

## ГЛАВА 3.

### *Пределы совершенства*

---

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

ся (Cain, 1979) неизменно верен взглядам, изложенным в его острой и изящной статье “Совершенство животных”.

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

парноногой многоножке *Polyxenius*, где показано, что признак, описываемый ранее как “орнамент” (что может быть бесполезнее?), — это почти в буквальном смысле ось, вокруг которой вращается вся жизнь животного” (Cain, p.51).

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

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

ными опытами Гульда, и не в мою пользу говорит тот факт, что будь я, как это ни невозможно, достаточно изобретателен, чтобы придумать их сам, я все равно не стал бы этим заниматься по причине своего чрезмерного адапционизма. Я просто *знал*, что Веннер неправ (Dawkins, 1969)!

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

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

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

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

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

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

В ходе эволюции индивидуального развития оленей у них выработался механизм, благодаря которому рога растут непропор-

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

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

Все сказанное об аллометрии применимо также к плейотропии — способности одного гена давать несколько фенотипических эффектов. Это третье из предполагаемых ограничений совершенства, которые я хочу убрать с дороги, прежде чем приступить к своему основному перечню. Оно уже было упомянуто в моей цитате из Райта. Источник путаницы здесь, вероятно, в том, что плейотропия использовалась в качестве аргумента обеими полемизирующими сторонами, если только это можно назвать по-

лемикой. Фишер (Fisher, 1930b) показал нам, как маловероятно то, чтобы какой-либо фенотипический эффект гена был нейтрален; так насколько же менее вероятно, чтобы *все* фенотипические эффекты гена оказались нейтральными. С другой стороны, Левонтин (Lewontin, 1979b) отметил, что “многие изменения признаков являются в большей степени следствием плейотропного действия генов, нежели прямым результатом естественного отбора по самим признакам. Желтый цвет мальпигиевых сосудов у насекомого не может сам по себе быть объектом для естественного отбора, поскольку ни один организм никогда этого цвета не увидит. Здесь мы, скорее, имеем дело с плейотропным последствием биохимических преобразований красного глазного пигмента, которые могут иметь приспособительное значение”. Тут нет настоящего разногласия. Фишер говорил о том, как влияет на отбор генетическая мутация, а Левонтин — о том, как влияет на отбор фенотипический признак; равным счетом то же самое разграничение я провел, когда рассуждал о нейтральности, как ее понимают генетики, работающие на биохимическом уровне.

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



(Fisher, 1930a) об эволюции доминантности, теории старения Медоуэра (Medawar, 1952) и Уильямса (Williams, 1957) и теория Гамильтона (Hamilton, 1967) об инертности Y-хромосомы. В связи со сказанным, если у мутации есть один полезный эффект и один вредный, то у отбора нет причин не благоприятствовать генам-модификаторам, которые разделяют эти два эффекта или же ослабляют вредный, усиливая полезный. Здесь, как и в случае с аллометрией, Левонтин представляет действие генов слишком уж неизменным, рассматривая плейотропию, как если бы она была свойством самого гена, а не взаимодействия между геном и его (способным к модификации) эмбриональным окружением.

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

## Не в ногу со временем

Животные, которых мы видим, с большой вероятностью уже устарели, так как они созданы действием генов, прошедших отбор в некую давнюю эпоху, когда условия были иными. Мэйнард

Смит (Maynard Smith, 1976b) предлагает количественную меру данного эффекта — “груз отставания”. Он (Maynard Smith, 1978b) ссылается на Нельсона, который показал, что олуши, в норме откладывающие только одно яйцо, вполне способны благополучно высидеть и выкормить двоих птенцов, если еще одно яйцо подбросить в качестве эксперимента. Несомненно, затруднительный случай для гипотезы Лэка об оптимальном размере выводка, и сам Лэк (Lack, 1966) не замедлил использовать “запаздывание” в качестве лазейки. Он выдвинул предположение, вполне правдоподобное, что выводок из одного птенца сформировался у олуш в тот период, когда пища была не столь обильна, и что у них еще не было времени проэволюционировать в соответствии с изменившимися обстоятельствами.

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

рит во многом то же самое: “Следовательно, биологи в каком-то смысле вынуждены придерживаться крайне адапционистского хода рассуждений, поскольку альтернативные варианты, которые несомненно действуют во многих случаях, в конкретных случаях невозможно проверить”.

