

Richard Dawkins

**SEBIČNI**

**GEN**

TREĆE IZDANJE  
(U POVODU TRIDESETE OBLJETNICE)

Preveo  
*Petar Kružić*



# SADRŽAJ

|   |            |
|---|------------|
| Predgovor trećem, jubilarnom izdanju<br>(u povodu tridesete obljetnice) . . . . . | I          |
| Predgovor drugom izdanju . . . . .  | 7          |
| 1. Zašto postojimo? . . . . .   | 11         |
| 2. Umnoživači . . . . .   | 22         |
| 3. Besmrtnе zavojnice . . . . .   | 33         |
| 4. Genski stroj . . . . .   | 61         |
| 5. Agresija: stabilnost i sebični stroj . . . . .                                 | 83         |
| 6. Genstvo . . . . .  | 107        |
| 7. Planiranje obitelji . . . . .  | 127        |
| 8. Borba generacija . . . . .   | 145        |
| 9. Borba spolova . . . . .  | 163        |
| 10. Ti češkaj moja leđa, ja će na tvoja zajahati . . . . .                        | 193        |
| 11. Memi: novi umnoživači . . . . .   | 216        |
| 12. Dobri momci na cilj stižu prvi . . . . .                                      | 231        |
| 13. Duga ruka gena . . . . .  | 263        |
| Dopunske napomene . . . . .   | 297        |
| <b>Izvori . . . . .</b>   | <b>325</b> |
| Kazalo i ključ za izvore . . . . .  | 335        |

# PREDGOVOR TREĆEM, JUBILARNOM IZDANJU (U POVODU TRIDESETE OBLJETNICE)

Otrežnjujuća je pomisao da sam gotovo polovicu svoga života proživio uz *Sebični gen* - u dobru i u zlu. Tijekom godina, kako je izlazilo mojih sedam sljedećih knjiga, izdavači su me slali na propovijedanje da ih promoviram. Slušatelji su svaku, bez obzira o kojoj se radilo, prihvatali s oduševljenjem, pristojno mi pljeskali, postavljali pametna pitanja. Tada bi stali u red kako bi kupili i dali mi na potpis... *Sebični gen*. Ovo je pomalo preuvjetljivo. Neki su došli zbog nove knjige, a za ostale me supruga tješi pričom da je normalno da ljudi koji otkriju novog autora žele krenuti od njegove prve knjige: pročitavši *Sebični gen*, sigurno će ustrajati do posljednje i (naklonjenom roditelju) omiljene bebe?

Više bi me to smetalo kad bih mogao reći da je *Sebični gen* već zastario. Nažalost (s jedne točke gledišta), ne mogu. Pojedinosti su se dakako promijenile, a i primjeri su obilno propupali. Međutim, uz izuzetak na koji ću se uskoro vratiti, malo je toga što bih sada povukao ili se zbog toga ispričao. Arthur Cain, pokojni profesor zoologije iz Liverpoola i jedan od mojih inspirativnih mentora na Oxfordu šezdesetih godina, opisao je 1976. godine *Sebični gen* kao "knjigu mladog pisca". Namjerno je citirao komentatora A. J. Aye rove *Is Line i logike jezika*. Bio sam počašćen usporedbom, iako sam znao da se Ayer odrekao velikog dijela svoje prve knjige i nije mi mogla promaknuti Cainova poruka da bih prolaskom vremena i ja trebao učiniti isto.

Počet ću s nekim svojim dvojbama glođe naslova knjige. Godine 1975., uz posredovanja prijatelju Denmonda Morrisa, noknyno nñim riinlnmirnn dovršenu kniimi Tomu Muscliluru.

doajenu londonskih izdavača. Razgovarali smo u njegovoj sobi. Sviđala mu se knjiga, ali ne i naslov. "Sebičan je", rekao je "negativna riječ". Zašto se ne bi zvala *Besmrtni gen*? Besmrstan je "pozitivna" riječ, besmrtnost genskog zapisa je nit vodi lja knjige, a "besmrtni gen" ima jednako intrigantan prizvuk kao i "sebični gen" (mislim da nitko od nas nije bio primijetio sličnost s Oscar Wildeovim *Sebičnim divom*.) Sad mislim da je Maschler možda bio u pravu. Mnogi kritičari, a naročito oni bučni filozofskog obrazovanja, koliko sam primijetio, radije od knjiga čitaju naslove. Nema sumnje da je to sasvim u redu u slučaju *Priča o Petru Zecimiru* ili *Uspona i pada Rimskog carstva*, ali sumnjam da sam "Sebični gen", bez velike bilješke u obliku cijele knjige, može dati valjanu sliku sadržaja. Ovih bi dana svaki američki izdavač ionako inzistirao na podnaslovu.

Najbolji način za objašnjavanje naslova je stavljanjem naglaska. Naglasite "sebičan" i pomislit ćete da je knjiga o sebičnosti kojoj se, ako ništa drugo, pridaje više pozornosti nego altruizmu. Ispravna riječ u naslovu koju treba istaknuti je "gen" i sad ću objasniti zašto. Glavna rasprava u darvinizmu vodi se oko jedinice koja je zapravo odabrana: o entitetu koji preživljava, ili izumire, kao posljedica prirodnog odabira. Ta jedinica, po definiciji, postaje "sebična". Altruizam može biti poželjan na drugim razinama. Odabire li prirodna selekcija između vrsta? Ako je tako, mogli bismo očekivati da se pojedine jedinke ponašaju altruistički "za dobrobit vrste". Mogli ću ograničiti razmnožavanje kako bi se spriječila prenapučenost, ili ograničiti lov kako bi se lovina sačuvala za budućnost. Upravo su me takva široko rasprostranjena kriva tumačenja darvinizma potakla da napišem knjigu.

Ili prirodni odabir, kako ja ovdje navodim, odabire gene? 11 tom slučaju ne bi nas trebalo iznenaditi da se jedinke nesebično ponašaju "za dobrobit gena", na primjer da hrane i štite Mi'odstvo koje vjerojatno nosi iste kopije gena. Takva velikodušnost prema srodnicima je jedini način kako se sebičnost ("•na može prevesti u altruizam jedinke. Ova knjiga objašnjava kako to funkcioniра, zajedno s reciprocitetom, odnosno drugim glavnim pokretačem altruizma po darvinističkoj teoriji. Kad luli sada pisao knjigu, kao preobraćenik na Zahavi/Grafenovo načelo hendikepa" , posvetio bih nešto mesta ideji Amotza

Zahavija da nesebično darivanje može biti poruka nadmoći: vidi koliko sam iznad tebe, mogu si priuštiti da te darujem!

Ponovit ću i proširiti logičku podlogu riječi "sebičan" u naslovu. Presudno pitanje je koja će se razina u hijerarhiji života pokazati kao neizbjježno "sebična", ona na koju djeluje prirodni odabir? Sebična vrsta? Sebična skupina? Sebična jedinka? Sebični ekosustav? Većina toga se može argumentirati, i većinu su nekriticno predlagali ovi ili oni autori, ali svi su u krivu. Ako Darwinovu poruku jezgrovito svedemo na Sebično *Nešto*, pokazat će se da je to nešto gen, zbog uvjerljivih razloga koji se u knjizi navode. Bez obzira hoćete li na kraju prihvati te dokaze ili ne, to je objašnjenje naslova.

Nadam se da će ovo spriječiti ozbiljnije nesporazume. Ipak, osvrćući se, primjećujem vlastite propuste upravo na tu temu. Naročito su prisutni u Poglavlju 1, sažeti u rečenici "Pokušajmo naučiti velikodušnost i altruizam, jer smo rođeni sebični." Nema ništa pogrešnoga u učenju velikodušnosti i altruizma, ali ono da smo "rođeni sebični" dovodi u zabludu. Djelomično objašnjenje je da sam tek 1978. počeo jasno razmišljati o razlici između "strojeva za preživljavanje" (obično organizama) i "umnoživača" koji u njima obitavaju (u praksi gena: cijela je ideja objašnjena u Poglavlju 2 koje je dodano u drugom izdanju). Molim da mentalno izbrišete tu grubu rečenicu i druge poput nje, i zamijenite je s nečim iz ovog odlomka.

S obzirom na opasnosti pogrešaka ove vrste, jasno mi je koliko naslov može biti pogrešno shvaćen, i to je jedan od razloga zašto sam se vjerojatno trebao odlučiti za naslov *Besmrtni gen. Altruistično vozilo* bi bilo druga mogućnost. Možda bi to bilo previše zagonetno, međutim očita prepirkica o genu i organizmu kao suparnicima u prirodnom odabiru (kojom se pokojni Ernst Mayer bavio do samog kraja) je riješena. Postoje dvije vrste jedinica u prirodnom odabiru i među njima nema suparništva. Gen je jedinica u smislu umnoživača. Organizam je jedinica u smislu stroja za preživljavanje. Obje su važne. Nijednog ne treba zanemarivati. Predstavljaju dvije potpuno zasebne vrste jedinica i ostat ćemo beznadno zbumjeni dok ne shvatimo razliku.

Druga dobra alternativa *Sebičnom genu* bio bi *Kooperativni gen*. Zvući paradoksalno suprotno, ali srednji dio knjige

bavi se oblikom suradnje među samoživim genima. Naglašava da skupine gena ne napreduju na račun drugih iz iste skupine, ili na račun onih iz drugih skupina. Svaki gen se drži vlastitog sebičnog rasporeda u društvu ostalih gena iz iste genske zalihe - seta kandidata za spolno ispreplitanje unutar vrste. Ti ostali geni su dio okoliša u kojem svaki gen preživljava, jednako kao što su i vremenske prilike, grabežljivci i plijen, vegetacija i bakterije u tlu dio okoliša. S gledišta svakog gena, "prateći" geni su oni s kojima dijeli tijela na svom putovanju kroz generacije. Kratkoročno, to su ostali geni iz genoma. Dugoročno, to su ostali geni u genskoj zalihi vrste. Za prirodni odabir to znači da uzajamno usklađeni geni - što gotovo znači suradljivi - imaju prednost u prisustvu jedni drugih. Niti u jednom trenutku taj razvoj "kooperativnog gena" ne ugrožava osnovne temelje "sebičnoga gena". Poglavlje 5 razvija ideju kroz analogiju s veslačima, a poglavljje 13 je dalje razrađuje.

A sada, s obzirom da prirodna selekcija sebičnih gena teži poticanju suradnje među genima, mora se priznati da postoje i geni koji ne surađuju i rade nauštrb ostatka genoma. Neki ih autori zovu odmetnutim genima, drugi ultrasebičnim genima, a neki samo sebičnim genima - ne shvaćajući sitne detalje koji ih razlikuju od gena koji surađuju unutar udruženja u kojem svatko ima vlastiti cilj. Primjeri ultrasebičnih gena su geni koji izvrću mejotsku diobu („mejotički ispad”, spomenut na str. 265, i "parazitska DNK" koja je izvorno predložena na stranicama 57-58, a kasnije su je razradili razni autori pod parolom "Sebična DNK"). Otkrivanje novih i sve čudnijih primjera ultrasebičnih gena postalo je senzacija u godinama otako je knjiga prvi puta objavljena.

*Sebični gen* je kritiziran zbog antropomorfne personifikacije i za to je također potrebno objašnjenje, ako ne i isprika. Iskorištavam dvije razine personifikacije: gena i organizama. Personifikacija gena zaista ne bi trebala biti problem, jer nijedna normalna osoba ne misli da molekula DNK ima osobnost, pa nijedan razborit čitatelj ne bi autoru pripisao takvu zabludu. Jednom sam imao čast slušati kako znamenit molekularni biolog Jacques Monod govorio u kreativnosti u znanosti. Zaboravio sam njegove točne riječi, ali otprilike je rekao da kad razmišlja o nekom kemijskom problemu, pokušava zamisliti što bi on uči-

nio kad bi bio elektron. Peter Atkins u svojoj prekrasnoj knjizi *Revizija Postanka* koristi sličnu personifikaciju kad govori o svjetlosnoj zraci koja prelazi u medij s većim indeksom loma i to je usporava. Zraka se ponaša kao da nastoji smanjiti vrijeme potrebno za dolazak do cilja. Atkins je zamišlja kao spasitelja na plaži koji žuri spasiti kupača od utapanja. Treba li jurnuti ravno prema kupaču? Ne, jer trčati može brže nego plivati, pa je poželjno da produži vrijeme kretanja po kopnu. Treba li trčati do mjesta na plaži koje je točno nasuprot njegovog cilja, te tako svest na najmanju mjeru vrijeme plivanja? Bolje, ali još uvijek ne idealno. Kad bi za to imao vremena, izračun bi mu otkrio optimalni srednji kut koji treba slijediti pri brzom trku i zatim neizbjegno sporijem plivanju. Atkins zaključuje:

Upravo takvo je ponašanje svjetlosti pri prelasku u gušći međi. Ali kako svjetlost zna, očito unaprijed, koji je put najkraći?  
I zašto ju je to uopće briga?

Razvija ta pitanja u očaravajućem izlaganju potaknutom kvantnom teorijom.

Personifikacija takve vrste nije samo zabavno didaktičko sredstvo. Može i pomoći profesionalnim znanstvenicima da dođu do pravog odgovora suočeni sa zavodljivim iskušenjem pogrešnoga. Takav je slučaj s darvinovskim ocjenjivanjem altruizma i sebičnosti, suradnje i prkosa. Vrlo je jednostavno doći do pogrešnog odgovora. Personifikacija gena, ako se učini pažljivo i uz oprez, često postaje najkraći put spašavanje darvinovskih teoretičara od utapanja u bari. Dok sam se trudio primijeniti taj oprez, ohrabrio me majstorski prethodnik W. D. Hamilton, jedan od četiri imenovana heroja u knjizi. U radu iz 1972. (godine kad sam počeo pisati *Sebični gen*) Hamilton je napisao:

Gen ima prednost u prirodnom odabiru ako nakupina njegovih replika u rastućem postotku sudjeluje u ukupnoj genskoj zalihi. Bavit ćemo se genima koji bi trebali utjecati na društveno ponašanje svojih nositelja, pa pokušajmo raspravu učiniti živopisnjom privremeno pripisavši genima inteligenciju i izvjesnu slobodu izbora. Zamislite da gen razmatra problem rastućeg broja svojih kopija i da može birati između...

To je upravo ozračje u kojom treba čitati veći dio *Sebičnog gena*.

Personifikacija organizama može biti sporna. To je zato što organizmi, za razliku od gena, imaju mozak, pa bi mogli imati i sebične ili altruistične motive u nečem sličnom subjektivnom doživljaju koji poznajemo. Knjiga poput *Sebičnog lava* mogla bi zbuniti na način kako *Sebični gen* ne može. Upravo kako se netko može staviti u položaj izmišljene svjetlosne zrake dok razumno odabire put kroz kaskadu leća i prizama, ili izmišljenog gena koji bira optimalan put kroz generacije, tako može utjeloviti i lavicu koja bira optimalnu strategiju ponašanja za dugotrajno buduće preživljavanje njenih gena. Hamiltonov prvi dar biologiji bila je precizna matematika koju bi stvarna darvinistička jedinka poput lavice morala primijeniti u donošenju odluka proračunatih za maksimalno preživljavanje njenih gena. U ovoj sam knjizi upotrijebio verbalne ekvivalentne takvog izračuna - na dvije razine.

Na stranici 153 brzo preskačemo s jedne razine na drugu:

Proučili smo okolnosti pod kojima bi se majci stvarno isplatio pustiti žgoljavka da ugine. Po intuiciji bismo mogli pretpostaviti da će se sam žgoljavko nastojati boriti do posljednjeg daha, ali teorijska predviđanja to neminovno ne potvrđuju. Čim neki žgoljavko postane tako malen i slab da se очekivana dužina njegovog života smanji na vrijednost kada će korist koju će on imati od roditeljskog ulaganja biti manja od pola koristi koju isto ulaganje potencijalno može dati ostaloj djeci, žgoljavko će pristojno i drage volje uginuti. Time će on najviše pomoći svojim genima.

To je introspekcija na razini pojedinca. Ne pretpostavlja se da kržljavko odabire ono što mu najviše odgovara ili izaziva ugodu. Umjesto toga, od pojedinaca se u darvinističkom svijetu očekuje da na temelju *kako-ako* računice učine ono najbolje za njihove gene. Isti odlomak to dalje objašnjava naglim skokom na personifikaciju na razini gena.

Zapravo gen koji daje uputu; "Tijelo moje, ako si mnogo manje od tijela tvoje braće u leglu, diži ruke od borbe i ugini" - mogao bi biti uspješan u genskoj zalihi, jer ima 50 posto izgleda da će se naći i u tijelu svakog spašenog brata ili sestre, dok su izgledi da preživi u tijelu žgoljavka ionako vrlo mali.

A tada se odlomak odmah vraća na introspektivnog žgoljavca:

U životu žgoljavka mora postojati točka s koje više nema povratka. Prije nego što dostigne tu točku, on se mora boriti za preživljavanje. No, čim je dostigne, mora se predati i, po mogućnosti, dopustiti da ga pojedu roditelji i ostali iz legla.

Zaista vjerujem da te dvije razine personifikacije nisu zbumjuće ako se čitaju u kontekstu i u cijelosti. Obje razine "kako-ako računice" dolaze do istog rješenja ako se provedu pravilno: to je kriterij za ocjenu njihove ispravnosti. Zato mislim da personifikacija nije nešto što bih odstranio kad bih ponovno pisao knjigu.

Nepisanje knjige je jedno. Nečitanje je nešto sasvim drugo. Sto da učinimo sa sljedećom presudom jednog čitatelja iz Australije?

Čudesno, ali ponekad poželim da je nisam čitao... S jedne strane, mogu se uživjeti u Dawkinsovo čuđenje dok razrađuje tako složene procese... Ali istovremeno, predbacujem Sebičnom genu brojne napade depresije od kojih sam patio dulje od desetljeća... Uvijek nesiguran u duhovnom dijelu mog života, ali trudeći se pronaći nešto dublje - trudeći se vjerovati, ali ne mogavši - shvatio sam da je ova knjiga raspršila sve nejasne zamisli koje sam imao u tom pogledu i sprječila ih da se ikad spoje. To je prije nekoliko godina kod mene izazvalo duboku osobnu krizu.

I ranije sam opisao nekoliko sličnih reakcija mojih čitatelja:

Jedan strani izdavač moje prve knjige priznao je da nije mogao spavati tri noći nakon što ju je pročitao, toliko ga je pogodilo ono što je smatrao hladnom i turobnom porukom. Drugi su me pitali kako ujutro uopće mogu ustati. Učitelj iz daleke zemlje pisao mi je prijekorno da mu je učenica došla u suzama nakon što je pročitala knjigu, jer ju je ona uvjerala da je život isprazan i besmislen. Savjetovao joj je neka ne pokazuje prijateljima knjigu, kako i njih ne bi zarazila istim nihilističkim pesimizmom (*Raspilitanje duge*).

Kad je nešto točno, nikakvo čeznutljivo razmišljanje to ne može izbrisati. To je prvo što treba reći, ali i ono drugo je jednako važno. Kao što sam nastavio,

Prepostavimo da zaista nema svrhe u konačnoj sudbini svemira, ali veže li itko od nas naše životne nade uz konačnu sudbinu svemira? Naravno da ne; ne ako smo normalni. Našim životima vladaju svakojake bliže, toplije, ljudske ambicije i percepcije. Optužiti znanost da oduzima životu toplinu koja mu daje smisao je toliko pogrešno i toliko suprotno mojim vlastitim osjećajima i osjećajima većine znanstvenika da me gotovo gura u beznađe, zbog kojeg me pogrešno sumnjiče.

Sličnu težnju prema ubijanju glasnika pokazali su i drugi kritičari koji su se protivili onome što vide kao neugodne društvene, političke i ekonomske implikacije *Sebičnog gena*. Ubrzo nakon što je gospođa Thatcher 1979. godine prvi put pobijedila na izborima, moj je prijatelj Steven Rose u *New Scientistu* napisao sljedeće:

Ne želim reći da su Saatchi i Saatchi angažirali skupinu sociobiologa da za gospođu Thatcher napišu tekst, čak ni da izvjesni znalci s Oxforda i Sussexa počinju uživati ovom praktičnom izrazu jednostavne istine sebičnoga genstva koju su nam predstavljali. Podudarnost pomodne teorije s političkim događajima je prljavija od toga. Vjerujem, međutim, da kad će se pisati povijest desnog skretanja u kasnim sedamdesetim godinama 20. stoljeća, sa zakona i reda na monetarizam i (još proturječnije) i do napada na državnost, tada će promjena znanstvene struje, makar i prelazak s modela selekcije skupine na selekciju srodnika u evolucijskoj teoriji, postati zaščarena kao dio vala koji je na vlast gurao tačeriste i njihov koncept krute, zastarjele i ksenofobične ljudske prirode.

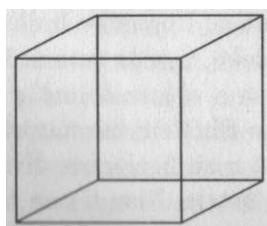
"Znalac sa Sussexa" je bio pokojni John Maynard Smith, komaj smo se jednako divili i Steven Rose i ja, a koji je svojstveno odgovorio pismom u *New Scientists*: "Sto smo trebali učiniti, guslati po jednadžbama?" Jedna od glavnih poruka *Sebičnog gena* jest da svoje vrijednosti ne trebamo crpiti iz darvinizma, osim ako je to s negativnim predznakom. Naš mozak je napredovao do točke kad smo sposobni pobuniti se protiv naših sebičnih gena. Činjenica da to možemo učiniti postala je očita kroz korištenje prezervativa. Isto načelo može, i treba, funkcioniрати i na širom rasponu.

# PREDGOVOR

## DRUGOM IZDANJU

**T**LJEKOM GODINA otkako je objavljeno prvo izdanje *Sebičnoga gena*, njegova je središnja poruka postala pravovjernost udžbenika. To je neobično, ali ne na očiti način. Ne radi se o jednoj od onih knjiga koje su nakon objavlјivanja najprije oklevetane kao prevratničke, a zatim su postupno stjecale pristaše dok napokon nisu postale toliko prihvaćene da se danas pitamo zašto su uopće podigle prašinu. Baš naprotiv. Prve kritike bile su vrlo povoljne i isprva knjigu nisu doživljavali kao spornu. Njen prevratnički ugled izgradivao se godinama i sad se općenito smatra djelom radikalnog ekstremizma. Ali tijekom tih istih godina dok je jačao njen *ugled* ekstremističkog djela, njen se *sadržaj* činio sve manje i manje ekstremnim, da bi konačno postao opće prihvaćen.

Teorija sebičnog gena je Darwinova teorija, izražena na način kojeg Darwin nije odabral, ali vjerujem (i nadam se) da bi on njegovu prikladnost odmah uudio. To je zapravo logični nastavak ispravnog neodarvinizma izražen u novom duhu. Umjesto da se usredotoči na pojedine organizme, on promatra svijet očima gena. Radi se o drugom gledištu, a ne o drugoj teoriji. Na uvodnim stranicama knjige *Prošireni fenotip* objasnio sam to usporedbom s Neckerovom kockom.



To je dvodimenzionalni trag tinte na papiru, ali mi ga opažamo kao prozirnu, trodimenzionalnu kocku. Promatrazite je nekoliko sekundi i kocka će se okrenuti. Nastavite li je gledati, ponovno će se vratiti u izvorni položaj. Oba prikaza jednako odgovaraju dvodimenzionalnim podacima na našoj mrežnici pa ih mozak spremno izmjenjuje. Niti jedan od njih nije ispravniji od drugog. Ono što želim reći je da postoje dva načina gledanja na prirodno odabiranje, sa stanovišta gena i sa stanovišta pojedinca. Možete ih izmjenjivati, ali to će i dalje biti jednaki neodarvinizam.

Sad znam da je ta usporedba bila previše oprezna. Najznačajniji prilog kojeg znanstvenici mogu dati ne mora uvijek biti predlaganje nove teorije ili otkrivanje nove činjenice, već to često može biti pronalaženje-novih načina sagledavanja starih teorija i činjenica. Usporedba s Neckerovom kockom je pogrešna, jer dovodi do zaključka da su dvije teorije jednakov vrijedne. Ipak, usporedba je djelomično točna: stajališta se, za razliku od teorija, ne mogu ispitati pokusom; u ovom slučaju ne možemo pribjeći prihvaćenom kriteriju za provjeru istinitosti ili lažnosti. Ali promjena viđenja može u najboljem slučaju dovesti do nečeg veličajnijeg od teorije. Može uvesti čitavo ozračje razmišljanja, u kojem mogu niknuti mnoge uzbudljive i ispitive teorije i razotkriti se neke nezamislive činjenice. Usporedba s Neckerovom kockom je što se toga tiče potpuno pogrešna. Ona obuhvaća zamisao o mijenjaju gledišta, ali joj ne pridaje odgovarajuću vrijednost. Ono o čemu sad govorimo nije okretanje drugom gledištu jednakе vrijednosti već, u krajnjem slučaju, preobražaj.

Žurim se zanijekati takav status moga vlastitoga skromnog priloga. U svakom slučaju, iz tog mi je razloga draže ne povlačiti strogu granicu između znanosti i njene 'popularizacije'. Tumačenje zamisli koje su se ranije pojavljivale samo u stručnoj literaturi nije jednostavno. Zahtijeva nadahnuta nova izražavanja i mnoge prikladne metafore. Dopustite li da novine u jeziku i metafore odu dovoljno daleko, možda ćete doći do novog viđenja. A novo viđenje, upravo sam objasnio, može samo po sebi pridonijeti znanosti. I sam je Einstein bio natprosječni popularizator, a ja sam se često pitao nisu li njegove žive metafore bile nešto više od pomoći za nas ostale. Nisu li one također pokretale njegov kreativni genij?

Darvinizam s gledišta gena nazirao se već u djelima R. A. Fishera i drugih velikih začetnika neodarvinizma u ranim tridesetim godinama, a jasno su ga istaknuli W. D. Hamilton i G. C. Williams u šezdesetim godinama. Po meni, njihove predodžbe imaju vizionarsku vrijednost, no njihov izraz mi se čini previše lakonski, nedovoljno glasan. Bio sam uvjeren da proširena i razvijena inačica njihovog djela može sva pitanja o životu postaviti na njihovo mjesto, u srcu jednako kao i u umu. Odlučio sam napisati knjigu koja prikazuje evoluciju s gledišta gena. Činilo se da bih se trebao usredotočiti na primjere društvenog ponašanja, kako bih ispravio nesvesno priklanjanje skupnom odabiranju koje je tada prožimalo popularni darvinizam. Knjigu sam započeo 1972. godine, kad su redukcije struje proistekle iz sukoba u industriji prekinule moja laboratorijska istraživanja. Zamračivanja su nažalost (s jednog gledišta) prestala već nakon drugog poglavlja, pa je rukopis ležao u ladici do 1975. kad sam uzeo studijsku godinu. U međuvremenu se teorija proširila, čemu su najviše pridonijeli John Maynard Smith i Robert Trivers. Sada vidim da je to bilo jedno od onih čudesnih razdoblja kad se čini da zamisli lebde u zraku. *Sebični gen* sam napisao u svojevrsnoj grozničkoj uzbudjenja.

Kad mi se *Oxford University Press* obratio zbog drugog izdanja, ustrajali su da uobičajeno opsežno prepravljanje nije potrebno. Postoje knjige koje su osudene na niz obnovljenih i nadopunjениh izdanja, a *Sebični gen* to očito nije. Prvo izdanje preuzele je mladenačku kvalitetu iz vremena kad je napisano. To je bilo vrijeme kad se posvudao osjećao dašak revolucije i tračak Wordsworthovog svitanja. Šteta je mijenjati dijete toga vremena, udebljati ga novim činjenicama ili opteretiti problemima i upozorenjima. Zato prvotni tekst ostaje onakav kakav je bio. Ispravke, objašnjenja i nove spoznaje dodane su u napomenama na kraju knjige. Trebalo je napisati i dva nova poglavlja, o temama čija će novost u njihovo vrijeme dalje prenijeti raspoloženje revolucionarne zore. Tako su nastala dvanaesto i trinaesto poglavje. Nadahnuće za njih dobio sam iz dviju knjiga koje su me proteklih godina najviše uzbudivale: Robert Axelrodove *The Evolution of Cooperation* (Evolucija suradnje), jer nudi svojevrsnu nadu u našu budućnost, te moje vlastite *The Extended Phenotype* (Produceni fenotip), jer me zaokupljala svih tih godina i jer je

- po svojoj vrijednosti - vjerojatno najbolje djelo koje će ikada napisati.

Naslov 'Dobri momci na cilj stižu prvi' posudio sam iz BBC-jevog programa *Horizon* kojeg sam vodio 1985. godine. Radilo se o pedesetominutnoj dokumentarnoj emisiji u produkciji Jeremyja Taylora o teorijskim pristupima evoluciji suradnje. Ta emisija je, zajedno s emisijom *The Blind Watchmaker* (Slijepi urar) istog producenta, pobudila u meni novo zanimanje za tu profesiju. Ono što je najbolje, producenti BBC-a pretvaraju se u napredne stručnjake za temu koja im je u rukama. Moja suradnja s Jeremyjem Taylorom i ekipom pridonijela je mnogo više nego imenom dvanaestom poglavljju ove knjige, i na tome sam zahvalan.

