

---

---

# ЭВОЛЮЦИОННОЕ РЕЛИГИОВЕДЕНИЕ

---

---

А. В. МАРКОВ

## ЭВОЛЮЦИОННЫЕ КОРНИ ЭТИКИ: ОТ БАКТЕРИЙ ДО ЧЕЛОВЕКА

*Вопреки распространенному среди непрофессионалов заблуждению современная эволюционная биология успешно объясняет происхождение нравственности и альтруистического поведения. Кооперация, взаимопомощь и самопожертвование свойственны не только человеку: они встречаются у многих животных и даже микроорганизмов. Как и в человеческом обществе, альтруизм одних особей создает идеальную питательную среду для эгоизма других. В статье рассмотрены результаты экспериментальных и теоретических исследований последних лет, проливающие свет на эволюцию кооперации и альтруизма у бактерий, одноклеточных эукариот и животных, включая человека.*

**Ключевые слова:** эволюционная этика, альтруизм, кооперация, социальный паразитизм, родственный отбор, правило Гамильтона, мораль, парихиализм, реципрокность, репродуктивный успех.

Эволюционная этика – сравнительно молодое направление биологических исследований, двигаясь по которому биология вторгается на «запретную» территорию, где до сих пор безраздельно хозяйничали философы, богословы и гуманитарии. Центральным вопросом эволюционной этики является вопрос о происхождении и эволюции кооперации и альтруистического поведения.

Под «альтруизмом» в биологии понимают поведение, ведущее к повышению приспособленности (репродуктивного успеха) других особей в ущерб своим собственным шансам на успешное размножение. Данное определение по существу мало отличается от определений альтруизма, принятых в этике, с учетом того обстоятельства, что действие естественного отбора в общем случае направлено именно на повышение репродуктивного успеха. Это позволяет метафорически говорить о нем как о главной «цели»,

в достижении которой «заинтересованы» эволюционирующие организмы. Разумеется, речь идет лишь о том, что изменения, *автоматически* претерпеваемые организмами под действием естественного отбора, как правило, ведут к повышению репродуктивного успеха. Иными словами, если бы перед организмами стояла осознанная цель максимизировать свой репродуктивный успех и они могли бы сознательно влиять на собственную эволюцию, то направленность эволюционных изменений как раз и была бы такой, какая наблюдается в действительности. Именно в таком, отчасти метафорическом, смысле в эволюционной биологии употребляются такие понятия, как «цель» и «заинтересованность».

Перед биологами, изучающими происхождение кооперации и альтруизма, стоят два основных вопроса. Очевидно, что почти все жизненные задачи, стоящие перед организмами, легче решать совместными усилиями, чем в одиночку. Кооперация, т. е. совместное решение проблем, обычно подразумевающее некоторую долю альтруизма со стороны кооператоров, могла бы стать для многих организмов идеальным решением большинства проблем. Почему же тогда биосфера так и не превратилась в царство всеобщей дружбы и взаимопомощи?

Второй вопрос противоположен первому. Как вообще могут в ходе эволюции возникнуть кооперация и альтруизм, если движущей силой эволюции является механизм естественного отбора, в своей основе, казалось бы, чисто эгоистический? Примитивное, упрощенное понимание механизмов эволюции может привести к абсолютно неверному выводу о том, что сама идея альтруизма несовместима с эволюцией. Этому способствуют такие, на мой взгляд, не очень удачные метафоры, как «борьба за существование» и особенно «выживание сильнейших». Если всегда выживает сильнейший, о каком альтруизме может идти речь?

Ошибка подобных рассуждений состоит в смешении уровней, на которых мы рассматриваем эволюцию. Ее можно рассматривать на уровне генов, особей, групп, популяций, видов, сообществ. Но все эволюционные изменения фиксируются (запоминаются) только на уровне генов. Поэтому именно с генетического уровня следует начинать рассмотрение. Здесь в основе эволюции лежит конкуренция разных вариантов (аллелей) одного и того же гена за доминирование в генофонде популяции. На этом уровне никакого альтруизма нет и в принципе быть не может. Ген всегда эгоистичен. Если появится «альтруистический» аллель, который в ущерб себе позво-

лит размножаться другому аллелю, такой «альтруист» будет автоматически вытеснен из генофонда и исчезнет.

### **Родственный отбор**

Однако если перевести взгляд с уровня конкурирующих аллелей на уровень конкурирующих особей, картина будет уже другой, потому что интересы гена не всегда совпадают с интересами организма (см. выше о метафорическом смысле, который вкладывают эволюционные биологи в понятие «заинтересованность»). Несовпадение интересов проистекает из несовпадения материальной природы этих объектов. Аллель не является единичным объектом: он присутствует в генофонде в виде множества копий. Организм, напротив, это единичный объект, каждая клетка которого несет в себе, как правило, только одну или две из этих копий. Во многих ситуациях эгоистичному гену выгодно пожертвовать одной-двумя своими копиями для того, чтобы обеспечить преимущество остальным копиям, которые заключены в других организмах.

К этой мысли биологи стали подходить уже в 30-е годы XX века. Важный вклад в понимание эволюции альтруизма внесли Р. Фишер (Fisher 1930), Дж. Холдейн (Haldane 1955) и У. Гамильтон (Hamilton 1964). Теория, которую они построили, называется теорией родственного отбора. Суть ее образно выразил Холдейн в известном афоризме: «Я бы отдал жизнь за двух братьев или восьмерых кузенов». Что он имел при этом в виду, можно понять из следующей формулы (известной как «правило Гамильтона»). Ген альтруизма (точнее, аллель, способствующий альтруистическому поведению) будет поддержан отбором и распространится в популяции, если:

$$rB > C,$$

где  $r$  – степень генетического родства «жертвователя» и «принимающего жертву» (от нее зависит вероятность того, что в геноме последнего есть тот же самый «аллель альтруизма»);  $B$  – репродуктивное преимущество, полученное адресатом альтруистического акта;  $C$  – репродуктивный ущерб, нанесенный «жертвователем» себе. Репродуктивное преимущество или ущерб можно измерять, в частности, числом произведенных (или не произведенных) потомков. С учетом того, что от акта альтруизма может выиграть не одна, а много особей, формулу можно модифицировать следующим образом:  $nrB > C$ , где  $n$  – число принимающих жертву.

Следует подчеркнуть, что правило Гамильтона не вводит дополнительных сущностей и не опирается ни на какие специальные допущения. Оно логически вытекает из базовых фактов и моделей популяционной генетики. Если  $nrB > C$ , аллель альтруизма будет чисто автоматически, без всяких внешних направляющих сил, увеличивать свою частоту в генофонде популяции.

С точки зрения самого аллеля в этом нет никакого альтруизма, а есть лишь чистый эгоизм. Фактически этот аллель заставляет своих носителей (организмы) вести себя альтруистично, но тем самым аллель блюдет свои «эгоистические интересы». Аллель жертвует несколькими своими копиями, чтобы дать преимущество другим копиям, заключенным в телах близкородственных организмов. Естественный отбор – это автоматическое взвешивание суммы выигрышей и проигрышей для аллеля (для всех его копий вместе!), и если выигрыши перевешивают, аллель распространяется.

Правило Гамильтона обладает замечательной объясняющей и предсказательной силой. В частности, оно позволяет объяснить многократное возникновение эусоциальности у насекомых отряда *Hymenoptera* (перепончатокрылые). У эусоциальных перепончатокрылых (муравьев, пчел, ос, шмелей) большинство самок отказываются от собственного размножения, чтобы помочь матери выращивать других дочерей. По-видимому, важным фактором, способствующим развитию эусоциальности именно в этом отряде, является гаплодиплоидный механизм наследования пола. У перепончатокрылых самки имеют двойной набор хромосом и развиваются из оплодотворенных яиц. Самцы гаплоидны (имеют одинарный набор хромосом) и развиваются из неоплодотворенных яиц. Из-за этого складывается парадоксальная ситуация: сестры оказываются более близкими родственницами, чем мать и дочь. У большинства животных степень родства между сестрами и между матерями и дочерьми одинакова (50 % общих генов, величина  $r$  в формуле Гамильтона равна  $1/2$ ). У перепончатокрылых родные сестры имеют 75 % общих генов ( $r = 3/4$ ), потому что каждая сестра получает от отца не случайно выбранную половину его хромосом, а весь геном полностью. Мать и дочь у перепончатокрылых имеют, как и у других животных, лишь 50 % общих генов. Поэтому для эффективной передачи своих генов следующим поколениям самкам перепончатокрылых, при прочих равных, выгоднее выращивать сестер, чем дочерей. Другим фактором развития эусоциальности у насекомых, причем не только у перепончатокрылых, но

и у термитов, является моногамия, обеспечивающая аномально высокий уровень генетического родства между особями в колонии (Hughes *et al.* 2008).

Родственный отбор, по-видимому, лежит в основе многих случаев альтруизма в природе. Однако кроме родственного отбора существует целый ряд механизмов, одни из которых помогают, а другие, наоборот, препятствуют эволюции альтруизма. Рассмотрим эти механизмы на конкретных примерах.