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

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

Здесь уместен аналогичный пример, услышанный мной от Р. Д. Александера. Мотыльки летят на пламя свечи, что никак не улучшает их совокупную приспособленность. В мире до изобретения свечей маленькие источники яркого света в темноте могли

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

Но тут мы затрагиваем материи более тонкие, чем просто гипотеза отставания во времени. Это уже упоминавшаяся проблема того, какие признаки животных мы предпочитаем определять как самостоятельные единицы, которые необходимо объяснять. Левонтин (Lewontin, 1979b) ставит этот вопрос так: “Каковы “естественные лоскутки” движущих сил эволюции? Какова структура фенотипа в эволюции? Каковы фенотипические единицы эволю-

ции?” Парадокс о пламени свечи возник только из-за способа, каким мы предпочли охарактеризовать поведение мотылька. Мы спросили: “Почему мотыльки летят в пламя свечи?” — и были озадачены. Если бы мы определили поведение по-иному и спросили: “Почему мотыльки движутся под постоянным углом к световым лучам (а это может случайно направлять их по спирали к источнику света, когда оказывается, что лучи не параллельны)?” — тогда, возможно, мы были бы озадачены меньше.

Рассмотрим более серьезный пример: мужскую гомосексуальность у человека. На первый взгляд, существование заметного меньшинства мужчин, предпочитающих половые контакты с представителями своего пола, создает затруднение для любой незатейливой дарвинистской теории. Довольно путаный заголовок распространявшейся частным образом гомосексуалистской брошюры, автор которой был достаточно любезен, чтобы прислать ее мне, подытоживает проблему: “Почему вообще есть “геи”? Почему эволюция не уничтожила “гейство” миллионы лет назад?” Между прочим, по мнению автора, эта проблема так важна, что подрывает основы всего дарвиновского мировоззрения. Трайверс (Trivers, 1974), Уилсон (Wilson, 1975, 1978) и особенно Вайнрих (Weinrich, 1976) обсуждают разнообразные варианты возможности того, что в некий период истории гомосексуалы могли быть функционально эквивалентны стерильным рабочим, которые не имеют своего потомства, чтобы лучше заботиться о других родственниках. Мне эта мысль не кажется особенно правдоподобной (Ridley & Dawkins, 1981), и уж конечно не более правдоподобной, чем гипотеза “подленького самца”. Согласно последней, гомосексуальность представляет собой “альтернативную тактику самцов” для получения возможности спариваться с самками. В обществе, где доминирующие самцы охраняют свои гаремы, отношение доминирующего самца к заведомому гомосексуалу будет с большей вероятностью толерантным, чем к заведомому гетеросексуалу, и, на основании этого, подчиненный в других отношениях самец сможет тайно копулировать с самками.

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

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

Даже если имеются гены, которые в сегодняшних условиях формируют гомосексуальный фенотип, это не означает, что в других условиях, скажем, в тех, какие были у наших предков в плейстоцене, они должны были оказывать такое же фенотипическое действие. Ген гомосексуальности, существующий в нашей современной среде, мог быть в плейстоцене геном чего-то совершенно иного. Итак, здесь мы обнаружили возможность особой разновидности “эффекта запаздывания во времени”. Может быть так, что фенотип, который мы пытаемся объяснить, даже и не су-

ществовал в неких давних условиях среды, и это несмотря на то, что соответствующий ген тогда уже повсюду существовал. Обычный эффект запаздывания, который мы обсуждали в начале настоящего раздела, касался изменений окружающей среды, проявившихся в изменении давления отбора. А теперь мы добавили более тонкую мысль, что изменения окружающей среды могут менять саму природу фенотипического признака, который мы беремся объяснять.

## Исторически обусловленные ограничения

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

Найти у животных бесспорные примеры устройств, нелепых, будто нарисованных Хитом Робинсоном (или Рубом Голдбергом — Gould, 1978), труднее, чем можно предположить, исходя из предыдущего абзаца. Мой любимый пример, подсказанный профессором Дж. Д. Карри, — возвратный гортанный нерв. У млеко-

питающих, особенно у жирафа, кратчайший путь от мозга до гортани ни в коем случае не пролегает через заднюю стенку аорты, однако именно там проходит возвратный гортанный нерв. Можно предположить, что когда-то у отдаленных предков млекопитающих прямая линия между выходом данного нерва и его конечным органом проходила сзади от аорты. Когда же, в свой срок, шея начала удлиняться, то и нерв стал увеличивать свой крюк вокруг аорты, однако предельная стоимость каждого этапа удлинения этого окольного пути была небольшой. Значительная мутация могла бы полностью изменить прохождение нерва, но только ценой серьезных нарушений раннего эмбрионального развития. Возможно, что обладающий пророческим даром богоподобный дизайнер мог еще в девоне предвидеть жирафа и изначально направить этот нерв по-другому, но естественный отбор не может предвидеть. Как заметил Сидни Бреннер, нельзя рассчитывать на то, что естественный отбор мог благоприятствовать какой-нибудь бесполезной мутации в кембрии просто потому, что «она могла пригодиться в меловом периоде».