Nedavno sam doznao neprijatnu činjenicu: neki utjecajni znanstvenici imaju običaj dodati svoja imena na radeve u čijem pisanju nisu sudjelovali. Očito je da se nekim znanstvenicima čini dovoljnim posuditi radni stol, izdvojiti nešto vremena i pročitati rukopis da bi se smatrali koautorima rada. Čitav znanstveni ugled može se izgraditi na radovima studenata i suradnika! Ne znam što se može učiniti da bi se suzbilo takvo nepoštovanje. Možda kad bi izdavači tražili potpisano svjedočanstvo o tome što je koji autor napravio. Ali ovo spominjem samo usput. Zapravo sam samo htio istaknuti suprotnost. Helena Cronin se toliko potrudila poboljšati svaki redak - svaku riječ - da bi njeeno ime, da to nije odlučno odbila, trebalo stajati kao koautorsko na svim novim dijelovima ove knjige. Duboko sam joj zahvalan, i želim što moju zahvalnost moram ograničiti na ovo. Zahvaljujem i Marku Ridleyu, Marian Dawkins i Alanu Grafenu na savjetima i konstruktivnoj kritici nekih dijelova, kao i Thomasu Websteru, Hilary McGlynn i ostalima iz *Oxford University Press* koji su mi dobromanjerno oprštali sve moje hirove i otezaanja.

RICHARD DAWKINS

# ZAŠTO POSTOJIMO?

**I**NTELIGENTNI život na našem planetu pojavio se onog trenutka kad je shvatio razlog svoga postojanja. Ako neka viša bića iz svemira ikada posjete Zemlju, prvo pitanje koje će postaviti kako bi procijenili razinu naše civilizacije, bit će: "Jesu li već otkrili evoluciju?" Živi organizmi postojali su na Zemlji, uopće ne znajući zašto, više od tri tisuće milijuna godina prije nego je jedan od njih konačno spoznao istinu. Njegovo je ime Charles Darwin. Iskreno rečeno, i drugi su, tu i тамо, naslućivali istinu, ali Darwin je prvi sastavio logički dosljedno i održivo objašnjenje zašto postojimo. Darwin je omogućio razumno odgovoriti značajnom djetetu čije je pitanje naslov ovog poglavlja. Više ne moramo pribjegavati praznovjerju da bismo odgovorili na ozbiljna pitanja poput: Ima li život smisao? Zbog čega postojimo? Što je čovjek? Nakon što je postavio i posljednje pitanje, istaknuti zoolog G. G. Simpson je rekao: "Ono što sad želim naglasiti je kako su svi pokušaji odgovora na to pitanje iz vremena prije 1859. bezvrijedni, te ih je kao takve najbolje zanemariti."\*

Danas je teorija evolucije podložna sumnji jednako koliko i teorija po kojoj se Zemlja okreće oko Sunca, ali potpuno značenje Darwinove revolucije tek treba shvatiti. Zoologija je na sveučilištima i danas sporedni predmet, a čak i oni koji se opredje-ljuju za nju često se na to odlučuju ne shvaćajući njenog duboko filozofskog značenja. Filozofija i predmeti poznati kao "humanistički" i dalje se uče kao da Darwina nikada nije ni bilo. To će se u vremenom, bez sumnje, promijeniti. U svakom slučaju, ova knjiga nije zamišljena kao obrana darvinizma. Umjesto toga, u njoj se s posebnom namjerom ispituju posljedice teorije evolu-

cije. Moja je namjera proučiti biologiju sebičnosti i nesebičnosti (altruizma).

Osim važnosti koju ovaj predmet ima za znanost, njegov ljudski značaj je jasan. To se pitanje tiče svih strana našeg društvenog života, naših ljubavi i mržnji, borbe i suradnje, davanja i oduzimanja, naše pohlepe i naše velikodušnosti. Ove bi se tvrdnje mogle izreći i za Lorenzovu knjigu *O agresiji*, Ardreyev *Društveni ugovor* i Eibl-Eibesfeldtovu *Ljubav i mržnju*. Problem je tih knjiga što su njihovi pisci potpuno u krivu. A u krivu su zato što su pogrešno shvatili tijek evolucije. Pogrešno su pretpostavili kako je ono što je u evoluciji važno dobrobit vrste (ili skupine), a ne dobrobit jedinke (ili gena). Ironično je što Ashley Montagu kritizira Lorenza kao "neposrednog potomka onih mislilaca devetnaestog stoljeća koji su smatrali kako su zubi i pandže prirode crveni od krvi..." Onako kako ja shvaćam Lorenzovo viđenje evolucije, on bi se vrlo spremno složio s Montaguem u odbacivanju onoga što se pod čuvenom Tennysonovom rečenicom podrazumijeva. Za razliku od obojice, ja mislim kako je izrekom o "crvenim zubima i pandžama prirode" divno sažeto suvremeno shvaćanje prirodnog odabiranja.

Prije nego počnem razlagati vlastitu temu, htio bih ukratko objasniti kakva je to tema, a kakva nije. Kad bismo čuli da je neki čovjek dugo i uspješno živio u svijetu gangstera iz Chicaga, mogli bismo pretpostaviti kakav je to čovjek bio. Mogli bismo očekivati kako su ga krasile osobine poput žilavosti, brzine na pištolju i sposobnosti privlačenja odanih prijatelja. To ne bi bili nepogrešivi zaključci, ali znamo li nešto o uvjetima u kojima je taj čovjek uspio preživjeti i uspješno živjeti, mogli bismo izvesti i neke zaključke o njegovom životu. U ovoj knjizi iznosim tvrdnju kako smo, jednako kao i sve ostale životinje, samo strojevi koje određuju naši geni. Naši su geni, poput uspješnih gangstera iz Chicaga, uspjeli, u nekim slučajevima i po više milijuna godina, preživjeti u izrazito natjecateljskom svijetu. To nam daje pravo očekivati od naših gena određena svojstva. Ja tvrdim kako je nemilosrdna sebičnost dominantna osobina koju treba očekivati od svakog uspješnog gena. Ta sebičnost gena obično će dati povod sebičnosti u ponašanju jedinke. Vidjet ćemo, ipak, kako postoje i posebne okolnosti u kojima gen najbolje može postići vlastite sebične ciljeve tako što će, s gledišta pojedinačnih životi

nja, poduprijeti izvjesni ograničeni oblik nesebičnosti. "Posebne" i "ograničeni" su važne riječi u posljednjoj rečenici. Koliko god, možda, željni vjerovati kako to nije točno, bezuvjetna ljubav i dobrobit vrste kao cjeline su pojmovi koji u evoluciji jednostavno nemaju smisla.

To me dovodi do onog prvog što želim istaknuti u pogledu ove knjige: što ona *nije*. Ne zastupam moralnost koja se zasniva na evoluciji.\* Govorim o tome kako su stvari evoluirale. Ne govorim o tome kako se mi, ljudska bića, trebamo ponašati u moralnom pogledu. Ovo naglašavam zato što znam kako postoji opasnost da me pogrešno shvate oni, a njihov je broj vrlo velik, koji ne mogu razlikovati stav kojim se izlaže mišljenje o nekom predmetu i zastupanje mišljenja o tome kakav bi taj predmet trebao biti. Ja osobno mislim kako bi ljudsko društvo utemeljeno jednostavno na genskom zakonu sveopće nemilosrdne sebičnosti, bilo društvo u kojem bi život bio odvratan. Ali, na nesreću, koliko god možda žalili zbog nečega, ono zbog toga neće prestati biti takvo kakvo je. Glavni je cilj ove knjige biti zanimljivo štivo, ali želite li iz nje izvući neku pouku, čitajte je kao opomenu. Shvatite je kao opomenu, jer želite li, kao i ja, izgraditi društvo u kojem će jedinke nesebično i velikodušno suradivati kako bi postigle zajedničku sreću, onda od biološke prirode očekujte malo pomoći. Pokušajmo naučiti velikodušnost i nesebičnost, jer smo rođeni sebični. Pokušajmo shvatiti što su sve sposobni naši sebični geni, jer tada ćemo možda moći poremetiti njihove puteve — nešto o čemu niti jedna druga vrsta nije nikada ni sanjala.

Uz ove primjedbe o učenju stoji kao zaključak jedno mišljenje, slučajno vrlo često pogrešno, a to je pretpostavka kako su genetski naslijedene osobine određene kao stalne i nepromjenljive. Naši geni možda uče sebičnosti, ali mi ih nismo prisiljeni slušati cijelog života. Jedino je nesebičnost teže naučiti nego što hi to bio slučaj da smo genetski programirani za nesebičnost. Među životnjama, čovjek je jedinstven jer njime vlada uljudba, naučeni i običajima prenošeni utjecaji. Netko bi mogao reći kako je uljudba toliko važna da su geni, bili sebični ili ne, stvarno nevažni za razumijevanje ljudske prirode. Drugi se ne bi složili s tim. Sve ovisi o tome za što se zauzimamo u raspravi o "prirodi i odgoju" kao odrednicama ljudskih osobina. To me dovodi do

onog drugog što ova knjiga *nije*: ona nije zastupanje ovog ili onog gledišta u sporu priroda/odgoj. Ja o tome, naravno, imam svoje mišljenje, ali neću ga iznositi, osim u onoj mjeri u kojoj se ono podrazumijeva u viđenju kulture, a što će izložiti u posljednjem poglavljju. Ako se utvrdi kako su geni zaista nevažni za određivanje ponašanja suvremenih ljudi, ako smo u tom pogledu zaista jedinstveni među životinjama, ipak je, ako ništa drugo, zanimljivo ispitati to pravilo čiji smo izuzetak tek nedavno postali. A ako naša vrsta nije toliko izuzetna kao što nam se možda sviđa misliti, onda je još važnije proučiti to pravilo.

I treće — ova knjiga nije podrobno opisno izlaganje o ponašanju čovjeka ili bilo koje druge životinske vrste. Stvarne pojedinosti koristit ću samo kao opisne primjere. Neću govoriti: "Promatrate li ponašanje pavijana, otkrit ćete kako je ono sebično; svi su izgledi, dakle, da je i čovjekovo ponašanje sebično." Logika mog zaključka o "čikaškim gangsterima" potpuno je različita. Ona je u slijedećem. Ljudska bića i pavijani razvili su se putem prirodnog odabiranja. Promatra li se djelovanje prirodnog odabiranja, isпадa da sve što se razvilo putem prirodnog odabiranja mora biti sebično. Zato moramo očekivati da ćemo promatranjem ponašanja pavijana, ljudi i ostalih živih bića otkriti kako je ono sebično. Zaključimo li da je naše očekivanje pogrešno i zapazimo li da je ponašanje ljudi u stvari nesebično, onda ćemo se naći pred nečim zbunjujućim, nečim što zahtijeva objašnjenje.

Prije negoli krenemo dalje, potrebna nam je jedna definicija. Za neko biće kao što je pavijan kaže se da je nesebično ako svojim ponašanjem povećava blagostanje nekog drugog takvog bića na račun svog vlastitog. Sebično ponašanje ima potpuno suprotno djelovanje. "Blagostanje" se određuje kao "mogućnost preživljavanja" čak i ako je djelovanje na stvarni život i vjerojatnost smrti toliko malo da *izgleda* zanemarivo. Iznenadujuća je posljedica moderne verzije Darwinove teorije kako na izgled sićušni, tričavi utjecaji na vjerojatnost preživljavanja mogu u evoluciji imati presudne posljedice i to zbog beskrajnosti vremena koje te posljedice imaju na raspolaganju dok bi se konačno osjetile.

Važno je shvatiti kako su gornje definicije nesebičnosti i sebičnosti *ponašajne*, a ne subjektivne. Ja se ovdje ne bavim

psihologijom motiva. Neću raspravljati o tome da li ljudi koji se ponašaju nesebično "u stvari" to čine iz nekih tajnih ili nesvesnih sebičnih pobuda. Možda čine, možda ne čine, a možda nikada i nećemo moći saznati, no to ni u kojem slučaju nije nešto čemu bi ova knjiga bila posvećena. Moja definicija odnosi se jedino na pitanje snižava li, ili povećava, neki postupak *učinkovito* izglede za preživljavanje neke nesebične jedinke i izglede za preživljavanje prepostavljenog korisnika.

Pokazati djelovanje ponašanja na dugoročnije izglede za preživljavanje vrlo je složeno. U praksi, kada tu definiciju primjenjujemo na pravo ponašanje, moramo se ogradići izrazom "naizgled". Naizgled nesebični postupak je onaj koji, površno promatrano, povećava mogućnost (koliko god mala bila) smrti nesebične jedinke i preživljavanje korisnika altruizma te jedinke. Ispitaju li se pobliže, često se zaključi kako su ti postupci prividne nesebičnosti, u stvari, prerušena sebičnost. Ponovno naglašavam, da pritom ne mislim kako su te pobude u osnovi tajno sebične, već da je pravo djelovanje tog postupka na izglede za preživljavanje obrnuto od onog što smo u prvi tren mislili.

Navest ću nekoliko primjera naizgled sebičnog i naizgled nesebičnog ponašanja. Sto se tiče naše vlastite vrste, teško je svladati subjektivna ustaljena mišljenja pa ću zato birati primjere iz svijeta drugih životinja. Najprije nekoliko raznovrsnih primjera sebičnog ponašanja pojedinačnih životinja. Crnoglavi galebovi gnijezde se u velikim kolonijama i gnijezda su im jedna od drugih udaljena nekoliko desetaka centimetara. Kad se mladi izlegnu, sitni su, bespomoćni i lako ih je progutati. Galebu je potpuno normalno pričekati susjedov odlazak s gnijezda, koji je možda otišao loviti ribu, i okomiti se na nekog od njegovih ptića te ga cijelog progutati. Na taj način on pribavlja dobar hranjiv obrok; ne mora se mučiti i loviti ribu niti ostavljati vlastito gnijezdo nezaštićeno.

Poznatiji je mračni kanibalizam ženke bogomoljke. Bogomoljke su veliki kukci mesožderi. Obično jedu manje kukce poput mušica, ali napadaju sve što se kreće. Prilikom parenja, mužjak se oprezno popne na ženku i pari s njom. Ukaže li se ženki prilika, ona će ga pojesti, počevši s odgrizanjem glave još dok joj se mužjak primiče ili odmah pošto se popeo na nju, ili poslije razdvajanja. Pomicali bismo kako je za nju pametnije pričekati

završetak parenja prije negoli ga počne jesti. No, čini se da gubitak glave ne ometa preostali dio mužjakovog tijela u spolnome činu. Baš naprotiv, budući da je kod kukaca glava sjedište nekih inhibitornih živčanih središta, moguće je da ženka jedući mužjakovu glavu poboljšava njegovu seksualnu aktivnost.\* Ako je tako, za ženu je to dodatna dobit. Prva joj je dobit što si je pribavila obrok.

Riječ "sebičan" možda ne izgleda dovoljna za takve krajnje slučajevne kanibalizma, iako se oni vrlo dobro uklapaju u našu definiciju. Našem suosjećanju možda je bliže kukavičko ponašanje carskih pingvina na Antarktiku. Zamijećeno je kako oni čekaju na rubu vode, okljevajući prije nego što zarone, jer prijeti opasnost da ih pojedu tuljani. Kad bi samo jedan zaronio, ostali bi znali je li tuljan ovdje ili nije. Nitko, naravno, ne želi biti pokušni kunić, pa svi stoje i čekaju, ponekad pokušavajući jedan drugog gurnuti u vodu.

U jednostavnijim slučajevima sebično ponašanje može se pokazati u odbijanju dijeljenja nekih vrijednosti kao što su hrana, teritorij ili seksualni partner. A sad — nekoliko primjera naizgled nesebičnog ponašanja.

Ubodi pčela-radilica vrlo su uspješna obrana od kradljivaca meda. Ali pčele koje ubadaju su borci-kamikaze. Prilikom uboda se zajedno sa žalcem iz tijela istrgnu životno važni unutarnji organi pa pčela ubrzo umire. Njenim samoubilačkim činom spašene su životne zalihe hrane u košnici, no nje više nema kako bi uživala u tim plodovima. Po našoj definiciji to je nesebično ponašanje. No, sjetite se kako ne govorimo o svjesnim pobudama. I u ovom primjeru, kao i u primjerima sebičnosti; takvih pobuda možda ima, a možda i nema, no za našu definiciju one nisu važne.

Položiti vlastiti život za život prijatelja očito je nesebično, ali jednako je nesebično i izložiti se radi prijatelja čak i malenoj opasnosti. Mnoge ptice, primjetivši pticu grabljivicu poput sokola, ispuštaju karakteristični "poziv na uzbunu", na koji cijelo jato počinje bježati. Postoje neposredni dokazi kako ptica koja poziva na uzbunu dovodi sebe u opasnost, jer privlači posebnu pažnju grabljivice. Njoj prijeti samo mala dodatna opasnost, no ipak to po našoj definiciji spada u nesebično ponašanje.

Najčešće i najuočljivije nesebično ponašanje među životi-

njama vidimo kod roditelja, pogotovo majki, u odnosu na vlastitu djecu. One ih izlegu, bilo u gnijezdima, bilo u vlastitom tijelu, hrane ih uz golemu požrtvovnost i izlažu se velikim opasnostima ne bi li ih zaštitili od grabežljivaca. Navest ćemo samo jedan posebni primjer: mnoge ptice koje se gnijezde na zemlji igraju, približi li im se neki grabežljivac, na primjer lisica, takozvanu "igru odvlačenja pažnje". Ptica-roditelj odšepa iz gnijezda, glušći da joj je slomljeno krilo. Grabežljivac, osjećajući laki pljen, slijedi pticu udaljujući se od gnijezda u kojem su mladi. Odrasla ptica se na kraju prestane pretvarati i u posljednji trenutak odleti pred otvorenim čeljustima lisice. Ta igra vjerojatno spašava život mladima, no uz nemalu opasnost po samog roditelja.

Ne pokušavam izvesti zaključke na temelju navođenja primjera. Odabrani primjeri nisu nikada sigurni dokaz za vrijedno poopćavanje. Svrha ovih primjera je isključivo ilustracija onoga što na razini jedinke podrazumijevam pod nesebičnim i sebičnim ponašanjem. Ova će knjiga pokazati kako se i pojedinačna sebičnost i pojedinačna nesebičnost objašnjavaju temeljnim zakonom koji će nazvati *sebičnost gena*. Ali prvo se moram pozabaviti jednim posebnim pogrešnim objašnjenjem altruizma, jer je ono široko poznato i uči se čak u školama.

Ovo objašnjenje temelji se na pogrešnom shvaćanju koje sam već spomenuo, a to je da se živa bića razvijaju čineći stvari "za dobrobit vrste" ili "za dobrobit skupine". Lako je uvidjeti kako je ta zamisao nastala u biologiji. Veliki dio života životinja posvećen je razmnožavanju i većinu djela nesebične požrtvovnosti zapaženih u prirodi čine roditelji zbog svojih mladih. "Produžetak vrste" uobičajeni je eufemizam za razmnožavanje, a ono je bez sumnje *posljedica* razmnožavanja. Treba samo malo rastegnuti logiku i zaključiti kako je "funkcija" razmnožavanja produžiti, ovjekovječiti vrstu. Odavde pa do zaključka kako će se životinje, općenito uzevši, ponašati na taj način kako bi se omogućio nastavak vrste, samo je još jedan mali, pogrešni korak. Iz toga vjerojatno slijedi altruizam prema ostalim pripadnicima iste vrste.

Ovaj pravac razmišljanja može se neodređeno iskazati i darvinovskim izričajima. Evolucija djeluje putem prirodnog odabiranja, a prirodno odabiranje znači preživljavanje "najsposobnijih". No, je li tu riječ o najsposobnijim jedinkama, najsposobnijim?

jim rasama, najspasobnijim vrstama? Kad je nešto drugo u pitanju to i nije naročito važno, ali kad govorimo o nesebičnosti to je, očigledno, presudno. Ako se u onome što je Darwin nazivao borbom za život natječu vrste, onda je na jedinku najbolje gledati kao na ulog u toj igri, ulog koji se žrtvuje kada to zahtijevaju viši interesi vrste kao cjeline. Treba li to izraziti na malo učeniji način, reći ćemo kako je za jednu skupinu, kao što je vrsta ili neka skupina unutar vrste, čiji su pripadnici spremni žrtvovati se za dobrobit te skupine, manje vjerojatno da će izumrijeti nego suparnička skupina čiji pripadnici kao jedinke na prvo mjesto stavljaju vlastite sebične interese. Stoga je svijet nastanjen uglavnom skupinama koje se sastoje od jedinki spremnih na žrtvovanje. To je teorija "skupnog odabiranja" za koju su biolozi, neupoznati s pojedinostima teorije evolucije, dugo mislili da je točna; nju je na vidjelo iznijela poznata knjiga V. C. Wynne-Edwardsa, a popularizirao ju je Robert Ardrey u *Društvenom ugovoru*. Ispravna alternativa se obično naziva "pojedinačno odabiranje", iako ja osobno više volim govoriti o genskom odabiranju.

Spreman odgovor zagovornika "pojedinačnog odabiranja" na upravo iznesen argument bio bi, otprilike, ovaj: čak i u skupini nesebičnih jedinki gotovo sigurno će postojati i manjina koja će odstupati i koja će odbijati podnošenje bilo kakve žrtve. Postoji li samo jedan sebični pobunjenik koji je spreman iskoristavati nesebičnost ostalih, po definiciji je vjerojatnije da će upravo on preživjeti i imati potomstvo. Svaki njegov potomak težit će naslijediti njegove sebične odlike. Nakon više naraštaja takvog prirodnog odabiranja, sebične jedinke nadvladat će "nesebičnu skupinu" i ona će postati nerazlučiv dio sebične skupine. Čak i ako dopustimo mogućnost nevjerojatnog slučajnog početnog postojanja čisto nesebičnih skupina, bez ijednog pobunjenika, teško je prepostaviti što bi to zaustavilo sebične jedinke da se ne dosele iz susjednih sebičnih skupina i miješanjem pokvare čistoću nesebičnih skupina.

Zagovornik pojedinačnog odabiranja priznao bi kako skupina zaista izumiru i da na to, hoće li izumrijeti ili ne, može utjecati ponašanje pojedinaca u njima. On bi čak mogao priznati i to kad bi jedinke u skupini imale moć predviđanja, mogle bi uvidjeti kako je njihov najbolji vlastiti interes u smislu izbjegavanja

uništenja skupine, dugoročno gledano, obuzdavanje te sebične pohlepe. Ali gašenje skupine spori je proces u usporedbi s nagnim prodorom i naletom natjecanja pojedinaca. Čak i kad skupina polako i neumoljivo ide nizbrdo, sebične jedinke, kratkoročno gledano, napreduju na račun nesebičnih.

Iako teorija skupnog odabiranja sada uživa malu podršku u redovima stručnih biologa koji shvaćaju evoluciju, ona je za neupućene i dalje vrlo privlačna. Generacije novih studenata biologije se jedna za drugom čude kad se vrate s fakulteta i otkriju kako to nije pravilno gledište. Teško ih je i okriviti zbog toga, jer u Nuffieldovom priručniku za nastavnike biologije (*Nuffield Biology Teachers' Guide*), namjenjenom nastavnicima koji predaju biologiju u višim razredima u Engleskoj, nalazimo slijedeće: "Kod viših životinja ponašanje može poprimiti oblik samoubojstva jedinke kako bi se osiguralo preživljavanje vrste." Neimenovani pisac ovog priručnika ostaje u blaženom neznanju da je izrekao proturječnost. U tom smislu on spada u društvo dobitnika Nobelove nagrade. Konrad Lorenz u knjizi *O agresiji* govori o funkcijama agresivnog ponašanja čija je svrha "održavanje vrste", a jedna takva funkcija je i omogućavanje razmnožavanja samo najspasobnijim jedinkama. Ovo je pravi biser od zaključka koji se vrti u krug. No, ja bih htio reći kako je misao o skupnom odabiranju toliko duboko usaćena u svijest da ni Lorenz, kao ni pisac Nuffieldovog priručnika, očigledno nisu shvtili kako se njihove tvrdnje sukobljavaju s pravovaljanom Darwinovom teorijom.

Nedavno sam čuo jedan divni primjer iste vrste u inače odličnoj televizijskoj emisiji BBC-ja o australskim paucima. "Stručna osoba" je u toj emisiji najprije primjetila kako golema većina mladih paučića završava kao plijen ostalih vrsta, pa poslije nastavila: "Možda je to i svrha njihovog postojanja, jer je za održavanje njihove vrste potreban sasvim mali broj preživjelih!"

Robert Ardrey je u *Društvenom ugovoru* uzeo teoriju o skupnom odabiranju kao objašnjenje za čitav društveni poredak uopće. On čovjeka jasno vidi kao vrstu koja je odlutala sa staze životinjske ispravnosti. Ardrey je bar časno obavio svoj posao. Njegova odluka o neslaganju s izvornom teorijom je svjesni čin i zbog toga mu treba dati priznanje.

Jedan od razloga privlačnosti teorije skupnog odabiranja

možda leži u tome što je ona potpuno u skladu s moralnim i političkim načelima većine nas. Možda se mi kao jedinke često poнашамо sebično, ali u trenucima većeg idealiziranja slavimo one koji na prvo mjesto stavlju dobrobit drugih i divimo im se. Ostajemo, ipak, malo zbumjeni s tim koliko široko tumačenje želimo pridati riječi "drugi". Nesebičnost unutar jedne skupine često ide uz sebičnost između različitih skupina. To je osnova sindikalizma. Na drugoj razini, nacija je glavni korisnik naše nesebične požrtvovnosti, a od mladića se očekuje da, kao jedinke, poginu za slavu svoje zemlje kao cjeline. Nadalje, oni su ohrađeni za ubijanje drugih jedinki o kojoj ne znaju ništa, osim da pripadaju drugoj naciji. (Čudno, mirnodopski pozivi pojedincima za podnošenje male žrtve u obliku smanjenja brzine povećavanja svoga životnog standarda kao da su manje uspješni od ratnih pokliča za polaganje života.)

U posljednje vrijeme nastaje reakcija na rasizam i patriotism te težnja da čitava ljudska vrsta bude predmet naše ljubavi prema bližnjem. Ovo humanističko proširenje cilja naše nesebičnosti ima jednu zanimljivu posljedicu koja, izgleda, ponovno podupire ono shvaćanje evolucije koje govori o "dobrobiti vrste". Politički liberali, obično najuvjereniji zagovornici etike vrste, sada se uglavnom odnose s prezirom prema onima koji su u svojoj nesebičnosti otišli malo dalje te nesebičnost proširili i na druge vrste. Kažem li takvima da me više zanima sprečavanje pokolja velikih kitova nego poboljšanje stambenih uvjeta u kojima ljudi žive, vjerojatno ču zapanjiti neke svoje prijatelje.

Osjećaj kako pripadnici vlastite vrste, u usporedbi s pripadnicima drugih vrsta, zaslužuju posebne moralne obzire je star i duboko usaćen. Ubijanje ljudi u mirno vrijeme smatra se najvećim zločinom što ga se može počiniti. Jedino što naša kultura još strože zabranjuje je jesti ljudi (čak i ako su već mrtvi). Pa ipak, mi uživamo jesti pripadnike drugih vrsta. Mnogi će se užasnuti pred sudskim izvršenjem smrtnе kazne čak i nad najokrutnijim zločincima među ljudima, ali će veselo odobravati ubijanje, bez suđenja, sasvim blagih napasnika među životinjama. U stvari, mi pripadnike ostalih, bezazlenih vrsta ubijamo radi zabave i razonode. Čovječji fetus, koji još nema više osjeta od amebe, uživa poštovanje i zakonsku zaštitu veću nego što se pruža odrasloj čimpanzi. Čimpanza međutim, osjeća i misli, a pre-

ma novim eksperimentalnim dokazima može čak i naučiti određeni oblik ljudskog jezika. Fetus pripada našoj vlastitoj vrsti i radi toga mu odmah pridajemo različite povlastice i prava. Da li se "etika vrste" po Richardu Ryderu može postaviti na logično stanovište vrijednije nego što je stanovište "rasizma", to ne znam. Ono što znam je da ta etika nema čvrstih temelja u evolucijskoj biologiji.

Smušenost ljudske etike u pogledu razine na kojoj je altruizam poželjan — obitelj, nacija, rasa, vrsta ili sva živa bića — ogleda se u odgovarajućoj smušenosti biologije u pogledu razine na kojoj se, prema teoriji evolucije, nesebičnost može očekivati. Čak ni pristaše skupnog odabiranja ne bi se iznenadile kada bi otkrile kako su pripadnici suparničkih skupina zli jedni prema drugima: poput članova sindikata ili vojnika, oni, na taj način potpomažu vlastitu skupinu u borbi za ograničena sredstva. Ali tada treba pitati kako pristalice skupnog odabiranja odlučuju *koja* je razina važna. Ako odabiranje postoji između skupina unutar jedne vrste i između vrsta, zašto se ono ne bi događalo i između većih grupacija? Vrste se zbrajaju u rodove, rodovi u redove, a redovi u razrede. I lavovi i antilope pripadaju razredu sisavaca, kao i mi. Zar ne bi stoga trebalo od lavova očekivati da se uzdrže od ubijanja antilopa "radi dobrobiti sisavaca"? Da bi spriječili odumiranje razreda oni bi, naravno, umjesto antilopa trebali loviti ptice ili gmažove. Ali u tom slučaju, što je s potrebom da se održi čitavo koljeno kralješnjaka?

Sasvim bi mi lako bilo raspravljati putem *reductio ad absurdum* i ukazivati na teškoće skupnog odabiranja. Pravidno postojanje pojedinačne nesebičnosti ipak ostaje za objasniti. Andrej ide još dalje pa tvrdi kako je skupno odabiranje jedino moguće objašnjenje za ponašanje poput "skakanja" Thomsonovih gazela. To jestoko i upadljivo skakanje ispred grabežljive zvijeri odgovara pozivu na uzbunu kod ptica, jer upozorava sudrugove na opasnost, a istodobno privlači pažnju grabežljivca na samog skakača. Naša je obveza objasniti skakanje gazela i sve slične pojave i to je ono čime će se pozabaviti u sljedećim poglavljima.