### **Альтруисты и обманщики среди бактерий**

Экспериментальное изучение эволюции бактерий («эволюция в пробирке») – одно из перспективных направлений современной микробиологии. Интересные результаты были получены на бактерии *Pseudomonas fluorescens*, которая при необходимом минимуме условий способна быстро эволюционировать на глазах у исследователей, осваивая новые ниши и вырабатывая оригинальные адаптации.

В жидкой питательной среде бактерии развиваются сначала как одиночные подвижные клетки и постепенно занимают всю толщу бульона. Когда в среде становится мало кислорода, получают преимущество бактерии-мутанты, образующие пленку на поверхности среды. Эти мутанты выделяют вещества, способствующие склеиванию клеток. Если одиночные клетки плавают в толще бульона, то склеившиеся всплывают на поверхность, где кислорода гораздо больше. Производство клея – дело дорогостоящее, однако общая награда (кислород) с лихвой покрывает расходы. Впрочем, от возникновения колоний бактерий-мутантов на поверхности среды еще далеко до настоящей социальности, тем более до настоящей многоклеточности. Такие колонии недолговечны из-за своей полной незащитности перед микробами-«обманщиками» (*cheaters*), которые начинают на них паразитировать. Проблема в том, что естественный отбор в такой колонии по-прежнему действует на индивидуальном, а не на групповом уровне. Поэтому он благоприятствует клеткам-обманщикам, т. е. обратным мутантам, которые перестают производить клей, но продолжают пользоваться преимуществами жизни в группе. В этой системе нет механизмов, которые препятствовали бы такому паразитизму. Безнаказанность способствует быстрому размножению обманщиков, что приводит к разрушению колонии. Дальнейшая эволюция альтруизма и кооперации в такой

системе оказывается невозможна из-за обилия обманщиков (Rainey 2007).

Этот пример наглядно показывает, в чем состоит главное препятствие на пути эволюции кооперации и альтруизма. По-видимому, это общее правило: зарождающаяся кооперация создает благоприятные условия для размножения нахлебников и паразитов, которые во многих случаях лишают кооперацию всякого смысла. В результате система может разрушиться и произойдет возврат к изолированному существованию особей.

Чтобы социальная система смогла развиваться дальше самых первых шагов, ей необходимо выработать механизм борьбы с обманщиками. Такие механизмы иногда действительно вырабатываются. Нередко это приводит к эволюционной «гонке вооружений»: обманщики совершенствуют способы обмана, а кооператоры совершенствуют способы выявления обманщиков, борьбы с ними или пытаются не допустить самого появления обманщиков.

### **Способность защищаться от обманщиков может появляться в результате единичных мутаций**

Рассмотрим еще один пример, связанный с бактерией *Mycosoccus xanthus*. Для этих микробов характерно сложное коллективное поведение. Иногда они собираются в большие скопления и устраивают коллективную «охоту» на других микробов. «Охотники» выделяют токсины, убивающие «добычу», а затем всасывают органические вещества, высвободившиеся при распаде погибших клеток.

При недостатке пищи миксококки образуют плодовые тела, в которых часть бактерий превращается в споры. В виде спор они могут пережить голодные времена. Плодовое тело формируется из множества индивидуальных бактериальных клеток. Создание такой сложной многоклеточной структуры требует слаженных действий миллионов отдельных бактерий, из которых лишь часть получает прямую выгоду, а остальные жертвуют собой ради общего блага. Дело в том, что лишь некоторые из участников коллективного действия могут превратиться в споры и передать свои гены следующим поколениям. Остальные выступают в роли «стройматериала», обреченного умереть, не оставив потомства.

Как известно, альтруизм создает благоприятную среду для эгоистов – обманщиков. Среди миксококков обманщики тоже есть: это генетические линии (штаммы), не способные к образованию собственных плодовых тел, но умеющие пристраиваться к чужим

плодовым телам и образовывать там свои споры. С одним из таких штаммов, о котором известно, что он произошел от «нормальных» (т. е. альтруистических) предков в результате 14 мутаций, были проведены интересные эксперименты. Смешанную культуру альтруистов и обманщиков выращивали попеременно то в голодной, то в богатой питательными веществами среде. Во время голодовок выжить могли только те бактерии, которым удалось превратиться в споры. Смешанная культура постепенно деградировала, потому что с каждым экспериментальным циклом доля паразитов неуклонно росла, и в конце концов альтруистов осталось слишком мало, чтобы обеспечить себя и других плодовыми телами.

**В этом опыте альтруисты так и не сумели выработать защиту от обманщиков. Случилось другое: у самих обманщиков произошла мутация, в результате которой бактерии восстановили утраченную способность к самостоятельному образованию плодовых тел и одновременно получили дополнительное преимущество(!). Эти мутантные бактерии оказались защищены от нахлебников, т. е. от своих прямых предков – бактерий-обманщиков. Таким образом, одна-единственная мутация превратила обманщиков в альтруистов, защищенных от обмана. Мутация произошла в одном из генов-регуляторов, влияющих на поведение бактерий. Конкретный молекулярный механизм данного эффекта пока не выяснен (Fiegna *et al.* 2006).**

Проблема обманщиков хорошо знакома и более сложным одноклеточным организмам, таким как социальные амёбы *Dictyostelium*. Как и многие бактерии, эти амёбы при недостатке пищи собираются в большие многоклеточные агрегаты (псевдоплазмодии), из которых затем образуются плодовые тела. Те амёбы, чьи клетки идут на построение ножки плодового тела, жертвуют собой ради товарищей, которые получают шанс превратиться в споры и продолжить род (Kessin 2000).

Создается впечатление, что эволюция социальных бактерий и простейших неоднократно начинала двигаться в сторону формирования многоклеточного организма, но дело почему-то не пошло дальше плазмодиев и довольно просто устроенных плодовых тел. Все по-настоящему сложные многоклеточные организмы формируются иным путем – не из множества индивидуальных клеток с различающимися геномами, а из потомков одной-единственной клетки (что гарантирует генетическую идентичность всех клеток организма).

Одна из причин эволюционной бесперспективности многоклеточных организмов, образующихся из скоплений одноклеточных индивидуумов, состоит в том, что такие организмы создают идеальные условия для развития социального паразитизма. Любая мутация, позволяющая одноклеточному индивиду пользоваться преимуществами жизни в многоклеточном коллективе и ничего не давать взамен, имеет шанс распространиться, невзирая на ее гибельность для популяции.

Как уже говорилось, для того, чтобы выжить, социальным организмам необходимо защищаться от нахлебников. Эксперименты, проведенные на амебах, показали, что вероятность развития устойчивости в результате случайных мутаций у этого организма тоже довольно высока, как и у миксококков (Khare *et al.* 2009). Опыты проводились с двумя штаммами диктиостелиума – «честными» и обманщиками. При недостатке пищи они образуют химерные (смешанные) плодовые тела. При этом обманщики занимают лучшие места в плодовом теле и превращаются в споры, предоставляя честным амебам в одиночку строить ножку плодового тела. В результате среди образовавшихся спор преобладают споры обманщиков.

В ходе эксперимента у честных амев был искусственно повышен темп мутирования. Затем из множества получившихся мутантов отобрали тысячу особей с разными мутациями и каждой из них дали возможность размножиться. После этого начался отбор на устойчивость к нахлебникам, причем в качестве отбирающего агента использовались сами нахлебники. Амев из тысячи мутантных штаммов смешивали в равной пропорции и объединяли с амебами-обманщиками. Смешанную популяцию содержали в условиях недостатка пищи, заставляя образовывать плодовые тела. Затем собирали образовавшиеся споры и выводили из них амев. Естественно, среди них преобладали обманщики, но экспериментаторы убивали всех обманщиков антибиотиком (в геном честных амев предварительно был вставлен ген устойчивости к данному антибиотик). В результате получалась смесь амев-мутантов, но из тысячи исходных штаммов в ней теперь преобладали те, кто смог лучше других противостоять обманщикам. Этим амев снова смешивали с обманщиками и снова заставляли образовывать плодовые тела.

После шести таких циклов в популяции амев-мутантов остались представители только одного из тысячи исходных штаммов.

Эти амебы оказались надежно защищены от обманщиков в результате мутации, которая у них произошла. Причем они защитились не от любых обманщиков, а только от тех, с которыми им пришлось конкурировать в эксперименте. Более того, оказалось, что эти амебы-мутанты защищают от обмана не только себя, но и другие штаммы честных амеб, если их смешать. Ясно, что взаимопомощь честных штаммов открывает дополнительные возможности для борьбы с обманщиками.

Эти эксперименты были повторены много раз, и каждый раз в том или ином штамме амеб-мутантов возникала устойчивость, причем мутировали разные гены и механизмы устойчивости возникали разные. Некоторые устойчивые штаммы сами при этом стали обманщиками по отношению к «диким» амебам, а другие остались честными (Khare *et al.* 2009).

