vnímán stejně špatně jako ten s nízkým, jako v praxi neschopný vztahu. Ostatně ve světle pravidla popsaného výše, *homo sapiens* nepatří mezi tvory, u nichž by typický samec nemohl nebo nechtěl investovat nic do mláďat či partnerky. Podle [Aiello 2002] právě naopak - ve vývoji rodu *homo* se objevilo stadium, kdy otcovská investice byla nutná, aby přežití mláďat bylo aspoň teoreticky možné.

Jako alternativní a plausibilnější sexy znak samců druhu *Homo Sapiens* nabízí Helen Fisher schopnost vyjadřovat a rozpoznávat emoce, schopnost komunikace s partnerkou pomocí emocí [Fisher H. 2000], [Fisher 2005], [Aron, Fisher H. 2005], částečně už [Fisher 1982] Nicméně toto vysvětlení se už vzdaluje modelu úspěšnosti (v počtu partnerek) coby čistého sexy znaku a odkazuje už na (behaviorálního) nositele. Hypotéza rich-get-richer ovšem stále zůstává v platnosti. V obecnosti zprostředkovaně, přes schopnost získat schopnosti v daném znaku zkušenosti a dále je využít. Specificky pak v promiskuitnější části populace, která na emoce a rozvoj emocionální inteligence rezignovala a ve výběru partnerů se začala řídit jednoduššími kritérii.

Pokud by přece jen počet partnerek muže byl sám o sobě sexy znakem ve smyslu fisherovy selekce, podle empirických závěrů např. [Chisholm 1991] znevýhodňuje výběr “úspěšných” samců samice. Výše zmíněná práce dokazuje na příkladu australských domorodců, že partnerka polygamního muže porodí signifikantně méně živých dětí a rovněž se jich signifikantně méně dožije pěti let, než průměrná žena v monogamním vztahu. Pro muže je pak polygamní svazek v tomto přepočtu vždy výhodou, nicméně výběr partnera

podle tohoto znaku je pro ženu zatížen evolučními náklady.

---

### Přehled pojmů rich-get-richer statistiky a dynamiky

**Rich-get-richer:** Stochastický jev, kdy pro stochastickou proměnnou vyvíjející se v čase asymptoticky platí, že navýšení náhodnou fluktuací vede k vyšší pravděpodobnosti dalšího navyšování nebo k větší střední hodnotě dalšího navýšení.

**Heavy-tailed distribution, těžkochvostové rozdělení:** Statistické rozdělení s hazard funkcí asymptoticky klesající k 0, resp. s kumulativní hazard funkcí sublineární. Pro dostatečně vysoký zvolený práh platí, že čím vyšší hodnotu zvolíme, tím pravděpodobnější bude, že hodnota příslušné veličiny se na daném prahu nezastavila. Mezním rozdělením je rozdělení asymptoticky exponenciální - to ještě není těžkochvostové, jeho hazard funkce je konstantní. Exponenciální (či pro diskrétní veličiny geometrické) rozdělení reprezentuje pravděpodobnostní jevy, pro něž je podmíněná pravděpodobnost dosáhnout ještě více nezávislá na zvolené prahové hodnotě *odkud*.

**Fat-tailed distribution, tlustochvostové rozdělení:** Podtřída těžkochvostových rozdělení, pro něž je rychlost poklesu hazard funkce tak velká (a tedy dopad jevu rich-get-richer natolik silný), že statistické rozdělení dosažených hodnot nemá spočítatelné některé momenty, resp. (pro nezáporné veličiny) některé momenty dosahují hodnoty  $\infty$ . Speciálním případem jsou pak ta tlustochvostová rozdělení s nekonečným rozpylem, případně střední hodnotou. V praxi je pak velmi obtížné na základě dat odhadovat parametry jako je střední hodnota v populaci, protože rozdělení předpovídá v populaci výskyt malého množství jedinců, pro něž je ale hodnota sledované veličiny natolik vysoká, že jejich náhodné (ne)zachycení do zkoumaného velkého vzorku podstatně ovlivní odhad veličiny.





## Kontinuální adaptace a evoluční teorie her

Evoluční teorie her  $\neq$  teorie her + biologická evoluce. Mnoho biologických modelů založených na teorii her se o předpoklad Darwinovské evoluce neopírá o moc silněji než a priori kterýkoli současný relevantní biologický model. Za prvé, některé biologicky inspirované herní modely byly publikovány dříve, než se objevily náznaky formulací principů evoluční teorie her. Za druhé, v průzkumech evoluce se dnes uplatňují koncepty na bázi moderní teorie her, které s původním pojetím maticových a polymaticových her jako modelů souboje v rámci pravidel mají málo společného. Value Theory v molekulární biologii [Moretti 2007], bioinformatice [Moretti-Vasilakos 2010], genomice [Moretti 2010], neurobiologii [Keinan 2004 a)] a analýze evoluce obecnějších biologických sítí [Keinan 2004 b)], epidemiologii [Cox 1985], [Moretti 2008] a biomedicínské analýze rizikového chování [Land, Gefeller 2000] nebo obecně analýze biologických i jiných interakcí [Kuběna 2013]. Evoluční design mechanismů [Phelps S, 2007] (ve významu reverzní teorie her, nikoli konstrukce těl). Signální teorie her [Grafen 1990], [Sobel 2012]. Biochemický model založený na teoretickoherním Braessově paradoxu [Lepore 2011]

Z druhé strany základní paradigma evoluční teorie her, totiž že k dobrému popisu a analýze rozhodovací situace více agentů nestačí najít Nashovo ekvilibrium, ale nutno charakterizovat také plausibilní cestu k němu, adaptovalo mnoho dalších oborů pro mnoho dalších otázek s biologií nesouvisejících. Navíc u nich často úplně chybí důvod, proč by se popisovaný systém měl vyvíjet podle pravidel evoluce zrovna darwinovské. Pro ilustraci použití v teorii dopravních systémů [Beckmann 1956], [Sandholm 2001]. Řidiči se snaží vyhnout zácpám, ale neznamená to, že ti, kterým se to nepodaří, vyhynou bez potomků, adaptační mechanismus je jiný. Tento protipříklad uvádím proto, že zde pokus o prvoplánové použití základní (Taylor-Jonkerovy) replikátorové dynamiky modelující evoluční úspěch zanechanými potomky [Taylor-Jonker 1978] skutečně selhává. Taylor-Jonkerova replikátorová dynamika sice kromě rozmnožování úspěšných a zániku neúspěšných (v rámci hry) shodou okolností dobře popisuje také dynamiku odvozenou z napodobování úspěšnějších méně úspěšnými; to je ale přesně strategie pro individualní řešení kongescí špatně použitelná (osvědčila se alternativní Smithova dynamika, [Smith 1984]). Další mimobiologické aplikace evoluční teorie her se objevily v sociologii [Dokumaci 2007], [Kuran 2008], informatice [Fischer 2004], [Sandholm 2005], teoretické fyzice [Szabo 2002], [Miekisz 2004]. Často právě s použitím jiných adaptačních mechanismů a jiné replikátorové dynamiky.

