

Лекция 8. Эволюция альтруизма

Мораль с точки зрения эволюции, основы альтруизма

Иммануил Кант (1724-1804) говорил, что две вещи наполняют душу всегда новым и все более сильным удивлением и благоговением, чем чаще и продолжительнее мы размышляем о них, — это звездное небо надо мной и моральный закон во мне. Череп беззубого старика из Дманиси (~ 1.7 млн. лет) — возможно, древнейшее свидетельство альтруистического поведения гоминид.



Рис. 8.1. Череп беззубого старика

Определение 8.1. *Альтруизм в этике — нравственный принцип, предписывающий бескорыстные действия, направленные на благо других людей. Способность приносить свою выгоду в жертву ради общего блага*

Определение 8.2. *Альтруизм в биологии — поведение, ведущее к повышению приспособленности (репродуктивного успеха) других особей в ущерб своим собственным шансам на успешное размножение.*

Так удобно говорить, потому что естественный отбор автоматически (по определению) способствует росту приспособленности. Поэтому организмы неизбежно приобретают такой вид и строение, как будто у них есть цель или корыстный интерес: оставить побольше жизнеспособных потомков. А если организм вдруг начинает вести себя так, как будто он жертвует этим своим корыстным интересом ради интересов другого организма, то это, по аналогии, удобно называть альтруизмом.

Вместо альтруизма также можно говорить поведенческий или иной признак, повышающий приспособленность других особей ценой снижения приспособленности особи, обладающей этим признаком. Кажется бы, в результате должны развиваться только эгоистичные адаптации. Проблема исчезает, если вспомнить, что отбор может действовать на разных уровнях (генов, особей, групп и др.).

Самая распространенная модель, объясняющая эволюцию альтруизма — теория родственного отбора. Эгоизм на уровне гена может вести к альтруизму на уровне организма. На уровне аллелей альтруизма быть не может. Аллель, помогающий за свой счет распространяться конкурирующим аллелям, будет просто вытеснен из генофонда и исчезнет. Ген всегда эгоистичен. На уровне организма возможен альтруизм, который фактически является проявлением генетического эгоизма. Это возможно, поскольку аллель — не единичный объект. У всех его копий, присутствующих в генофонде, корыстный интерес один и тот же, общий. Аллелю как множественному объекту иногда бывает выгодно пожертвовать одной или двумя своими копиями, чтобы дать преимущество другим своим копиям, заключенным в других организмах (теория родственного отбора).

Остальные четыре варианта невозможны (не будут развиваться). Ведь если признак не в интересах генов, обеспечивающих его развитие, то эти гены (гены данного признака) будут исчезать из генофонда, проигрывая в конкуренции своим аллелям — генам отсутствия данного признака. Следовательно, гены признака исчезнут, а с ними и признак. До тех пор, пока генетическая наследственность остается единственным способом запоминания результатов эволюции, устойчивое сохранение признаков, противоречащих интересам генов, невозможно. Это становится возможно только с появлением нового типа репликаторов (мемов) и нового типа негенетической (культурной) наследственности — и, соответственно, нового типа эволюции. Уже не биологической, а культурной.

Интересы группы	Интересы особи	Интересы гена	Результат	Пример
+	+	+	Большинство адаптаций	Защитная окраска
+	-	+	Альтруизм	Забота о родственниках
-	+	+	Эгоизм, вредный для группы	Инфантицид
-	-	+	«Эгоистичные гены»	tr-, нарушители мейоза, МГЭ, вирусы...

Рис. 8.2. Соотношение интересов групп, особей и генов в ходе развития адаптации

Создателями теории родственного отбора являются Рональд Фишер, Джон Холдейн и Уильям Гамильтон.

Пусть существует аллель, ген альтруизма, который склоняет своего обладателя к альтруистическому жертвованию. Ген альтруизма будет поддержан отбором и распространится в популяции, если выполняется следующее неравенство:

$$RB > C$$

R — степень генетического родства жертвователя и принимающего жертву.

B — Репродуктивное преимущество, полученное адресатом альтруистического акта.

