

РИЧАРД
ДОКИНС

РАСШИРЕННЫЙ

ФЕНОТИП

• ДЛИННАЯ РУКА ГЕНА



Ричард Докинз

Расширенный фенотип: длинная рука гена

Текст предоставлен правообладателем

http://www.litres.ru/pages/biblio_book/?art=6989616

*Расширенный фенотип: длинная рука гена/ Ричард Докинз: АСТ: CORPUS; Москва; 2014
ISBN 978-5-17-084909-3*

Аннотация

Ричард Докинз – крупный британский биолог, автор теории мемов. Его блестящие книги сыграли огромную роль в возрождении интереса к научно(популярной) литературе. Ясность изложения, юмор и железная логика делают даже строго научные труды Докинза доступными широкому кругу читателей. “Расширенный фенотип” развивает идеи его знаменитой книги “Эгоистичный ген” (1976), где эволюция и естественный отбор рассматриваются “с точки зрения гена”. Эти идеи, вызвавшие бурную полемику, уже прочно вошли в научный обиход, а “Расширенный фенотип” по праву считается одной из важнейших книг в современной эволюционной биологии.

Содержание

Предисловие научного редактора	4
Предисловие	6
Примечание ко второму изданию	9
Глава 1	10
Глава 2	17
Глава 3	34
Не в ногу со временем	39
Исторически обусловленные ограничения	42
Имеющиеся в наличии мутации	45
Ограничения в расходах и материалах	49
Несовершенства на одном уровне как результат отбора на другом	53
Ошибки, связанные с непредсказуемостью окружающей среды и “недоброжелательностью”	56
Глава 4	58
Конец ознакомительного фрагмента.	73

Ричард Докинз

Расширенный фенотип: длинная рука гена

Предисловие научного редактора

Ричард Докинз – один из самых ярких и влиятельных мыслителей нашего времени. Даже его противники – научные (коих остается все меньше) и идейные (их еще много) – вряд ли станут спорить с такой характеристикой. Докинз обладает широтой взгляда, присущей большим ученым: его идеи выходят далеко за пределы изначальной области его специализации – этологии, науки о поведении животных (Докинз был учеником знаменитого этолога, Нобелевского лауреата Н. Тинбергена).

Вклад Докинза в умственное развитие человечества можно разделить на три части. Англоязычным читателям Докинз известен прежде всего как популяризатор науки, автор блестящих научно-популярных книг о биологии и ее краеугольном камне – эволюционном учении, без которого, как известно, “ничто в биологии не имеет смысла”¹. К сожалению, эти книги (“Слепой часовщик”, “Расплетая радугу”, “Рассказ прародителя” и другие) пока не изданы на русском языке. Это досадное упущение, надеюсь, скоро будет исправлено. Пока же российские читатели лучше знают Докинза в другой его ипостаси – как убежденного атеиста и антиклерикала, автора мирового бестселлера “Бог как иллюзия”, изданного на русском языке в 2008 г.

Как бы читатель ни относился к атеизму Докинза и его популяризаторской деятельности, все это имеет мало отношения к той книге, которую вы держите в руках. “Расширенный фенотип” – серьезный научный труд, в котором автор предстает в своей третьей (а на самом деле первой и главной) ипостаси профессионального биолога-теоретика. Впрочем, подобно дарвиновскому “Происхождению видов”, эта книга вполне доступна пониманию непрофессионалов – было бы желание поработать головой и без предвзятости рассмотреть идеи, которые на первый взгляд могут показаться странными и дикими.

Мировому научному сообществу идеи Докинза (и его предшественников и коллег, таких как Р. Фишер, У. Гамильтон и Дж. Мэйнард Смит) сегодня дикими уже не кажутся: они прочно вошли в научный обиход. “Ричард Докинз: ученый, который изменил наш образ мыслей” – так называли профессора Оксфордского университета сборник статей, приуроченный к 30-летию выхода в свет “Эгоистичного гена”, первой книги Докинза, принесшей ему мировую славу (1976 г.; русский перевод: 1993 г). Но на самом деле для того, чтобы действительно *изменить образ мыслей* биологов всего мира, Докинзу пришлось написать не одну, а две книги. “Эгоистичный ген” был встречен многими коллегами критически, даже враждебно. Научное сообщество еще не было готово отказаться от стереотипов и вникнуть в суть основанных на несокрушимой логике идей Докинза. В том числе – идеи о том, что если эволюция и работает “на благо” чего-то, то это “что-то” – *ген*, а вовсе не организм, не вид и не биосфера. “Расширенный фенотип” – продолжение “Эгоистичного гена”, в котором новый взгляд на жизнь раскрывается с предельной ясностью и полнотой, а поводы для непонимания скрупулезно устраняются.

¹ “Ничто в биологии не имеет смысла кроме как в свете эволюции” – афоризм, принадлежащий одному из крупнейших биологов-теоретиков 20 века Феодосию Григорьевичу Добржанскому (1900–1975). (Прим. науч. ред.)

Хочется верить, что эта книга найдет путь к разуму и сердцу тех биологов, которые по сей день почитают хорошим тоном обвинять Докинза в смертных грехах “генетического детерминизма” и “редукционизма”, противопоставляя их “холизму” и системному мышлению. Наклеивание подобных ярлыков – верный признак того, что критик не читал “Расширенного фенотипа”. Что ж, это дело поправимое. Важно только не забывать, что в словосочетании “системное мышление” главное слово – второе, а не первое.

А.В.Марков,
докт. биол. наук

Предисловие

Часть обязанностей предисловия берет на себя первая глава, где объясняется, на что претендует и на что не претендует эта книга, так что здесь я могу позволить себе быть кратким. Это не учебник, не введение в научную дисциплину. Это субъективный взгляд на эволюцию жизни, в особенности на логику естественного отбора и на тот уровень в иерархии живого, на котором естественный отбор, собственно говоря, действует. Так уж случилось, что я этолог, но, надеюсь, моя увлеченность поведением животных не будет слишком бросаться в глаза. Область, которую я планировал охватить этой книгой, гораздо шире.

Пишу я главным образом для своих коллег: эволюционистов, этологов и социобиологов, а также для философов и гуманитариев, изучающих эволюцию (включая, разумеется, студентов и аспирантов по всем этим дисциплинам). Следовательно, хотя эта моя книга в некотором смысле и продолжает предыдущую – “Эгоистичный ген”, подразумевается, что читатель обладает профессиональным знанием эволюционной биологии и её терминов. С другой стороны, можно ведь наслаждаться специальной литературой в качестве зрителя, даже если сам не принимаешь участия в профессиональном действе. Несколько неспециалистов, читавших эту книгу в черновиках, были достаточно добры (или достаточно вежливы), чтобы сказать, что она им нравится. Мне доставило бы большое удовлетворение поверить им, и я добавил словарь терминов, который, надеюсь, будет полезен. Также я постарался сделать книгу как можно более приятной для чтения. Тон, получившийся в результате, может вызвать раздражение у некоторых серьезных профессионалов. Очень надеюсь, что этого не произойдет, поскольку серьезные профессионалы – это аудитория, к которой я обращаюсь в первую очередь. Невозможно угодить каждому в литературном стиле, как и во всем, что является вопросом вкуса: стиль, доставляющий одним людям самое настоящее удовольствие, других зачастую особенно утомляет.

Разумеется, тон данной книги не примиренческий и не извиняющийся – это не нужно адвокату, верящему в дело, которое он защищает, – и я должен уместить все извинения в предисловии. Несколько первых глав отвечают на критические замечания к моей первой книге, которые могли бы возникнуть и в ответ на ту, что вы держите в руках. Прошу прощения за то, что это необходимо, и за ту нотку раздражения, которая, может быть, кое-где появится. Уверяю, что, по крайней мере, побуждения мои оставались самыми добрыми. Необходимо указать на случаи неверного истолкования и попытаться предотвратить их повторение, но не хотелось бы обижать моих оппонентов и представлять дело так, будто непонимание было полным. Оно относилось к очень небольшому числу мест, хотя и в некоторых случаях довольно важных. Я благодарен моим критикам за то, что они заставляют меня вновь задуматься, как изложить сложные вопросы более понятным языком.

Я извиняюсь перед читателями, которые не найдут в библиографии понравившиеся им и имеющие отношение к делу работы. Существуют люди, способные всесторонне и исчерпывающе изучить литературу в большой области знаний, но я никогда не мог понять, как им это удается. Мне известно, что примеры, на которые я ссылаюсь, – лишь малая доля тех, на которые я мог бы сослаться, и нередко это работы, написанные или рекомендованные моими друзьями. И если результат покажется предвзятым, то что ж, разумеется, так оно и есть, и я прошу прощения. Я подозреваю, что такая предвзятость почти неизбежна.

Любая книга отражает темы последних размышлений автора, эти же темы с большой вероятностью могут обсуждаться и в его последних статьях. Когда эти статьи – столь недавние, что замена слов в них выглядела бы искусственно, я, не колеблясь, воспроизвожу здесь целые абзацы практически дословно. Эти абзацы, которые можно обнаружить в главах 4, 5,

6 и 14, являются необходимыми для изложения основной идеи этой книги, и не включить их было бы точно так же надуманно, как и произвести в них беспричинные словесные замены.

Предложение, открывающее первую главу, характеризует книгу как “беззастенчивую пропаганду”, но, возможно, мне все же несколько неловко. Уилсон (Wilson, 1975, p.28–29) подверг справедливому бичеванию использование “пропагандистского метода” для любого рода поисков научной истины, и потому часть первой главы я посвятил мольбам о помиловании. Я конечно же не хочу, чтобы наука переняла у юриспруденции практику, когда профессиональные адвокаты яростно защищают дело по долгу службы, даже если не верят в его правоту. Я глубоко убежден в правильности взгляда на жизнь, который защищает эта книга, и был убежден в этом, хотя бы отчасти, уже давно, по меньшей мере – со времени публикации моей первой статьи, в которой я охарактеризовал адаптации как нечто, способствующее “выживанию генов животных” (Dawkins, 1968). Мысль о том, что если адаптации и существуют “для блага” чего-то, то этим чем-то является ген, была фундаментальным положением моей предыдущей книги. Настоящая книга идет дальше. Слегка усиливая это мнение, она пытается освободить эгоистичный ген из его концептуальной тюрьмы – индивидуального организма. Фенотипические эффекты гена – это средства, с помощью которых он прорывается в следующее поколение, и эти средства могут “расширяться”, выходя далеко за пределы тела, в котором этот ген сидит, глубоко проникая даже в нервные системы других организмов. Поскольку я защищаю не факты, но способ их видеть, то не ожидайте “доказательств” в обычном смысле слова. И я сразу объявил книгу пропагандистской, потому что боюсь разочаровать читательницу, вызвав в ней ложные ожидания и зря потратив ее время.

Лингвистический эксперимент последнего предложения напомнил мне, что я хотел бы иметь смелость дать компьютеру задание “феминизировать” личные местоимения случайным образом во всем тексте. И не только потому, что мне нравится, что люди стали отдавать себе отчет в “маскулинной” предвзятости нашего языка. Всегда, когда я пишу, у меня в голове есть определенный воображаемый читатель (различные воображаемые читатели просматривают и “подчищают” один и тот же абзац, многократно читая его друг за другом), и по меньшей мере половина этих воображаемых читателей – женщины, как и не менее половины моих друзей. К сожалению, в английском языке неожиданность женского местоимения там, где ожидается нейтральное значение, сильно отвлекает внимание большинства читателей любого пола. Думаю, эксперимент предыдущего абзаца может это подтвердить. Поэтому в этой книге мне, увы, пришлось держаться общепринятой манеры.

Для меня писать – это в некотором роде социальная активность, и я благодарен многим друзьям, которые, порой невольно, участвовали в создании этой книги своими спорами, мыслями и моральной поддержкой. Невозможно поблагодарить их всех поименно. Мэриан Стэмп Докинз не только была чутким и умным критиком всей книги в нескольких черновых вариантах. Она поддерживала меня своей верой в мой замысел даже тогда, когда собственная уверенность меня покидала. Алан Графен и Марк Ридли, официально мои аспиранты, а на самом деле, каждый по-своему, мои наставники и проводники по теоретическим дебрям, оказали на книгу неизмеримое влияние. Их именам удалось прокрасться почти на каждую страницу первоначального варианта, и только вполне понятное ворчание редактора вынудило меня изгнать в предисловии признание моего долга перед ними. Кэти Кеннеди удастся быть моим близким другом и одновременно питать глубокую симпатию к самым едким из моих критиков. Это поставило ее в положение уникального советчика, особенно по отношению к первым главам, являющимся попыткой ответить на критику. Боюсь, что тон этих глав ей по-прежнему не нравится, но то, что они лучше, чем могли бы быть, – во многом ее заслуга, и я очень ей признателен.

Мне выпала честь показать черновой вариант для критики Джону Мэйнард Смит, Дэвиду К. Смит, Джону Кребсу, Полу Харви и Риду Чарнову, конечный вариант многим

обязан всем им. Во всех случаях я учитывал их советы, хотя и не всегда соглашался с ними. Прочие любезно проанализировали те главы, которые соответствовали области их специализации: Майкл Хэнселл – главу об артефактах, Полина Лоренс – о паразитах, Эгберт Ли – о приспособленности, Энтони Холлэм – раздел о прерывистом равновесии, У. Форд Дулитл – об эгоистичной ДНК, Дайана де Стивен – ботанические разделы. Книга была закончена в Оксфорде, а начата во время визита во Флоридский университет в Гейнсвилле, осуществленного в свободный от лекций год, любезно предоставленный Оксфордским университетом, а также директором и советом Нью-колледжа. За создание приятной рабочей атмосферы я благодарен многим моим флоридским друзьям, в особенности Джейн Брокман, сделавшей также полезные замечания к первым наброскам, и Донне Гиллис, напечатавшей немалую часть текста. Кроме того, я много почерпнул из месячного знакомства с тропической биологией, будучи во время написания этой книги гостем Смитсоновского института в Панаме. И, наконец, приятно вновь поблагодарить Майкла Роджерса, прежде из издательства Оксфордского университета, а теперь из издательства “У. Х. Фриман и компания”, редактора с “К-стратегией”, который действительно верит в свои книги и не устает их защищать.

Ричард Докинз
Оксфорд, июнь 1981 г.

Примечание ко второму изданию

Я думаю, у большинства ученых – большинства авторов – есть работа, о которой они могли бы сказать: “Неважно, читали ли вы у меня что-то еще, прочитайте, пожалуйста, хотя бы *это*”. Для меня это “Расширенный фенотип”. В частности, последние четыре главы. Из всего, что я могу предложить, они в наибольшей степени способны претендовать на титул “новаторские”. Остальная часть книги осуществляет некоторые необходимые приготовления на пути к ним. Главы 2 и 3 отвечают на критику ныне широко принятой эволюционной концепции “эгоистичного гена”. Средние главы имеют дело с модной в настоящее время среди философов, занимающихся вопросами биологии, полемикой о единицах отбора, рассматривая ее с позиций гена; возможно, самым важным здесь будет разделение на “репликаторы” и “транспортные средства”. Моим намерением было, чтобы эта классификация покончила со всей полемикой раз и навсегда!

Что же до самой идеи расширенного фенотипа, то я никогда не видел альтернативы тому, чтобы поместить ее в конце книги. Тем не менее такая политика имеет слабые стороны. Первые главы неизбежно привлекают внимание к общему вопросу о единицах отбора, отвлекая от более новой идеи собственно расширенного фенотипа. Поэтому я убрал из этого издания первоначальный подзаголовок: “Ген как единица отбора”. Его замена, “Длинная рука гена”, пытается представить ген как центр в паутине распространяемого им влияния. В остальном книга осталась неизменной, за исключением незначительных исправлений.

Ричард Докинз
Оксфорд, май 1989 г.

Глава 1

Куб Неккера и буйволы

Этот труд – беззастенчивая пропаганда. Я прямо выступаю за вполне определенный взгляд на животных и растения и за определенный способ изучения того, почему они делают то, что они делают. Я защищаю не новую теорию, не гипотезу, которая может быть верифицирована или фальсифицирована, и не модель, которую можно оценить по сделанным с ее помощью предсказаниям. Если бы это было что-то подобное, то, тут я согласен с Уилсоном (Wilson, 1975, p.28), “пропагандистский” метод был бы неприемлем и достоин порицания. Но это нечто другое. Я защищаю угол зрения, способ видеть хорошо знакомые факты и идеи и задавать о них новые вопросы. Следовательно, любой читатель, ожидающий убедительной новой теории в общепринятом смысле слова, испытает разочарование, характеризующееся вопросом “ну и что?”. Но я не пытаюсь никого убеждать в правильности какого-либо фактического предположения. Скорее я пытаюсь показать читателю способ видения биологических фактов.

Есть хорошо известная зрительная иллюзия, называемая кубом Неккера. Это рисунок из линий, интерпретируемый мозгом как трехмерный куб. Но возможны две пространственные ориентации воспринимаемого куба, и обе равным образом совпадают с двухмерным изображением на бумаге. Обычно вначале мы видим одну из них, но если мы посмотрим несколько секунд, куб “переключается” и приобретает другую кажущуюся ориентацию. Еще через несколько секунд мысленная картинка переключается обратно и продолжает так меняться до тех пор, пока мы на нее смотрим. Смысл в том, что ни одно из воспринимаемых изображений куба не является правильным или “настоящим”. Оба одинаково правильны. Точно так же невозможно доказать, что взгляд на жизнь, который я защищаю и называю “расширенный фенотип”, правильнее ортодоксальной точки зрения. Это другая точка зрения, и я подозреваю, что, по крайней мере, в некоторых отношениях она обеспечивает более глубокое понимание. Но я сомневаюсь, что существует эксперимент, который можно поставить, чтобы доказать это утверждение.

Явления, которые я буду рассматривать – коэволюция, гонка вооружений, манипуляции, с помощью которых паразиты используют хозяев, а живые существа – неживую природу, “экономические стратегии” для уменьшения затрат и увеличения выгод, – все это достаточно хорошо известно и уже является предметом интенсивного изучения. Почему же тогда занятый читатель должен утруждать себя продолжением? Есть соблазн позаимствовать у Стивена Гульда его выигрышный и остроумный призыв в начале более основополагающей работы (Gould, 1977a) и просто сказать: “Пожалуйста, прочитайте эту книгу – и вы поймете, почему стоило утруждать себя этим”. К сожалению, у меня нет оснований для такой же уверенности. Могу сказать лишь, что я как рядовой биолог, изучающий поведение животных, обнаружил, что точка зрения, представляемая под названием “расширенный фенотип”, заставила меня по-другому увидеть животных и их поведение и, в силу этого, думаю, лучше понять их. Пусть сам по себе расширенный фенотип и не является проверяемой гипотезой, но он меняет способ видеть животных и растения, и это может привести к таким проверяемым гипотезам, которые нам прежде и не снились.

Когда Лоренц (Lorenz, 1937) открыл, что можно рассматривать схему поведения как анатомический орган, это не было открытием в обычном смысле слова. В его поддержку не было представлено никаких экспериментальных данных. Это был просто новый способ видеть факты, бывшие уже общим местом, – способ, который и сейчас преобладает в этологии (Tinbergen, 1963) и кажется нам столь очевидным, что трудно даже представить себе, что

когда-то была необходимость “открывать” его. Точно так же прославленная глава “О теории трансформаций” из книги Д’Арси Томпсона (Thompson, 1917) считается работой большой важности, хотя она не предлагает и не проверяет никакой гипотезы. Интуитивно очевидно, что любое животное может быть трансформировано в близкородственную ему форму с помощью математических операций, хотя и отнюдь не очевидно, что эту трансформацию будет просто сделать. Действительно показав это на нескольких определенных примерах, Д’Арси Томпсон навлек на себя реакцию “ну и что?” от каждого, кто был достаточно привередлив, чтобы настаивать, что наука занимается только фальсифицированием конкретных гипотез. Если мы, прочитав эту главу Д’Арси Томпсона, спросим себя, много ли мы узнали, чего не знали раньше, ответ вполне может быть, что немного. Но наше воображение воспламенено. Возвращаясь к своей работе, мы смотрим на животных иначе; и мы думаем о теоретических проблемах, в данном случае об эмбриологии, о филогении и об их взаимоотношениях, тоже иначе. Я, разумеется, не настолько самонадеян, чтобы сравнивать этот скромный труд с шедевром великого биолога. Я использую этот пример, просто чтобы показать, что теоретическая книга *может быть* достойна прочтения, даже если она не выдвигает проверяемых гипотез, а вместо этого пытается изменить способ видения.

Другой великий биолог однажды сказал, что, чтобы понять реальное, надо обдумать возможное: “Никакой практикующий биолог, интересующийся вопросами полового размножения, не оказывается перед необходимостью подробной разработки последствий того, что было бы с организмами, имеющими три пола и более; но что же еще ему остается, если он желает понять, почему на самом деле пола всегда два?” (Fisher, 1930a, p.ix). Уильямс (Williams, 1975), Мэйнард Смит (Maynard Smith, 1978a) и другие показали нам, что один из самых обычных и всеобщих признаков жизни на Земле – сексуальность как таковая – не должен восприниматься как нечто, само собой разумеющееся. В самом деле, существование сексуальности становится прямо-таки удивительным, если вообразить в качестве альтернативы бесполое размножение. Представить себе бесполое размножение как гипотетическую возможность несложно, поскольку мы знакомы с ним в действительности у некоторых животных и растений. Но существуют ли другие случаи, когда у нашего воображения нет такой подсказки? Существуют ли важные факты о жизни, которые мы плохо замечаем, просто потому что нам не хватает воображения, чтобы представить альтернативы, которые, как фишеровские три пола, могли бы существовать в некоем вероятном мире? Я попытаюсь показать, что ответ будет да.

Играть с воображаемым миром, для того чтобы улучшить понимание мира реального – это техника “мысленного эксперимента”. Ее часто используют философы. Например, в сборнике эссе “Философия мозга” (под ред. Glover, 1976) различные авторы воображают хирургические операции, в которых мозг одного человека пересаживается в тело другого, и этот мысленный эксперимент они используют, чтобы прояснить смысл “персональной идентичности”. Порой мысленные эксперименты философов – чистая выдумка, совершенно неправдоподобная, но это не имеет значения относительно тех целей, которые эти эксперименты преследуют. В других случаях они в той или иной степени используют информацию из реального мира – например, данные опытов с рассечением мозга.

Рассмотрим другой мысленный эксперимент, на этот раз из области эволюционной биологии. Когда я был студентом, которого заставляли писать спекулятивные эссе о происхождении хордовых, один из моих наставников делал доброе дело, пытаясь пошатнуть мою веру в ценность подобных спекуляций с помощью предположения, что все, что угодно, может, в принципе, проэволюционировать во все, что угодно другое. Даже насекомые могут проэволюционировать в млекопитающих, если только обеспечить им правильные условия давления отбора в правильной последовательности. Тогда я, как поступило бы на моем месте большинство зоологов, отбросил эту идею как явную чепуху, да и сейчас я, конечно, не верю

в возможность когда-нибудь обеспечить необходимую последовательность давлений отбора. Не верил в это и мой наставник. Но пока речь идет о самом принципе, то простой мысленный эксперимент показывает, что он практически неоспорим. Нам нужно всего лишь доказать, что существует непрерывный ряд маленьких шагов, ведущих от насекомого, скажем, от жука-олени, к млекопитающему, скажем, к оленю. Под этим я имею в виду, что, начиная с жука, мы могли бы представить последовательность гипотетических животных, каждое из которых похоже на предыдущее в ряду, как на родного брата, и венчала бы нашу серию особь благородного оленя.

Доказательство будет простым, достаточно только признать (а это признает любой), что у жука и у оленя есть общий предок, каким бы далеким тот ни был. Даже если невозможна другая последовательность шагов от жука к оленю, мы знаем, что хотя бы одну последовательность мы всегда получим, просто двигаясь по предкам жука назад к общему предку, а затем – по другой линии – вперед, к оленю.

Мы показали, что существует траектория пошаговых изменений, соединяющая жука и оленя, и, по аналогии, сходные траектории от любого современного животного к другому современному животному. Таким образом, в принципе, мы имеем право взять на себя смелость утверждать, что возможно искусственно измыслить такую смену условий для отбора, чтобы запустить последовательность поколений по любой из этих траекторий. Подобный быстрый мысленный эксперимент позволил мне при обсуждении теории трансформаций Д’Арси Томпсона сказать: “Интуитивно очевидно, что любое животное может быть трансформировано в близкородственную ему форму с помощью математических операций, хотя и отнюдь не очевидно, что эту трансформацию будет просто сделать”. В этой книге я буду часто использовать метод мысленного эксперимента. Заранее предупреждаю об этом читателя, поскольку ученых порой раздражает недостаток реализма в рассуждениях такого рода. Мысленные эксперименты существуют не для того, чтобы быть реалистичными, а чтобы прояснить наши мысли о реальности.

Одна из особенностей жизни в нашем мире, которую, как и явление пола, мы принимаем, как нечто само собой разумеющееся, хотя, возможно, и не должны бы, это то, что живая материя расфасована по отдельным упаковкам, называемым организмами. В частности, биологи, заинтересованные в функциональном объяснении, считают обычно индивидуальный организм подходящей единицей для обсуждения. Для нас “конфликт” обычно означает конфликт между организмами, каждый из которых старается максимизировать свою собственную индивидуальную “приспособленность”. Мы распознаем более мелкие единицы, такие как клетки и гены, и более крупные, такие как популяции, сообщества и экосистемы, но нет сомнений, что индивидуальное тело как отдельная действующая единица имеет мощнейшую власть над умами зоологов, особенно тех, которые изучают приспособительное значение поведения животных. Одна из моих целей в данной книге – разрушить эту власть. Я хочу сместить акцент, который при обсуждении биологических функций делается на индивидуальном организме. Моя минимальная задача – показать, сколь много мы берем на веру, когда рассматриваем жизнь как набор дискретных индивидуальных организмов.

Мысль, которую я буду защищать, такова. Говорить, что адаптации существуют для чьей-то выгоды – законно, но в роли того, чья это выгода, гораздо лучше смотрится не индивидуальный организм, но более мелкая единица, названная мною активный репликатор зародышевого пути. Наиболее важный тип репликатора – это “ген” или маленький генетический фрагмент. Разумеется, репликаторы участвуют в отборе не сами, а по доверенности: их судят по их фенотипическим эффектам. И хотя для некоторых целей удобно думать, что эти фенотипические эффекты собраны в отдельных “транспортных средствах”, таких, как индивидуальные организмы, фундаментальной необходимости в этом нет. Более правильно будет рассматривать репликатор с его *расширенными* фенотипическими эффектами, образован-

ными всеми его действиями на мир в целом, а не только на отдельное тело, в котором ему довелось сидеть.

Возвращаясь к аналогии с кубом Неккера, “переключение” в умах, которое я хочу простимулировать, можно описать следующим образом. Мы смотрим на жизнь и вначале видим набор взаимодействующих индивидуальных организмов. Мы знаем, что они содержат более мелкие детали и что сами они, в свою очередь, являются частями более крупных сложных систем, но наш взгляд сфокусирован на целых организмах. Затем вдруг картинка меняется. Отдельные тела остаются на своих местах, они не исчезли, но как будто стали прозрачными. Наш взгляд проникает к находящимся в них реплицирующимся фрагментам ДНК, и весь окружающий мир видится нам как арена, где эти генетические фрагменты разыгрывают свои турниры по искусству манипулировать. Гены манипулируют миром и формируют его так, чтобы он помогал их репликации. Так вышло, что они “решили” делать это в значительной мере путем отливания из материи больших многоклеточных болванок, которые мы называем организмами, но это не обязательно должно было быть так. Если смотреть в корень, происходящее состоит в том, что реплицирующиеся молекулы обеспечивают свое выживание посредством фенотипических воздействий на мир. А то, что эти фенотипические эффекты скомпонованы в единицы, называемые индивидуальными организмами, – только частный случай.

В настоящее время мы не воспринимаем организм как феномен, достойный удивления. По поводу любого распространенного биологического явления мы привычно задаемся вопросом: “Каково его значение для выживания?” Но мы не спрашиваем: “Чем ценна для выживания расфасовка жизни по дискретным единицам, называемым организмами?” Мы принимаем эту особенность устройства жизни как данность, и, как я уже заметил, организм автоматически становится предметом обсуждения, когда говорится о ценности для выживания всего остального: “Каким образом эта схема поведения выгодна особи, которая ей следует? Каким образом эта морфологическая структура выгодна особи, к которой она приделана?”