No, prije toga moram dokazati svoje vjerovanje da je najbolji način gledanja na evoluciju onaj kojim se promatra događanje odabiranja na najnižoj postojećoj razini. U tom uvjerenju duboko sam i pod utjecajem velike knjige G. C. Williamsa "Prila-

## **22** *Sebični gen*

godavanje i prirodno odabiranje" (*Adaptation and Natural Selection*). Središnju zamisao koju ču koristiti nagovijestio je pak početkom stoljeća, još u vrijeme prije otkrića gena, A. Weismann — to je ono njegovo učenje o "kontinuiranosti klicine plazme". Tvrdim kako osnovna jedinica odabiranja, pa prema tome i zastupanja vlastitog interesa, nije ni vrsta niti skupina pa čak ni jedinka. To je gen, jedinica nasljedivanja.\* Ovo nekim biolozima u početku može zvučati pretjerano. Nadam se kako će se i oni, kad vide u kojem smislu to smatram, složiti kako je to u biti ispravno, čak i ako je prikazano na neobičan način. Za razvijanje ove tvrdnje potrebno je vrijeme, te moramo početi od početka, od samog porijekla života.

## 2

# UMNOŽIVAČI

**U**POČETKU BIJAŠE jednostavnost. Prilično je teško objasniti i to

kako je nastao obični svemir. Nadam se da se slažemo kako bi bilo još teže objasniti iznenadnu pojavu potpuno opremljenog složenog poretka — života, ili bića koje je u mogućnosti stvoriti život. Darwinova teorija evolucije putem prirodnog odbiranja zadovoljava jer nam pokazuje na koji se način jednostavnost mogla izmjeniti u složenost i kako su se nesređeni atomi mogli okupljati u sve složenije uzorke, dok na kraju nisu stvorili i čovjeka. Darwin pruža rješenje, od svih do sada predloženih jedino moguće, za složen problem našeg postojanja. Pokušat ću ovu veliku teoriju objasniti na nešto jednostavniji način negoli je uobičajeno, počevši od vremena kada još ni sama evolucija nije počela.

Darwinovo "preživljavanje najsposobnijeg" zapravo je posebni slučaj općeg zakona *održavanja stabilnoga*. Svemir je nastanjen stabilnim stvarima. Stabilna stvar je skup atoma koji je dovoljno trajan ili čest da bi mu se dalo ime. Može to biti jedinstveni skup atoma poput Matterhorna, koji traje dovoljno dugo da mu vrijedi dati ime. A može biti i vrsta tvari kao što su kišne kapi, koje na svijet dolaze u dovoljno velikom broju da zaslužuju zajedničko ime, premda je svaka kratkotrajna. Stvari koje vidišmo oko sebe i za koje mislimo kako im je potrebno objašnjenje — stijene, svemir, morski valovi — sve su to manje ili više postojani skupovi atoma. Mjehuri od sapunice teže zauzimanju lopastastog oblika, jer je to stabilna konfiguracija za tanku opnu ispunjenu plinom. U svemirskom brodu je i voda stabilna u obliku loptica, ali na Zemlji, gdje postoji sila teže, stabilna površina

mirne vode je ravna i horizontalna. Kristali soli imaju oblik kocke, jer je to stabilni način povezivanja iona natrija i klora. Na Suncu se najjednostavniji atomi, atomi vodika, spajaju kako bi stvorili atome helija, zato što je, u okolnostima koje tamo prevladavaju, konfiguracija helija stabilnija. Ostali još složeniji atomi oblikuju se u zvijezdama širom svemira i nakon što je u "Velikom prasku", po prevladavajućoj teoriji, nastao svemir. Iz zvijezda dakle potječu elementi našeg svijeta.

Kad se međusobno sretnu, atomi ponekad stupaju u kemijske reakcije u kojima se povezuju i stvaraju molekule, koje mogu biti manje ili više stabilne. Neke molekule su vrlo velike. Kristal poput dijamanta se može smatrati jednom jedinom molekulom, poslovicno stabilnom, a isto tako i vrlo jednostavnom, jer se njena unutrašnja atomska struktura beskonačno ponavlja. U suvremenim živim organizmima postoje druge velike molekule koje su vrlo složene, a sama njihova složenost pokazuje se u nekoliko razina. Hemoglobin u krvi tipična je proteinska molekula. Sastavljen je od lanaca manjih molekula, amino-kiselina, od kojih svaka sadrži nekoliko desetaka atoma raspoređenih po točnom pravilu. U jednoj molekuli hemoglobina vezano je 574 molekula aminokiselina. One su raspoređene u četiri lanca, koji su spleteni jedan oko drugoga i tvore okruglu, trodimenzionalnu tvorbu zapanjujuće složenosti. Model molekule hemoglobina nalikuje na trnoviti grm. Ali za razliku od pravog grma, njegov oblik nije slučajan, već je to konačna i nepromjenjiva struktura koja se u prosječnom ljudskom tijelu ponavlja, potpuno ista, više od šest tisuća milijuna milijuna milijuna puta. Točno određeni grmoliki oblik proteinske molekule poput hemoglobina stabilan je u tom smislu što će dva lanca sastavljeni od jednakih nizova aminokiselina težiti, poput dviju opruga, doći u stanje mirovanja u točno isti trodimenzionalni spiralni oblik. Hemoglobinski grmovi u našem tijelu zauzimaju svoj "omiljeni" oblik brzinom od oko četiri stotine milijuna milijuna podešavanja u sekundi, dok se ostali jednakom brzinom uništavaju.

Hemoglobin je suvremena molekula, upotrebljena kao ilustracija spajanja atoma u stabilne oblike. Ono što je ovdje važno je kako je prije pojave života na Zemlji moglo doći do svojevrsne početne evolucije molekula putem običnih fizičkih i kemijskih procesa. Nema potrebe misliti o planu, svrsi ili usmjerenosti.

Ukoliko neka skupina atoma uz pomoć energije zauzme stabilniji oblik, nastojati će taj oblik zadržati. Najraniji oblik prirodnog odabiranja bio je jednostavno odabiranje stabilnijih oblika i odbacivanje nestabilnih. U tome nema ničega tajanstvenoga. To se moralo dogoditi samo po sebi.

Iz toga, naravno, ne proizlazi da se pojava jedinki složenih poput čovjeka, može objasniti po potpuno istim načelima. Ne možemo samo uzeti odgovarajući broj atoma, pomiješati ih uz dotok vanjske energije pa da se oni slože u ispravan uzorak i tako stvori Adam! Na taj način možemo napraviti molekulu sastavljenu od nekoliko desetaka atoma, no čovjek se sastoji od više od tisuću milijuna milijuna milijuna milijuna atoma. U nastajanju da na taj način stvorimo čovjeka u biokemijskoj koktel-mješalici moglo bi proteći toliko vremena da bi ukupno dosadашnje trajanje svemira bilo kao treptaj oka, a da čak ni tada ne uspijemo. Upravo ovdje u pomoć pristiže Darwinova teorija u svom najopćenitijem obliku. Darwinova teorija stupa na scenu ondje gdje je scenarij o sporom nastanku molekula napušta.

Opis nastanka života koji će dati neizbjježno je teoretski, jer tome događaju nitko nije bio nazočan pa da bi mogao svjedočiti kako se zbio. Postoji niz različitih teorija, ali neke osobine su im svima zajedničke. Pojednostavljeni pregled koji će iznijeti vjerojatno nije daleko od istine.\*

Ne znamo kojim je kemijskim tvarima Zemlja obilovala prije nastanka života, ali vrlo je vjerojatno da si to bile voda, ugljikov dioksid, metan i amonijak — jednostavnii spojevi za koje je poznato da postoje barem na još nekim planetima Sunčevog sustava. Kemičari su pokušavali oponašati uvjete kakvi su vladali na mladoj Zemlji. Stavili su u bocu te jednostavne tvari i osigurali dovod energije u obliku ultraljubičastog zračenja ili električnog izbijanja — što je umjetna inačica izvora energije na prvoj Zemlji. Poslije nekoliko tjedana u boci bi obično pronašli nešto zanimljivo: nestalu tamnu juhu sastavljenu od mnogo-brojnih molekula složenijih od onih s kojima je pokus započet. Posebno su nadene aminokiseline — sastavni dijelovi proteina, odnosno jedne od dviju značajnih vrsta bioloških molekula. Prije negoli su ti pokusi provedeni, prirodno nastale aminokiseline smatrane su znakom postojanja života. Da su, na primjer, otkrije-vene na Marsu, prisustvo života na tom planetu činilo bi se pri-

lično sigurnim. Sada, međutim, njihova prisutnost podrazumijeva samo postojanje nekoliko jednostavnih plinova u atmosferi, postojanje vulkana, Sunčeve svjetlosti ili munja. Nedavno su laboratorijskim oponašanjem kemijskih uvjeta na prvobitnoj Zemlji dobijene organske tvari nazvane purini i pirimidini. To su dijelovi iz kojih se gradi genska molekula, odnosno sama DNK.

Čini se da su procesi slični ovima omogućili nastanak "prajuhe" koja je bila, kako vjeruju biolozi i kemičari, sastojak mora prije nekih tri do četiri milijarde godina. Organske tvari skupljale su se na nekim mjestima, možda u osušenoj pjeni na morskoj obali ili u sitnim kapljicama. Pod dalnjim utjecajem energije, poput ultraljubičaste svjetlosti, one su se udruživale u molekule. Danas krupne organske molekule ne bi trajale dovoljno dugo da ih zapazimo, jer bi ih bakterije ili ostala živa stvorenja brzo upila i uništila. Ali i mi i bakterije došli smo kasnije, pa su u ono vrijeme velike organske molekule mogle nesmetano plutati po sve gušćoj juhi.

U jednom se trenutku slučajno oblikovala naročita molekula koju ćemo nazvati *umnoživač*. Umnoživač nije morao biti najveća ili najsloženija od svih molekula u okolini, ali je imao neobično svojstvo stvaranja vlastite kopije. Vrlo je mala vjerojatnost da se takvo nešto dogodi, no dogodilo se. Bilo je to zaista nevjerojatno. Za života jednog čovjeka, stvari koje su tako nevjerojatne mogu praktično gledano ispasti nemoguće. Zato nikad nećete dobiti glavni zgoditak na lotu. Ali u našim ljudskim procjenama onog što je vjerojatno i onog što nije vjerojatno nismo navikli imati posla sa stotinama milijuna godina. No, kada biste stotinu milijuna godina svakog tjedna ispunjavali listiće, vjerojatno biste dobili nekoliko glavnih zgoditaka.

Molekulu koja stvara vlastite kopije nije toliko teško zamisliti kao što se u početku činilo, a bilo je dovoljno da se ona pojavi samo jednom. Taj umnoživač možemo zamisliti kao kalup. Zamislite ga kao veliku molekulu koja se sastoji od složenog lanca koji je pak sastavljen od različitih vrsta građevnih blokova. Malih građevnih blokova bilo je u izobilju u juhi koja je okruživala umnoživač. Pretpostavimo da svaki građevni blok ima sklonosti prema vlastitoj vrsti. Kad god neki građevni blok iz juhe dospije uz dio umnoživača prema kojem ima sklonost, on će pokušati tu i ostati. Građevni blokovi koji se medusobno privlače

na taj način će se automatski poredati u niz koji oponaša niz građevnih blokova samog umnoživača. Nije teško zamisliti kako se ti nizovi udružuju i stvaraju stabilni lanac kao i prilikom stvaranja onog prvog umnoživača. Taj se proces može nastaviti u vidu progresivnog slaganja, sloj po sloj. Na taj su način nastali kristali. Dva se lanca, s druge strane, mogu i rastaviti, dajući tako dva umnoživača od kojih svaki može nastaviti stvarati nove kopije.

Složenija je mogućnost da svaki građevni blok nema sklonost prema vlastitoj vrsti, već prema nekoj drugoj vrsti bloka. U tom slučaju umnoživač ne djeluje kao kalup za istovjetnu kopiju, već tek za svojevrsni "negativ" koji pak, sa svoje strane, sad pravi na isti način identičnu kopiju početnog pozitiva. Za našu svrhu nije važno je li početni proces umnoživanja bio pozitiv-negativ ili pozitiv-pozitiv, iako možemo primijetiti da molekula DNK, odnosno suvremeniji ekvivalent prvih umnoživača, koristi umnožavanje od pozitiva prema negativu. Ono bitno u tome jest kako je nova vrsta "stabilnosti" iznenada došla na svijet. Prije toga prvobitna juha vjerojatno nije bila bogata nekom određenom vrstom složenih molekula, jer je svaka ovisila o građevnim blokovima koji su se slučajno povezivali u stabilne tvorbe. Čim je nastao, umnoživač je raširio svoje kopije po cijelome moru, sve dok nije zavladala nestaćica manjih molekulni građevnih blokova, te su se ostale velike molekule stvarale sve rijede.

Tako je, izgleda, nastala velika populacija jednakih kopija. Sad moramo istaknuti važnu osobinu svakog postupka kopiranja: nesavršenost. Javljuju se pogreške. Nadam se da u ovoj knjizi nema tiskarskih pogrešaka, ali potražite li pažljivo, naći ćete ih zasigurno. One vjerojatno neće značajnije promijeniti značenje rečenica, jer će to biti pogreške "prve generacije". Ali zamislite one dane prije pronalaska tiska, kada su knjige, poput evanđelja, pisane rukom. Vjerojatno je svaki pisar, ma koliko bio pažljiv, napravio nekoliko pogrešaka, a neke od njih su zapravo bile mala namjerna "poboljšavanja". Da su svi prepisivali iz istog izvornika, značenje ne bi bilo iskrivljeno u velikoj mjeri. Ali kada se prijepisi rade s drugih prijepisa, koji su pak napravljeni **H** nekih trećih prijepisa, pogreške se počinju zbrajati i postaju ozbiljne. Skloni smo pogrešno prepisivanje smatrati nečim lo-Aim, a kad su u pitanju dokumenti nekog čovjeka, teško je i za-

misliti da se za one na kojima postoje pogreške može reći kako su poboljšani. Mislim da se za učene ljude Septuaginte može reći da su započeli nešto veliko kad su pogrešno preveli hebrejsku riječ za "mladu ženu" u grčku riječ za "djevicu" i izrekli proročanstvo: "Eto, djevica će zatrudnjeti i roditi če sina..."\* Bilo kako bilo, vidjet ćemo kako pogrešno kopiranje bioloških umnoživača može dovesti do poboljšanja u pravom smislu riječi. Pojava određenih pogrešaka bila je bitna i za napredujuću evoluciju života. Ne znamo koliko su točne bile kopije koje su stvarale početne molekule umnoživači. Njihovi suvremeni potomci, molekule DNK, zapanjujuće su pouzdani u usporedbi s najpouzdanijim postupkom kopiranja koji čovjek može izvesti, ali čak i oni grijese te upravo time omogućuju evoluciju. Početni umnoživači su vjerojatno puno više grijesili, no u svakom slučaju možemo biti sigurni da je do pogrešaka dolazilo i da su se te pogreške zbrajale.

Kako su pogrešne kopije nastajale i širile se, tako se prvo-bitna juha umjesto populacijom istovrsnih kopija ispunjavala populacijom različitih varijeteta umnoživačkih molekula koje su sve "potjecale" od istog pretka. Jesu li neki varijeteti bili brojniji od drugih? Gotovo je sigurno da jesu. Osobina nekih varijeteta bila je veća stabilnost nego što su je imali ostali. Za neke molekule bilo je manje vjerojatno da će se, kad se jednom stvore, ponovo raspasti. Broj takvih varijeteta u juhi srazmjerno je rastao, ne samo kao neposredna logična posljedica svoje "dugovječnosti", već i zato što su ti tipovi molekula imali više vremena za pravljenje vlastite kopije. Umnoživači dugog životnog vijeka bi, stoga, bili sve mnogobrojniji i uz sve ostale podjednake uvjete moglo bi se reći da je u toj populaciji molekula postojao "evolucijski trend" prema većoj dugovječnosti.

Ali ostali uvjeti vjerojatno nisu bili podjednaki te se brzina umnožavanja ili "plodnost" pojavila kao druga osobina varijete umnoživača koja je bila još važnija za rasprostiranje u populaciji. Ako umnoživačke molekule tipa *A* stvaraju vlastite kopije jednom tjedno, dok ih one tipa *B* stvaraju svakog sata, nije teško predvidjeti da će molekule tipa *A* vrlo brzo biti brojčano nadjačane, čak i ako "žive" duže od molekula tipa *B*. Odavde je vjerojatno postojao "evolucijski trend" prema većoj "plodnosti" molekula u juhi. Treća pozitivna odlika umnoživačkih molekula bila je točnost umnožavanja. Ako molekule tipa *X* i tipa *Y* traju jed-

nako dugo i umnožavaju se istom brzinom, ali  $X$  radi pogreške prosječno pri svakom desetom umnožavanju, dok ih  $Y$  radi pri svakom stotom,  $Y$ će sigurno postati brojniji. Dio populacije koju predstavljaju  $X$  molekule ne gubi samo "zalutalu djecu", već i sve njihove stvarne i moguće potomke.

Ako nešto već znate o evoluciji, onda u ovoj posljednjoj točki možete otkriti nešto pomalo paradoksalno. Možemo li pomiciti zamisao da su pogreške u umnožavanju bitni preduvjet evolucije, s pretpostavkom kako prirodno odabiranje održava veliku vjernost kopiranja? Odgovor je da premda se evolucija u nekom smislu može činiti dobrom, posebno što smo mi njen proizvod, ništa zapravo "ne želi" evoluirati. Evolucija je nešto što se događa htjeli ili ne htjeli, unatoč svim naporima umnoživača (danas gena) da je spriječe. Jacques Monod je ovo vrlo lijepo istaknuo u svom predavanju posvećenom Herbertu Spenceru, kad je napomenuo: "Još jedna zanimljiva značajka teorije evolucije je ta da svatko misli da je razumije!"

Vratimo se prvojnoj juhi: postala je nastanjena varijeteta molekula koje su bile stabilne bilo po tome što su pojedine molekule bile dovoljno dugovječne, po tome što su se brzo umnožavale ili po tome što su se točno umnožavale. Evolucijski trendovi prema tim trima vrstama stabilnosti zbili su se u sljedećem smislu: kad bismo u dva navrata uzeli uzorke juhe, zadnji uzorak bi sadržavao veći udio molekula koje su dugovječnije, plodnije, točnije kopirane. U biti, to je ono što biolog podrazumijeva pod evolucijom kad govorи o živim bićima, a mehanizam je isti — prirodno odabiranje.

Trebamo li, dakle, početne umnoživačke molekule nazivati "živima"? Je li to uopće važno? Mogao bih reći: "Darwin je najveći čovjek koji je ikada živio", a vi biste mogli reći: "Ne, najveći je Newton". Nadam se da tu raspravu ne bismo produžili. Stvar je u tome što, na koji god način riješili raspravu, to ne bi utjecalo na temeljni zaključak. Životi i dostignuća Newtona i Darwina ostaju potpuno neizmjenjeni, nazvali ih mi "velikima" ili ne. Slično tome se i povijest umnoživačkih molekula vjerojatno odvijala otprilike onako kako je iznosim, bez obzira na to hoćemo li ih nazivati "živima". Ljudske patnje izaziva to što mnogi ne mogu shvatiti da su riječi samo oruđe kojim se služimo te da puka prisutnost riječi poput "živi" u rječniku ne mora značiti kako se ta

riječ odnosi na nešto određeno u stvarnom svijetu. Nazivali mi rane umnoživače živima ili ne, oni su bili preci života; oni su naši praočevi.

Slijedeća važna karika u izlaganju, karika koju je Darwin posebno podvlačio (iako je on govorio o životinjama i biljkama, a ne o molekulama) je *natjecanje*. Prajuha nije bila u mogućnosti podržavati beskonačan broj umnoživačkih molekula. Kao prvo, Zemlja ima konačnu veličinu, ali i ostali ograničavajući čimbenici morali su biti važni. Predstavljajući umnoživač kao kalup prepostavili smo kako se on kupa u juhi bogatoj malim blokovima građevnih molekula koji su važni za stvaranje kopija. Kad je broj umnoživača narastao, građevni blokovi su se koristili takvom brzinom da su postali rijetka i dragocjena sirovina. Različiti varijeteti ili vrste umnoživača vjerojatno su se natjecali za njih. Uzeli smo u obzir činjenice koje su mogle povećati brojnost povlaštenih vrsta umnoživača. Sada možemo vidjeti kako su manje povlašteni varijeteti postajali *malobrojni* uslijed natjecanja, pa su se mnoge njihove grane morale ugasiti. Među varijetima umnoživača postojala je borba za preživljavanje. Oni nisu znali da se bore, niti im je do toga bilo stalo; borba je vođena bez ikakvih osjećaja. Ipak, borili su se u tom smislu što je svako pogrešno umnožavanje koje je rezultiralo novom, višom razinom stabilnosti ili novim načinom umanjivanja stabilnosti suparnika bilo automatski očuvano i dalje umnožavano. Tijek poboljšanja bio je kumulativan. Načini povećavanja vlastite stabilnosti i umanjivanja stabilnosti suparnika postali su razrađeniji i uspješniji. Nekim je načinima čak "otkrivano" kako kemijski razbiti molekule suparničkih varijeteta te oslobođiti građevne blokove koji su se zatim mogli iskoristiti za stvaranje vlastitih kopija. Ti su pramesožderi tako dobivali hranu i istovremeno se oslobađali suparnika s kojima su se natjecali. Ostali umnoživači su možda otkrili kako se zaštititi, bilo kemijski ili izgradnjom proteinskog zida oko sebe. Možda su se baš tako pojavile prve žive stanice. Umnoživači više nisu samo postojali, već su i stvarali svoje omotače u kojima će nastaviti živjeti. Umnoživači koji su preživjeli bili su oni koji su stvorili *strojeve za preživljavanje* u kojima će živjeti. Prvi strojevi za preživljavanje vjerojatno su se sastojali samo od zaštitnog omotača. Ali postankom novih protivnika, s boljim i uspješnijim strojevima za preživljavanje,

bilo je sve teže održati se na životu. Strojevi za preživljavanje postajali su veći i razrađeniji, a taj tijek je bio kumulativan i napredujuć.

Je li ikada mogao doći kraj poboljšavanju tehnika i izuma kojima su se umnoživači koristili kako bi osigurali svoje preživljavanje u svijetu? Za poboljšavanje je bilo dovoljno vremena. Kakve su neobične strojeve za samozaštitu trebali izumiti slijedećih tisuća godina? Četiri miljarde godina kasnije, kakva je trebala biti sudbina nekadašnjih umnoživača? Oni nisu izumrli, jer su to stari majstori umjetnosti u preživljavanju. Ali ne tražite ih kako slobodni plutaju po moru, jer su od te viteške slobode oduvno odustali. Sada se gomilaju u velikim kolonijama, sigurni unutar golemih trapavih robova,\* zapečaćeni i odvojeni od vanjskog svijeta s kojim komuniciraju vijugavim i posrednim putevima i kojima upravljaju putem daljinske kontrole. Oni se nalaze u vama i u meni; stvorili su nas, naše tijelo i duh; njihovo očuvanje je konačni smisao našeg postojanja. Dug put su prešli ti umnoživači. Sada se kreću pod nazivom geni, a mi smo njihovi strojevi za preživljavanje.

# 3

## BESMRTNE ZAVOJNICE

**M**i smo strojevi za preživljavanje, ali to "mi" ne označava samo ljude. Ono obuhvaća sve životinje, biljke, bakterije i virus. Bilo bi vrlo teško prebrojiti ukupni broj svih strojeva za preživljavanje na Zemlji, a nepoznat je čak i ukupni broj vrsta. Uzmemo li samo kukce, broj živih vrsta procjenjuje se na tri milijuna, a broj jedinki kukaca mogao bi biti milijun milijuna milijuna.

Po vanjštini i po unutarnjim organima, vrste strojeva za preživljavanje izgledaju vrlo raznovrsno. Hobotnica nije nimalo slična mišu, a oboje su sasvim drukčiji od hrasta. Pa ipak, po svojoj osnovnoj kemiji, oni su gotovo istovjetni. To se posebno odnosi na umnoživače u njima, gene, koji su kod svih nas u biti istovjetne molekule — jednake kod bakterije kao i kod slona. Svi smo mi strojevi za preživljavanje za istu vrstu umnoživača, to jest replikatora — molekula zvanih DNK — ali na svijetu postoji mnogo različitih načina življenja, a replikatori su izgradili veliki I »roj različitih strojeva koje će iskorištavati. Majmun je stroj koji održava gene na drveću, a riba je stroj koji održava gene u vodi; postoji čak i mali crv koji održava gene u podmetačima za krigle piva. DNK djeluje na tajanstvene načine.

Zbog jednostavnosti sam stvorio dojam da su suvremeni *geni*, sastavljeni iz DNK, načelno jednaki prvim umnoživačima u iskonskoj juhi. Za ovo izlaganje to nije važno, ali to zapravo ne mora biti točno. Možda su prvi replikatori bili molekule srodne DNK, a možda su bili potpuno drukčiji. U drugom bismo slučaju mogli reći da je DNK prigrabila njihove strojeve za preživljavanje u nekom kasnijem stupnju. Ako je tako, onda su oni početni

umnoživači potpuno uništeni, pa u suvremenim strojevima za preživljavanje od njih nije ostalo ni traga. Slijedeći ovaj pravac razmišljanja, A. G. Cairns-Smith je postavio zanimljivu pretpostavku da naši preci, prvi umnoživači, možda uopće nisu bili organske molekule, već neorganski kristali — minerali, komadići gline. Nasilni prisvajač ili ne, molekula DNK je danas neupitno na vlasti, osim ako je upravo sada, kao što pokušavam ukazati u jedanaestom poglavljju, na pomolu nova smjena vlasti.

Molekula DNK je dugi lanac građevnih blokova — malih molekula zvanih nukleotidi. Kao što su proteinske molekule lanci aminokiselina, tako su DNK lanci nukleotida. Molekula DNK je premalena da bi je se moglo vidjeti, ali njen točni oblik je posrednim putem domišljato otkriven. Ona se sastoji od dva nukleotidna lanca smotana u elegantnu spiralu; "dvostruki heliks"; "besmrtna zavojnica". Nukleotidni građevni blokovi dolaze u samo četiri oblika, čiji se nazivi mogu skratiti na *A*, *T*, *C* i *G*. Kod svih životinja i biljaka oni su isti. Ono što se razlikuje jest redoslijed kojim su nukleotidi nanizani. Građevni blok *G* u čovjeku je u svakoj pojedinosti istovjetan građevnom bloku *G* u pužu. Ali *slijed* građevnih blokova u čovjeku ne samo što se razlikuje od onoga u pužu nego se, isto tako, razlikuje — premda manje — od slijeda u svakom drugom čovjeku (osim u posebnom slučaju jednojajčanih blizanaca).

Naša DNK živi unutar naših tijela. Ona nije koncentrirana u nekom određenom dijelu tijela, nego je raspoređena po stanicama. Prosječno ljudsko tijelo sastoji se od oko tisuću milijuna milijuna stanica i, uz neke izuzetke koje možemo zanemariti, svaka od tih stanica sadrži potpunu kopiju tjelesne DNK. Ta DNK se može promatrati kao skup uputa kako načiniti to tijelo, uputa ispisanih *A*, *T*, *C* i *G* abecedom nukleotida. To je kao kad bi u svakoj prostoriji neke divovske zgrade postojala polica za knjige s građevinskim nacrtima za cijelu zgradu. Ta "polica za knjige" u stanici zove se jezgra. U čovjeku građevinski nacrti ispunjavaju 46 svezaka - kod ostalih vrsta taj broj je drukčiji. Ti "svesci" se nazivaju kromosomi. Pod mikroskopom se oni vide kao dugačke niti uzduž kojih su redom nanizani geni. Nije lako, a možda to ne bi imalo ni smisla, reći gdje jedan gen završava, a slijedeći započinje. Kao što ćemo u ovom poglavljju vidjeti, ovo, na sreću, za naše svrhe nije važno.

Koristit će se metaforom građevinskih planova i slobodno mijesati jezik metafore s jezikom stvarne znanosti. Riječ "svezak" upotrebljavat će naizmjence s riječju kromosom. Riječ "stranica" privremeno će koristiti naizmjence s riječju gen, premda je podjela između gena manje oštra nego podjela između stranica knjige. Ta će nas usporedba odvesti prilično daleko. Kad se ona na kraju prekine, uest će druge usporedbe. Usput rečeno, "graditelja", naravno, nema. Upute DNK složene su putem prirodnog odabiranja.

Molekule DNK čine dvije važne stvari. One se, prvenstveno, umnožavaju, odnosno stvaraju vlastite kopije. To se bez prestanka odvija od samog početka života i danas su molekule DNK u tome doista vrlo uspješne. Vi se, kao odrastao čovjek, sastoјite od tisuću milijuna milijuna stanica, ali ste u trenutku začetka bili jedna jedina stanica, opremljena izvornim primjerkom graditeljskih planova. Ta se stanica podijelila na dvije i svaka je dobila vlastitu kopiju plana. Uzastopnim dijeljenjem broj se stanica povećavao na 4, 8, 16, 32, i tako dalje do milijardi. Prilikom svake podjele, planovi DNK su vjerno kopirani, tako reći bez ikakvih pogrešaka.