Достойная кисти Пикассо голова плоских рыб, например камбалы, гротескно вывернутая, чтобы привести оба глаза на одну сторону, — вот еще один впечатляющий пример исторического ограничения совершенства. Эволюционная история этой рыбы так ясно прописана в ее анатомии, что данным примером вполне можно затыкать глотки религиозным фундаменталистам. То же касается и любопытного факта, что сетчатка глаза позвоночных выглядит, как будто ее установили задом наперед. Светочувствительные «фотоэлементы» находятся на задней стороне сетчатки, и свет, чтобы дойти до них, должен, с некоторым неизбежным затуханием, пройти через прилегающие участки электросхемы. Предположим, что возможно описать очень длинную последовательность мутаций, которая в конце концов вела бы к образованию глаза с «правильно повернутой», как у головоногих моллюсков, сетчаткой, и это в итоге могло бы оказаться немножко более эффективным. Но расходы, связанные с эмбриональными перестройками,



были бы так велики, что естественный отбор жестко выбраковывал бы промежуточные формы, благоприсягнув соперничающей, сделанной топорно и при всем том неплохо работающей. Питтендрай (Pittendrigh, 1958) хорошо охарактеризовал образование адаптаций как “мешанину из временных приспособлений, сложенную при первой возможности из того, что было под рукой, и задним числом, а не предусмотрительно, одобренную естественным отбором” (см. также Jacob, 1977 — о “кустарности”).

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

сильного естественного отбора с периодами ослабления отбора и дрейфом генов может оказаться рецептом для перехода через долины к высокогорным плато. Очевидно, что если нужно будет зарабатывать очки в дебатах по проблеме “адаптационизма”, то обеим спорящим сторонам найдется, где развернуться!

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

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

Полезным учебным примером тут может оказаться мюллеровская мимикрия у бабочек. Тернер (Turner, 1977) отмечает, что “у длиннокрылых бабочек американских тропических лесов (итомииды, хеликониды, данаиды, белянки, перикопиды) различают шесть типов предупреждающей окраски, и хотя все виды бабочек с предупреждающей окраской входят в одно из этих “колец” мимикрии, сами эти кольца сосуществуют в одних и тех же местобитаниях почти на всей территории американских тропиков, оставаясь при этом очень четко различимыми... Поскольку различия между типами окраски слишком велики, чтобы преодолеть их с помощью единичной мутации, то конвергенция практически невозможна, и кольца мимикрии будут сосуществовать неопределенно долгое время”. Это один из немногих случаев, когда можно приблизиться к пониманию “исторически обусловленных ограничений” во всех генетических подробностях. Не исключено, что он дает нам также ценную возможность для изучения генетических деталей “перехода через долины”, который в данном случае будет заключаться в выходе некоего вида бабочки из орбиты одного кольца мимикрии, с тем чтобы в конце концов быть “захваченным” “силой притяжения” другого кольца мимикрии. Не привлекая в данном случае дрейф генов в качестве объяснения, Тернер, однако, указывает на дразнящий воображение факт: “На юге Европы *Amata phegea*... увлекла за собой *Zygenea ephialtes* из кольца мюллеровской мимикрии пестрянок, равнокрылых и пр., к которому та по-прежнему принадлежит на севере Европы, за пределами ареала *A. phegea*”.