Таким образом, вероятность появления мутаций, обеспечивающих защиту от нахлебников, у амеб довольно высока. Само присутствие нахлебников способствует распространению защитных мутаций. Приведенные примеры показывают, что в природе, очевидно, идет постоянная борьба между альтруистами и обманщиками, и поэтому геномы этих организмов «настроены» естественным отбором так, что случайные мутации с большой вероятностью могут приводить к появлению защиты от той или иной разновидности обманщиков. Нечто подобное наблюдается в клетках иммунной системы многоклеточных животных. Аналогия между иммунной системой многоклеточных и средствами защиты от обманщиков у социальных одноклеточных может оказаться весьма глубокой. Не исключено, что сложная иммунная система у животных изначально развилась для борьбы не с инфекциями, а с клетками-обманщиками, которые пытались паразитировать на многоклеточном организме (Stoner, Weissman 1996). Появление многоклеточных стало крупнейшим триумфом эволюции альтруизма: в многоклеточном организме большинство клеток – это клетки-альтруисты, которые отказались от собственного размножения ради «общего блага».

### **«Мирное сосуществование» альтруистов и эгоистов**

Социальный паразитизм мешает развитию кооперативных систем, заставляя альтруистов вести бесконечную эволюционную «гонку вооружений» с обманщиками. При этом далеко не всегда альтруистам удается выработать эффективные средства. Иногда

минимальный уровень кооперации удается поддерживать и без таких средств. Например, в популяциях дрожжей одни особи ведут себя как альтруисты: они производят фермент, расщепляющий сахарозу на легко усваиваемые моносахариды (глюкозу и фруктозу). Другие особи – эгоисты – сами не производят фермента, но пользуются плодами чужих трудов. Теоретически подобная ситуация может приводить к полному вытеснению альтруистов эгоистами, несмотря на гибельность такого исхода для популяции. Однако в реальности численность альтруистов не падает ниже определенного уровня. Как выяснилось, возможность «мирного сосуществования» альтруистов с эгоистами обеспечивается небольшим преимуществом, которое получают альтруисты в случае очень низкого содержания глюкозы в среде, а также особым нелинейным характером зависимости скорости размножения дрожжей от количества доступной пищи. Для решения подобных задач используются модели, разработанные в рамках теории игр (Maynard Smith 1982). В данном случае альтруизм при ближайшем рассмотрении оказался не совсем бескорыстным: дрожжи-альтруисты действительно помогают всем окружающим, но 1 % произведенной ими глюкозы они все-таки берут себе сразу, в обход «общего котла». Этот однопроцентный выигрыш приводит к тому, что при достаточно низкой доле альтруистов в смешанной популяции выделять фермент оказывается выгоднее, чем не делать этого (Gore *et al.* 2009). Впрочем, понятно, что на таких «мелких хитростях» вряд ли можно построить сложную кооперативную систему.

Еще одна хитрость такого рода называется парадоксом Симпсона. Суть его в том, что при соблюдении определенного набора условий частота встречаемости альтруистов в группе популяций будет расти, несмотря на то, что внутри каждой отдельной популяции эта частота неуклонно снижается. Допустим, в исходной популяции было поровну альтруистов и эгоистов. Затем популяция разделилась на множество очень мелких субпопуляций, в которых соотношение альтруистов и эгоистов сильно варьирует (при достаточно малом размере субпопуляций высокая вариабельность данного соотношения обеспечивается простой случайностью). В ходе роста каждой отдельной субпопуляции альтруисты оказываются в проигрыше (их доля снижается). Однако те субпопуляции, в которых изначально было больше альтруистов, растут быстрее благодаря тому, что они имеют в своем распоряжении больше «общественно полезного продукта», производимого альтруистами. В результате, если

сложить вместе выросшие субпопуляции, оказывается, что «глобальный» процент альтруистов вырос. Принципиальная возможность такого механизма поддержания численности альтруистов предполагалась еще Холдейном и Гамильтоном, однако получить экспериментальные доказательства действенности парадокса Симпсона удалось лишь недавно (Chuang *et al.* 2009). Главная трудность состояла в том, что в каждом конкретном случае, когда мы видим распространение «генов альтруизма» в популяции, очень нелегко доказать, что здесь не замешаны какие-то другие, неизвестные нам выгоды, сопряженные с альтруизмом у данного вида организмов.

Чтобы выяснить, может ли парадокс Симпсона в одиночку обеспечить процветание альтруистов, была создана модельная система из двух штаммов генетически модифицированных кишечных палочек. В геном первого из двух штаммов («альтруисты») был добавлен ген фермента, синтезирующего сигнальное вещество N-ацил-гомосерин-лактон, используемое некоторыми микробами для химической коммуникации. Кроме того, в геном обоих штаммов был добавлен ген фермента, обеспечивающего устойчивость к антибиотику хлорамфениколу. К этому гену был присоединен промотор, активизирующий работу гена только в том случае, если в клетку извне поступает вышеупомянутое сигнальное вещество. Эгоисты отличались от альтруистов отсутствием гена, необходимого для синтеза сигнального вещества.

Таким образом, сигнальное вещество, выделяемое альтруистами, необходимо обоим штаммам для успешного роста в присутствии антибиотика. Выгода, получаемая обоими штаммами от сигнального вещества, одинакова, но только альтруисты тратят ресурсы на его производство. Поскольку оба штамма были созданы искусственно и не имели эволюционной истории, экспериментаторы знали наверняка, что никаких «тайных хитростей» во взаимоотношениях альтруистов с эгоистами в их модели нет и альтруисты не получают от своего альтруизма дополнительных выгод.

В среде с добавлением антибиотика чистые культуры эгоистов, как и следовало ожидать, росли хуже, чем чистые культуры альтруистов (поскольку в отсутствие сигнального вещества ген защиты от антибиотика у эгоистов оставался выключен). Однако они начинали расти лучше альтруистов, если в среду добавляли либо живых альтруистов, либо очищенное сигнальное вещество. Альтруисты в смешанной культуре росли медленнее, потому что им

приходилось тратить ресурсы на синтез сигнального вещества. Убедившись, что модельная система работает в соответствии с ожиданиями, исследователи приступили к моделированию парадокса Симпсона.

Для этого они поместили в 12 пробирок со средой, содержащей антибиотик, смеси двух культур в разных пропорциях, подождали 12 часов, а затем измерили численность бактерий и процент альтруистов в каждой пробирке. Оказалось, что во всех пробирках процент альтруистов значительно снизился. Таким образом, альтруисты во всех случаях проигрывали в конкуренции эгоистам. Однако размер тех популяций, где изначально было больше альтруистов, вырос значительно сильнее, чем тех, где преобладали эгоисты. Когда авторы суммировали численности микробов во всех 12 пробирках, то выяснилось, что общий процент альтруистов заметно вырос: парадокс Симпсона успешно «сработал».

Однако в природе никто не станет нарочно смешивать альтруистов с эгоистами в разных пропорциях и рассаживать их по пробиркам. Какой природный процесс может служить аналогом такой процедуры? По-видимому, эту роль могут играть «бутылочные горлышки» – периоды сильного сокращения численности популяции с последующим ее восстановлением. Это может происходить, например, при заселении новых субстратов очень небольшим числом микробов-«основателей». Если число основателей невелико, то среди них в силу простой случайности может оказаться повышенный процент альтруистов. Популяция, которую образует эта группа основателей, будет расти быстро, тогда как другие популяции, основанные группами микробов с преобладанием эгоистов, будут расти медленно. В итоге парадокс Симпсона обеспечит рост «глобальной» доли альтруистов в совокупности всех популяций.

Чтобы доказать действенность этого механизма, авторы смешали альтруистов с эгоистами в равной пропорции, сильно разбавили полученную культуру и стали высевать ее в пробирки порциями разного объема с приблизительно известным числом микробов в каждой порции. Размер порций оказался главным фактором, от которого зависела дальнейшая судьба альтруистов. Как и следовало ожидать, когда порции были большими, парадокс Симпсона не проявился. В большой порции, т. е. в большой выборке из исходной культуры, соотношение альтруистов и эгоистов по законам статистики не может сильно отличаться от исходного. Популяции, основанные этими выборками, растут примерно с одинаковой ско-

ростью, и альтруисты оказываются в проигрыше не только в каждой популяции по отдельности, но и во всех популяциях в целом.

Однако если в каждой порции было всего несколько бактерий, то среди этих порций обязательно оказывались такие, в которых альтруисты преобладали. Такие группы основателей давали начало быстро растущим колониям, и за счет этого общий процент альтруистов в совокупности всех популяций увеличивался. В конкретных условиях данного эксперимента для проявления эффекта Симпсона необходимо, чтобы среднее число микробов в группе основателей было не больше 10. Авторы также показали, что, повторив несколько раз эту последовательность действий (разбавление культуры, расселение маленькими группами в пробирки, рост, соединение популяций в одну, опять разбавление и т. д.), можно добиться сколь угодно высокого процента альтруистов в культуре.

Было выявлено и еще одно условие, необходимое для распространения «генов альтруизма» в модельной системе: смешанным популяциям нельзя позволять расти слишком долго. Разбавление и расселение нужно проводить до того, как популяции достигнут стабильного уровня численности, заселив всю питательную среду в пробирке, потому что тогда различия по уровню численности между популяциями сглаживаются и парадокс Симпсона не может проявиться (Chuang *et al.* 2009).

