

Глава 8

Современные подходы и методы в изучении эволюции биосоциальности

Огромное и неуклонно растущее число исследований, посвященных интересующей нас теме, можно в первом приближении подразделить на две группы, совершенно неравноценные по объему. В одну из них попадут весьма многочисленные работы, выполненные в модных сегодня на Западе традициях социо-биологии. Исследования второго, этолого-филогенетического направления можно буквально пересчитать по пальцам. Блестящим их образцом может служить монография С. И. Малышева [1966], в которой рассматривается эволюция социального поведения у перепончатокрылых.

В противоположность этой и немногим подобным ей работам характерной особенностью подавляющей массы социобиологических исследований является или полное игнорирование серьезного сравнительного подхода, или подмена аргументированных филогенетических реконструкций построением абсолютно произвольных феноменологических и функциональных рядов. Говоря об эволюции биосоциальности, авторы такого рода исследований зачастую базируются на весьма тщательном изучении одного-двух видов, сопоставляя затем описанный для них тип социодемографической системы с системами заведомо неродственных видов; в лучшем случае для сравнения привлекаются виды, характер и степень родства которых с модельным видом неясны и требуют специального изучения (см. 8.4).

В этих случаях актуальнейшая задача поиска конкретных эволюционных механизмов дивергенции социального поведения ставится явно преждевременно – до того, как восстановлен и достаточно правдоподобно описан ход исторического процесса на данном, интересующем нас этапе процесса эволюции. Думается, что на этом пути трудно получить что-нибудь большее, чем видимость адекватного объяснения интересующих нас событий.

Так или иначе, социобиология является сегодня одним из центров притяжения для зоологов, интересы которых направлены в сторону изучения эволюции биосоциальности. Учитывая это, имеет смысл более подробно познакомиться с исходными методологическими предпосылками социобиологии, а также с возможностями: применения ее концептуального

и методического аппарата при работе с конкретным материалом. Этим вопросам и критике социобиологии будут посвящены первые три раздела главы. В последующих ее разделах мы рассмотрим возможности и перспективы иного, филогенетического подхода, основанного на всестороннем анализе данных таксономии, зоогеографии, сравнительной морфологии и других традиционных зоологических дисциплин.

8.1. Основные понятия социобиологии: индивидуальный отбор, итоговая приспособленность и эволюция альтруизма

Основные принципы и подходы к проблеме эволюции биосоциальности сформулированы в работах В. Гамильтона [Hamilton, 1964] и Е. Вильсона [Wilson, 1975]. Конспективно их взгляды сводятся к следующему.

1. Биосоциальность продукт длительного эволюционного развития жизни. Это явление вторичное, отделенное от так называемого «одионого» способа существования рядом промежуточных стадий, таких, как «субсоциальность», «квазисоциальность» и «семисоциальность» [Wilson, 1975; см. 8.2]. Социальный образ жизни — своего рода системная адаптация и, как всякая адаптация, дает определенные преимущества «социальным» видам по сравнению с «несоциальными».

2. Основным признаком, отличающим истинную социальность («эусоциальность») от предшествующих ей состояний, является так называемое репродуктивное разделение труда. Суть его в том, что степень заботы о потомстве со стороны разных членов социума связана обратной зависимостью с их репродуктивным вкладом в последующие поколения. Максимальное воплощение этого принципа мы находим, в частности, у общественных перепончатокрылых (пчелы, муравьи), у которых репродуктивные самки только воспроизводят потомство, а рабочие особи только опекают его, отказываясь при этом от размножения.

3. Такой отказ рассматривается как «жертвование» своими интересами в пользу других (размножающихся) членов социума, иными словами, как проявление «альтруизма». Доведя эту мысль до логического конца, приходится приравнять эволюцию социальности к прогрессивному развитию альтруистического поведения.