Zpět k evoluční biologii. Podle [Mayr 1970] byl jednou z nejdůležitějších konceptuálních změn v biologii obrat od myšlení typologického k myšlení populačnímu. Evoluční teorie her je jednak užitečná tomuto obratu - také obrací pozornost od staticky perfektně racionálního jedince k dynamicky proměnlivé populaci - ale hlavně v souladu s evolucí zbavuje teorii her

normativity v podobě předpokladu racionálního nebo rovnou perfektně racionálního hráče. Evoluční teorie her umožnila přechod teoretickoherních analýz od normativních k deskriptivním a od jedinců k populacím. Oproti původní teorii her se obejde bez apriorního předpokladu perfektně racionálních účastníků, zato k prvkům definujícím hru - hráči, strategie, vyhodnocení, viz kapitola [Teorie her a teoretická biologie], přidala **adaptační mechanismus**: způsob, jakým se jednotlivci nebo populace změní v důsledku vyhodnocení určené předchozím stavem populace. I když je ve většině modelů možno adaptační mechanismus formulovat na úrovni jednotlivce - jak se jednatelc přizpůsobí aktuálnímu stavu populace - ohniskem evolučně herních modelů biologických jevů obvykle bývá populace. Z pohledu biologické evoluce ovšem sledujeme spíš mikroevoluci než mechanismy změn organismů, nová řešení. Není mi znám žádný výsledek evoluční teorie her, který by relevantně přispěl k výkladu např. evolučních stromů. Pokud opravdu zatím neexistuje, je to další důvod zatím neztotožňovat evoluci evoluční teorie her s evolucí darwinovskou.

Zároveň je fokusem evoluční teorie her kontinuální adaptace. Taková, která od agentů = členů populace buď očekává myopické přizpůsobení okamžité situaci nebo modeluje tak velké časové škály, že i sofistikovaný systém tahů a protitahů jedince se - spolu s celým jeho životem a několika následnými generacemi schopnými na něj ještě reagovat - vejde do infinitezimálně krátkého časového okamžiku.

Model kontinuální adaptace je možno definovat na úrovni jedince pomocí **korekčního protokolu**, *revision protocol* [Sandholm 2009], nebo rovnou na úrovni populace jako **replikátorovou dynamiku**, *replicator dynamics* [Sandholm 2009], [Hammerstein 2015]. Korekční protokol je popis pravidel, podle kterých se jedinci = členové populace v nejbližší okamžik přizpůsobí aktuálnímu stavu populace. Formálně je korekční protokol zobrazení  $\rho : R^n \times S_n \rightarrow R_+^{n \times n}$ , které při každém stavu populace přiřadí nositelům jednotlivých strategií, v závislosti nasrovnání výplat, matici - obvykle stochastickou, definice však formálně připouští i jiné možnosti - přírůstků a poklesů stavů nositelů jednotlivých strategií.

Z konkrétního korekčního protokolu pak evoluční teorie her odvodí pro vývoj populace odpovídající vývoj = replikátorovou dynamiku. Pro malé populace stochastickou, pro velké a dobře promísené deterministickou. Samotný koncept replikátorové dynamiky populace je ovšem ranější, přenos z úrovně populace zpět na úroveň jednotlivců vznikl až následně [Sandholm 2009]. Konkrétní replikátorovou dynamiku můžeme alternativně chápat fenoménem logicky jako popis chování populace, bez odvozování z konkrétního korekčního protokolu. Například níže popsaná nejznámější replikátorová dynamika (Taylor-Jonkerova) na úrovni populace odpovídá - pro hypotetické haploidní organismy - množení úspěšných a relativnímu nebo absolutnímu úbytku neúspěšných.

Taylor-Jonkerova replikátorová dynamika dnes svou známostí dominuje evoluční teorii her natolik, že se často právě ona objevuje pod názvem replikátorová dynamika, případně replikátorové rovnice. V populační interpretaci přeskakující fázi korekčního protokolu vychází dynamika z předpokladu, že nositel každé strategie se bude množit úměrně své úspěšnosti v prostředí, ve většině modelů vztažené relativně vůči střední hodnotě úspěchu celé populace v daném okamžiku. V podobě diferenciálních rovnic je pak speciálním přípa-

dem zobecněných Lotka-Volterrových rovnic [Hofbauer 1998] v nichž ale evoluční (ne)úspěch vychází ze soubojů se soupeři, nikoli z jejich konzumace a zastoupení predátorů konzumujících je. Taylor-Jonkerova dynamika vztažená k obecné hře proti populaci vede na soustavu diferenciálních rovnic

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i(F(i | \mathbf{x}) - F(\mathbf{x} | \mathbf{x})) \quad (0.11)$$

a pokud je výplatní matice soupeření jedinců = členů populace v závislosti na použité strategii definována maticovou hrou s maticí  $[A, A^T]$ , přechází soustava na speciální tvar

$$\frac{dx_i}{dt} = x_i ((A\mathbf{x})_i - \mathbf{x}^T A\mathbf{x}) \quad (0.12)$$

Fázovým prostorem je vždy  $S_n = \{\mathbf{x} \in (0, 1)^n : \sum_{i=1}^n x_i = 1\}$ , řešení  $x_i(t)$  pak kvantifikuje relativní zastoupení strategie  $i$  v populaci. Zachování logické podmínky  $\sum_{i=1}^n x_i(t) = 1$  napříč časem  $t > 0$  zajišťuje tvar soustavy (2) i soustavy (1)

Pro tuto dynamiku existuje korekční protokol, který k ní vede; vychází ovšem z napodobování úspěšnějších strategií těmi méně úspěšnými, kde pravděpodobnost nahrazení strategie je 0 pro strategie horší než stávající a proporcionální rozdílům úspěšnosti (vztaženo ke stávající strategii) pro strategie lepší. Tento protokol, na rozdíl od dynamiky z něho odvozené, ovšem postrádá onu přímočarou biologicky evoluční interpretaci - předpokládá napodobování úspěšných, nikoli zanechání většího množství potomků.

Pro soustavu obyčejných diferenciálních rovnic s kubickými pravými stranami nelze očekávat analytické řešení a ani řešení v kvadraturách. To zůstává v platnosti i pro speciální příklad replikátorových rovnic odvozených z Taylor-Jonkerovy dynamiky. Varianta tří nebo méně strategií fázový prostor dynamického systému do dvou- (nebo méně) dimenzionální souvislé kompaktní hladké variety  $S_3$  (nebo  $S_2$ ), která připouští jako atraktory jen body nebo cykly (nebo celou varietu, což ale v případě  $S_3$  ani  $S_2$  nenastane). Nicméně hned nejmenší možný případ čtyř strategií připouští chaotické řešení. Možnost chaotického chování prokázali Arneodo, Couillet a Tresser [Arneodo 1980], [Skyrms 1992] přišel s konkrétní k chaosu vedoucí maticovou hrou ekvivalentní matici

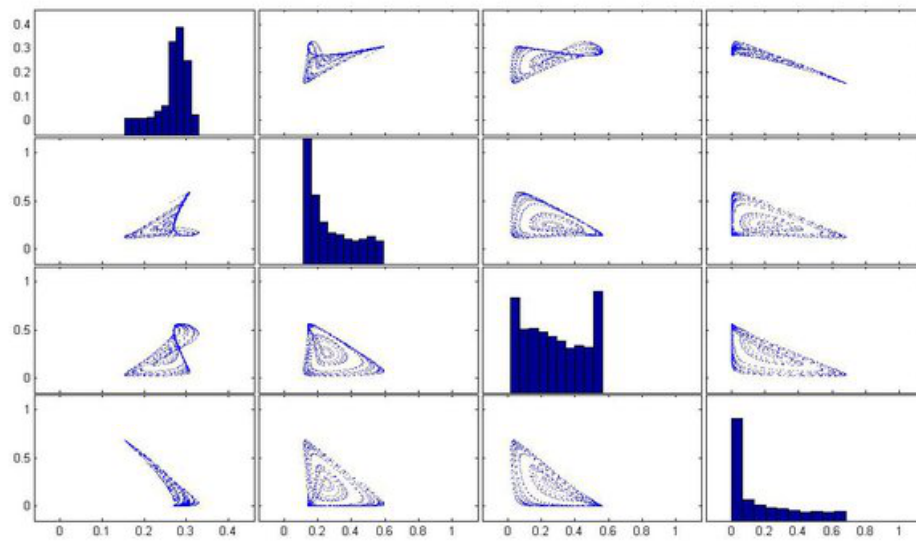
$$\begin{pmatrix} 0 & -12 & 0 & 22 \\ 20 & 0 & 0 & -10 \\ -21 & -4 & 0 & 35 \\ 10 & -2 & 2 & 0 \end{pmatrix} \quad (0.13)$$

a následně pak [Sato 2002] s elegantní maticí vzniklou jednoduchou modifikací hry Kámen-Nůžky - Papír (ovšem v pětidimenzionálním fázovém prostoru, tedy  $n=6$ ) Výskyt chaotického atraktoru vylučuje analytickou řešitelnost i řešitelnost v kvadraturách.