Таким образом, естественный отбор при соблюдении определенных условий может обеспечивать развитие альтруизма даже тогда, когда в каждой отдельно взятой популяции он благоприятствует эгоистам, а альтруистов обрекает на постепенное вымирание. Однако спектр условий, в которых может действовать парадокс Симпсона, довольно узок, и поэтому в природе его роль, вероятно, невелика.

### **Альтруисты и обманщики среди социальных животных**

Крупнейшим триумфом эволюции альтруизма стало появление настоящих многоклеточных организмов, в том числе животных. У животных по сравнению с микробами появились новые возможности для развития кооперации и альтруизма, основанные на сложном поведении и обучаемости. Но те же самые новые возможности открылись и перед обманщиками. Обманщики учились более хитро обманывать кооператоров, а те со своей стороны стали вырабатывать новые методы выявления обманщиков и борьбы с ними. Эволюционная «гонка вооружений» продолжилась на новом уровне,

и опять ни альтруисты, ни обманщики не получили решающего преимущества.

Одним из важных новшеств в этой бесконечной войне стала возможность физического (а не только химического) наказания обманщиков. Данное явление встречается, в частности, у общественных насекомых. Рабочие особи перепончатокрылых обычно не размножаются, посвящая себя заботам о потомстве царицы. Развитие альтруизма у перепончатокрылых связывают с родственным отбором (см. выше). Однако у многих видов перепончатокрылых рабочие особи физиологически вполне способны к размножению, и иногда они действительно проявляют «эгоизм», откладывая собственные неоплодотворенные яйца. Напомним, что у перепончатокрылых из неоплодотворенных яиц развиваются самцы. Из-за особенностей наследования пола для самок перепончатокрылых наиболее выгодной стратегией является выращивание чужих дочерей (своих сестер) и собственных сыновей. Именно так и пытаются себя вести рабочие осы многих видов. Однако эти «несанкционированные» яйца, отложенные рабочими особями, часто уничтожаются другими рабочими, которые таким образом выполняют функцию своеобразной «полиции нравов».

Недавно германские энтомологи попытались проверить, какой из двух факторов важнее для поддержания альтруизма в обществе насекомых: добровольное следование принципу «разумного эгоизма», т. е. родственный отбор в чистом виде (1), или «полицейский надзор» (2) (Wenseleers, Ratnieks 2006). Для этого были обработаны данные по 10 видам общественных перепончатокрылых. Оказалось, что чем строже «полиция нравов», тем реже рабочие совершают акты эгоизма, откладывая собственные яйца. Проверили также влияние степени родства между рабочими в гнезде на альтруистическое поведение. Степень родства между ними в действительности часто бывает ниже идеальных 75 %, поскольку царица может спариваться с несколькими разными самцами. Выяснилось, что чем ниже степень родства между сестрами-рабочими, тем сильнее «полицейский надзор», и тем реже рабочие ведут себя эгоистически. Это соответствует второй гипотезе (о ведущей роли полицейских мер). При низкой степени родства между рабочими им становится выгоднее уничтожать яйца других рабочих. Низкая степень родства также делает более выгодным «эгоистическое» поведение, но, как видно из полученных результатов, эффективный «полицейский

надзор» явно перевешивает эгоистические устремления рабочих особей (Wenseleers, Ratnieks 2006).

Особенности наследования пола у перепончатокрылых сыграли важную роль в становлении альтруистического поведения и социальности, однако у многих современных видов альтруизм поддерживается в основном не косвенной «генетической выгодой», получаемой рабочими от такого поведения, а жестким «полицейским контролем». По-видимому, кооперативная система, созданная родственным отбором, даже в таких «идеальных» условиях, которые наблюдаются в семьях перепончатокрылых, все равно будет разрушена обманщиками, если не сумеет выработать дополнительные средства борьбы с эгоизмом.

Данная закономерность может быть справедлива и для человеческого общества, хоть это и трудно проверить экспериментально. Общественная жизнь невозможна без альтруизма (индивид должен жертвовать своими интересами ради общества), и в конечном счете от этого выигрывают все. Однако каждой отдельной личности во многих случаях все-таки выгодно поступать эгоистически, преследуя корыстные интересы в ущерб коллективу. И для эффективной борьбы с эгоизмом приходится применять насильственные методы.

Рассмотрим еще один пример, показывающий, что альтруизм общественных насекомых далек от идеала бескорыстия. Осы *Liostenogaster flavolineata* живут семьями, включающими от 1 до 10 взрослых самок, из которых только одна – самая старая – откладывает яйца, а остальные заботятся о личинках. Когда царица погибает, ее место занимает следующая по старшинству оса. Внешне помощницы ничем не отличаются от царицы, однако жизнь они ведут гораздо более тяжелую и опасную: если царица почти не покидает гнезда, то помощницам приходится летать за кормом для личинок, что связано с износом крыльев и риском попасться на глаза хищнику. С переходом помощницы в ранг царицы ожидаемая продолжительность ее жизни резко увеличивается (Field *et al.* 2006).

У этого вида, как и у многих других, осы-помощницы сильно различаются по степени «трудового энтузиазма». Одни, не жалея себя, проводят в поисках пищи до 90 % времени, а другие предпочитают отсиживаться в безопасном гнезде и вылетают за кормом на порядок реже. На первый взгляд, эти различия трудно объяснить с позиций теории родственного отбора, поскольку степень трудового энтузиазма помощниц не зависит от степени их родства с царицей и личинками, о которых они заботятся. Однако, как выяснилось,

каждая помощница строго дозирует альтруизм в зависимости от того, насколько велики ее шансы стать царицей и оставить собственное потомство. Если эти шансы малы (как у низкоранговых молодых ос, последних в «очереди» на царский престол), то имеет смысл работать активнее, чтобы хоть через чужих детей передать свои гены следующим поколениям. Если же помощница имеет высокий ранг, ей выгоднее поберечься и меньше рисковать.

Этот вывод основан на результатах изящных экспериментов. Из одной семьи удаляли осу, занимающую второе место в иерархии (т. е. первую по старшинству после царицы), а из другой такой же по размерам семьи удаляли низкоранговую молодую осу. После этого следили за поведением осы, до начала эксперимента занимавшей в иерархии третье место. В первом гнезде эта оса после удаления старшей помощницы повысила свой ранг, переместившись с третьего места на второе, во втором – осталась на третьем месте. Размер обеих семей остался одинаковым. Выяснилось, что в первом случае оса начинает работать примерно вдвое меньше. Во втором случае, когда из гнезда изымалась низкоранговая помощница, оса номер три продолжала работать столько же, сколько и раньше (Field *et al.* 2006).

Эти результаты показывают, что величина «альтруистического усилия» у ос действительно регулируется в зависимости от шансов данной осы на собственный репродуктивный успех. Иными словами, склонность к альтруизму сильнее у тех, кому нечего терять. Появление такого поведения в ходе эволюции хорошо объясняется правилом Гамильтона, если принять во внимание то обстоятельство, что величина  $c$ , т. е. цена альтруистического поведения, меняется в зависимости от обстоятельств, в том числе от шансов на «царский престол».

### **Генетическая идентичность кооператоров предотвращает появление обманщиков**

Можно ли создать общественное устройство, где альтруизм будет поддерживаться без насилия и при этом не будет обманщиков и эгоистов? Ни осам, ни людям это пока не удалось. Но некоторые кооперативные симбиотические системы, существующие в природе, указывают на то, что в принципе можно не допустить самого появления обманщиков. Для этого нужно свести генетическое разнообразие индивидуумов в кооперативной системе к нулю. Это исключает возможность конкуренции между генетически различаю-

щимися разновидностями симбионтов за то, кто из них более эффективно будет эксплуатировать общие ресурсы (ухватит себе больший кусок общего пирога). Если все симбионты генетически идентичны, эгоистическая эволюция внутри системы становится невозможной, потому что из минимального набора условий, необходимых для эволюции, – дарвиновской триады «наследственность, изменчивость, отбор» – исключается один из компонентов, а именно изменчивость. В результате эволюционные интересы симбионтов-близнецов автоматически отождествляются с интересами всей системы. При этом отбор перестает действовать на уровне индивидуальных симбионтов и начинает действовать на уровне целых симбиотических систем.

Именно поэтому эволюции так и не удалось, несмотря на многократные «попытки», создать полноценный многоклеточный организм из генетически разнородных клеток. Все настоящие многоклеточные организмы образуются из клонов – потомков одной-единственной клетки.

Если кооперативная система состоит из крупного многоклеточного «хозяина» и маленьких «симбионтов», то для хозяина самый простой путь обеспечить генетическую идентичность симбионтов – передавать их вертикально, т. е. по наследству, причем заниматься этим должен только один из полов – либо самцы, либо самки. Именно так передаются, например, митохондрии у всех эукариот – строго по материнской линии, причем сами митохондрии размножаются клонально. Так же передают из поколения в поколение свои сельскохозяйственные культуры муравьи-листорезы. При вертикальной передаче генетическое разнообразие симбионтов автоматически поддерживается на близком к нулю уровне за счет генетического дрейфа и «бутылочных горлышек».