4. Чтобы понять, почему поведение рабочих пчел, неразмножающихся «помощников»

в коммунальных ячейках у ряда видов птиц (см. 8.2), и другие подобные случаи трактуются в качестве актов самопожертвования, приходится обратиться к господствующей в социобиологических исследованиях концепции «индивидуального отбора». Поскольку социальность рассматривается с чисто утилитаристских позиций «выгодности» и бесспорной целесообразности, основополагающим становится вопрос, «благоприятствует» ли социальность особи, популяции или виду (о неправомерности подобной установки см. 8.1.1). Ответ дается однозначный: в результате становления социальности «выигрывает» особь, которая повышает свою приспособленность (fitness) за счет пребывания в составе социальной ячейки. Этот результат достигается через так называемый индивидуальный отбор, который оценивает «качество» особи по числу оставленных ею потомков. Поскольку особь склонна действовать «эгоистически», эгоистическое поведение будет становиться свойством популяции автоматически (за счет распространения «эгоистических генов», носителями которых являются преуспевающие в плане репродуктивного успеха особи [Hamilton, 1971; Dawkins 1976]¹. Контрпроцесс накопления «генов альтруизма» представляет собой более сложную задачу, которая решается через самопожертвование части особей своими главными эгоистическими интересами — оставить максимальное число потомков.

5. В этих условиях все прочие члены группы становятся отношению к данной особи средством повышения ее приспособленности. Если особь ведет себя альтруистически, ее «гены альтруизма» будут распространяться в популяции за счет действия родственного отбора, который рассматривается как механизм повышения итоговой приспособленности альтруиста (см. 8.1.1, 8.2). Когда индивид, не принося собственного потомства, вносит существенный вклад в воспитание и опеку своих близких родственников, он способен передать копии присущих ему «генов альтруизма» косвенным путем — через потомство своих близких родичей. Понятно, что

¹ Иллюстрацией может служить поведение львов-самцов, которые, вторгаясь в новый прайд, нередко уничтожают детенышей тамошних самок. По мнению Б. Бертрама [Bertram, 1976], это яркий пример эгоистического поведения. Поступая таким образом, самец «...увеличивает свой репродуктивный потенциал за счет других самцов — отцов убитых детенышей. Такое поведение неблагоприятно для вида, но гены, ответственные за него, могут прогрессивно накапливаться, поскольку они позволяют своим носителям оставить больше потомков». В цитируемой статье не обсуждается, правомерно ли рассматривать подобный инфантицид в качестве генетически детерминированного признака.

оптимальные условия для этого создаются в преемственных семейных ячейках (типа «коммун» кустарниковой сойки *Aphelocoma c. coerulescens* — см. 2.3., подтип IV. 3А; 8.2).

«Жертвуя собственными интересами» сегодня, индивид может таким образом получить «выигрыш в будущем», в форме итоговой (результатирующей, совокупной) приспособленности (inclusive fitness). Таким образом, распространение «копий своих генов», которое есть главная задача особи в соревновании с себе подобными, осуществится не обычным, «эгоистическим», а обходным — «альтруистическим» путем.

6. Из понятия «итоговой приспособленности» вытекают представления о «реципрокном альтруизме» и «родительском вкладе» [Trivers, 1971, 1972, 1974], об эволюционной роли «непотизма» и механизмов «манипулирования родительским вкладом» [Alexander, 1974]. Под реципрокным альтруизмом понимается ситуация, при которой «вклад» (акт альтруистического поведения), отданный особью неродственным индивидам, впоследствии может быть возвращен в той или иной форме самому донору (или его потомству) от самого реципиента или от его прямых потомков и дальних родственников. Понятие «непотизм» подразумевает повышение итоговой приспособленности в условиях родственного отбора. Гипотеза «манипулирования родительским вкладом» фиксирует внимание на тех случаях, когда родители снижают итоговую приспособленность части своего потомства ради повышения собственной итоговой приспособленности или же итоговой приспособленности других своих потомков. В системе взглядов Р. Триверса о «родительском вкладе» важное место отводится так называемому «конфликту родителей и потомства» [см. Мейнард Смит, 1981, с. 212].

7. Во всех этих построениях единицей отбора оказывается не группа особей², не индивид с его интегрированным фенотипом и даже не генотип в целом, а некие абстрактно понимаемые «гены», произвольно вырванные из целостного генома. Так, Б. Бертрам [Bertram, 1976], ссылаясь на работы В. Гамильтона, пишет: «Фактически это

² Некоторые идеологи социобиологии отрицают даже гипотетическую возможность группового, междемоного и межпопуляционного отбора. Между тем их основополагающая концепция «итоговой приспособленности особи» базируется на анализе процессов, которые охватывают множество особей, относящихся к разным поколениям (см. 8.1.1).

была модификация того предположительного способа, каким действует естественный отбор: путем селекции генов, а не индивидов, несущих эти гены».