Ovdje govorimo o udvajajuju DNK. Ali ako je DNK doista skup planova za gradnju tijela, kako se ti planovi provode u djelo? Kako se prevode u strukture tijela? To me dovodi do druge važne stvari koju čini DNK. Ona posredno nadgleda proizvodnju druge vrste molekula - proteina. Hemoglobin, koji je spomenut u prošlom poglavljju, samo je jedan primjer iz bezbrojnog niza proteinских molekula. Kodirana poruka DNK ispisana četveroslovnom abecedom nukleotida, jednostavnim mehaničkim putem prevodi se u drugu abecedu. To je abeceda aminokiselina kojom **HC** ispisuju proteinske molekule.

Put od gradnje proteina do gradnje tijela može izgledati vrlo dugačak, ali to je prvi mali korak u tom pravcu. Osim što izgraduju veliki dio tjelesnog tkiva,蛋白ni također kontroliraju sve kemijske procese u stanicama te ih selektivno uključuju i isključuju u točno određeno vrijeme i na točno određenom mjestu. Kako se sve to točno odvija tijekom razvoja djeteta, priča je za koju će embriologima biti potrebna desetljeća, a možda i stoljeća da je otkriju. Ali, činjenica je da se to događa. Geni posredno kontroliraju stvaranje tijela i njihov je utjecaj strogo jednosmje-

ran: stečene osobine se ne nasljeđuju. Koliko god znanja i mudrosti stekli za života, genetski na vašu djecu neće prijeći mi mrvica. Svaki novi naraštaj počinje od izvorišta. Tijelo je put kojim geni održavaju gene neizmjenjenima.

Činjenica da geni kontroliraju embrionalni razvoj važna je za evoluciju zbog slijedećeg: geni su barem djelomično odgovorni za vlastito preživljavanje u budućnosti, jer njihovo preživljavanje ovisi od učinkovitosti tijela u kojima žive i čijoj su gradnji pripomogli. Davno, davno, prirodno odabiranje se sastojalo u selektivnom preživljavanju umnoživača koji su slobodno plutali u prahu. Danas prirodno odabiranje daje prednost umnoživačima koji su uspješni u izgradnji strojeva za preživljavanje, odnosno genima koji su se izvještili u umijeću upravljanja embrionalnim razvojem. U tome umnoživači nisu ništa svjesniji nego što su ikada bili. I dalje se jednakost slijepo i neizbjegivo odvijaju jednakim tijekovima automatskog odabiranja između suparničkih molekula prema njihovoj dugovječnosti, plodnosti i vjernosti kopiranja, kao što se događalo i u ona pradavna vremena. Geni nemaju moć predviđanja. Oni ne planiraju unaprijed. Neki geni su tu više, a neki manje, i to je sve. Ali osobine koje određuju dugovječnost i plodnost nekog gena nisu ni izdaleka onako jednostavne kao što su nekoć bile.

U novije vrijeme — otprilike u posljednjih šest stotina milijuna godina — umnoživači su postigli značajna ostvarenja u tehnologiji strojeva za preživljavanje — mišiće, srce i oči (koji su se nezavisno razvijali u nekoliko navrata). Prije toga su korjenito izmijenili osnovne osobine svog načina života kao umnoživača što, želimo li nastaviti izlaganje, moramo shvatiti.

Prvo što treba shvatiti o suvremenom umnoživaču je da je on vrlo "društven tip". Stroj za preživljavanje je prenositelj koji ne sadrži samo jedan, nego mnogo tisuća gena. Proizvodnja tijela je suradnički pothvat tolike složenosti da je gotovo nemoguće razmrsiti doprinos jednog gena od doprinosa drugog.\* Neki gen će na različite dijelove tijela imati mnoga i sasvim različita djelovanja. Na neki dio tijela utjecat će mnogi geni. Učinak bilo kojega gena ovisi o međudjelovanju s mnogim drugim genima. Neki geni imaju ulogu gena nadzornika koji kontroliraju rad skupine ostalih gena. Poslužimo li se analogijom, možemo reći da svaka stranica planova upućuje na mnoge druge dijelove zgrade;

i da svaka stranica ima smisla jedino kao unakrsna uputnica na mnoge druge stranice.

Možda ćete se zbog ove složene međuovisnosti gena upitati zašto riječ "gen" uopće upotrebljavamo. Zašto ne upotrijebimo neku opću imenicu poput "sklop gena"? Moglo bi se reći da bi to za mnoge potrebe zaista bila dobra zamisao. Ali pogledamo li stvari na drugi način, onda ima smisla misliti o sklopu gena također kao o nečemu što je razdijeljeno na razdvojene umnoživače ili gene. To nastupa zbog pojave spola. Spolno razmnožavanje ima za posljedicu miješanje i premještanje gena. To znači da je svako pojedino tijelo samo privremeni prenositelj jedne kratkovječne kombinacije gena. Ta *kombinacija* gena kakvu predstavlja svaka jedinka možda jest kratkovječna, ali sami geni potencijalno su vrlo dugog vijeka. Njihove se staze neprestano spuštaju i isprepliću u slijedećim pokoljenjima. Na jedan gen se može gledati kao na jedinicu koja preživljava kroz veliki broj uzastopnih pojedinačnih tijela. To je središnja teza koju ću razviti u ovom poglavlju. Neki od mojih najuvaženijih kolega uporno odbijaju složiti se s njome, te mi morate oprostiti ako vam se učini da je preopširno izlažem! Ponajprije moram ukratko objasniti spolove.

Rekao sam da su planovi za gradnju ljudskog tijela ispisani u 46 svezaka. U stvari, to je bilo pretjerano jednostavno. Istina je pomalo čudna. Onih 46 kromosoma sastoјi se od 23 *para* kromosoma. Možemo reći da, složeni u jezgri svake stanice, postoje dva alternativna primjerka svakog od 23 svezaka planova. Nazovimo ih Svezak la i Svezak lb, Svezak 2a i Svezak 2b i tako dalje, sve do Sveska 23b. Naravno, brojevi koje koristim pri označavanju svezaka, a kasnije i stranica, potpuno su proizvoljni.

Svaki kromosom dobivamo netaknut od roditelja u čijem je testisu ili jajniku nastao. Svesci la, 2a, 3a,... potječu, recimo, od oca. Svesci lb, 2b, 3b,... dolaze od majke. U praksi je to vrlo teško, ali u teoriji biste mogli mikroskopom gledati tih 46 kromosoma u svakoj stanici i izdvojiti onih 23 koji dolaze od oca i onih 23 koji nam dolaze od majke. Spareni kromosomi ne provode čitav život u fizičkom dodiru jedan sa drugim, pa čak ni blizu jedan drugoga. U kojem su onda smislu "spareni"? U tom smislu što se svaki svezak koji potječe od oca može promatrati, stranicu po stranicu, kao nepohredna alternativa određenom svesku

koji potječe od majke. Na primjer, stranica 6 Sveska 13a i stranica 6 Sveska 13b mogu obje biti "o" boji očiju; na jednoj možda piše "plave", dok na drugoj piše "smeđe".

Ponekad su dvije alternativne stranice istovjetne, ali u drugim slučajevima, kao u primjeru s bojom očiju, one se razlikuju. Ako daju proturječne "preporuke", što onda tijelo čini? Odgovor je promijenjiv. Ponekad jedna uputa nadvlada drugu. Kod upravo navedenog primjera s bojom očiju, osoba bi stvarno imala smeđe oči: prilikom gradnje tijela uputa za plavu boju očiju bila bi zanemarena, premda je to ne bi sprječilo da prijede na sljedeće naraštaje. Gen zanemaren na takav način naziva se *recessivnim*. Suprotnost recessivnom genu je *dominantni* gen. Gen za smeđe oči dominantan je u odnosu na gen za plave oči. Neka će osoba imati plave oči ako su obje kopije odgovarajuće stranice suglasne u preporučivanju plavih očiju. Kad dva alternativna gena nisu istovjetna, običniji je ishod neka vrsta kompromisa — tijelo se gradi po nekom prelaznom planu ili ispada potpuno drugčije.

Kad su dva gena, poput gena za smeđe oči i gena za plave oči, suparnici za isti položaj na kromosomu, onda se oni nazivaju *alelima*. Za naše potrebe, riječ alel je sinonim riječi suparnik. Zamislite sveske graditeljskih planova kao da listovi u njima nisu povezani, pa se stranice mogu vaditi i premještati. Svaki Svezak 13 mora imati stranicu 6, ali ima nekoliko mogućih stranica koje se mogu umetnuti između pete i sedme stranice. Jedna verzija kaže "plave oči", a druga moguća verzija kaže "smeđe oči"; šire gledano, mogu postojati još i druge verzije te stranice, na kojima bi bile ispisane druge boje, recimo "zelena". Postoji možda još nekoliko alternativnih alela koji se nalaze na mjestu stranice 6 u trinaestom kromosomu, a koji su raspršeni po populaciji kao cjelini. No, pojedina osoba ima samo dva kromosoma Sveska 13. Stoga i može imati najviše dva alela na stranici 6, odabrana iz nekoliko alternativa koje postoje u čitavoj širokoj populaciji.

Ne možete, naravno, doslovno oticći i odabratи sebi gene iz genske zalihe čitave populacije. U svakom trenutku, svi su geni povezani unutar pojedinačnog stroja za preživljavanje. Naši su nam geni dodijeljeni prilikom začeća i tu mi ništa ne možemo. Pa ipak, u nekom smislu i dugoročno gledano, geni u jednoj po-

pulaciji mogu se smatrati zajedničkom *zalihom gena*. Taj je izraz, u stvari, tehnički izraz kojim se koriste genetičari. Genska zaliha je vrijedna apstrakcija zato što spolni proces miješa gene, premda na brižljivo organizirani način. Posebno, kao što ćemo uskoro vidjeti, doista se događa nešto poput izdvajanja i razmjeđivanja stranica i svežnjeva stranica iz labavo vezanih korica.

Već sam opisao normalnu diobu stanice na dvije nove, od kojih svaka dobiva potpunu kopiju svih 46 kromosoma. Ta normalna dioba stanica naziva se *mitoza*. Ali postoji još jedna vrsta diobe stanica koju zovemo *mejoza*. Ona nastaje samo prilikom stvaranja spolnih stanica - spermija ili jajašca. Spermiji i jajašca jedinstveni su među našim stanicama po tome što umjesto 46 kromosoma, sadrže samo 23. To je, naravno, točno polovica od 46 — sasvim zgodno da kad se spoje u činu oplodnje stvore novu jedinku! Mejoza je posebna vrsta podjele stanice koja se odvija samo u sjemenicima i jajnicima, u kojima se stanica s potpunim dvostrukim skupom od 46 kromosoma dijeli tako tvori spolne stanice s jednim jedinim skupom od 23 kromosoma (zbog ilustracije, stalno se koristimo brojem kromosoma kod čovjeka).

Spermij, sa svoja 23 koromosoma, stvoren je u sjemeniku mejotičkom diobom jedne od običnih stanica sa 46 kromosoma. Kojih 23 kromosoma ulaze u bilo koju spermnu stanicu? Od presudne je važnosti da spermij ne dobije bilo koja stara 23 kromosoma: u njemu se na kraju ne smiju naći, recimo, dvije kopije Sveska 13, a nijedna Sveska 17. Teorijski bi bilo moguće da jedinka nekom svom spermiju podari samo kromosome koji potpuno potječu od, recimo, njegove majke; to jest, da taj spermij dobije Svezak 1b, 2b, 3b,... 23b. Prilikom takvog, malo vjerojatnog događaja, dijete začeto tim spermijem dobilo bi polovinu svojih gena od svoje bake po ocu, a nijedan od djeda po ocu. No tako jednostavna raspodjela cijelih kromosoma se ne događa. Istina je mnogo složenija. Sjetite se da o svescima (kromosomima) treba misliti kao o labavo povezanim koricama. U procesu stvaranja spermija događa se da se same stranice ili, još bolje, svežnjevi od nekoliko stranica odvoje i razmjene s odgovarajućim svežnjevima iz alternativnog sveska. Na taj način određena spermna stanica može svoj Svezak 1 sastaviti tako što će uzeti prvih 65 stranica iz Sveska 1a, a od stranice 66. do kraja iz Sveska b. Preostala 22 sveska te spermne stanice bit će sastav-

ljena na slični način. Stoga je svaka spermaa stanica nastala unutar jedne jedinke jedinstvena, iako svaka preuzima svojih 23 kromosoma iz dijela istog skupa od 46 kromosoma. Jajašca se u jajnicima stvaraju na sličan način i ona su također, svako za sebe, jedinstvena.

Mehanika ovog miješanja u stvarnom životu dobro je poznata. Za vrijeme stvaranja spermija (ili jajašaca) komadići svakog kromosoma od oca fizički se odvajaju i zamjenjuju mjesta s odgovarajućim komadićem kromosoma majke. (Imajte na umu da govorimo o kromosomima koji prvo bitno potječe od roditelja jedinke koja stvara spermiju, to jest od djeda i bake po ocu djete-ta koje će se tom spermom začeti). Taj proces razmjene komadića kromosoma naziva se *crossing-over*. Za cijelu tezu ove knjige, on je vrlo važan. To znači da ako uzmete mikroskop i pogledate kromosome u nekom svome spermiju (ili jajašcu, ako ste žena), samo biste gubili vrijeme pokušavajući identificirati kromosome koji su prvo bitno potekli od vašeg oca i one koji su prvo bitno potekli od vaše majke. (Ovo je u izrazitoj suprotnosti sa slučajem običnih tjelesnih stanica — vidjeti stranicu 37). Svaki pojedini kromosom u spermiju bio bi mješavina, mozaik sastavljen od majčinih i očevih gena.

Usporedba gena sa stranicom ovdje prestaje. U nepovezane korice može se umetnuti i iz njih izvaditi ili premjestiti cijela stranica, ali ne i dio stranice. Kompleks gena je samo jedan dugi niz nukletidnih slova koja ni na koji očiti način nisu podijeljena na zasebne stranice. Naravno, postoje naročiti simboli za **KRAJ PORUKE PROTEINSKOG LANCA** i **Početak poruke proteinskog lanca** koji su ispisani istom četvoroslovnom abacedom kao i same poruke proteina. Između ta dva znaka interpunkcije kodirane su upute za stvaranje jednog proteina. Gen možemo definirati kao slijed nukleotidnih slova koja leže između znaka za **Početak** i znaka za **Kraj**, a predstavljaju kod za jedan proteinski lanac. Za jedinicu definiranu na taj način upotrebljava se riječ *cistron*. Neki riječ cistron koriste naizmjence s rječju gen. Ali crossing-over ne postoji granice između cistriona. Do cijepanja može doći unutar cistrona jednako kao i između njih. To je isto kao kad bi građevinski planovi umjesto na razdvojenim stranicama bili napisani na 46 kolutova teleprinterske vrpce. Cistroni nemaju utvrđenu dužinu. Jedini način da se odredi gdje jedan cistron završava, a

drugi počinje bio bi da se čitaju simboli na vrpci, da se traži znak za **KRAJ PORUKE** i znak za **Početak poruke**. Crossing-over se zamišlja tako što se uzimaju odgovarajuće majčine i očeve vrpce kojima se sijeku i razmjenjuju dijelovi, bez obzira na to što je na njima ispisano.

U naslovu ove knjige riječ gen ne označava samo sam cistrон, nego nešto mnogo istančanije. S mojom definicijom se neće baš svi složiti, ali za gen ni ne postoji jednoglasno prihvaćena definicija. No čak i da postoji, u definicijama nema ničega sve-tog. Za vlastite potrebe neku riječ možemo definirati kako god želimo, pod uvjetom da to radimo jasno i nimalo dvomisleno. Definicija kojom će se ja koristiti dolazi od G. C. Williamsa. Gen je definiran kao bilo koji dio kromosomskog materijala koji potencijalno traje kroz dovoljno generacija da bi poslužio kao jedinica prirodnog odabiranja. Kao što je rečeno u prethodnom poglavljiju, gen je umnoživač koji stvara vrlo vjerne kopije samoga sebe. Visoka vjernost kopiranja je samo drugi izraz za dug život u obliku kopija, što će radi jednostavnosti skratiti u izraz dugovječnost. Ovu definiciju je potrebno donekle opravdati.

Po svakoj definiciji, gen je dio kromosoma. No, pitanje je koliko je taj dio velik — koliko dugačak dio teleprinterske vrpce. Zamislite slijed uzastopnih šifriranih znakova na takvoj vrpci. Nazovimo taj slijed *genska jedinica*. To može biti slijed od samo deset slova u jednom cistrону; to može biti niz od osam cistrona; može započeti i završiti usred cistrona. Preklapat će se s ostalim genskim jedinicama. Sadržavat će manje jedinice, a bit će dio većih. Bez obzira na to koliko je dug ili kratak, mi ćemo ga za potrebe ove rasprave nazivati genskom jedinicom. To je samo njegova dužina, koja se fizički ni u čemu ne razlikuje od ostatka tog kromosoma.

Sada dolazi nešto važno. Što je neka genska jedinica kraća, to će — generacijski gledano — vjerojatnije duže živjeti. Znatno je manja vjerojatnost da će se podijeliti prilikom bilo kojeg pojedinačnog crossing-overa. Pretpostavimo da će najvjerojatnije cijeli kromosom, prosječno uvezši, biti pod djelovanjem crossing-overa svaki put kad mejotičkom podjelom nastanu spermij ili jajašce, a taj crossing-over se može dogoditi na bilo kojem mjestu po cijeloj dužini kromosoma. Promatramo li vrlo velike genske jedinice, recimo polovinu dužine kromosoma, pedeset je

posto vjerojatnosti da će se jedinica podijeliti prilikom svake mejoze. Isto tako, ako je promatrana genska jedinica jedan posto dužine kromosoma, možemo pretpostaviti da će vjerojatnost njene podjele prilikom svake mejoze biti samo jedan posto. To znači da ta jedinica može očekivati preživljavanje kroz velik broj generacija u potomcima te jedinke. Svaki pojedini cistrone je vjerojatno manji od jedan posto dužine kromosoma. Čak se i za skupinu od više susjednih cistrona može očekivati da će opstati više generacija prije nego bude razbijena crossing-overom.

Prosječni očekivani životni vijek neke genske jedinice obično se izražava u generacijama, što se, opet, može izraziti u godinama. Ako za pretpostavljenu gensku jedinicu uzmememo cijeli kromosom, onda njegova životna povijest traje samo jednu generaciju. Pretpostavimo da je to vaš kromosom 8a, kojeg ste naslijedili od oca. On je stvoren u jednom od sjemenika vašeg oca neznatno prije vašeg začetka. Nikada prije, tijekom cijele povijesti svijeta, on nije postojao. Stvoren je mejotičkim procesom premještanja, složen tako da su djelovi kromosoma vaših bake i djeda po ocu došli u dodir jedni s drugima. Smješten je u određeni spermij i jedinstven je. Taj je, opet, bio jedan od nekoliko milijuna spermija, koji su svi zajedno, poput armade malih brodova, uplovili u vašu majku. Taj određeni spermij bio je jedini iz flote (osim ako niste blizanac) koji je u jajašcu vaše majke našao pristanište — i zbog toga postojite. Genska jedinica o kojoj raspravljamo, vaš kromosom 8a, počeo se umnožavati zajedno s ostatkom vašom genskom gradom. On i sada postoji, u obliku kopija, po cijelom vašem tijelu. Ali, kad dođe vrijeme da imate djecu, taj će kromosom prilikom stvaranja jajašca (ili spermija) biti uništen. Njegovi djelovi izmiješat će se s dijelovima kromosoma 8b, koji potječe od vaše majke. U svakoj spolnoj stanici nastat će novi kromosom broj 8, možda "bolji" nego što je bio stari, a možda "lošiji" od njega, ali — isključimo li prilično nevjerojatnu slučajnost — potpuno drukčiji i jedinstven. Dakle životni vijek pojedinog kromosoma je jedna generacija.

No, kako je sa životnim vijekom manjih genskih jedinica, recimo stotim\* dijelom dužine vašeg kromosoma 8a? I ta jedinica potječe od vašeg oca, ali najvjerojatnije nije sastavljena u njemu. Slijedeći ranija razmišljanja, možemo reći s devedesetdevet postotnom vjerojatnošću da je on tu jedinicu naslijedio od jednog

od svojih roditelja. Recimo da ju je naslijedio od majke, vaše bake. I ponovno su 99-postotni izgledi da ju je ona naslijedila od jednog od svojih roditelja. Na kraju, budemo li išli dovoljno daleko tragom predaka te male genske jedinice, doći ćemo do njenog stvaratelja. Na određenoj generacijskoj udaljenosti ona je morala biti prvi put stvorena u sjemeniku ili jajniku nekog od vaših predaka.

Ponovno ću objasniti posebni način na koji upotrebljavam riječ "stvoriti". Manje podjedinice, koje tvore gensku jedinicu koju promatramo, možda su postojale davno prije. Naša genska jedinica je stvorena u posebnom trenutku jedino u smislu da prije toga nije postojao niti jedan posebni *raspored* podjedinica iz kojih je ona sastavljena. Taj trenutak stvaranja možda se dogodio nedavno, recimo u nekome od vaših djedova ili baka. Ali ako razmatramo neku vrlo malu gensku podjedinicu, ona je možda prvi put sastavljena u nekom mnogo udaljenijem pretku, vjerojatno u nekom majmunu sličnom pretku prije nastanka čovjeka. Osim toga, neka mala genska jedinica u vama može otici isto tako daleko u budućnost, prolazeći netaknuta kroz dugi niz vaših potomaka.

Zapamtimo i to da potomci nekog pojedinca ne tvore ravnu liniju nego se granaju. Tko god da je od vaših predaka "stvorio" posebni mali dio vašeg kromosoma 8a, on ili ona, vrlo vjerovatno, imaju i mnogo drugih potomaka osim vas. Jedna od vaših genskih jedinica može biti prisutna i u vašem dalnjem rođaku. Može biti prisutna u meni, i u predsjedniku vlade, i u vašem psu, jer ako se vratimo daleko u prošlost, svi imamo zajedničke pretke. Ista ta mala jedinica može biti slučajno sastavljena nekoliko puta nezavisno: ako je jedinica mala, slučajnost nije nevjerojatna. Ali čak i za vašeg bliskog rođaka malo je vjerovatno ~~H~~ Hće imati isti kromosom kao i vi. Što je genska jedinica manja, lo je veća mogućnost za postojanje u drugom pojedincu — vjerovatnije će biti predstavljena širom svijeta u obliku mnogobrojnih kopija.

Slučajno spajanje, putem crossing-overa, ranije postojećih podjedinica uobičajan je način stvaranja novih genskih jedinica. Drugi način — u evoluciji vrlo važan, ali rijedak — naziva se *točkasta mutacija*. Točkasta mutacija je pogreška koju možemo usporediti s jednim jedinim pogrešno otisnutim slovom u knjizi.

Ona je rijetka, ali je jasno da što je neka genska jedinica duža, vjerovatnije je da će negdje u svojoj dužini biti nekom mutacijom izmijenjena.

Druga rijetka vrsta pogreške ili mutacije koja ima značajne dugoročne posljedice naziva se *inverzija*. Komadić kromosoma otkine se na oba kraja, okrene se i ponovo se spoji u obrnutom položaju. Prema našoj ranijoj usporedbi, to bi zahtijevalo izvjesno novo obilježavanje brojeva stranica. Dijelovi kromosoma ponekad se ne samo preokrenu, već se spoje za neki potpuno različiti dio kromosoma ili se pak potpuno pridruže nekom drugom kromosomu. To bi odgovaralo prenošenju dijela listova iz jednog sveska u drugi. Važnost ovakve pogreške je u tome što, iako je obično razorna, ona može ponekad dovesti i do tjesnog *vezanja* dijelića genske građe koji, slučajno, dobro djeluju jedni s drugima. Možda će putem inverzije jedan drugome blizu biti dovedena dva cistrона koja imaju korisno djelovanje samo kada su oba prisutna i oni se na neki način mogu dopunjavati i pojačavati. Prirodno odabiranje će tada davati prednost tako novostvorenoj "genskoj jedinici" i u budućoj populaciji ona će se rasprostraniti. Moguće je da su kompleksi gena tijekom godina u velikoj mjeri iznova sredivani ili "uredivani" na taj način.

Jedan od najjasnijih primjera za to je pojava poznata pod nazivom *mimikrija*. Okus nekih leptira je odvratan. Njihove su boje obično svijetle i specifične te ih ptice nauče izbjegavati zahvaljujući tim njihovim znakovima "upozorenja". Međutim, druge vrste leptira, koje bi bile pticama ukusne, izvlače korist iz toga. One ih *oponašaj* u. Rađaju se tako da po boji i obliku (ali ne po okusu) sliče njima. Na ovakav način uspijevaju zavarati prirodoslovce, ali i ptice. Ptica koja je jednom okusila leptira s odvratnim okusom, izbjegavat će sve leptire koji izgledaju kao on. Time su obuhvaćeni i imitatori, te prirodno odabiranje daje prednost genima za mimikriju. Na taj se način mimikrija i razvija.

Ima mnogo različitih vrsta "bljutavih" leptira, ali oni nisu jednaki jedni drugima. Imitator ne može sličiti na sve njih: mora se držati jedne određene bljutave vrste. Općenito, svaka posebna vrsta imitatora specijalizirala se za imitaciju jedne određene bljutave vrste. Ali postoje neke vrste imitatora koje čine nešto vrlo čudno. Neke jedinke te vrste imitiraju jednu bljutavu vrstu;

druge jedinke imitiraju drugu. Svaka jedinka koja bi bila nešto između ili bi pokušavala imitirati obje bljutave vrste, bila bi pojedena; ali takvi se prijelazni oblici ne radaju. Kao što je neka jedinka ili određeno muško ili određeno žensko, tako i pojedini leptir imitira ili jednu bljutavu vrstu ili drugu. Jedan leptir može imitirati vrstu *A*, dok njegov brat imitira vrstu *B*.

Čini se da jedan jedini gen određuje da li će neka jedinka imitirati vrstu *A* ili vrstu *B*. Ali kako jedan jedini gen određuje sve raznovrsne pojedinosti mimikrije — boju, oblik, šaru, ritam leta? Odgovor je da jedan gen u smislu *cistrona* to vjerojatno ne može. Ali nesvjesnim i automatskim "uredivanjem" postignutim putem inverzija i drugih slučajnih preuređivanja genske građe, velika skupina ranije razdvojenih gena tijesno se skupila u nekom kromosomu. Čitava se skupina ponaša kao jedan jedini gen — po našem tumačenju ona i je jedan jedini gen — i posjeduje "alel" koji je, u biti, neka druga skupina. Jedna skupina sadrži cistrone koji se bave imitiranjem vrste *A*; druga one koji se bave imitiranjem vrste *B*. Te se skupine prilikom crossing-overa tako rijetko cijepaju da se u prirodi nikada ne nailazi na leptira koji bi bio neki prijelazni oblik. Ipak, oni se vrlo često pojavljuju kad se u laboratoriju uzgaja velik broj leptira.

Riječ gen koristim kako bih označio gensku jedinicu koja je dovoljno mala da traje tijekom velikog broja generacija kako bi bila rasprostranjena u obliku mnogih kopija. To nije neko strogo i isključivo tumačenje, već više tumačenje koje se gubi, kao tumačenje "velikog" ili "starog". Što je veća vjerojatnost da će se neka dužina kromosoma podijeliti putem crossing-overa ili izmijeniti putem različitih mutacija, to je manje opravданo nazvana I i taj dio kromosoma genom u onom smislu u kojem se ja koristim tim izrazom. Za cistrone je to opravdanje, ali isto tako i za veće jedinice. Dvanaest cistrone mogu biti tako blizu jedan drugome u kromosomu da, što se nas tiče, oni čine jednu jedinu I rujnu gensku jedinicu. Skupina cistrone za mimikriju leptira je dobar primjer. Kada cistroni napuste neko tijelo i uđu u drugo, kada se ukrcaju na spermatozoid ili jajnu stanicu i krenu na put u slijedeći naraštaj, oni će vjerojatno otkriti kako njihov brodić nosi i bliske suputnike s predhodnih putovanja, stare prijatelje s kojima su plovili na dugom putovanju iz tijela dalekih predaka. SuHjedni cistroni u istom kromosomu tvore tijesno zbijenu gru-

pu suputnika koji rijetko propuštaju ukrcati se na isti brod kada dođe vrijeme mejoze.

Točnije rečeno, ova se knjiga ne bi trebala zvati *Sebični cistrone* niti *Sebični kromosom*, već *Pomalo sebični veliki komad kromosoma i još sebičniji mali komad kromosoma*. Najmanje što se može reći je kako to i nije neki privlačni naslov, pa sam, označivši gen kao mali komad kromosoma koji potencijalno djeluje kroz mnoge generacije, knjigu nazvao *Sebični gen*.

Sada smo se vratili na mjesto koje smo napustili pri kraju prvog poglavlja. Tamo smo vidjeli da sebičnost možemo očekivati u svakom entitetu koji zaslužuje naziv osnovne jedinice prirodnog odabiranja. Vidjeli smo kako neki ljudi jedinicom prirodnog odabiranja smatraju vrstu, drugi populaciju ili skupinu unutar neke vrste, a treći jedinku. Rekao sam da kao osnovnu jedinicu prirodnog odabiranja, pa prema tome i osnovnu jedinicu zastupanja vlastitog interesa, više volim zamišljati gen. A sada sam *definirao* gen na takav način da jednostavno ne mogu biti u krivu!