Существуют, однако, и симбиотические системы с горизонтальной передачей симбионтов. В таких системах симбионты у каждого хозяина генетически разнородны, они сохраняют способность к эгоистической эволюции, и поэтому среди них то и дело появляются обманщики. Например, известны штаммы обманщиков среди светящихся бактерий (симбионтов рыб и кальмаров), азотфиксирующих бактерий-ризобий (симбионтов растений), микоризных грибов, зооксантелл (симбионтов кораллов). Во всех этих случаях эволюции не удалось обеспечить генетическую однородность симбионтов, и хозяевам приходится бороться с обманщиками иными методами, например иммунологическими, или просто терпеть

их присутствие, полагаясь на те или иные механизмы, обеспечивающие баланс численности обманщиков и честных кооператоров. Например, на парадокс Симпсона или на балансирующий отбор, который основан на том, что иногда быть обманщиком выгодно только до тех пор, пока численность обманщиков не слишком высока – иначе будет некого обманывать. Все это не так эффективно, однако естественный отбор замечает только сиюминутную выгоду и совершенно безразличен к отдаленным эволюционным перспективам.

Чтобы развился механизм, обеспечивающий генетическую однородность симбионтов, этот механизм должен давать немедленную выгоду, иначе отбор его не поддержит. Та выгода, о которой мы говорили до сих пор, – лишение симбионтов возможности эволюционировать в обманщиков – относится к категории «отдаленных перспектив» и поэтому не может работать как эволюционный фактор на микроэволюционном уровне. Но если уж какому-то виду так повезет, что вертикальная передача симбионтов будет для него сопряжена с сиюминутной выгодой и поэтому будет закреплена отбором, это может обеспечить его отдаленным потомкам триумфальный успех.

Термиты подсемейства *Macrotermitinae*, освоившие эффективное «сельское хозяйство» – выращивание грибов, – до сих пор казались исключением из правил. Передача симбионтов (одомашненных грибных культур) у них не вертикальная, а горизонтальная, однако грибы-обманщики в их огородах полностью отсутствуют (Aanen *et al.* 2009).

Симбиоз термитов с грибами возник единожды свыше 30 млн. лет назад в экваториальной Африке и оказался очень успешным. В настоящее время подсемейство термитов-грибоводов включает 10 родов и около 330 видов, играющих важную роль в круговороте веществ и функционировании тропических сообществ Старого Света. В отличие от грибов, выращиваемых муравьями-листорезами, «одомашненные» термитами грибы уже утратили способность к самостоятельному существованию. Они растут только в термитниках на специально обустроенных грядках из растительного материала, пропущенного через кишечник термитов.

Основав новую колонию, термиты собирают в окрестностях споры грибов *Termitomyces* и засевают ими свои плантации. Естественно, исходный посевной материал оказывается генетически весьма разнородным. Грибы образуют в термитнике особые ма-

ленькие плодовые тела (нодулы), содержащие бесполое споры (конидии). «Бесполоыми» эти споры называют потому, что они образуются без мейоза, а их геном идентичен геному родительской грибницы. Конидии служат для размножения грибов внутри термитника. Термиты питаются нодулами, а споры проходят через их кишечник неповрежденными и используются для засева новых плантаций.

Грибам нужно позаботиться и о том, чтобы попасть в новые термитники. Конидии за пределы термитника обычно не распространяются. Для этого используются половые споры (базидиоспоры). Они образуются в плодовых телах другого типа – больших, прорастающих сквозь стены термитника наружу. Из базидиоспор, принесенных термитами в новое гнездо, вырастают маленькие гаплоидные мицелии. Клетки разных гаплоидных мицелиев сливаются и превращаются в дикарионы – клетки с двумя гаплоидными ядрами. Из них вырастают большие дикариотические мицелии, способные образовывать плодовые тела. Слияние ядер происходит только при образовании базидиоспор, непосредственно перед мейозом. Конидии содержат по два гаплоидных ядра, как и клетки мицелия, а базидиоспоры – по одному.

Таким образом, грибы производят маленькие плодовые тела в основном для термитов (альтруизм), а большие – в основном для себя (эгоизм). Стратегия грибов-обманщиков могла бы состоять, например, в том, чтобы производить больше крупных плодовых тел и тратить меньше ресурсов на кормление термитов. Но среди грибов *Termitomyces* обманщиков нет, и до сих пор не было известно, почему. Эту загадку разгадали лишь недавно. Оказалось, что в каждом термитнике выращивается только один штамм грибов. При этом в разных термитниках культивируются разные штаммы. Следовательно, термиты предотвращают появление обманщиков обычным способом – при помощи монокультурного разведения симбионтов. Но как им удается создавать монокультуру из изначально разнородного посева? Оказалось, что все объясняется особенностями взаимоотношений между штаммами грибов при плотном посеве в сочетании с тем фактом, что размножение грибов внутри термитника полностью контролируется термитами. У *Termitomyces* существует положительная корреляция между частотой встречаемости штамма в смешанной культуре и эффективностью его бесполого размножения. Иными словами, генетически идентичные мицелии помогают друг другу – но не другим мицелиям – произво-

дить конидии (Aanen *et al.* 2009). В результате между относительной численностью штамма в смешанной культуре и эффективностью его размножения возникает положительная обратная связь. Это неизбежно приводит к формированию монокультуры уже через несколько циклов «пересевов», осуществляемых термитами.

Положительная обратная связь основана на том, что отростки дикариотических мицелиев могут срастаться друг с другом, но только в том случае, если эти мицелии генетически идентичны. Чем крупнее мицелий, тем больше ресурсов он может направить на производство нодул и конидий. Это способствует росту урожайности в монокультуре и вытеснению «меньшинств».

По-видимому, дикий предок грибов *Termitomyces* оказался удачным кандидатом для «доместикации» как раз потому, что был склонен образовывать монокультуры при плотном посеве. Повышенная урожайность монокультур могла стать тем самым «сиюминутным преимуществом», которое позволило отбору поддержать и развить эту склонность на ранних этапах формирования симбиоза. В долгосрочной (макроэволюционной) перспективе она оказалась решающей, потому что избавила термитов-грибоводов от угрозы появления грибов-обманщиков. В конечном счете это обеспечило симбиотической системе эволюционный успех (*Ibid.*).

При переходе людей от охоты и собирательства к производству продовольствия (неолитическая революция) проблема выбора кандидатов для доместикации, по-видимому, тоже стояла крайне остро. Хороший симбионт – большая редкость, и во многих регионах просто не нашлось подходящих видов животных и растений. Там, где их оказалось больше всего, человеческая цивилизация стала развиваться с наибольшей скоростью (Diamond 1997).

Рассмотренные примеры позволяют предположить, что если бы не проблема обманщиков, порождаемая отсутствием у эволюции дара предвидения и заботы о «благе вида» (а не гена), кооперация и альтруизм могли бы стать доминирующей формой взаимоотношений между организмами на нашей планете. Но эволюция слепа, и поэтому кооперация развивается только там, где то или иное стечение специфических обстоятельств помогает обуздать обманщиков или предотвратить их появление. Существует не так уж много удачных «инженерных решений», позволяющих справиться с проблемой обманщиков. На каждое из них эволюция неоднократно «натыкалась» в своих блужданиях по пространству возможного.

### **Межгрупповая конкуренция способствует внутригрупповой кооперации**

Если у какого-то вида животных кооперация уже развилась настолько, что вид перешел к общественному образу жизни, то могут вступить в действие дополнительные механизмы, способствующие дальнейшему усилению внутригрупповой кооперации. У социальных животных индивид, как правило, может успешно размножиться только будучи членом успешной группы. При этом конкуренция обычно существует не только между особями внутри группы, но и между группами. К чему это приводит, показывает модель «вложенного перетягивания каната», разработанная американскими этологами (Reeve, Hölldobler 2007). Целью исследования было найти объяснение ряду количественных закономерностей, наблюдаемых в социальном устройстве общественных насекомых. В модели каждый индивид эгоистически расходует часть «общественного пирога» на то, чтобы увеличить свою долю этого пирога. Эта потраченная на внутригрупповую конкуренцию часть называется «эгоистическим усилием» данного индивида. Доля, доставшаяся в итоге каждому индивиду, зависит от соотношения его собственного эгоистического усилия и суммы эгоистических усилий остальных членов группы. Нечто подобное наблюдается у общественных насекомых, когда они осуществляют «взаимный надзор» – мешают друг другу откладывать яйца, стараясь при этом отложить свои (см. выше).

На тех же принципах строятся в модели и взаимоотношения между группами. Таким образом, получается вложенное, двухуровневое «перетягивание каната». Чем больше энергии тратят особи на внутригрупповую борьбу, тем меньше ее остается для межгруппового «перетягивания» и тем меньше получается «общий пирог» группы.