Это стало своего рода “центральной теоремой” современной этологии (Barash, 1977): предполагается, что организм ведет себя так, чтобы это было выгодно для его совокупной приспособленности (Hamilton, 1964a,b), а не для кого-то или чего-то еще. Мы не спрашиваем, каким образом поведение левой задней ноги выгодно левой задней ноге. Также в наши дни большинство из нас уже не спрашивает, как поведение группы организмов или структура экосистемы могут быть полезны этой группе или экосистеме. Мы трактуем группы и экосистемы как совокупности воюющих или не просто сосуществующих организмов, а ноги, почки и клетки мы трактуем как сотрудничающие друг с другом составляющие единого организма. Я не утверждаю, что против такой фокусировки внимания непременно нужно возражать, я только хочу сказать, что мы принимаем ее на веру. Возможно, стоит прекратить принимать ее на веру и начать думать об индивидуальном организме как о явлении, которое само по себе нуждается в объяснении, так же как мы уже увидели, что половое размножение – явление, само по себе нуждающееся в объяснении.

Здесь одна досадная страница в истории биологии вынуждает сделать скучное отступление. Ортодоксальная точка зрения, изложенная в предыдущем абзаце, центральная догма, утверждающая, что индивидуальные организмы стремятся максимизировать свой собственный репродуктивный успех, парадигма “эгоистичного организма” – это парадигма Дарвина, которая и сегодня господствует. Соответственно, кто-то может подумать, что она хорошо прослужила свой срок и теперь созрела для революции или, по крайней мере, создала достаточно солидную защиту, чтобы выдерживать “иконоборческие” нападки, какие могут возникнуть, скажем, в этой книге. Но, к сожалению (и это та самая досадная страница истории, что я упомянул), хотя и действительно редко кто пытался рассматривать единицы более

мелкие, чем организм, как действующие ради своей собственной пользы, не всегда так же обстояло дело с более крупными единицами. Годы, прошедшие со времен Дарвина, показали ошеломляющее отступление от его “особь-центристской” позиции, и впадение в неряшливый и неосознаваемый групповой селекционизм, умело документированный Уильямсом (Williams, 1966), Гизлином (Ghiselin, 1974a) и другими. Как сказал Гамильтон (Hamilton, 1975a): “... Почти вся биологическая наука стремительно удирала туда, куда Дарвин заходил с осторожностью, если заходил вообще”. Только в последние годы бегство было остановлено и повернуто вспять, что примерно совпало с запоздалым вхождением в моду идей самого Гамильтона (Dawkins, 1979b). Мы мучительно прорывались обратно, тревожимые предательскими выстрелами вооруженного иезуитскими софизмами арьергарда из фанатичных приверженцев “неогруппового селекционизма”, пока наконец не отвоевали вновь дарвиновскую территорию – позицию, названную мной “эгоистичный организм”, позицию, которая ныне господствует в виде концепции совокупной приспособленности. И эту-то с трудом взятую твердыню я, как может показаться, хочу теперь оставить, – оставить, хотя она еще не укреплена должным образом, – и ради чего? Ради мигающего куба Неккера, ради метафизической химеры, зовущейся “расширенный фенотип”?

Нет, мои намерения далеки от того, чтобы отречься от этих завоеваний. Парадигма эгоистичного организма куда предпочтительнее того, что Гамильтон (Hamilton, 1977) назвал “старая, уходящая в прошлое парадигма адаптаций для пользы видов”. Концепция “расширенного фенотипа” будет неправильно понята, если считать, что она как-то связана с адаптациями на уровне группы. Эгоистичный организм и эгоистичный ген с его расширенным фенотипом – это два взгляда на один и тот же куб Неккера. Читатель не испытает концептуального “переключения”, которому я стараюсь помочь, пока он не начнет смотреть на нужный куб. Эта книга адресована тем, кто уже предпочитает ныне модную точку зрения “эгоистичного организма” любой форме точки зрения “полезно для группы”.

Я не хочу сказать, что точка зрения “эгоистичного организма” всегда неверна, но мое мнение, если не стесняться в выражениях, состоит в том, что это неправильный способ смотреть на вещи. Однажды я случайно услышал, как один выдающийся кембриджский этолог сказал выдающемуся австрийскому этологу (они спорили о развитии поведения): “Видите ли, на самом деле мы с вами согласны. Неправильно только то, что вы *говорите*”. Милый “индивидуальный селекционист”! Мы с вами действительно почти согласны, по крайней мере, если сравнивать с групповыми селекционистами. Неправильно только то, что вы *видите*!

Боннер (Bonner, 1958), обсуждая одноклеточные организмы, писал: “...какую особенную пользу приносят этим организмам гены, собранные в ядра? Как это возникло в результате отбора?” Вот хороший пример творческого, радикального вопроса о жизни, какими, как я считаю, мы обязаны задаваться. Однако, если основная идея этой книги будет принята, данный конкретный вопрос придется перевернуть вверх ногами. Вместо того, чтобы спрашивать, какую пользу приносят *организмам* ядерные гены, мы спросим, почему *гены* собираются вместе в ядрах и в организмах. В первых строках той же работы Боннер говорит: “Я не предполагаю сказать что-то новое или оригинальное в этих лекциях. Но я большой сторонник того, чтобы повторять знакомые, известные вещи, подходя к ним с разных сторон, в надежде, что увиденные с какой-нибудь новой, удачной точки зрения старые факты приобретут большую глубину. Это как держать абстрактное полотно вверх ногами: не скажу, что смысл картины сразу станет ясен, но кое-что в композиции произведения, то, что было скрыто, возможно, удастся разглядеть” (с.1). Я натолкнулся на это уже после написания своего отрывка про куб Неккера и был счастлив обнаружить те же взгляды у столь уважаемого автора.

Недостаток моего куба Неккера и боннеровского абстрактного полотна в том, что, возможно, это слишком робкие и неамбициозные аналогии. Аналогия с кубом Неккера выражает *минимальные* надежды, возлагаемые мной на эту книгу. Я вполне уверен, что смотреть на жизнь в терминах генетических репликаторов, защищающих себя посредством своих расширенных фенотипов, по меньшей мере так же удобно, как делать это в терминах эгоистичных организмов, стремящихся сделать максимальной собственную совокупную приспособленность. Во многих случаях, действительно, оба взгляда на жизнь будут эквивалентны. Как я покажу, определение “совокупной приспособленности” таково, что выражения “особь стремится максимизировать свою совокупную приспособленность” и “генетические репликаторы стремятся максимизировать свое выживание” являются практически равнозначными. Таким образом, биологу будет нужно пробовать оба способа мышления и выбирать тот, который для него или для нее окажется предпочтительнее. Но, как я сказал, это минимальная надежда. Я буду обсуждать явления – к примеру, “мейотический драйв”, – объяснение которых ясно написано на второй стороне куба, но которые вовсе не имеют смысла, если наш мысленный взгляд прикован к первой стороне – к эгоистичному организму. Если же перейти от моих минимальных надежд к самым разнузданным грезам, то они состоят в том, чтобы целые области биологии – изучение коммуникации и артефактов животных, паразитизма и симбиоза, экологии сообществ – словом, все взаимодействия между организмами и внутри них были в конечном итоге по-новому освещены с помощью доктрины расширенного фенотипа. Я буду, как адвокат, защищать свое дело, стремясь выжать из него все возможное – то есть добиваться осуществления самых дерзких мечтаний, не ограничиваясь осторожными минимальными претензиями.

Если эти грандиозные надежды вдруг осуществляются, то, возможно, будет извинительна и аналогия менее скромная, чем куб Неккера. Колин Тернбулл (Turnbull, 1961) однажды вывел из леса своего друга-пигмея Кенджа впервые в его жизни, они вместе взобрались на гору и оглядели окрестные равнины. Кендж увидел буйволов, “лениво пасущихся в нескольких милях от нас, далеко внизу. Он повернулся ко мне и спросил: “Что это за насекомые?”... Вначале я не мог его понять, а потом сообразил, что в лесу поле зрения настолько ограничено, что нет большой необходимости, оценивая размер, автоматически учитывать расстояние. А здесь, на равнине, Кендж впервые в жизни смотрел на кажущиеся бесконечными милями незнакомых степей, где не было ничего, достойного называться деревом, что могло бы дать ему возможность для сравнения... Когда я сказал ему, что насекомые – это буйволы, он разразился хохотом и попросил меня больше не шутить так глупо” (с. 227–228).

В целом эта книга является, как уже было сказано, трудом по защите моей точки зрения, но плох тот адвокат, который сразу перескакивает к выводам, когда присяжные настроены скептически. Почти до самого конца книги вряд ли будет возможно четко сфокусироваться на втором изображении моего куба Неккера. Начальные главы подготавливают почву, пытаются предупредить возможное непонимание, анализируют с разных сторон первое изображение, показывают, каким образом парадигма эгоистичного организма, пусть даже не являясь некорректной, может привести к затруднениям.

Местами начальные главы будут откровенно ретроспективными и отчасти оборонительными. Судя по реакции на предыдущую работу (Dawkins, 1976a), можно предположить, что данная книга породит необоснованные страхи, будто она распространяет два непопулярных “изма”: генетический детерминизм и адапционизм. Меня и самого раздражают книги, на каждой странице заставляющие бормотать: “Да, но...” – в то время как автор мог бы легко предотвратить мое беспокойство, любезно дав небольшое объяснение выше по тексту. Главы 2 и 3 постараются сразу же устранить по крайней мере два главных источника “даноканья”.

Глава 4 открывает “слушание дела” против эгоистичного организма и начинает намекать на другую конфигурацию куба Неккера. Глава 5 “представляет интересы” репликатора

как фундаментальной единицы естественного отбора. Глава 6 возвращается к индивидуальному организму и доказывает, что ни он, ни более крупные кандидаты не подходят на роль истинного репликатора, в отличие от маленького генетического фрагмента; а правильное будет рассматривать организм как “транспортное средство” для репликаторов. Глава 7 – это отступление в область методологии исследований. Глава 8 указывает на некоторые затруднительные для “эгоистичного организма” аномалии, а глава 9 продолжает эту тему. В главе 10 обсуждаются различные представления об “индивидуальной приспособленности” и делается вывод, что все они вносят путаницу и, возможно, не нужны.

Главы 11, 12 и 13 – это ядро книги. Постепенно, шаг за шагом они излагают собственно идею расширенного фенотипа – второе изображение куба Неккера. И, наконец, в главе 14 мы с обновленным любопытством вернемся к индивидуальному организму и зададимся вопросом, почему же, тем не менее, это такой важный уровень в иерархии живого.

Глава 2

Генетический детерминизм и генный селекционизм

Долгое время после смерти Адольфа Гитлера не прекращались упорные слухи, что его видели живым и здоровым то в Южной Америке, то в Дании, и многие годы поразительное число людей, не любя этого человека, лишь неохотно соглашалось с тем, что он мертв (Trevor-Roper, 1972). В Первую мировую войну байка о высаживающейся в Шотландии сотысячной русской армии “со снегом на ботинках” получила широкое распространение, видимо, из-за яркого образа этого самого снега (Taylor, 1963). А в наше время мифы о компьютерах, постоянно рассылающих квартиросъемщикам счета за электроэнергию на миллион фунтов (Evans, 1979), или о выслеженных просителях подаяния, оказавшихся по совместительству богатенькими владельцами пары дорогих авто, припаркованных неподалеку от казенного дома, где они живут на государственное пособие, стали почти что клише. Похоже, существуют неправды или полуправды, порождающие в нас активное желание поверить в них и передать их дальше, даже если мы находим их неприятными, а отчасти, возможно, именно *потому что* мы находим их неприятными.

Компьютеры и электронные чипы занимают в этом мифотворчестве гораздо большее место, чем им полагалось бы по справедливости. Возможно, это связано с тем, что компьютерные технологии развиваются со скоростью, которая буквально пугает. Я знаю пожилого человека, считающего авторитетным мнение, что чипы узурпируют функции человека до такой степени, что будут не только водить тракторы, но и оплодотворять женщин. Гены, как я покажу, могут быть источником не менее обширной мифологии, чем компьютеры. Представьте теперь результат объединения этих двух мощных мифов: генетического и компьютерного! По-моему, я неумышленно добился такого злосчастного синтеза в умах некоторых читателей моей предыдущей книги, и результатом было комическое непонимание. К счастью, подобное непонимание не было всеобщим, но стоит попытаться избежать его здесь, и это одна из задач настоящей главы. Я раскрою миф генетического детерминизма и объясню, почему необходимо использовать язык, который, к сожалению, может быть ошибочно принят за генетический детерминизм.

Автор рецензии на книгу Уилсона “О человеческой природе” (Wilson, 1978) писал: “... Хотя он и не заходит так далеко, как Ричард Докинз (“Эгоистичный ген”...), который предполагает существование сцепленных с полом “генов распутства”, для Уилсона мужчины обладают генетической предрасположенностью к многоженству, а женщины к постоянству (не обвиняйте своих супругов, леди, что те спят со всеми подряд: не их вина, что они генетически запрограммированы). Генетический детерминизм постоянно проникает с черного хода” (Rose, 1978). Рецензент явно подразумевает, что критикуемые им авторы верят в существование генов, заставляющих мужчин быть неизлечимыми распутниками, которых, следовательно, нельзя осуждать за супружескую неверность. У читателя остается впечатление, что эти авторы – ярые участники дебатов на тему “наследственность или воспитание”, а кроме того, закостенелые сторонники “врожденности” с уклоном в мужской шовинизм.

На самом деле мой исходный отрывок о “распутниках” был не о людях. Это была простая математическая модель некоего абстрактного животного (в голове я представлял себе птицу, но это неважно). В этой модели речь шла не напрямую о генах (см. ниже), а если бы она шла о генах, то гены были бы ограничены полом, а не сцеплены с ним! Это была модель “стратегий” в понимании Мэйнарда Смита (Maynard Smith, 1974). Стратегия “распутник” постулировалась не как единственный способ поведения самцов, а как альтернатива другой

стратегии, называвшейся “верный”. Целью этой очень простой модели было проиллюстрировать, при каких условиях естественный отбор будет благоприятствовать “распутству”, и при каких – “верности”. Там не было изначального предположения, что самцам более свойственно распутство, нежели верность. И, как оказалось, один из вариантов развития моих воображаемых животных завершался смешанной популяцией самцов, в которой “верность” слегка преобладала (Dawkins, 1976a, p.165, см. также Schuster & Sigmund, 1981). В замечаниях Роуза не просто один неверно понятый момент, но множественное, комплексное непонимание. В них неукротимое рвение к непониманию. Оно несет печать покрытых снегом русских сапог и маленьких черных микрочипов, наступающих, чтобы узурпировать мужскую роль и лишить работы наших трактористов. Это проявление могущественного мифа, в данном случае великого генетического мифа.

Резюме этого генетического мифа изложено Роузом в скобках, в маленькой шутке о леди, которые не должны обвинять своих супругов, что те спят со всеми подряд. Это миф так называемого генетического детерминизма. Очевидно, для Роуза генетический детерминизм – это детерминизм в полном философском смысле слова, то есть необратимая неизбежность. Наличие “гена признака Х” означает, что от Х не отделаться. По словам другого критика “генетического детерминизма”, Гульда (Gould, 1978, p.238), “если мы запрограммированы быть тем, что мы есть, то наши свойства неотвратимы. В лучшем случае мы можем управлять ими, но изменить их не может ни воля, ни образование, ни культура”.

Обоснованность детерминистской точки зрения, в особенности по отношению к моральной ответственности индивида за свои поступки, обсуждалась философами и теологами многие столетия и, можно не сомневаться, будет обсуждаться еще не меньше. Я подозреваю, что и Роуз, и Гульд оба детерминисты в том смысле, что они верят в физическую, материалистическую основу всех наших действий так же, как и я. И, думаю, мы все втроем согласились бы, что нервная система человека столь сложна, что на практике мы можем забыть о детерминизме и вести себя, как если бы у нас была свободная воля. Нейроны могут усиливать фундаментальную неопределенность, существующую на уровне физики. Единственное, что я желал бы отметить, состоит в следующем: какую точку зрения на проблему детерминизма ни принять, добавление слова “генетический” ровным счетом ничего не меняет. Если вы “чистокровный” детерминист, то вы считаете, что все ваши поступки предопределены физическими событиями в прошлом, а также вы можете считать или не считать, что, следовательно, вы не должны нести ответственность за свою сексуальную неверность. Но как бы то ни было, что за разница, если некоторые из этих физических причин являются *генетическими*? Почему генетические факторы считаются более неотвратимыми (или более извинительными), чем факторы “среды”?

Убеждение, что гены каким-то образом являются особенно детерминистичными, – это миф необычайной стойкости, и он может приводить к настоящим душевным страданиям. Я лишь смутно отдавал себе в этом отчет, пока осознание трогательно не достигло меня во время заседания Американской ассоциации развития науки в 1978 г. Молодая женщина спросила лектора, выдающегося “социобиолога”, есть ли какие-нибудь данные о генетических половых различиях в психологии человека. Я толком не слышал ответ лектора, настолько был потрясен душевным волнением, с которым вопрос был задан. Женщина выглядела так, будто ответ для нее чрезвычайно важен, и была почти в слезах. После мгновения искреннего и невинного замешательства объяснение ошеломило меня. Кто-то – разумеется, не сам выдающийся социобиолог – ввел ее в заблуждение, что генетическое предопределение – это навсегда; она вполне серьезно думала, что ответ “да”, если он будет верным, приговорит ее как женщину к жизни в женских заботах, прикованной к детской комнате и кухонной раковине. Но если бы она была, в отличие от большинства из нас, детерминистом в мощном

кальвинистском смысле слова, то она должна была быть равным образом огорчена, в чем бы ни крылась причина: в генетике или в факторах “среды”.

Что вообще имеется в виду, когда говорят, что одно предопределяет другое? Философы, возможно и оправданно, находят концепцию причинности очень сложной, но для работающего биолога это довольно простое статистическое понятие. Мы никогда не сможем показать в действии, что отдельно рассматриваемое событие П явилось причиной отдельного результата С, хотя зачастую это будет казаться очень вероятным. На практике же биологи занимаются *статистическим* доказательством того, что события класса С достоверно случаются после событий класса П. Для этого необходимо большое количество пар событий обоих классов, одного любопытного случая недостаточно.

Даже наблюдение, что события С достоверно имеют тенденцию следовать за событиями П через более или менее определенный промежуток времени, дает нам всего лишь рабочую гипотезу, что события П являются причиной событий С. Гипотеза будет подтверждена (в пределах возможностей статистического метода), только если события П произведены *экспериментатором*, а не просто отмечены наблюдателем, и при этом все еще достоверно влекут за собой события С. Не обязательно, чтобы за каждым П следовало С, так же как и чтобы каждому С предшествовало П (кому не приходилось бороться с аргументами типа “курение не может вызывать рак легких, потому что я знаю человека, который не курил и умер от него, и заядлого курильщика, который все еще здоров в свои девяносто”). Разработаны статистические методы, помогающие нам оценить для любых устанавливаемых достоверных вероятностей, действительно ли получаемые нами результаты показывают причинно-следственную связь.

Итак, если бы оказалось правдой, что обладание Y-хромосомой оказывает влияние на такие признаки, как, скажем, музыкальные способности или любовь к вязанию, то что бы это означало? Это означало бы, что в некоей рассматриваемой популяции, находящейся в неких конкретных условиях, наблюдатель, располагающий информацией о поле индивида, будет способен делать статистически более точные предсказания о его музыкальных способностях, чем наблюдатель, не знающий пола этого человека. Ударение стоит на слове “статистически”, и давайте для полной ясности добавим “при прочих равных условиях”. Наличие дополнительной информации, скажем, об образовании индивида или о его семье, может заставить наблюдателя пересмотреть или даже изменить на противоположное свое предсказание, основанное только на половой принадлежности. Если статистически женщины любят вязать чаще, чем мужчины, это вовсе не означает ни того, что все женщины любят вязать, ни даже того, что большинство их это любит.

В то же время это полностью согласуется с той точкой зрения, что женщины любят вязать, потому что общество воспитывает их в любви к вязанию. Если общество систематически приучает детей без пенисов вязать и играть в куклы, а детей с пенисами приучает играть с ружьями и солдатиками, то все получающиеся в итоге различия между мужскими и женскими предпочтениями, строго говоря, генетически детерминированы! Через посредничество общественных традиций эти различия определяются фактом наличия или отсутствия пениса, а это в свою очередь (при нормальных условиях среды и без применения изощренной пластической хирургии или гормональной терапии) определяется половыми хромосомами.

С этой точки зрения очевидно, что если экспериментально приучать группу мальчиков играть в куклы, а группу девочек – играть в войну, то легко можно ожидать смены нормальных предпочтений на противоположные. Это был бы интересный опыт, поскольку в результате могло бы оказаться, что девочки *по-прежнему* предпочитают куклы, а мальчики – ружья. Тогда можно было бы говорить об устойчивости генетически обусловленных различий к *данной* манипуляции со средой. Но все генетические причины действуют в контек-

сте какой-либо среды. Пусть генетические различия полов становятся заметны благодаря посредничеству предвзятой системы образования – они все равно остаются генетическими различиями. Если же генетические различия полов становятся заметны благодаря какому-то другому посреднику, так что манипуляции с системой образования их не затрагивают, это, в принципе, не более и не менее генетические различия, чем в предыдущем, чувствительном к образованию, случае: несомненно, можно придумать такие изменения окружающей среды, которые *смогли бы* их затронуть.

Психологические черты людей варьируют почти по всем показателям, которые психологи в состоянии измерить. Это сложно на практике (Kempthorne, 1978), но в принципе мы могли бы распределить это многообразие между предполагаемым влиянием таких факторов, как возраст, рост, продолжительность обучения, тип образования (возможно множество классификаций), количество братьев и сестер, порядок рождения, цвет глаз матери, умение отца подковыривать лошадей и, конечно, половые хромосомы. Также можно было бы изучать двойные и множественные взаимодействия между этими факторами. Но для наших целей важно лишь то, что многообразие, которое мы пытаемся объяснить, имеет множество причин, взаимодействующих сложным образом. Без сомнения, генетическое разнообразие в значительной степени является причиной фенотипического разнообразия в изучаемых популяциях, но его эффект может перекрываться, смягчаться, усиливаться или отменяться другими причинами. Гены могут модифицировать действие других генов и факторов среды. Факторы среды, как внутренние, так и внешние, могут модифицировать действие генов и других факторов среды.

Создается впечатление, что люди охотно готовы признать способность “среды” влиять на развитие человека. Общеизвестно, что у ребенка, которого плохо учили математике, возникшее отставание по предмету можно ликвидировать высококласным преподаванием в следующем учебном году. Но малейшее предположение, что отставание ребенка по математике имеет генетические корни, вероятнее всего будет встречено чем-то, похожим на безнадежность: раз это в генах, то так “на роду написано”, так “предопределено”, так что можно и вовсе не пытаться научить ребенка математике. Это пагубный вздор почти что астрологического пошиба. Действие генов и окружающей среды в принципе ничем не различается. Какие-то влияния обоих типов трудно обратить, какие-то легко. Какие-то, обычно трудно-обратимые, легко обратить, если подействовать нужным фактором. Важно здесь то, что нет никаких причин ожидать, будто влияние генов в общем случае окажется хоть сколько-нибудь необратимее влияния среды.

Чем же гены заслужили свою зловещую, дьявольскую репутацию? Почему мы не делаем такое же пугало, например, из ясель или конфирмационных классов? Почему гены считаются настолько более непреклонными и неотвратимыми в своих воздействиях, чем телевидение, монахи или книги? Не обвиняйте своих супругов, леди, что те спят со всеми подряд: не их вина, что они возбуждены порнографической литературой! Хвастливое заявление иезуитов: “Дайте мне ребенка на его первые семь лет, и я верну вам человека”, возможно, в чем-то справедливо. Образование и другие культурные влияния могут быть в определенных обстоятельствах столь же неизменяемы и необратимы, сколь и всенародно признанные гены и “звезды”.

Полагаю, гены стали детерминистическими пугалами отчасти по причине путаницы, вытекающей из хорошо известного факта ненаследуемости приобретенных признаков. До нашего столетия было общепризнано, что опыт и другие приобретения, сделанные в ходе жизни индивида, каким-то образом запечатлеваются в наследственном веществе и передаются детям. Отказ от этого убеждения, замена его вейсмановской доктриной о непрерывности половой плазмы и ее молекулярным двойником “центральной догмой” – величайшее достижение современной биологии. Если погрузиться с головой в смысл вейсмановского

учения, то гены и впрямь покажутся чем-то дьявольским и неумолимым. Они маршируют сквозь поколения, влияя на форму и поведение следующих друг за другом смертных тел, но, за исключением редких и неспецифических мутагенных эффектов, никогда не подвергаются влиянию ни опыта, ни окружения этих тел. Мои гены пришли ко мне от двух моих бабушек и двух дедушек, они протекли через моих родителей, и ничто из того, чего мои родители достигли, приобрели, изучили и испытали, никак не коснулось этих генов на их пути. Возможно, в этом и есть что-то немного зловещее. Но как бы неумолимы и неуклонны ни были гены в своем шествии сквозь поколения, природа их фенотипических эффектов на тела, сквозь которые они проходят, никоим образом не является неумолимой и неуклонной. Если я гомозиготен по гену *G*, то я передам *G* всем своим детям, и ничто, кроме мутации, этого не предотвратит. Ровно настолько это неумолимо. Но то, буду ли я или мои дети показывать фенотипический эффект, обычно связываемый с обладанием *G*, может очень сильно зависеть от нашего воспитания, рациона, образования и от того, какими еще генами нам довелось обладать. Итак, из двух эффектов, оказываемых генами на мир, – копирование самих себя и влияние на фенотипы – первый, не считая редких случаев мутаций, неизменен, а второй может быть чрезвычайно гибок. Я думаю, таким образом, что миф генетического детерминизма – отчасти результат путаницы между эволюцией и онтогенезом.

Но есть и другой миф, усложняющий дело, и я уже упомянул об этом в начале главы. Компьютерный миф почти так же глубоко засел в современном сознании, как и миф генетический. Обратите внимание: оба процитированных мной фрагмента содержат слово “запрограммированы”. Так, Роуз саркастически отпускает грехи волокитам, поскольку те генетически *запрограммированы*. А Гульд говорит, что если мы *запрограммированы* быть тем, что мы есть, то наши свойства неотвратимы. Мы и впрямь обычно употребляем это слово для обозначения чего-то бездумного и негибкого, противоположного по смыслу свободе действия. Компьютеры и “роботы” имеют репутацию отъявленных буквоедов, бездумно выполняющих инструкции, даже если последствия очевидно абсурдны. А иначе с чего бы им рассылать эти знаменитые счета на миллион фунтов, которые регулярно получает двоюродный брат знакомых ваших друзей? Я забыл о великом компьютерном мифе, так же как и о великом генетическом мифе, а то бы я был более осторожен, когда собственноручно писал, что гены кишат “внутри гигантских неповоротливых роботов”, а мы – “машины выживания, транспортные средства, слепо запрограммированные оберегать эгоистичные молекулы, известные как гены” (Dawkins, 1976a). Эти отрывки победоносно цитировались и перецитировывались, явно через вторые и даже третьи руки, в качестве примеров неистового генетического детерминизма (напр., ‘Nabi’, 1981). Я не извиняюсь за использование языка робототехники. Я без колебаний буду пользоваться им вновь. Но теперь мне понятно, что нужно давать больше пояснений.

Я уже тринадцать лет проповедую данный взгляд на естественный отбор, и из опыта мне известно, что главная проблема с “машиной выживания эгоистичных генов” – это риск специфического непонимания. Метафора умного гена, рассчитывающего, как лучше обеспечить свое выживание, очень сильная и наглядная. Но при этом так легко уйти в сторону и приписать гипотетическим генам познавательные способности и мудрую предусмотрительность в планировании своей “стратегии”. По крайней мере три из двенадцати неправильных толкований родственного отбора (Dawkins, 1979a) напрямую связаны с этой базовой ошибкой. Вновь и вновь небиологи пытаются доказать мне наличие какой-либо формы группового отбора, фактически наделяя гены предусмотрительностью: “Долгосрочные интересы генов требуют продолжительного существования видов; а значит, не должны ли мы ожидать наличия приспособлений, препятствующих вымиранию вида, пусть даже за счет кратковременного репродуктивного успеха особи?” Когда я использовал язык автоматики и роботов, когда я употреблял слово “слепо” по отношению к генетическому программированию – это

было попыткой предотвратить подобные ошибки. Но слепы, разумеется, гены, а не запрограммированные ими животные. Нервные системы, как и созданные человеком компьютеры, могут быть достаточно сложны, чтобы демонстрировать разум и способность к предвидению.