C — репродуктивный ущерб, нанесенный жертвователем самому себе.

Если от акта альтруизма выигрывает не одна, а несколько особей ген альтруизма будет поддержан отбором и распространится в популяции, если

$$NRB > C$$

N — число принимающих жертву.

Перепончатокрылые насекомые — группа, в которой эволюция альтруизма зашла особенно далеко (эусоциальность у многих представителей). В отряде перепончатокрылых у родных сестер $R = \frac{3}{4}$, тогда как у большинства других животных у сестер $R = \frac{1}{2}$ (так же, как у родителей и их детей). Поэтому самкам перепончатокрылых, при прочих равных, выгоднее выращивать сестер, чем дочерей. У перепончатокрылых гаплоидная система, то есть самка развивается из оплодотворенного яйца, а самец — не из оплодотворенного яйца. Самка сама может контролировать пол потомка.

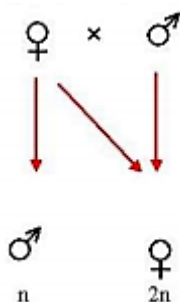


Рис. 8.3. Гаплоидная детерминация пола



Рис. 8.4. Перепончатокрылые

Эволюция альтруизма, социальный паразитизм

Главное препятствие на пути альтруизма — это социальный паразитизм. Это можно увидеть на опыте Пола Рейни с бактерией *Pseudomonas fluorescens*.



Рис. 8.5. *Pseudomonas fluorescens*

Если этих бактерий посадить в жидкую питательную среду, то они сначала развиваются как одиночные клетки. Когда остается мало кислорода, преимущество получают мутанты, выделяющие клей. Группы таких бактерий склеиваются и всплывают на поверхность, где кислорода больше. В колониях появляются обманщики — обратные мутанты, которые не производят клей, но пользуются преимуществами жизни в группе. Ничто не препятствует размножению обманщиков, поэтому колония в конце концов разрушается. Дальнейшее развитие кооперации оказывается невозможным из-за социального паразитизма.

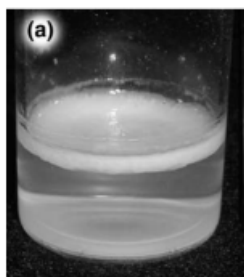


Рис. 8.6. Колония бактерий (мутантов)

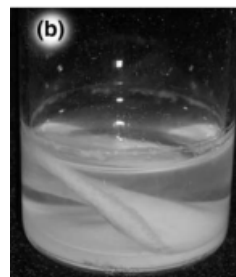


Рис. 8.7. Размножение обманщиков (обратных мутантов)

Аналогичная ситуация обнаружена у природных популяций социальных микроорганизмов — у бактерий *Мухосoccus xanthus*.

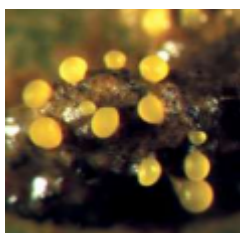


Рис. 8.8. Плодовые тела



Рис. 8.9. Скопление

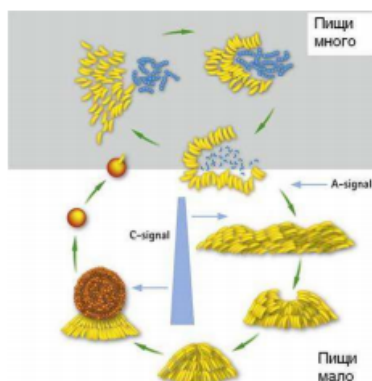
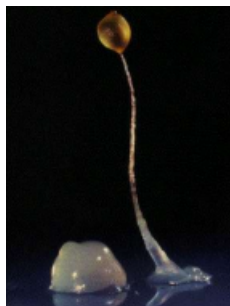