V příloze [Příloha 1] modelují situaci organismů sexuálně se množících, pro něž je zisk zdrojů - opět definovaný maticí  $A$  konečné symetrické hry dvou hráčů - nutnou, nikoli však postačující podmínkou evolučního úspěchu. Nutnou podmínku představuje v tom smyslu, že

k úspěšnému odchování mláďat je nutno zajistit si i jim zdroje a taky se možnosti je zplodit dožít. Další nutnou podmínkou je ochota samic zpřístupnit páření. Zde předpokládám sexuální výběr, který se opírá právě o zvolenou strategii v dané hře. Předpokládáme pouze schopnost samic vybírat si podle tohoto kritéria, s tím, že v populaci mohou být zastoupeny fanyanky kterékoli formy tohoto behaviorálního znaku. Samice mezi sebou rovněž hrají, liší se vektorem vah jak moc preferují tu či onu samčí strategii. [Příloha 1] modeluje jak silnou tak slabou sexuální selekci, tzn. kdy preference strategie je absolutní nebo když se váhy liší jen drobně. Model tvořím jen fenomenologicky na úrovni populace (zobecněné) replikátorové dynamiky, bez vztahu k adaptaci po jednotlivcích. To je výzva pro další výzkum, odvodit dynamiku z korekčního protokolu. Jednak tím umožním vstup modelů stochastických, ale hlavně to umožní modelovat sexuální preference jinak než jako individuálně zafixované. Tedy např. když se preference mění v důsledku napodobování nebo naopak pokud samice ostatním v napodobení brání, jako např. pávice zmíněné a odkazované v předchozí kapitole

Velké množství případů silné i slabé sexuální selekce pak vede nejen k výsledku stability (ve smyslu evolučně stabilního stavu) fixace kterékoli samčí strategie, ty nikoli perfektně racionální nevyjímaje, ale navíc *in silico* ukazuje oblasti atrakce jako poměrně dosti veliké. Model za vymezených podmínek připouští evoluční fixaci kterékoli z několika možných strategií (nutná podmínka je schopnost sehnat alespoň nějaké zdroje, speciálně pak adaptivnost na sebe sama - nesmí žít jen ze druhých strategií), přičemž o tom, která to bude, rozhodují počáteční podmínky populace. Což je přesně arbitrárnost vítěze, která je i v biologii důsledkem předpokladu fisherovské selekce. Strategie vítězí, protože vítězí. Přestože evolučně mimo kontext sexuálního výběru může beznadějně ztracená. Dále pak model [přílohy 1] dokazuje inflaci socioekonomických schopností při selekci v prostředí s dostatkem zdrojů (důsledek 3). Biologicky to rezonuje s výše zmíněným empirickým závěrem [Ridley 1987], že čím “zbytečnější” je v daném druhu samec z pohledu zajištění zdrojů, bezpečnosti či péče o mláďata, tím vyhranější je boj o nositele postradatelných, nicméně shodou náhod nejoblíbenějších forem znaků.



Chaotické chování dynamického systému co-replikátorové dynamiky, projekce do jednotlivých rovin. Parametrizaci jsem vytvořil adaptací dynamiky vedoucí k Vanceho atraktoru na model co-replikátorové dynamiky podle návodu [Schnabl 1991]



---

*"Existují v zásadě tři způsoby, jak získat od druhých to, co chceme: láska, násilí a směna."*

David D. Friedman

## Závěr

Teorie her vznikala v době počínající a vrcholící studené války pro potřeby geopolitických a geostrategických analýz potenciálního globálního konfliktu: jak a zda vůbec možno se mu vyhnout, a pokud nikoli, jak z něho vyjít s co nejmenšími ztrátami. Posléze se však etablovala coby ekonomická disciplína - když se ukázalo, že teoretickoherní analýzy směny dominují všem teoriím směny předchozím - ukázkově m.j. na úrovni vrcholné množství Nobelových cen za ekonomii uděleným právě teoretickoherním pracem. V důsledku toho začala být považována za ekonomickou disciplínu tak silně, že dokonce Nobelova cena 2005, udělena YR Aumannovi a T Schellingovi za analýzu potenciálně smrtících konfliktů byla zdůvodněna přínosem ekonomii války a míru [Aumann 2005]. Cílem této práce, prací v přílohách i mých dalších článků a analýz bylo a je přinášet nové kousky důkazů tvrzení, že konzistentní aplikace teorie her na jevy biologické ukazuje další a další rozdíly oproti aplikacím tržním, tedy vyhynutí homo economicus v živé přírodě. Že redukovat lásku na směnu vede ke stále méně konzistentním závěrům právě tak, jako dříve vedla redukce ekonomických otázek na násilí. A to i za předpokladu, že pojem lásky už předem zredukujeme na biologický jev, aby byla vůbec možnost podrobit ji jakýmkoli teoretickým analýzám.

Za původní v této stati považuji ideu vztahu mezi z teorie her Folk Theoremem, především ve formulaci Aumann - Shapley - Rubinstein, a jevem v biologii diskutovaným jako sexy-sons hypothesis či fisherovská selekce. Sexuální rozmnožování a speciálně pak fisherovskou selekci považuji za (možné - stále se pohybují v aréně biologie teoretické) pojítko mezi individuální a skupinovou selekcí. V tom smyslu, že antiteze skupinové selekce - evoluční výhoda nekooperujících - v mnoha biologicky známých případech zřejmě selhává, pokud za onu skupinu dosadíme pár. Fisherovská selekce je pak mechanismem schopným přenést chování výhodné pro pár na chování výhodné pro větší skupiny. Speciálně jsem pak testoval modelově možné dopady fisherovské selekce na jednoduché formy sociálního chování, reprezentovatelné maticovými hrami, viz [příloha 1]. Cenou, kterou za to coby výzkumníci platíme, je dědictví jisté arbitrárnosti interpretace příčin pozorovaných v důsledků, tedy nemožnost najít zákonitou příčinu, která vedla k vítězství té či oné strategie či formy znaku. Tu Folk Theorem matematicky dokazuje abstraktně a fisherovská selekce predikuje konkrétně pro živou přírodu, speciálně pak pro sexuálně se množící organismy. Podobnou arbitrárnost jsem dlouho považoval za nešvar experimentálních prací z evoluční biologie: statisticky prokázaný jev byl interpretován jako důsledek

přízpůsobení selekčnímu tlaku a jindy prokázaný jev přesně opačný posléze také. Nyní na základě teoretické analýzy vidím, že tato neurčitost nejspíš bude neodstranitelným rysem mnoha evolučních zákonitostí. Aby sklenice byla poloplnou: sekundárně možná bude fisherovská selekce, resp. Folk Theorem, v budoucnu řešením mnoha dalších záhad evoluční biologie: proč v pozůstatcích pozorujeme puntualismus namísto gradualismu nebo jak je možný “přechod údolím”, pokud jednu výhodnou formu znaku od druhé odděluje propast nevýhodných meziforem apod.