Саймонс (Symons, 1979) ясно излагает этот компьютерный миф:

Я хочу указать, что заключение, к которому приходит Докинз, когда употребляет слова “робот” и “слепо”, будто эволюционная теория поддерживает детерминизм, абсолютно безосновательно... Робот – это бездумный автомат. Возможно, некоторые животные и являются роботами (у нас нет способа проверить), однако Докинз говорит не о некоторых животных, но обо всех животных, а в данном случае конкретно о людях. Тут уместно перефразировать Стеббинга: “робот” – антоним “разумного существа”, или же, в переносном смысле, человек, действующий как будто механически. Но при обычном словоупотреблении не существует такого значения слова “робот”, при котором фраза, будто все живые существа – роботы, имела бы смысл (с. 41).

Идея отрывка из Стеббинга, который перефразирует Саймонс, вполне разумна и заключается в том, что Х – полезное слово только в том случае, если существуют предметы, которые не являются Х. Если все на свете роботы, значит, слово “робот” ничего существенного не означает. Но слово “робот” может вызывать и другие ассоциации, и механическая негибкость – не та ассоциация, которая приходила мне в голову. Робот – это программируемая машина, а важная отличительная черта программирования состоит в том, что оно отделено от выполнения программы и осуществляется заранее. Компьютер запрограммирован вычислять квадратные корни или играть в шахматы. Взаимосвязь между играющим в шахматы компьютером и тем, кто его запрограммировал, неочевидная, что открывает широкие возможности для неправильного истолкования. Можно было бы подумать, что программист следит за развитием партии и дает компьютеру указания перед каждым ходом. На самом деле, однако, программирование заканчивается до того, как начнется игра. Программист пытается предвидеть все случайности и встраивает в программу чрезвычайно сложные указания для различных ситуаций, но как только началась игра – он должен держаться в стороне. Ему не позволяется делать ни малейшего намека компьютеру в ходе игры. В противном случае он уже не программист, а исполнитель, и его вмешательство в турнир должно расцениваться как нарушение. В работе, которую критикует Саймонс, я широко использовал эту аналогию с компьютерными шахматами, для того чтобы пояснить, что гены не контролируют поведение напрямую, вмешиваясь в его ход. Они контролируют поведение только в том смысле, что *предварительно* программируют машину. Именно с этой чертой роботов мне хотелось вызвать ассоциацию, а не с чем-то бездумным и негибким.

Сама по себе эта ассоциация с бездумным и негибким была еще как-то оправдана в те дни, когда высшим достижением автоматизации была система контроля из стержня и пальца в корабельном двигателе, а Киплинг писал “Гимн Мак-Эндрю”:

Творец! От фланцев до винта – рука Твоя видна —
Задача каждого болта – предопределена.
Джон Кальвин тоже ведь считал наш рок неотвратимым...²

Но то было в 1893 г., в золотой век пара. Теперь же мы вступаем в эру электроники. Если машины и вызывали когда-либо ассоциации с жестким и бездумным – я признаю, что

² Перевод А.Гопко.

вызывали, – то самое время это изжить. Уже написаны компьютерные программы, которые могут играть в шахматы на гроссмейстерском уровне (Levy, 1978), беседовать и рассуждать на правильном и грамматически сколь угодно сложном английском (Winograd, 1972), создавать изящные и эстетичные новые доказательства математических теорем (Hofstadter, 1979), сочинять музыку и ставить диагнозы – и нет ни единого признака, что прогресс в этой области замедляется (Evans, 1979). Передовое направление программирования, известное как “искусственный интеллект”, вошло в смелую, энергичную стадию (Boden, 1977). Из тех, кто изучал этот вопрос, немногие теперь поставят против того, что в ближайшие десять лет компьютерные программы будут побеждать сильнейших гроссмейстеров. Слово «робот», означающее в массовом сознании двигающегося рывками слабоумного и упрямого зомби, в один прекрасный день может стать синонимом подвижности ума и сообразительности.

К сожалению, я слегка переборщил в упомянутых отрывках своей книги. Я их писал, только что вернувшись с проясняющей взгляд и одновременно умопомрачительной конференции, посвященной состоянию, в котором находится искусство “искусственного интеллекта”, и в своем восторге я искренне и невинно забыл, что роботы обычно считаются упрямыми идиотами. Также я должен извиниться за то, что без моего ведома на обложке немецкого издания “Эгоистичного гена” была изображена человеческая кукла, болтающаяся на нитках, выходящих из слова “ген”, а на французском издании – мужчины в котелках с ключами, торчащими из их спин, как у заводных игрушек. Я использовал слайды с обеих обложек как иллюстрации того, что я *не* собирался сказать.

Итак, можно ответить Саймонсу, что он, конечно же, был прав, критикуя то, что, как он думал, я говорю, но на самом деле, конечно же, я этого не говорил (Ridley, 1980a). Безусловно, я сам отчасти виноват в изначальном непонимании, но теперь мне остается лишь настаивать, чтобы мы отбросили предрассудки, взятые из повседневной речи (“...большинство людей не понимает, что такое компьютеры, ни в малейшей степени”, – Weizenbaum, 1976, p.9), и прочитали что-нибудь из потрясающей современной литературы о роботах и компьютерном разуме (напр., Boden, 1977; Evans, 1979; Hofstadter, 1979).

Конечно, философы снова и снова будут утверждать, что поведение компьютеров, запрограммированных быть разумными, в конечном счете детерминировано, но если мы собираемся перейти на философский уровень, то многие будут использовать те же аргументы и применительно к человеческому разуму (Turing, 1950). Что такое мозг, спросят они, как не компьютер, и что такое воспитание и образование, как не разновидность программирования? Трудно дать несверхъестественное объяснение человеческому мозгу и человеческим эмоциям, чувствам и кажущейся свободной воле, если *не* считать мозг в некотором смысле аналогом программируемой кибернетической машины. Сэр Фред Хойл (Hoyle, 1964), астроном, очень ясно выражает то, что, по моему мнению, каждый эволюционист должен думать о нервных системах:

Когда я оглядываюсь (на эволюцию. – Р. Д.), меня ошеломляет то, как постепенно химия уступала дорогу электронике. Не будет бессмысленностью назвать первых живых существ всецело химическими по своей природе. Хотя электрохимические процессы важны и для растений, организованная электроника, в смысле обработки информации, не появляется в растительном мире. Но примитивная электроника начинает приобретать важность с появлением подвижных созданий... Первые электронные системы, которыми обладали примитивные животные, служили главным образом для ориентировки, наподобие сонара или радара. Переходя к более развитым животным, мы обнаруживаем электронные системы, используемые не только для ориентировки, но и для движения в направлении пищи... Здесь есть сходство с управляемым снарядом, цель которого перехватить и уничтожить другой снаряд. Точно так же, как в нашем со временном мире методы нападе-

ния и защиты становятся все более тонкими, это происходило и с животными. А с возрастанием утонченности становятся необходимы все лучшие электронные системы. Можно провести близкую параллель между тем, что происходило в природе, и развитием электроники в современной военной технике... Я нахожу отрезвляющей мысль, что, не пожив по закону джунглей за счет зубов и челюстей, мы не приобрели бы наших умственных способностей, не смогли бы исследовать устройство вселенной или оценить симфонию Бетховена... В свете этого вопрос, который иногда задается – могут ли компьютеры думать? – выглядит несколько ироничным. Здесь я, конечно, имею в виду компьютеры, которые мы сами создаем из неорганических материалов. Но, скажите на милость, кем, по мнению тех, кто задает этот вопрос, являются они сами? Обычными компьютерами, но куда более сложно устроенными, чем все то, что мы пока умеем делать. Не забывайте, что нашей рукотворной компьютерной промышленности от силы лет двадцать – тридцать, в то время как мы сами – продукты эволюции, работавшей сотни миллионов лет (с. 24–26).

Иные не согласятся с этим выводом, хотя я подозреваю, что любые возможные возражения будут иметь религиозный характер. Но, чем бы ни закончился данный спор, возвращаясь к генам и к главной мысли этой главы, нужно сказать, что, считаете вы или не считаете гены более важными причинными факторами, нежели факторы среды, проблеме “детерминизм – свобода воли” это просто-напросто никоим образом не затрагивает.

Однако на это резонно будет возразить, что не бывает дыма без огня. Этологи и “социобиологи” должны были сказать что-то, что запятнало их причастностью к генетическому детерминизму. Или если это заблуждение, то оно должно иметь разумное объяснение, ибо настолько распространенные заблуждения не возникают без причины даже при поддержке таких могучих культурных мифов, как генетический и компьютерный, вступивших в двоявольский сговор. Если говорить за себя, то, мне кажется, я знаю, в чем причина. Она интересна, и ей будет посвящен остаток главы. Недоразумение вытекает из нашего способа говорить совсем о другом предмете, а именно о естественном отборе. Генный селекционизм, который является одним из способов говорить об эволюции, путают с генетическим детерминизмом, который является одним из взглядов на индивидуальное развитие.

Такие, как я, постоянно постулируют существование генов “такого-то признака”, чем создают впечатление, будто гены беспредельно властвуют над нами, а наше поведение “генетически запрограммировано”. Приняв во внимание, как популярны мифы о заложенной в генах кальвинистской предопределенности и о том, что “запрограммированное” поведение – это свойство судорожно дергающихся кукол в Диснейленде, должны ли мы хоть сколько-нибудь удивляться обвинениям в генетическом детерминизме?

Так почему же этологи так много говорят о генах? Потому что мы интересуемся естественным отбором, а естественный отбор – это дифференциальное выживание генов. И если уж мы взялись обсуждать *возможность* того, что некая схема поведения была сформирована естественным отбором, значит, нам придется предполагать наличие генетической изменчивости, влияющей на склонность или на способность следовать данной схеме поведения. Это означает не то, что для любой конкретной схемы поведения такая изменчивость непременно *существует*, а всего лишь то, что она должна была существовать в прошлом, если только мы собираемся рассматривать данную поведенческую схему как дарвиновскую адаптацию. Разумеется, модель поведения может и не быть дарвиновской адаптацией, тогда такие рассуждения не годятся.

В данном случае я должен обосновать употребление термина “дарвиновская адаптация” в качестве синонима “адаптации, выработанной естественным отбором”, поскольку Гульд и Левонтин (Gould & Lewontin, 1979) не так давно справедливо обратили наше внимание на “плюралистический” характер мыслей самого Дарвина. Действительно, Дарвин,

особенно к концу жизни, под давлением критики, ошибочность которой сейчас очевидна, сделал некоторые уступки “плюрализму” и не рассматривал естественный отбор как единственную важную движущую силу эволюции. Как ехидно заметил историк Р. М. Янг (Young, 1971): “К шестому изданию заголовок книги стал неправильным: ей следовало называться “Происхождение видов путем естественного отбора и всеми другими способами””. Следовательно, использовать словосочетание “дарвиновская эволюция” как синоним “эволюции путем естественного отбора”, возможно, не совсем некорректно. Но дарвиновские *адаптации* – это другое дело. Адаптации не могут быть выработаны ни дрейфом генов, ни любой другой существующей эволюционной силой, кроме естественного отбора. Правда, Дарвин в своем плюрализме иногда принимал во внимание и еще одну движущую силу, которая, в принципе, могла бы приводить к адаптациям, но эта движущая сила неразрывно связана с именем Ламарка, а не Дарвина. Выражение “дарвиновская адаптация” просто не может иметь иного смысла, кроме как “адаптация, выработанная естественным отбором”; в этом значении я и буду его использовать. В некоторых других местах этой книги (напр., в главах 3 и 6) мы разрешим некоторые споры, проведя разграничение между эволюцией вообще и адаптивной эволюцией в частности. К примеру, закрепление нейтральных мутаций можно рассматривать как эволюцию, но это не адаптивная эволюция. Если молекулярный генетик, изучающий замены одних аллелей другими, или палеонтолог, изучающий основные направления развития жизни, будут спорить с экологом, изучающим адаптации, весьма вероятно, что они придут к взаимному непониманию просто из-за того, что делают акцент на разных значениях слова “эволюция”.

“Наличие у людей генов конформизма, ксенофобии, агрессивности сплошь и рядом упоминается, потому что оно необходимо для теоретических построений, а не потому, что в его пользу есть какие-нибудь доказательства” (Lewontin, 1979b). Эта критика в адрес Э. О. Уилсона справедлива, но не убийственна. Если не принимать во внимание вероятность нежелательных политических отголосков, нет ничего неправильного в том, чтобы осторожно рассуждать в дарвиновском ключе, насколько ценна для выживания ксенофобия или любой другой признак. Но невозможно начать рассуждения – даже очень осторожные – о ценности для выживания чего бы то ни было, не предположив существования генетической основы для изменчивости по данному признаку. Разумеется, возможно, что изменения в генах не влияют на ксенофобию, и, разумеется, возможно, что ксенофобия – не дарвиновская адаптация, но мы не можем даже обсуждать саму возможность того, что это дарвиновская адаптация, если не допустим наличия соответствующей генетической основы. Сам Левонтин не хуже других излагает эту точку зрения: “Для того чтобы признак мог эволюционировать путем естественного отбора, необходимо наличие в популяции наследственной изменчивости по этому признаку” (Lewontin, 1979b). А “наследственная изменчивость по признаку X” – это именно то, что мы имеем в виду, когда говорим коротко “ген признака X”.

Ксенофобия – вопрос спорный, но можно взять такую модель поведения, которую никто не побоится рассматривать как дарвиновскую адаптацию. Например, рытье ямок у муравьиных львов является, очевидно, адаптацией для ловли добычи. Муравьиные львы – это насекомые, личинки сетчатокрылых, с внешностью и поведением инопланетных монстров. Они засадные хищники, роющие в мягком песке ямки, в которые ловятся муравьи и другие мелкие ползающие насекомые. Ямка представляет собой практически идеальный конус, ее стены спускаются настолько круто, что упавшая туда добыча уже не может выбраться обратно. Муравьиный лев сидит под тонким слоем песка на дне ямки и хватается своими как будто из фильма ужасов взятыми челюстями все, что в нее падает.

Рытье ямки – сложная схема поведения. Она связана с затратами времени и энергии и удовлетворяет самым строгим критериям понятия “адаптация” (Williams, 1966; Curio, 1973). Следовательно, она возникла в результате естественного отбора. Для той морали, которую

я хочу отсюда извлечь, детали несущественны. Возможно, существовал предок муравьиных львов, который не рыл ямку, а просто скрывался под поверхностью песка, ожидая добычи. Действительно, такие виды есть и сейчас. Потом, возможно, естественный отбор благоприятствовал поведению, приводящему к созданию небольшого углубления в песке, поскольку углубление пусть незначительно, но мешает добыче убежать. Постепенно, в течение множества поколений, поведение изменялось так, что ямка становилась глубже и шире. Это не только препятствовало побегу добычи, но и увеличивало область, на которой та могла попасться. Затем роющее поведение продолжало меняться до тех пор, пока в итоге ямка не приобрела коническую форму с отвесными стенами, выложенными мелким, сыпучим песком так, чтобы жертва не могла выкарабкаться.

В предыдущем абзаце нет ничего неправомерного или противоречивого. Его сочтут за допустимую спекуляцию об исторических событиях, которые нельзя увидеть напрямую, и, вполне возможно, найдут приемлемым. И одна из причин, по которой эту историческую спекуляцию воспримут без особых возражений, состоит в том, что там не упоминаются гены. Но, по моему мнению, ничто не может быть верным ни в этой, ни в любой другой подобной истории, если на каждом этапе эволюционного пути не было наследственной изменчивости поведения. Рытье ямок у муравьиных львов – только один пример, выбранный мной из тысяч. Если не предоставить естественному отбору наследственную изменчивость, то он не сможет начать эволюционные преобразования. Отсюда следует, что там, где есть дарвиновская адаптация, должна была быть и наследственная изменчивость по задействованному признаку.

Генетическое исследование роющего поведения у муравьиных львов никогда никем не проводилось (J. Lucas, личное сообщение). В этом и нет необходимости, если мы хотим всего лишь убедиться в том, что наследственная изменчивость по данной модели поведения когда-либо существовала. Достаточно нашего согласия с тем, что это дарвиновская адаптация (если вы не уверены, что рытье ямок – дарвиновская адаптация, просто замените этот пример таким, с каким бы вы согласились).

Я говорил о наследственной изменчивости, которая *когда-либо* существовала, потому что если провести генетическое исследование муравьиных львов в наши дни, то весьма вероятно, что никакой наследственной изменчивости не обнаружится. При наличии мощного отбора в пользу какого-то признака естественно ожидать, что изначальное разнообразие, послужившее материалом для эволюции данного признака, будет сведено на нет. Хорошо известен “парадокс” (который не так уж парадоксален, если как следует подумать), что изменения признаков, находящихся под мощным давлением отбора, обычно мало наследуемы (Falconer, 1960); “эволюция путем естественного отбора уничтожает генетическое разнообразие, которым питается” (Lewontin, 1979b). Гипотезы, пытающиеся объяснить биологические функции, сплошь и рядом касаются фенотипических черт вроде обладания глазами, являющихся всеобщими в популяции и, следовательно, в настоящее время не имеющих наследственной изменчивости. Обсуждая или моделируя эволюционное возникновение некой адаптации, мы поневоле говорим о том времени, когда подходящая наследственная изменчивость имелаась. В рассуждениях такого рода мы вынуждены явно или неявно постулировать существование генов рассматриваемых адаптаций.

Кто-то может возразить против того, чтобы трактовать “генетический вклад в изменчивость по признаку X” как эквивалент “гена или генов признака X”. Но это обычная генетическая практика и, как показывает внимательное рассмотрение, почти неизбежная. За исключением молекулярного уровня, где напрямую видно, как один ген производит одну белковую цепь, генетики никогда не имеют дела с фенотипическими единицами такого рода – они имеют дело с *различиями*. Когда генетик говорит про “ген красных глаз” у дрозофилы, он не имеет в виду цистрон, служащий матрицей для синтеза красного пигмента, он подразу-

мекает следующее: “В популяции имеется изменчивость по цвету глаз; при прочих равных условиях мушка, у которой есть этот ген, будет обладать красными глазами с большей вероятностью, чем мушка без этого гена”. Вот и все, что мы имеем в виду под “геном красных глаз”. Этот пример получился скорее морфологический, нежели поведенческий, но все то же самое приложимо и к поведению. “Ген поведения X” – это “ген любых морфологических и физиологических признаков, способствующих данному поведению”.

Здесь нужно указать, что использование моделей с участием одного локуса умышленно и служит просто для удобства; для наших адаптационных гипотез это верно в той же мере, как и для стандартных моделей популяционной генетики. Используя язык моногенных моделей в своих адаптационных гипотезах, мы не намереваемся противопоставить моногенные модели мультигенным. Обычно мы противопоставляем *генные* модели негенным, таким как “полезно для вида”. Поскольку довольно трудно убедить людей в том, что они *в принципе* должны рассуждать в генетических терминах, а не в терминах, скажем, пользы видов, то не стоит усложнять все еще больше, с места в карьер взявшись за сложности взаимодействия множества локусов. Конечно же, то, что Ллойд (Lloyd, 1979) назвал ММГА (модель моногенного анализа) – далеко не верх генетической точности. *Конечно*, рано или поздно нам придется столкнуться с запутанным взаимодействием различных локусов. Но ММГА несравненно предпочтительнее тех способов объяснять адаптации, когда о генах вообще забывается, и это единственное, на что я хочу обратить ваше внимание в настоящий момент.

Аналогичным образом нам часто приходится отвечать на агрессивные требования обосновать, “по какому праву” мы говорим о “генах тех адаптаций”, которые нас интересуют. Но этот вызов, если называть его так, можно адресовать вообще всей неодарвинистской “синтетической теории эволюции” и всей популяционной генетике. Сформулировать гипотезу, объясняющую биологические функции, в генетических терминах – это вовсе не претендовать на новое слово в науке о генах как таковых, это всего лишь открыто озвучить допущение, являющееся неотъемлемой частью СТЭ (синтетической теории эволюции), пусть даже иногда оно только подразумевается, а не произносится вслух.

Некоторые авторы и в самом деле бросили именно такой вызов всей неодарвинистской СТЭ и заявили, что не относят себя к неодарвинистам. Гудвин (Goodwin, 1979) в опубликованном диспуте с Деборой Чарлзуорт и другими сказал: “...в неодарвинизме имеется неувязка... неодарвинизм не показывает способа, которым генотип формирует фенотип. Так что эта теория в данном отношении несовершенна”. Гудвин, разумеется, вполне прав, что индивидуальное развитие – вещь чертовски сложная, и мы пока мало понимаем, как формируются фенотипы. Но *то*, что фенотипы формируются, и *то*, что гены вносят значительный вклад в их изменчивость – факты неоспоримые, и этого вполне достаточно для того, чтобы в неодарвинизме не было неувязок. С таким же успехом Гудвин мог сказать, что пока Ходжкин и Хаксли не выяснили, как включается нервный импульс, мы не имели права думать, будто поведение контролируется нервными импульсами. *Конечно*, было бы здорово знать, как делаются фенотипы, но, пока эмбриологи заняты выяснением вопроса, все остальные на основании известных генетике фактов имеют право оставаться неодарвинистами, а на эмбриональное развитие смотреть, как на черный ящик. Не существует конкурирующей теории, которая хотя бы отдаленно могла претендовать на звание не страдающей неувязками.

Из факта, что генетики имеют дело с фенотипическими *различиями*, следует, что не надо бояться постулировать существование генов со сколь угодно сложными фенотипическими эффектами и с фенотипическими эффектами, проявляющимися только при очень сложных условиях развития. Недавно мы вместе с профессором Джоном Мэйнардом Смитом принимали участие в публичном диспуте с двумя радикальными критиками “социобиологии”, проходившем перед студенческой аудиторией. В этой дискуссии мы пытались первым делом разъяснить, что в том, чтобы говорить о гене “признака X”, нет ничего дико-

винного, даже если Х – сложная заученная модель поведения. Мэйнард Смит решил привести гипотетический пример – это оказался “ген умения завязывать шнурки”. Ад крошечный вырвался на волю в ответ на такой наглый генетический детерминизм! Воздух сгустился от этой безошибочно узнаваемой атмосферы блестяще подтвердившихся наихудших подозрений. Восторженно-скептические вопли заглушили спокойное и терпеливое объяснение того, насколько же *скромное* заявление делается при постулировании такого гена, как ген завязывания шнурков. Позвольте мне объяснить это при помощи мысленного эксперимента, с виду еще более радикального, хотя в действительности безобидного (Dawkins, 1981).

Чтение – навык огромной сложности, но само по себе это не причина не верить в возможность существования гена чтения. Для того чтобы убедиться в существовании гена чтения, было бы достаточно открыть ген неспособности к чтению, к примеру, вызывающий повреждение мозга, приводящее к особой форме дислексии. Человек с такой дислексией должен быть нормальным и умным во всех отношениях, но только не уметь читать. Вряд ли какой генетик очень уж удивится, если окажется, что эта дислексия наследуется прямо по Менделю. Очевидно, что ген в рассматриваемой ситуации будет проявлять свой эффект только при наличии такого фактора среды, как нормальное образование. В доисторическом окружении этот ген не имел бы никаких заметных эффектов или бы имел какие-то другие эффекты и был бы известен пещерным генетикам, как, скажем, ген неспособности читать следы животных. В нашем образованном окружении правильно было бы назвать его “геном дислексии”, поскольку дислексия была бы его наиболее заметным проявлением. Аналогично, ген, вызывающий полную слепоту, тоже будет препятствовать чтению, но рассматривать его как ген неспособности к чтению бессмысленно – просто потому, что неспособность к чтению будет не самым заметным и разрушительным его фенотипическим эффектом.

Вернемся к нашему гену дислексии. Из общепринятых условностей генетической терминологии следует, что находящийся в том же локусе ген дикого типа, ген, имеющийся у остальных членов популяции в двойной дозе, правильно будет называть “геном чтения”. Если вы возражаете против этого, то вы должны также возражать и тогда, когда мы говорим о гене высокорослости у менделевского гороха, поскольку логика терминологии в том и в другом случае идентична. В обоих случаях рассматриваемый признак – это *отличие*, и в обоих случаях отличие проявляется только в определенных условиях среды. Причина, почему нечто столь простое, как различие в одном гене, может иметь такие сложные последствия, определяя, способен ли человек научиться читать или насколько хорошо он завязывает шнурки, состоит, в общем, в следующем. Каким бы сложным ни было данное состояние вселенной, *разница* между ним и альтернативным состоянием может быть обусловлена чем-то чрезвычайно простым.

Мысль, которую я хотел донести, используя пример с муравьиными львами, универсальна. Я мог бы использовать какую угодно реальную или предполагаемую дарвиновскую адаптацию. Чтобы лучше подчеркнуть это, приведу еще один пример. Тинберген с соавторами (Tinbergen *et al.*, 1962) исследовал приспособительное значение своеобразной схемы поведения – уборки яичной скорлупы – у обыкновенной чайки (*Larus ridibundus*). Вскоре после вылупления птенца родительская особь берет пустую скорлупу в клюв и уносит подальше от гнезда. Тинберген и его коллеги рассмотрели много возможных гипотез насчет ценности этой поведенческой схемы для выживания. Они предполагали, например, что пустая скорлупа служит субстратом для размножения болезнетворных бактерий или что ее острые края ранят птенцов. Но гипотеза, для которой они в конце концов нашли доказательства, заключалась в том, что пустая скорлупа – прекрасный маяк, привлекающий к гнезду ворон и других охотников за птенцами и яйцами. Они проводили изоцированные опыты, выставляя искусственные гнезда с пустыми скорлупками и без них, и показали, что яйца, лежащие вместе с пустой скорлупой, в самом деле, с большей вероятностью подвергаются

атакам ворон, чем яйца без такого соседства. Был сделан вывод, что естественный отбор благоприятствовал поведению уборки скорлупы у взрослых чаек, поскольку в прошлом взрослые чайки, не делавшие этого, оставляли меньше потомства.

Как и в примере с муравьиными львами, никто никогда не проводил генетическое исследование поведения уборки скорлупы у обыкновенной чайки. Прямых доказательств того, что изменчивость в склонности убирать пустые скорлупки действительно наследуется, нет. Однако, несомненно, предположение, что это так или что когда-то это было так, является принципиально необходимым для гипотезы Тинбергена. В его гипотезе, если ее сформулировать обычным языком, без генетических терминов, нет ничего особенно спорного. И тем не менее она, так же как и все отвергнутые Тинбергеном соперничающие гипотезы, целиком и полностью опирается на предположение, что давным-давно жили-были чайки с наследственной склонностью убирать скорлупу и другие чайки – с наследственной склонностью не убирать ее или убирать не столь регулярно. Должны были существовать гены уборки скорлупы.

Тут я должен внести нотку предостережения. Положим, мы и вправду изучим генетику уборки скорлупы у современных чаек. Заветной мечтой генетиков поведения было бы обнаружить простую менделевскую мутацию, полностью меняющую подобную модель поведения или же совсем выключающую ее. Согласно изложенным выше рассуждениям, такой мутантный ген поистине был бы “геном неуборки скорлупы”, и, по определению, его аллель дикого типа следовало бы назвать геном уборки скорлупы. А теперь нотка предостережения. Совершенно определенно, отсюда не следует, что именно этот локус “для” уборки скорлупы был одним из тех, на которые действовал естественный отбор во время эволюции данной адаптации. Напротив, представляется гораздо более вероятным, что такая сложная схема поведения, как уборка скорлупы, создавалась действием отбора на множество локусов, каждый из которых вносил незначительный вклад, взаимодействуя с остальными. Но когда поведенческий комплекс уже создан, несложно представить себе мощную единичную мутацию, в результате которой он будет разрушен. Генетикам поневоле приходится использовать генетическую изменчивость, доступную им для исследований. Они предполагают также, что естественный отбор, производя эволюционные преобразования, имеет дело со сходной генетической изменчивостью. Но у них нет никаких оснований считать, что локусы, контролирующие современную изменчивость некой адаптации, – это те же самые локусы, на которые действовал отбор, создавая эту адаптацию изначально.