Исследование этой модели при помощи теории игр показало, что она хорошо объясняет эмпирически наблюдаемые закономерности. Модель подтвердила, что внутригрупповая кооперация должна расти с ростом внутригруппового родства (что полностью соответствует теории родственного отбора). Но модель также показала, что кооперация может иметь место даже при полном отсутствии родства между членами группы. Для этого необходима острая конкуренция между группами. Главный вывод состоит в том, что **межгрупповая конкуренция – один из важнейших, а может**

**быть, и самый главный фактор, стимулирующий развитие кооперации и альтруизма у социальных организмов(!)** (Reeve, Hölldobler 2007).

Теоретически эта модель может быть приложима не только к насекомым, но и к другим социальным животным, и даже к человеческому обществу. Аналогии вполне очевидны. Ничто так не сплачивает коллектив, как совместное противостояние другим коллективам; множество внешних врагов – обязательное условие устойчивого существования тоталитарных империй и надежное средство «сплочения» населения в альтруистический муравейник.

### **Генетические основы альтруизма у человека**

Прежде чем применять к человеку те или иные модели, разработанные в рамках эволюционной этики, мы должны убедиться, что человеческая нравственность имеет хотя бы отчасти наследственную, генетическую природу, что она подвержена наследственной изменчивости и поэтому на нее может действовать отбор. На пчелах, бактериях и других общественных организмах, не способных к культурной эволюции, изучать становление альтруизма проще, поскольку сразу можно уверенно предполагать, что разгадка кроется в генах, определяющих поведение, а не в воспитании, культуре, традициях и т. д. С приматами, особенно с человеком, сложнее: здесь помимо обычной биологической эволюции, основанной на отборе генов, необходимо учитывать еще социальную и культурную эволюцию, основанную на отборе идей, или мемов (в данном случае речь идет о таких мемах, как морально-нравственные нормы, правила поведения в обществе и т. п.) (Dawkins 1976).

Исследования последних лет показали, что моральные качества людей в значительной мере определяются генами, а не только воспитанием. Имеющиеся методы позволяют оценивать только верхушку айсберга – те наследственные черты, по которым у современных людей сохранилась изменчивость и которые еще не зафиксировались в нашем генофонде. Многие из аллелей, обеспечивавших рост альтруизма у наших предков, давно зафиксировались, т. е. достигли стопроцентной частоты. Они есть у всех людей, и поэтому такие методы, как близнецовый и сравнительно-генетический анализ, уже не могут их выявить.

Ясно, что способность к альтруистическому поведению в основе своей заложена в наших генах, ведь кооперация была необходи-

ма нашим предкам задолго до того, как они овладели речью и тем самым создали «питательную среду» для распространения и эволюции мемов. Любой здоровый человек при соответствующем воспитании способен научиться вести себя более или менее «кооперативно» и «альтруистично». Значит, некий генетический базис альтруизма есть у всех (соответствующие гены прочно зафиксировались в человеческой популяции). Однако до недавнего времени было очень мало экспериментальных данных, на основании которых можно судить о том, в какой фазе находится эволюция альтруизма в современном человечестве: закончился ли уже «генетический» этап, так что сегодня актуальными являются только социально-культурные аспекты этой эволюции, или эволюция альтруизма продолжается и на уровне генов.

В первом случае следует ожидать, что наследственная изменчивость людей по признакам, связанным с альтруизмом, очень мала или вовсе отсутствует, а столь очевидные всем нам поведенческие и морально-этические различия между людьми объясняются исключительно воспитанием, условиями жизни и разными случайными обстоятельствами. Во втором случае мы должны ожидать, что эти различия отчасти объясняются также и генами. Отчасти – потому что роль внешних факторов в становлении человеческой личности слишком очевидна, чтобы ее отрицать. Вопрос ставится следующим образом: оказывают ли индивидуальные генетические различия хоть какое-то влияние на наблюдаемую вариабельность людей по степени кооперативности, альтруизма и взаимного доверия?

В поисках ответа на этот вопрос используется, в частности, близнецовый анализ. При помощи специальных тестов определяют степень альтруизма (или, например, таких качеств, как доверчивость и благодарность) у множества пар однойяйцевых и разнаяйцевых близнецов, а потом сравнивают сходство результатов у разных пар. Если однойяйцевые близнецы больше похожи друг на друга по данному признаку, чем разнаяйцевые, это веский довод в пользу его генетической природы.

Такие исследования показали, что склонность к добрым поступкам, доверчивости и благодарности имеет в значительной мере генетическую природу. Наблюдаемые у людей различия по степени доверчивости и благодарности как минимум на 10–20 % заданы генетически (Cesarini *et al.* 2008).

Это очень серьезный вывод, имеющий далеко идущие последствия. Он означает, что биологическая эволюция альтруизма в че-

ловечестве еще не закончена. В популяции сохранился полиморфизм по генам, определяющим большую или меньшую склонность к кооперативному поведению и взаимному доверию. По-видимому, в разных природных, социальных и экономических условиях естественный отбор благоприятствует то доверчивым кооператорам, то недоверчивым эгоистам, и переменчивость этих условий способствует сохранению разнообразия. Есть и другой вариант объяснения, основанный не на переменчивости условий, а на частотно-зависимом «балансирующем» отборе. Чем больше кругом доверчивых альтруистов, тем выгоднее паразитировать на чужой доброте; но если паразитов много, их стратегия оказывается уже не столь выгодной, да и общество начинает воспринимать их как реальную угрозу и вырабатывает меры для обуздания эгоизма.

Выявляются и конкретные гены, влияющие на личность человека, в том числе на его моральные качества (Зорина и др. 2002). В последние годы активно изучается действие нейропептидов окситоцина и вазопрессина на социальное поведение животных и людей. В частности, оказалось, что у людей периназальное введение окситоцина повышает доверчивость и щедрость (Donaldson, Young 2008). Вместе с тем близнецовый анализ показывает, что эти черты характера являются отчасти наследственными. Это позволило предположить, что те или иные аллели генов, связанных с окситоцином и вазопрессином, могут влиять на склонность людей к альтруистическому поведению. Недавно удалось обнаружить связь между некоторыми аллельными вариантами гена окситоцинового рецептора (*OXTTR*) и склонностью людей проявлять бескорыстный альтруизм. Окситоциновый рецептор – белок, вырабатываемый некоторыми клетками мозга и отвечающий за их восприимчивость к окситоцину. Аналогичные свойства обнаружены также и у гена вазопрессинового рецептора (*AVPR1a*). В регуляторных областях этих генов имеются так называемые однонуклеотидные полиморфизмы. Это нуклеотиды, которые могут быть разными у разных людей (большинство нуклеотидов в каждом гене одинаковы у всех людей). Оказалось, что некоторые из аллелей этих генов обеспечивают меньшую, а другие – большую склонность к альтруизму (Israel *et al.* 2009). Подобные факты говорят о том, что альтруизм у людей даже сегодня еще может развиваться под действием биологических механизмов, а не только социально-культурных факторов.

### **Альтруизм, парохиализм и стремление к равенству**

У животных альтруизм в большинстве случаев либо направлен на родственников (что объясняется теорией родственного отбора), либо основан на принципе «ты мне – я тебе». Это явление называется «реципрокным, или взаимным, альтруизмом» (Trivers 1971). Оно встречается у животных, достаточно разумных, чтобы выбирать надежных партнеров, следить за их репутацией и наказывать обманщиков, потому что системы, основанные на взаимном альтруизме, крайне уязвимы и вообще не могут существовать без эффективных средств борьбы с обманщиками.

По-настоящему бескорыстная забота о неродственниках в природе встречается редко (Warneken, Tomasello 2006). Возможно, человек – чуть ли не единственный вид животных, у которого такое поведение получило заметное развитие. Впрочем, и люди гораздо охотнее помогают «своим», чем «чужим», хотя понятие «свой» для нас не всегда совпадает с понятием «родственник».

Недавно была предложена интересная теория, согласно которой альтруизм у людей развился под влиянием частых межгрупповых конфликтов (Choi, Bowles 2007). Согласно этой теории, альтруизм у наших предков был направлен в основном на членов «своей» группы. При помощи математических моделей было показано, что **альтруизм мог развиваться только в комплексе с парохиализмом (враждебностью к чужакам)(!).** В условиях постоянных войн с соседями сочетание внутригруппового альтруизма с парохиализмом обеспечивает наибольшие шансы на успешное размножение индивидуума. Следовательно, такие, казалось бы, противоположные свойства человека, как доброта и воинственность, возможно, развивались в едином комплексе. Ни та ни другая из этих черт по отдельности не приносили бы пользы своим обладателям.

Для проверки этой теории нужны факты, которые можно получить, в частности, при помощи психологических экспериментов. Как ни странно, мы до сих пор очень мало знаем о том, как происходит становление альтруизма и парохиализма в ходе развития детей. Недавно пробел начал восполняться благодаря специальным экспериментальным исследованиям (Fehr *et al.* 2008).