8. Отсюда вытекает и еще одна распространенная точка зрения, суть которой в том, что социодемографическая система складывается в эволюции не путем изменения сложнейших коррелятивных отношений между ее составляющими, а как мозаика отдельных признаков (traits), каждый из которых унифункционален и находится под контролем собственного, независимого гена. Явления системных корреляций и роль ненаследственных фенотипических модификаций часто вообще не рассматриваются (подробнее об этом см. [Gould, Lewontin, 1979; Левонгин, 1981]).

9. Расчленение социальной системы на некие дискретные элементы или признаки, однозначно детерминированные генетически, производится таким способом, чтобы можно было в дальнейшем рассматривать полезность каждого из них для отдельной особи [Clutton-Brock, Harvey, 1976, p. 225]. Эволюционная судьба этих признаков определяется в основном их взаимной конкурентоспособностью, описываемой в экономических понятиях «платы» и «выигрыша», которые трактуются достаточно произвольно. Согласно этой точке зрения, развитие в эволюции данного поведенческого признака обеспечено в том случае, если обладающие им особи теряют меньше, а выигрывают больше (в плане дальнейшего репродуктивного успеха), чем при каком-либо альтернативном типе их поведения (см. 8.1.3).

Анализируя эту систему взглядов, следует прежде всего отметить ее редуccionистский характер, стремление ко все большему атомизму, элементаризму, который характерен для механистической картины мира, берущей начало от Демокрита и получившей максимальное выражение в концепциях ньютоновской физики. Эта модель реальности находится в явной конфронтации с «организмической» моделью, идущей от Гегеля и послужившей отправной точкой в развитии классического дарвинизма. Ч. Дарвин [1939, с. 624] видел суть исторических преобразований живого в «...последовательных слабых изменениях, из которых каждое до известной степени полезно изменяющейся форме, но часто обуславливается корреляцией с другими частями организации». Идея об

относительном характере наблюдаемой в природе целесообразности и о сложности коррелятивных связей между составляющими любой биологической системы является одной из самых принципиальных основ дарвиновского видения мира.

Сводя идею индивидуальной приспособленности к одной лишь дифференцируемой размножаемости, В. Гамильтон и его последователи фактически отказываются от самой содержательной стороны теории естественного отбора. Многоплановая сущность процесса борьбы за существование сведена здесь к чисто антропоморфной категории «эгоистического поведения», которое, однажды появившись, будет неизбежно прогрессировать в популяции, не подвластное действию каких-либо внешних по отношению к популяции селективных сил. Иными словами, дарвиновская приспособленность как некое соответствие реального фенотипа реальной среде уже не рассматривается [см. Грант, 1980, с. 74-77]. Вместо него – вероятностная перетасовка абстрактных генетических детерминантов, изолированных не только друг от друга, но, по существу, и от фенотипа, если, разумеется, не воспринимать фенотип как простую механическую сумму «признаков», каждым из которых руководит «свой собственный» ген. Но для идеологов рассматриваемого направления фенотип представляется именно таким образом в соответствии с архаическими принципами «генетики мешка с бобами», основанными на постулате «один ген — один признак» [Майр, 1974, с. 182, 205]. Именно это дает им возможность редуцировать интегральный процесс эволюции социального поведения к неким мутациям мифических «генов альтруизма» и «генов эгоизма» [Alexander, 1974] и к их последующей механической перетасовке³.

Обещая противопоставить «анализ точных путей распространения гена» «беглым и праздным замечаниям» о полезности того или иного типа поведения для популяции и вида, В. Гамильтон [Hamilton, 1972] уповает на всемогущество математического аппарата в деле решения вековых загадок биологии. Однако здесь легко забыть о том, что лишь глубокое понимание сущности анализируемого объекта способно удержать математику в рамках

³ Из построений В. Гамильтона следует, что в комплекс альтруистического поведения входит, помимо всего прочего, еще и способность «альтруиста» опознавать своих родственников [Hamilton, 1972, р. 206, 207]. Столь сложный и многоплановый поведенческий фенотип в принципе не может детерминироваться некой простой генетической структурой, передаваемой от поколения к поколению без рекомбинаций, в виде интегрированной группы сцепления (см. [Manning, 1976, р. 332, 333 и др.]).

биологической реальности [см. Коли, 1979, с. 13].