Рассмотрим самый знаменитый пример того, как сложное поведение контролируется одним геном, – исследование гигиеничного поведения у пчел, проведенное Ротенбулером (Rothenbuhler, 1964). Я привожу этот пример, поскольку он хорошо демонстрирует, как различия в поведении высокой сложности могут быть следствием различий в единственном гене. В гигиеничном поведении медоносных пчел породы “Браун” задействована вся нервно-мышечная система, однако, согласно модели Ротенбулера, сам факт того, что они следуют данной схеме поведения, в то время как пчелы породы “Ван Ской” этого не делают, обусловлен различиями всего в двух локусах. Один локус определяет раскупоривание ячеек с больными личинками, а второй – удаление больных личинок после раскупоривания. Следовательно, можно представить себе естественный отбор, благоприятствующий раскупоривающему поведению, а также естественный отбор, благоприятствующий извлекающему поведению, имея в виду отбор по этим двум генам за счет соответствующих конкурентных аллелей. Но мне здесь хочется обратить внимание на то, что все это, хоть и возможно, вряд ли очень интересно с эволюционной точки зрения. Современный ген раскупоривания и современный ген извлечения запросто могли и не принимать участия в реальном процессе естественного отбора, управлявшем эволюционной “сборкой” данного поведения.

Ротенбулер обнаружил, что даже пчелам “Ван Ской” иногда свойственно гигиеничное поведение. Их отличие от пчел “Браун” является хоть и очень сильным, но только количественным. Следовательно, можно предположить, что у пчел обеих пород были гигиеничные предки и что в нервных системах у пчел обеих пород имеется механизм для раскупоривающего и извлекающего поведения; просто пчелы “Ван Ской” обладают генами, не позволяющими им этот механизм включить. Если же мы углубимся еще дальше в прошлое, то, возможно, встретим там предка всех современных пчел, который не только сам не был гигиеничным, но и никогда не имел гигиеничного предка. Должно было произойти эволюционное развитие, создавшее раскупоривающее и извлекающее поведение из ничего, и в ходе этого эволюционного развития действовал отбор по многим генам, которые теперь одинаковы как у породы “Браун”, так и у “Ван Ской”. Итак, хотя гены раскупоривания и извлечения у породы “Браун” действительно справедливо названы генами раскупоривания и извлечения, они определены так только потому, что у них случайно оказались аллели, эффект которых – препятствовать выполнению данного поведения. Способ действия таких аллелей может быть грубым и разрушительным. Они могут просто разрывать какую-то важную связь в нейронном аппарате. Вспоминается образная иллюстрация того, как опасны выводы из опытов по удалению участков мозга, сделанная Грегори (Gregory, 1961): “... Удаление любого из расположенных в разных местах резисторов может заставить радиоприемник издавать свист, но из этого не следует ни того, что свист непосредственно связан с этими резисторами, ни даже того, что здесь имеется хоть какая-то причинная связь, кроме самой косвенной. В частности, мы не можем говорить, что в нормальной электрической цепи функция резисторов – заглушать свист. Нейрофизиологи, столкнувшись с подобной ситуацией, придумали “супрессорные зоны””.

По моему мнению, данная мысль является поводом для того, чтобы быть осмотрительным, а не для того, чтобы отказаться от всей генетической теории естественного отбора! Не беда, что ныне живущие генетики лишены возможности изучать те самые локусы, на которые естественный отбор действовал в прошлом, дав начало эволюции исследуемых адаптаций. Хуже то, что генетикам приходится сосредоточивать свое внимание на локусах, которые скорее удобны для этого, нежели эволюционно значимы. *Тем не менее*, остается верным, что эволюционное формирование сложных и интересных адаптаций состояло в замещении генов их аллелями.

Эти доводы могут косвенным образом внести вклад в одну модную в настоящее время дискуссию, дать ей материал для развития. Сейчас активно и даже страстно спорят, существует ли значимая наследственная изменчивость по умственным способностям у человека? Являются ли некоторые из нас генетически более умными, чем другие? Понятие “умный” само по себе вызывает споры, и это правильно. Но я думаю, что при любом значении этого термина следующие утверждения будут приняты без возражений. 1) Было время, когда наши предки были менее умными, чем мы. 2) Таким образом, в нашей родословной шло возрастание умственных способностей. 3) Это возрастание произошло путем эволюции, возможно движимой естественным отбором. 4) Независимо от того, под действием отбора или без него происходили эволюционные изменения фенотипов, по крайней мере часть из них отражала соответствующие генетические изменения: шло замещение одних аллелей другими, и, как следствие, средние умственные способности возрастали из поколения в поколение. 5) Итак, по определению, хотя бы в прошлом должна была существовать значимая наследственная изменчивость по умственным способностям у человеческой популяции. Некоторые люди были генетически умнее своих современников, другие же были генетически относительно более глупыми.

Последнее предложение может вызвать содрогание от идеологического беспокойства, однако ни одно из моих пяти утверждений не может быть всерьез поставлено под сомнение,

так же как и их логическое следствие. Эти рассуждения годятся не только для объема мозга, но и равным образом для любого поведенческого мерила умственных способностей, какое мы только можем придумать. Они не связаны с примитивистскими воззрениями на человеческий интеллект как на одномерную скалярную величину. Тот факт, сам по себе важный, что интеллект – не просто скалярная величина, здесь совершенно не имеет отношения к делу, так же как и трудность измерения интеллекта на практике. Вывод предыдущего абзаца неизбежно вытекает только из того, что мы – эволюционисты, согласные с утверждением, что давным-давно наши предки были менее умными, чем мы (по какому угодно критерию). И, тем не менее, из этого еще не следует, что хоть какая-то наследственная изменчивость по умственным способностям сохранилась у человеческой популяции в наши дни: возможно, генетическое разнообразие полностью изведено отбором. А с другой стороны, возможно, и нет, так что мой мысленный эксперимент, по крайней мере, показывает нежелательность догматичного и истеричного отрицания самой возможности наследственной изменчивости по умственным способностям у людей. Мое собственное мнение, чего бы оно ни стоило, состоит в том, что даже если в современных человеческих популяциях и есть наследственная изменчивость такого рода, основывать на этом какую-то политику было бы нелогично и безнравственно.

Итак, существование дарвиновских адаптаций подразумевает, что когда-либо существовали гены для создания этих адаптаций. Об этом не всегда говорится в открытую. Всегда можно говорить о естественном отборе какой-либо схемы поведения двумя способами. Мы можем, к примеру, говорить о том, что особь, склонная следовать данной схеме поведения, “приспособленнее” особи, у которой такая тенденция не столь выражена. Это модная нынче фразеология в рамках концепции “эгоистичного организма” и “центральной теоремы социобиологии”. Альтернативный и равноценный способ – это говорить непосредственно о том, что гены выполнения данной поведенческой схемы выживают лучше, чем их аллели. Постулировать гены при обсуждении дарвиновских адаптаций – всегда законно, и одной из центральных мыслей этой книги будет то, что зачастую это безусловно полезно. Те возражения против “излишнего засорения генетическими терминами” языка функциональной этологии, которые мне приходилось слышать, выдают полную неспособность выдержать столкновение с правдой о том, что в действительности представляет собой дарвиновский отбор.

Позвольте мне проиллюстрировать эту неспособность с помощью еще одной забавной истории. Недавно я посещал исследовательский семинар, который вел некий антрополог. Он пытался объяснить возникновение в различных племенах своеобразных брачных отношений (в данном случае речь шла о полиандрии) в терминах теории родственного отбора. Теоретики родственного отбора могут создавать модели, предсказывающие, при каких условиях мы можем ожидать появление полиандрии. Так, согласно одной модели, сделанной для тасманийских аборигенных кур (Maynard Smith & Ridpath, 1972), биолог может предполагать полиандрию в том случае, если половое соотношение в популяции смещено в пользу самцов и партнеры – близкие родственники. Антрополог старался показать, что полиандрические племена, о которых он говорил, живут как раз в таких условиях, и подразумевал тем самым, что племена, где наблюдаются более обычные формы отношений: моногамия и полигиния, живут в иных условиях.

Я, будучи зачарован представленной им информацией, попытался, однако, предупредить его о некоторых затруднениях в его гипотезе. Я обратил внимание на то, что теория родственного отбора является генетической по своей сути и что сформированные родственным отбором приспособления к местным условиям должны были возникнуть путем замещения одних аллелей другими в ряду поколений. Достаточно ли долго эти полиандрические племена прожили в таких необычных условиях, спросил я, достаточно ли поколений было для того, чтобы необходимое генетическое замещение успело произойти? Есть ли вообще

какие-то основания думать, будто разнообразие брачных отношений у человека находится под контролем генов?

Оратор, поддерживаемый многими своими коллегами-антропологами, присутствовавшими на семинаре, запротестовал против того, чтобы приплетать сюда гены. “Речь идет не о генах, – сказал он, – а о схеме общественного поведения”. Некоторые из его коллег испытывали заметную неловкость уже только от того, что было произнесено слово из трех букв – “ген”. Я попытался убедить его, что это *он* “приплел сюда гены”, хотя надо признать, что самого слова “ген” не произносил. Вот именно это я и хочу здесь разъяснить. Вы не можете говорить ни о родственном отборе, ни о какой другой разновидности дарвиновского отбора, *не* приплетая гены, неважно, в явной форме или нет. Рассуждая на тему родственного отбора, даже для объяснения особенностей брачных отношений в различных племенах, мой дорогой антрополог невольно привлек к обсуждению гены. Жаль, что он не сделал этого *осознанно*, потому что тогда бы ему стало ясно, с какими громадными трудностями столкнется его гипотеза: либо эти полиандрические племена прожили множество веков в своих необычных условиях и при частичной генетической изоляции, либо же естественный отбор должен был благоприятствовать тому, чтобы у всех на свете людей были гены, программирующие некую сложную “условную стратегию”. Ирония в том, что среди всех участников того семинара, посвященного полиандрии, именно я предложил в ходе дискуссии наименее “генетически детерминистский” взгляд на данный вопрос. Но поскольку я настаивал на том, чтобы говорить о генетической природе родственного отбора открыто, то, боюсь, был принят за чудака, одержимого генами, за “типичного генетического детерминиста”. Описанный случай хорошо иллюстрирует основную идею этой главы, что честное признание фундаментальной генетической природы дарвиновского *отбора* так легко путают с нездоровой озабоченностью идеями о врожденности индивидуального *развития*.

То же самое предубеждение против неприкрытого разговора о генах является всеобщим среди биологов и в тех случаях, когда можно прекрасно растечься мыслью на уровне индивидуума.

Утверждение “отбор благоприятствует генам выполнения поведения X за счет генов невыполнения X” несет неуловимый призыв наивности и непрофессионализма. Где доказательства, что есть такие гены? Как вы смеете выдумывать гены *ad hoc*, просто потому что они годятся для вашей гипотезы! Выражение “особи, выполняющие X, более приспособлены, чем особи, не выполняющие X” звучит куда респектабельнее. Даже если неизвестно, так ли это в действительности, его примут за допустимое предположение. Но обе фразы абсолютно равнозначны. Во второй нет ничего, что не было бы уже более ясно сказано в первой. Однако, признав эту равнозначность и открыто заговорив о генах “тех или иных адаптаций”, мы рискуем подвергнуться обвинениям в “генетическом детерминизме”. Надеюсь, мне удалось показать, что этот риск происходит от недоразумения и ни от чего больше. Разумный и совершенный способ рассуждать о естественном отборе – “генный селекционизм” – принимают за прочный предрассудок, касающийся индивидуального развития, – “генетический детерминизм”. Любой, кто ясно думает о подробностях возникновения адаптаций, практически вынужден, если не осознанно, так безотчетно, думать и о генах, пусть бы даже и о гипотетических. Как я покажу в этой книге, многое можно сказать в пользу того, чтобы генетическую основу спекуляций на тему дарвиновских функций озвучивать откровенно, а не просто подразумевать. Это хороший способ избежать некоторых соблазнительных ошибок в рассуждениях (Lloyd, 1979). При этом может создаться впечатление, полностью неверное, будто мы одержимы генами и всей той мифической дребеденью, которую гены привнесли в современное журналистское сознание. Но называемая детерминизмом убежденность в том, что онтогенез неуклонен, словно движение по рельсам, находится (или должна находиться) за тысячу миль от того, о чем мы думаем. Конечно, отдельные социобиологи могут быть или

не быть генетическими детерминистами. Также они могут быть растафарианцами, шейкерами или марксистами. Но их личное мнение по поводу генетического детерминизма, как и их личные религиозные убеждения, не имеет никакого отношения к тому факту, что они используют язык “генов такого-то поведения”, когда говорят о естественном отборе.

Немалая часть этой главы основывалась на предположении, что биологам может захотеться размышлять о дарвиновских “функциях” поведения. Но это не значит, что у любого поведения непременно есть дарвиновская функция. Возможно, существует широкий класс моделей поведения, нейтральных с точки зрения отбора или же вредных для тех, кто им следует, и бессмысленно рассматривать их как дарвиновские адаптации. Если это так, то доводы настоящей главы к ним неприменимы. Но вполне законно сказать: “Я интересуюсь адаптациями. Мне не обязательно думать, что все схемы поведения – адаптации, но я хочу изучать те схемы поведения, которые ими являются”. Аналогично, предпочтение изучать позвоночных, а не беспозвоночных, не обязывает нас считать, будто все животные – позвоночные. Пусть область наших исследований – адаптивное поведение, в таком случае мы не можем говорить о дарвиновской эволюции интересующих нас явлений, не постулируя для них генетической основы. А употребление словосочетания “ген признака Х”, как более удобного, когда речь идет о “генетической основе признака Х”, уже более полувека является стандартной практикой в популяционной генетике.

То же, насколько обширен класс моделей поведения, которые мы можем считать адаптациями, – вопрос совершенно особый и рассматривается в следующей главе.

Глава 3

Пределы совершенства

Так или иначе, в этой книге много внимания уделено логике дарвиновского объяснения биологических функций. Как известно из горького опыта, биолог, выражающий большой интерес к объяснению функций, легко подвергается обвинениям, и порой настолько страстным, что человек, привыкший более к научным, нежели к идеологическим дебатам, может испугаться (Lewontin, 1977), – на него навешивают ярлык “адапциониста”, считающего, что все животные абсолютно совершенны (Lewontin, 1979a, b; Gould & Lewontin, 1979). Адапционизм определяют как “подход к изучению эволюции, принимающий без каких-либо доказательств, что все аспекты морфологии, физиологии и поведения живых организмов являются наиболее адаптивными, оптимальными способами решения проблем” (Lewontin, 1979b). В первоначальном варианте главы я выражал сомнение, что адапционисты в полном смысле этого слова могут реально существовать, но недавно мне попала следующая цитата – по иронии судьбы, из Левонтина собственной персоной: “В одном, я думаю, все эволюционисты согласны между собой – в том, что поистине невозможно выполнять свою работу лучше, чем это делает организм в свойственной ему среде” (Lewontin, 1967). С тех пор, кажется, Левонтин уже совершил свое путешествие в Дамаск, так что представлять его здесь в качестве делегата от адапционистов было бы нечестно. Ведь в последние годы он вместе с Гульдом был одним из наиболее ясно высказывавшихся и убедительных критиков адапционизма. За образец адапциониста я возьму Э. Дж. Кейна, который остался (Cain, 1979) неизменно верен взглядам, изложенным в его острой и изящной статье “Совершенство животных”.

Будучи систематиком, Кейн в этой работе (Cain, 1964) нападает на традиционное противопоставление “функциональных” признаков, не считающихся надежными систематическими характеристиками, “предковым”, которые признаются таксономически важными. Кейн убедительно доказывает, что древние “базовые” признаки, такие как пятипалая конечность тетрапод или водная стадия онтогенеза амфибий, существуют, потому что они функционально полезны, а не потому что являются неизбежным историческим наследством, как это обычно подразумевается. Если одна из двух групп “в каком угодно смысле примитивнее другой, значит, сама ее примитивность должна быть приспособлением к какому-то менее специализированному способу жизни, который данная группа успешно осуществляет; это не может быть просто признаком неэффективности” (с.57). Сходную мысль Кейн высказывает и по поводу так называемых незначительных признаков, критикуя Дарвина, который находился под влиянием (на первый взгляд, неожиданным) Ричарда Оуэна, за чрезмерную готовность признать отсутствие функций. “Никому не придет в голову, что полосы на теле львят или пятна птенцов дрозда как-то полезны этим животным...” – это высказывание Дарвина сегодня сочтут рискованным даже самые яростные критики адапционизма. Действительно, создается впечатление, что история на стороне адапционистов, в том смысле что на частных примерах они вновь и вновь приводят насмешников в замешательство. Прославленное исследование давления отбора, поддерживающего полиморфизм окраски улитки *Serapea nemoralis*, проведенное самим Кейном совместно с Шеппардом и их учениками, было, возможно, инициировано, в частности, тем фактом, что “самонадеянно утверждалось, будто для улитки не может быть важно, одна полоска у нее на раковине, или две” (Cain, p.48). “Но, возможно, наиболее примечательное функциональное объяснение “незначительного” признака дается в работе Мэнтон по двупарноногой многоножке *Polyxenus*, где показано, что

признак, описываемый ранее как “орнамент” (что может быть бесполезнее?), – это почти в буквальном смысле ось, вокруг которой вращается вся жизнь животного” (Cain, p.51).

Адаптационизм как рабочая гипотеза, почти вера, несомненно, вдохновил некоторые выдающиеся открытия. Фон Фриш (von Frisch, 1967), бросив вызов респектабельному ортодоксальному учению фон Хесса, окончательно доказал наличие цветного зрения у рыб и медоносных пчел рядом контролируемых экспериментов. Его заставила провести эти эксперименты невозможность поверить в то, что, например, яркая окраска цветков существует без причины или только для услаждения человеческих глаз. Это, разумеется, не доказательство ценности адаптационистской веры. Каждый новый случай нужно рассматривать заново, с учетом его особенностей.

Веннер (Wenner, 1971), усомнившись в гипотезе фон Фриша о танце пчел, сослужил неоценимую службу, ибо этим он спровоцировал Дж. Л. Гульда (Gould, 1976) на блестящее подтверждение теории фон Фриша. Если бы Веннер был большим адаптационистом, исследования Гульда могло бы не быть, но зато и сам Веннер не позволил бы себе так беспечно заблуждаться. Любой адаптационист, признав, возможно, важность выявленных Веннером пробелов в постановке исходных экспериментов фон Фриша, сразу же перескочит, как это сделал Линдауэр (Lindauer, 1971), к фундаментальному вопросу: а почему вообще пчелы танцуют? Веннер не отрицал ни того, что они танцуют, ни того, что их танец, как это и утверждал фон Фриш, содержит полную информацию о направлении и расстоянии до источника пищи. Он отрицал только то, что другие пчелы используют заключенную в танце информацию. Адаптационист никогда не будет счастлив, зная, что какие-то животные совершают отнимающие уйму времени действия (притом настолько сложные, что их невозможно объяснить случайностью) безо всякого смысла. Тем не менее, адаптационизм – это палка о двух концах. Теперь я восхищен окончательными опытами Гульда, и не в мою пользу говорит тот факт, что будь я, как это ни невозможно, достаточно изобретателен, чтобы придумать их сам, я все равно не стал бы этим заниматься по причине своего чрезмерного адаптационизма. Я просто *знал*, что Веннер неправ (Dawkins, 1969)!

Адаптационистское мышление (но не слепая убежденность) оказалось ценным источником проверяемых гипотез в физиологии. Барлоу (Barlow, 1961), осознав огромную функциональную необходимость подавлять избыток входящих сигналов в сенсорных системах, пришел к удивительно связному пониманию множества фактов сенсорной биологии. Аналогичные, основанные на функциях, рассуждения применимы к моторной системе и вообще к системам, организованным по иерархическому принципу (Dawkins, 1976b; Haliman, 1977). Адаптационистская убежденность ничего не скажет нам о физиологическом механизме; для этого необходим эксперимент. Но осторожный адаптационистский подход может подсказать, какие из множества физиологических гипотез являются наиболее многообещающими и должны быть проверены в первую очередь.

Я попытался показать, что у адаптационизма есть как достоинства, так и недостатки. Но задача этой главы – дать классификацию факторов, ограничивающих совершенство, перечислить причины, почему тот, кто изучает адаптации, должен действовать осмотрительно. Прежде чем перейти к моему списку из шести ограничивающих совершенство факторов, я хочу разделить с тремя другими, о которых говорят, но которые кажутся мне менее убедительными. В первую очередь возьмем нынешнюю полемику между генетиками, работающими на биохимическом уровне, по поводу “нейтральных мутаций” – она просто не имеет отношения к делу. Когда говорят о нейтральных мутациях в биохимическом смысле, то имеется в виду, что никакие изменения полипептидной структуры, получающиеся благодаря этим мутациям, не влияют на ферментативную активность белка. В данном случае нейтральная мутация не меняет хода эмбрионального развития, не имеет *никакого* фенотипического эффекта в том смысле, в каком биолог, изучающий целостный организм, понимает

фенотипический эффект. Биохимическая полемика о нейтральных мутациях затрагивает интересный и важный вопрос, все ли изменения в генах имеют фенотипические проявления. Полемика об адаптационизме совершенно иная. В ней разбирается следующее: если *уже есть* фенотипический эффект, достаточно крупный, чтобы видеть его и задаваться о нем вопросами, должны ли мы непременно считать его результатом естественного отбора? “Нейтральные мутации” биохимиков более чем нейтральны. С точки зрения тех из нас, кто рассматривает морфологию, физиологию и поведение на макроскопическом уровне, это и не мутации вовсе. Мэйнард Смит (Maynard Smith, 1976b) имел в виду именно это: “Я рассматриваю “темп эволюции” как темп адаптивных преобразований. В этом смысле изменения в нейтральном аллеле не имеют отношения к эволюции”. Если биолог, изучающий целостный организм, видит генетически детерминированное различие между фенотипами, то он уже знает, что здесь не идет речь о нейтральности, как она сейчас понимается в полемике генетиков, работающих на биохимическом уровне.

Тем не менее, он может вести речь о нейтральных признаках, как они понимались в более ранней полемике (Fisher & Ford, 1950; Wright, 1951). Генетическое различие может проявляться на фенотипическом уровне, оставаясь при этом нейтральным для отбора. Однако математические вычисления, вроде тех, что были сделаны Фишером (Fisher, 1930b) и Холдейном (Haldane, 1932a), показывают, как ненадежны бывают субъективные человеческие суждения об “очевидно бессмысленной” природе некоторых биологических признаков. Например, Холдейн, сделав разумные допущения для типичной популяции, показал, что даже при таком слабом давлении отбора, как 1 на 1000, понадобится всего несколько тысяч поколений, чтобы закрепить изначально редкую мутацию, — маленькое время по геологическим меркам. Получается, в упоминающейся ниже полемике Райт был понят неверно.

Райт (Wright, 1980), узнав, что мысль об эволюции неадаптивных признаков путем дрейфа генов получила название “эффект Сьюэлла Райта”, был смущен “не только потому, что другие ранее выдвигали ту же идею, но и потому, что я сам вначале (1929 г.) резко ее отвергал, утверждая, что один только случайный дрейф приводит “неизбежно к вырождению и вымиранию”. Я отнес кажущиеся неадаптивными таксономические различия на счет плейотропного эффекта, а еще вероятнее, нашего незнания того, в чем их приспособительное значение”. Фактически, Райт хотел показать, что причудливая смесь дрейфа генов и естественного отбора способна создавать приспособления *лучше*, чем отбор, действующий в одиночку (см. с.39–40).

Второе предполагаемое ограничение для совершенства связано с аллометрией (Huxley, 1932): “Размер рогов у самцов оленей увеличивается быстрее, чем размер животного в целом... то есть, чем крупнее олень, тем более непропорционально крупные у него рога. Таким образом, нет необходимости выдвигать предположения насчет наличия у крупных оленей особой потребности в чрезвычайно крупных рогах” (Lewontin, 1979b). Ну, что ж, в словах Левонтина есть мысль, но я бы предпочел высказать ее по-другому. Из того, как это сказано сейчас, можно заключить, что аллометрическая константа неизменна и ниспослана свыше. Но величины, постоянные на одной временной шкале, могут быть переменными на другой. Аллометрическая константа — это параметр индивидуального развития. Как и любой другой параметр такого рода, она может подвергаться наследственной изменчивости и, следовательно, меняться в эволюционном масштабе времени (Clutton-Brock & Harvey, 1979). Высказывание Левонтина выглядит аналогичным вот чему: у всех приматов есть зубы; это совершенно очевидный факт, и, таким образом, нет необходимости выдвигать предположения насчет наличия у приматов особой потребности в зубах. Но, возможно, он хотел сказать что-то вроде следующего.

В ходе эволюции индивидуального развития оленей у них выработался механизм, благодаря которому рога растут непропорционально быстро относительно всего тела, с опреде-

ленным коэффициентом аллометрии. Весьма вероятно, что эволюция этой аллометрической системы шла под влиянием отбора, никак не связанного с социальной функцией рогов: возможно, она оказалась сопряжена с какими-то предшествующими событиями в онтогенезе, и мы не увидим эту связь, пока не узнаем больше биохимических и цитологических подробностей эмбрионального развития. Пусть даже наличие чересчур крупных рогов влияет на естественный отбор на уровне поведения, но не исключено, что это влияние теряется на фоне более важных факторов отбора, связанных со скрытыми деталями раннего развития.

Уильямс (Williams, 1966, p.16) использовал аллометрию в своих рассуждениях о давлении отбора, приведшем к увеличению объема головного мозга человека. Он предположил, что главной мишенью отбора была способность к обучению на начальных этапах, в детстве. “Отбор, направленный на как можно более раннее приобретение речевых навыков, мог, в качестве аллометрического эффекта на развитие мозга, создать популяции, способные иногда порождать Леонардо”. Однако Уильямс никогда не рассматривал аллометрию как оружие против объяснения биологических явлений с помощью адаптаций. Чувствуется, что он был приверженцем не столько своей конкретной теории церебральной гипертрофии, сколько общего принципа, провозглашенного им в заключительном риторическом вопросе: “Не вправе ли мы ожидать, что нам будет гораздо проще понять человеческий разум, если мы узнаем цель, ради которой он возник?”

Все сказанное об аллометрии применимо также к плейотропии – способности одного гена давать несколько фенотипических эффектов. Это третье из предполагаемых ограничений совершенства, которые я хочу убрать с дороги, прежде чем приступить к своему основному перечню. Оно уже было упомянуто в моей цитате из Райта. Источник путаницы здесь, вероятно, в том, что плейотропия использовалась в качестве аргумента обеими полемизирующими сторонами, если только это можно назвать полемикой. Фишер (Fisher, 1930b) показал нам, как маловероятно то, чтобы какой-либо фенотипический эффект гена был нейтрален; так насколько же менее вероятно, чтобы *все* фенотипические эффекты гена оказались нейтральными. С другой стороны, Левонтин (Lewontin, 1979b) отметил, что “многие изменения признаков являются в большей степени следствием плейотропного действия генов, нежели прямым результатом естественного отбора по самим признакам. Желтый цвет мальпигиевых сосудов у насекомого не может сам по себе быть объектом для естественного отбора, поскольку ни один организм никогда этого цвета не увидит. Здесь мы, скорее, имеем дело с плейотропным последствием биохимических преобразований красного глазного пигмента, которые могут иметь приспособительное значение”. Тут нет настоящего разногласия. Фишер говорил о том, как влияет на отбор генетическая мутация, а Левонтин – о том, как влияет на отбор фенотипический признак; равным счетом то же самое разграничение я провел, когда рассуждал о нейтральности, как ее понимают генетики, работающие на биохимическом уровне.