Další přílohy pak, již na empirických datech, testují na lidských subjektech jednak speciální otázky fisherovské selekce, jednak chování jedinců v situacích laboratorně modelujících socioekonomické interakce za pomoci experimentálních her, aniž bych nutně (zatím) znal celou cestu jak podrobně a nezvratně vysvětlit “právě tuhle” iracionalitu sexuálním výběrem. Přílohy založené na experimentálních hrách (2 a 5) empiricky prokazují z pohledu sobecké racionality špatné vysvětlitelné jevy, byť z lidské zkušenosti částečně známé, a evolučně biologické či teoretickoherní okolnosti, v nichž (snad) dávají větší smysl.

V diskusi o možných konceptech vysvětlujících kompetitivní altruismus i jiné strategie vzdálené od perfektní racionality jsem se vyhnul Zahaviho teorii handicapujícího signálu. Záměrně - domnívám se totiž, že ve vztahu teorie her a biologie panuje ve věci Spenceho signální teorie her versus Zahaviho teorie handicapu jisté zmatení jazyků (případně je vztah oboustranně jasný, nicméně moje orientace v obou oborech nedosáhla dosud úrovně dostatečné k jeho rozklíčování). Předmětem Spenceho signální teorie her jsou bayesovské hry = hry, v nichž mezi soupeři panuje nejistota o oponentově výplatní matici, o jeho motivacích, případně o jejich intenzitě. Tedy nejistota o tom, co očekává, že mu která naše akce opravdu přinese. Účelem signálu, ať už zdarma či nákladného, je pak příjemce přesvědčit právě o té či oné - dosud vnitřní - motivaci. Jenomže tokající samci nepotřebují samice přesvědčovat o své maximální motivaci se rozmnožit, ta se rozumí sama sebou. A pokud shodu náhod, biologickým omylem či v důsledku dejme tomu nemoci či zranění žádná taková motivace není přítomna, není zároveň žádný evoluční důvod ji předstírat. Samci se nerozhodují, který signál se jim vyplatí vyslat a jak intenzivně - prostě ve vyžadovaném směru, definovaném fisherovskou selekcí, vytvoří maximum možného. Ve zkratce - Zahaviho signál je signálem o dobrých genech, zatímco Spenceho signál signálem o dobrých úmyslech.

Dopad tohoto rozdílu na další teoretické analýzy se pokusím ilustrovat anekdoticky: Lovec projeví své lovecké schopnosti, uloví gazelu a zcela nezištně uspořádá hostinu pro partnerku, její příbuzné i další známé v souladu s jejími přáními. Vyslal vůči ní správný a kvalitní signál, všechno je v pořádku podle Zahaviho i podle Spenceho. Toto platí, dokud partnerka shodou náhod nezjistí, že ve skutečnosti ulovil gazely dvě. A že jednu si tajně ulil. Podle Zahaviho teorie by ji toto zjištění naplnilo evoluční radostí - vždyť má přece dvakrát lepšího lovce, než si dosud myslela, to budou mít synové geny jedna radost! Ve Spenceho smyslu to ovšem už tak dobrá zpráva není, předchozí signál o dobrých úmyslech byl falešný, přinejmenším zčásti. Nový signál ještě lépe signalizuje dobré geny, ale velmi špatně



dobré úmysly ◊

Testovatelnost dalšího vysvětlení záhady množství empiricky prokazatelného jednání zdánlivě nebo opravdu proti svým evolučním zájmům (nedokážeme rozhodnout) patří spíš do budoucnosti. Experimentální práce zaměřené na evolučně biologické jevy mají tendenci jev *ex post* vysvětlit jedním ze známých mechanismů: handicap NEBO fisherovská selekce NEBO tlak predátorů NEBO parazitů a ukázka odolnosti vůči němu NEBO přizpůsobení již pominuvším podmínkám NEBO užitečnost za některých vzácných okolností... V podobné situaci byla ještě donedávna matematická biologie při popisu fyziologických systémů či dějů v buňce. Dokázala vytvořit dynamický model schopný kvalitativně ilustrovat daný jev, nicméně nastavit parametry modelu tak, aby odpovídal naměřeným parametřům i kvantitativně, bylo nad možnosti oboru. Tím méně pak zapojit do vysvětlení více jevů úměrně jejich reálnému vlivu na výslednou fyziologii. Což změnil nástup výpočetní síly, díky níž dnes jednotlicí systémová biologie poskytuje pro mnoho komplexních jevů celkem přesné kvantitativní predikce. Spojení známých i možná v budoucnu objevených efektů souvisejících s evolučním tlakem možná ukáže, že organismy jednající paradoxně jednají skutečně proti svým dlouhodobě evolučním zájmům tak, jak je předpovídá teorie, jenom se na to ještě nepřišlo. Evoluční teorie her předpovídá vytlačení neefektivního chování až jakmile se celý systém začíná blížit Nashovu equilibriu, pro což ovšem podle teoretických výsledků [Goldberg 2006], [Chen 2006] může být i evoluční časová perspektiva směšně krátkou. Přiblížení se Nashovu (nebo jinému teoretickohernímu) equilibriu bylo totiž prokázáno jako NP-úplný problém a tak se možná dá pro evoluci parafrázovat bonmot algoritmické teorie her platný pro ekonomické aplikace: “If your laptop can’t find it (Nash equilibrium), then neither can the market.” (Kamal Jain, podle [Daskalakis 2009]). Možná to nedokáže ani evoluce!

# Literatura

- Aiello, Leslie C., and Cathy Key. "Energetic consequences of being a *Homo erectus* female." *American journal of human biology* 14.5 (2002): 551-565.
- Albert, Réka, and Albert-László Barabási. "Statistical mechanics of complex networks." *Reviews of modern physics* 74.1 (2002): 47.
- Albert, Reka. "Scale-free networks in cell biology." *Journal of cell science* 118.21 (2005): 4947-4957.
- Allee, Warder Clyde, et al. *Principles of animal ecology*. No. Edn 1. WB Saundere Co. Ltd., 1949.
- Alonzo, Suzanne H., and Barry Sinervo. "Mate choice Games, context-dependent Goods genes, and genetic cycles in the side-blotched lizard, *Uta stansburiana*." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 49.2 (2001): 176-186.
- Andreoni, James, and John H. Miller. "Analyzing choice with revealed preference: is altruism rational?." *Handbook of experimental economics results* 1 (2008): 481-487.
- Andersson, Malte. "Female choice selects for extreme tail length in a widowbird." *Nature* 299.5886 (1982): 818-820.
- Arbuthnott, John. *An Argument for Divine Providence, taken from the constant Regularity observ'd in the Births of both Sexes*. *Philosophical Transactions of the Royal Society* [online]. 1710, vol. 27, s. 186–190
- Arneodo, Alain, Pierre Coulet, and Charles Tresser. "Occurrence of strange attractors in three-dimensional Volterra equations." *Physics Letters A* 79.4 (1980): 259-263.
- Arnold, Barry C. *Pareto distribution*. John Wiley & Sons, Ltd, 2015.
- Aron, Arthur, et al. "Reward, motivation, and emotion systems associated with early-stage intense romantic love." *Journal of neurophysiology* 94.1 (2005): 327-337.
- Aumann RJ (1974) Subjectivity and correlation in randomized strategies. *J Math Econ* 1:67–95
- Aumann, Robert J. "Survey of repeated Games." *Essays in Game Theory and mathematical economics in honor of Oskar Morgenstern* (1981).
- Aumann, Robert J. "Correlated equilibrium as an expression of Bayesian rationality." *Econometrica: Journal of the Econometric Society* (1987): 1-18.
- Aumann RJ, Maschler M, Stearns R (1968) Repeated Games with incomplete information: an approach to the nonzerosum case. Reports to the US Arms Control and Disarmament Agency, ST-143, Chapter IV, 117–216 (reprinted In: Aumann RJ, Maschler M (1995) *Repeated Games of Incomplete Information*. M.I.T. Press, Cambridge)
- Aumann, Robert J., and Lloyd S. Shapley. "Long-term competition—a Game-Theoretic analysis." *Essays in Game Theory*. Springer New York, 1994. 1-15.
- Aumann, R.J., T. Schelling, and Thomas C. Nobelprize Schelling. "Robert Aumanns and Thomas Schellings contributions to Game Theory: Analyses of conflict and cooperation." *Advanced information on the Bank of Sweden Prize in Economic Science in Memory of Alfred Nobel* 10 (2005).
- Axelrod, Robert, and Douglas Dion. "The further evolution of cooperation." *Science* 242.4884 (1988): 1385.
- Axelrod, Robert M. *The evolution of cooperation*. Basic books, 2006.
- Balmford, Andrew. "Mate choice on leks." *Trends in Ecology & Evolution* 6.3 (1991): 87-92.
- Barabási, Albert-László, Réka Albert, and Hawoong Jeong. "Scale-free characteristics of random networks: the topology of the world-wide web." *Physica A: statistical mechanics and its applications* 281.1 (2000): 69-77
- Barabási, Albert-László. "Scale-free networks: a decade and beyond." *science* 325.5939 (2009): 412-413.
- Beckmann, Martin, C. B. McGuire, and Christopher B. Winsten. *Studies in the Economics of Transportation*. No. 226 pp. 1956.
- Benoit, Jean-Pierre, and Vijay Krishna. "Finitely repeated Games." (1984).
- Barclay, Pat, and Robb Willer. "Partner choice creates competitive altruism in humans." *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 274.1610 (2007): 749-753.
- Binmore, Ken. "Playing for real: a text on Game Theory". Oxford university press, 2007.
- Binmore, Ken. "Rationality". In Young, Petyon, and Shmuel Zamir, eds. "Handbook of Game Theory IV". Elsevier, 2014.
- de Blasio, Birgitte Freiesleben, Åke Svensson, and Fredrik Liljeros. "Preferential attachment in sexual networks." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104.26 (2007): 10762-10767.
- Bolton, Gary E. "A comparative model of bargaining: Theory and evidence." *The American Economic Review* (1991): 1096-1136.
- Boyce, Mark S. "The red queen visits sage grouse leks." *American Zoologist* (1990): 263-270.
- Bradbury, Jack W. "Lek Mating Behavior in the Hammer-headed Bat." *Ethology* 45.3 (1977): 225-255.