Рис. 8.10. Жизненный цикл

Когда пищи недостаточно, эти бактерии при помощи химической коммуникации собираются в кучу и строят многоклеточное плодовое тело, в котором часть бактерий превращается в споры. Это позволяет им пережить голодные времена. Проблема в том, что не все бактерии могут превратиться в споры. Тогда бактерия должна пожертвовать собой и стать строительным материалом для того, что построить ножку для спора. Эти бактерии не смогут передать свои ген в следующее поколение. Социальный паразитизм — главное препятствие на пути развития кооперации. В смешанных культурах миксококков доля обманщиков неуклонно растет, культура деградирует и погибает. Однако у честных иногда появляются мутации, позволяющие прогонять обманщиков, не принимать их в свое скопление. У обманщиков, в свою очередь, отбор поддерживает мутации, помогающие преодолеть защитные механизмы честных. Это приводит к нескончаемой эволюционной гонке вооружений.

Аналогичная ситуация обнаружена у амёб *Dictyostelium*. При недостатке пищи собираются в многоклеточные агрегаты, из которых затем образуются плодовые тела на длинной ножке. Обманщики захватывают лучшие места в плодовом теле и превращаются в споры, предоставив работу по созданию ножки честным.

Рис. 8.11. Амёбы *Dictyostelium*

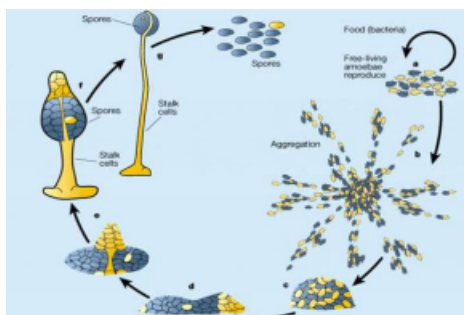


Рис. 8.12. Жизненный цикл

В многоклеточном организме одни клетки (соматические) проявляют альтруизм, отказываясь от собственного размножения ради других (половых клеток). Есть два способа создания многоклеточного организма:

- 1) из скопления разнородных клеток;
- 2) из потомков одной клетки.

Первый способ оказался тупиковым: получают в лучшем случае простые плазмодии и плодовые тела. Все сложные многоклеточные организмы в ходе эволюции произошли вторым способом. Лучший способ не допустить появления обманщиков — свести генетическое разнообразие к нулю, чтобы R было равно 1. Эволюция неоднократно пыталась создать многоклеточный организм из социальных бактерий (таких как *Mycococcus*) и одноклеточных эукариот (таких как *Dictyostelium*). Но эти попытки оказались неудачными (из-за обманщиков). Настоящие сложные многоклеточные организмы получились только из клонов — потомков одной клетки с $R = 1$.

Эусоциальность (высшая форма социальности, при которой часть особей полностью отказывается от размножения) обнаружена у сосальщиков *Himasthla*, паразитов морской улитки. В теле моллюска паразиты размножаются бесполом путем, образуя клоны ($R = 1$). Особи делятся на две касты: крупных цариц и мелких, неспособных к размножению солдат. Солдаты блюдут интересы клона, нападая на конкурентов — других паразитов, пытающихся проникнуть в улитку, в том числе на представителей других клонов того же вида сосальщиков. Атакующие солдаты помечены стрелочками с подписью *attacker*.

У некоторых тлей самка, размножающаяся партеногенетически, производит два типа генетически идентичных ($R = 1$) личинок: обычных, которые будут продолжать род, и солдат, которые имеют более прочную кутикулу, не размножаются и защищают клон от врагов. Тли, у которых нет эусоциальности, при нападении наездника



Рис. 8.13. Эусоциальность у паразитических червей

выделяют липкие вещества, что не приносит пользы им самим, но спасает других членов клона. Это поведение усиливается с ростом N .



Рис. 8.14. Личинка златоглазки поедает тлю



Рис. 8.15. Тли солдаты атакуют личинку златоглазки

Теория группового отбора

Под групповым отбором обычно понимают селективное выживание/размножение целых групп. Классическая теория группового отбора предполагает, что признак, вредный для индивида, но полезный для группы, может распространяться просто за счет того, что он полезен для группы, так как группы, где много альтруистов, будут лучше размножаться или реже вымирать. Эта теория была популярна вплоть до 1970-х годов. Потом пришла в упадок. Сейчас наметилось некоторое возрождение. Моделирование показало, что классический групповой отбор срабатывает только в некоторых специфических ситуациях, а в общем случае индивидуальный отбор берет верх над групповым и альтруисты вымирают.