Взгляды Левонтина на плейотропию родственны другим его взглядам, а именно, на проблему определения того, что он называет естественными “лоскутками” – “фенотипическими единицами” эволюции. Иногда многие эффекты одного гена в принципе неразделимы – это различные стороны одного и того же явления, подобно тому как Эверест раньше назывался по-разному в зависимости от того, с какой стороны на него смотрели. Биохимик видит молекулу, переносящую кислород, а этолог – красный цвет. Но существует и более интересная разновидность плейотропии, когда два фенотипических эффекта мутации можно отделить друг от друга. Фенотипическое проявление любого гена (относительно других его аллелей) принадлежит не только данному гену, но и эмбриологическому контексту, в котором он действует. Это предоставляет неисчислимые возможности модифицировать фенотипические последствия одной мутации при помощи других и является основой для таких почтенных идей, как теория Фишера (Fisher, 1930a) об эволюции доминантности, теории старения

Медоуэра (Medawar, 1952) и Уильямса (Williams, 1957) и теория Гамильтона (Hamilton, 1967) об инертности Y-хромосомы. В связи со сказанным, если у мутации есть один полезный эффект и один вредный, то у отбора нет причин не благоприятствовать генам-модификаторам, которые разделяют эти два эффекта или же ослабляют вредный, усиливая полезный. Здесь, как и в случае с аллометрией, Левонтин представляет действие генов слишком уж неизменным, рассматривая плеiotропию, как если бы она была свойством самого гена, а не взаимодействия между геном и его (способным к модификации) эмбриональным окружением.

Это приводит меня к моей собственной критике наивного адапционизма, к моему собственному перечню пределов совершенства, который имеет много общего с аналогичными перечнями Левонтина и Кейна, а также Мэйнарда Смита (Maynard Smith, 1978b), Остера с Уилсоном (Oster & Wilson, 1978), Уильямса (Williams, 1966), Кьюрио (Curio, 1973) и прочих. Действительно, в нем куда больше согласия, чем можно было бы ожидать, учитывая полемический тон последних критических статей. Я буду мало касаться частных случаев, только в качестве примеров. И Кейн, и Левонтин равно подчеркивают, что не в общих интересах бороться с нашей изобретательностью в выдумывании возможной пользы от конкретных странных поступков, совершаемых животными. Нас здесь интересует более фундаментальный вопрос: на что вообще теория естественного отбора дает нам право рассчитывать? Мое первое ограничение совершенства – одно из самых очевидных, о нем упоминало большинство авторов, писавших об адаптациях.

Не в ногу со временем

Животные, которых мы видим, с большой вероятностью уже устарели, так как они созданы действием генов, прошедших отбор в некую давнюю эпоху, когда условия были иными. Мэйнард Смит (Maynard Smith, 1976b) предлагает количественную меру данного эффекта – “груз отставания”. Он (Maynard Smith, 1978b) ссылается на Нельсона, который показал, что олуши, в норме откладывающие только одно яйцо, вполне способны благополучно высидеть и выкормить двоих птенцов, если еще одно яйцо подбросить в качестве эксперимента. Несомненно, затруднительный случай для гипотезы Лэка об оптимальном размере выводка, и сам Лэк (Lack, 1966) не замедлил использовать “запаздывание” в качестве лазейки. Он выдвинул предположение, вполне правдоподобное, что выводок из одного птенца сформировался у олуш в тот период, когда пища была не столь обильна, и что у них еще не было времени проэволюционировать в соответствии с изменившимися обстоятельствами.

Такое выручение гипотезы из беды *post hoc* способно вызвать обвинения в грехе нефальсифицируемости, но мне подобные обвинения представляются неконструктивными, почти что нигилистическими. Мы не в парламенте и не в суде, где защитники дарвинизма, как и их противники, подсчитывают очки, заработанные в прениях. За исключением немногих подлинных противников дарвинизма, которые вряд ли читают эти строки, мы все в одной команде, все дарвинисты и по существу сходимся в понимании единственной, что ни говори, имеющейся у нас работающей теории, которая объясняет организованную сложность жизни. У всех нас должно быть искреннее желание *узнать*, почему олуши откладывают только одно яйцо, хотя могли бы два, а не воспользоваться этим фактом как поводом для дебатов. Возможно, Лэк обратился к теории “запаздывания” *post hoc*, но это не мешает ей быть проверяемой и оказаться совершенно верной. Несомненно, есть и другие толкования, которые, к счастью, тоже можно проверить. Мэйнард Смит, конечно же, прав, что “пораженческое” (Tinbergen, 1965) и непроверяемое объяснение “естественный отбор опять напортил” надо оставить в стороне как крайнее средство, использующееся в простых исследовательских стратегиях только за неимением лучшего. Левонтин (Lewontin, 1978b) говорит во многом то же самое: “Следовательно, биологи в каком-то смысле вынуждены придерживаться крайне адапционистского хода рассуждений, поскольку альтернативные варианты, которые несомненно действуют во многих случаях, в конкретных случаях невозможно проверить”.

Вернемся непосредственно к эффекту отставания во времени. Принимая во внимание то, что современный человек резко изменил среду обитания многих животных и растений за время, ничтожное по обычным эволюционным меркам, мы можем рассчитывать на довольно частые встречи с анахроничными адаптациями. Защитная реакция ежей, сворачивающихся клубком от хищников, прискорбно неэффективна против автомобилей.

Критики-непрофессионалы часто ставят вопрос о какой-нибудь очевидно неприспособительной особенности поведения современного человека – скажем, об усыновлении или контрацепции – после чего бросают вызов: “Объясните-ка это с помощью ваших эгоистичных генов, если сможете”. Понятно, что, как уже верно подчеркивали Левонтин, Гульд и другие, каждый мог бы, в меру своего остроумия, вытащить из рукава под видом “социобиологического” объяснения какую-нибудь небылицу, но я согласен с ними, а также с Кейном, что отвечать на такие вызовы – это заниматься упражнениями в пустословии, которые представляются однозначно вредными. Усыновление и контрацепция, так же как чтение, математика и депрессии, – суть результаты деятельности животного, чья окружающая среда в корне отличается от той, в которой его гены отбирались естественным отбором. Данный

вопрос, касающийся приспособительного значения поведения в искусственном мире, никогда не должен вставать; и хотя глупый вопрос может быть достоин глупого ответа, мудрее будет вообще никак не отвечать и объяснить почему.

Здесь уместен аналогичный пример, услышанный мной от Р. Д. Александера. Мотыльки летят на пламя свечи, что никак не улучшает их совокупную приспособленность. В мире до изобретения свечей маленькие источники яркого света в темноте могли быть небесными телами, удаленными на оптически бесконечное расстояние, или же выходами из пещер и тому подобных замкнутых пространств. В последнем случае ценность для выживания приближения к источнику света сразу можно предположить. В первом тоже можно, хотя здесь она и менее очевидна (Fraenkel & Gunn, 1940). Для многих насекомых небесные тела служат компасами. Они находятся в оптической бесконечности, следовательно, их лучи параллельны, и насекомое, неизменно движущееся, скажем, под углом 30° к ним, будет перемещаться по прямой линии. Но если лучи исходят не из бесконечности, тогда они не параллельны, и насекомое, поступающее подобным образом, будет двигаться по спирали к источнику света (если угол направления острый), или от него (если угол тупой), или же кружиться вокруг источника света по орбите (если придерживаться курса, в точности равного 90° по отношению к лучам). Таким образом, самосожжение насекомых в пламени свечи не имеет само по себе никакой ценности для выживания: согласно нашей теории, оно – побочный продукт полезной способности ориентироваться с помощью источников света, расстояние до которых “принимается” за бесконечное. Когда-то такое “допущение” было безопасным. Теперь это не так, и, может быть, прямо сейчас отбор трудится над изменением поведения насекомых. (Что, однако, не обязательно. Накладные расходы на производство необходимых улучшений могут перевесить возможную выгоду: мотыльки, которые тратят усилия на отличие свечей от звезд, могут быть в среднем менее успешны, чем те, кто не замахивается на дорогостоящее распознавание и согласен на небольшой риск самосожжения.)

Но тут мы затрагиваем материи более тонкие, чем просто гипотеза отставания во времени. Это уже упоминавшаяся проблема того, какие признаки животных мы предпочитаем определять как самостоятельные единицы, которые необходимо объяснять. Левонтин (Lewontin, 1979b) ставит этот вопрос так: “Каковы “естественные лоскутки” движущих сил эволюции? Какова структура фенотипа в эволюции? Каковы фенотипические единицы эволюции?” Парадокс о пламени свечи возник только из-за способа, каким мы предпочли охарактеризовать поведение мотылька. Мы спросили: “Почему мотыльки летят в пламя свечи?” – и были озадачены. Если бы мы определили поведение по-иному и спросили: “Почему мотыльки движутся под постоянным углом к световым лучам (а это может случайно направлять их по спирали к источнику света, когда оказывается, что лучи не параллельны)?” – тогда, возможно, мы были бы озадачены меньше.

Рассмотрим более серьезный пример: мужскую гомосексуальность у человека. На первый взгляд, существование заметного меньшинства мужчин, предпочитающих половые контакты с представителями своего пола, создает затруднение для любой незатейливой дарвинистской теории. Довольно путаный заголовок распространявшейся частным образом гомосексуалистской брошюры, автор которой был достаточно любезен, чтобы прислать ее мне, подытоживает проблему: “Почему вообще есть “геи”? Почему эволюция не уничтожила “гейство” миллионы лет назад?” Между прочим, по мнению автора, эта проблема так важна, что подрывает основы всего дарвиновского мировоззрения. Трайверс (Trivers, 1974), Уилсон (Wilson, 1975, 1978) и особенно Вайнрих (Weinrich, 1976) обсуждают разнообразные варианты возможности того, что в некий период истории гомосексуалы могли быть функционально эквивалентны стерильным рабочим, которые не имеют своего потомства, чтобы лучше заботиться о других родственниках. Мне эта мысль не кажется особенно правдоподобной (Ridley & Dawkins, 1981), и уж конечно не более правдоподобной, чем гипотеза

“подленького самца”. Согласно последней, гомосексуальность представляет собой “альтернативную тактику самцов” для получения возможности спариваться с самками. В обществе, где доминирующие самцы охраняют свои гаремы, отношение доминирующего самца к заведомому гомосексуалу будет с большей вероятностью толерантным, чем к заведомому гетеросексуалу, и, на основании этого, подчиненный в других отношениях самец сможет тайно копулировать с самками.

Но я привожу здесь гипотезу “подленького самца” не столько в качестве реалистичного предположения, сколько как наглядный пример того, до какой степени легко и неубедительно выдумывать подобные объяснения (Левонтин (Lewontin, 1979b) использовал такую же дидактическую уловку, рассуждая об обнаруженной гомосексуальности у *Drosophila*). Главное положение, которое я хочу доказать, совсем другое и куда более важное. Это вновь проблема того, как мы описываем фенотипический признак, который пытаемся объяснить.

Разумеется, гомосексуальность является затруднением для дарвинистов только в том случае, если в различии между гомосексуальным и гетеросексуальным индивидуумами имеется генетический компонент. Покуда это предмет спорный (Weinrich, 1976), давайте для наших рассуждений предположим, что имеется. И теперь возникает вопрос, каков *смысл* высказывания, что существует генетический вклад в данное различие – в просторечии, “ген (или гены) гомосексуальности”. Ведь это трюизм, недостойный даже называться аксиомой, причем скорее из области логики, нежели генетики, что фенотипический “эффект” гена – понятие, имеющее смысл только в определенном контексте влияний окружающей среды, причем окружающая среда включает в себя и все остальные гены генома. “Ген признака А” в окружении Х может запросто оказаться геном признака В в окружении Y. Говорить об абсолютном, бесконтекстном фенотипическом эффекте попросту бессмысленно.

Даже если имеются гены, которые в сегодняшних условиях формируют гомосексуальный фенотип, это не означает, что в других условиях, скажем, в тех, какие были у наших предков в плейстоцене, они должны были оказывать такое же фенотипическое действие. Ген гомосексуальности, существующий в нашей современной среде, мог быть в плейстоцене геном чего-то совершенно иного. Итак, здесь мы обнаружили возможность особой разновидности “эффекта запаздывания во времени”. Может быть так, что фенотип, который мы пытаемся объяснить, даже и не существовал в неких давних условиях среды, и это несмотря на то, что соответствующий ген тогда уже всюду существовал. Обычный эффект запаздывания, который мы обсуждали в начале настоящего раздела, касался изменений окружающей среды, проявлявшихся в изменении давления отбора. А теперь мы добавили более тонкую мысль, что изменения окружающей среды могут менять саму природу фенотипического признака, который мы беремся объяснять.

Исторически обусловленные ограничения

Реактивный двигатель сменил винтовой потому, что лучше справлялся с большинством задач. Разработчики первого реактивного двигателя начинали с чистой чертежной доски. Представьте себе, что бы они произвели, если бы вынуждены были создавать свой реактивный двигатель из уже существовавшего пропеллерного путем “эволюции”, заменяя по одной детали за раз – гайку за гайкой, шуруп за шурупом, заклепку за заклепкой. Собранный так реактивный двигатель был бы, в самом деле, замысловатым механизмом. Трудно вообразить, что самолет, сконструированный таким эволюционным способом, поднимется когда-нибудь с земли. И это не все: чтобы сделать аналогию с биологическими объектами более полной, мы должны добавить еще одно ограничение. Подниматься в воздух должен не только окончательный вариант, но и все промежуточные, причем каждый из них должен летать лучше своего предшественника. Взглянув в таком свете, мы будем далеки от того, чтобы считать животных совершенными, и сможем только удивляться, как у них вообще хоть что-то работает.

Найти у животных бесспорные примеры устройств, нелепых, будто нарисованных Хитом Робинсоном (или Рубом Голдбергом – Gould, 1978), труднее, чем можно предположить, исходя из предыдущего абзаца. Мой любимый пример, подсказанный профессором Дж. Д. Карри, – возвратный гортанный нерв. У млекопитающих, особенно у жирафа, кратчайший путь от мозга до гортани ни в коем случае не пролегает через заднюю стенку аорты, однако именно там проходит возвратный гортанный нерв. Можно предположить, что когда-то у отдаленных предков млекопитающих прямая линия между выходом данного нерва и его концевым органом проходила сзади от аорты. Когда же, в свой срок, шея начала удлиняться, то и нерв стал увеличивать свой крюк вокруг аорты, однако предельная стоимость каждого этапа удлинения этого окольного пути была небольшой. Значительная мутация могла бы полностью изменить прохождение нерва, но только ценой серьезных нарушений раннего эмбрионального развития. Возможно, что обладающий пророческим даром богоподобный дизайнер мог еще в девоне предвидеть жирафа и изначально направить этот нерв по-другому, но естественный отбор не может предвидеть. Как заметил Сидни Бреннер, нельзя рассчитывать на то, что естественный отбор мог благоприятствовать какой-нибудь бесполезной мутации в кембрии просто потому, что “она могла пригодиться в меловом периоде”.

Достойная кисти Пикассо голова плоских рыб, например камбалы, гротескно вывернутая, чтобы привести оба глаза на одну сторону, – вот еще один впечатляющий пример исторического ограничения совершенства. Эволюционная история этой рыбы так ясно прописана в ее анатомии, что данным примером вполне можно затыкать глотки религиозным фундаменталистам. То же касается и любопытного факта, что сетчатка глаза позвоночных выглядит, как будто ее установили задом наперед. Светочувствительные “фотоэлементы” находятся на задней стороне сетчатки, и свет, чтобы дойти до них, должен, с некоторым неизбежным затуханием, пройти через прилегающие участки электросхемы. Предположим, что возможно описать очень длинную последовательность мутаций, которая в конце концов вела бы к образованию глаза с “правильно повернутой”, как у головоногих моллюсков, сетчаткой, и это в итоге могло бы оказаться немножко более эффективным. Но расходы, связанные с эмбриональными перестройками, были бы так велики, что естественный отбор жестко выбраковывал бы промежуточные формы, благоприятствуя соперничающей, сделанной топорно и при всем том неплохо работающей. Питтендрай (Pittendrigh, 1958) хорошо охарактеризовал образование адаптаций как “мешанину из временных приспособлений, сложенную при первой возможности из того, что было под рукой, и задним числом, а не предусмотрительно, одобренную естественным отбором” (см. также Jacob, 1977 – о “кустарности”).

Метафора Сьюэлла Райта (Wright, 1932), известная под названием “приспособительный ландшафт”, тоже проводит мысль, что отбор в пользу локальных оптимальных значений признаков препятствует эволюции в направлении к более глобальным и, в конечном счете, лучшим оптимумам. Райт делал акцент, отчасти неверно понятый (Wright, 1980), на дрейф генов как на средство, дающее филогенетическим линиям возможность вырваться из-под гнета локальных оптимумов и таким образом ближе подойти к тому, что человеком расценится как “наиболее” оптимальное решение. Это любопытно контрастирует с мыслью Левонтина (Lewontin, 1979b), для которого дрейф – “альтернатива адаптации”. Здесь нет парадокса, как и в случае с плейотропией. Левонтин прав в том, что “из-за ограниченных размеров реально существующих популяций возникают случайные изменения частоты генов, вследствие чего генные комбинации, обладающие меньшей репродуктивной приспособленностью, будут, с некоторой вероятностью, закрепляться в популяции”. Но, с другой стороны, также верно и то, что если локальные оптимумы представляют ограничение для совершенства конструкции, то дрейф будет открывать путь к спасению (Lande, 1976). Ирония, следовательно, в том, что *слабость* естественного отбора может теоретически *усилить* вероятность приобретения организмами оптимального строения! Сам по себе естественный отбор, не будучи способен к предвидению, является в каком-то смысле механизмом *против* совершенства, стараясь по возможности придерживаться вершин низких предгорий на райтовском ландшафте. А перемежение сильного естественного отбора с периодами ослабления отбора и дрейфом генов может оказаться рецептом для перехода через долины к высокогорным плато. Очевидно, что если нужно будет зарабатывать очки в дебатах по проблеме “адаптационизма”, то обеим спорящим сторонам найдется, где развернуться!

У меня такое ощущение, что где-то здесь может крыться объяснение действительного парадокса данного раздела об исторически обусловленных ограничениях. Из аналогии с реактивным двигателем выходит, что животные должны быть смехотворными уродами, сработанными на скорую руку, неуклюжими и с гротескными чертами латаного-перелатаного старья. Как примирить это резонное предположение с грозной грацией охотящегося гепарда, аэродинамической красотой стрижа, тщательнейшим вниманием палочника ко всем деталям своей маскировки? А точное сходство разных конвергентных решений общих проблем впечатляет еще больше – взять, к примеру, многочисленные параллели между радиациями млекопитающих в Австралии, Южной Америке и Старом Свете. Кейн (Cain, 1964) отмечает: “До настоящего времени обычно предполагалось – Дарвином и прочими, – что конвергенция никогда не будет настолько хороша, чтобы сбить нас с толку”, – однако далее приводит примеры того, как компетентные ученые-систематики оказывались в дураках. Все больше и больше групп организмов, которые до сих пор считались благопристойно монофилетическими, теперь подозреваются в полифилетическом происхождении.

Приводить примеры и контрпримеры – только праздно бросаться фактами. Что нам нужно – так это конструктивное исследование взаимоотношений между локальными и глобальными оптимумами в эволюционном контексте. Наше понимание естественного отбора как такового нужно дополнить изучением “уходов от специализации”, если использовать выражение Харди (Hardy, 1954). Сам Харди таким уходом от специализации считал неотению, тогда как я в этой главе, вслед за Райтом, отвел главную роль дрейфу генов.

Полезным учебным примером тут может оказаться мюллеровская мимикрия у бабочек. Тернер (Turner, 1977) отмечает, что “у длиннокрылых бабочек американских тропических лесов (итомииды, хеликониды, данаиды, белянки, перикопиды) различают шесть типов предупреждающей окраски, и хотя все виды бабочек с предупреждающей окраской входят в одно из этих “колец” мимикрии, сами эти кольца сосуществуют в одних и тех же местообитаниях почти на всей территории американских тропиков, оставаясь при этом очень четко различимыми... Поскольку различия между типами окраски слишком велики, чтобы преодо-

леть их с помощью единичной мутации, то конвергенция практически невозможна, и кольца мимикрии будут сосуществовать неопределенно долгое время”. Это один из немногих случаев, когда можно приблизиться к пониманию “исторически обусловленных ограничений” во всех генетических подробностях. Не исключено, что он дает нам также ценную возможность для изучения генетических деталей “перехода через долины”, который в данном случае будет заключаться в выходе некоего вида бабочки из орбиты одного кольца мимикрии, с тем чтобы в конце концов быть “захваченным” “силой притяжения” другого кольца мимикрии. Не привлекая в данном случае дрейф генов в качестве объяснения, Тернер, однако, указывает на дразнящий воображение факт: “На юге Европы *Amata phegea*... увлекла за собой *Zygenea ephialtes* из кольца мюллеровской мимикрии пестрянок, равнокрылых и пр., к которому та по-прежнему принадлежит на севере Европы, за пределами ареала *A. phegea*”.

Левонтин (Lewontin, 1978) отмечает на более общем теоретическом уровне, что “зачастую может иметься несколько возможностей устойчивого равновесия для генофонда, даже при неизменной силе естественного отбора. То, какой из этих адаптивных пиков будет в конечном итоге генофондом достигнут, зависит исключительно от случайных событий в начале процесса отбора... К примеру, у индийского носорога один рог, а у африканского – два. Рога – это приспособление для защиты от хищников, но неверно утверждать, что один рог особенно подходит для индийских условий среды, а два – для африканских саванн. Два вида, изначально имевшие небольшие различия в индивидуальном развитии, ответили на сходное действие отбора слегка по-разному”. В целом это хорошая мысль, хотя стоит заметить, что столь не характерный для Левонтина “адаптационистский” просчет, касающийся функционального значения рогов у носорогов, не относится к числу мелких. Если бы рога в самом деле были приспособлением против хищников, то и впрямь было бы трудно себе представить, каким образом один рог более полезен против азиатских хищников, а два рога – против африканских. Однако поскольку гораздо более вероятным кажется, что рога носорогов являются адаптацией для внутривидовых стычек и устрашения, то вполне может оказаться, что однорогий зверь будет в невыгодном положении на одном континенте, а двурогий столкнется с затруднениями на другом. В игре, называемой устрашением (или сексуальной привлекательностью, как давным-давно растолковал нам Фишер), соответствие стилю большинства, каким бы этот стиль ни был, само по себе может давать преимущество. Способы демонстрации угрозы и связанные с ними органы могут быть произвольными, но горе любой мутантной особи, которая отойдет от установленных обычаев (Maynard Smith & Parker, 1976)!

Имеющиеся в наличии мутации

Каким бы мощным ни был предполагаемый отбор, эволюции не будет, если нет генетической изменчивости, с которой он мог бы работать. “Таким образом, хотя я мог бы доказать, что обладание крыльями в дополнение к рукам и ногам дало бы преимущества некоторым позвоночным, однако ни у кого из них не появилось третьей пары конечностей – по всей видимости, в связи с тем, что отсутствовала подходящая наследственная изменчивость” (Lewontin, 1979b). Эта мысль может встретить разумные возражения. Возможно, что единственная причина, по которой у свиней нет крыльев, состоит в том, что отбор никогда не благоприятствовал их развитию. Мы, конечно же, должны с осторожностью делать предположения, основанные на антропоцентристском здравом смысле, что, очевидно, любому животному было бы сподручно иметь пару крыльев, даже если бы оно пользовалось ими нечасто, и что, следовательно, отсутствие крыльев в данной систематической группе непременно связано с нехваткой подходящих мутаций. Если самок муравьев выкармливают, чтобы они стали царицами, то у них вырастают крылья, но у рабочих особей эта способность не проявляется. Более того, у многих видов царицы пользуются своими крыльями лишь однажды – для брачного полета, а после решительно откусывают или обламывают их у основания, готовясь провести остаток своей жизни под землей. Несомненно, крылья приносят не только выгоды, но и издержки.

Одним из наиболее впечатляющих проявлений утонченности мышления Чарльза Дарвина может служить его обсуждение бескрылости и затрат, связанных с наличием крыльев, у насекомых океанических островов. Для наших целей здесь важен тот момент, что насекомых с крыльями может унести ветром в открытый океан; Дарвин (Darwin, 1859, p.177) предположил, что именно поэтому у многих островных насекомых крылья редуцированы. Но он также отметил, что некоторые островные насекомые отнюдь не бескрылы – их крылья необычно большие:

Это вполне согласуется с действием естественного отбора. По скольку когда новый вид насекомого впервые оказывается на острове, направление естественного отбора – увеличивать или редуцировать крылья – будет зависеть от того, каким способом спасется большее число особей: успешно борясь с ветрами или отказываясь от борьбы и летая реже или вообще не летая. Подобно морякам, потерпевшим крушение недалеко от берега: хорошим пловцам выгодно быть способными плыть как можно дальше, а плохим лучше бы вообще не уметь плавать и держаться за остатки судна.

Трудно найти более изящный образец рассуждений об эволюции, хотя уже почти слышишь дружное твяканье: “Нефальсифицируемо! Тавтологично! Сказки Кипплинга³!”

Если же возвратиться к вопросу, могли ли свиньи когда-либо отрастить себе крылья, то Левонтин, безусловно, прав в том, что биологи, занимающиеся изучением адаптаций, не могут позволить себе игнорировать проблему наличия подходящей мутационной изменчивости. Несомненно, многие из нас за компанию с Мэйнардом Смитом (хотя и не будучи столь компетентными в генетике, как он или Левонтин) склонны делать допущение, “что соответствующая наследственная изменчивость, скорее всего, найдется” (Maynard Smith, 1978a). Мэйнард Смит основывается на том, что, “за редкими исключениями, искусственный отбор всегда оказывался эффективным вне зависимости от вида организма и от признака, по

³ Американский эволюционист Стивен Гульд, а вслед за ним и другие авторы, называли «сказками Кипплинга» (“Just So Stories”) нефальсифицируемые эволюционные гипотезы. (Прим. науч. ред.)

которому велась селекция”. Известным затруднительным примером – что полностью признает Мэйнард Смит (Maynard Smith, 1978b), – в котором необходимая для предполагаемого оптимума наследственная изменчивость многим кажется недостаточной, является теория Фишера (Fisher, 1930a) о соотношении полов. У селекционеров крупного рогатого скота не возникло проблем с повышением удоев, увеличением производства говядины, выведением более крупных животных, более мелких животных, с безрогостью, с устойчивостью к различным заболеваниям и с агрессивностью бойцовых быков. Для молочной промышленности было бы, очевидно, чрезвычайно выгодным выведение пород скота, у которых телки рождались бы чаще бычков. Все попытки добиться этого были исключительно неудачными – видимо, из-за того, что не существовало нужной наследственной изменчивости. В каком заблуждении пребывает моя собственная биологическая интуиция, видно из того, что данный факт меня весьма поражает и даже тревожит. Мне бы хотелось считать его исключением, но Левонтин, конечно, прав, говоря, что надо уделять больше внимания вопросу об ограниченности имеющейся генетической изменчивости. В свете сказанного, огромный интерес могла бы представить подборка материалов о податливости и сопротивляемости организмов в ответ на действие искусственного отбора по разнообразным признакам.

Между тем тут можно сказать несколько очевидных вещей. Во-первых, может быть и имеет смысл привлекать нехватку нужной изменчивости для объяснения отсутствия у животных некоторых приспособлений, которые, как нам кажется, пригодились бы, но применить данное рассуждение в обратном направлении будет труднее. Например, мы в самом деле можем полагать, что свиньям было бы лучше обладать крыльями и что они не крылаты только потому, что у их предков не возникло необходимых мутаций. Но если мы видим у животного сложно устроенный орган или сложную и отнимающую время схему поведения, то имеем серьезные основания предполагать, что это было создано естественным отбором. Такие инстинкты, как уже обсуждавшийся танец пчел, “муравление” у птиц, “раскачивание” у палочников и уборка скорлупы у чаек, определенно являются сложными и отнимающими время и энергию. Рабочая гипотеза о том, что они должны иметь ценность для выживания по Дарвину, подавляюще убедительна. В немногочисленных случаях удалось выяснить, в чем эта ценность для выживания заключается (Tinbergen, 1963).