Формальные модели, столь популярные в сегодняшних исследованиях по биосоциальности, несут на себе печать двух фатальных пороков. Это, во-первых, чрезмерный априоризм, в основе которого лежит биологическая неадекватность, нереальность главных исходных допущений, во-вторых, тенденциозность в отборе эмпирических данных, призванных подтвердить справедливость, биологическую «работоспособность» и прогностическую ценность модели. Характеризуя общее состояние этой системы взглядов, один из ведущих социобиологов – Дж. Браун [Brown, 1978, p. 145] отмечает «...отсутствие точности в проведении полевых исследований, нехватку ясных и широких подходов, путаницу в терминах и понятиях и засилье антропоморфизма — этого камня преткновения современной социобиологии».

Здесь следует заметить, что сам факт существования социобиологии объективно полезен, поскольку выдвигаемые ею гипотезы стимулировали огромное количество детальных, богатых эмпирическим материалом полевых исследований. Однако теоретические предпосылки этого направления уводят изучение эволюции биосоциальности в дебри абиологической схоластики. Именно поэтому кажется необходимым и своевременным провести по возможности глубокий критический анализ социобиологических гипотез и объяснительных принципов.

8.1.1. Индивидуальный, родственный и групповой отбор

Противопоставление индивидуального и группового отбора естественно вытекает из противопоставления интересов особи «интересам популяции» [Alexander, 1974; Clutton-Brock, 1976; Wittenberger, 1979; и мн. др.]. Под индивидуальным отбором социобиологи понимают дифференциальное сохранение в популяции генотипов, обладающих различной приспособленностью (fitness). «Приспособленность индивида определяется ... как темп распространения в популяции генов данного индивида в сравнении с темпами распространения генов прочих индивидов» [Vehrencamp, 1979]. Отрицая групповой отбор, социобиологи охотно принимают идею родственного отбора, который, по мнению некоторых авторов, призван сравнивать не индивидов, а семьи, которые, по существу, представляют

собой группировки особей [см. Vehrencamp, 1979].

Итак, нескончаемые споры о реальности группового отбора и о его соотношениях с индивидуальным и родственным отбором проистекают из противопоставления друг другу особей, семей и прочих субпопуляционных ячеек как единиц отбора на социальность. Вполне понятно, что это противопоставление некорректно, поскольку и те, и другие, и третьи существуют и преобразуются одновременно, в рамках единой многоуровневой системы. Неудивительно поэтому, что различия между концепциями индивидуального, родственного и группового отбора с течением времени становятся все более расплывчатыми, а сами эти концепции – все менее операциональными [см. Sade, 1980]. В результате Е. Вильсон [Wilson, 1975] вообще не видит принципиальных различий между родственным и групповым отбором. Д. Вильсон [Wilson, 1975] предложил модель группового отбора, которую Дж. М. Смит [Smith, 1976] рассматривает как модель родственного отбора и которая, по мнению С. Веренкампа [Vehrencamp, 1979], неотличима от модели индивидуального отбора Е. Чернова и Дж. Кребса [Charnov, Krebs, 1975; см. также Brown, 1978, p. 143].

По этому поводу С. Веренкамп [1979] пишет следующее: «Видимо, истинная единица отбора не всегда очевидна. Вместо того чтобы выделять индивидуальный, родственный и групповой отборы, исходя из демографической структуры, я предлагаю различать их на основе различного их влияния на индивидуальную приспособленность... Все три селективных процесса могут потенциально способствовать распространению генов данного индивида. Расширяя представления об итоговой приспособленности, развитые Гамильтоном [1964], здесь можно выделить три компонента: 1) компонент, обязанный собственным потомкам данного индивида, или персональный компонент (П); 2) компонент, обязанный его родственникам, живущим одновременно с ним,— родственный компонент (Р); 3) вклад, обусловленный потомками индивида, принадлежащими к будущим поколениям (внуки, правнуки и пр.), – будущий компонент (Б). Итоговая приспособленность особи есть, таким образом, функция скомбинированных переменных П, Р и Б». Искусственность этих построений, призванных лечь в основу современной социобиологической теории (см. 8.1.3), представляется достаточно очевидной.

8.1.2. Итоговая приспособленность и «эволюция альтруизма»

Выдвигая концепцию итоговой приспособленности, В. Гамильтон [Hamilton, 1972] утверждал, что он стоит на позициях дарвинизма, сохраняя в силе «...основную концепцию генетической теории отбора, основанной на индивидуальном успехе особи». Однако при ближайшем рассмотрении оказывается, что отбору в дарвинистском понимании здесь не оставлено никакого места.