Левонтин (Lewontin, 1978) отмечает на более общем теоретическом уровне, что “зачастую может иметься несколько возможностей устойчивого равновесия для генофонда, даже при неизменной силе естественного отбора. То, какой из этих адаптивных пиков будет в конечном итоге генофондом достигнут, зависит исключительно от случайных событий в начале процесса отбора... К примеру, у индийского носорога один рог, а у африканского — два. Рога — это приспособление для защиты от хищников, но не-

верно утверждать, что один рог особенно подходит для индийских условий среды, а два — для африканских саванн. Два вида, изначально имевшие небольшие различия в индивидуальном развитии, ответили на сходное действие отбора слегка по-разному”. В целом это хорошая мысль, хотя стоит заметить, что столь не характерный для Левонтина “адапционистский” просчет, касающийся функционального значения рогов у носорогов, не относится к числу мелких. *Если бы* рога в самом деле были приспособлением против хищников, то и впрямь было бы трудно себе представить, каким образом один рог более полезен против азиатских хищников, а два рога — против африканских. Однако поскольку гораздо более вероятным кажется, что рога носорогов являются адаптацией для внутривидовых стычек и устрашения, то вполне может оказаться, что однорогий зверь будет в невыгодном положении на одном континенте, а двурогий столкнется с затруднениями на другом. В игре, называемой устрашением (или сексуальной привлекательностью, как давным-давно растолковал нам Фишер), соответствие стилю большинства, каким бы этот стиль ни был, само по себе может давать преимущество. Способы демонстрации угрозы и связанные с ними органы могут быть произвольными, но горе любой мутантной особи, которая отойдет от установленных обычаев (Maynard Smith & Parker, 1976)!

## Имеющиеся в наличии мутации

Каким бы мощным ни был предполагаемый отбор, эволюции не будет, если нет генетической изменчивости, с которой он мог бы работать. “Таким образом, хотя я мог бы доказать, что обладание крыльями в дополнение к рукам и ногам дало бы преимущества некоторым позвоночным, однако ни у кого из них не появилось третьей пары конечностей — по всей видимости, в связи с тем, что отсутствовала подходящая наследственная изменчивость” (Lewontin, 1979b). Эта мысль может встретить разумные возраже-

ния. Возможно, что единственная причина, по которой у свиней нет крыльев, состоит в том, что отбор никогда не благоприятствовал их развитию. Мы, конечно же, должны с осторожностью делать предположения, основанные на антропоцентристском здравом смысле, что, очевидно, любому животному было бы сподручно иметь пару крыльев, даже если бы оно пользовалось ими нечасто, и что, следовательно, отсутствие крыльев в данной систематической группе непременно связано с нехваткой подходящих мутаций. Если самок муравьев выкармливают, чтобы они стали царицами, то у них вырастают крылья, но у рабочих особей эта способность не проявляется. Более того, у многих видов царицы пользуются своими крыльями лишь однажды — для брачного полета, а после решительно откусывают или обламывают их у основания, готовясь провести остаток своей жизни под землей. Несомненно, крылья приносят не только выгоды, но и издержки.

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

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

Трудно найти более изящный образец рассуждений об эволюции, хотя уже почти слышишь дружное твяканье: “Нефальсифицируемо! Тавтологично! Сказки Киплинга<sup>1</sup>!”

Если же возвратиться к вопросу, могли ли свиньи когда-либо отрастить себе крылья, то Левонтин, безусловно, прав в том, что биологи, занимающиеся изучением адаптаций, не могут позволить себе игнорировать проблему наличия подходящей мутационной изменчивости. Несомненно, многие из нас за компанию с Мэйнардом Смитом (хотя и не будучи столь компетентными в генетике, как он или Левонтин) склонны делать допущение, “что соответствующая наследственная изменчивость, скорее всего, найдется” (Maynard Smith, 1978a). Мэйнард Смит основывается на том, что, “за редкими исключениями, искусственный отбор всегда оказывался эффективным вне зависимости от вида организма и от признака, по которому велась селекция”. Известным затруднительным примером — что полностью признает Мэйнард Смит (Maynard Smith, 1978b), — в котором необходимая для предполагаемого оптимума наследственная изменчивость многим кажется недостаточной, является теория Фишера (Fisher, 1930a) о соотношении полов. У селекционеров крупного рогатого скота не возникло проблем с повышением удоев, увеличением производства говядины, выведением более крупных животных, более мелких животных, с безрогостью, с устойчивостью к различным заболеваниям и с агрессивностью бойцовых быков. Для молочной промышленности было бы, очевидно, чрезвычайно выгодным выведение пород скота, у которых телки рождались бы чаще бычков. Все попытки добиться этого были исключительно неудачными — видимо, из-за того, что не существовало нужной наследственной изменчивости. В каком заблуждении пребывает моя собственная биологическая интуиция, видно из того, что данный факт меня весьма поражает и даже тревожит. Мне бы хо-

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

телось считать его исключением, но Левонтин, конечно, прав, говоря, что надо уделять больше внимания вопросу об ограниченности имеющейся генетической изменчивости. В свете сказанного, огромный интерес могла бы представить подборка материалов о податливости и сопротивляемости организмов в ответ на действие искусственного отбора по разнообразным признакам.