Вторая очевидная вещь состоит в том, что гипотеза “нехватки мутаций” теряет в убедительности, если близкородственный вид или тот же самый вид, но в других условиях, оказывается способен выработать необходимое изменение. Ниже я буду говорить о том, как уже известные способности роющей осы *Ammophila campestris* учитывались при объяснении отсутствия таких же способностей у близкородственного вида *Sphex ichneumoneus*. Данное рассуждение, но в несколько более изысканной форме, применимо и в рамках одного вида. Например, Мэйнард Смит (Maynard Smith, 1977, см. также Daly, 1979) завершил одну из статей ударным вопросом: “Отчего самцы млекопитающих не лактируют?” Нам нет нужды докапываться, почему он считал, что они должны лактировать – он мог быть не прав, его модель могла строиться на неверных предпосылках и, возможно, правильный ответ на его вопрос заключается в том, что самцам млекопитающих это не выгодно. Здесь важно то, что этот вопрос несколько иного рода, нежели “Отчего у свиней нет крыльев?”. Нам известно, что у самцов млекопитающих имеются необходимые для лактации гены, поскольку все гены самок млекопитающих прошли через предков-самцов и могут быть переданы потомкам мужского пола. Действительно, при воздействии гормонами млекопитающие, будучи генетически самцами, могут лактировать, как самки. Все это делает малоубедительным предположение, будто самцы млекопитающих не лактируют просто потому, что им это “не приходило в голову” в мутационном смысле. (Бьюсь об заклад, я мог бы вывести породу самопроизвольно лактирующих самцов, проводя селекцию на повышение чувствительно-

сти к постепенно снижаемым дозам вводимого гормона – это было бы любопытное практическое применение эффекта Болдуина – Уоддингтона.)

И, наконец, третья очевидная вещь. Постулированное изменение, представляющее собой простое количественное расширение уже существующей изменчивости, выглядит правдоподобнее радикального качественного изменения. Вряд ли можно ожидать появления мутантной свиньи с зачатками крыльев, но нет ничего невероятного в появлении мутантной свиньи с хвостом, более закрученным, чем у ныне существующих свиней. Эту мысль я подробнее развил в другом месте (Dawkins, 1980).

Как бы то ни было, нам нужен более тонкий подход к вопросу, как различия в уровне мутабельности влияют на эволюцию. Не слишком правильно требовать однозначного ответа, существует или нет наследственная изменчивость, подходящая для того, чтобы дать реакцию на данное давление отбора. Левонтин (Lewontin, 1979) верно замечает: “Не только качественные возможности адаптивной эволюции ограничиваются наличием соответствующих мутаций, но и относительная скорость эволюции различных признаков пропорциональна уровню генетических изменений каждого из них”. Мне кажется, что это в сочетании с обсуждавшимися в предыдущем разделе представлениями об исторически обусловленных ограничениях открывает серьезный путь для размышлений. Данную мысль можно проиллюстрировать воображаемым примером.

Крылья у птиц сделаны из перьев, а у рукокрылых – из кожных перепонки. Почему их крылья устроены по-разному, какой способ “лучше”? Закоренелый адапционист ответил бы, что птицам больше должны подходить перья, а летучим мышам – кожные перепонки. Крайний антиадапционист сказал бы, что в действительности, весьма вероятно, перья были бы лучше перепонки и для тех, и для других, но рукокрылым не улыбнулась удача в виде нужных мутаций. Однако есть и промежуточная точка зрения, и она представляется мне убедительнее любой из крайних. Давайте согласимся с адапционистом в том, что, имея достаточно времени, предки рукокрылых, наверное, смогли бы произвести последовательность мутаций, необходимую для отращивания перьев. Наиболее важная фраза здесь – “имея достаточно времени”. Мы не проводим разграничение между невозможными и возможными мутациями по принципу “все или ничего”, мы просто констатируем неопровержимый факт, что вероятность одних мутаций численно больше, чем других. В таком случае среди предковых млекопитающих могли появиться мутанты как с зачатками перьев, так и с зачатками кожных перепонки. Но появления “предперьевых” мутантов (которые были бы должны вначале пройти через стадию чешуек) пришлось бы ждать так долго по сравнению с “перепончатыми” мутантами, что крылья из кожных перепонки уже давным-давно появились и положили начало эволюции, сделавшей их достаточно эффективными.

Основная идея здесь сродни уже высказывавшейся мысли о приспособительных ландшафтах. Там мы столкнулись с тем, как отбор не позволяет филогенетическим линиям вырваться из тисков локальных оптимумов. А здесь мы имеем дело с группой организмов, находящейся на эволюционном распутье: одна дорога ведет, скажем так, к “перьевым” крыльям, а другая – к “перепончатым”. Конструкция с перьями является в настоящий момент, возможно, не только глобальным оптимумом, но и локальным. Другими словами, группа организмов находится у подножия склона, ведущего к увенчанной перьями вершине на ландшафте Сьюэлла Райта. И если бы только необходимые мутации оказались в наличии, филогенетической линии не составило бы труда по этому склону взобраться. В конце концов, согласно выдуманной нами притче, такие мутации произошли бы, однако – и это важный момент – они опоздали. Мутации, способствовавшие появлению кожных перепонки, появились раньше, и организмы уже слишком высоко вскарабкались по склонам “перепончатого” приспособительного холма, чтобы поворачивать обратно. Подобно тому как река течет вниз по пути наименьшего сопротивления, проделывая таким образом извилистый

маршрут, далекий от кратчайшего пути к морю, так и направление филогенетических линий будет проходить в соответствии с действием отбора на основе изменчивости, имеющейся в наличии в каждый конкретный момент. Эволюция, начавшись в заданном направлении, тем самым отменяет имевшиеся ранее возможности, запечатывая доступ к глобальному оптимуму. Моя мысль такова, что для того, чтобы стать серьезным ограничением совершенства, нехватке подходящих мутаций не обязательно быть абсолютной. Ей достаточно быть количественной помехой, чтобы иметь масштабные последствия качественного характера. То есть я принципиально согласен с Гульдом и Коллоуэем, когда они, цитируя побуждающую к размышлениям статью Вермиджа (Vermeij, 1973) о математических исследованиях морфологической лабильности, пишут, что “одни типы строения можно повернуть, направить и изменить различным образом, а другие нельзя” (Gould & Calloway, 1980). Но я бы предпочел смягчить это “нельзя”, поставив здесь вместо непреодолимого барьера количественное ограничение.

Мак-Клири (McCleery, 1978) в своем приятно исчерпывающем введении в учение школы Мак-Фарленда об этологической оптимальности упоминает концепцию Г. А. Саймона об “удовлетворительности” как альтернативе оптимальности. В то время как оптимизирующие системы занимаются максимизацией некоего параметра, системы, стремящиеся к удовлетворительности, нацелены на то, чтобы просто сделать его достаточным. Под “достаточным” в данном случае подразумевается достаточный для выживания. Мак-Клири довольствуется жалобой по поводу того, что для подтверждения подобных теорий “достаточности” было сделано немного экспериментальных работ. Я же думаю, что теория эволюции дает нам право на несколько большее несогласие *a priori*. Отбор оставляет живые существа не просто за их способность оставаться в живых – живые существа выживают в соревновании с другими живыми существами. Затруднение концепции “удовлетворительности” состоит в том, что она совершенно упускает из виду элемент конкуренции, фундаментальный для всего живого. Говоря словами Гора Видала: “Недостаточно победить. Другие должны проиграть”.

“Оптимизация”, с другой стороны, тоже неудачное слово, поскольку оно предполагает достижение того, что инженер определил бы как конструкцию, наилучшую во всех отношениях. Оно словно бы не замечает пределов совершенства, являющихся предметом данной главы. Во многих случаях слово “мелиоризация” выражает золотую середину между оптимизацией и стремлением к удовлетворительности. Там, где *optimus* означает “лучший”, *melior* означает “лучше”. Все, к чему мы пришли, рассуждая об исторически обусловленных ограничениях, о райтовских приспособительных ландшафтах, о реках, текущих по линии сиюминутного наименьшего сопротивления, – все это связано с тем фактом, что естественный отбор выбирает из всех имеющихся в доступности вариантов тот, который лучше. Природа не способна к предвидению, чтобы выстроить последовательность мутаций, которые, хотя и повлекут за собой временные невыгоды, направят организмы на путь к достижению максимально возможного превосходства. Она не может удержаться и не благоприятствовать мутациям, дающим небольшие преимущества в настоящий момент, с тем чтобы получить значительные преимущества от более удачных мутаций, которые, возможно, произойдут позже. Подобно реке, естественный отбор слепо совершает “мелиоризацию” своего маршрута, двигаясь по пути имеющегося в наличии в настоящий момент наименьшего сопротивления. Животное, получающееся в итоге, не обладает наисовершеннейшим строением, какое только можно вообразить, но и не является способным лишь сводить концы с концами. Оно является результатом исторической последовательности изменений, каждое из которых представляло собой, в лучшем случае, тот вариант из имевшихся в то время под рукой, который был *лучше*.

Ограничения в расходах и материалах

“Если бы не было никаких ограничений в возможностях, то наилучший фенотип обладал бы бессмертием, неуязвимостью для хищников, откладывал бы яйца в бесконечных количествах и т. д.” (Maynard Smith, 1978b). “Если предоставить инженеру полную свободу действий, то он мог бы сконструировать “идеальное” крыло для птицы, но ему было бы необходимо знать, в каких рамках он должен работать. Обязан ли он ограничиваться перьями и костями, или может разрабатывать скелет из титанового сплава? Сколько ему позволено потратить на эти крылья, и какая доля имеющегося финансирования отводится, скажем, на производство яйцеклеток?” (Dawkins & Brockmann, 1980). На практике с инженером обычно оговариваются минимальные требования к работе, например: “Мост должен выдерживать нагрузку в десять тонн... Крыло самолета не должно сломаться при давлении в три раза большем, чем ожидается в случае наихудших условий турбулентности – а теперь идите и сделайте это как можно дешевле”. Наилучшей конструкцией будет та, которая отвечает оговоренному критерию (“удовлетворяет”) с наименьшими затратами. Любая же конструкция, которая работает “лучше” установленного критерия, будет с большой вероятностью отвергнута, поскольку добиться соответствия критерию, по-видимому, можно и дешевле.

В каждом конкретном случае критерии такого рода устанавливаются произвольно. Нет ничего сверхъестественного в том, что запас прочности втрое превышает наихудшие ожидаемые условия. В военной авиации возможны конструкции с меньшим уровнем безопасности, чем в гражданской. Указания по оптимизации конструкций равносильны, в сущности, денежному выражению безопасности для жизни, скоростных качеств, комфортабельности, загрязнения атмосферы и т. д. Затраты на каждый из этих пунктов – предмет для размышлений и часто для разногласий.

При конструировании животных и растений в ходе эволюции нет места ни размышлениям, ни разногласиям – разве только между людьми, наблюдающими за представлением. Однако естественный отбор обеспечивает нечто равнозначное подобным размышлениям: риск быть съеденным должен сопоставляться с риском остаться голодным и с выгодами совокупления еще с одной самкой. Ресурсы, потраченные птицей на рост грудных мышц для усиления крыльев – это ресурсы, которые могли быть потрачены на формирование яиц. Увеличение головного мозга даст более точную настройку поведения в соответствии с окружающей средой, с прошлым и настоящим, но только за счет увеличения головы, что означает дополнительный вес в передней части тела, что в свою очередь делает необходимым для аэродинамической устойчивости более крупный хвост, что в свою очередь... Крылатые тли менее плодовиты по сравнению с бескрылыми особями того же вида (J. S. Kennedy, личное сообщение). Любое эволюционное приспособление требует затрат, которые можно измерять в упущенных возможностях сделать что-то другое, и это так же бесспорно, как и жемчужина старой экономической мудрости: “Бесплатных обедов не бывает”.

Несомненно, математические выкладки по оценке биологических расходов, по выражению стоимости мускулатуры крыла, продолжительности пения, продолжительности охоты у хищников и т. п. в некой общей валюте, такой как, скажем, “эквивалент гонады”, будут очень сложны. Инженер имеет возможность упростить свои расчеты благодаря произвольно установленным минимальным требуемым характеристикам, но биолог лишен подобной роскоши. И мы должны испытывать сочувствие и восхищение по отношению к биологам, не побоявшимся вступить в схватку с этими задачами во всей их сложности (например, Oster & Wilson, 1978; McFarland & Houston, 1981).

С другой стороны, пусть математика будет чудовищной – она нам не нужна для того, чтобы сделать один чрезвычайно важный вывод, а именно, что любой взгляд на биоло-

гическую оптимизацию, не считающийся с существованием расходов и уступок, обречен на провал. Адаптационист, который рассматривает какой-то аспект строения или поведения животного, допустим аэродинамические характеристики крыла, и забывает при этом, что эффективность крыльев непременно куплена ценой издержек, отразившихся на других отраслях экономики организма, заслуживает всей той критики, какую он получит. Надо отметить, что слишком многие из нас, никогда на самом деле не отрицавшие необходимости оценивать затраты, при обсуждении биологических функций не упоминают, а возможно, и не думают об этом. Возможно, в том числе и здесь кроется причина критики в наш адрес. В одном из предыдущих разделов я процитировал высказывание Питтендрая о том, что адаптивная организация – это “мешанина из временных приспособлений”. Мы не должны забывать и о том, что это клубок компромиссов (Tinbergen, 1965).

В принципе, кажется, полезной эвристической методикой было бы делать *допущение*, что организм оптимизирует что-либо, имея набор заданных ограничений, и пытаться разобраться, в чем эти ограничения состоят. Этакая усеченная версия подхода, который Мак-Фарленд и его коллеги называют “обратной оптимальностью” (например, McCleery, 1978). Возьму в качестве иллюстрации работу, с которой в силу обстоятельств я коротко знаком.

Докинз и Брокман (Dawkins & Brockmann, 1980) обнаружили у изучавшихся Брокман роющих ос (*Sphex ichneumoneus*) образ действий, который может быть расценен просто-душным экономистом как невыгодный. Особи данного вида, казалось, совершают “ошибку Конкорда” и оценивают ресурс по тому, сколько на него потрачено, а не по выгоде, которую можно извлечь из него в дальнейшем. Изложу коротко факты. Одиночные самки западают в норках ужаленных и парализованных зеленых кузнечиков, предназначая их в пищу своим личинкам (см. главу 7). В случае если две самки выясняют, что запасали добычу в одной норке, дело обычно кончается дракой за нее. Каждая драка продолжается до тех пор, пока одна из ос, которую теперь можно называть проигравшей, не удалится с места происшествия, оставив в распоряжении победительницы норку и всех кузнечиков, добытых обеими осаами. Мы измеряли “действительную стоимость” норки количеством содержащихся в ней кузнечиков. “Предшествовавшие инвестиции” каждой осы в данную норку выражались числом кузнечиков, которых она сама туда положила. Наблюдения говорили в пользу того, что каждая оса тратила на драку время, пропорциональное скорее ее собственному вкладу, нежели “фактической ценности” норки.

Такое поведение очень понятно с точки зрения человеческой психологии. Мы тоже имеем обыкновение упорно бороться за ту собственность, которую приобрели с большим трудом. Само название этой ошибки берет начало из того факта, что в то время, когда здравые экономические рассуждения говорили за прекращение разработок авиалайнера “Конкорд”, один из аргументов в пользу завершения наполовину законченного проекта был обращен в прошлое: “Мы уже столько на него потратили, что теперь не можем давать задний ход”. Распространенный довод для продолжения войн дал этой ошибке и другое название, а именно, ошибка “Наши мальчики не могли погибнуть напрасно”.

Когда мы с доктором Брокман впервые осознали, что роющие осы ведут себя подобным образом, я, надо признаться, пришел в легкое замешательство – возможно, из-за собственного предыдущего вклада (Dawkins & Carlisle, 1976; Dawkins, 1976a) в усилия убедить своих коллег в том, что “ошибка Конкорда” в действительности всего лишь ошибка! Но затем мы начали более серьезно задумываться об ограничениях в расходах. Может быть, то, что кажется нам неприспособительным, лучше рассматривать как оптимум *при некоторых заданных ограничениях*? Затем этот вопрос стал выглядеть так: “Существует ли ограничение, при котором “конкордовское” поведение ос – это лучшее, чего они могут достигнуть?”

На деле этот вопрос был еще сложнее, поскольку было необходимо заменить концепцию простой оптимальности концепцией Мэйнарда Смита (Maynard Smith, 1974) об эволю-

ционно стабильных стратегиях (ЭСС – см. главу 7), но принципиальная ценность эвристического подхода с позиций обратной оптимальности должна была оставаться неизменной. Если мы сможем показать, что поведение животного – это то, что произвела бы оптимизирующая система, работающая при ограничении X , то, возможно, такой подход поможет нам что-то узнать и об ограничениях, при которых животные в реальности функционируют.

В настоящем примере, по всей вероятности, имело место ограничение в сенсорных способностях. Если осы почему-либо неспособны сосчитать кузнечиков в норке, но могут при этом оценить свои собственные охотничьи достижения, то получается, что соперницы владеют асимметричной информацией. Каждая “знает”, что в норке содержится, самое меньшее, b кузнечиков, где b – это количество, добытое ей самой. Возможно, она и способна “прикинуть”, что их реальное число в норке больше, чем b , но она не знает, насколько больше. Графен (Grafen, готовится к публикации) показал, что при таких условиях ожидаемая ЭСС будет примерно та же самая, какую Бишоп и Кэннингс (Bishop & Cannings, 1978) изначально рассчитали для так называемой “обобщенной войны на уничтожение”. Математические подробности можно оставить в стороне; для настоящих целей важно то, что поведение, предсказываемое общей моделью войны на уничтожение, очень напоминает “конкордовское” поведение, проявляемое осами на самом деле.

Если бы мы занимались проверкой общего предположения, что животные занимаются оптимизацией, то такого рода объяснение *post hoc* выглядело бы сомнительным. Модифицируя *post hoc* элементы гипотезы, приходится подыскивать вариант, соответствующий фактам. Тут будет очень уместен ответ Мэйнарда Смита (Maynard Smith, 1978b) на подобную критику: “...тестируя модель, мы проверяем не общее положение о том, что в природе происходит оптимизация, а частные гипотезы, касающиеся ограничений, наследственности и критериев оптимизации”. Мы в данном случае исходим из общей посылки, что природа оптимизирует в рамках ограничений, и тестируем отдельные модели, выясняя, какие ограничения могли бы тут быть.

Конкретное предположенное ограничение – неспособность сенсорной системы ос оценивать содержимое норки – согласуется с независимыми фактами о той же самой осиной популяции (Brockmann, Grafen & Dawkins, 1979; Brockmann & Dawkins, 1979). Нет причин считать это ограничение непреодолимым на все времена. Наверное, осы могли бы выработать способность оценивать содержимое гнезда, но только заплатив за нее. Давно известно, что роющие осы близкородственного вида *Ammophila campestris* ежедневно оценивают содержимое каждого из своих гнезд (Baerends, 1941). Если *Sphex* запасает провизию в одной норке за раз, откладывает яйцо и, засыпав норку землей, предоставляет личинке питаться самостоятельно, то *Ammophila campestris* постоянно пополняет запасы параллельно в нескольких норках. Самка одновременно заботится о двух или трех растущих личинках – каждая в отдельной норке. Ее личинки разных возрастов, и их потребности в пище также различны. Каждое утро самка оценивает оставшееся содержимое каждой норки во время специального “утреннего обхода”. Экспериментально изменяя содержимое норок, Бэрэндс показал, что самка целый день производит снабжение каждой норки в соответствии с тем, что там было во время ее утренней инспекции. Содержимое норки в остальное время суток не влияет на поведение осы, даже если она сама заполняла эту норку весь день. Таким образом, создается впечатление, что своей способностью к оцениванию она пользуется бережливо, отключая ее после утренней инспекции на весь остаток дня, почти как если бы это был дорогостоящий энергоемкий прибор. Пусть эта аналогия и причудлива, но из нее ясно следует предположение, что способность к оцениванию, что бы она собой ни представляла, может вызывать превышение текущих расходов, даже если они заключаются всего лишь в потраченном времени (Дж. П.Бэрэндс, личное сообщение).

По-видимому, оса *Sphex ichneumoneus*, заботящаяся в каждый момент времени только об одной норке, меньше нуждается в способности оценивать норки по сравнению с *Ammophila campestris*. Не пытаясь посчитать добычу в норке, она оберегает себя не только от текущих расходов, которые *Ammophila* распределяет с такой аккуратностью; также она экономит и на начальных издержках по производству необходимого нервного и сенсорного аппарата. Возможно, способность оценивать содержимое норки и дала бы небольшие преимущества, но только в тех сравнительно редких случаях, когда приходится драться за норку с другой осой. Легко предположить, что расходы перевешивают выгоды и что, следовательно, отбор никогда не благоприятствовал эволюции механизма оценивания. Мне это предположение кажется более интересным и конструктивным, нежели альтернативная гипотеза о том, что никогда не возникало необходимой мутационной изменчивости. Конечно, мы должны признать, что последняя гипотеза может быть верна, но я бы предпочел оставить ее на крайний случай.

Несовершенства на одном уровне как результат отбора на другом

Одной из главных тем, обсуждаемых в этой книге, является уровень, на котором действует естественный отбор. В том случае, если отбор действует на уровне группы, мы можем ожидать приспособлений совсем иного рода, нежели в том случае, если он действует на уровне индивидуума. Отсюда следует, что групповой селекционист вполне может принять за несовершенства те признаки, которые индивидуальный селекционист будет рассматривать как адаптации. В этом основная причина, почему мне представляется несправедливым, когда Гульд и Левонтин (Gould & Lewontin, 1979) приравнивают современный адаптационизм к наивному перфекционизму, который Холдейн называл по имени вольтеровского доктора Панглосса. Адаптационист может считать (с оговорками, касающимися различных ограничений совершенства), что все черты организма “являются наиболее адаптивными, оптимальными способами решения проблем” или что “поистине невозможно выполнять свою работу лучше, чем это делает организм в свойственной ему среде”. Однако тот же самый адаптационист может быть крайне обеспокоен тем, какой именно смысл он вкладывает в слова типа “оптимальный” или “лучше”. Существует немало разновидностей приспособительных – и действительно “панглоссовских” – толкований (например, большинство толкований, даваемых групповыми селекционистами), которые современный адаптационист решительно отвергнет.

Для “панглоссовцев” демонстрация того, что что-то “приносит пользу” (кому или чему, часто не уточняется) является достаточным объяснением его существования. А неодарвинистские адаптационисты настаивают на точном знании природы селективного процесса, приведшего к развитию предполагаемого приспособления. В частности, требуют четкого разговора об уровне, на котором естественный отбор предположительно действовал. “Панглоссовец” смотрит на соотношение полов один к одному и видит, что это хорошо: разве это не сводит к минимуму потери ресурсов популяции? А неодарвинистский адаптационист тщательно прослеживает судьбу родительских генов, смещающих соотношение полов в потомстве, и вычисляет эволюционно стабильное состояние популяции (Fisher, 1930a). “Панглоссовца” приводит в замешательство соотношение полов 1: 1 у полигинных видов, когда меньшинство самцов держит гаремы, а остальные сидят в холостяцких стадах, потребляя почти половину пищевых ресурсов популяции, никоим образом не идущих на ее воспроизведение. А неодарвинистский адаптационист не видит здесь затруднения. Система может быть страшно неэкономичной с точки зрения популяции, но с точки зрения генов, влияющих на рассматриваемый признак, никакой мутант не был бы более успешен. С моей точки зрения неодарвинистский адаптационизм – это не всепоглощающая вера в то, что все, что ни делается, то к лучшему. Он не удостоивает вниманием большинство приспособительных объяснений, на которые “панглоссовцы” так скоры.

Несколько лет назад один мой коллега получил резюме от предполагаемого аспиранта, желавшего изучать адаптации. Этот аспирант был воспитан как религиозный фундаменталист и не верил в эволюцию. Он верил в адаптации, но считал, что они разработаны Богом, разработаны для пользы... ах, но тут-то и загвоздка! Можно было бы подумать, что это не имеет значения, что именно – Бог или естественный отбор – создало адаптации по мнению этого аспиранта. Адаптации “полезны” – в силу ли естественного отбора или же благого промысла – и почему бы аспиранту-фундаменталисту не внести свой вклад в раскрытие подробностей того, какими путями они приносят пользу? Моя позиция такова, что подобные рассуждения ошибочны, потому что то, что полезно для одного элемента иерархии живого, вредно для другого, а креационизм не дает нам оснований предполагать, что благополучие

какого-то из них предпочтительнее. Аспирант-фундаменталист должен будет остановиться между делом, чтобы поудивляться Богу, который так беспокоится о хищниках и обеспечивает их великолепными приспособлениями для ловли добычи, в то время как другая Его рука одаривает добычу великолепными приспособлениями, чтобы оставить хищников ни с чем. Возможно, Он любит смотреть спортивные соревнования. Но вернемся к основной мысли. Если адаптации созданы Богом, то Он должен был сделать их полезными либо для индивидуального животного (для его выживания или для его совокупной приспособленности, что не одно и то же), либо для вида, либо для какого-то другого вида – например, для человечества (обычная точка зрения религиозных фундаменталистов), либо для “равновесия природы”, либо же еще для какой-нибудь непостижимой цели, известной Ему одному. Эти варианты зачастую плохо друг с другом совместимы. То, для чьей пользы созданы адаптации, действительно *имеет значение*. Такие факты, как соотношение полов у образующих гаремы млекопитающих, необъяснимы для одних гипотез, а для других – легко объяснимы. Адаптационист, работающий в рамках ясного понимания генетической теории естественного отбора, примет только очень немногие из возможных функциональных гипотез, с которыми “панглоссовец” согласился бы.

Одна из главных идей этой книги заключается в том, что для многих задач лучше рассматривать в качестве уровня, на котором действует отбор, не организм, не группу и не какую-то более крупную единицу, а ген или небольшой генетический фрагмент. Эта непростая тема будет обсуждаться в последующих главах. А на данный момент достаточно будет отметить, что отбор на уровне гена может приводить к очевидным изъянам на уровне организма. В главе 8 я буду разбирать “мейотический драйв” и сходные явления, но классическим примером такого рода являются случаи выигрышного положения гетерозигот. Ген может сохраняться отбором благодаря своему положительному эффекту в гетерозиготном состоянии, даже если в гомозиготе его действие вредно. Вследствие этого предсказуемый процент индивидуальных организмов в популяции будет с дефектами. Основная мысль такова. У организмов, размножающихся половым путем, геном индивидуума представляет собой результат более или менее случайного перемешивания генов в популяции. Гены сохраняются отбором в ущерб конкурирующим аллелям благодаря своему усредненному фенотипическому действию на все индивидуальные организмы, в которые они попадают, во всей популяции и на протяжении многих поколений. Действие, которое будет оказывать данный ген, обычно зависит от других генов, с которыми он разделяет организм; преимущество гетерозигот – лишь частный случай этого положения. Определенная доля неудачных организмов представляется почти неизбежным следствием отбора удачных генов, когда удачность гена определяется его усредненным действием на статистическую выборку организмов, в которых он находится в различных сочетаниях с другими генами.

Точнее, неизбежным это следствие будет казаться до тех пор, пока мы считаем менделевское распределение обязательным и непреодолимым. Уильямс (Williams, 1979), разочарованный отсутствием свидетельств о приспособительной корректировке соотношения полов, проницательно замечает:

Пол – лишь один из многих признаков потомства, родительский контроль над которыми выглядел бы как адаптация. Например, в человеческих популяциях, подверженных серповидноклеточной анемии, гетерозиготной женщине было бы выгодно обеспечивать, что бы ее яйцеклетки, несущие аллель А, оплодотворялись только анесущими сперматозоидами (и наоборот), или даже избавляться от всех гомозиготных зародышей. Однако, выйдя замуж за гетерозиготного мужчину, она всецело полагается на волю менделевской лотереи, несмотря на то что это означает заметно пониженную приспособленность половины ее детей... На по-настоящему фундаментальные эволюционные вопросы можно дать

ответ, только считая каждый ген в конечном итоге конфликтующим со всеми другими генами, даже с теми, которые находятся в других локусах той же клетки. Действительно обоснованная теория естественного отбора должна в конце концов опираться на эгоистичные репликаторы: гены и любые прочие субстанции, способные к неравномерному накоплению различающихся форм.

Аминь!

Ошибки, связанные с непредсказуемостью окружающей среды и “недоброжелательностью”

Как бы хорошо ни было животное приспособлено к условиям среды обитания, эти условия должны рассматриваться как некое статистическое среднее. Поскольку никогда не будет возможным обезопасить себя ото всех мыслимых случайностей, то, следовательно, любое конкретное животное будет зачастую выглядеть совершающим “ошибки” – и эти ошибки легко могут оказаться фатальными. Это не проблема запаздывания во времени, о которой уже упоминалось, а иная мысль. Проблема запаздывания во времени возникает из-за нестационарности статистических характеристик окружающей среды: нынешние условия в среднем отличны от тех, в которых жили предки животных. Проблема, обсуждаемая сейчас, более неотвратима. Условия, в которых живет современное животное, могут быть *в среднем* такими же, как и при его предке, однако мелкие случайные события, ежесекундно встречающиеся на пути и того, и другого, каждый день новые и слишком многообразны для того, чтобы их можно было точно предсказать.