Дарвин об эволюции морали: “Когда два племени первобытных людей сталкивались между собой, то племя, которое заключало в себе большее число храбрых, верных и преданных членов должно было иметь больше успеха и покорить другое. Но с течением времени оно, как показывает история всех прошедших веков, будет, в свою очередь, покорено каким-либо другим, еще более одаренным племенем. Та-

ким образом общественные и нравственные качества развиваются и распространяются мало-помалу по всей земле”. Дарвин для объяснения группового отбора привлек острую межгрупповую конкуренцию или вражду — фактор, который действительно способен сделать групповой отбор эффективным.

Межгрупповая конкуренция способствует внутригрупповой кооперации. Члены группы соревнуются за свою долю общественного пирога. Размер пирога зависит от успешности группы в соревновании с другими группами. Чем больше сил тратят особи на внутригрупповую борьбу, тем меньше их остается на общественно-полезную деятельность. Анализ этой модели показал, что межгрупповая конкуренция может быть мощным стимулом для развития внутригрупповой кооперации даже при низком уровне внутригруппового родства.

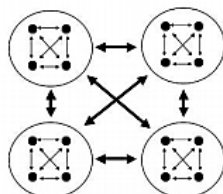


Рис. 8.16. Вложенное перетягивание каната

На основе этого возникает теория сопряженной эволюции парохимального альтруизма и войн. Предполагается, что альтруизм у предков развился в результате острой межгрупповой конкуренции. А был направлен только на своих и развивался в комплексе с враждебностью к чужакам. Такой альтруизм называют парохимальным (местническим, узким, только для своих). Математические модели показывают, что без враждебности к чужим любовь к своим не развивается. Иначе не дает репродуктивного преимущества. Получается, что самые лучшие качества (доброта, верность и т.п.) могли развиваться только в комплексе с худшими (воинственность, ксенофобия).

Уровень межгрупповой агрессии у палеолитических охотников — собирателей был достаточно высок (5 — 30% смертей приходилось на вооруженные конфликты), чтобы обеспечить распространение генов, ответственных за внутригрупповой альтруизм. Хотя носители генов альтруизма чаще погибали и оставляли меньше потомства по сравнению со своими соплеменниками-эгоистами, гены альтруизма всё равно должны были распространяться, если присутствие в племени героев- альтруистов повышало шансы на победу в войне с соседями.

6 универсальных эмоций, которые вроде бы по мимике одинаково распознаются людьми всех культур: горе, гнев, радость, отвращение, удивление, страх. Из этих



Рис. 8.17. Палеолитические охотники-собиратели

всебх эмоций только одна является уникальной для людей. Отвращение — специфическая эмоция *H.sapiens*, почти не развитая у других животных. Возможно, изначально выполняла чисто гигиеническую функцию (первичное отвращение), но может привлекаться для поддержания ксенофобии. Отвращение отключает эмпатию и моделирование психики другого человека и способствует дегуманизации иных.



Рис. 8.18. 6 универсальных эмоций

Реципрокный (взаимный) альтруизм

Идея состоит в том, что альтруистическое поведение может развиваться на основе взаимности. Стратегия следующая: помоги другому, и он в будущем поможет тебе. А если не поможет, то больше ему не помогай или накажи.

Грумминг (взаимное выбирание паразитов из шерсти) превратился у обезьян в средство поддержания товарищеских отношений. Стимулирует выделение окситоцина и дружбу.