- Brewer, Devon D., et al. "Prostitution and the sex discrepancy in reported number of sexual partners." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 97.22 (2000): 12385-12388.
- Buss, David M. "Sex differences in human mate preferences: Evolutionary hypotheses tested in 37 cultures." *Behavioral and brain sciences* 12.01 (1989): 1-14.
- Buss, David M., and David P. Schmitt. "Sexual strategies Theory: an evolutionary perspective on human mating." *Psychological review* 100.2 (1993): 204.
- Buss, David M. "Sexual strategies Theory: Historical origins and current status." *Journal of Sex Research* 35.1 (1998): 19-31.
- Camerer, Colin. *Behavioral Game Theory: Experiments in strategic interaction*. Princeton University Press, 2003.
- Carlisle, Tamsie R., and Amotz Zahavi. "Helping at the nest, allofeeding and social status in immature Arabian babblers." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18.5 (1986): 339-351.
- Carr, Bernard J., and Martin J. Rees. "The anthropic principle and the structure of the physical world." *Nature* 278.5705 (1979): 605-612.
- Cesarini, David, et al. "Heritability of cooperative behavior in the trust Game." *Proceedings of the National Academy of sciences* 105.10 (2008): 3721-3726.
- Chisholm, James S., and Victoria K. Burbank. "Monogamy and polygyny in Southeast Arnhem Land: male coercion and female choice." *Ethology and Sociobiology* 12.4 (1991): 291-313.
- Chen, Xi, and Xiaotie Deng. "Settling the complexity of two-player Nash equilibrium." *Foundations of Computer Science, 2006. FOCS'06. 47th Annual IEEE Symposium on. IEEE, 2006.*
- Cherry, M. I. "Tail length and female choice." *Trends in Ecology & Evolution* 5.11 (1990): 349-350.
- Colgate, Stirling A., et al. "Risk behavior-based model of the cubic growth of acquired immunodeficiency syndrome in the United States." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 86.12 (1989): 4793-4797.
- Cox Jr, Louis A. "A new measure of attributable risk for public health applications." *Management Science* 31.7 (1985): 800-813.
- David, Patrice, et al. "Condition-dependent signalling of genetic variation in stalk-eyed flies." *Nature* 406.6792 (2000): 186-188.
- Darwin, C., 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*, 2nd Ed., John Murray, London; 1874.
- Daskalakis, Constantinos, Paul W. Goldberg, and Christos H. Papadimitriou. "The complexity of computing a Nash equilibrium." *SIAM Journal on Computing* 39.1 (2009): 195-259.
- Dawkins, Richard. "The Selfish Gene.(New edition.) Oxford University Press." (1989).
- Diamond, Jared M. "Borrowed sexual ornaments." *Nature* 349.6305 (1991).
- Van Dijk, Rene E., et al. "Individual variation and the resolution of conflict over parental care in penduline tits." *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 279.1735 (2012): 1927-1936.
- Doebeli, Michael, Albert Blarer, and Martin Ackermann. "Population dynamics, demographic stochasticity, and the evolution of cooperation." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 94.10 (1997): 5167-5171.
- Doebeli, Michael, and Christoph Hauert. "Models of cooperation based on the Prisoner's Dilemma and the Snowdrift Game." *Ecology letters* 8.7 (2005): 748-766.
- Dokumacı, Emin, and William H. Sandholm. "Schelling redux: an evolutionary dynamic model of residential segregation." *yayınlanmamış müsvedde, University of Wisconsin* (2007).
- Dugatkin, Lee Alan. "Dynamics of the TIT FOR TAT strategy during predator inspection in the guppy (*Poecilia reticulata*)." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 29.2 (1991): 127-132.
- Dugatkin, Lee Alan, and Michael Alfieri. "Guppies and the TIT FOR TAT strategy: preference based on past interaction." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 28.4 (1991): 243-246.
- Dugatkin, Lee Alan. "Sexual selection and imitation: females copy the mate choice of others." *The American Naturalist* 139.6 (1992): 1384-1389.
- Düsing, Karl. *Die Factoren, welche die Sexualität entscheiden. Dissertation vorgelegt von... Karl Düsing... G. Fischer, 1883.*
- Engel, Christoph. "Dictator Games: a meta study." *Experimental Economics* 14.4 (2011): 583-610.
- Evans, Matthew R., and Adrian LR Thomas. "The aerodynamic and mechanical effects of elongated tails in the scarlet-tufted malachite sunbird: measuring the cost of a handicap." *Animal Behaviour* 43.2 (1992): 337-347.
- Falk, Armin, Ernst Fehr, and Urs Fischbacher. "Driving forces behind informal sanctions." *Econometrica* 73.6 (2005): 2017-2030.
- Fehr, Ernst, et al. "When social norms overpower competition: Gift exchange in experimental labor markets." *Journal of Labor economics* 16.2 (1998): 324-351.
- Fehr, Ernst, and Simon Gächter. "Cooperation and punishment in public Goods experiments." (1999).