Дело в том, что эффект итоговой приспособленности данной особи сказывается спустя долгое время после того, как сама особь уже перестала существовать. Индивидуальная приспособленность особей (в плане соответствия их фенотипов требованиям среды) «сравнивается» в борьбе за существование. Вполне понятно, что сравнение итоговых приспособленностей не может происходить по этому принципу. В лучшем случае здесь имеют место долговременные статистические процессы автоматического повышения концентрации тех или иных генов (в частности, генов альтруизма, если их существование вообще реально,— см. 8.2). Апелляция к отбору (в первоначальном, дарвиновском понимании этого явления) в изложенной системе взглядов не более чем дань устоявшейся традиции.

В одной из своих последних работ В. Гамильтон [1972], излагая в аллегорической форме суть своих построений, пишет следующее: «Представим себе, что ген стоит перед проблемой увеличения числа своих копий и отдает себе отчет в том, что есть возможность следующих выборов: 1) вызвать у своего носителя А поведение, полезное только для него самого и ведущее к увеличению репродукции А, или же 2) «бескорыстное» поведение, некоторым образом приносящее выгоду родичу Б». Если рассматривать данную альтернативу в рамках представлений об индивидуальном отборе, то на первый взгляд более выгодной представляется первая тактика. Однако, уже имея в руках выкладки В. Гамильтона о дальнейшем ходе событий, мы можем допустить иную возможность: в случае «бескорыстного поведения» ответственный за него ген в череде последующих поколений имеет все шансы размножиться в гораздо большем числе копий, чем если бы он накапливался только через прямых потомков своего носителя, в

соответствии с первой тактикой. Отсюда следует, что сегодня мы можем оценить «преимущества» того или иного гена и руководимой им тактики лишь через будущие события, ход и результат которых считается возможным предсказывать математически. При этом создается иллюзия, что именно этот гипотетический результат объясняет сегодняшние события, именуемые индивидуальным отбором.

Надо сказать, что некоторые приверженцы концепции итоговой приспособленности не прошли мимо этой ее странной особенности — возможности оценивать настоящее через будущие события. Например, Б. Бертрам [Bertram, 1976 p. 29] указывает, что плата и выигрыш (см. 8.1.3), с которыми связан тот или иной способ поведения особи, «...определяются в терминах будущего репродуктивного успеха данной особи; таким образом, они (плата и выигрыш.— *Е. П.*) оказываются практически неизмеряемыми в настоящем».

При том фатальном автоматизме процессов перераспределения абстрактных генетических детерминантов, который мы обнаруживаем в построениях В. Гамильтона, фактически снимается с повестки дня важный вопрос о судьбе «альтруистических мутантов», впервые появляющихся в популяции. Не вполне понятно, как им удастся сохранить и размножить присущий им «ген альтруизма», если они примутся выращивать потомство окружающих их «эгоистических особей».

Расплывчатость основополагающих понятий концепции генетической приспособленности и невозможность использовать их в практической работе подробно проанализированы Д. Сейдом [Sade, 1980]. Он считает, что эта концепция основана на однолокусной генетической модели, в принципе неприменимой в исследованиях социального поведения высших позвоночных. Неадекватность подобных подходов усугубляется полным игнорированием основного вопроса – о степени генетической детерминированности социального поведения.

8.1.3. «Плата» и «выигрыш» в селекции поведенческих признаков

Привлечение в эволюционную биологию идеи сопоставления платы (или цены) и выигрыша (*cost-benefit analysis*) берет свое начало от так называемого «принципа

оптимальности», приложимость которого к биологическим системам всесторонне проанализирована Р. Розеном [1969]. Этот автор считает, что каждая биологическая система в ходе своего функционирования постоянно оказывается (фигурально выражаясь) перед проблемой «выбора» из нескольких возможных решений, причем оптимальным будет такое решение, которое требует для своего выполнения минимальных затрат. Последние выступают как внутренняя (например, метаболическая) цена и как «штраф» со стороны внешней среды: чем оптимальнее решение, тем меньше цена и (или) штраф. Р. Розен проводит аналогию с функционированием технических устройств и в меньшей степени — с программированием в экономике. В этой системе взглядов упор сделан на оценку возможных затрат (платы, цены) для выполнения одной и той же задачи, так что выигрыш есть просто разность в стоимостях различных решений данной задачи. При таком подходе оценка выигрыша не является самоцелью, ибо основная задача исследователя состоит здесь в поисках удобного способа, при помощи которого можно адекватно оценить энергетические затраты системы (или плату).