Prirodno odabiranje, jednostavno shvaćeno, označava selektivno preživljavanje bića. Neka bića žive, a druga umiru, ali da bi ta selektivna smrt imala bilo kakvog utjecaja na svijet, mora biti zadovoljen još jedan uvijet. Svako biće mora postojati u obliku mnogobrojnih kopija i bar neka bića moraju *potencijalno* biti sposobna održati se — u obliku kopija — tijekom značajno dugog razdoblja evolucijskog vremena. Male genetske jedinice imaju te odlike: jedinke, skupine i vrste — nemaju. Velika je zasluga Gregora Mendela što je pokazao kako se nasljedne jedinice praktično mogu smatrati nedjeljivim i nezavisnim česticama. Danas znamo kako je to malo pojednostavljeno. Čak se i cistrone povremenno dijeli i ne postoje dva gena na istom kromosomu koja su potpuno nezavisna. Ja sam gen definirao kao jedinicu koja se u velikoj mjeri *približava* idealu nedjeljivosti čestica. Gen nije nedjeljiv, ali se dijeli rijetko. On je ili potpuno prisutan, ili potpuno odsutan u tijelu bilo kojeg pojedinca. Gen netaknut putuje od djeda do unuka, prolazeći između njih ravno kroz generaciju, bez stapanja s ostalim genima. Kada bi se geni neprestano mijesali jedni s drugima, prirodno odabiranje — onako kako ga danas shvaćamo — bilo bi nemoguće. To je, slučajno, dokazano za Darwinova vremena i zadalo je Darwinu mnogo briga, jer se u

ono vrijeme pretpostavljalо kаkо je nasljeđe proces miješanja. Mendelovo otkriće već je bilo objavljeno i moglo je priteći u pomoć Darwinu, ali on, na žalost, nikada nije saznao za njega: kao da ga nitko nije ni pročitao sve dok i Darwin i Mendel nisu oduvno bili mrtvi. Mendel možda nije ni shvatio značaj svojih nalaza, jer bi inače pisao Darwinu.

Drugo svojstvo gena kаo čestice je da ne stari: ništa nije vjerojatnije da će umrijeti kada mu je milijun godina nego kada mu je sto. On generacijama skače iz tijela u tijelo, upravljajući jednim tijelom za drugim na vlastiti način i zbog vlastitih ciljeva, napuštajući niz umirućih tijela prije nego što utoru u starost i smrt.

Geni su besmrtnici ili bolje rečeno označavaju se kao genska bićа koja nisu daleko od toga da zaslužuju ovaj naziv. Mi, pojedinačni strojevi za preživljavanje u svijetu, možemo se nadati da ćemo pozivjeti još nekoliko desetljeća. Ali geni na svijetu mogu očekivati dugovječnost koja se mjeri ne desetljećima već tisućama i milijunima godina.

Kod vrsta koje se razmnožavaju spolnim putem, jedinka je prevelika i previše privremena genska jedinica da bi se mogla uzeti za značajnu jedinicu prirodnog odabiranja.\* Skupina jedinki je još veća jedinica. Govoreći jezikom gena, jedinke i skupine su kao oblaci na nebu ili pješčane oluje u pustinji. One su privremeni skupovi ili savezi. U vremenu evolucije oni nisu trajni. Populacije pripadnika neke vrste mogu trajati dugo, ali one se neprekidno mješaju s ostalim populacijama i tako gube svoj identitet. One su, isto tako, podložne i evolucijskoj promjeni iznutra. Jedna populacija nije dovoljno odvojen entitet da bi bila jedinica prirodnog odabiranja, nije dovoljno trajna i ujedinjena da bi bila "izabrana" umjesto neke druge populacije.

Pojedinačno tijelo izgleda dovoljno odvojeno od drugih dok traje, ali koliko dugo je to? Svaka jedinka je jedinstvena. Ne možemo imati evoluciju ako se odabiranje vrši samo među bićima koja sva postoje samo po jednoj jedinoj kopiji. Spolno razmnožavanje nije umnožavanje identičnog. Kao što je neka populacija "zaražena" ostalim populacijama, tako su i budući naraštaji neke jedinke "zaraženi" njenim spolnim partnerom. Vaša djeca su samo polovica vas, a vaši unuci samo četvrtina. Kroz nekoliko generacija, najviše ćemu se možete nadati je velik broj potoma-

ka od kojih će svaki nositi samo maleni dio vas — nekoliko gena — čak i ako će neki nositi vaše ime.

Jedinke nisu trajne, one su prolazne. I kromosomi su izmješani u zaboravu, kao i karte koje ste imali u ruci nakon odigrane igre. Ali same karte preživljavaju miješanje. Karte su geni. Geni nisu uništeni prilikom *crossing-overa*, oni samo mijenjaju partnere i nastavljaju dalje. Naravno da nastavljaju dalje. To im je posao. Oni su umnoživači, a mi smo njihovi strojevi za preživljavanje. Kada odslužimo svoje, odgurnuti smo u stranu. Ali geni su stanovnici geološkog vremena: geni su vječni.

Geni su vječni kao i dijamanti, ali ne baš na isti način. Kod dijamanta pojedinačni kristal traje kao neizmjenjen oblik atomske rešetke. Molekule DNK nemaju tu vrstu trajnosti. Život sva-ke pojedinačne, tjelesne molekule DNK prilično je kratak — možda samo mjesec dana, ali u svakom slučaju ne više od jednog životnog vijeka. Ali molekula DNK može, teorijski, nastaviti živjeti u obliku vlastitih *kopija* i sto milijuna godina. Osim toga, kopije nekog određenog gena, baš kao i nekadašnji umnoživači u onoj prvobitnoj juhi, mogu biti rasprostranjeni širom svijeta. Razlika je u tome što su suvremenii primjeri svi uredno smješteni u tijela strojeva za preživljavanje.

Upravo sada ističem potencijalnu besmrtnost gena, u obliku kopija, kao njegovu određujuću osobinu. Za neke potrebe dovoljno je definirati gen kao jedan jedini cistrone, ali za potrebe teorije evolucije tu definiciju treba proširiti. Koliko će ta definicija biti proširena određeno je njenom svrhom. Mi želimo pronaći praktičnu jedinicu prirodnog odabiranja. Kako bismo to postigli, počnjemo time što identificiramo osobinu koju neka uspješna jedinica prirodnog odabiranja mora imati. Prema onome što smo rekli u posljednjem poglavljiju, te osobine su dugovječnost, plodnost i vjernost prilikom udvajanja. Zatim, jednostavno, "gen" definiramo kao strukturu koja u najvećem stupnju, barem potencijalno, ima te osobine. Gen je dugovječni umnoživač i postoji u obliku mnogobrojnih umnoženih kopija. Njegova dugovječnost nije beskonačna. Čak ni dijamant ne traje doslovce vječno, a i cistrone se može prezirati na dvoje putem *crossing-overa*. Gen se definira kao dio kromosoma koji je dovoljno kratak da potencijalno traje *dovoljno dugo* kako bi djelovao kao značajna jedinica prirodnog odabiranja.

Koliko točno iznosi to "dovoljno dugo"? Brzog i oštrog odgovora nema. Odgovor će ovisiti o tome koliko je jak "pritisak" prirodnog odabiranja, to jest, od toga kolika je veća vjerojatnost da će "loša" genska jedinica umrijeti, nego vjerojatnost da će umrijeti njen "dobar" alel. To je stvar veličine koja će se mijenjati od primjera do primjera. Najveća praktična jedinica prirodnog odabiranja — gen — obično će ležati negdje između cistriona i kromosoma.

Njegova potencijalna besmrtnost čini gen dobim kandidatom za osnovnu jedinicu prirodnog odabiranja. Ali sada je došlo vrijeme kako bi se istakla riječ "potencijalan". Neki gen *može* živjeti milijun godina, ali mnogi novi geni ne uspijevaju preživjeti čak ni svoju prvu generaciju. Ono malo gena koji u tome uspijevaju, čine to djelomice zato jer imaju sreću, ali uglavnom zato jer imaju ono što je važno, a to znači da su uspješni prilikom stvaranja strojeva za preživljavanje. Oni imaju takav utjecaj na razvoj embrija svakog uzastopnog tijela u kojem će se naći, da to tijelo ima nešto malo veću vjerojatnost da će živjeti i razmnožavati se nego što bi to bilo pod utjecajem suparničkog gena ili alela. Na primjer, "dobar" gen može sebi osigurati preživljavanje tako što će biti sklon da tijela u kojima će se zateći obdari dugim nogama, što tim tijelima pomaže pobjeći od grabežljivaca. To je posebni, a ne opći primjer. Duge noge nisu, uostalom, uvjek neka prednost. Krtici bi, na primjer, one samo smetale. Umjesto da se zapetljavamo u pojedinosti, možemo li zamisliti ikakve *sveopće* odlike koje bismo mogli očekivati u svim (to jest dugovječnim) genima? I obratno, koje su osobine koje odmah obilježavaju neki gen kao "loš", kratkovječan? Takvih općih osobina moglo bi biti više, ali postoji jedna koja je za ovu knjigu naročito značajna: na razini gena, nesebičnost mora biti loša, a sebičnost dobra. To neumoljivo proizlazi iz naših definicija nesebičnosti i sebičnosti. Geni se za svoje preživljavanje bore neposredno sa svojim alelima, jer su im u fondu gena njihovi aleli suparnici za isto mjesto u kromosomima budućih generacija. Svakog gen koji se ponaša tako da na račun svojih alela povećava vlastite izglede za preživljavanje u zalihi gena, želi i po samoj definiciji, tautološki, preživjeti. Gen je osnovna jedinica sebičnosti.

Upravo smo izrekli glavnu poruku ovog poglavlja. Ali spomenuo sam i određene komplikacije i skrivene pretpostavke. Pr-

va komplikacija je već ukratko spomenuta. Koliko god geni bili nezavisni i slobodni na svom putovanju kroz generacije, oni *nisu* nezavisni i slobodni pri upravljanju razvojem embrija. Oni surađuju i djeluju na nezamislivo složene načine i to kako međusobno tako i s vanjskim svijetom. Izrazi kao što su "gen za duge noge" ili "gen za nesebično ponašanje" zgodni su govorni izrazi, ali važno je shvatiti što oni znače. Ne postoji gen koji stvara samo nogu, dugu ili kratku. Stvaranje noge zajednički je pothvat više gena. Potrebni su još i utjecaji iz vanjske sredine: noge su, uostalom, stvarno napravljene iz hrane! Ali ipak može postojati i jedan jedini gen koji, *ako je sve ostalo podjednako*, teži noge učiniti dužima nego što bi to one bile pod utjecajem alela toga gena.

Kao usporedbu, zamislite utjecaj umjetnog gnojiva, recimo nitrata, na rast pšenice. Svatko zna da žitarice, gnojene nitratom, narastu veće nego bez njegove prisutnosti. No, nitko nije tako lud tvrditi kako bi vam nitrat mogao napraviti žitaricu. Sjeme, tlo, sunce, voda, različiti minerali — sve je to, očigledno, isto tako potrebno. Ali, ako se svi ti drugi čimbenici drže nepromjenjivima, pa i ako im se dopusti izvjesna promjenjivost u određenim granicama, dodatak nitrata povećat će rast žitarice. Tako je i s pojedinačnim genima u razvoju embrija. Embrionalnim razvojem upravljaju tako tjesno isprepleteni odnosi, da je o njima ovdje bolje ne razmišljati. Niti jedan čimbenik, genski ili vanjski, ne može se smatrati jedinim "uzrokom" bilo kojeg dijela djeteta. Svi dijelovi djeteta imaju bezbroj prethodnih uzroka. Ali *razlike* između dvoje djece, razlika u dužini nogu, lako se može pratiti unatrag do jedne ili više jednostavnih prethodnih razlika, bilo u okolišu bilo u genima. U borbi za preživljavanje važne su *razlike*; a u evoluciji su važne genski upravljane razlike.

Kad je o nekome genu riječ, njegovi su mu aleli smrtni suparnici, ali ostali su geni samo dio njegovog okruženja i mogu se usporediti temperaturom, hranom, grabljivcima ili pratiteljima. Djelovanje nekog gena ovisi o njegovom okolišu, a to obuhvaća i ostale gene. Ponekad jedan gen djeluje na neki način u prisutnosti drugog gena, a potpuno drukčije djeluje u prisutnosti nekog drugog skupa pratećih gena. Cijeli skup gena u nekom tijelu tvori neku vrstu genske klime ili pozadine, koja mijenja djelovanja svakog pojedinačnog gena i utječe na njih.

Ali sada očito imamo paradoks. Ako je stvaranje djeteta toliko zamršen suradnički pothvat i ako je svakome genu potrebno više tisuća drugih gena kako bi mu upotpunili posao, kako ćemo onda to uskladiti s onom slikom o nedjeljivim genima koji poput besmrtnih divokozna skaču stoljećima iz tijela u tijelo: sličkom slobodnih, nesputanih, koristoljubivih čimbenika života? Je li sve to bila glupost? Nikako. Možda sam otišao predaleko s onim kićenim ulomcima teksta, ali besmislice nisam govorio, niči ovdje ima stvarnog paradoksa. To možemo objasniti jednom drugom usporedbom.

Jedan veslač ne može sam pobijediti u utrci čamaca Oxforda i Cambridgea. Potrebno mu je osam kolega. Svaki od njih je specijalist koji sjedi na posebnom mjestu u čamcu — na pramcu, zapovjednom mjestu, za krmom i tako dalje. Veslanje je zajednički pothvat, ali neki su pri tom ipak bolji od drugih. Pretpostavimo kako trener mora izabrati idealnu posadu iz jedne skupine kandidata, od kojih su se neki specijalizirali za položaj na krmi, drugi za mjesto na pramcu i tako dalje. Pretpostavimo kako on izbor radi na sljedeći način: svaki dan sastavlja tri nove probne ekipe tako što nasumce postavlja kandidate na svaki položaj pa se te tri ekipe međusobno takmiče. Nakon nekoliko tjedana, vidjet će se da u pobjedničkom čamcu često sjede isti pojedinci. Oni su označeni kao dobri veslači. Ostali pojedinci se stalno nalaze u gubitničkim ekipama i na kraju bivaju odbačeni. Ali čak i jedan izuzetno dobar veslač može ponekad biti član ekipe koja gubi, ili zato jer su ostali članovi sporiji ili zbog loše sreće — primjerice jakog vjetra iz suprotnog smjera. Najbolji ljudi nalaze se u pobjedničkom čamcu samo *uzevši prosječno*.

Veslači su geni. Suparnici za svako mjesto u čamcu su aleli potencijalno sposobni zauzeti isto mjesto u dužini jednog kromosoma. Brzo veslanje odgovara gradnji tijela koje uspijeva preživjeti. Vjetar je vanjski okoliš. Skupina kandidata je zaliha gena. Kada je posrijedi preživljavanje bilo kog pojedinačnog tijela, svi njegovi geni nalaze se u istom čamcu. Mnogo dobrih gena dospijeva u loše društvo, te je primorano dijeliti tijelo s nekim smrtonosnim genom koji to tijelo ubija u djetinstvu. Tada onaj dobar gen biva uništen sa svim ostalim genima. Ali to je samo jedno tijelo, a kopije istog dobrog gena nastavljaju živjeti u drugim tijelima u kojima nema onog smrtonosnog gena. Mnoge ko-

pije dobrih gena odbačene su samo zato jer su dijelile tijelo s lošim genima, a mnogi nestaju uslijed neke druge zle kobi, recimo ako njihovo tijelo pogodi grom. Ali kob, dobra ili zla, nailazi slučajno, te gen koji se *stalno* nalazi na strani koja gubi nije nesretan; to je loš gen.

Jedna od odlika svakog dobrog veslača je timski rad, sposobnost uklapanja i suradnje s ostalima u posadi. To može biti isto' toliko važno koliko i jaki mišići. Kao što smo u slučaju s leptirima vidjeli, prirodno odabiranje može nesvjesno "uređiti" kompleks gena putem inverzije i ostalih krupnih pokreta dijelića kromosoma, te tako dovesti gene koji dobro surađuju u tjesno povezane skupine. Ali događa se i to da geni koji ni na koji način nisu fizički povezani mogu biti odabirani zato jer se uzajamno slažu. Gen koji dobro surađuje s većinom ostalih gena na koje će u generacijskom slijedu tijela vjerojatno naići, to jest sa svim genima u zalihi gena, imat će prednost.

Na primjer, tijelo uspješnog mesoždera mora imati velik broj osobina — oštiri sjekutići, prava vrsta crijeva za probavu mesa i mnoge druge pojedinosti. Uspješnom biljožderu, s druge strane, potrebni su ravni kutnjaci i mnogo duža crijeva s drugom vrstom probave. U biljožderskoj zalihi gena, novi gen koji bi svojim vlasniku prenosio oštire mesožderske zube ne bi bio uspješan. Ne zato što je mesožderstvo, općenito uzevši, loše, već zato što se meso ne može uspješno jesti ako ne postoji prava vrsta probavila, kao i ostale osobine neophodne za mesožderski način života. Geni za oštire mesožderske zube nemaju prirođenost loših gena. Oni su loši samo u zalihi gena u kojem prevladavaju geni za biljožderske osobitosti.

Ovo je nježna, složena zamisao. Složena je, jer se "okolis" nekog gena sastoji uglavnom od drugih gena, od kojih je svaki i sam izabran zbog svoje sposobnosti surađivanja sa *svojim* okolišem ostalih gena. Postoji sličnost kojom se može izraziti ovo osjetljivo mjesto, ali ona nije iz svakidašnjeg iskustva. To je sličnost s "teorijom igrara" kod ljudi, o kojoj će biti riječi u petom poglavljju, u svezi s agresivnim natjecanjima između pojedinačnih životinja. Zato odgađam daljnju raspravu o ovome za kraj toga poglavљa i vraćam se ovoj središnjoj poruci. A ta poruka je da osnovnom jedinicom prirodnog odabiranja ne treba smatrati vrstu niti populaciju, pa čak ni jedinku, već malu jedinicu gens-

kog materijala koju je zgodno označiti kao gen. Kamen temeljac ove tvrdnje, kao što je ranije rečeno, je pretpostavka kako su geni potencijalno besmrtni, dok su tijela i sve više jedinice privremeni. Ta pretpostavka počiva na dvije činjenice: na činjenici spolnog razmnožavanja i crossing-overa te na činjenici smrtnosti jedinke. Te su činjenice nepobitna istina. Ali to nas ne spriječava da se pitamo zašto su one istina. Zašto mi i većina ostalih strojeva za preživljavanje primjenjujemo spolno razmnožavanje? Zašto naši kromosomi izvode crossing-over? I zašto ne živimo vječno?

Pitanje zašto umiremo od starosti je složeno pitanje, a pojedinosti prelaze ovu knjigu. Osim posebnih razloga, predloženi su i neki opći. Po jednoj teoriji, na primjer, starost predstavlja nagomilavanje pogubnih pogrešaka činjenih tijekom kopiranja te zbog ostalih oštećenja gena koja nastaju tijekom života jedinke. Jedna druga teorija, koju predstavlja Sir Peter Medawar, dobar je primjer evolucijskog načina mišljenja u smislu genskog odabiranja. Medawar najprije odbacuje uobičajene tvrdnje kao što su: "Smrt starih jedinki je nesebični čin u odnosu na ostale članove vrste, jer kada bi se stari zadržavali i tada kad postanu previše oronuli za razmnožavanje, tada bi svijet bez ikakve sruhe bio pretrpan njima." Kao što Medawar ističe, ovo je dokaz koji se vrti u krug, dokaz koji pretpostavlja ono što treba dokazati, kako su stare životinje, naime, previše oronule za razmnožavanje. To je, također, dokaz iz one grupe naivnih objašnjenja koja govore o odabiranju skupine ili odabiranju vrste, iako bi se taj dio objašnjenja mogao izraziti i nešto pristojnije. Logika same Medawarove teorije je divna. Možemo je izložiti na slijedeći način.

Već smo postavili pitanje koja su najvažnija obilježja "dobrog" gena, i odlučili kako je "sebičnost" jedno takvo obilježje. Ali jedno drugo opće obilježje koje će imati uspješni geni je sklonost odlaganja smrti svojih strojeva za preživljavanje sve do poslije razmnožavanja. Nema sumnje da su neki vaši bratići ili bakinia braća umrli u djetinjstvu, ali zato nije niti jedan jedini vaš predak. Preci, jednostavno, ne umiru kao djeca!

Gen koji dovodi do toga da njegovi vlasnici umru naziva se letalnim genom. Poluletalni gen ima slabije djelovanje, te tako čini vjerojatnjom smrt iz nekih drugih razloga. Svaki gen svoj

vrhunac djelovanja na tijelo postiže u određenom stupnju života, a letalni i poluletalni gen nisu izuzeci. Većina gena djeluje tijekom razvoja fetusa, drugi tijekom djetinjstva, treći u mladosti, neki u zrelo doba, a neki pak u starosti. (Razmislite o tome kako gusjenica i leptir koji nastaje iz nje imaju potpuno isti skup gena.) Postoji, očito, sklonost da se letalni geni odstrane iz zalihe gena. Ali je isto tako očigledno kako će kasno djelujući letalni gen biti u zalihi gena postojaniji nego rano djelujući letalni gen. Gen koji je letalan u nekom starijem tijelu može se ipak zadržati u zalihi gena pod uvjetom da se njegovo smrtonosno djelovanje ne otkrije sve dok tijelo ne bude imalo vremena razmnožiti se bar do izvjesne mjere. Na primjer, gen koji dovodi do raka u starijim tijelima može se prenijeti mnogobrojnim potomcima zato što će se te jedinke razmnožiti prije nego što dobiju rak. S druge strane, gen koji u mlađih odraslih tijela dovodi do raka neće biti prenešen prevelikom broju potomaka, a gen koji dovodi do smrtonosnog raka kod djece neće nikako biti prenesen potomcima. Prema ovoj teoriji, dakle, propadanje u starosti jednostavno je nusproizvod nagomilavanja kasno djelujućih poluletalnih gena u zalihi gena, gena kojima je omogućeno da kroz mrežu prirodnog odabiranja prokliznu jednostavno zato što djeluju u kasnijoj dobi života.

Ono što nam Medawar ističe je kako će odabiranje dati prednost onim genima koji imaju učinak odlaganja djelovanja drugih, letalnih gena i da će isto tako davati prednost genima koji djeluju na ubrzavanje učinaka dobrih gena. Moguće je da se veliki dio evolucije sastoji od genski upravljanih promjena vremena početka aktivnosti gena.

Važno je primijetiti kako po ovoj teoriji nije značajno praviti bilo kakve prethodne pretpostavke da se razmnožavanje zbiva samo u određenom uzrastu. Ako podemo od toga kako je za sve jedinke podjednako vjerojatno da će u bilo kojem uzrastu imati dijete, onda bi se Medawarovom teorijom lako moglo predvidjeti da će se kasno djelujući škodljivi geni nagomilavati u zalihi gena, a sklonost prema smanjenom razmnožavanju u starosti slijedila bi iz toga kao sekundarna posljedica.

Osim toga, dobra je osobina ove teorije što nas navodi na prilično zanimljiva razmišljanja. Iz nje, na primjer, proizlazi da ako želimo produžiti ljudski životni vijek, onda postoje dva glav-

na načina kako bismo to postigli. Prvo, trebali bismo spriječiti dobivanje djece prije određene starosti, prije, recimo, četrdesete godine. Poslije nekoliko stoljeća, ova najniža starosna granica povisila bi se na pedeset godina, i tako dalje. Moglo bi se pomisliti kako bi se na taj način životni vijek ljudi mogao produžiti na nekoliko stotina godina. No, ne mogu zamisliti da bi itko ozbiljno želio provesti ovakvu politiku.

Kao drugo, mogli bismo pokušati "prevariti" gene kako bi pomislili da je tijelo u kojem se nalaze mlađe nego što je stvarno. U praksi, to bi značilo odrediti koje se kemijske promjene događaju za vrijeme starenja. Svaka takva promjena mogla bi biti "prekidač" koji "uključuje" kasnodjelujuće smrtonosne gene. Oponašanjem vanjskih kemijskih svojstava mladog tijela moguće bi bilo spriječiti pojavljivanje kasnodjelujućih škodljivih gena. Zanimljivo je da kemijski signali starosti u normalnom smislu ne moraju biti škodljivi sami po sebi. Pretpostavimo, na primjer, kako je tvar  $S$  koncentriranja u tijelima starih nego u tijelima mlađih jedinki. Sama tvar  $S$  mogla bi biti sasvim bezazlena, to bi mogao biti neki sastojak hrane koji se vremenom nagomilava u tijelu. Ali automatski, svaki gen koji bi sasvim slučajno imao škodljivo djelovanje u prisutnosti tvari  $S$ , a inače bi imao dobro djelovanje, bio bi pozitivno odabiran iz zalihe gena, te bi, u stvari, *bio* gen "za" umiranje od starosti. Lijek bi jednostavno bio da He tvar  $S$  odstrani iz tijela.

U ovoj ideji revolucionarno je to što je samo  $S$  "etiketa" za starost. Svaki liječnik koji bi primjetio kako visoka koncentracija tvari  $S$  teži izazvati smrt, vjerojatno bi o  $S$  mislio kao o nekoj vrsti otrova i potradio bi se otkriti neposrednu uzročnu vezu između tvari  $S$  i tjelesnog poremećaja. Ali u našem zamišljenom slučaju on bi samo gubio vrijeme!

Mogla bi postojati i tvar  $Y$ , "etiketa" mladosti u tom smislu sto bi se u mladim tijelima nalazila u većoj koncentraciji nego u starim. I opet, moglo bi doći do odabiranja gena koji bi imali povoljno djelovanje u prisutnosti tvari  $Y$ , ali koji bi u njenoj odstupnosti bili škodljivi. Kako nemamo nikakvog načina sazнати sto su  $S$  i  $Y$  — a takvih tvari može biti mnogo — možemo samo predvidjeti da što više budemo oponašali ili podržavali odlike mладог tijela u nekom starom tijelu, ma koliko beznačajno te odlike izgledale, to će ono staro tijelo duže i živjeti.

Moram naglasiti kako su ovo samo špekulacije koje se bazuju na Medawarovoј teoriji. Iako u izvjesnom smislu Medawarova teorija mora imati u sebi i zrnce istine, to ne znači kako ona daje i ispravno objašnjenje za bilo koji stvarni primjer staračke oronulosti. Ono što je za našu svrhu važno je da shvaćanjem evolucije u smislu odabiranja gena nije teško objasniti pojavu umiranja ostarjelih jedinki. Pretpostavka o smrtnosti jedinke, koja je u ovom poglavlju u središtu našeg izlaganja, u okviru ove teorije ima opravdanja.

Teže je opravdati drugu pretpostavku koju sam spomenuo, pretpostavku o postojanju spolnog razmnožavanja i crossing-overa. Do crossing-overa ne mora uvijek doći. Kod mužjaka vinskih mušica ga nema. Također, ženke imaju jedan gen koji suzbija crossing-over. Kada bismo odgajali populaciju mušica koje bi sve imale taj gen, *kromosom* u "zalihi kromosoma" postao bi osnova nedjeljiva jedinica prirodnog odabiranja. U stvari, kada bi svoju definiciju slijedili sve do njenog logičnog zaključka, cijeli bi kromosom morao biti smatrani jednim "genom".

I tu, opet, postoje alternative za spol. Ženke zelenih mušica mogu dati žive ženske potomke bez oca, i svaka od njih nosit će sve majčine gene. (Dogada se da embrij u majčinoj "maternici" nosi još manji embrij u vlastitoj "maternici". Tako ženka zelene mušice može istodobno "rodit" kćer i unuku, i obje će biti istovjetne njenim vlastitim identičnim blizankama.) Mnoge se biljke šire vegetativno tako što puštaju izdanke. U tom slučaju možda je bolje govoriti o *rastu* nego o razmnožavanju; ali tada, ako razmislimo, vidi se kako je u svakom slučaju razlika između rasta i nespolnog razmnožavanja prilično mala, jer se i jedno i drugo događa putem jednostavne mitotske podjele stanica. Ponekad se biljke nastale vegetativnim razmnožavanjem odvajaju od "roditelja". U drugim slučajevima, kod briješta, na primjer, sastavnii izdanci ostaju netaknuti. U stvari, cijeli brijest se može smatrati jednom jedinom jedinkom.

I tako, postavlja se pitanje: ako zelene mušice i brijestovi to ne rade, zašto mi ostali ne žalimo truda te mijesamo svoje gene s tuđima prije nego napravimo dijete? Taj put je pomalo čudan. I prije svega, zašto je spol, ta čudnovata nastranost neposrednog umnožavanja, uopće nastao? Kakva je korist od spola?

Ovo je pitanje na koje je onome tko se bavi evolucijom izu-

zetno teško odgovoriti. Mnogi ozbiljni pokušaji kako bi se pronašao odgovor podrazumijevaju složeno matematičko razmišljanje. Obećavam da će to izbjegavati, osim što će reći jednu stvar. Od svih mogućih poteškoća na koje teoretičari nailaze kada žele objasniti evoluciju, pola potječu od činjenice što oni obično misle da jedinka pokušava što više povećati broj svojih gena koji će je nadživjeti. U tom smislu izgleda da je spol paradoksalan zato jer je "nedjelotvoran" način na koji neka jedinka rasprostranjuje svoje gene: svako dijete ima svega 50 posto gena te jedinke, dok ostalih 50 posto potječu od partnera suprotnog spola. Ako bi iz nje, kao iz zelene mušice, nicala djeca koja bi bila točno kopija nje same, onda bi ta jedinka slijedećem naraštaju, tijelu svakog djeteta, predala sto posto svojih gena. Ovaj prividni paradoks naveo je teoretičare prihvatići zamisli o skupnom odabiranju, jer je jednostavno lako zamisliti prednosti koje postojanje spolova ima na razini skupine. Kako je W. F. Bodmer kratko rekao, spol "u jednoj jedinoj jedinici olakšava nagomilavanje povoljnih mutacija koje se odvojeno javljaju u različitim jedinkama".