- Fehr, Ernst, and Klaus M. Schmidt. "A Theory of fairness, competition, and cooperation." *The quarterly journal of economics* 114.3 (1999): 817-868.
- Fehr, Ernst, Urs Fischbacher, and Simon Gächter. "Strong reciprocity, human cooperation, and the enforcement of social norms." *Human nature* 13.1 (2002): 1-25.
- Fehr, Ernst, and Simon Gächter. "Altruistic punishment in humans." *Nature* 415.6868 (2002): 137-140.
- Fernández-Carriba, Samuel, et al. "Asymmetry in facial expression of emotions by chimpanzees." *Neuropsychologia* 40.9 (2002): 1523-1533.
- Fischer, Simon, and Berthold Vöcking. "On the evolution of selfish routing." *European Symposium on Algorithms*. Springer Berlin Heidelberg, 2004.
- Fisher, Helen E. *The sex contract: The evolution of human behavior*. William Morrow & Company, 1982.
- Fisher, Helen. "Lust, attraction, attachment: Biology and evolution of the three primary emotion systems for mating, reproduction, and parenting." *Journal of Sex Education and Therapy* 25.1 (2000): 96-104.
- Fisher, Helen, Arthur Aron, and Lucy L. Brown. "Romantic love: an fMRI study of a neural mechanism for mate choice." *Journal of Comparative Neurology* 493.1 (2005): 58-62.
- Fisher, Ronald Aylmer. *The genetical Theory of natural selection: a complete variorum edition*. Oxford University Press, 1930.
- Flajolet, Philippe, and Robert Sedgewick. *Analytic combinatorics*. Cambridge University Press, 2009.
- Fletcher, Grace E. "Attending to the outcome of others: Disadvantageous inequity aversion in male capuchin monkeys (*Cebus apella*)." *American Journal of Primatology* 70.9 (2008): 901-905.
- Forges, Françoise. "Correlated equilibria and communication in Games." *Encyclopedia of Complexity and Systems Science*. Springer New York, 2009. 1587-1596.
- Fudenberg, Drew, and Eric Maskin. "The Folk Theorem in repeated Games with discounting or with incomplete information." *Econometrica: Journal of the Econometric Society* (1986): 533-554.
- Gieryn, Thomas F. *Science and social structure: A festschrift for Robert K. Merton*. New York academy of sciences, 1980.
- Gintis, Herbert. "Strong reciprocity and human sociality." *Journal of Theoretical biology* 206.2 (2000): 169-179.
- Gilles, Robert P. *The cooperative Game Theory of networks and hierarchies*. Vol. 44. Springer Science & Business Media, 2010.
- Goldberg, Paul W., and Christos H. Papadimitriou. "Reducibility among equilibrium problems." *Proceedings of the thirty-eighth annual ACM symposium on Theory of computing*. ACM, 2006.
- Goodall, Jane. "The chimpanzees of Gombe: Patterns of behavior." (1986).
- Gomes, Cristina M., and Christophe Boesch. "Wild chimpanzees exchange meat for sex on a long-term basis." *PLoS One* 4.4 (2009): e5116.
- Gore, Jeff, Hyun Youk, and Alexander Van Oudenaarden. "Snowdrift Game dynamics and facultative cheating in yeast." *Nature* 459.7244 (2009): 253-256.
- Gossner, Olivier, and Tristan Tomala. *Repeated Games with complete information*. Springer New York, 2012.
- Gould, Stephen Jay. "The origin and function of 'bizarre' structures: antler size and skull size in the 'Irish Elk,' *Megaloceros giganteus*." *Evolution* (1974): 191-220.
- Gould, Stephen Jay. *The structure of evolutionary theory*. Harvard University Press, 2002.
- Grafen, Alan. "Biological signals as handicaps." *Journal of Theoretical biology* 144.4 (1990): 517-546.
- Gürerk, Özgür, Bernd Irlenbusch, and Bettina Rockenbach. "The competitive advantage of sanctioning institutions." *Science* 312.5770 (2006): 108-111.
- Hamilton, William D. "The genetical evolution of social behaviour. II." *Journal of Theoretical biology* 7.1 (1964): 17-52.
- Hammerstein, Peter, and Olof Leimar. "Evolutionary Game Theory in biology." *Handbook of Game Theory with economic applications* 4 (2015): 575-617.
- Harsanyi, John C., and Reinhard Selten. "A general Theory of equilibrium selection in Games." *MIT Press Books* 1 (1988).
- Herrmann, Benedikt, Christian Thöni, and Simon Gächter. "Antisocial punishment across societies." *Science* 319.5868 (2008): 1362-1367.
- Hofbauer, Josef, and Karl Sigmund. *Evolutionary Games and population dynamics*. Cambridge university press, 1998.
- Höglund, Jacob, Mats Eriksson, and Lars Erik Lindell. "Females of the lek-breeding great snipe, *Gallinago media*, prefer males with white tails." *Animal Behaviour* 40.1 (1990): 23-32.
- Höglund, Jacob, and Jeremy GM Robertson. "Female preferences, male decision rules and the evolution of leks in the great snipe *Gallinago media*." *Animal Behaviour* 40.1 (1990): 15-22.
- Hurwicz, Leonid, and Stanley Reiter. *Designing economic mechanisms*. Cambridge University Press, 2006.

Jones, James Holland, and Mark S. Handcock. "An assessment of preferential attachment as a mechanism for human sexual network formation." *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 270.1520 (2003): 1123-1128.

Kahn, Herman. "On Escalation: Metaphors and Scenarios (Prager)." (1965)

Kahneman, Daniel, Jack L. Knetsch, and Richard H. Thaler. "Fairness and the assumptions of economics." *Journal of business* (1986): S285-S300.

Kalishov, Amir, Avishag Zahavi, and Amotz Zahavi. "Allofeeding in Arabian babblers (*Turdoides squamiceps*)." *Journal of Ornithology* 146.2 (2005): 141-150.

Keinan, Alon, et al. "Causal localization of neural function: the Shapley value method." *Neurocomputing* 58 (2004): 215-222. a]

Keinan, Alon, et al. "Fair attribution of functional contribution in artificial and biological networks." *Neural Computation* 16.9 (2004): 1887-1915. b]

Kenrick, Douglas T., and Richard C. Keefe. "Age preferences in mates reflect sex differences in human reproductive strategies." *Behavioral and Brain Sciences* 15.01 (1992): 75-91.

Kent, Clement, and Jonathan Wong. "An index of littoral zone complexity and its measurement." *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 39.6 (1982): 847-853.

Kirchsteiger, Georg. "The role of envy in ultimatum Games." *Journal of economic behavior & organization* 25.3 (1994): 373-389.

Kollock, Peter. "Social Dilemmas: The anatomy of cooperation." *Annual review of sociology* 24.1 (1998): 183-214.

Křivan V., *Evoluce a teorie her, výukový text*, 2004

Krupp, Daniel Brian, Lisa M. Debruine, and Pat Barclay. "A cue of kinship promotes cooperation for the public Good." *Evolution and Human Behavior* 29.1 (2008): 49-55.

Kuběna, Ales A., and Peter Franek. "Symmetries of Quasi-Values." *Algorithmic Game Theory LNCS* 8146: 159.

Kuběna, Aleš Antonín, et al. "Justine Effect: Punishment of the unduly self-sacrificing cooperative individuals." *PLoS One* 9.3 (2014): e92336.

Kuran, Timur, and William H. Sandholm. "Cultural integration and its discontents." *The Review of Economic Studies* 75.1 (2008): 201-228.

Larivière, Vincent, and Yves Gingras. "The impact factor's Matthew Effect: A natural experiment in bibliometrics." *Journal of the American Society for Information Science and Technology* 61.2 (2010): 424-427.

Lakshminarayanan, Venkat R., and Laurie R. Santos. "Capuchin monkeys are sensitive to others' welfare." *Current Biology* 18.21 (2008): R999-R1000.

Lehrer E (1992) Correlated equilibria in two-player repeated Games with nonobservable actions. *Math Oper Res* 17:175-199

Lepore, Dante M., Carl Barratt, and Pauline M. Schwartz. "Computational models of chemical systems inspired by Braess' paradox." *Journal of mathematical chemistry* 49.2 (2011): 356-370.