Ошибки такого рода особенно заметны в поведении. Менее динамичные свойства животных, например анатомическое строение, заведомо приспособлены только к долгосрочным среднестатистическим условиям. Особь или крупная, или мелкая, она не может каждую минуту менять размер по мере необходимости. Но поведение – быстрые движения мышц – относится к той части спектра приспособлений животного, которая в особенности требует мгновенной регулировки. Животное, быстро прилаживаясь к непредвиденным обстоятельствам среды обитания, может быть то здесь, то там, то на дереве, то под землей. Число *возможных* непредвиденных ситуаций, если описывать их во всех подробностях, практически бесконечно, как количество возможных шахматных позиций. Подобно тому как играющие в шахматы компьютеры (и люди) научаются систематизировать шахматные позиции, разделяя их на обозримое количество более общих случаев, точно так же самое большее, на что может рассчитывать адапционист, – это то, что животные будут запрограммированы вести себя в соответствии с обозримым количеством обобщенных классов непредвиденных обстоятельств. Реальные непредвиденные обстоятельства будут лишь приблизительно соответствовать этой классификации, а значит, явные ошибки неизбежны.

Животное, которое мы видим на дереве, происходит, возможно, от долгой череды древесных предков. Деревья, на которых эти предки подвергались естественному отбору, в общем, очень похожи на сегодняшние. Общие правила поведения, справедливые тогда, – например, “никогда не становись на слишком тонкую ветку” – работают и сейчас. Но каждое дерево чем-то отличается от другого, и с этим ничего не поделать. Листья расположены чуть-чуть иначе, оценить прочность веток по их диаметру можно только примерно, и так далее. Как бы ни были сильны наши адапционистские убеждения, мы можем рассчитывать лишь на то, что животные – среднестатистические оптимизаторы, а никак не безупречные провидцы.

Пока что мы рассматривали окружающую среду как статистически сложную и потому малопредсказуемую. Мы не учитывали того, что с точки зрения животного она может быть активно недоброжелательной. Конечно, древесные сучья не ломаются нарочно от злости на прыгающих по ним обезьян. Однако “сук” может обернуться замаскированным питомом, и, следовательно, последняя ошибка нашей обезьяны будет не случайной, а, в некотором смысле, специально подстроенной. Часть окружения обезьяны является неживой или, по крайней мере, безразличной к ее существованию; в этом случае все обезьяньи ошибки можно списать на статистическую непредсказуемость. Но к среде обитания относятся и

такие живые существа, которые приспособлены к тому, чтобы наживаться за счет обезьян. Эту составляющую обезьяньего окружения можно назвать недоброжелательной.

Недоброжелательные воздействия среды могут сами по себе быть малопредсказуемыми – подобно безразличным воздействиям и по тем же причинам, – но они вносят дополнительный риск, дополнительную возможность того, что жертва будет совершать “ошибки”. Ошибку, которую совершает зарянка, выкармливая кукушонка, по-видимому, можно считать грубым неприспособительным просчетом. Это не единичный непредвиденный случай, какие возникают по причине статистической непредсказуемости индифферентной составляющей среды. Это регулярно повторяющийся промах, от которого страдают многие поколения зарянок, и даже по несколько раз одни и те же особи. Подобные примеры неизменно заставляют нас удивляться тому, что в эволюционном масштабе времени организмы поддаются на манипуляции, направленные против их первостепенных интересов. Почему отбор просто-напросто не устранил восприимчивость зарянок к кукушечьему обману? Это одна из многих проблем, которые, как я думаю, когда-нибудь составят основу нового раздела биологии, изучающего манипуляции, гонку вооружений и расширенный фенотип. Манипуляции и гонка вооружений – предмет следующей главы, которую в некоторой степени можно считать развитием темы заключительного раздела главы настоящей.

Глава 4

Манипуляции и гонка вооружений

Одна из целей данной книги заключается в том, чтобы подвергнуть сомнению “центральную теорему”, согласно которой имеет смысл ожидать от индивидуальных организмов такого поведения, которое будет максимально увеличивать их совокупную приспособленность или, другими словами, максимизировать выживание копий тех генов, что в них находятся. В конце предыдущей главы намечается один из способов опровержения центральной теоремы. Возможно, порой организмы совершают последовательные действия, более выгодные другим организмам, нежели им самим. Иначе говоря, подвергаются манипуляциям.

Тот факт, что одни животные нередко бывают принуждаемы другими к выполнению действий, направленных против собственных важнейших интересов, разумеется, хорошо известен. Это, очевидно, случается всякий раз, когда удильщик заглатывает добычу или когда кукушонок получает пищу от своей приемной матери. В данной главе я воспользуюсь обоими этими примерами, но подчеркну при этом два момента, на которых не всегда делается акцент. Во-первых, обычно подразумевается, что даже если манипулятору и сходят с рук его проделки, то лишь вопрос эволюционного времени в том, чтобы эксплуатируемая группа достойно ответила контрадаптацией. Другими словами, мы склонны предполагать, что манипуляции срабатывают только по причине того ограничения совершенства, которое связано с запаздыванием во времени. В настоящей главе я покажу, что, напротив, при определенных условиях манипуляторы могут поддерживать свой успех в течение неограниченного эволюционного времени. Я обсужу это явление далее, обозначив его расхожим словосочетанием “гонка вооружений”.

Во-вторых, вплоть до последнего десятилетия большинство из нас не уделяли должного внимания возможности манипуляций внутри вида – в особенности внутрисемейной эксплуатации. Я списываю этот пробел на интуитивные остатки группового селекционизма, которые часто таятся в глубинах сознания биологов даже после внешнего изгнания группового отбора из рассуждений. Думаю, в нашем способе мыслить о социальных взаимоотношениях произошла маленькая революция. “Благородные” (Lloyd, 1979) идеи о чуть ли не великодушном взаимовыгодном сотрудничестве сменились на предположения о жесткой, беспощадной, беспринципной взаимной эксплуатации (напр., Hamilton, 1964a, b, 1970, 1971a; Williams, 1966; Trivers, 1972, 1974; Ghiselin, 1974a; Alexander, 1974). В массовом сознании эта революция получила название “социобиология”, хотя здесь и присутствует элемент иронии, поскольку, как я уже ранее отмечал, выдающаяся книга Уилсона (Wilson, 1975), озаглавленная этим же словом, является во многих отношениях предреволюционной: не новая концепция, но последнее и величайшее обобщение старого доброго времени (напр., глава 5 его книги).

Перемену взглядов можно проиллюстрировать цитатой из недавней работы – занимательного обзора Ллойда (Lloyd, 1979) о грязных сексуальных уловках у насекомых:

Отбор самцов по признаку неразборчивости, а самок – стыдливости ведет в итоге к соперничеству между полами. Среди самцов могут отбираться те, кому удастся обойти стремление самки устроить честный конкурс, после чего самки будут отбираться по способности удерживать за собой право выбора, не давая сбить себя с толку и навязать себе решение. Если самцы подчиняют и соблазняют самок с помощью самых настоящих возбуждающих препаратов (доказательства чему Ллойд приводит в своей работе. – Р. Д.), то можно ожидать, что рано или поздно в эволюционном масштабе самки выкрутятся.

А сперма, оказавшись в самке, сразу же становится объектом для манипуляций. Самка может хранить ее, перемещать (из одного компартмента в другой), использовать, съесть или подвергать деградации – в зависимости от своих дальнейших наблюдений за самцами. Самки могут принять сперму от самца и хранить ее в качестве гарантии того, что у них есть супруг, а затем стать привередливыми... Манипулирование спермой внутри самки вполне возможно (напр., определение пола у перепончатокрылых). Морфология женской репродуктивной системы зачастую включает в себя мешочки, клапаны и трубы, возникшие, может быть, в этом контексте. В сущности, и некоторые известные примеры конкуренции между сперматозоидами на самом деле могут являться примерами манипуляций ими... Признав, что самки в той или иной степени нарушают интересы самцов, распоряжаясь эякулятом по собственному усмотрению, вряд ли мы сочтем невероятной эволюцию у самцов всевозможных открывалок, ножничек, рычажков и шприцев для проникновения в места, “предназначавшиеся” самками для спермы, которая будет использована в первую очередь, – в общем, получается настоящий швейцарский армейский нож с кучей приспособлений!

Такой несентиментальный, называющий вещи своими именами язык давался биологам с трудом еще несколько лет назад, но я рад отметить, что сегодня он преобладает в учебниках (напр., Alcock, 1979).

К подобным грязным уловкам нередко относится непосредственное воздействие: мускулы одного индивидуума сокращаются с целью досадить телу другого. Однако данная глава посвящена манипуляциям не столь прямым и более коварным. Один индивидуум побуждает эффекторы другого действовать против собственных кровных интересов в интересах манипулятора. Одним из первых, кто отметил важность такого рода манипуляций, был Александер (Alexander, 1974). Он развил свою концепцию преобладающего влияния матки на эволюцию поведения рабочих особей у общественных насекомых и создал всеобъемлющую теорию “родительского манипулирования” (см. также Ghiselin, 1974a). Он предположил, что родители обладают такой властью над потомством, что вполне могут заставить потомство работать в интересах генетической приспособленности родителей, даже если это противоречит его собственной приспособленности. Уэст-Эберхард (West-Eberhard, 1975), развивая мысль Александера, удостоивает родительское манипулирование чести называться одним из трех генеральных направлений, по которым может эволюционировать индивидуальный “альтруизм” (два других – родственный отбор и реципрокный альтруизм). Ридли и я приходим к тем же выводам, но не ограничиваемся *родительским* манипулированием (Ridley & Dawkins, 1981).

Наши доводы состоят в следующем. Биологи называют альтруистическим такое поведение, которое благоприятствует другим особям за счет самого альтруиста. В связи с этим возникает вопрос, как определять выгоды и затраты. Если оценивать их с точки зрения выживания индивидуумов, то акты альтруизма будут, вероятно, очень распространенным явлением, и к ним надо будет отнести также заботу о потомстве. Если определять их в показателях репродуктивного успеха особи, тогда забота о потомстве уже не будет считаться альтруизмом, но, исходя из теории неодарвинизма, можно будет ожидать альтруистических актов по отношению к другим родственникам. Если же оценивать выгоды и затраты в терминах индивидуальной совокупной приспособленности, то ни забота о потомстве, ни забота о других генетических родственниках не будет считаться альтруизмом, – более того, если воспринимать теорию буквально, то альтруизма вообще не должно существовать. Все три точки зрения могут быть правомерны, хотя лично я, говоря об альтруизме вообще, предпочел бы первое определение – то, которое позволяет рассматривать заботу о потомстве как разновидность альтруизма. Но здесь я хочу сказать, что какое бы определение мы ни

взяли, оно подойдет и к тем случаям, когда тот, кто пользуется благодеяниями, заставляет “альтруиста” пойти на жертвы – манипулирует им. Например, по определению (любому из трех) кормление кукушонка его приемным родителем – не что иное, как проявление альтруизма. Возможно, нам необходимо принципиально новое определение, но это уже другая проблема. Кребс и я доводим эту аргументацию до логического завершения и полагаем, что при любой коммуникации между животными отправитель сигнала манипулирует получателем (Dawkins & Krebs, 1978).

Несомненно, во взгляде на жизнь, который излагается в этой книге, манипуляции являются важнейшей составляющей, и есть легкая ирония в том, что я был одним из тех, кто критиковал предложенную Александером концепцию родительского манипулирования (Dawkins, 1976a, p.145–148; Blick, 1977; Parker & Macnair, 1978; Krebs & Davies, 1978; Stamps & Metcalf, 1980), за что, в свою очередь, сам был подвергнут критике (Sherman, 1978; Harpending, 1979; Daly, 1980). Вопреки своим защитникам Александер (Alexander, 1980, p.38–39) признал, что его критики правы.

Безусловно, нужно внести некоторую ясность. Ни я, ни кто-либо из упомянутых здесь более поздних критиков не сомневались в том, что отбор будет благоприятствовать родителям, умеющим манипулировать своим потомством, больше, чем не умеющим. Не сомневались мы также и в том, что во многих случаях родители могут “выигрывать гонку вооружений” в борьбе с потомством. Возражали мы исключительно против логики, согласно которой родители заведомо обладают преимуществом перед детьми просто потому, что все дети стремятся стать родителями. Это не более верно, чем то, что дети заведомо обладают преимуществом просто потому, что все родители когда-то были детьми. Александер предположил, что эгоистические наклонности в детях – стремление действовать против интересов родителей – не смогут распространиться, поскольку, когда детеныш вырастет, унаследованная эгоистичность его собственных детенышей будет направлена против *него* и снизит его репродуктивный успех. Это вытекало из убежденности Александера в том, что “вся система взаимоотношений родитель – детеныш возникла потому, что была выгодна одному из участников – родителю. Никакой организм не смог бы выработать у себя родительское поведение или усилить заботу о потомстве, если бы благодаря этому не выигрывало его самовоспроизводство” (Alexander, 1974, p.340). Таким образом, Александер рассуждал строго в рамках парадигмы эгоистичного организма. Он придерживался центральной теоремы, что животные действуют в интересах своей совокупной приспособленности, и расценивал это как препятствие для действий детеныша против родительских интересов. Но мне бы хотелось взять на вооружение у Александера его признание огромного значения самого явления манипуляции, что, на мой взгляд, *дискредитирует* центральную теорему.

Я считаю, что одни животные обладают мощной властью над другими и что нередко действия животного целесообразнее всего истолковывать как совершающиеся в интересах совокупной приспособленности *другой* особи, а не в своих собственных. Далее в этой книге мы сможем обходиться вообще без концепции совокупной приспособленности, а наука о манипулировании найдет свое место под крылом теории расширенного фенотипа. Но до конца настоящей главы вполне приемлемо обсуждать манипуляции на уровне индивидуального организма.

Здесь неизбежны пересечения со статьей, написанной мною в соавторстве с Кребсом, в которой сигналы животных рассматриваются как форма манипуляции (Dawkins & Krebs, 1978). Прежде чем продолжать, я считаю своим долгом сообщить, что статья эта подверглась суровой критике со стороны Хинда (Hinde, 1981). На некоторые из его замечаний, не касающиеся тех фрагментов статьи, которые я собираюсь использовать здесь, ответил Кэрил (Caryl, 1982), также подвергавшийся критике Хинда. Хинд призвал нас к ответу за пристрастность, поскольку мы процитировали утверждения, носившие характер

откровенного группового селекционизма, из Тинбергена (Tinbergen, 1964) и других авторов, названных нами, за неимением лучшего титула, классическими этологами. Мне симпатичен такой исторический подход в критике. Отрывок о “пользе для вида”, взятый нами у Тинбергена, был подлинным, но, я согласен, не характерным для его образа мыслей в тот период (см., например, Tinbergen, 1965). Возможно, эта, более ранняя, цитата из Тинбергена покажется не столь предвзятой: “...Подобно тому как функционирование гормонов и нервной системы подразумевает не только передачу сигналов, но и специфическую способность органа-мишени реагировать на них, точно так же и общение включает в себя специфическую способность восприятия определенных сигналов, а не только специфическую тенденцию инициатора общения посылать их. Система обмена сигналами объединяет организмы в комплексы надындивидуального порядка, которые становятся предметом для естественного отбора на более высоком уровне” (Tinbergen, 1954). Пусть в начале 1960-х неприкрытый групповой селекционизм и был встречен в штыки Тинбергеном и большинством его учеников, но я все же думаю, что почти каждый из нас рассуждал о сигнализации у животных, исходя из смутных представлений о “взаимной выгоде”: если сигналы существуют и не совсем “для пользы вида” (как это было в нетипичной цитате из Тинбергена), то, значит, “для взаимной выгоды отправителя и получателя сигнала”. Эволюция ритуализованных сигналов считалась обоюдной: усиление сигнала с одной стороны сопровождается повышением восприимчивости к нему с другой.

Теперь мы могли бы заметить, что в случае повышения восприимчивости сигналу нет необходимости усиливаться – напротив, вероятнее всего, он будет уменьшаться в связи с тем, что яркие или громкие сигналы влекут дополнительные затраты. Это можно назвать принципом сэра Адриана Боулта. Однажды на репетиции сэр Адриан обратился к альтам с просьбой играть громче. “Но, сэр Адриан, – запротестовал ведущий альтист, – вы ведь все меньше и меньше махали своей палочкой!” “Наша цель, – парировал маэстро, – в том, чтобы я махал все меньше, а вы бы играли все громче”. В тех случаях, когда сигналы животных действительно взаимовыгодны, они будут падать до уровня заговорщицкого шепотка – возможно, часто случалось так, что в итоге сигнал оказывался просто незаметным для нас. С другой стороны, если сила сигнала из поколения в поколение возрастает, то это заставляет нас предположить, что со стороны получателя идет снижение восприимчивости (Williams, 1966).

Как уже было сказано, животное совсем не обязательно будет пассивно смиряться с тем, что им манипулируют, и можно ожидать развертывания эволюционной “гонки вооружений”. Гонка вооружений была предметом второй нашей совместной работы (Dawkins & Krebs, 1979). Разумеется, мы не были первыми, кто пришел к излагаемым далее в этой главе выводам, но тем не менее здесь будет уместно привести отрывки из двух наших совместных работ. С позволения доктора Кребса я сделаю это, не прерывая хода мысли повторяющимися библиографическими ссылками и кавычками.

Животному часто нужно манипулировать объектами окружающего мира. Голубь приносит веточки в свое гнездо. Каракатица поднимает песок со дна, чтобы обнаружить добычу. Бобр валит деревья и с помощью плотины манипулирует целым ландшафтом на мили вокруг своей хатки. Если манипулируемый объект неживой или по крайней мере несомоходный, то у животного нет иного пути, кроме как передвигать его, используя грубую силу. Навозный жук может перемещать шарик навоза, только самостоятельно его толкая. Но иногда животному может быть выгодно перемещать “объект”, который сам является живым существом. У этого объекта есть собственные мышцы и конечности, находящиеся под контролем нервной системы и органов чувств. Передвигать такой “объект” с помощью грубой силы по-прежнему возможно, но зачастую достижение цели более тонкими средствами будет экономичнее. Управляющие объектом внутренние “инстанции” – органы чувств, нервная система,

мускулатура – могут быть захвачены и подчинены. Самец-сверчок не волочит самку по земле к себе в нору. Он сидит и поет, а самка приходит к нему добровольно. С его точки зрения, подобная *коммуникация* энергетически более целесообразна, чем попытки взять самку силой.

Мгновенно возникает вопрос. Почему же самка все это терпит? Раз она сама управляет своими мускулами и конечностями, то будет ли она приходить к самцу, если это не в ее генетических интересах? Разумеется, слово “манипуляция” уместно только в тех случаях, когда жертва против. Разумеется, сверчок просто информирует самку о благоприятном для нее факте, что поблизости находится самец, относящийся к ее виду, полный готовности и желания. Разве, сообщив эту информацию, он не предоставляет ей самой решать, приближаться к нему или нет, в зависимости от ее желания или же от того, как она запрограммирована естественным отбором?

Славно, когда интересы самцов и самок полностью совпадают, но рассмотрим основное допущение последнего абзаца. Что дает нам право заявлять, будто самка “сама управляет своими мускулами и конечностями”? Не является ли это бездоказательным ответом на тот самый вопрос, который мы обсуждаем? Выдвигая гипотезу о манипулировании, мы фактически предполагаем, что самка, возможно, не контролирует свои собственные мышцы и конечности – в отличие от самца. Конечно, можно истолковать этот пример наоборот и сказать, что самка манипулирует самцом. Излагаемая мысль не имеет никакой особой “привязки” к полу. Я мог бы взять в качестве примера растения, не имеющие собственных мускулов и использующие мускулы насекомых в качестве эффекторных органов для переноса пыльцы, работающих на топливе, называемом нектаром (Heinrich, 1979). Основная идея здесь в том, что составные части одного организма могут – в силу того что ими манипулируют – работать в интересах генетической приспособленности другого организма. Данное утверждение нельзя сделать убедительным до тех пор, пока далее в этой книге не будет изложена идея расширенного фенотипа. В настоящей главе мы продолжаем оставаться в рамках концепции эгоистичного организма, хотя и начинаем распирать ее так, что она угрожающе трещит по швам.

Возможно, мой пример со сверчками был выбран неудачно, поскольку, как я уже говорил выше, многие из нас только недавно стали привыкать к мысли, что взаимоотношения полов – это битва. Многим из нас еще нужно осознать тот факт, что “отбор может способствовать противостоянию между полами. Обычно при рассматриваемом типе отношений выигрывают самцы, стремящиеся к спариванию, и самки, уклоняющиеся от него” (Parker, 1979; см. также West-Eberhard, 1979). К этому я еще вернусь, но сейчас давайте воспользуемся более ярким примером манипулирования. Абсолютно беспощадными, как и подобает битве, в природе являются отношения между хищником и жертвой. Хищник может поймать свою жертву с помощью разных приемов: догнать ее, изнурить или неожиданно наброситься. Он может также оставаться на одном месте, чтобы устроить засаду или ловушку. Или он может пойти путем удильщиков и светляков – “роковых женщин” (Lloyd, 1975, 1981), так воздействуя на нервную систему жертвы, что та сама активно приближает свою кончину. Морской черт лежит на дне, полностью закамуфлированный, за исключением выступающего у него из головы длинного удилища, на конце которого имеется “приманка” – гибкий участок ткани, выглядящий аппетитно, как, скажем, червяк. Мелких рыбок, которыми питается удильщик, привлекает приманка, напоминающая им их собственных жертв. Он “заманивает” их поближе к своей пасти, затем резко раскрывает челюсти и засасывает жертву с потоком воды. Вместо того чтобы активно преследовать добычу с использованием массивных мышц туловища и хвоста, морской черт бережливо пользуется маленькими мускулами, управляющими удилищем, воздействуя на нервную систему жертвы через ее глаза. В конечном итоге для сокращения расстояния между собой и добычей удильщик использует мышцы

самой добычи. Кребс и я позволили себе определить “коммуникацию” животных как средство, благодаря которому одно животное может пользоваться мускульной силой другого. А это приблизительно то же, что и манипуляция.

Возникает все тот же вопрос. Почему жертва манипуляции это терпит? Почему рыбка в буквальном смысле спешит навстречу собственной гибели? Потому что она “думает”, что действительно нашла себе поесть. Или, если выражаться более строго, естественный отбор, действовавший на ее предков, благоприятствовал склонности приближаться к мелким извивающимся объектам, так как мелкий извивающийся объект – это, как правило, червяк. Но поскольку это может быть и не червяк, а приманка удильщика, то у рыбок вполне возможен некоторый отбор на осторожность или на оттачивание способности отличать одно от другого. Учитывая, что приманка хорошо имитирует червя, можно предположить, что отбор действовал и на предков морских чертей, совершенствуя ее по мере повышения внимательности у добычи. Некоторые из жертв попадают, и удильщикам вполне хватает пропитания – а значит, некоторые манипуляции, будучи успешными, продолжают из поколения в поколение.

Метафорой “гонка вооружений” удобно пользоваться в тех случаях, когда имеют место постепенные усовершенствования адаптаций у одних животных как эволюционный ответ на прогрессирующие контрадаптации у их врагов. Тут важно понимать, что представляют собой “сореволюционирующие стороны”. Это не особи, а ряды поколений. Конечно же, именно особи нападают и защищаются, особи убивают или не дают себя убить. Но гонка вооружений происходит в эволюционном масштабе времени, а особи не эволюционируют. Эволюционируют филогенетические линии – именно они проявляют постепенные изменения в ответ на давление отбора, вызванное постепенными усовершенствованиями в других филогенетических линиях.

Если в ряду поколений у одних животных вырабатываются приспособления для манипулирования поведением других животных, то у последних в ряду поколений будут возникать контрадаптации. Очевидно, было бы интересно выяснить какие-то общие правила, в соответствии с которыми одна из филогенетических линий должна “победить” или иметь заведомое преимущество. Именно таким преимуществом, по мнению Александра, обладают родители перед потомством. Помимо своего главного теоретического аргумента – признанного, как мы видели, неубедительным – Александр высказал много правдоподобных примеров практического превосходства родителей над детьми: “...Родитель крупнее и сильнее детеныша – а следовательно, находится в более выигрышном положении, чтобы навязать свою волю” (Alexander, 1974). Это верно, но мы не должны забывать ту высказанную в предыдущем абзаце мысль, что гонка вооружений протекает в эволюционном масштабе времени. В каждом отдельном поколении мышцы у родителя сильнее, чем у детеныша, и тот, кому они подчиняются, должен получить преимущество. Но весь вопрос в том, кому подчиняются родительские мышцы? Как выразился Трайверс (Trivers, 1974), “детеныш не может, когда ему вздумается, уложить свою мать на землю и пососать молоко... От потомства можно ждать применения не столько физических, сколько психологических тактик”.

Кребс и я предположили, что сигналы животных можно рассматривать в качестве применения психологических тактик примерно так же, как и рекламу у людей. Реклама существует не затем, чтобы информировать или дезинформировать, а чтобы *убеждать*. Создатель рекламы, используя знание человеческой психологии – надежд, страхов и тайных побуждений целевой аудитории, разрабатывает объявление, эффективно манипулирующее человеческим поведением. Сделанное Пэккардом (Packard, 1957) разоблачение продуманных психологических методик в коммерческой рекламе – захватывающее чтение для этолога. Приведу высказывание менеджера супермаркета: “Покупатель любит видеть много товара. Если на полке всего три или четыре банки одного продукта, их никогда не купят”. Напрашиваю-

щаяся аналогия с совместными брачными демонстрациями у птиц не теряет своей ценности только из-за того, что физиологические механизмы этого явления могут оказаться различными в двух случаях. Скрытые камеры, фиксировавшие частоту моргания у домохозяек в супермаркетах, показали, что в некоторых случаях множество ярко окрашенных упаковок вызывает состояние легкого гипноза.

К. Нельсон как-то на конференции прочел лекцию, озаглавленную «Птичье пение – это музыка? Значит, язык? Тогда что же это?» Возможно, птичье пение скорее сродни гипнотическому убеждению или наркотическому воздействию. У Джона Китса песня соловья вызвала сонливое оцепенение: «...точно я цыкуту пью»⁴. Не может ли ее воздействие на нервную систему другого соловья быть еще более мощным? Если нервные системы через обычные органы чувств могут поддаваться влияниям, напоминающим наркотические, то не должны ли мы несомненно ожидать, что естественный отбор будет благоприятствовать использованию этой возможности, то есть возникновению зрительных, обонятельных и слуховых «наркотиков»?

Нейрофизиолог, когда ему необходимо манипулировать поведением животного со сложно организованной нервной системой, может вводить электроды в восприимчивые участки мозга и стимулировать их электрически или же делать точечные повреждения. Животное обычно не располагает прямым доступом к мозгу другого животного, хотя в главе 12 я и приведу один пример – так называемого мозгового червя. Но глаза и уши – это тоже «входные отверстия» нервной системы, и возможны такие сочетания световых или звуковых сигналов, которые при правильном их использовании окажутся не менее эффективными, чем непосредственная электрическая стимуляция. Грей Уолтер (Grey Walter, 1953) красочно описывает силу действия мигающего света, совпадающего по частоте с человеческой ЭЭГ: в одном из случаев пациент почувствовал «непреодолимое желание задушить находившегося рядом человека».

Если бы нас попросили придумать, как мог бы звучать «слуховой наркотик», – например, для научно-фантастического фильма, – что бы мы предложили? Однообразный ритм африканского барабана? Зловещие трели трубачика *Oecanthus*, о которых было сказано, что если бы можно было услышать лунный свет, то он звучал бы именно так (цит. по: Bennet-Clark, 1971)? А может, пение соловья? Все три варианта производят впечатление достойных кандидатов, и, по моему мнению, все три разрабатывались (в некотором смысле), преследуя одну и ту же цель: манипулирование нервными системами, принципиально не отличающееся от действий нейрофизиолога с его электродами. Разумеется, влияние издаваемых животными звуков на нервную систему человека может быть случайным. Выдвигаемая здесь гипотеза состоит в том, что отбор формировал эти звуки для манипулирования чьей-то нервной системой, не обязательно человеческой. Возможно, хрюканье свиной лягушки *Rana grylio* действует на другую свиную лягушку так же, как соловей на Китса или жаворонок на Шелли. И соловей показался мне более удачным выбором только потому, что его пение может вызывать в нервной системе человека глубокие переживания, в то время как фырканье свиных лягушек людям кажется смешным.