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

Вторая очевидная вещь состоит в том, что гипотеза “нехватки мутаций” теряет в убедительности, если близкородственный вид или тот же самый вид, но в других условиях, оказывается способен выработать необходимое изменение. Ниже я буду говорить о том, как уже известные способности роющей осы *Ammophila campestris* учитывались при объяснении отсутствия таких же способностей у близкородственного вида *Sphex ichneumoneus*. Данное рассуждение, но в несколько более изысканной форме, применимо и в рамках одного вида. Например, Мэйнард Смит (Maynard Smith, 1977, см. также Daly, 1979) завершил одну из статей ударным вопросом:

“Отчего самцы млекопитающих не лактируют?” Нам нет нужды докапываться, почему он считал, что они должны лактировать — он мог быть не прав, его модель могла строиться на неверных предпосылках и, возможно, правильный ответ на его вопрос заключается в том, что самцам млекопитающих это не выгодно. Здесь важно то, что этот вопрос несколько иного рода, нежели “Отчего у свиней нет крыльев?”. Нам известно, что у самцов млекопитающих имеются необходимые для лактации гены, поскольку все гены самок млекопитающих прошли через предков-самцов и могут быть переданы потомкам мужского пола. Действительно, при воздействии гормонами млекопитающие, будучи генетически самцами, могут лактировать, как самки. Все это делает малоубедительным предположение, будто самцы млекопитающих не лактируют просто потому, что им это “не приходило в голову” в мутационном смысле. (Бьюсь об заклад, я мог бы вывести породу самопроизвольно лактирующих самцов, проводя селекцию на повышение чувствительности к постепенно снижаемым дозам вводимого гормона — это было бы любопытное практическое применение эффекта Болдуина — Уоддингтона.)

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

Как бы то ни было, нам нужен более тонкий подход к вопросу, как различия в уровне мутабельности влияют на эволюцию. Не слишком правильно требовать однозначного ответа, существует или нет наследственная изменчивость, подходящая для того, чтобы дать реакцию на данное давление отбора. Левонтин (Lewontin, 1979) верно замечает: “Не только качественные возможности адаптивной эволюции ограничиваются наличием со-



ответствующих мутаций, но и относительная скорость эволюции различных признаков пропорциональна уровню генетических изменений каждого из них”. Мне кажется, что это в сочетании с обсуждавшимися в предыдущем разделе представлениями об исторически обусловленных ограничениях открывает серьезный путь для размышлений. Данную мысль можно проиллюстрировать воображаемым примером.

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

Основная идея здесь сродни уже высказывавшейся мысли о приспособительных ландшафтах. Там мы столкнулись с тем, как отбор не позволяет филогенетическим линиям вырваться из тис-

ков локальных оптимумов. А здесь мы имеем дело с группой организмов, находящейся на эволюционном распутье: одна дорога ведет, скажем так, к “перьевым” крыльям, а другая — к “перепончатым”. Конструкция с перьями является в настоящий момент, возможно, не только глобальным оптимумом, но и локальным. Другими словами, группа организмов находится у подножия склона, ведущего к увенчанной перьями вершине на ландшафте Сьюэлла Райта. И если бы только необходимые мутации оказались в наличии, филогенетической линии не составило бы труда по этому склону взобраться. В конце концов, согласно выдуманной нами притче, такие мутации произошли бы, однако — и это важный момент — они опоздали. Мутации, способствовавшие появлению кожных перепонки, появились раньше, и организмы уже слишком высоко вскарабкались по склонам “перепончатого” приспособительного холма, чтобы поворачивать обратно. Подобно тому как река течет вниз по пути наименьшего сопротивления, проделывая таким образом извилистый маршрут, далекий от кратчайшего пути к морю, так и направление филогенетических линий будет проходить в соответствии с действием отбора на основе изменчивости, имеющейся в наличии в каждый конкретный момент. Эволюция, начавшись в заданном направлении, тем самым отменяет имевшиеся ранее возможности, запечатывая доступ к глобальному оптимуму. Моя мысль такова, что для того, чтобы стать серьезным ограничением совершенства, нехватке подходящих мутаций не обязательно быть абсолютной. Ей достаточно быть количественной помехой, чтобы иметь масштабные последствия качественного характера. То есть я принципиально согласен с Гульдом и Коллоуэем, когда они, цитируя побуждающую к размышлениям статью Вермеиджа (Vermeij, 1973) о математических исследованиях морфологической лабильности, пишут, что “одни типы строения можно повернуть, направить и изменить различным образом, а другие нельзя” (Gould & Calloway, 1980). Но я бы предпочел смягчить это “нельзя”, поставив здесь вместо непреодолимого барьера количественное ограничение.