Ali taj paradoks izgleda manje paradoksalan slijedimo li tezu ove knjige i jedinku promatramo kao stroj za preživljavanje što ga je sagradio jedan kratkovječni savez dugovječnih gena. Sa stanovišta jedinke, "djelotvornost" je tada nevažna. Spolno razmnožavanje nasuprot nespolnog promatrati će se kao odlika koju kontrolira jedan jedini gen, baš kao što je slučaj s plavim očima nasuprot smeđih. Gen "za" spol manipulira svim ostalim genima zbog vlastitih sebičnih ciljeva. Isto čini i gen za crossing-over. Istoje čak i geni — koji se zovu mutatori — koji manipuliraju brojem pogrešaka u kopiranju ostalih gena. Po tumačenju, pogreška u kopiranju nepovoljna je za gen koji se pogrešno udvostručio. Ali ako je ona povoljna za sebični mutatorski gen koji je do nje doveo, mutator se može proširiti po zalihi gena. Slično ovome, ako crossing-over koristi gen odgovoran za crossing-over, to je dovoljno objašnjenje za postojanje crossing-overa. A iako spolno razmnožavanje, nasuprot nespolnom, koristi gen za spolno razmnožavanje, to je onda dovoljno objašnjenje za postojanje spolnog razmnožavanja. Da li preostalim genima jedinki; ono koristi ili ne, srazmjerno je nevažno. Viđen sa stanovišta sebičnog gena, spol, na kraju, i nije toliko čudnovat.

Ova tvrdnja opasno se približava granici kad počinje vrtnja

u krug, jer je postojanje spolnosti preduvjet čitavog niza zaključaka koji vode do toga da se gen promatra kao jedinica odabiranja. Uvjeren sam da postoje načini za izbjegavanje te vrtnje u krug, ali ova knjiga nije mjesto za pretresanje tog pitanja. Spolnost postoji. To je nepobitno. Posljedica spolnosti i crossing-overa je' mala genska jedinica ili gen koji se može smatrati nečim što je u nama najbliže bitnom, nezavisnom djelatnom čimbeniku evolucije.

Spolnost nije jedini prividni paradoks koji postaje manje zagonetan od trenutka kada naučimo misliti na način sebičnog gena. Na primjer, ustanovljuje se kako je količina DNK u organizmima veća nego što je to, strogo uvezvi, neophodno za njihovu gradnju: veliki dio DNK nikada se ne pretvori u proteine. Sa stanovišta pojedinačnog organizma to izgleda paradoksalno. Ako je "svrha" DNK nadziranje gradnje tijela, onda iznenadjuje otkriće kako velika količina DNK to ne čini. Biolozi lupaju glavom pokušavajući izmislti koji korisni zadatak obavlja taj prividni višak DNK. Ali sa stanovišta samih sebičnih gena, paradoksa nema. Istinska svrha DNK je preživjeti — ni manje ni više. Najjednostavniji način za objašnjavanje viška DNK je prepostaviti kako je to parazit ili, u najboljem slučaju, bezazleni ali beskorisni prolaznik koji traži da ga povezu strojevi za preživljavanje što su ih stvorili ostali DNK.\*

Netko ovakvom viđenju evolucije upućuje prigovor smatrajući da je previše gensko. Na kraju krajeva, tvrde oni, to što stvarno živi ili umire jesu cijele jedinke sa svim svojim genima. Nadam se da sam u ovom poglavljtu dovoljno rekao pokazujući kako ovdje, u stvari, i nema nekog neslaganja. Kao što cijeli čamci pobjeđuju ili gube na regati, tako i jedinke žive ili umiru, i *neposredno* djelovanje prirodnog odabiranja je približno uvijek na razini jedinke. Ali dugoročne posljedice namjerne smrti jedinke i uspješnost u razmnožavanju iskazuju se u vidu promjenjive učestalosti gena u zalihi. Uz izvjesne ograde, zaliha gena igra za suvremene umnoživače istu ulogu kao i ona iskonska juha za prve umnoživače. Spolni proces i kromosomski crossing-over imaju ulogu očuvanja tijeka suvremenog ekvivalenta juhe. Uslijed spolnog procesa i crossing-overa zaliha gena je uvijek dobro uskomešana, a geni djelomično izmiješani. Evolucija je proces kojim neki geni u zalihi gena postaju mnogobrojniji, a

drugi malobrojniji. Dobro je steći naviku da se, kad god pokušamo objasniti evoluciju neke odlike kao što je nesebično ponašanje, jednostavno pitamo: "Kakvo će djelovanje ta odlika imati na učestalost gena u zalihi gena?" Jezik gena ponekad postaje pomalo jednolik te ćemo se radi kratkoće i živosti vraćati metafori. Ali na te metafore moramo uvijek brižljivo motriti kako bismo bili sigurni da se, ukoliko to bude potrebno, mogu prevesti natrag na jezik gena.

Što se gena tiče, zaliha gena je samo nova vrsta juhe u kojoj on vodi život. Jedino što se promijenilo je to da on danas vodi takav život da prilikom gradnje jednog smrtnog stroja za preživljavanje za drugim, surađuje sa, iz zalihe gena izvučenim, skupinama prijatelja koje nastaju jedna za drugom. U slijedećem poglavljju okrenut ćemo se samim strojevima za preživljavanje i načinu na koji se za gene može reći kako nadziru njihovo ponašanje.

# 4

## GENSKI STROJ

**S**TROJEVI ZA PREŽIVLJAVANJE su započeli kao pasivna spremišta za gene, koja su genima pružala tek nešto više od zidova za zaštitu od kemijске ratne opreme suparnika i od pustošenja slučajnih molekulnih bombardiranja. U prvo vrijeme su se "hranili" organskim molekulama kojih je u prahu bilo u izobilju. Tom lagodnom životu došao je kraj kad je iz juhe iskorištena sva organska hrana koja se tijekom stoljeća bila polako stvarala pod utjecajem sunčeve svjetlosti. Veliki ogranak strojeva za preživljavanje, koje danas zovemo biljkama, počeo je izravno iskorištavati sunčevu svjetlost za izgradnju složenih molekula iz jednostavnih, ostvarujući tako mnogo brže sintetske procese kakvi su se odvijali i u prvobitnoj juhi. Drugi ogranak, sada poznat pod nazivom životinje, "otkrio" je kako jedući biljke ili pak druge životinje može iskoristiti kemijski trud biljaka. Oba ova osnovna ogranka strojeva za preživljavanje pronalazila su i razvijala sve domišljatije načine za povećavanje svoje djelotvornosti u različitim načinima života, a novi načini života su se neprestano ukazivali. Razvijali su se podogranci i podpodogranci od kojih je svaki imao posebni način življena: u moru, na kopnu, u zraku, pod zemljom, na drveću, u ostalim živim tijelima. Ti podogranci su doveli do ogromne raznolikosti životinja i biljaka, što danas im nas ostavlja velik dojam.

1 životinje i biljke razvile su se u mnogostanična tijela u njim je svim stanicama raspoređen potpuni broj kopija svih gena. Ne znamo kad se, zašto, i u koliko nezavisnih navrata to dogodilo. Neki ljudi koriste se metaforom kolonije, opisujući tijelo *Uno* koloniju stanica. Ja više volim o tijelu razmišljati kao o ko-

loniji *gena*, a o stanici kao o pogodnoj radnoj jedinici kemijske industrije gena.

Možda tijela i jesu kolonije gena, ali nepobitno je da su ona stekla vlastitu individualnost u ponašanju. Životinja se kreće kao koordinirana cjelina, kao jedinica. Ja se subjektivno osjećam kao jedinka, a ne kao kolonija. To treba i očekivati. Odabiranje je davao prednost onim genima koji su suradivali s ostalima. U nemilosrdnom natjecanju za oskudna sredstva, odnosno u žestokom nastojanju da se pojedu ostali strojevi za preživljavanje i da se izbjegne da oni pojedu tebe, u zajedničkom se tijelu suradnja morala nagraditi više nego anarhija. Danas je uzajamna koevolucija gena odmakla tako daleko da je zajednička priroda nekog pojedinačnog stroja za preživljavanje zaista neprepoznatljiva. Mnogi biolozi je zato ni ne priznaju i neće se složiti sa mnom.

Srećom za ono što bi novinari nazvali "vjerodostojnošću" preostalog dijela ove knjige, ovo neslaganje je uglavnom akademskog karaktera. Kao što nije zgodno govoriti o kvantu i elementarnim česticama kad se raspravlja o radu automobila, tako je često zamorno i nepotrebno uvlačiti gene u raspravu o strojevima za preživljavanje. U praksi je obično praktično promatrati pojedinačno tijelo kao čimbenik koji "nastoji" povećati broj svih svojih gena u sljedećim generacijama. Koristit ću se praktičnim jezikom. Ako ne kažemo drukčije, "nesebično ponašanje" i "sebično ponašanje" značit će ponašanje jednog životinskog tijela prema drugome.

Ovo poglavlje odnosi se na *ponašanje* — vještini brzog kretanja kojom se obilno koristio životinski ogrank strojeva za preživljavanje. Životinje su postale aktivna vozila za nabavu gena — genski strojevi. Značajka ponašanja, onako kako se biolozi koriste tim izrazom, je brzina. Biljke se kreću, ali vrlo sporo. Kad ih promatramo na ubrzanim filmu, biljke penjačice izgledaju kao aktivne životinje. Ali najveći dio kretanja biljaka u stvari je nepovratni rast. Životinje su, s druge strane, razvile načine za stotine i tisuće puta brže kretanje. Štoviše, pokreti koje one čine mogu se povući i u suprotnom pravcu te ponavljati beskonačni broj puta.

Ono što su životinje razvile kako bi postigle brzo kretanje bio je mišić. Mišići su strojevi koji, poput parnog stroja i motora

s unutrašnjim sagorijevanjem, koriste energiju uskladištenu u kemijskom gorivu kako bi proizveli mehaničko gibanje. Razlika je u tome što se neposredna mehanička snaga mišića proizvodi u obliku napetosti, a ne u obliku parnog tlaka kao kod parnog stroja i motora s unutrašnjim sagorijevanjem. Ali mišići su slični strojevima po tome što svoj rad često ostvaruju preko konača i poluga sa šarkama. Te poluge su u nama poznate pod nazivom kosti, konopi su tetine, a šarke zamjenjuju zglobovi. Mnogo je toga poznato o točnim molekulnim načinima djelovanja mišića, ali za mene je mnogo zanimljivije pitanje kako su kontrakcije mišića *vremenski uskladene*.

Jeste li ikada promatrali neki složeniji umjetni stroj, primjerice stroj za šivanje ili pletenje, stroj za automatsko punjenje boca ili kombajn? Pokretačka snaga potječe od nekud, primjerice iz elektromotora ili traktora. Ali mnogo više zbunjuje složeno vremensko uskladivanje operacija. Ventili se otvaraju i zatvaraju pravilnim redoslijedom, čelični prsti spretno vežu čvor oko bale sijena, a zatim u pravom trenutku iskače nož i siječe vrpcu. U mnogim strojevima vremensko uskladivanje postignuto je sjajnim izumom zupčanika koji posredstvom posebno oblikovane osovine prevodi jednostavno okretanje u složenu ritmičku operaciju. Na sličnom načelu radi i muzička kutija. Ostali strojevi, poput parnih orgulja ili mehaničkog klavira, služe se svitcima papira ili kartama izbušenim po posebnim obrascima. Odnedavno postoji trend zamjene jednostavnih mehaničkih vremenskih uskladivača s elektronskim. Digitalna računala su primjeri velikih i raznovrsnih elektronskih uređaja koji se mogu koristiti za stvaranje složenih vremenski uskladenih obrazaca kretanja. Osnovna komponenta suvremenog elektronskog stroja poput računala je čip, koji je građen od mnoštva poluvodičkih elemenata.

Čini se da su strojevi za preživljavanje zaobišli zupčanike, bušene kartice i čipove. Aparatura kojom se oni koriste za vremensko uskladivanje pokreta ima više toga zajedničkog s elektronskim računalom, iako se po osnovnoj operaciji potpuno razlikuje od njega. Osnovna jedinica bioloških računala, živčana stanica ili neuron, po svom unutarnjem radu nimalo ne sliči tranzistoru. Kod kojim neuroni međusobno komuniciraju pomalo sliči pulsirajućim kodovima digitalnih računala, ali svaki pojedinačni neuron je mnogo profinjenija jedinica za obradu podataka

nego tranzistor. Umjesto samo tri spoja s ostalim komponentama, pojedini neuron ih može imati desetine tisuća. Neuron je sporiji od tranzistora, ali je mnogo dalje odmaknuo u procesu minijaturizacije, što je trend koji u elektronskoj industriji vlada u posljednja dva desetljeća. U to nas može uvjetiti činjenica kako u ljudskom mozgu postoji oko deset milijardi neurona: u ljudanju bi se moglo smjestiti samo nekoliko stotina tranzistora, odnosno stotinjak suvremenih čipova.

Biljkama neuroni ne trebaju, jer one uspijevaju živjeti bez kretanja, ali kod životinja se oni nalaze kod većine skupina. Možda je neuron "otkriven" rano u evoluciji životinja te su ga naslijedile sve skupine, a možda je otkriven i više puta nezavisno.

Neuroni su u osnovi samo stanice, s jezgrom i kromosomima kao i ostale stanice. Ali njihova je stanična stijenka izvučena u duge, tanke izbočine nalik žici. Neuron često ima jednu posebno dugu "žicu" koja se zove akson. Iako je debljina aksona mikroskopski malena, njegova dužina može iznositi više od metra: postoje aksoni koji se protežu cijelom dužinom žirafinog vrata. Aksoni su obično povezani u snopove u obliku višestrukih kablova koje zovemo živcima. Oni vode od jednog dijela tijela do drugog prenoseći poruke, slično telefonskim kablovima. Drugi neuroni imaju kratke aksone i koncentrirani su u ograničenom živčanom tkivu koje zovemo ganglijima ili, ako su vrlo velika, mozgom. Možemo smatrati da je mozek po svojoj funkciji analogn računalima.\* Obje ove vrste strojeva analiziraju složene ulazne obrasce i pozivaju se na prije obrađene informacije kako bi proizvele složene izlazne obrasce.

Mozak pridonosi uspješnosti strojeva za preživljavanje kontrolirajući i koordinirajući mišićne kontrakcije. Za to su mu potrebni kablovi koji vode do mišića, a njih zovemo motoričkim živcima. Ali to vodi uspješnom očuvanju gena samo ako je vremensko usklajivanje mišićnih kontrakcija u vezi s vremenskim usklajivanjem događaja u vanjskom svijetu. Mišiće čeljusti vrijedi naprezati samo ako je u čeljustima nešto što je vrijedno žvanjanja, a mišiće noge vrijedi naprezati na način potreban za trčanje samo onda kad postoji nešto prema čemu ili od čega vrijedi trčati. Iz tog je razloga prirodno odabiranje davalо prednost onim životnjama koje su se opremile osjetilnim organima, uređajima koji prevode obrasce fizičkih događaja iz vanjskog svijeta

u pulsirajući kod neurona. Mozak je povezan s osjetilnim organima — očima, ušima, okusnim pupoljcima i drugima — putem kablova koje nazivamo osjetilnim žvcima. Rad osjetilnog sustava posebno zadihvajuje, jer on može postići mnogo više domete prepoznavanja obrazaca nego najbolji i najskuplji strojevi koje je napravio čovjek. Da nije tako, sve bi tipkačice bile suvišne, jer bi ih istisnuli strojevi koji razumiju govor ili strojevi koji čitaju rukopis. Ali tipkačice će biti potrebne još neko vrijeme.

Nekad su osjetilni organi možda manje ili više neposredno komunicirali s mišićima; morske moruzge ni danas nisu odmakle od tog stupnja, jer je on djelotvoran za njihov način života. Ali kako bi se postigle složenije i posrednije veze između vremenskog uskladivanja događaja iz vanjskog svijeta i vremenskog uskladivanja mišićnih kontrakcija, kao posrednik je trebala neka vrsta mozga. Značajni napredak bio je evolucijsko "otkriće" pamćenja. Nakon ovog pronalaska su na vremensko uskladivanje mišićnih kontrakcija mogli, osim događaja iz neposredne prošlosti, utjecati i događaji iz davne prošlosti. Spremnik ili memorija je također sastavni dio digitalnih računala. Spremnici računala su pouzdaniji od ljudskih, ali su manje spretni i po tehnicu povratka informacija mnogo manje usavršeni.

Jedna od najupečatljivijih značajki ponašanja strojeva za preživljavanje je prividna svrsishodnost. Pod time ne podrazumijevam samo to da je njihovo ponašanje dobro proračunato kako bi potpomoglo preživljavanju gena, iako ono jest takvo. Ja govorim o bližoj analogiji sa svrsishodnim ponašanjem kod ljudi. Promatrajući životinju dok traži hranu, spolnog partnera ili izgubljene mладунче, teško je suzdržati se da joj ne pripišemo neke subjektivne osjećaje koje sami doživljavamo kad nešto tražimo. To može obuhvaćati "želju" za izyjesnim predmetom, "mentalnu sliku" željenog predmeta, "namjeru" ili "cilj koji imamo u vidu". Na temelju dokaza što nam ih daje samoopažanje, svi smo svjesni kako je barem u jednom suvremenom stroju za preživljavanje ta svrsishodnost razvila osobinu koju zovemo "svijest". Nisam filozof da bih raspravljao o značenju toga, ali za naše trenutne potrebe to srećom nije ni važno, jer je lako govoriti o strojevima koji se ponašaju *kao da* su motivirani nekom svrhom, a pitanje jesu li oni stvarno svjesni možemo ostaviti otvorenim. Ti su strojevi u osnovi vrlo jednostavnii, a načela nesve-

snog svrsishodnog ponašanja spadaju u najobičnija shvaćanja inženjerskih znanosti. Klasični primjer je Wattov parni regulator.

Osnovno načelo o kojem govorimo naziva se negativna povratna veza i postoji u različitim oblicima. Obično se događa slijedeće: "svrsishodni stroj", stroj ili stvar koja se ponaša kao da ima neku svjesnu namjeru, opremljena je svojevrsnim mjernim uređajem koji mjeri raskorak između postojećeg stanja i "željenog" stanja. Taj uređaj je napravljen tako da što je raskorak veći, to i stroj teže radi. Tako će stroj automatski težiti smanjenju tog raskoraka — zato se to i naziva *negativna* povratna veza — a ako dostigne "željeno" stanje može se i odmoriti. Wattov regulator sastoji se od para kuglica koje okreće parni stroj. Svaka se kuglica nalazi na kraju kraka s zglobom. Sto se kuglica brže okreće, to i centrifugalna sila više gura krakove s kuglicama u vodoravni položaj, a gravitacija vuče kuglice natrag dolje. Kraci su povezani s parnim ventilom koji opskrbљuje stroj parom. Dotok pare smanjuje se kad se kraci približe vodoravnom položaju. Dakle, radi li stroj prebrzo, dotok pare će se smanjiti i on će težiti usporavanju. Ukoliko pak previše uspori, ventil će ga automatski opskrbiti novom parom i on će ponovno ubrzati. Takvi svrsishodni strojevi često osciliraju zbog prebacivanja ili zaostajanja u vremenu, ali u kreativnost inženjera spada i ugradivanje dodatnih uređaja koji će smanjiti oscilacije.

"Željeno" stanje Wattovog regulatora je točno određen broj okretaja. Očigledno je da regulator tome ne teži svjesno. "Cilj" stroja jednostavno je određen stanjem u koje se on nastoji postaviti. Suvremeni svrsishodni strojevi proširuju osnovna načela poput negativne povratne veza da bi postigli mnogo složenije "životu slično" ponašanje. Vodeni projektili, na primjer, prividno aktivno traže svoj cilj, a kad ga imaju na nišanu čini se da ga progone, vodeći računa o njegovom izmicanju i bježanju, koje ponekad čak "predviđaju" ili "predosjećaju". Ne vrijedi ulaziti u pojedinosti kako se sve to postiže. Tu su uključene negativne povratne veze različitih vrsta, koje inženjeri izvrsno shvaćaju, a danas se zna kako su u velikoj mjeri obuhvaćena i radom živilih tijela. Nepotrebno je pretpostavljati postojanje nečega što bi makar izdaleka podsjećalo na svijest, čak i ako laik, promatrajući njegovo naizgled voljno i svrsishodno ponašanje, jedva može po-

vjerovati kako projektil nije pod neposrednom kontrolom nekog čovjeka koji njime upravlja.

Često se pogrešno zaključuje da s obzirom da su strojeve poput vođenih projektila izmislili i napravili svjesni ljudi, oni zaista jesu pod neposrednom kontrolom svjesnih ljudi. Drugi oblik ovakvog pogrešnog mišljenja je da "računala zapravo ne igraju šah, jer oni mogu napraviti samo ono što im naredi čovjek programer". Važno je shvatiti zašto je ovo mišljenje pogrešno, jer ono utječe na naše razumijevanje smisla u kojem se za gene može reći da "kontroliraju" ponašanje. Kompjuterski šah je dobar primjer za ovo objašnjenje, pa ћu ga ukratko raspraviti.

Računala još uvijek ne igraju šah onako dobro kao velemajstori, ali su dostigli razinu dobrog amatera. Strogo uzeto, valjalo bi reći kako su *programi* dostigli razinu dobrog amatera, jer programi za igranje šaha ne sitničare oko računala kojim će se koristiti kako bi pokazali svoju vještina. Ali sada, koja je uloga programera? Kao prvo, on u svakom slučaju ne barata računalom iz trenutka u trenutak onako kako lutkar povlači konce marionete. To bi bilo varanje. On ispisuje program, stavlja ga u računalo, a zatim prepušta računalo samome sebi: čovjek se dalje ne mijesha, osim ako mu ne zada drukčiju naredbu. Da li programer unaprijed predviđa sve moguće šahovske situacije tako da opskrbi računalo dugim spiskom dobrih poteza, po jedan za svaki mogući slučaj? Sasvim sigurno ne, jer broj mogućih situacija u šahu toliko je velik da bi prije došao kraj svijeta nego bi se ispisale sve mogućnosti. Iz istog razloga računalo se nikako ne može programirati tako da u "glavi" isprobava sve moguće polože, ili sve moguće logičke slijedove, dok ne pronađe pobedničku strategiju. Mogućih šahovskih partija ima više nego atoma u svemiru. Toliko o trivijalnim zagonetkama vezanih za problem programiranja računala za igranje šaha. To je pretjerano težak problem i nimalo ne iznenađuje što ni najbolji programi još nisu dostigli status velemajstora.\*

Istinska uloga programera više je nalik ulozi oca koji uči sina igranju šaha. On upućuje računalo u osnovne poteze igre, ne odvojeno za svaku moguću početnu poziciju, već u smislu ekonomičnije izraženih pravila. On ne kaže doslovno "lovci se kreću po dijagonali", već nešto matematički ekvivalentno, na primjer, iako kraće: "Nove koordinate lovac dobiva iz starih koordinata,

dodajući istu konstantu, iako ne uvijek s istim predznakom, i to kako staroj koordinati  $x$ , tako i staroj koordinati  $y$ ". Zatim bi mogao dodati i poneki "savjet", isписан истом vrstom matematičkog ili logičkog jezika, ali koji bi se svodio na ljudske izraze, ukazujući na to kako "nije dobro ostavljati otkrivenog kralja" ili na korisne trikove kao što je "napadanje konjem na protivnički napad konjem". Pojedinosti su zanimljive, ali odvele bi nas predaleko. Važno je ovo: kad računalo igra šah, prepusteno je samome sebi i ne može očekivati pomoći svoga učitelja. Sve što programer može učiniti je *unaprijed* sposobiti računalo što bolje može, uz ispravnu ravnotežu liste posebnih znanja i nagovještaja o strategijama i tehnikama.

Geni također kontroliraju ponašanje svojih strojeva za preživljavanje, ali ne neposredno, povlačeći marionetske konce, već posredno, poput programera računala. Sve što mogu učiniti je da unaprijed pripreme svoj stroj za preživljavanje; dalje je on prepusten sam sebi, a geni jedino mogu pasivno sjediti u njemu. Zašto su toliko pasivni? Zašto ne uhvate uzde i ne preuzmu upravljanje iz trenutka u trenutak? Odgovor je da to ne mogu zbog problema vremenskog razmaka. To se najbolje može pokazati slijedećom usporedbom preuzetom iz područja znanstvene fantastike. *A for Andromeda* od Freda Hoylea i Johna Elliota je uzbudljiva priča u kojoj se, kao i svakoj dobroj znanstvenoj fantastici, kriju zanimljiva znanstvena stanovišta. Čudno, ali čini se da u knjizi nedostaju najvažnija takva stanovišta. Ona su prepustena mašti čitaoca. Nadam se kako mi pisci neća zamjeriti ako to ovdje iznesem.

U zviježđu Andromede, kod neke zvijezde udaljene od nas 200 svjetlosnih godina, postoji jedna civilizacija.\* Andromedanci žele svoju kulturu proširiti i na udaljene svjetove. Kako će to najbolje učiniti? Izravno putovanje ne dolazi u obzir. Brzina svjetlosti nameće teorijsku granicu brzini kojom se u svemiru može putovati s jednog mjeseta na drugo, dok u praksi mehaničke teškoće nameće još mnogo nižu granicu. Osim toga, možda uopće ne postoje svjetovi na koje bi vrijedilo otići, a pitanje je i kako saznati u kojem pravcu treba krenuti? Radio je bolji način komuniciranja s preostalom dijelom svemira, jer imate li dovoljno snage odašiljati svoje signale u svim pravcima umjesto usmjeravati ih u samo jednom, možete doprijeti do vrlo velikog broja

svjetova (ovaj broj raste s kvadratom udaljenosti koju je signal prešao). Radio-valovi putuju brzinom svjetlosti, što znači kako je signalu potrebno 200 godina da stigne do Zemlje. Nevolja s tolikom udaljenošću je u tome što se razgovor nikako ne može voditi. Čak i ako zanemarite činjenicu da bi svaka uzastopna poruka sa Zemlje bila prenesena ljudima koje bi odvajalo dvanaest generacija, bilo bi jednostavno uzaludno pokušavati razgovarati na tolikim udaljenostima.

Uskoro ćemo se i sami naći pred istom teškoćom: radio-valovima je za put od Zemlje do Marsa potrebno oko četiri minute. Astronauti će se, nesumljivo, morati odviknuti od razgovaranja u kratkim rečenicama koje se izmjenjuju i morat će prijeći na dugačke solilokvije ili monologe, koji će više sličiti pismima nego razgovorima. Kao drugi primjer, Roger Payne je naveo kako akustika mora imati izvjesna neobična svojstva, što znači da se vrlo glasna "pjesma" grbavog kita teoretski može čuti oko cijelog svijeta, pod uvjetom da kitovi plivaju na određenoj dubini. Nije poznato komuniciraju li oni međusobno na vrlo velikim udaljenostima, ali ako to čine, onda imaju jednake probleme kao i astronaut na Marsu. Brzina zvuka u vodi je tolika da su potrebna gotovo dva sata da bi pjesma prešla Atlantski ocean i da bi stigao odgovor na nju. Mislim da u ovome leži objašnjenje zašto kitovi drže neprestane solilokvije, ne ponavljajući se punih osam minuta. Zatim se ponovno vraćaju na početak pjesme i ponavljaju sve iz početka, a svaki potpuni ciklus traje oko osam minuta.

Andromedanci iz priče učinili su isto. Pošto nije imalo smisla čekati odgovor, sve što su željeli reći sakupili su u jednu veliku, neprekinutu poruku, koju su zatim u ciklusima koji su trajali nekoliko mjeseci neprestano odašiljali u svemir. Njihova se poruka, ipak, bitno razlikovala od pjesme kita. Sastojala se od šifriranih uputa za sastavljanje i programiranje golemog računala. Upute, naravno, nisu bile na jeziku ljudi, ali vješt šifrant može lako odgonetnuti svaku šifru, pogotovo ako su je pošiljatelji namjerno sastavili tako da bude jednostavna. Pošto ju je uhvatio radio-teleskop u Jordell Banku, poruka je konačno dešifrirana, računalo sastavljeno i program je krenuo. Ishod je zamalo bio poguban za čovječanstvo, jer namjere Andromedanaca nisu baš liile nesebične i računalo je bilo na najboljem putu uvesti svijet u diktaturu, ali ga je glavni junak romana uništio sjekirom.

S našeg gledišta, zanimljivo je pitanje u kojem bi se smislu moglo reći da Andromedanci mogu upravljati događajima na Zemlji. Oni nisu imali neposredne kontrole nad onim što je računalo radilo iz trenutka u trenutak, a nisu čak mogli ni saznati da je računalo napravljeno jer je poruci trebalo 200 godina da bi se vratila do njih. Odluke i akcije su u potpunosti pripadale računalu. Ono se svojim izumiteljima nije moglo obratiti čak ni za upute koje bi se odnosile na opću politiku. Zbog nepremostive prepreke od 200 godina sve su upute morale biti unaprijed ugrađene. U stvari, ono je moralo biti programirano sasvim slično računalu koje igra šah, ali s većom sposobnošću primanja lokalnih obavijesti. Jer program je bio tako zamišljen da ne radi samo na Zemlji, već na bilo kojem svijetu s razvijenom tehnologijom, odnosno na bilo kojoj skupini svjetova čije uvjete Andromedanci nisu mogli potanko znati.