Взаимный альтруизм требует умения выделять из числа сородичей тех, кто рекомендовал себя как эгоист, и не иметь с ними никаких дел. Для этого нужен неплохой социальный интеллект и память. Так достигаются сразу две цели: эгоизм



Рис. 8.19. Груминг

оказывается наказан (снижается выгодность эгоистического поведения), а особь, избегающая общения с эгоистами, повышает свои шансы не быть обманутой. Можно предположить, что должно было выработаны психологические адаптации, помогающие выявлять и запоминать обманщиков. Люди лучше запоминают информацию о дурных поступках людей, чем о хороших и нейтральных. Люди лучше справляются с разнообразными задачами, если условие задачи подается в контексте обмана, жульничества и нарушения моральных норм.

К примеру взаимного альтруизма относятся летучие мыши-вампиры *Desmodus rotundus*. Они предпочитают питаться кровью лошадей. Если две ночи подряд не смогла напиться крови — умрет от голода, если не получит помощь от сородича. Без взаимопомощи смертность взрослых особей составляла бы 82% в год, в действительности — 24%. Они формируют группы по 8-12 самок с детенышами; самцы охраняют территорию (свое дерево) и конкурируют друг с другом. Помогают не только родне, но и не родственным особям из своей группы, но незнакомцам — никогда. Формируют пары друзей, помогающих друг другу (реципрокность). Узнают друг друга, издавая индивидуальные звуковые сигналы.



Рис. 8.20. Летучие мыши-вампиры

Дети до 3-4 лет ведут себя как абсолютные эгоисты. К 7-8 годам они начинают думать и о других. Забота о ближнем у детей связана с эгалитаризмом — стремлени-

ем к равенству. Одновременно с эгалитаризмом у детей развивается парохиализм — преимущественная забота о своих, причем у мальчиков эта черта выражена сильнее. Возможно, у первобытных людей альтруизм, эгалитаризм и парохиализм развивались параллельно под действием одного и того же фактора — частых межгрупповых конфликтов. Умение делиться пищей и другими ресурсами с не родственниками — одна из важных особенностей человека.

Эгалитаризм, справедливость

В простых формах эгалитаризм встречается у обезьян. Справедливость первого порядка: не допустить, чтобы другому досталось больше, чем мне. У обезьян хорошо развита. Справедливость второго порядка: даёте мне — дайте и им тоже. Единичные наблюдения у гоминоидов, обученных человеческому языку (Панбаниша). Скорее всего, происходит из опасения, что сородичи будут разгневаны несправедливостью. Эгалитаризм мог дополнительно развиться у людей как одно из средств борьбы с социальным паразитизмом. Возможно, развивался в комплексе с парохиализмом (среди своих всё должно быть по справедливости, а что до чужих, то на них мораль не распространяется).

Непрямая реципрокность (забота о репутации)

Не все альтруистические поступки людей можно объяснить родственным отбором (помогают не только родне), реципрокностью (помогают тем, кто заведомо не сможет отблагодарить) и парохиальностью (помощь голодающим детям из далекой страны). Такое поведение тоже может иметь эволюционные корни, так как оно приносит пользу альтруисту через повышение его репутации в глазах соплеменников (непрямая реципрокность). Подтверждения состоятся в том что:

- 1) отсутствие реального интереса к тому, дойдет ли пожертвование до адресата;
- 2) резкое снижение частоты альтруистических поступков по мере роста анонимности ситуации.

У дроздовых тимелий (*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 служат для демонстрации и поддержания собственного статуса.

Эффективная система коммуникации (речь) способствует развитию не прямой реципрокности, а также средств обуздания обманщиков. Есть мнение (*R.Dunbar*), что

главным стимулом для развития речи у предков людей была необходимость посплетничать.

Люди крайне чувствительны к малейшим намекам на то, что кто-то может узнать об их поступке. Люди, проходящие в условиях полной анонимности тест Диктатор, ведут себя более альтруистично, если на рабочем столе компьютера присутствует стилизованное изображение двух глаз.



Рис. 8.21. Изображение двух глаз

Достаточно разместить в интерьере три точки, расположенные в виде перевернутого треугольника, чтобы испытуемые начали вести себя более альтруистично по сравнению с контрольной ситуацией, когда точки расположены наоборот. Человек едва ли может когда-либо быть уверен на 100%, что о его поступке никто не узнает.