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

“Оптимизация”, с другой стороны, тоже неудачное слово, поскольку оно предполагает достижение того, что инженер определил бы как конструкцию, наилучшую во всех отношениях. Оно словно бы не замечает пределов совершенства, являющихся предметом данной главы. Во многих случаях слово “мелиоризация” выражает золотую середину между оптимизацией и стремлением к удовлетворительности. Там, где *optimus* означает “лучший”, *melior* означает “лучше”. Все, к чему мы пришли, рассуждая об исторически обусловленных ограничениях, о райтовских приспособительных ландшафтах, о реках, текущих по линии сиюминутного наименьшего сопротивления, — все это связано с тем фактом, что естественный отбор выбирает из всех имеющихся в доступности вариантов тот, который лучше. Природа не способна к предвиденью, чтобы выстроить последовательность мутаций, которые, хотя и повлекут за собой временные невыгоды, направят

организмы на путь к достижению максимально возможного превосходства. Она не может удержаться и не благоприятствовать мутациям, дающим небольшие преимущества в настоящий момент, с тем чтобы получить значительные преимущества от более удачных мутаций, которые, возможно, произойдут позже. Подобно реке, естественный отбор слепо совершает “мелиоризацию” своего маршрута, двигаясь по пути имеющегося в наличии в настоящий момент наименьшего сопротивления. Животное, получающееся в итоге, не обладает наисовершеннейшим строением, какое только можно вообразить, но и не является способным лишь сводить концы с концами. Оно является результатом исторической последовательности изменений, каждое из которых представляло собой, в лучшем случае, тот вариант из имевшихся в то время под рукой, который был *лучше*.

## Ограничения в расходах и материалах

“Если бы не было никаких ограничений в возможностях, то наилучший фенотип обладал бы бессмертием, неуязвимостью для хищников, откладывал бы яйца в бесконечных количествах и т. д.” (Maynard Smith, 1978b). “Если предоставить инженеру полную свободу действий, то он мог бы сконструировать “идеальное” крыло для птицы, но ему было бы необходимо знать, в каких рамках он должен работать. Обязан ли он ограничиваться перьями и костями, или может разрабатывать скелет из титанового сплава? Сколько ему позволено потратить на эти крылья, и какая доля имеющегося финансирования отводится, скажем, на производство яйцеклеток?” (Dawkins & Brockmann, 1980). На практике с инженером обычно оговариваются минимальные требования к работе, например: “Мост должен выдержать нагрузку в десять тонн... Крыло самолета не должно сломаться при давлении в три раза больше, чем ожидается в случае наихудших условий турбулентности — а теперь идите и сделайте это как можно дешевле”. Наилуч-

шей конструкцией будет та, которая отвечает оговоренному критерию (“удовлетворяет”) с наименьшими затратами. Любая же конструкция, которая работает “лучше” установленного критерия, будет с большой вероятностью отвергнута, поскольку добиться соответствия критерию, по-видимому, можно и дешевле.

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

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

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

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

В принципе, кажется, полезной эвристической методикой было бы делать *допущение*, что организм оптимизирует что-либо, имея набор заданных ограничений, и пытаться разобраться, в чем эти ограничения состоят. Этакая усеченная версия подхода, который Мак-Фарленд и его коллеги называют “обратной оптималь-

ностью” (например, McCleery, 1978). Возьму в качестве иллюстрации работу, с которой в силу обстоятельств я коротко знаком.

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

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

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

На деле этот вопрос был еще сложнее, поскольку было необходимо заменить концепцию простой оптимальности концепцией Мэйнарда Смита (Maynard Smith, 1974) об эволюционно стабильных стратегиях (ЭСС — см. главу 7), но принципиальная ценность эвристического подхода с позиций обратной оптимальности должна была оставаться неизменной. Если мы сможем показать, что поведение животного — это то, что произвела бы оптимизирующая система, работающая при ограничении  $X$ , то, возможно, такой подход поможет нам что-то узнать и об ограничениях, при которых животные в реальности функционируют.