Kao što su Andromedanci morali na Zemlji izgraditi računalo koje bi iz dana u dan donosilo odluke umjesto njih, tako naši geni moraju izgraditi mozak. Ali geni nisu samo Andromedanci koji šalju kodirane upute; oni su i same upute. Razlog zašto ne mogu neposredno povlačiti konce naše marionete je isti: vremenski razmak. Geni djeluju upravljači sintezom proteina. To je učinkovit način upravljanja svijetom, ali je spor. Potrebni su mjeseci strpljivog povlačenja proteinskih konaca kako bi se izgradio embrij. Što se pak ponašanja tiče, s druge strane, ono bitno je njegova brzina. Ono djeluje u vremenu koje se ne mjeri mjesecima, već sekundama i djelićima sekunde. Nešto se dogodi u okolini, iznad livade proleti sova, šuškanje u visokoj travi odaže joj plijen, u tisućinkama sekunde živčani sustav kreće u akciju, mišići se napinju i nečiji život je spašen — ili izgubljen. Geni nemaju takvo vrijeme reakcije. Kao i Andromedanci, geni mogu dati sve od sebe samo *unaprijed*, te si izgraditi računalo koje brzo izvodi reakcije i unaprijed ga programirati pravilima i "savjetima" kako se odnositi prema onoliko mogućih događaja koliko ih se moglo "predvidjeti". Ali život, kao i partija šaha, nudi previše različitih mogućnosti da bi ih se sve moglo predvidjeti. Kao i šahovski programer, geni ne mogu svoje strojeve za preživljavanje specifično "podučiti", već im moraju dati upute u obliku općih strategija i životnih trikova.\*

Kao što je istaknuo J. Z. Young, geni moraju obaviti zadaću

sličnu predviđanju. Kad se izgradi neki embrionalni stroj za preživljavanje, opasnosti i teškoće njegovog života leže u budućnosti. Tko može reći koji ga grabljivci čekaju iza kojega grma ili koji će hitronogi pljen pretrčavati preko njegove staze? Takav prorok ne postoji, a ni gen. Ali neka opća predviđanja se mogu postaviti. Geni polarnog medvjeda mogu sa sigurnošću predviđjeti da će budućnost njihovih strojeva za preživljavanje biti hladna. Oni o tome ne misle kao o nekom proročanstvu. Oni zapravo i ne misle: jednostavno naprave debeli sloj krvna, jer su to oduvijek činili s prethodnim tijelima i to je razlog zašto još uvijek postoje u zalihi gena. Mogu predviđjeti i to kako će tlo biti zameteno snijegom, pa će stoga potaknuti stvaranje bijelog krvna koje će ostati skriveno na bijeloj podlozi. Kad bi se arktička klima promijenila takvom brzinom da bi se medvjedić rodio u tropskoj pustinji, predviđanja gena bila bi pogrešna i oni bi za to platili kaznu. Medvjedić bi uginuo, a i oni zajedno s njim.

U složenom svijetu predviđanje je rizičan posao. Svaka odluka koju neki stroj za preživljavanje donosi je rizik, pa je posao Kera i to da unaprijed programiraju mozak tako da donosi odluke koje se isplate. Moneta koja se koristi u kockarnici evolucije je preživljavanje, odnosno preživljavanje gena, ali u mnogim slučajevima opravdano je govoriti i o preživljavanju jedinke. Ako životinja kreće na pojilo, ona povećava opasnost da je pojede Krabežljivac koji pokraj izvora traži pljen. Ne siđe li do izvora, uginut će od žedi. Rizik postoji u svakom slučaju te se mora donijeti odluka koja će u najvećoj mjeri povećati dugoročne izglede za preživljavanje gena. Životinji je vjerojatno najbolje odlagati odlazak na izvor sve dok ne postane jako žedna, a onda sići do izvora i napiti se za što duže vrijeme. Na taj će način smanjiti broj pojedinačnih silazaka do izvora, ali će zato duže vrijeme držati glavu uz vodu dok pije. Drugi najbolji izbor mogao bi biti kada bi pila malo, ali često, piijući vodu dok protičava pokraj izvora. Koja je kockarska strategija najbolja ovisi o mnogim složenim stvarima, među kojima su važne i lovačke navike grabežljivaca, jer su se i same razvile kako bi bile što djelotvornije u korist samog grabežljivca. Neke procjene se moraju izvesti. Narančno, ne treba misliti da životinje svjesno procjenjuju mogućnosti. One jedinke čiji geni izgrađuju mozak sa sklonosću prema mpravnom kockanju imaju, kao neposredni ishod, veću vjerojat-

nosti da će preživjeti pa prema tome i rasprostraniti te iste gene.

Usporedbu s kockanjem možemo još malo proširiti. Kockar mora odvagnuti tri osnovne veličine — ulog, rizik i dobitak. Ako je dobitak vrlo velik, kockar je spreman riskirati velik ulog. Kockar koji riskira sve što ima na jedno jedino bacanje misli kako će mnogo i dobiti. Jednako tako može i mnogo izgubiti, ali kockari koji ulažu velike uloge u projeku ne prolaze ni bolje ni gore od ostalih igrača koji s malim ulozima idu na male dobitke. Ovo se može usporediti sa špekulantima i sigurnim ulagačima na burzi. Burza je na neki način čak bolji primjer nego kockarnica, jer kockarnice su namjerno u sprezi s bankama (to znači da će igrači koji igraju u visoke uloge u projektu proći slabije od onih koji igraju u male uloge, a oni koji igraju na sitno slabije od onih koji se uopće ne kockaju; razlozi za to, međutim, nemaju veze s našom-raspravom). Ako to zanemarimo, i igra s visokim ulogom i igra s niskim ulogom izgledaju razumne. Ima li među životnjama igrača koji igraju u visoke uloge i onih drugih, koji igraju opreznije? U devetom poglavlju vidjet ćemo kako je mužjake često moguće predstaviti kao igrače koji ulažu visoke uloge i poduzimaju velike rizike, a ženke kao sigurne ulagače, naročito kod poligamnih vrsta kod kojih se mužjaci takmiče za ženu. Prirodnjaci koji čitaju ovu knjigu mogli bi se sjetiti vrsta čiji se pripadnici mogu opisati kao igrači koji ulažu velike uloge i poduzimaju velike rizike, i drugih vrsta čiji pripadnici vode oprezniju igru. A sada se vraćam jednostavnijoj temi — kako geni "predviđaju" budućnost.

Jedan od načina na koji geni mogu riješiti problem predviđanja u prilično nepredvidivoj sredini je ugrađivanje sposobnosti učenja. Ovdje programske upute stroja za preživljavanje mogu poprimiti sljedeći oblik: "Evo pojava koje su određene kao nagrada: slatki okus u ustima, orgazam, toplina, dijete koje se smije. Učiniš li nešto za čime slijedi nešto ružno, nemoj to ponovo učiniti, no s druge strane ponavljaj sve za čime slijedi nešto ugodno." Prednost ovakvog programiranja je u tome što znatno smanjuje broj podrobnih pravila koje treba ugraditi u program; ono uz to omogućuje snalaženje u sredini koja se promijenila u pojedinostima koje se nisu mogle predvidjeti. Ipak, neka se predviđanja moraju učiniti. U našem slučaju geni predviđaju da su

slatki okus u ustima i orgazam "dobri" jer su jedenje šećera i sparivanje korisni za preživljavanje gena. U ovom primjeru nisu predviđene mogućnosti koje pružaju umjetna sladila i masturbacija, kao ni opasnosti od pretjeranog konzumiranja šećera u našoj sredini gdje ga ima u neprirodnom obilju.

Strategije učenja iskorištene su i u nekim programima za igranje šaha. Igrajući šah protiv ljudi ili drugih računala ti programi poboljšavaju svoju vještinu u igri. Iako su opremljeni programom pravila i taktika, oni u postupku donošenja odluka imaju ugrađenu i malu sklonost slučaju. Oni bilježe prošle odluke, a nakon svake pobjede pridaju taktici koja ih je dovela do pobjede malo veću vrijednost. Zato će u sljedećoj igri postojati malo veća vjerojatnost da će odabratи jednaku taktiku.

Jedna od najzanimljivijih metoda predviđanja budućnosti je simulacija. Želi li neki general saznati hoće li se određeni plan pokazati boljim nego njegove alternative, nalazi se pred problemom predviđanja. Nepoznate veličine s kojima je suočen su vremenske prilike, moral njegovih trupa i moguće protumjere protivnika. Jedan od načina da otkrije je li mu plan dobar je da pokuša i vidi, ali takvu je provjeru nepoželjno primjenjivati na sve planove koji se mogu osmisliti, ako ni zbog čega drugog, onda zato što je zaliha mladiće spremnih poginuti "za domovinu" iscrpiva, a zaliha mogućih planova vrlo velika. Različite je planove bolje isprobati na vojnim vježbama nego u stvarnosti. To može poprimiti oblik opsežnih vježbi u kojima će se "sjevernjaci" boriti protiv "južnjaka" uz upotrebu lažnog streljiva, ali po utrošku vremena i materijala je čak i to skupo. Ratne igre se uz manji trošak mogu igrati olovnim vojnicima i maketama tenkova koje "vozimo" po velikom zemljovidu.

Nedavno su računala preuzeila veliki dio takvih simulacija, jednako u vojnoj strategiji kao i na svim poljima gdje je potrebno predviđanje budućnosti, primjerice u privredi, ekologiji, sociologiji i drugdje. Ta tehnika djeluje na slijedeći način. Model nekog dijela svijeta ubaci se u računalo. To ne znači kako će se, skine li se poklopac s računala, vidjeti minijaturna maketa istog oblika kakvog je i simulirani predmet. U računalu koje igra šah nema "mentalne slike" koja bi se u njegovoj memoriji mogla prepoznati kao šahovska ploča s lovcima i pješacima na njoj. Šahovska ploča i svaka situacija na njoj bili bi predstavljeni popi-

som digitalnih kodiranih brojeva. Za nas je zemljovid maleni srazmjerni model nekog dijela svijeta, zbijen u dvije dimenzije. U računalu bi zemljovid vjerojatno bio predstavljen kao popis gradova i mjesta označenih sa po dva broja — jednim za zemljopisnu širinu, a drugim za zemljopisnu dužinu. Tako dugo dok se korisnik može služiti modelom, njime manipulirati, provoditi na njemu pokuse i primati izvještaje koji su mu razumljivi, nije uopće važno kako računalo u svojoj memoriji pamti taj model. Tehnikom simulacije moguće je gubiti ili dobivati bitke, letjeti zrakoplovom ili ga uništiti, provesti privrednu politiku koja će dovesti do napretka ili propasti. U svakom slučaju, cijeli se proces odvija u računalu u sitnim dijelićima onog vremena koje bi za taj proces trebalo u stvarnom životu. Jasno je da postoje dobri i loši modeli, a čak i oni najbolji su samo približni stvarnosti. Niti jedna simulacija ne može predvidjeti što će se stvarno dogoditi, ali dobra simulacija pruža golemu prednost u odnosu prema metodi slijepih pokušaja i pogreške. Simulacija bi se mogla nazvati posrednom metodom pokušaja i pogreške, ali taj su izraz, nažalost, već prisvojili psiholozi koji proučavaju štakore.

Ako je simuliranje tako dobra zamisao, mogli bismo očekivati da će ga strojevi za preživljavanje prvi otkriti. Napokon, oni su izumili mnoge druge tehnike ljudskog inženjerstva još mnogo prije nego što smo na pozornicu stupili mi: fokusirajuće leće i paraboličko zrcalo, analizu frekvencije zvučnih valova, servo-upravljanje, sonar i bezbroj drugih s dugačkim nazivima čije pojedinosti ovdje nisu bitne. Što je sa simulacijom? Nađete li se pred teškom odlukom koja ovisi i o nepoznatim osobinama u budućnosti, priklonit ćete se svojevrsnoj simulaciji. *Zamislit* ćete kakav će biti ishod odlučite li se za bilo koju od alternativa koje vam stoje na raspolaganju. Pritom u sebi razvijate model, ali ne svega na svijetu, već samo ograničenog broja entiteta koji vam se čine važnima. U mislima si možete vjerno predočiti svaku situaciju ili možete baratati stiliziranim apstrakcijama tih situacija. U svakom slučaju, malo je vjerojatno da negdje u vašem mozgu leži istinski prostorni model događaja koje zamišljate. Jednako kao i u računalu, pojedinosti o načinu kako vaš mozak predstavlja model svijeta manje su važne od činjenice da je on taj model sposoban iskoristiti za predviđanje mogućih događaja. Strojevi za preživljavanje koji mogu simulirati budućnost jedan

su korak ispred strojeva za preživljavanje koji mogu učiti samo neposrednom metodom pokušaja i pogrešaka. Nevolja s neposrednim pokušajem je u tome što oduzima vrijeme i snagu. Nevolja s neposrednom pogreškom je u tome što je često smrtonosna. Simulacija je sigurnija i brža.

Čini se da je evolucija sposobnosti za simulaciju dosegla vrhunac u subjektivnoj svijesti. Zašto se to dogodilo, za mene je najdublja tajna s kojom je suočena suvremena biologija. Nema razloga za pretpostavku da su elektronska računala svjesna kad nešto simuliraju, iako moramo priznati da bi u budućnosti to mogla postati. Možda se svijest pojavljuje onda kad simulacija svijeta u mozgu postane tako potpuna da mora obuhvatiti i model samoga sebe.\* Očito je da udovi i tijelo nekog stroja za preživljavanje moraju sačinjavati značajni dio njegovog simuliranog svijeta; iz istog bi razloga, vjerojatno, i na samu simulaciju trebalo gledati kao na dio svijeta koji treba simulirati. Drugi naziv za to zaista bi mogao biti "svijest o sebi", ali čini mi se da to nije zadovoljavajuće objašnjenje evolucije svijesti, i to samo djelomično zato jer predstavlja beskrajno vraćanje unatrag — ako postoji model modela, zašto ne i model modela modela...?

Bez obzira na filozofske probleme koje postavlja, svijest se u okviru našeg razmatranja može zamisliti kao vrhunac evolucijske težnje prema oslobađanju strojeva za preživljavanje od njihovih vrhovnih gospodara gena te njihovo unapređenje u izvrsne donositelje odluka. Osim što je zadužen za nadgledanje svakodnevnih poslova svojeg stroja za preživljavanje, mozak ima sposobnost predvidjeti budućnost i u skladu s time djelovati. Može se čak i pobuniti protiv odluke gena, primjerice tako što re odbiti napraviti onoliko potomaka koliko bi mogao. Ali u tom je slučaju čovjek, kao što ćemo vidjeti, vrlo poseban slučaj.

Kakve sve to ima veze s nesebičnošću i sebičnošću? Pokušavam izgraditi zamisao da je ponašanje životinja, nesebično ili Nchicno, pod kontrolom gena samo na posredan, ali ipak vrlo Niia/an način. Namećući plan izgradnje strojeva za preživljavanje i njihovih živčanih sustava, geni imaju vrhunsku vlast nad miiHimi ponašanjem. Međutim, odluke koje se donose iz trenutka u trenutak o tome što dalje treba učiniti prepuštene su živčanom sustavu. Geni su prvi tvorci politike, a mozak je izvršitelj. Kako se sve više razvijao, mozak je na sebe preuzimao sve više i

više odluka koje se tiču politike, koristeći se novim vještinama poput učenja i simulacije. Logični zaključak ovog trenda, koji još nije dosegnut niti u jednoj vrsti, bio bi da geni stroju za preživljavanje daju samo jednu opću uputu: činite sve što mislite da je najbolje kako biste nas održati živima.

Analogije između računala i donošenja odluka kod ljudi su očite. Sad se moramo spustiti na zemlju i sjetiti se da se evolucija odvija korak po korak putem selektivnog preživljavanja gena u genskoj zalihi. Zato je za razvijanje nekog obrasca ponašanja — nesebičnog ili sebičnog — potrebno da gen "za" to ponašanje uspješnije preživljava u zalihi gena nego suparnički gen ili alel "za" neko drugčije ponašanje. Gen za nesebično ponašanje podrazumijeva bilo koji gen koji utječe na razvoj živčanog sustava na način koji će vjerojatno dovesti do sklonosti prema nesebičnom ponašanju. Postoje li ikakvi eksperimentalni dokazi o genetskom nasljeđivanju nesebičnog ponašanja? Ne, ali to ni ne iznenađuje, jer je na području genetike bilo kakvog ponašanja učinjeno vrlo malo. Osvrnut ću se, umjesto toga, na istraživanje posvećeno određenom obrascu ponašanja koje nije očigledno nesebično, ali je dovoljno složeno da bi bilo zanimljivo. Ono služi kao model za mogućnost nasljeđivanja nesebičnog ponašanja.

Pčele pate od zarazne bolesti koja napada ličinke u košnici, a naziva se zagađeno leglo. Kod nekih se domaćih sojeva koje uzgajaju pčelari zaraza javlja češće nego kod drugih, a pokazalo se da razlika među njima, barem u nekim slučajevima, leži u ponašanju. Postoje takozvani higijenski sojevi koji brzo pronalaze zaražene ličinke, izvlače ih i izbacuju iz košnica, te tako gase zarazu. Sojevi koji su skloni zarazi ne primjenjuju ovakvo higijensko čedomorstvo. Ponašanje o kojem ovdje govorimo prilično je složeno. Radilice moraju pronaći saće s oboljelom ličinkom, ukloniti voštani čep, izvući ličinku, odvući je do otvora košnice i izbaciti je.

Provodenje genetskih pokusa s pčelama je iz različitih razloga prilično težak posao. Same pčele radilice se ne razmnožavaju pa moramo križati maticu jednog soja s trutom (mužjakom) drugog, a tada pratiti ponašanje kćeri radilica. W. C. Rothenbuhler je to i učinio. Otkrio je da košnice hibridnih kćeri prve generacije nisu bile higijenske: ponašanje njihovih higijenskih roditelja se izgubilo, iako se kasnije pokazalo da su se higijenski

geni kod njih zadržali, ali kao recesivni, poput čovječjih gena za plave oči. Nakon "povratnog križanja" hibrida prve generacije s jedinkama higijenske linije (naravno, ponovno je radio s maticama i trutovima), dobio je zanimljive rezultate. Košnice kćeri podijelile su se u tri skupine. Jedna skupina se ponašala higijenski, druga nije pokazivala nikakvo higijensko ponašanje, a treća je bila negdje na pola puta. Ova treća skupina je, naime, skidala voštane poklopce sa saća oboljelih ličinki, ali je na tome stala, ne izbacivši ličinke iz kočnice. Rothenbuhler je pretpostavio da se možda radi o dva odvojena gena — jednim odgovornim za skidanje poklopaca, a drugim za izvlačenje ličinki. Normalna higijenska legla sadrže oba gena, a kod legla podložnih zarazi ti su geni predstavljeni drugim alelima. Hibridi koji su otisli samo do pola puta vjerojatno su sadržavali gen za skidanje poklopaca (u dvostrukoj dozi), ali ne i gen za izbacivanje ličinki. Rothenbuhler je pretpostavio kako njegova eksperimentalna skupina nehigijenski nastrojenih pčela možda krije podskupinu koja sadrži Ken za izbacivanje, ali ga nije sposobna izraziti jer joj nedostaje drugi gen. To je i potvrdio tako što je sam skinuo poklopce. Polovica prividno nehigijenski orijentiranih pčela tada je izbacila ličinke.

Ova priča oslikava niz važnijih pojedinosti koje su se pojavile u predhodnom poglavlju. Ona pokazuje da može biti savršeno ispravno govoriti o "genu za takvo i takvo ponašanje", čak i ako nemamo pojma o kemijskom nizu embrionskih uzroka koji vode od gena do ponašanja. Lanac uzroka može uključivati čak i učenje. Na primjer, gen za skidanje poklopca možda postiže svoje djelovanje tako što daje pčelama svojstvo zbog kojeg im se zaraženi vosak čini ukusnim. Pčele će u tom slučaju ugodan okus poklopaca kojima su zatvorene žrtve bolesti smatrati nagradom, pa će nastojati pronaći drugi takav poklopac i pojesti ga. Čak i ako zaista tako djeluje, taj gen je i dalje gen "za otvaranje" pod uvjetom da u jednakoj okolini pčele koje imaju taj gen skidaju poklopce, a pčele koje ga nemaju ne skidaju.

Priča također oslikava činjenicu da geni "suraduju" u svome djelovanju na ponašanje zajedničkog stroja za preživljavanja! Gen za izbacivanje je beskoristan ako se uz njega ne nalazi i gen za skidanje poklopca i obrnuto. Ipak, genetski pokusi podjednako jasno pokazuju da su dva gena na putovanju kroz gene-

racije u pravilu potpuno nezavisna. Kad govorimo o djelotvornosti, o takvim genima možemo razmišljati kao o jednoj jedinstvenoj suradničkoj jedinici. Kad se pak radi o udvostručavanju gena, oni su dva slobodna i nezavisna čimbenika.

U nastavku rasprave ćemo teoretski razmatrati gene "za" obavljanje raznovrsnih nevjerojatnih stvari. Govorimo li, na primjer, o hipotetskom genu "za spašavanje prijatelja od utapljanja", a vama se takva zamisao čini nevjerojatnom, sjetite se priče o higijenskim pčelama. Sjetite se da ne govorimo o genu kao o jedinom pokretaču svih složenih mišićnih kontrakcija, osjetnih integracija ili čak svjesnih odluka koje su uključene u spašavanje od utapljanja. Ne osvrćemo se na to upliću li se učenje, iskustvo ili utjecaj okoline u razvoju ponašanja. Jedino što trebate dopustiti jest da je moguće da jedan gen, u jednakim uvjetima i uz prisustvo mnogih drugih neophodnih gena i utjecaja okoline, može tijelu dati jači poriv za spašavanje drugih od utapljanja nego što bi to dao njegov alel. Razlika između dva gena može se očitovati samo neznatnom razlikom u nekoj jednostavnoj kvantitativnoj varijabli. Pojedinosti embrionalnog razvoja, iako su vrlo zanimljive, nemaju značenje u razmišljanjima na području evolucije. Na to je vrlo lijepo ukazao Konrad Lorenz.

Geni su majstori u programiranju, a za njih je programiranje pitanje života i smrti. Ocijenjuju se prema uspješnosti njihovih programa u pronalaženju rješenja u svim opasnostima kojima život izlaže njihove strojeve za preživljavanje, a sudi im nemilosrdni sudac suda preživljavanja. Kasnije ćemo se vratiti na načine kako se preživljavanje gena može potpomoći onim što izgleda kao nesebično ponašanje. Ali očiti prioriteti nekog stroja za preživljavanje i mozga koji u njegovo ime donosi odluke jesu preživljavanje i razmnožavanje jedinke. Svi geni u "koloniji" složili bi se da su im ti zadaci na prvome mjestu. Zato životinje pribjegavaju svakakvim složenim načinima da bi pronašle i ugrabile hrani, izbjegle da i same budu uhvaćene i pojedene, izbjegle bolest i nesretni slučaj, zaštitile se od nepovoljnih klimatskih uvjeta, pronašle pripadnike suprotnog spola i nagovorile ih na parenje te prenijele svojoj djeci pogodnosti slične onima u kojima su same uživale. Neću navoditi primjere — dovoljno je da pažljivo promatraste prvu životinju koju vidite. Želim, međutim, spomenuti jednu posebnu vrstu ponašanja, jer ćemo se na nju morati

pozivati u raspravi o nesebičnosti i sebičnosti. To je ponašanje koje bi se moglo nazvati *komuniciranje*.

Za stroj za preživljavanje se može se reći da je komunicirao s drugim ako je utjecao na ponašanje ili na stanje živčanog sustava toga drugoga. To nije definicija koju bih htio dugo braniti, ali za sadašnju je svrhu dovoljno dobra. Pod utjecajem podrazumijevam neposredni uzročni utjecaj. Primjeri komuniciranja su mnogobrojni: cvrkut ptica, kreketanje žaba, zrikanje šturka, manjanje repom i kostriješenje dlake kod pasa, smijanje kod čimpanze, čovječje geste i jezik. Mnogi postupci stroja za preživljavanje posredno potpomažu dobrobit njegovih gena utječeći na ponašanje ostalih strojeva za preživljavanje. Životinje su razvile raznolike načine komuniciranja. Pticići pjev očarava ljudi iz generacije u generaciju. Već sam govorio o još složenijoj i razrađenijoj pjesmi grbavog kita, s onim čudesnim opsegom i frekvencijama koje nadilaze sve što ljudsko uho može čuti, od podzvučne tutnjave do nadzvučnih krikova. Zrikavci jedne vrste iznimno pojačavaju zvuk svoje pjesme tako što zriču u jami koju brižno iskopaju u obliku dvostrukog roga ili megafona. Pčele plešu u tami kako bi ostalim pčelama dale točnu obavijest o smjeru i udaljenosti nalazišta hrane, što je podvig u komuniciranju s kojim se može mjeriti jedino ljudski govor.

Tradicionalna priča etologa je kako se komunikacijski signali razvijaju na uzajamnu korist pošiljatelja i primatelja. Na primjer, pilići utječu na majčino ponašanje ispuštajući visoke prodorne pijuke kada se izgube ili im je hladno. Na majku to obično djeluje tako da odmah dotrči i zagrli pilića. Za ovo ponašanje moglo bi se reći kako se razvilo na uzajamnu korist, u lom smislu što je prirodno odabiranje davalо prednost onim pilicima koji pijući kada se izgube, te majkama koje na pijukanje uzvraćaju na odgovarajući način.

Ako želimo (to zapravo nije nužno), signale poput dozivanja pijukanjem možemo shvatiti kao da imaju značenje ili nose neku obavijest: u ovom slučaju, "Ja sam se izgubio". Za poziv na uzbunu sto ga dižu male ptice spomenute u prvom poglavlju moglo bi **H** reći da prenosi informaciju "Evo sokola". Životinje koje prime tu obavijest i ponašaju se prema njoj imaju koristi. Stoga im za tu obavijest može reći kako je istinita. Ali daju li životinje ikada lažnu obavijest, odnosno lažu li?

Spomen životinje koja laže podložan je nesporazumu pa se moram potruditi da to preduhitrim. Sjećam se jednog predavanja kojeg su Beatrice i Allen Gardner održali o Washoe, čuvenoj čimpanzi koja govori (Washoe se koristi američkim znakovnim jezikom, a njezina dostignuća pobuđuju veliko zanimanje jezikoslovaca). Među slušateljima su bili i neki filozofi, koje je u raspravi nakon predavanja naročito mučilo pitanje može li Washoe lagati. Pretpostavljam da su Gardnerovi smatrali kako je mnogo vrednijih stvari o kojima treba govoriti i ja se s njima slažem. U ovoj knjizi se riječima poput "prijevara" i "laganje" koristim u mnogo izravnijem smislu nego ti filozofi. Njih je zanimala svjesna namjera da se prevari druge. Ja jednostavno govorim o učinku koji je funkcionalni ekvivalent prijevare. Ako je neka ptica primijenila signal "Evo sokola" kad sokola nije bilo i preplašila svoje kolege tako da su odletjeli i prepustili joj svu hranu, mogli bismo reći da je ta ptica lagala. Pritom ne mislimo da je ona namjerno i svjesno htjela prevariti druge. Sve što sam htio reći je da je lažljivac stekao hranu na račun drugih ptica, a razlog zašto su ostale ptice odletjele bio je taj što su reagirale na povik lažljivca na način koji bi bio ispravan da je sokol bio prisutan.

Mnogi jestivi kukci, poput leptira iz predhodnog poglavlja štite se tako što oponašaju vanjski izgled drugih kukaca — neukusnih ili onih sa žalcem. I sami često pomislimo kako su svi kukci sa žuto-crnim prugama zapravo ose. Neke muhe koje oponašaju pčele su još savršenije u prijevari. Grabljivice također lažu. Riba grdobina strpljivo čeka na dnu mora, oponašajući bojom dno. Jedini upadljivi detalj na njoj je dio tkiva koji nalikuje na mamac na kraju dugačkog "ribičkog štapa" koji joj izbjija povrh glave. Kada joj se ribica pljen približi, grdobina pokreće mamac i mami pljen u blizinu usta. Iznenada otvara usta i usiše i proguta ribu. Grdobina laže, služeći se sklonosću ribice da se približava crvolikim predmetima koji se uvijaju. Grdobina kaže: "Evo crva", a ribica koja "povjeruje" u tu laž postaje njen pljen.

Neki strojevi za preživljavanje iskorištavaju spolne želje drugih. Neke orhideje privlače mužjake pčela oponašajući cvijetom oblik ženske pčele. Ono što orhideja dobiva ovom prijevarom je oprašivanje, jer će pčela koju su dvije orhideje prevarile prenijeti pelud s jedne na drugu. Krijesnice (koje su zapravo kornjaši) privlače svoje spolne partnere bljeskovima svjetlosti. Svaka vrs-

ta ima vlastito pravilo kratkog i dugog bljeska, što sprečava mi-ješanje vrsta i križanje koje bi bilo posljedica tog miješanja. Kao što mornari motre na svjetlosne signale određenih svjetionika, tako i krijesnice traže šifrirane svjetlosne signale vlastite vrste. Ženke roda *Photuris* "otkrile" su da mogu namamiti mužjake roda *Photinus* odašiljući šifru svjetlenja ženke *Photinus*. Kad joj se prevareni mužjak *Photinus* približi, ženka *Photuris* ga brzo pojede. Kao analogan primjer možemo navesti slučaj sirena i Lorelei, a stanovnici Cornwalla će se sigurno sjetiti nekadašnjih obalnih razbojnika koji su fenjerima mamili brodove na stijene da bi ih potom opljačkali.