Levinas, Emmanuel. "Totality and Infinity: An Essay on Exteriority [French original 1961], trans. Alphonso Lingis. Pittsburg." (1969)

Lévinas, Emmanuel. *Totalita a nekonečno (Esej o exterioritě)*. Praha: Oikoymenh, 1997.

Liljeros, Fredrik, et al. "The web of human sexual contacts." *Nature* 411.6840 (2001): 907-908.

Lindová, Jitka, et al. "Pattern of money allocation in experimental Games supports the stress hypothesis of gender differences in *Toxoplasma gondii*-Induced behavioural changes." *Folia parasitologica* 57.2 (2010): 136.

Little, Anthony C., et al. "Human perception of fighting ability: facial cues predict winners and losers in mixed martial arts fights." *Behavioral Ecology* (2015): arv089.

Lively, Curtis M., Clark Craddock, and Robert C. Vrijenhoek. "Red Queen hypothesis supported by parasitism in sexual and clonal fish." *Nature* 344.6269 (1990): 864.

Mailath, George J., and Larry Samuelson. *Repeated Games and reputations: long-run relationships*. Oxford university press, 2006.

Maynard Smith J (1982) *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge University Press, Cambridge

Mayr, Ernst. *Populations, species, and evolution: an abridgment of animal species and evolution*. Harvard University Press, 1970.

McKaye, Kenneth Rober. "Ecology and breeding behavior of a cichlid fish, *Cyrtocara eucinostomus*, on a large lek in Lake Malawi, Africa." *Environmental Biology of Fishes* 8.2 (1983): 81-96.

McKaye, Kenneth R., Svata M. Louda, and Jay R. Stauffer Jr. "Bower size and male reproductive success in a cichlid fish lek." *The American Naturalist* 135.5 (1990): 597-613.

Maskin, Eric, and Tomas Sjöström. "Implementation Theory." *Handbook of social Choice and Welfare* 1 (2002): 237-288.

Markoš, Anton, et al. *Life as its own designer: Darwin's Origin and western thought*. Vol. 4. Springer Science & Business Media, 2009.

Merton, Robert K. "The Matthew effect in science." *Science* 159.3810 (1968): 56-63.

Merton, Robert K. "The Matthew effect in science, II: Cumulative advantage and the symbolism of intellectual property." *Isis* 79.4

(1988): 606-623.

Miekiusz, Jacek. "Statistical mechanics of spatial evolutionary Games." *Journal of Physics A: Mathematical and General* 37.42 (2004): 9891.

Milgrom, Paul R., and R. Axelrod. "Axelrod's" The Evolution of Cooperation". (1984): 305-309.

Miller, Geoffrey F. "Sexual selection for moral virtues." *The Quarterly Review of Biology* 82.2 (2007): 97-125.

Miller, Geoffrey. *The mating mind: How sexual choice shaped the evolution of human nature*. Anchor, 2011.

Milinski, Manfred, K. David, and Rolf Kettler. "Tit for Tat: sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) 'trusting' a cooperating partner."

*Behavioral Ecology* 1.1 (1990): 7-11.

Møller, Anders Pape. "Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow." *Nature* 332.6165 (1988): 640-642.

Møller, Anders Pape. "Sexual selection in the monogamous barn swallow (*Hirundo rustica*). I. Determinants of tail ornament size." *Evolution* (1991): 1823-1836.

Møller, Anders Pape. "Sexual selection in the monogamous barn swallow (*Hirundo rustica*). II. Mechanisms of sexual selection." *Journal of Evolutionary Biology* 5.4 (1992): 603-624.

Møller, Anders Pape, and A. Pomiankowski. "Fluctuating asymmetry and sexual selection." *Genetica* 89.1-3 (1993): 267.

Moretti, Stefano, and Athanasios V. Vasilakos. "An overview of recent applications of Game Theory to bioinformatics." *Information Sciences* 180.22 (2010): 4312-4322.

Moretti, Stefano, et al. "Using coalitional Games on biological networks to measure centrality and power of genes." *Bioinformatics* 26.21 (2010): 2721-2730.

Mori, Sechi. "Factors associated with and fitness effects of nest-raiding in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in a natural situation." *Behaviour* 132.13 (1995): 1011-1023.

Myerson, Roger B. "Mechanism design by an informed principal." *Econometrica: Journal of the Econometric Society* (1983): 1767-1797.

Mylius, Sido D. "What pair formation can do to the battle of the sexes: towards more realistic Game dynamics." *Journal of Theoretical biology* 197.4 (1999): 469-485.

Montemurro, Marcelo A., and Damian H. Zanette. "New perspectives on Zipf's law in linguistics: from single texts to large corpora." *Glottometrics* 4 (2002): 87-99.

Newman, Mark EJ. "Power laws, Pareto distributions and Zipf's law." *Contemporary physics* 46.5 (2005): 323-351.

Neyman, Abraham, and Daijiro Okada. "Strategic entropy and complexity in repeated Games." *Games and Economic Behavior* 29.1-2 (1999): 191-223.

Ostrom, Elinor. "Collective action and the evolution of social norms." *Journal of Natural Resources Policy Research* 6.4 (2014): 235-252.

Pacheco, Jorge M., et al. "Evolutionary dynamics of collective action in N-person stag hunt Dilemmas." *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 276.1655 (2009): 315-321.

Parr, Lisa A., William D. Hopkins, and Frans BM de Waal. "The perception of facial expressions by chimpanzees, *Pan troglodytes*." *Evolution of Communication* 2.1 (1998): 1-23.

Pettit, Philip, and Robert Sugden. "The Backward Induction paradox." *The Journal of Philosophy* 86.4 (1989): 169-182.

Pomiankowski, Andrew. "BEHAVIORAL ECOLOGY-HOW TO FIND THE TOP MALE." *Nature* 347.6294 (1990): 616-617.

Poundstone, William. *Prisoner's Dilemma/John von Neumann, Game Theory and the Puzzle of the Bomb*. Anchor, 1993.

Rabin, Matthew. "Incorporating fairness into Game Theory and economics." *The American economic review* (1993): 1281-1302.

Rapoport, Anatol, and Albert M. Chammah. *Prisoner's Dilemma: A study in conflict and cooperation*. Vol. 165. University of Michigan press, 1965.

Rapoport, A., Chammah, A.M., (1966). *The Game of chicken*. *Am. Behav. Sci.* 10, 10-28.

Ridley, Mark, and Catherine Rechten. "Female sticklebacks prefer to spawn with males whose nests contain eggs." *Behaviour* 76.1 (1981): 152-161.

Ridley, M. W., A. D. Lelliott, and M. R. W. Rands. "The courtship display of feral peafowl." *Journal of World Pheasant Association* 9 (1984): 57-68.

Ridley, M. W., and D. A. Hill. "Social organization in the pheasant (*Phasianus colchicus*): harem formation, mate selection and the role of mate guarding." *Journal of Zoology* 211.4 (1987): 619-630.

Ridley, Matt. *The red queen: Sex and the evolution of human nature*. Penguin UK, 1994.