Поговорим о других прославленных вокалистах – канарейках, поскольку физиология их репродуктивного поведения хорошо изучена (Hinde & Steel, 1978). Физиолог, который хочет подготовить самку канарейки к размножению – увеличить в размерах ее функционирующий яичник, включить гнездостроительный инстинкт и другие репродуктивные поведенческие схемы – может пойти разными путями. Например, инъектировать ей гонадотропины или эстрогены. Или удлинить ей световой день при помощи электрического освещения. А также – и это для нас сейчас наиболее интересно – он может проиграть ей магнитофон-

⁴ Джон Китс. Ода соловью. Перевод И. Дьяконова. (Прим. перев.)

ную запись песни самца. Это непременно должна быть песня канарейки – песня волнистого попугайчика не срабатывает, хотя и действует сходным образом на самок волнистого попугайчика.

Теперь предположим, что самец канарейки хочет подготовить самку к размножению, что *он* может сделать? У него нет шприца, чтобы инъектировать гормоны. Он не может включить вокруг нее искусственное освещение. Что же он делает? Конечно, поет! Определенная последовательность производимых им звуков проникает в голову самки через органы слуха, переводится в нервные импульсы и коварно вмешивается в работу гипофиза. Самцу нет надобности синтезировать и вводить гонадотропины: он заставляет гипофиз самки производить их. Он воздействует на гипофиз посредством нервных импульсов. Это не “его” нервные импульсы в том смысле, что все они возникают в нервных клетках самки. Но в другом смысле они его. Это ему принадлежит хитрая последовательность звуков, сконструированная таким образом, чтобы заставлять нервные клетки самки влиять на ее гипофиз. Там, где физиолог закачал бы самке гонадотропины в грудную мышцу или пустил электрический ток в ее мозг, самец канарейки вливает песню ей в уши. А результат один и тот же. Шлейдт (Schleidt, 1973) приводит и другие примеры такого “тонизирующего” действия сигналов на физиологию их получателя.

“Коварно вмешивается в работу гипофиза” – некоторым читателям это покажется перебором. Конечно, тут возникают серьезные вопросы. Напрашивается возражение, что самка может выигрывать от взаимодействия с самцом не меньше, чем он, а в таком случае слова “коварно” или “манипуляция” уже не подходят. Более того, если манипулирование и имеет здесь место, то, возможно, это самка манипулирует самцом. Может быть, самка перед тем, как подготовиться к спариванию, “настаивает” на изнурительном пении, выбирая таким образом наиболее здорового самца. Думаю, что объяснение необычайно высокой частоты спариваний, наблюдаемой у больших кошек (Eaton, 1978), может оказаться из той же оперы. Шаллер (Schaller, 1972) преследовал одного льва-самца 55 часов, в течение которых тот спаривался 157 раз, со средним промежутком между копуляциями, равным 21 минуте. У кошачьих овуляция вызывается копуляцией. И кажется правдоподобным, что непомерная частота спариваний, свойственная львам-самцам, – это конечный результат вышедшей из-под контроля гонки вооружений, в которой самки требовали все больше и больше совокуплений перед тем, как овулировать, а самцы отбирались по признаку постоянно возраставшей сексуальной выносливости. Львиную стойкость можно рассматривать как поведенческий эквивалент павлиньего хвоста. Данная версия гипотезы совместима с предположением Бертрама (Bertram, 1978), что львицы обесценили такую валюту, как спаривание, с целью уменьшить количество беспощадных драк между львами.

Продолжу цитатой из Трайверса, где он обсуждает тактику психологического манипулирования, которая может быть использована детьми против родителей:

В связи с тем, что нередко детеныши лучше родителей знают свои действительные потребности, отбор должен был благоприятствовать тому, чтобы родители были внимательны к сигналам, которыми детеныши оповещают их о своем состоянии... Но раз такая система уже возникла, ничто не мешает детенышам начать пользоваться ею в ином контексте. Они могут кричать не только будучи голодными, но и тогда, когда просто хотят больше еды, чем естественный отбор предписывает родителям давать им... Затем, разумеется, начнется отбор по признаку родительской способности различать эти сигналы, однако со стороны потомства всегда возможна более искусная мимикрия и надувательство (Trivers, 1974).

Мы снова вернулись к основному вопросу, касающемуся гонки вооружений. Можем ли мы вывести какое-нибудь общее правило, на чьей стороне скорее всего будет “победа” в этой гонке?

Во-первых, что *означает* высказывание, будто та или иная сторона “победила”? Должен ли “проигравший” в конечном итоге вымереть? Порой возможно и такое. Ллойд и Дибас (Lloyd & Dybas, 1966) высказали причудливое предположение о периодических цикадах (увлекательно изложено в недавней работе Саймона – Simon, 1979). Периодическими цикадами называют три вида, относящиеся к роду *Magicicada*. У каждого из трех видов имеется две разновидности: 17-летняя и 13-летняя. Каждая особь проводит 17 (или 13) лет, питаясь под землей в виде личинки, чтобы выйти на поверхность ради нескольких недель половозрелой жизни, а затем погибнуть. На любом обособленном участке ареала жизненные циклы синхронизированы, то есть каждые 17 (или 13) лет там происходит нашествие цикад. Биологический смысл этого явления, как предполагают, состоит в том, чтобы возможные хищники или паразиты были малочисленны по сравнению с цикадами в годы их нашествия, а в промежутках между нашествиями голодали бы. Следовательно, особь, чей жизненный цикл был синхронизирован с другими, рисковала меньше, чем та, которая нарушала синхронность и вылезала, скажем, годом раньше. Но пусть даже синхронность и дает преимущества – почему бы цикадам не установить жизненный цикл покороче, чтобы не откладывать на 17 (или 13) лет долгожданное размножение? Ллойд и Дибас предположили, что столь продолжительный жизненный цикл – конечный результат “эволюционного состязания во времени” с неким хищником (или паразитоидом), ныне вымершим. “Жизненный цикл этого гипотетического паразитоида был почти синхронен с таковым у предка периодической цикады и примерно равен ему по времени (но всегда чуть-чуть короче). Как предполагается далее, цикады в конце концов оторвались от своего паразитического преследователя, и несчастное узкоспециализированное создание вымерло” (Simon, 1979). Заходя в своем хитроумии еще дальше, Ллойд и Дибас предполагают, что заключительным этапом гонки вооружений стала выработка жизненного цикла, количество лет в котором равняется простому числу (13 или 17). В противном случае обладающий более коротким жизненным циклом хищник мог бы пересекаться с цикадами во времени каждый второй или каждый третий раз!

На самом же деле “проигравшему” в гонке вооружений совсем не обязательно вымирать, как это предположительно сделал паразитоид цикады. Возможно, вид-”победитель” настолько редок, что представляет относительно небольшую опасность для представителей вида “проигравшего”. Победитель является победителем только в том смысле, что его приспособления, направленные против проигравшего, не встречают эффективного отпора. Для индивидуумов, принадлежащих к победившей филогенетической линии, это хорошо, но это может быть не так уж плохо и для представителей линии проигравшей, которая, несмотря ни на что, выдерживает борьбу на других фронтах – и, возможно, с большим успехом.

Данный “эффект редкого врага” – важный пример асимметрии в давлении отбора, действующего на противников в гонке вооружений. Кребс и я не строили математических моделей, но рассмотрели на качественном уровне одну из возможностей такой асимметрии под афористическим названием – принцип “жизнь/обед”. Название взято из басни Эзопа, к которой привлек наше внимание М. Слаткин: “Заяц бежит быстрее, чем лиса, потому что он бежит ради своей жизни, а она – только ради обеда”. Другими словами, в этой гонке вооружений на одной из противоборствующих сторон проигравшего индивидуума ждет более суровое наказание, чем на другой. Следовательно, мутации, заставляющие лис бегать медленнее зайцев, дольше продержатся в генофонде, чем этого можно ожидать от мутаций, заставляющих зайцев бегать медленно. Лисица может размножиться, не сумев догнать зайца. Но еще не было случая, чтобы какой-нибудь заяц размножился после того, как его догнала лиса. Таким образом, лисы имеют возможность более гибко распределять ресурсы между приспособ-

соблениями для быстрого бега и другими адаптациями. И зайцы, по-видимому, выиграют гонку вооружений там, где речь идет о скорости бега. В данном случае действительно есть асимметрия в силе давления отбора.

Наиболее простые случаи подобной асимметрии возникают, вероятно, по причине, которую я только что назвал эффектом редкого врага, – когда одна из соревнующихся сторон малочисленна и ее влияние на любую отдельно взятую особь вида-противника относительно незаметно. Рассмотрим это, вновь обратившись к примеру удильщика, – пример этот имеет дополнительное достоинство: он показывает, что совершенно не обязательно жертвы (“зайцы”) должны оставлять хищников (“лис”) “позади”. Предположим, что удильщики довольно редки, и как бы ни было неприятно конкретной рыбе быть пойманной удильщиком, риск того, что это произойдет с любой случайно взятой особью, невелик. Каждое приспособление чего-то стоит. Чтобы отличать приманку удильщиков от настоящих червей, маленькой рыбе понадобится обзавестись сложным аппаратом обработки видеоданных. Для его изготовления потребуются ресурсы, которые можно было бы вложить, например, в гонады (см. главу 3). Кроме того, использование этого аппарата потребует времени, которое можно было бы потратить на то, чтобы ухаживать за самками, или защищать территорию, или, в конце концов, охотиться за добычей, считая ее настоящим червем. Наконец, рыбка, чрезмерно осмотрительная при приближении к червеобразным предметам, возможно, и уменьшит свой риск быть съеденной, но также увеличит риск остаться голодной. Ведь она наверняка обойдет стороной многих превосходных червей, потому что они *могли бы* оказаться приманкой морского черта. Очень может статься, что соотношение выгод и затрат будет толкать некоторых животных-жертв на полнейшее безрассудство. Особи, которые *всегда* стремятся съесть мелкие извивающиеся объекты, плюя на последствия, могут в среднем оказаться успешнее тех особей, которые идут на расходы, пытаясь различить настоящих червей и приманки удильщиков. Уильям Джеймс высказал в 1910 г. почти такую же мысль: “Червей не на крючках больше, чем надетых на крючки; вот природа и говорит своим детям-рыбам: в общем и целом, хватайте любого червя, и удачи вам” (цит. по: Staddon, 1981).

Теперь посмотрим на ситуацию с точки зрения морского черта. Ему, чтобы перехитрить своих противников по гонке вооружений, тоже необходимы затраты. Ресурсы, идущие на изготовление приманки, можно было бы вложить в гонады. Время, проведенное без движения в терпеливом ожидании добычи, можно было бы потратить на активные поиски полового партнера.

Но удильщик полностью зависит от того, сможет ли он выжить с помощью своей приманки. Плохо оснащенный для привлечения добычи морской черт умрет от голода. А его жертва, плохо оснащенная для того, чтобы избежать обмана, подвергается только небольшому риску быть съеденной, который она с лихвой компенсирует, экономя на изготовлении и использовании необходимого оснащения.

В приведенном примере удильщик побеждает в гонке вооружений просто потому, что его сторона, в силу своей малочисленности, представляет собой сравнительно небольшую угрозу для противоположной стороны. Это *не значит*, однако, что отбор будет благоприятствовать хищникам, стремящимся быть редкими или же малоопасными для своих жертв! Внутри популяции удильщиков отбор будет благоприятствовать особям, которые наиболее успешны в охоте и вносят наиболее весомый вклад в то, чтобы сделать свой вид менее редким. Но несмотря на все усилия, морские черти могут оставаться малочисленными по каким-то другим причинам и, как побочное следствие этого, быть в гонке вооружений “впереди” своих жертв.

Добавлю, что тут, возможно, будут наблюдаться частотно-зависимые эффекты различного характера (Slatkin & Maynard Smith, 1979). Например, как только численность одних участников гонки вооружений – скажем, удильщиков – начнет уменьшаться, угроза, которую

они будут представлять для особей по другую сторону баррикад, станет неуклонно ослабевать. Следовательно, на другой стороне начнется отбор, способствующий уменьшению затрат на приспособления, связанные с данной конкретной гонкой вооружений. В настоящем примере рыбки будут отбираться на то, чтобы отзывать ресурсы от адаптаций, направленных против удильщиков, и вкладывать их в гонады и т. п. – вплоть до перехода к полному безрассудству, как было сказано выше. Это упростит жизнь удильщикам, вследствие чего те станут многочисленнее и будут представлять более серьезную опасность для своих жертв, среди которых вновь пойдет отбор, способствующий затратам на приспособления против удильщиков. Как всегда в подобного рода рассуждениях, нам совершенно необязательно предполагать наличие колебаний. Вместо них гонка вооружений может прийти к эволюционно стабильной конечной точке – стабильной, разумеется, до тех пор, пока изменение окружающей среды не сделает иными выгоды и затраты, связанные с этой гонкой.

Понятно, что мы не сможем предсказать исход конкретной гонки вооружений до тех пор, пока не узнаем гораздо больше о том, каковы в ней выгоды и затраты. Для наших целей это не имеет значения. Все, что нам нужно, – это удостовериться в том, что в любой конкретной гонке вооружений потери для индивидуумов, принадлежащих к разным соревнующимся сторонам, могут быть неравноценными. Заяц теряет жизнь, лиса всего лишь получает обед. Неумелый удильщик погибает, неумело избегающая удильщиков рыбка всего лишь подвергается крошечному риску погибнуть и может, сэкономив на затратах, добиться большего, чем “умелая” рыбка.

Нам нужно только признать саму возможность существования подобной асимметрии, чтобы ответить на вопрос, возникший, когда мы говорили о манипуляциях. Мы согласились с тем, что если одному организму удастся манипулировать нервной системой и эксплуатировать мускулатуру другого, то отбор будет благоприятствовать такому манипулированию. Но сразу же ход нашей мысли прервало возражение, что точно так же отбор будет благоприятствовать и сопротивляемости манипулированию. Можно ли в таком случае встретить в природе эффективные манипуляции? Принцип жизнь/обед и ему подобные явления – такие, как эффект редкого врага – дают нам ответ на этот вопрос. Если манипулирующий индивидуум в случае проигрыша теряет больше, чем манипулируемый, то, значит, успешное манипулирование должно встречаться в природе. Нам должны встречаться животные, действующие в интересах генов других животных.

Один из наиболее впечатляющих примеров тому – гнездовой паразитизм. Выкармливая потомство, птица-родитель, например тростниковая камышовка, собирает с обширной территории пищу, которая обильным потоком устремляется к ней в гнездо. Любое существо, которое выработает приспособления для того, чтобы влезть в это гнездо и переключить поток на себя, неплохо заработает на жизнь. Именно это удалось кукушкам и прочим гнездовым паразитам. Но ведь тростниковая камышовка отнюдь не безропотный рог изобилия с бесплатной пищей. Это активная, сложно устроенная машина, у которой есть органы чувств, мышцы и мозг. Гнездовой паразит должен не только поместить свое тело в гнездо хозяина. Ему необходимо также проникнуть к тому в защитные механизмы нервной системы, причем роль входных отверстий выполняют хозяйские органы чувств. Пользуясь определенными стимулами, как отмычками, кукушка взламывает аппарат родительской заботы и подчиняет его себе.

Образ жизни гнездового паразита совершенно очевидно выгоден, поэтому сегодня кажется невероятным, что в 1965 г. Гамильтон и Орианс были вынуждены защищать точку зрения, согласно которой этот образ жизни возник благодаря естественному отбору, от теорий о “дегенеративном нарушении” нормального родительского поведения. Гамильтон и Орианс пошли дальше, убедительно и всесторонне рассмотрев возможные эволюционные

истоки гнездового паразитизма, преадаптации, которые предшествовали его эволюции, и адаптации, которые ее сопровождали.

Одна из таких адаптаций – яйцевая мимикрия. Ее совершенство – по крайней мере, у некоторых “рас” кукушки – доказывает, что приемные родители потенциально способны четко распознавать непрошенных гостей. Отчего загадка, почему кукушечьи хозяева так беспомощны в распознавании кукушат, делается еще непостижимее. Гамильтон и Орианс (Hamilton & Orians, 1965) красочно излагают это затруднение: “Приемные родители кажутся карликами по сравнению с молодыми воловьими птицами и европейскими кукушками, когда те вырастают. Вообразите, как нелепо выглядит крохотная садовая славка... (латинское название оставляет неясным, какой именно вид подразумевается. – Р. Д.), сидящая на макушке у кукушонка, чтобы дотянуться до разинутого рта паразита. Почему садовые славки не принимают защитные меры и не бросают таких птенцов раньше – тем более что с точки зрения человека они легко отличимы?” Когда родитель в несколько раз мельче выкармливаемого им птенца, самого рудиментарного зрения должно хватить, чтобы понять: что-то пошло очень сильно не так. И ведь при этом наличие яйцевой мимикрии говорит о том, что хозяева способны замечать тонкие различия, используя острое зрение. Как же нам объяснить этот парадокс? (см. также Zahavi, 1979).

Быть может, загадка не столь уж трудна, если принять во внимание, что способность узнавать кукушек на стадии яиц должна быть предметом для более мощного давления отбора, чем на стадии птенцов, просто потому что яйца появляются раньше. Заметив кукушечье яйцо, можно выиграть весь репродуктивный цикл. Заметив почти оперившегося кукушонка, выигрываешь считанные дни, когда, быть может, уже все равно поздно заново начинать размножение. В случае с *Cuculus canorus* (Lack, 1968) есть и другое сдерживающее обстоятельство: хозяин не может провести непосредственное сравнение с собственным потомством, которое уже выброшено кукушонком из гнезда. Общеизвестно, что отличия тогда заметнее, когда рядом есть образец для сравнения.

Различные авторы призывали на помощь “сверхнормальные стимулы” в той или иной форме. Так, Лэк замечает (стр. 88), что, “несомненно, у кукушонка с его огромным зевом и громким назойливым криком выработались в гипертрофированной форме раздражители, запускающие инстинкт кормления у воробьиных птиц. В пользу того, что это соответствует действительности, говорят многочисленные документированные случаи кормления взрослыми воробьиными птицами оперившихся кукушат, выращенных хозяевами, принадлежащими к другому виду; здесь, как и в случае с губной помадой для привлечения мужчин, мы видим пример успешной эксплуатации посредством “сверхстимула””. Уиклер (Wickler, 1968) говорит о том же самом, цитируя Хейнрота, назвавшего поведение приемных родителей “наркоманским”, а кукушонка “пороком своих приемных родителей”. Само собой, такое рассуждение многих критиков оставит неудовлетворенными, потому что вопрос, который оно сразу же поднимает, не меньше, чем тот, на который оно дает ответ. Почему отбор не уничтожает у хозяев склонность к “наркотической зависимости” от “сверхнормальных стимулов”?

Здесь, разумеется, снова выходит на сцену концепция гонки вооружений. Если человек совершает поступки, откровенно вредные для себя, – например, регулярно принимает яд, – то у нас есть по крайней мере два способа объяснить такое поведение. Возможно, он не осознает, что принимаемое им вещество – яд, столь похоже оно на настоящую пищу. Эта ситуация аналогична той, когда птицу-хозяина одурачивает мимикрия кукушечьих яиц. Или же он не может устоять вследствие прямого разрушительного воздействия яда на его нервную систему. Так, находящийся в героиновой зависимости человек знает, что наркотик убивает его, но не может прекратить колоться, поскольку наркотик подчинил себе его нервную систему. Мы уже говорили о том, что широкий и как будто напояженный рот куку-

шонка рассматривается как сверхнормальный стимул, а зависимость приемных родителей от этого сверхстимула описывается как “наркотическая”. Так, может быть, хозяин способен сопротивляться сверхнормальному манипулятивному воздействию кукушонка не больше, чем наркоман – своей дозе или “обработанный” заключенный – приказам своего надзирателя, хотя оказать такое сопротивление и было бы очень полезно. Возможно, на стадии яиц кукушки в своих адаптациях делают упор на обман путем подражания, а на стадии взрослых птенцов используют главным образом непосредственное манипулирование нервной системой хозяина.

Любую нервную систему можно подчинить, если действовать грамотно. Всякая выработанная в процессе эволюции адаптация нервной системы хозяина, направленная на сопротивление манипуляциям кукушат, открывает простор для кукушечьих контрадаптаций. Отбор, действующий на кукушек, будет выискивать любые возможные прорехи в только что разработанных психологических доспехах хозяина. Как бы искусно ни сопротивлялись птицы-хозяева психологическому манипулированию, кукушки в своем манипуляторском искусстве могут их превзойти. Единственное необходимое допущение состоит в том, что по какой-то причине, как, например, в случае принципа “жизнь/обед” или эффекта редкого врага, кукушки выиграли гонку вооружений. Кукушонок *обязан* успешно манипулировать хозяином гнезда – иначе он наверняка погибнет. Особь, являющаяся его приемным родителем, сопротивляясь манипуляциям, получит некоторые преимущества, но даже если ей не удастся устоять перед данным конкретным кукушонком, то все равно у нее останутся хорошие шансы на репродуктивный успех в последующие годы. Кроме того, кукушки могут быть достаточно редкими, чтобы риск подвергнуться паразитизму с их стороны был невысоким для каждого отдельно взятого потенциального приемного родителя. Для кукушки же, напротив, “риск” быть паразитом составляет 100 процентов, независимо от того, насколько распространенными или редкими видами являются противоборствующие стороны в гонке вооружений. Кукушонок произошел от цепочки предков, абсолютно каждому из которых удалось одурачить хозяина. А хозяин произошел от цепочки предков, многие из которых могли ни разу в жизни не сталкиваться с кукушками или же успешно размножились, несмотря на то что подвергались кукушечьему паразитизму. Концепция гонки вооружений не рассматривает неадаптивное поведение хозяев как необъяснимую ограниченность возможностей их нервной системы, а дает ему функциональное обоснование, дополняя таким образом классическое объяснение, связанное со сверхнормальными стимулами.

Говоря о манипуляторах, я привел кукушек в качестве примера, но в одном отношении этот пример могут счесть неудачным. Ведь кукушка всего лишь направляет на себя нормальное родительское поведение своего хозяина, а не встраивает в его поведенческий репертуар новую от начала до конца схему поведения, которая не присутствовала бы там в каком-либо виде прежде. Некоторым аналогии с наркотиками, гипнозом и электрической стимуляцией мозга покажутся более убедительными, если будет найден пример такой крайней формы манипулирования. И здесь, возможно, подойдет “поза приглашения к принингу”, демонстрируемая другим гнездовым паразитом – буроголовой воловьей птицей *Molothrus ater* (Rothstein, 1980). Аллопрининг, то есть чистка клювом перьев другой особи, довольно обычен для многих видов птиц. Так что не будет ничего удивительного, если воловьим птицам удастся заставить птиц некоторых видов чистить им перья. Как и в предыдущем случае, это можно рассматривать в качестве простого отклонения от нормального внутривидового аллопрининга, когда воловья птица использует обычные призывающие к аллопринингу стимулы, чрезмерно гиперболизируя их. Но что *действительно* удивляет, так это умение воловьих птиц заставить почистить себе перья представителей тех видов, которым не свойственен внутривидовой аллопрининг.

Сравнение с наркотиками особенно уместно для “кукушек” из мира насекомых, которые с помощью химических средств принуждают своих хозяев к действиям, наносящим серьезнейший урон их собственной совокупной приспособленности. У некоторых видов муравьев нет своих рабочих. Их царица вторгается в чужое гнездо, избавляется от царицы хозяев и использует хозяйских рабочих для выращивания своей репродуктивной молодежи. Методы ликвидации царицы-хозяйки могут быть различными. У некоторых видов, например, у красноречиво названных *Bothriomyrmex regicidus* и *B. decapitans* царица-захватчица, оседлав “законную” царицу, гоняет ее взад-вперед, после чего, согласно восхитительному описанию Уилсона (Wilson, 1971), “приступает к действию – единственному, к которому она приспособлена: медленно отгрызает голову своей жертве” (стр. 363).

Monomorium santschii добивается того же результата более тонкими методами. У рабочих особей вида-хозяина имеются органы нападения, оснащенные сильными мускулами, а к мускулам присоединяются нервы. Так зачем утруждать собственные челюсти, если можно вмешаться в работу нервных систем, управляющих многочисленными мускулами рабочих муравьев? Похоже, никто не знает, как захватчице это удастся, но факт остается фактом: рабочие убивают собственную мать и признают узурпаторшу. По-видимому, захватчица действует с помощью секретируемого ею вещества, которое, следовательно, можно назвать феромоном, но, возможно, плодотворнее будет рассматривать его как наркотик чудовищной силы. В соответствии с такой трактовкой Уилсон (Wilson, 1971, p.413) пишет, что симфилические вещества – это “не просто примитивные питательные вещества и даже не аналоги естественных феромонов хозяина. Некоторые авторы говорили о наркотическом действии симфилических веществ”. Также Уилсон использует слово “опьяняющий” и приводит пример, когда рабочие муравьи под влиянием такого вещества были временно дезориентированы и передвигались менее уверенно.

Те, кто никогда не подвергался идеологической обработке или не был наркоманом, с трудом могут понять своих ближних, управляемых при помощи такого рода зависимостей. Подобным же наивным образом мы не понимаем птицу, вынужденную кормить нелепо превосходящего ее по размеру кукушонка, или рабочих муравьев, безрассудно убивающих единственное во всем мире существо, от которого зависит их генетический успех. Но такое субъективное восприятие оказывается обманчивым, даже когда речь идет об относительно топорных достижениях человеческой фармакологии. А уж если за дело взялся естественный отбор, кто будет настолько самонадеян, чтобы строить гипотезы, какие чудеса в искусстве подчинения чужой воли окажутся ему не по силам? Не ждите от животных, что они всегда будут вести себя так, чтобы максимизировать собственную совокупную приспособленность. Поведение тех, кто проиграл гонку вооружений, может быть весьма и весьма эксцентричным. Если они выглядят дезориентированными и теряют твердость походки, то, возможно, это только начало.

Разрешите мне еще раз обратить внимание на то, какого мастерства в порабощении чужой воли достигает царица *Monomorium santschii*. Для стерильной рабочей самки мать является своего рода генетической золотиносной жилой. Убийство собственной матери для рабочего муравья – акт генетического безумия. Почему же рабочие его совершают? Прошу прощения, тут мне нечего предложить, кроме очередных расплывчатых рассуждений о гонке вооружений. Любая нервная система уязвима для фармакологических манипуляций, если фармаколог достаточно искусен. Нетрудно допустить, что естественный отбор, действующий на *M. santschii*, выискивал слабые места в нервной системе рабочих-хозяев и пользовался фармакологическими отмычками. Отбор, действующий на хозяев, должен был вскоре залатать имеющиеся прорехи, после чего отбор, действующий на паразита, немедленно принялся совершенствовать снадобье, и гонка вооружений пошла полным ходом. Если *Monomorium santschii* – достаточно редкий вид, то легко представить, что он мог “победить”

в этой гонке, – пусть даже для каждой отдельно взятой колонии, рабочих которой удалось подстрекнуть к цареубийству, это означает гибель. Несмотря на то что плата за цареубийство, которое происходит в случае появления царицы *M. santschii*, ужасающе высока, суммарный риск подвергнуться паразитизму со стороны *M. santschii* мог быть крайне низким. Любая царица *M. santschii* произошла от цепочки прародительниц, каждой из которых удалось принудить рабочих вида-хозяина к цареубийству. Каждая рабочая особь вида-хозяина произошла от цепочки предков, возле колоний которых иногда можно было встретить одну царицу *M. santschii* на 10 миль вокруг. Расходы на “обзаведение” оснащением против манипуляций случайно забредшей царицы *M. santschii*, могут перевешивать пользу. Размышления такого рода приводят меня к убеждению, что хозяева вполне могли себе позволить проиграть эту гонку вооружений.

Конец ознакомительного фрагмента.

Текст предоставлен ООО «ЛитРес».

Прочитайте эту книгу целиком, [купив полную легальную версию](#) на ЛитРес.

Безопасно оплатить книгу можно банковской картой Visa, MasterCard, Maestro, со счета мобильного телефона, с платежного терминала, в салоне МТС или Связной, через PayPal, WebMoney, Яндекс.Деньги, QIWI Кошелек, бонусными картами или другим удобным Вам способом.