В последующих работах на ту же тему понятие «выигрыш» стало принимать все более самостоятельное звучание. Так, в работе Д. МакФарланда [McFarland, 1976] сказано, что животное на протяжении всей своей жизни постоянно принимает те или иные решения и что выбор решения ведет к различным последствиям, ибо с каждым действием связана своя плата и свой выигрыш.

В рамках концепции итоговой приспособленности и родственных ей представлений понятия «плата» и «выигрыш» занимают важное место при обсуждении проблемы эволюции различных форм альтруизма (родственного, реципрокного, группового). Здесь плата и выигрыш оцениваются в числе потомков, оставленных альтруистом (т. е. донором во взаимодействии) и его родичами (т. е. реципиентами, которым адресовано альтруистическое поведение донора).

Так, в случае родственного альтруизма изменение итоговой приспособленности донора, ведущего себя альтруистически, складывается из двух величин. Первая — число генов донора, переданных им в последующие генерации через своих собственных детей (так называемый персональный компонент — см. 8.1.1); вторая — число копий тех же генов,

переданных потомками тех родственников донора, по отношению к которым он проявил себя альтруистом (родственный и будущий компоненты). Сказанное выражается формулой

$$\Delta ИП = |N_A - n_A| r_A + \sum_{i=1}^{\infty} (N_R - n_R) r_R,$$

- где $\Delta ИП$ — изменение итоговой приспособленности альтруиста;
 N_A — число своих детей, выращенных альтруистом реально;
 n_A — число своих детей, которых мог бы вырастить альтруист, если бы он вел себя чисто эгоистически;
 N_R — число детей, реально выращенных родственником альтруиста при его поддержке;
 n_R — число собственных детей, которые могли бы быть выращены родственником альтруиста без его поддержки;
 r_A — родство альтруиста к собственным детям (общая доля генов);
 r_R — родство альтруиста к детям своих родственников (общая доля генов).

Средняя степень родства определяется долей общих генов (например, у нормальных диплоидных организмов среднее родство каждого из родителей к своим детям равно $1/2$). В сумме оба слагаемых в вышеприведенной формуле характеризуют изменение генного пула, передаваемого альтруистом последующим поколениям. Поскольку для донора-альтруиста N_A всегда меньше, чем n_A , первое слагаемое неизменно отрицательно, причем его абсолютная величина тем больше, чем альтруистичнее поведение донора. Разность $(N_A - n_A)$ в данной системе понятий называют «платой донора», а разность $(N_R - n_R)$ — «выигрышем реципиента». Для того чтобы альтруизм распространился в популяции, второе слагаемое должно быть больше первого. Только в этом случае $\Delta ИП > 0$. Иными словами, эволюция альтруизма возможна лишь тогда, когда выигрыш реципиента $\times r_R >$ платы донора $\times r_A$.

ИЛИ

$$\frac{\text{выигрыш реципиента}}{\text{плата донора}} > r_A/r_R. \quad (1)^4$$

Пояснить сказанное можно на примере общественных перепончатокрылых с системой гаплодиплоидии. Считают, что плата донора равна здесь выигрышу реципиента: рабочая самка полностью отказывается от размножения ($N_A=0$), а репродуктивная самка-матка — от воспитания собственных детей ($n_R=0$). Среднее родство самки к собственным детям равно $1/2$, а к родным сестрам — $3/4$ ⁵. В результате в моногинной семье количество генокопий, которые неразмножающаяся рабочая самка (альтруист) может передать через собственных детей, равно плате рабочей самки-донора $\times 1/2$ (т. е. числу потенциальных, но нерожденных детей, умноженному на их родство к несостоявшейся матери). Количество своих генокопий, которые та же рабочая самка может сохранить для будущего, ухаживания за родными сестрами, равно выигрышу репродуктивной самки $\times 3/4$ (т. е. числу детей репродуктивной самки, умноженному на их родство к своим воспитателям-альтруистам). Итак, в данном случае соблюдается требуемое неравенство (1):

$$\frac{\text{выигрыш реципиента}}{\text{плата донора}} = 1; \quad r_A/r_R = \frac{1/2}{3/4} = 2/3; \quad 1 > 2/3,$$

что, по мнению В. Гамильтона, указывает на возможность и необходимость развития альтруизма рабочих особей в семьях общественных перепончатокрылых.