- Ridley, M. W., and D. A. Hill. "Social organization in the pheasant (*Phasianus colchicus*): harem formation, mate selection and the role of mate guarding." *Journal of Zoology* 211.4 (1987): 619-630.
- Roberts, Gilbert. "Competitive altruism: from reciprocity to the handicap principle." *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences* 265.1394 (1998): 427-431.
- Rohwer, Sievert. "Parent cannibalism of offspring and egg raiding as a courtship strategy." *The American Naturalist* 112.984 (1978): 429-440.
- Roth, Alvin E., et al. "Bargaining and market behavior in Jerusalem, Ljubljana, Pittsburgh, and Tokyo: An experimental study." *The American Economic Review* (1991): 1068-1095
- Rubinstein, A. "Equilibrium in SuperGames. RM-25." Center for Research in Mathematical Economics and Game Theory, The Hebrew University, Jerusalem. mimeo (1977).
- Rubinstein, Ariel. "Equilibrium in superGames." *Essays in Game Theory*. Springer New York, 1994. 17-27.
- Russell, James A. "Is there universal recognition of emotion from facial expressions? A review of the cross-cultural studies." *Psychological bulletin* 115.1 (1994): 102.
- Saijo, Tatsuyoshi, and Hideki Nakamura. "The "spite" Dilemma in voluntary contribution mechanism experiments." *Journal of Conflict Resolution* 39.3 (1995): 535-560.
- Sally, David. "Conversation and cooperation in social Dilemmas a meta-analysis of experiments from 1958 to 1992." *Rationality and society* 7.1 (1995): 58-92.
- Sánchez, Angel. "Perturbation of Equilibria in the Mathematical Theory of Evolution." *Mathematics of Complexity and Dynamical Systems*. Springer New York, 2012. 1265-1275.
- Sandholm, William H. "Potential Games with continuous player sets." *Journal of Economic Theory* 97.1 (2001): 81-108.
- Sandholm, William H. "Negative externalities and evolutionary implementation." *The Review of Economic Studies* 72.3 (2005): 885-915.
- Sandholm, William H. "Evolutionary Game Theory." *Encyclopedia of Complexity and Systems Science*. Springer New York, 2009. 3176-3205.
- Sandholm, William H. *Population Games and evolutionary dynamics*. MIT press, 2010.
- Sandholm, William H., Emin Dokumaci, and Francisco Franchetti. "Dynamo: Diagrams for evolutionary Game dynamics." <http://www.ssc.wisc.edu/~whs/dynamo> (2012).
- Sato, Yuzuru, Eizo Akiyama, and J. Doyne Farmer. "Chaos in learning a simple two-person Game." *Proceedings of the National Academy of Sciences* 99.7 (2002): 4748-4751.
- Schnabl, Wolfgang, et al. "Full characterization of a strange attractor: chaotic dynamics in low-dimensional replicator systems." *Physica D: Nonlinear Phenomena* 48.1 (1991): 65-90.
- Selten, Reinhard. "SpielTheoretische behandlung eines oligopolmodells mit nachfrageträchtigkeit: Teil i: Bestimmung des dynamischen preisgleichgewichts." *Zeitschrift für die gesamte Staatswissenschaft/Journal of Institutional and Theoretical Economics* H. 2 (1965): 301-324.
- Serenko, Alexander, et al. "The superstar phenomenon in the knowledge management and intellectual capital academic discipline." *Journal of Informetrics* 5.3 (2011): 333-345.
- Shackelford, Todd K., David P. Schmitt, and David M. Buss. "Universal dimensions of human mate preferences." *Personality and individual differences* 39.2 (2005): 447-458.
- Shapley, Lloyd S. "A value for n-person Games." *Contributions to the Theory of Games* 2.28 (1953): 307-317.
- Shuster, Stephen M. "Courtship and female mate selection in a marine isopod crustacean *Paracerceis sculpta*." *Animal Behaviour* 40.2 (1990): 390-399.
- Shuster, Stephen M., and Michael J. Wade. "Equal mating success among male reproductive strategies in a marine isopod." *Nature* 350.6319 (1991): 608.
- Sigmund, Karl. "A survey of replicator equations." *Complexity, Language, and Life: Mathematical Approaches*. Springer Berlin Heidelberg, 1986. 88-104.
- Simon, Herbert A. "From substantive to procedural rationality." *25 Years of Economic Theory*. Springer US, 1976. 65-86.
- Sinervo, Barry, and Curt M. Lively. "The rock-paper-scissors Game and the evolution of alternative male strategies." *Nature* 380.6571 (1996): 240.
- Skyrms, Brian. "Chaos in Game dynamics." *Journal of Logic, Language and Information* 1.2 (1992): 111-130.
- Skyrms, Brian. *The stag hunt and the evolution of social structure*. Cambridge University Press, 2004.
- Smith, J. Maynard, and G. R. Price. "The logic of animal conflict." *Nature* 246 (1973): 15.
- Smith, Michael J. "The stability of a dynamic model of traffic assignment—an application of a method of Lyapunov." *Transportation Science* 18.3 (1984): 245-252.

Sobel, Joel. "Signaling Games." *Computational Complexity*. Springer New York, 2012. 2830-2844.

Stanford, Craig B. "The social behavior of chimpanzees and bonobos: empirical evidence and shifting assumptions 1." *Current anthropology* 39.4 (1998): 399-420.

Stephens, DAVID W., JAMES P. ANDERSON, and KARI E. BENSON. "On the spurious occurrence of Tit for Tat in pairs of predator-approaching fish." *Animal Behaviour* 53.1 (1997): 113-131.

Szabó, György, and Christoph Hauert. "Phase transitions and volunteering in spatial public Goods Games." *Physical review letters* 89.11 (2002): 118101.

Taylor, Peter D., and Leo B. Jonker. "Evolutionary stable strategies and Game dynamics." *Mathematical biosciences* 40.1-2 (1978): 145-156.

Taylor, Peter D., and George C. Williams. "The lek paradox is not resolved." *Theoretical Population Biology* 22.3 (1982): 392-409.

Thompson, Ashley E., and Daniel Voyer. "Sex differences in the ability to recognise non-verbal displays of emotion: A meta-analysis." *Cognition and Emotion* 28.7 (2014): 1164-1195.

Třebický, Vít, et al. "Further evidence for links between facial width-to-height ratio and fighting success: commentary on Zilioli et al.(2014)." *Aggressive behavior* 41.4 (2015): 331-334.

Troy, Sally, and Mark A. Elgar. "Brush-turkey incubation mounds: mate attraction in a promiscuous mating system." *Trends in ecology & evolution* 6.7 (1991): 202-203.

Trnka, Radek, Aleš Kuběna, and Eva Kučerová. "Sex of expresser and correct perception of facial expressions of emotion." *Perceptual and motor skills* 104.3 suppl (2007): 1217-1222.

Trnka, Radek. "Gender Differences in Human Interpersonal Conflicts: A Reply to." *Evolutionary Psychology* 11.4 (2013): 147470491301100401.

Tutin, Caroline EG. "Mating patterns and reproductive strategies in a community of wild chimpanzees (*Pan troglodytes schweinfurthii*)." *Behavioral Ecology and Sociobiology* 6.1 (1979): 29-38.

Volchenkov, Dimitri. "Anatomy of Success, Hierarchy, and Inequality." *Survival under Uncertainty*. Springer International Publishing, 2016. 109-138.

Watts, Jameson KM, and Kenneth W. Koput. "Supple networks: Preferential attachment by diversity in nascent social graphs." *Network Science* 2.03 (2014): 303-325.

Wilkinson, Gerald S. "Reciprocal food sharing in the vampire bat." *Nature* 308.5955 (1984): 181-184.

Wilson, Robert A. "Levels of selection." *The Handbook of the Philosophy of Science*, Amsterdam: Elsevier BV (2007): 141-162.

Wojciechowski, Jerzy, Maciej Stolarski, and Gerald Matthews. "Emotional intelligence and mismatching expressive and verbal messages: A contribution to detection of deception." *Plos one* 9.3 (2014): e92570.

Wold, Herman OA, and Peter Whittle. "A model explaining the Pareto distribution of wealth." *Econometrica, Journal of the Econometric Society* (1957): 591-595.

Wootton, R. J. "A note on the nest-raiding behavior of male sticklebacks." *Canadian Journal of Zoology* 49.6 (1971): 960-962.

1 Ve filmu ovšem auta nejedou proti sobě, ale míří ke srážu