Выяснилось, что большинство трех- и четырехлетних детей ведут себя как абсолютные эгоисты. Принимая решения, маленький ребенок обращает внимание только на свою собственную выгоду,

судьба других детей ему совершенно безразлична. В возрасте 5–6 лет ситуация начинает меняться, а в 7–8 лет уже четко выражена готовность помочь ближнему (например, поделиться конфетой). Однако, как показали специальные тесты, это основано не столько на бескорыстном желании помочь, сколько на стремлении к равенству и справедливости: дети склонны отвергать нечестные, неравные варианты раздела конфет как в свою, так и в чужую пользу (Fehr *et al.* 2008).

Среди детей есть около 5 % добряков, беззаветных альтруистов, которые всегда заботятся о других, и доля таких детей не меняется с возрастом. Есть «вредины», которые пытаются все отобрать у других и никому ничего не дают. Их число снижается с возрастом. И есть «любители справедливости», которые стараются все поделить поровну, доля таких детей стремительно растет с возрастом.

Эти результаты заставляют задуматься. Какую роль играют в нашем обществе 5 % добряков? Не они ли дают нам моральные ориентиры, не на них ли держится мир? А если так, почему их всего 5 %? Может быть, потому, что излишнее размножение беззаветных альтруистов создает слишком благоприятную среду для эгоистов, которые будут паразитировать на чужой доброте. С этих позиций становится понятной и ключевая роль «любителей справедливости»: они сдерживают развитие социального паразитизма.

Полученные результаты также хорошо согласуются с теорией совместного развития альтруизма и парохиализма под влиянием острой межгрупповой конкуренции. Не исключено, что эволюционная история этих свойств психики в общих чертах повторяется в ходе развития детей. Оказалось, альтруизм и парохиализм развиваются у детей более или менее одновременно – в возрасте 5–7 лет. Причем оба свойства сильнее выражены у мальчиков, чем у девочек (*Ibid.*). Это легко объяснить с эволюционной точки зрения. Главными участниками межгрупповых конфликтов и войн всегда были мужчины. В условиях первобытной жизни мужчины-воины лично заинтересованы в том, чтобы не только они сами, но и другие мужчины племени находились в хорошей физической форме: не было смысла «блюсти справедливость» за их счет. Что же касается женщин, то в случае поражения группы в межгрупповом конфликте их шансы на успешное размножение снижались не так сильно, как у мужчин. Для женщин последствия такого поражения могли ограничиться лишь сменой полового партнера, тогда как

мужчины могли погибнуть или остаться без жен. В случае победы женщины тоже выигрывали явно меньше, чем мужчины, которые могли, к примеру, захватить пленниц.

Разумеется, эти свойства детской психики зависят не только от генов, но и от воспитания, т. е. являются продуктом как биологической, так и культурной эволюции. Но это не делает полученные результаты менее интересными. В конце концов, законы и движущие силы биологической и культурной эволюции во многом сходны, а сами процессы могут плавно перетекать друг в друга (Гринин и др. 2008). Например, новый поведенческий признак может поначалу передаваться из поколения в поколение посредством обучения и подражания, а затем постепенно закрепиться и в генах. Данное явление известно как «эффект Болдуина» и не имеет ничего общего с ламарковским наследованием приобретенных признаков (Dennett 2003).

### **Межгрупповые войны – причина альтруизма?**

Идею о том, что истоки человеческой нравственности следует искать в инстинктах, развившихся у наших предков в связи с общественным образом жизни, высказал еще Ч. Дарвин (1896); ему же принадлежит идея о связи эволюции альтруизма с межгрупповыми конфликтами. Как отмечалось выше, математические модели показывают, что острая межгрупповая конкуренция может способствовать развитию внутригруппового альтруизма. Для этого должно выполняться несколько условий, из которых наиболее важными являются три.

Во-первых, репродуктивный успех индивида должен зависеть от процветания группы (причем в понятие «репродуктивный успех» включается и передача своих генов потомству через родственников, которым индивид помог выжить и которые имеют много общих с ним генов). В том, что это условие выполнялось в коллективах наших предков, сомневаться не приходится. Если группа проигрывает межгрупповой конфликт, часть ее членов погибает, а у выживших снижаются шансы вырастить здоровое и многочисленное потомство. Например, в ходе межгрупповых конфликтов у шимпанзе группы, проигрывающие в борьбе с соседями, постепенно теряют и своих членов, и территорию, т. е. доступ к пищевым ресурсам.

Во-вторых, межгрупповая вражда у наших предков должна была быть достаточно острой и кровопролитной. Доказать это значительно труднее.

В-третьих, средняя степень генетического родства между соплеменниками должна быть существенно выше, чем между группами. В противном случае естественный отбор не сможет поддерживать жертвенное поведение (если предположить, что альтруизм не дает индивидууму никаких косвенных преимуществ – ни через повышение репутации, ни через благодарность соплеменников).

С. Боулс, один из авторов теории сопряженной эволюции альтруизма и враждебности к чужакам, попытался оценить, достаточно ли сильно враждовали между собой племена наших предков и достаточно ли высока была степень родства внутри группы, чтобы естественный отбор мог обеспечить развитие внутригруппового альтруизма (Bowles 2009). Боулс показал, что уровень развития альтруизма зависит от четырех параметров: 1) от интенсивности межгрупповых конфликтов, которую можно оценить по уровню смертности в войнах; 2) от того, в какой степени повышение доли альтруистов (например, храбрых воинов, готовых умереть ради своего племени) увеличивает вероятность победы в межгрупповом конфликте; 3) от того, насколько родство внутри группы превышает родство между враждующими группами; 4) от размера группы.

Чтобы понять, в каком диапазоне находились эти четыре параметра в коллективах первобытных людей, Боулс привлек обширные археологические данные. Он пришел к заключению, что конфликты в палеолите были весьма кровопролитными: от 5 до 30 % всех смертей, по-видимому, приходилось на межгрупповые конфликты. В книге А. П. Назаретяна «Антропология насилия и культура самоорганизации. Очерки по эволюционно-исторической психологии» (2008) собраны антропологические данные, свидетельствующие об очень высоком уровне насильственной смертности в архаичных обществах. Размеры человеческих коллективов в палеолите и степень родства в них тоже можно оценить по данным археологии, генетики и этнографии. В итоге остается только одна величина, которую почти невозможно оценить напрямую, – степень зависимости военных успехов группы от наличия в ней альтруистов (героев, храбрецов). Расчеты показали, что даже при самых низких значениях этой величины естественный отбор в популяциях охотников-собирателей должен способствовать поддержанию очень высокого уровня внутригруппового альтруизма. «Очень

высокий» уровень в данном случае соответствует величинам порядка 0,02–0,03. Иными словами, «ген альтруизма» будет распространяться в популяции, если шансы выжить и оставить потомство у носителя такого гена на 2–3 % ниже, чем у соплеменника-эгоиста. Может показаться, что 2–3 % – не очень высокий уровень самопожертвования. Однако на самом деле это значительная величина. Боулс приводит два наглядных расчета.

Пусть изначальная частота встречаемости данного аллеля в популяции равна 90 %. Если репродуктивный успех носителей этого аллеля на 3 % ниже, чем у носителей других аллелей, то уже через 150 поколений частота встречаемости «вредного» аллеля снизится с 90 до 10 %. Таким образом, с точки зрения естественного отбора трехпроцентное снижение приспособленности – очень дорогая цена. Теперь попробуем взглянуть на ту же величину (3 %) с «военной» точки зрения. Альтруизм на войне проявляется в том, что воины атакуют врагов, не щадя своей жизни, в то время как эгоисты прячутся за их спинами. Расчеты показали, что для того, чтобы степень альтруизма оказалась равной 0,03, военная смертность среди альтруистов должна составлять свыше 20 % (учитывая реальную частоту и кровопролитность палеолитических войн), т. е. всякий раз, когда племя сталкивается с соседями не на жизнь, а на смерть, каждый пятый альтруист должен пожертвовать жизнью ради общей победы. Надо признать, что это не такой уж низкий уровень героизма (Bowles 2009). Данная модель приложима к аспектам и к культурным факторам альтруизма, передающимся путем обучения и воспитания.

Таким образом, уровень межгрупповой агрессии у первобытных охотников-собирателей был вполне достаточен для того, чтобы «гены альтруизма» распространялись среди людей. Этот механизм работал бы даже в том случае, если бы внутри каждой группы отбор благоприятствовал исключительно эгоистам. А ведь это условие, скорее всего, соблюдалось далеко не всегда. Самоотверженность и военные подвиги могли повышать репутацию, популярность и, следовательно, репродуктивный успех людей в первобытных коллективах.

Упомянутый механизм поддержания альтруизма через улучшение репутации того, кто совершает альтруистический акт, называют «непрямой реципрокностью» (Alexander 1987). Он работает не только у людей, но и у некоторых животных. Например, у арабских серых дроздов *Turdoides squamiceps* только высокоранговые самцы

имеют право кормить своих сородичей. Эти общественные птицы конкурируют за право совершить «добрый поступок» (посидеть над гнездами в роли «часового», помочь ухаживать за птенцами, накормить товарища). Альтруистические акты приобрели у них отчасти символическое значение и служат для демонстрации и поддержания собственного статуса (Zahavi 1990). Вопросы репутации чрезвычайно важны в любом человеческом коллективе. Согласно одной из авторитетных гипотез, важным стимулом для развития речи у наших предков была необходимость посплетничать. Сплетни в рамках этой гипотезы рассматриваются как древнейшее средство распространения компрометирующих сведений о «неблагонадежных» членах социума, что способствует сплочению коллектива и наказанию обманщиков (Dunbar 1998).