В настоящем примере, по всей вероятности, имело место ограничение в сенсорных способностях. Если осы почему-либо неспособны сосчитать кузнечиков в норке, но могут при этом оценить свои собственные охотничьи достижения, то получается, что соперницы владеют асимметричной информацией. Каждая “знает”, что в норке содержится, самое меньшее,  $b$  кузнечиков, где  $b$  — это количество, добытое ей самой. Возможно, она и способна “прикинуть”, что их реальное число в норке больше, чем  $b$ , но она не знает, насколько больше. Графен (Grafen, готовится к публикации) показал, что при таких условиях ожидаемая ЭСС будет примерно та же самая, какую Бишоп и Кэннингс (Bishop & Cannings, 1978) изначально рассчитали для так называемой “обоб-



щенной войны на уничтожение”. Математические подробности можно оставить в стороне; для настоящих целей важно то, что поведение, предсказываемое общей моделью войны на уничтожение, очень напоминает “конкордовское” поведение, проявляемое осами на самом деле.

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

Конкретное предположенное ограничение — неспособность сенсорной системы ос оценивать содержимое норки — согласуется с независимыми фактами о той же самой осиной популяции (Brockmann, Grafen & Dawkins, 1979; Brockmann & Dawkins, 1979). Нет причин считать это ограничение непреодолимым на все времена. Наверное, осы могли бы выработать способность оценивать содержимое гнезда, но только заплатив за нее. Давно известно, что роющие осы близкородственного вида *Ammophila campestris* ежедневно оценивают содержимое каждого из своих гнезд (Baerends, 1941). Если *Sphex* запасает провизию в одной норке за раз, откладывает яйцо и, засыпав норку землей, предоставляет личинке питаться самостоятельно, то *Ammophila campestris* постоянно пополняет запасы параллельно в нескольких норках. Самка одновременно заботится о двух или трех растущих личинках — каждая в отдельной норке. Ее личинки разных возрастов, и их потребности в пище также различны. Каждое утро самка оценивает оставшееся содержимое каждой норки во время специаль-

ного “утреннего обхода”. Экспериментально изменяя содержимое норки, Бэрэндс показал, что самка целый день производит снабжение каждой норки в соответствии с тем, что там было во время ее утренней инспекции. Содержимое норки в остальное время суток не влияет на поведение осы, даже если она сама заполняла эту норку весь день. Таким образом, создается впечатление, что своей способностью к оцениванию она пользуется бережливо, отключая ее после утренней инспекции на весь остаток дня, почти как если бы это был дорогостоящий энергоемкий прибор. Пусть эта аналогия и причудлива, но из нее ясно следует предположение, что способность к оцениванию, что бы она собой ни представляла, может вызывать превышение текущих расходов, даже если они заключаются всего лишь в потраченном времени (Дж.П.Бэрэндс, личное сообщение).

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

## Несовершенства на одном уровне как результат отбора на другом

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

Для “панглоссовцев” демонстрация того, что что-то “приносит пользу” (кому или чему, часто не уточняется) является достаточным объяснением его существования. А неодарвинистские адапционисты настаивают на точном знании природы селективного процесса, приведшего к развитию предполагаемого приспособления. В частности, требуют четкого разговора об уровне, на котором естественный отбор предположительно действовал. “Панглоссовец” смотрит на соотношение полов один к одному

и видит, что это хорошо: разве это не сводит к минимуму потери ресурсов популяции? А неodarвинистский адаптационист тщательно прослеживает судьбу родительских генов, смещающих соотношение полов в потомстве, и вычисляет эволюционно стабильное состояние популяции (Fisher, 1930a). “Панглоссовца” приводит в замешательство соотношение полов 1 : 1 у полигинных видов, когда меньшинство самцов держит гаремы, а остальные сидят в холостяцких стадах, потребляя почти половину пищевых ресурсов популяции, никоим образом не идущих на ее воспроизведение. А неodarвинистский адаптационист не видит здесь затруднения. Система может быть страшно неэкономичной с точки зрения популяции, но с точки зрения генов, влияющих на рассматриваемый признак, никакой мутант не был бы более успешен. С моей точки зрения неodarвинистский адаптационизм — это не всепоглощающая вера в то, что все, что ни делается, то к лучшему. Он не удостоивает вниманием большинство приспособительных объяснений, на которые “панглоссовцы” так скоры.