Не останавливаясь специально на всей искусственности подобных построений, абиологизм которых отмечен рядом критиков (сводка в работе [Vehrencamp, 1979, p. 357—358]), попытаемся проанализировать уязвимость понятий «плата» и «выигрыш», используемых в этом контексте. Напомним, что речь идет об итоговой приспособленности особи. Сама суть этого понятия в том, что, строго говоря, безразлично, каким способом в популяции будут распространяться гены данной особи — через ее собственных детей и их потомков или же через дальних родственников, несущих копии тех же генов.

⁴ Это неравенство может быть записано как $k < 1/r$, где k — количество единиц приспособленности, которые выигрывает реципиент на каждую единицу, пожертвованную донором, а r — коэффициент родства, равный r_R/r_A [см. Hamilton, 1972, p. 196].

⁵ Все сестры имеют $1/2$ идентичных генов, полученных ими от гаплоидного отца и $1/4$ — от диплоидной матери.

Помогая своим родственникам выращивать потомство, особь работает, так сказать, в свою пользу (между прочим, в этом смысле «альтруизм» выступает в качестве изо щренной формы эгоизма). Но если это так, то все, что ведет к накоплению генов данной особи,— это ее актив, и здесь, по логике вещей, трудно говорить о какой-то плате (в строгом смысле слова) со стороны донора. С этой точки зрения противопоставление платы выигрышу вносит противоречие в концепцию и выглядит совершенно искусственным.

Зачем же понадобилось такое противопоставление? Дело в том, что в рассматриваемой системе взглядов, широко использующей антропоморфные понятия повседневного языка, не проводится четкого различия между терминами «плата» и «жертва». Сначала вводится понятие «жертва», без которого не мыслится вся концепция альтруизма, а затем «жертва» начинает рассматриваться в качестве «платы» (см. 8.2.1).

Создается впечатление, что понятия «платы» в рамках принципа оптимальности и в концепциях альтруизма имеют неодинаковое содержание. В первом случае речь идет о минимизации стоимости некоторой функции. Во втором случае плата — это результат отказа от одной линии поведения в пользу другой, более выгодной в смысле увеличения вклада генов особи в общий генный пул. Альтруист не способен выращивать одновременно и своих детей, и детей своих родственников. Помогая родственникам, он увеличивает скорость распространения своих генов за счет отказа от менее выгодной возможности воспитывать собственных детей. Называть такой отказ «платой» едва ли корректно.

Понятия «плата» и «выигрыш» в этом контексте более родственны экономическим представлениям о максимальной прибыли, нежели технологическому принципу оптимальности. По мнению Дж. Виттенбергера [Wittenberger, 1979, p. 271—272], существует неоспоримая возможность рассматривать эволюцию социального поведения в терминах стратегии принятия решений в экономике человека. «Экономические решения,— пишет он,— осуществляются с целью максимизации денежной прибыли. Эволюционные решения — для максимизации продуцирования доживающих до половой зрелости потомков. Оба типа решений зависят от трех ключевых переменных: платы, требуемой каждым подходящим выбором; пользы (выгоды — benefit), *ожидаемой* от принятия

того или иного выбора; элемента неопределенности (курсив мой.— *Е. П.*)». Предполагается, что поведение особи можно представить себе просто как последовательность выборов, осуществляемых на базе этих трех переменных.

«Часто проще,— продолжает Виттенбергер,— формулировать теорию в терминах процесса принятия решений, нежели в понятиях генетических процессов, хотя результаты, достигнутые (системой) на поведенческом уровне, в общем оказываются теми же самыми» (курсив мой.— *Е. П.*)». Нетрудно видеть в этом подходе главный порок всей концепции итоговой приспособленности: результат процесса приравнивается к цели. Подобное целеполагание естественно и необходимо в экономике, где цель задается изначально и обуславливает ход принятия решений, но абсолютно неправомерно в приложении к эволюционному процессу.

Эта явная дань антропоморфизму начинает сказываться сразу же, как только предлагаемый Виттенбергом принцип берется на вооружение в целях анализа адаптивности социального поведения в настоящем и для объяснений его происхождения в ходе эволюции. В главе 7 мы попытались показать, сколь сложное переплетение множества факторов, связанных друг с другом глубокими причинно-следственными отношениями, обуславливает специфику миграции особей из одной группировки в другую. Игнорируя все это, приверженцы голого принципа «плата-выигрыш» считают возможным свести все объяснения феномена к взаимодействию следующих четырех факторов: польза, получаемая особью от перехода в новую группу; плата, связанная с таким переходом; выигрыш, получаемый особью, остающейся в старой группе; плата за пребывание в старой группе. Отсюда следующее рассуждение: «Эмиграция дает особи (самцу.— *Е. П.*) не только возможность найти новую группу, где есть несколько взрослеющих самцов, над которыми пришелец сможет легко доминировать (что поможет ему значительно повысить свой репродуктивный успех), но и позволит ему получить преимущество у тамошних самок, которые предпочитают спариваться с пришельцами» [Glutton-Brock, Harvey, 1976, p. 222].