В одном обзоре невозможно рассмотреть все направления исследований, связанных с эволюцией альтруизма. За рамками данной статьи остались, в частности: 1) работы, посвященные изучению обнаруженных у человека врожденных психологических предрасположенностей к эффективному выявлению обманщиков; 2) явление «дорогостоящего наказания» (*costly punishment*), которое проявляется в том, что люди готовы идти на жертвы ради эффективного наказания обманщиков (это тоже можно рассматривать как форму альтруизма, потому что человек жертвует своими интересами ради того, что он считает общественным благом или справедливостью); 3) изучение системы эмоциональной регуляции формирования моральных суждений (по результатам новейших нейробиологических исследований именно отделы мозга, связанные с эмоциями, играют ключевую роль в решении моральных дилемм; эмоция отвращения, вероятно, была «рекрутирована» в ходе эволюции для формирования неприязненного отношения к чужакам); 4) изучение роли религии, «дорогостоящих» ритуалов и религиозных обрядов как средств усиления парохияльного альтруизма (см.: Марков 2009) и др.

В заключение необходимо вкратце рассмотреть вопрос о том, какие этические выводы можно сделать из данных эволюционной этики, а какие ни в коем случае делать нельзя. Если тот или иной аспект нашего поведения, эмоций и морали вытекает из эволюционных закономерностей (имеет эволюционное объяснение), это вовсе не значит, что тем самым данное поведение получило эволюционное «оправдание», что оно является хорошим и правильным.

Например, враждебность к чужакам и войны с иноплеменниками были неотъемлемой частью нашей эволюционной истории и даже, вероятно, необходимым условием развития основ нашей морали, склонности к кооперации и альтруизму. Но то, что исторически наш альтруизм был направлен только на «своих», а к чужакам наши предки испытывали отвращение и вражду, не означает, что это тот образец нравственности, которому мы должны подражать сегодня. Эволюционная этика объясняет, но не оправдывает наши врожденные склонности. В настоящее время развитие морально-этических норм определяется культурной и социальной эволюцией в неизмеримо большей степени, чем эволюцией биологической, которая идет гораздо медленнее, и поэтому ее влияние на изменения морального *zeitgeist* («духа времени») на коротких временных отрезках (в масштабе десятилетий и веков) пренебрежимо мало. К счастью, помимо архаичных инстинктов и эмоций эволюция дала человеку еще и разум, и поэтому мы можем и должны подняться над своими биологическими корнями, своевременно пересматривая устаревшие этические рамки, которые эволюция навязала нашим предкам. Далеко не все эмоциональные и поведенческие стереотипы, способствовавшие распространению генов охотников каменного века, оптимальны для современного цивилизованного человека. В частности, эволюционная этика предупреждает нас о том, что в нас заложена врожденная склонность делить людей на своих и чужих и к чужим испытывать отвращение и неприязнь. Мы как разумные существа должны это понять и преодолеть.

### *Литература*

**Гринин, Л. Е., Марков, А. В., Коротаев, А. В.** 2008. *Макроэволюция в живой природе и обществе*. М.: ЛКИ/URSS.

**Дарвин, Ч.** 1896. *Происхождение человека и половой отбор* / пер. И. Сеченова. СПб.: Изд. О. Н. Поповой.

**Зорина, З. А., Полетаева, И. И., Резникова, Ж. И.** 2002. *Основы этологии и генетики поведения*. М.: Высшая школа.

**Марков, А. В.** 2009. Религия: полезная адаптация, побочный продукт эволюции или «вирус мозга»? *Историческая психология и социология истории* 2(1): 45–56.

**Назаретян, А. П.** 2008. *Антропология насилия и культура самоорганизации. Очерки по эволюционно-исторической психологии*. 2-е изд. М.: ЛКИ/URSS.

**Aanen, D. K., de Fine Licht, H. H., Debets, A. J. M., Kerstes, N. A. G., Hoekstra, R. F., Boomsma, J. J.** 2009. High Symbiont Relatedness Stabilizes Mutualistic Cooperation in Fungus-Growing Termites. *Science* 326: 1103–1106.

**Alexander, R. D.** 1987. *The biology of moral systems*. N. Y.: Aldine De Gruyter.

**Bowles, S.** 2009. Did Warfare Among Ancestral Hunter-Gatherers Affect the Evolution of Human Social Behaviors? *Science* 324: 1293–1298.

**Cesarini, D., Dawes, C. T., Fowler, J. F., Johannesson, M., Lichtenstein, P., Wallace, B.** 2008. Heritability of Cooperative Behavior in the Trust Game. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 105(10): 3721–3726.

**Choi, J. K., Bowles, S.** 2007. The coevolution of parochial altruism and war. *Science* 318: 636–640.

**Chuang, J. S., Rivoire, O., Leibler, S.** 2009. Simpson's Paradox in a Synthetic Microbial System. *Science* 323: 272–275.

**Dawkins, R.** 1976. *The Selfish Gene*. Oxford: Oxford University Press.

**Dennett, D.** 2003. The Baldwin Effect, a Crane, not a Skyhook. In Weber, B. H., Depew, D. J., *Evolution and learning: The Baldwin Effect Reconsidered*. Cambridge, MA: MIT Press, p. 69–106.

**Diamond, J.** 1997. *Guns, Germs, and Steel: The Fates of Human Societies*. N. Y. Norton & Company.

**Donaldson, Z. R., Young, L. J.** 2008. Oxytocin, Vasopressin, and the Neurogenetics of Sociality. *Science* 322: 900–904.

**Dunbar, R.** 1998. *Grooming, gossip, and the evolution of language*. Cambridge, Ma: Harvard University Press.

**Fehr, E., Bernhard, H., Rockenbach, B.** 2008. Egalitarianism in Young Children. *Nature* 454: 1079–1083.

**Fiegna, F., Yu, Y.-T. N., Kadam, S. V., Velicer, G. J.** 2006. Evolution of an Obligate Social Cheater to a Superior Cooperator. *Nature* 441: 310–314.

**Field, J., Cronin, A., Bridge, C.** 2006. Future Fitness and Helping in Social Queues. *Nature* 441: 214–217.

**Fisher, R. A.** 1930. *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.

**Gore, J., Youk, H., van Oudenaarden, A.** 2009. Snowdrift Game Dynamics and Facultative Cheating in Yeast. *Nature* 459: 253–256.

**Haldane, J. B. S.** 1955. Population Genetics. *New Biology* 18: 34–51.

**Hamilton, W. D.** 1964. The Genetical Evolution of Social Behavior. *Journal of Theoretical Biology* 7(1): 1–52.

**Hughes, W. O. H., Oldroyd, B. P., Beekman, M., Ratnieks, F. L. W.** 2008. Ancestral Monogamy Shows Kin Selection is Key to the Evolution of Eusociality. *Science* 320: 1213–1216.

**Israel, S., Lerer, E., Shalev, I., Uzefovsky, F., Riebold, M. et al.** 2009. The Oxytocin Receptor (OXTR) Contributes to Prosocial Fund Allocations in the Dictator Game and the Social Value Orientations Task. *Public Library of Science ONE* 4(5): e5535.

**Kessin, R. H.** 2000. Cooperation can be dangerous. *Nature* 408: 917–919.

**Khare, A., Santorelli, L. A., Strassmann, J. E., Queller, D. C., Kuspa, A., Shaulsky, G.** 2009. Cheater-resistance is not futile. *Nature* 461: 980–982.

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

**Rainey, P. B.** 2007. Unity from Conflict. *Nature* 446: 616.

**Reeve, H. K., Hölldobler, B.** 2007. The Emergence of a Superorganism through Intergroup Competition. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 104(23): 9736–9740.

**Stoner, D. S., Weissman, I. L.** 1996. Somatic and Germ Cell Parasitism in a Colonial Ascidian: Possible Role for a Highly Polymorphic Allorecognition System. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 93(26): 15254–15259.

**Trivers, R. L.** 1971. The Evolution of Reciprocal Altruism. *Quarterly Review of Biology* 46: 35–37.

**Warneken, F., Tomasello, M.** 2006. Altruistic Helping in Human Infants and Young Chimpanzees. *Science* 311: 1301–1303.

**Wenseleers, T., Ratnieks, F. L. W.** 2006. Enforced Altruism in Insect Societies. *Nature* 442: 50.

**Zahavi, A.** 1990. Arabian Babblers: The Quest for Social Status in a Cooperative Breeder. In Stacey, P. B., Koenig, W. D. (eds.), *Cooperative Breeding in Birds: Long-term Studies of Ecology and Behavior*. Cambridge: Cambridge University Press, p. 103–130.