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

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

Одна из главных идей этой книги заключается в том, что для многих задач лучше рассматривать в качестве уровня, на котором действует отбор, не организм, не группу и не какую-то более крупную единицу, а ген или небольшой генетический фрагмент. Эта непростая тема будет обсуждаться в последующих главах. А на данный момент достаточно будет отметить, что отбор на уровне гена может приводить к очевидным изъянам на уровне организма. В главе 8 я буду разбирать “мейотический драйв” и сходные явления, но классическим примером такого рода являются случаи выигрышного положения гетерозигот. Ген может сохраняться отбором благодаря своему положительному эффекту в гетерозиготном состоянии, даже если в гомозиготе его действие вредносно. Вследствие этого предсказуемый процент индивидуальных организмов в популяции будет с дефектами. Основная мысль такова. У организмов, размножающихся половым путем,

геном индивидуума представляет собой результат более или менее случайного перемешивания генов в популяции. Гены сохраняются отбором в ущерб конкурирующим аллелям благодаря своему усредненному фенотипическому действию на все индивидуальные организмы, в которые они попадают, во всей популяции и на протяжении многих поколений. Действие, которое будет оказывать данный ген, обычно зависит от других генов, с которыми он разделяет организм; преимущество гетерозигот — лишь частный случай этого положения. Определенная доля неудачных организмов представляется почти неизбежным следствием отбора удачных генов, когда удачность гена определяется его усредненным действием на статистическую выборку организмов, в которых он находится в различных сочетаниях с другими генами.

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

*Пол — лишь один из многих признаков потомства, родительский контроль над которыми выглядел бы как адаптация. Например, в человеческих популяциях, подверженных серповидноклеточной анемии, гетерозиготной женщине было бы выгодно обеспечивать, чтобы ее яйцеклетки, несущие аллель А, оплодотворялись только а-несущими сперматозоидами (и наоборот), или даже избавляться от всех гомозиготных зародышей. Однако, выйдя замуж за гетерозиготного мужчину, она всецело полагается на волю менделевской лотереи, несмотря на то что это означает заметно пониженную приспособленность половины ее детей... На по-настоящему фундаментальные эволюционные вопросы можно дать ответ, только считая каждый ген в конечном итоге конфликтующим со всеми другими генами, даже с теми, которые находятся в других локусах той же клетки. Действительно обоснованная теория естественного отбора должна в конце концов опираться на эгоистичные репликаторы: гены и лю-*

*бые прочие субстанции, способные к неравномерному накоплению различающихся форм.*

Аминь!

## Ошибки, связанные с непредсказуемостью окружающей среды и “недоброжелательностью”

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

Ошибки такого рода особенно заметны в поведении. Менее динамичные свойства животных, например анатомическое строение, заведомо приспособлены только к долгосрочным среднестатистическим условиям. Особь или крупная, или мелкая, она не может каждую минуту менять размер по мере необходимости. Но поведение — быстрые движения мышц — относится к той части спектра приспособлений животного, которая в особенности требует мгновенной регуировки. Животное, быстро прилаживаясь

к непредвиденным обстоятельствам среды обитания, может быть то здесь, то там, то на дереве, то под землей. Число *возможных* непредвиденных ситуаций, если описывать их во всех подробностях, практически бесконечно, как количество возможных шахматных позиций. Подобно тому как играющие в шахматы компьютеры (и люди) научаются систематизировать шахматные позиции, разделяя их на обозримое количество более общих случаев, точно так же самое большее, на что может рассчитывать адапционалист, — это то, что животные будут запрограммированы вести себя в соответствии с обозримым количеством обобщенных классов непредвиденных обстоятельств. Реальные непредвиденные обстоятельства будут лишь приблизительно соответствовать этой классификации, а значит, явные ошибки неизбежны.

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

Пока что мы рассматривали окружающую среду как статистически сложную и потому малопредсказуемую. Мы не учитывали того, что с точки зрения животного она может быть активно недоброжелательной. Конечно, древесные сучья не ломаются нарочно от злости на прыгающих по ним обезьян. Однако “сук” может обернуться замаскировавшимся питоном, и, следовательно, последняя ошибка нашей обезьяны будет не случайной, а, в некотором смысле, специально подстроенной. Часть окружения обезьяны является неживой или, по крайней мере, безразличной к ее су-



ществованию; в этом случае все обезьяньи ошибки можно списать на статистическую непредсказуемость. Но к среде обитания относятся и такие живые существа, которые приспособлены к тому, чтобы наживаться за счет обезьян. Эту составляющую обезьяньего окружения можно назвать недоброжелательной.

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