По мнению авторов (там же, p. 197), правильный выбор решения особью-эмигрантом обязан своеобразному автоматизму ее поведения, которое генетически обусловлено во всех

мельчайших деталях. Для любого события в жизни особи и для любого ее взаимодействия с себе подобными существует свой генетический детерминант, свойства которого (полезные для данной особи) развились под действием естественного отбора. Так, если обсуждается проблема опознавания индивидом степени его родства с другими особями (иначе альтруизм может быть адресован неродственным индивидам, что снизит итоговую приспособленность альтруиста), то здесь наготове следующее объяснение: «Согласно теории, должен быть отбор на всякий ген, который обеспечивает своему носителю лучшую способность определять степень своего родства с *любым другим животным*» (курсив мой.— *Е. П.*) (там же, р. -294). Авторы идут дальше. Следуя бытующим представлениям о реципрокном альтруизме, в которых важное место занимает особая категория «обмана» [см. Trivers, 1971; Vertram, 1976; Vehrencamp, 1979; и др.], Т. Клаттон-Брок и П. Гарвей так обсуждают эту проблему: «Другие особи (родичи, или неродичи) обычно должны получать выигрыш, дезориентируя потенциального альтруиста таким образом, чтобы он расценивал их как более близких к нему родственников, чем это есть на самом деле. Отбор на эту способность обманывать делает более трудной задачу точного определения степени своего родства к другим особям» (там же, р. 295).

Подобный вульгарный атомизм, сводящий исторические преобразования биологических систем к простой селекции «генов», каждый из которых ответствен за собственный унифункциональный признак,— это своеобразный рецидив механистического детерминизма в биологии. Мы видим здесь полную абсолютизацию жестких причинных связей, их однозначности, отрицание случайных флюктуации в причинно-следственных цепях.

Одним из источников широкого распространения такого рода взглядов является непоколебимая вера в универсальность принципа генетической детерминированности поведения. Логика рассуждений такова: отбор содействует успеху особи; все атрибуты поведения особи отобраны как полезные; отбор может способствовать накоплению только тех свойств, которые детерминированы генетически; следовательно, все те события, которые наблюдаются в сфере социального поведения, имеют генетическую основу. Между тем то немногое, что сделано сегодня в генетике социального поведения, находится в явном противоречии с надеждами приверженцев концепции итоговой

приспособленности. Так, Дж. Фуллер и М. Хан [1975] считают, что в естественных популяциях генетический компонент социального поведения, в общем, не велик. Кроме того, в связи с вышесказанным уместно вспомнить следующие слова Ч. Дарвина, предпосланные «Происхождению видов»: «Естественный отбор не является исключительным фактором изменения видов, что и утверждается на протяжении всей этой книги» (1939, с. 260).

Возвращаясь к категориям «плата» и «выигрыш», еще раз отметим опасность, связанную с некритическим их использованием. Вопреки той важной роли, которую может играть анализ стоимости функций в рамках принципа оптимальности, попытки сопоставления платы и выигрыша обычно мало операциональны (см. 2.3) и часто выливаются в чистую тавтологию. Например, эволюционные истоки явления иерархии можно трактовать следующим образом: «Эволюцию иерархии объяснить нетрудно. Индивид будет выигрывать, получая доступ к пище или к брачному партнеру в ситуациях конкуренции (с другими особями.— *Е. П.*). В тех случаях, когда возможный выигрыш высок, а плата мала, особь будет оспаривать эту возможность в борьбе с другими; если же выигрыш мал, а плата высока, индивид не будет делать этого» [Glutton-Brock, Harvey, 1976, p. 216]. Легко видеть, что в данном случае привлечение понятий «плата» и «выигрыш» может лишь дезориентировать читателя, создавая обманчивую видимость объяснения.

Примеры неадекватности этих построений в попытках применить их к реально наблюдаемым событиям см. ту же книгу, с. 304 - 320.