Uvijek kad se razradi neki sustav komuniciranja javlja se opasnost da će netko drugi iskoristiti taj sustav za vlastitu dobit. Odgajani u svjetlu onog viđenja evolucije koja govori o "dobrobiti vrste", o lažljivcima i varalicama prvenstveno razmišljamo kao o pripadnicima različitih vrsta: grabežljivcima, plijenu, nametnicima i tako dalje. Međutim, za očekivati je da će se laž, prijevara i sebično iskorištavanje komuniciranja pojavljivati uvi-jek kad se razidu interesi gena različitih jedinki. Ovime su obuhvaćene i jedinke iste vrste. Kao što ćemo uskoro vidjeti, moramo očekivati čak i to da djeca lažu roditeljima, muževi varaju žene, a brat laže bratu.

Prejednostavno je čak i vjerovanje da se signali životinjskog komuniciranja u početku razvijaju kako bi poticali uzajamnu korist, a zlonamernici ih počinju iskorištavati tek poslije toga. Moguće je da svako komuniciranje kod životinja od samog početka sadrži zrno prijevare, jer svi odnosi između životinjama uključuju u sebi barem nekoliko sukoba interesa. U slijedećem poglavljju izložit će djelotvorni način razmišljanja o sukobima interesa s evolucijskog stanovišta.

# 5

## AGRESIJA: STABILNOST I SEBIČNI STROJ

**U**OVOM POGLAVLJU govorit ćemo uglavnom o agresiji, temi koja izaziva mnoge nesporazume. I dalje ćemo govoriti o jedinki kao sebičnom stroju programiranom za provođenje samo onog što je najbolje za njene gene kao cjelinu. To je primjereno jezik, a na kraju poglavlja vratit ćemo se jeziku pojedinih gena.

Nekom stroju za preživljavanje, drugi je stroj za preživljavanje (a koji nije njegovo dijete ili neki drugi bliski rodak) dio njegovog okruženja — poput stijene, rijeke ili zalogaja hrane. To je nešto što je prepriječilo put ili pak nešto što se može iskoristiti. No, od stijene ili rijeke razlikuje se značajnom odlikom: drugi je stroj za preživljavanje spremjan na udarac uzvratiti udarcem. I on sam je odgovoran za budućnost svojih besmrtnih gena te ni njega ništa neće zaustaviti u njihovu očuvanju. Prirodno odabiranje daje prednost onim genima čiji se strojevi za preživljavanje, pod njihovim nadzorom, uspjevaju okoristiti svojom okolinom na najbolji mogući način. Tu se podrazumjeva i najbolje iskorištavanje ostalih strojeva za preživljavanje, kako iste tako i drugih vrsta.

U nekim slučajevima stječe se dojam da strojevi za preživljavanje vrlo malo zadiru u živote jedni drugima. Primjerice, krlice i kosovi se međusobno ne jedu, ne pare se, niti se bore za isti životni prostor. No čak i tako daleke, ne smijemo ih promatrati potpuno odvojeno jedne od drugih. Jer oni će ipak naći nešto zajedničko — gliste možda. To ne znači da ćete ikada vidjeti krticu i kosa kako se otimaju za glistu; kos, u stvari, može proživjeti cijeli život da i ne opazi krticu. No, kad biste uništili populaciju krtica, posljedice bi po kosa mogle biti dramatične,

premda ne bih htio ni nagađati kakve bi pojedinosti tih posljedica mogle biti, niti kojim bi se vijugavim, zaobilaznim putevima taj utjecaj mogao kretati.

Strojevi za preživljavanje različitih vrsta djeluju jedni na druge brojnim načinima. Oni mogu biti grabljivci ili pljen, nametnici ili domaćini, natjecatelji za ista oskudna sredstva. Mogu biti iskorištavani na posebne načine, poput primjerice pčela, kad ih cvjetovi koriste kao prenositelje peludi.

Strojevi za preživljavanje iste vrste nastoje se mnogo neposrednije umiješati u život druge jedinke. Ima mnogo razloga za takvo ponašanje. Prvo, polovica populacije vlastite vrste potencijalno može biti seksualni partner te time vrijedni i iskoristivi roditelj djece. Drugo, pripadnici iste vrste su zbog velike međusobne sličnosti, a budući da žive kao strojevi za očuvanje gena na istom mjestu i istim načinom života, neposredni suparnici za ista sredstva neophodna za život. Krtica može biti suparnik kosu, no ni izdaleka tako važna kao neki drugi kos. Krtice i kosovi mogu se boriti za gliste, ali kos se s drugim kosom bori za gliste i za sve ostalo. Pripadaju li istom spolu, vjerojatno će se boriti i za seksualne partnere. Iz razloga koje ćemo kasnije vidjeti, obično se mužjaci bore za ženke. To znači da neki mužjak može osigurati dobrobit vlastitim genima na uštrb drugog mužjaka kojeg je pobijedio.

Dakle, logično ponašanje strojeva za preživljavanje trebalo bi biti — ubiti suparnike i potom ih, po mogućnosti, pojesti. Premda se ubojstva i kanibalizam u prirodi događaju, oni nisu toliko uobičajeni koliko bi se moglo predviđati na temelju površnog tumačenja teorije o sebičnom genu. I zaista, u dijelu *O agresiji*, Konrad Lorenz ističe uzdržanu i plemenitu prirodu borbe među životinjama iste vrste. Za njega su borbe životinja uočljivo viteške igre koje se odvijaju u skladu s pravilima, poput boksa ili mačevanja. Životinje se bore u rukavicama i zatupljenim sabljačama. Prijetnje i obmane zamjenjuju smrtonosne ozbiljnosti. Pobjednik prihvata znače predaje i suzdržava se zadati smrtonosni udarac ili ugriz kakve bi mogli predvidjeti iz naše pojednostavljene teorije.

Ovo tumačenje životinjske agresivnosti kao suzdržane i formalne može se i osporavati. Posebno je pogrešno osuđivati dobrog starog *Homo sapiensa* kao jedinu vrstu koja ubija pripadnici

ke vlastite vrste i kao jedinog nasljednika Kainovog te sličnih melodramskih optužbi. Da li će neki znanstvenik naglašavati nasilje ili suzdržanost životinjske agresije, ovisi o vrsti životinja koju je promatrao, a djelom i o njegovim evolucijskim preduvjeđenjima — Lorenz je, uostalom, zagovornik zamisli o "dobrobiti vrste". Čak i ako je pretjerano, u viđenju životinjskih borbi kao borbi u rukavicama postoji barem zrnce istine. Površno to izgleda poput nekog oblika altruizma. Tu se teorija o sebičnom genu mora suočiti s teškom zadaćom: objasniti to. Zašto životinje ne krenu u ubijanje suparničkih pripadnika vlastite vrste kad god im se za to pruži zgoda?

Općenit odgovor na to je da iz neposredne borbenosti nastaju dobiti, no isto tako i gubici, i to ne samo gubici vremena i snage. Pretpostavimo, primjerice, da su i *B* i *C* moji suparnici i da sam se slučajno sreo s *B*-om. Za mene, kao sebičnu jedinku, najpametnije bi bilo pokušati ga ubiti. Ali polako! I *C* je moj suparnik, a *C* je takoder i *B*-ov suparnik. Ubijem li *B*-a, potencijalno sam učinio uslugu *C*-u, jer sam uklonio (i) njegovog suparnika. Možda bi mi bolje bilo ostaviti *B*-a na životu, jer onda će se on možda natjecati za hranu, ili boriti, s *C*-om i tako, posredno, koristiti meni. Pouka je ovog jednostavnog pretpostavljenog primjera da nema neke očigledne koristi u pokušaju ubijanja redom *svih* protivnika. U sveobuhvatnom i složenom sustavu suparništva, odstranjivanje jednog suparnika s pozornice ne mora dovesti do nečeg dobrog: ostali će suparnici vjerojatno imati više koristi od nečije smrti nego sam ubojica. To je ona vrsta neugodne istine koju su spoznali korisnici pesticida. Imate nekog ozbiljnog poljoprivrednog štetnika, otkrijete dobar način da ga iskorijenite, to sa zadovoljstvom i učinite, a onda otkrijete da je neki drugi štetnik imao od tog istrebljenja mnogo više koristi nego poljoprivrednik, pa na kraju ispadne lošije nego na početku.

S druge pak strane, može biti dobar plan ubiti, ili se bar boriti s njima, određene pojedinačne protivnike. Ako je *B* morski slon koji ima veliki harem ženki, a ako ja, drugi morski slon, ubojstvom *B*-a mogu prisvojiti taj harem, možda bi bilo mudro to i pokušati. Ali čak i u takvoj selektivnoj ratobornosti postoje gubici i opasnosti. *B*-u ide u račun prihvaćanje borbe, jer tako brani svoj vrijedni posjed. Ako ja započnem borbu, pojednaki su mi izgledi, kao i njemu, da na kraju poginem. Možda i veći. On

je vlasnik nečeg vrijednog, zato se ja i želim boriti s njim. Ali ot-kud to njemu? Možda je to dobio u borbi. Vjerojatno je prije me-ne već pobijedio druge izazivače. Vjerojatno je dobar borac. Čak i ako ga pobijedim i steknem taj harem, može mi se dogoditi da u borbi budem toliko ozlijeden da neću u njemu moći ni uživati. Borba, isto tako, zahtijeva vremena i snage. Za sada bi ih možda bilo bolje pričuvati. Ako se usredotočim na ishranu i neko vrijeme ne ulijećem u nevolje, postat ću veći i jači. Na kraju ću ga i pobijediti u borbi za taj harem, ali izgledi da ga konačno pobijedim možda su veći ako pričekam, nego ako odmah brzo-pleto udem u borbu.

Ovaj je unutarnji monolog samo slikovit prikaz da, u idealnom slučaju, svakoj odluci, boriti se ili ne, treba prethoditi složeno, premda nesvesno, proračunavanje "gubitaka-dobitaka". Svi potencijalu, dobici neće biti na strani borbe, premda neki, bez sumnje, hoće. Slično tome, za vrijeme borbe, svaka taktička odluka o pojačavanju ili smirivanju njenog intenziteta, podrazumiјeva dobitke i gubitke koji se, načelno, mogu analizirati. To su etolozi odavno već nejasno naslućivali, ali tek je J. Maynard Smith, uobičajeno nesmatran etologom, izrazio tu zamisao snažno i jasno. U suradnji s G. R. Priceom i G. A. Parkerom, on se koristi granom matematike poznatom pod nazivom teorija iga-ra. Njihove prekrasne ideje mogu se izraziti riječima i bez matematičkih simbola, iako pomalo na račun točnosti.

Osnovni je pojam, kojeg uvodi Maynard Smith, pojam *evolucijsko stabilne strategije*, zamisao koju je on slijedio još od V. D. Hamiltona i R. H. MacArthura. "Strategija" je unaprijed programirani način ponašanja. Primjer strategije je: "Napadni protivnika: ako bježi — goni ga; ako uzvraca — pobjegni." Važno je shvatiti da strategiju ne smatramo nečim što je jedinka svjesno razradila. Sjetite se uvijek da životinju zamišljamo kao robotizirani stroj za preživljavanje s unaprijed programiranim računalom za upravljanje mišićima. Najpogodniji je način o nekoj strategiji razmišljati kao o ispisu skupina jednostavnih uputa. Pomoću nekog neodređenog mehanizma, životinja se ponaša kao da slijedi te upute.

Evolucijsko stabilna strategija, ili ESS, definirana je kao najbolja strategija usvojena od većine pripadnika neke populacije te nema bolje zamjenske strategije.\* Ovo je tanka, ali važna

misao. Drugim riječima, možemo reći kako će najbolja strategija koju neka jedinka može izabrati zavisiti od onoga što čini većina populacije. Budući da se ostatak populacije sastoji od jedinki koje sve pokušavaju učiniti *vlastiti* uspjeh što većim, jedina strategija koja će opstati bit će ona koju, jednom razvijenu, ne može poboljšati ni jedna jedinka koja od nje odstupa, Zbog neke velike promjene u okolišu mogu nastati kratka razdoblja evolucijske nestabilnosti, pa čak i kolebanja u populaciji. Ali kad je neka ESS jednom postignuta, ona će se i održati: proces odabiranja će kažnjavati odstupanje od nje.

Za primjenu ove zamisli kod agresivnosti, razmotrimo jedan od najjednostavnijih prepostavljenih slučajeva Maynarda Smitha. Prepostavimo da, u nekoj populaciji određene vrste, postoje samo dvije borilačke strategije — strategija *jastreba* i strategija *goluba*. (Nazivi se odnose na ono što se podrazumijeva u običnom ljudskom govoru i nemaju nikakve veze s navikama ptica iz čijih su imena izvedeni: golubi su, u stvari, prilično agresivne ptice.) Svaka jedinka naše hipotetske populacije pripada ili golubima ili jastrebovima. Jastrebi se uvijek bore najžešće i najneobuzdanije i povlače se tek kad su ozbiljno ranjeni. Golubi samo prijete na dostojanstven i uobičajeni način, ali nikad nikog ne ranjavaju. Ako jastreb napadne goluba, ovaj brzo bježi i tako izbjegava povredu. No, napadne li jastreb jastreba, borba se nastavlja sve dok jedan od njih ne bude ozbiljno ranjen ili dok ne pogine. Kad se golub sretne s golubom, nitko neće biti povrijeđen; oni će se dugo šepuriti jedan pred drugim sve dok se jedan od njih ne umori ili mu ne dojadi pa se povuče. Prepostavimo također, zasad, da nema načina kojim bi neka jedinka mogla unaprijed saznati da li joj je protivnik jastreb ili golub. To će otkriti tek kad započne borbu s njim; ne postoji čak ni pamćenje na ranije borbe sa sličnim protivnicima, prema kojem bi se ta jedinka mogla ravnati.

Prepostavimo sada da borcima dodjeljujemo bodove, s tim što je broj bodova određen samovoljno. Recimo da za pobjedu dobivaju 50 bodova, 0 za poraz, —100 za ozbiljnu povredu i —10/a vrijeme izgubljeno u dugotraјnom natjecanju. Zamislimo da **NB** ti bodovi neposredno mogu zamijeniti u vrijednost opstanka gona. Jedinka koja je skupila mnogo bodova, koja ima visok prosječni "učinak", je jedinka koja za sobom ostavlja mnogo ge-

na u genskoj zalihi. Šire gledano, stvarne brojčane vrednosti nisu važne za analizu, ali nam pomažu pri razumijevanju problema.

Važno je pritom da nas *ne* zanima da li jastrebovi nastoje premlatiti golube kad se bore s njima. Odgovor na to već znamo: jastrebovi će uvijek pobjeđivati. Mi samo želimo saznati je li evolucijsko stabilna strategija — ona od jastreba ili ona od goluba. Ako je jedna od tih strategija ESS, a druga nije, onda moramo očekivati da će se ona prava i dalje razvijati. Teorijski je moguće postojanje dviju ESS. Ovo je moguće kad je, bez obzira na to koja je to strategija koju slučajno primjenjuje većina populacije — strategija jastreba ili strategija goluba — najbolja strategija svakog pojedinca da joj se prilagodi. U tom slučaju, populacija bi težila održanju bilo kojeg od dva svoja stabilna stanja u kojeg je slučajno prvo došpjela. Pa ipak, kao što ćemo odmah vidjeti, ni jedna od tih dviju strategija, ni strategija jastreba, niti strategija goluba, ne bi zapravo bila evolucijsko stabilna sama po sebi, pa stoga ni od jedne od njih ne treba očekivati razvoj. Kako bismo ovo dokazali, moramo izračunati prosječne učinke.

Pretpostavimo da imamo populaciju koja se sastoji samo od golubova. Kad god se oni bore, nitko ne biva ozlijeden. Natjecanja se sastoje od dugotrajnih ritualnih kretnji, možda netremičnog gledanja, koje se završava tek kad jedan od protivnika oduštane. Pobjednik tada dobiva 50 bodova za pobjedu u sporu, ali plaća kaznu od -10 bodova za vrijeme izgubljeno u dugom bušenju te tako, sve u svemu, zarađuje 40 bodova. I poraženi je kažnen s -10 bodova za gubljenje vremena. Prosječno se svaki pojedini golub može nadati pobjedi u polovici svih šepurenja, a u polovici će izgubiti. Stoga će njegov prosječni učinak po natjecanju iznositi polovicu od +40 i -10, što iznosi +15. Iz te računice proizlazi da svaki pojedini golub u populaciji golubova prolazi sasvim dobro.

No, pretpostavimo sada, u populaciji se pojavi jedan jastreb mutant. Pošto je on tu jedini jastreb, svaku bitku koju će započeti voditi će protiv nekog goluba. Jastrebovi uvijek pobjeđuju golubove, tako da on za svaku borbu dobiva +50 bodova, što je i njegov prosječni učinak. On ima golemu prednost nad golubovima čiji je prosjek svega +15. Ishod će biti brzo širenje gena jastreba po populaciji. Ali sad svaki jastreb više ne može računati

na to da će svaki protivnik kojeg sretne biti golub. Uzmimo krajnji primjer: ako su se geni jastreba raširili tako uspješno da sad čitavu populaciju čine samo jastrebovi, onda će se i sve borbe voditi samo između njih. Sad računica izgleda sasvim drukčije. Kad jastreb sretne jastreba, jedan od njih ostaje ozbiljno ranjen te dobiva -100 bodova, dok će pobjednik dobiti +50. Svaki jastreb u populaciji jastrebova može se nadati da će prosječno polovicu borbi dobiti, a polovicu izgubiti. Njegov očekivani prosječni učinak po borbi bit će, zato, između +50 i -100, što iznosi -25. A sad, razmotrimo slučaj da u populaciji jastrebova postoji jedan jedini golub. Naravno, on sve borbe gubi, ali s druge strane — nikada ne ostaje ranjen. Njegov prosječni učinak u populaciji jastrebova je 0, dok je prosječni učinak jastreba u populaciji jastrebova -25. Geni goluba će se zato početi širiti po populaciji.

Ovako ispričano, stječe se dojam da će u populaciji postojati neprestano kolebanje. Geni jastrebova brzo će steći prednost, a zatim, kao posljedica jastrebovske većine, prednost će preuzimati geni golubova i oni će se brojčano povećavati sve dok jednom ponovno ne počnu napredovati geni jastrebova i tako u krug. Pa ipak, kolebanja, poput ovog, ne mora biti. Postoji stabilni odnos jastrebova u odnosu na golubove. Po onom posebnom, dogovorenom sustavu bodovanja kojim se služimo, izračunanjem bi se ustvrdilo da je taj stabilan odnos  $5/12$  golubova prema  $7/12$  jastrebova. Kad se dostigne taj stabilni odnos, prosječni učinak jastrebova bit će točno isti prosječnom učinku golubova. Stoga prirodno odabiranje neće davati prednost ni jednima ni drugima. Ako broj jastrebova u populaciji poraste i odnos više nije  $7/12$ , golubovi će početi stjecati posebnu prednost i odnos će se vratiti u stabilno stanje. Kao što ćemo kasnije vidjeti kako je stabilni odnos spolova  $50 : 50$ , tako je i stabilni odnos jastrebova i golubova u tom pretpostavljenom primjeru  $7:5$ . U svakom slučaju, ako i postoji kolebanja oko točke stabilnosti, ona nisu prevelika.

Površno gledano, ovo pomalo podsjeća na skupno odabiranje, ali o tome, u stvari, nema ni govora. To podsjeća na skupno odabiranje samo zato jer nam omogućava razmišljanje o populaciji kao o nečemu što je u stabilnoj ravnoteži i u koju se, čim se ona poremeti, populacija teži vratiti. Ali ESS je mnogo profinjeniji pojam nego je to skupno odabiranje. Ona ne utječe na to da

su neke skupine uspješnije od drugih. To se sjajno može ilustri-  
rati korištenjem samovoljnog sustava bodovanja iz našeg pret-  
postavljenog primjera. Prosječni učinak neke jedinke u stabilnoj  
populaciji koja se sastoji od 7/12 jastrebova i 5/12 golubova je 6  
1/4. Ovo važi bez obzira na to je li jedinka jastreb ili golub. Me-  
đutim, 6 1/4 znatno je manje od prosječnog učinka goluba u po-  
pulaciji golubova (15). Samo kad bi *svi* pristali biti golubovi,  
svaka pojedina jedinka imala bi od toga koristi. Kod običnog  
skupnog odabiranja, svaka skupina u kojoj sve jedinke uzajamno  
pristaju biti golubovi bila bi mnogo uspješnija od protivničke  
skupine temeljene na odnosu ESS. (U stvari, skupina dogovore-  
na isključivim zajedništvom golubova nije baš najuspješnija mo-  
guća skupina. U skupini koja bi se sastojala od 1/6 jastrebova i  
5/6 golubova, prosječni učinak po natjecanju bio bi 16 2/3. To  
je najuspješnija mogući savez, ali za ono što nam sada treba mo-  
žemo ga zanemariti. Jednostavniji savez, koji bi se sastojao sa-  
mo od golubova i imala za svaku pojedinu jedinku prosječni uči-  
nak od 15 bodova, mnogo je bolja za svaku jedinku nego što bi  
to bila ESS.) Teorija skupnog odabiranja bi, stoga, predviđala  
težnju k razvoju svegolubljeg dogovora, jer bi *skupina* u kojoj je  
odnos jastrebova 7/12 bila manje uspješna. No, problem je s do-  
govorima, čak i s onima, koji su dugoročno gledano svima na ko-  
rist, da su vrlo podložni zloupорabi. Točno je da svi bolje prolaze  
u skupini u kojoj se nalaze samo golubovi nego u nekoj ESS sku-  
pini. Ali, nažalost, u dogovorima golubova jedan jastreb tako do-  
bro prolazi da evoluciju jastrebova ništa ne može zaustaviti. Ta-  
kav se savez, stoga, mora raspasti zbog unutarnje izdaje. ESS  
nije stabilna zato jer je dobra za jedinke koje u njoj sudjeluju, već  
jednostavno zato što je imuna na unutarnju izdaju.

Ljudima je omogućeno pristupati dogovorima ili savezima  
koji su u interesu svakog pojedinca, čak i ako ti dogovori ili sa-  
vezni nisu stabilni u smislu ESS. Ali to je moguće samo zato jer se  
svaki pojedinac koristi svojom *svjesnom* procjenom te je u stan-  
ju zaključiti je li u njegovom dugoročnom interesu pridržavati se  
pravila dogovora. Čak i ljudskim dogovorima stalno prijeti opa-  
snost raspada, jer od tog raspada neki pojedinci mogu, *kratko-  
ročno gledano*, imati toliko koristi da ne mogu odoljeti isku-  
šenju. Možda je najbolji primjer za to određivanje cijena. U du-  
goročnom je interesu svih pojedinih vlasnika benzinskih crpki

da se cijena benzina standardizira na nekoj umjetno utvrđenoj visokoj vrijednosti. Takvi karteli, temeljeni na svjesnoj procjeni najboljih dugoročnih interesa, mogu opstati prilično dugo. Pa ipak, stalno mnogi pojedinci padaju u iskušenje da sve to trenutno uniše spuštanjem svoje cijene. Susjedni trgovci će odmah krenuti njegovim putem i val sniženja cijena zahvatit će cijelu zemlju. Na nesreću po nas ostale, svjesna dalekovidnost vlasnika crpki ponovno nastupa i oni stvaraju novi ugovor o odredivanju cijena. I tako, čak i kod ljudi, dakle vrste obdarene darom svjesnog predviđanja, dogовори i savezi koji se temelje na najboljim dugoročnim interesima stalno se klimaju i zbog unutarnjih izdaja vise na rubu propasti. Kod divljih životinja, upravljanih borbenim genima, još je teže vidjeti način na koji bi se mogle razviti skupne koristi ili dogovorne strategije. Za očekivati je da ćemo svugdje nailaziti na evolucijsko stabilne strategije.

U našem zamišljenom primjeru jednostavno smo za svaku jedinku pretpostavili da je ili jastreb ili golub. Došli smo i do evolucijsko stabilnog odnosa jastrebova i golubova. To praktički znači da je u genskoj zalihi postignut stabilan odnos gena jastrebova prema genima golubova. U genetici je tehnički izraz za ovo stanje stabilni polimorfizam. Matematički gledano, točni ekvivalent ESS može se postići i bez polimorfizma i to na sljedeći način: ako je *svaka jedinka* u svakom pojedinačnom natjecanju sposobna ponašati se bilo kao jastreb, bilo kao golub, onda se može postići takva ESS u kojoj će za sve jedinke postojati podjednaka *vjerojatnost* da će se ponašati kao jastreb, što u našem spomenutom primjeru iznosi 7/12. To u biti znači da svaka jedinka ulazi u svako natjecanje potpuno slučajnim odabirom da li će se u toj prigodi ponašati ili kao jastreb ili kao golub; potpuno slučajnim odabirom, ali uz preteg od 7:5 u korist jastrebova. Vrlo je važno da su te odluke, premda naginju jastrebovima, slučajne u tom smislu da ni jedan protivnik ne može pogoditi kako će se njegov suparnik ponašati u tom natjecanju. Nije dobro, primjerice, glumiti jastreba sedam puta uzastopno pa zatim pet puta goluba i tako dalje. Kad bi neka jedinka usvojila takav jednostavan slijed ponašanja, njeni bi je protivnici brzo "procitali" i to iskoristili. Način stjecanja prednosti nad jedinkom koja je usvojila takvo ponašanje je vrlo jednostavan: protiv nje treba biti jastreb samo kad se zna da će ona biti golub.

Priča o golubu i jastrebu je, naravno, naivno pojednostavljenje. Ona je "model", nešto što se stvarno u prirodi ne događa, ali što nam pomaže razumjeti zbivanja onako kako se istinski odvijaju. Modeli mogu biti vrlo jednostavnii, poput našeg, ali ipak korisni za objašnjenje problema ili glavne zamisli. Jednostavnii se modeli mogu razraditi i postupno činiti sve složenijima. Bude li sve u redu, što složeniji budu, to će više sličiti stvarnom svijetu. Jedan od načina kojim možemo početi dograđivati naš model s golubovima i jastrebovima je i uvodenje novih strategija. Strategija jastreba i goluba nije jedina mogućnost. Složenija je strategija, koju uvode Maynard Smith i Price, strategija *osvete*.

Na početku svake borbe "osvetnik" se ponaša kao golub. To znači da ne kreće svom snagom u divlji napad poput jastreba, već započinje nadmetanje prijetnjama. Ako ga, međutim, protivnik napadne, on jednako vraća. Drugim riječima, osvetnik se ponaša kao jastreb tek kad ga napadne jastreb, a kao golub kad se sretne s golubom. Kad se sretne s nekim drugim osvetnikom, ponaša se kao golub. Osvetnik je *uvjetni strateg*. Njegovo ponašanje ovisi o ponašanju njegovog protivnika.

Drugi način ponašanja uvjetnog stratega je strategija *nasilnika*. Nasilnik kruži okolo i ponaša se kao jastreb sve dok mu netko ne vrati. Na taj odgovor on odmah pobegne. Slijedeći uvjetni strateg je *pokusni osvetnik*. On je u biti sličan osvetniku, ali s vremena na vrijeme pokušava nakratko pojačati borbu. Ukoliko njegov protivnik ne uzvraća, ponaša se poput jastreba. No, uzvrati li njegov protivnik, vraća se na uobičajene golublje prijetnje. Kad je napadnut, ponaša se kao obični osvetnik.

Ako svih ovdje spomenutih pet strategija stavimo u računalnu simulaciju i usporedimo ih, vidjet ćemo da je samo jedna, strategija osvete, evolucijsko stabilna.\* Strategija pokusnog osvetnika je gotovo stabilna, dok strategija goluba nije, jer bi populaciju golubova osvojili jastrebovi i nasilnici. Strategija jastreba nije stabilna, jer bi populaciju jastrebova osvojili golubovi i nasilnici. Strategija nasilnika nije stabilna, jer bi nju osvojili jastrebovi. U populaciji osvetnika ne bi nadvladala nijedna druga strategija, jer nema strategije s kojom bi se bolje prolazilo nego s njom. Pa ipak, u populaciji osvetnika golub prolazi jednako dobro. To znači da će, ako sve ostale stvari budu iste, broj golu-

bova polako rasti. No, ako se broj golubova znatno poveća, pokusni osvetnici (a usput i jastrebovi i nasilnici) počet će stjecati prednost, jer će protiv golubova bolje prolaziti nego osvetnici. Sama strategija pokusnog osvetnika, za razliku od strategije jastreba i nasilnika, gotovo je ESS, jer u populaciji pokusnog osvetnika samo još jedna strategija, strategija osvetnika, vodi k većem uspjehu, no neznatno većem. Zbog toga možemo očekivati prevladavanje mješavine osvetnika i pokusnih osvetnika — između njih će biti možda i malih kolebanja povezanih s kolebanjem veličine golublje manjine. I ponovno naglasimo, ne smijemo misliti na način polimorfizma u kojem svaka jedinka sprovodi samo jednu ili drugu strategiju. Svaka jedinka može usvojiti složeno izmješano ponašanje između strategija osvetnika, pokusnog osvetnika i goluba.

Ovaj teorijski zaključak nije daleko od onog što se stvarno dogada u ponašanju većine divljih životinja. Na neki način, objasnili smo onaj oblik životinjske agresivnosti za koji se može reći da je "u rukavicama". Naravno, pojedinosti ovise od točnog "bodovanja" koje se dodjeljuje za pobjedu, povredu, gubljenje vremena i tako dalje. Kod morskih slonova, nagrada za pobjedu može biti gotovo monopolizirano pravo na veliki harem ženki. Učinak se pobjede zbog toga mora ocjenjivati kao vrlo visok. Nikakvo čudo što su njihove borbe vrlo nemilosrdne, a vjerojatnost teškog ranjavanja visoka. Cijenu izgubljenog vremena treba smatrati malom u usporedbi s opasnošću od povrede i koristi od pobjede. Nasuprot tome, za neku ptičicu koja živi u hladnom podneblju, cijena izgubljenog vremena može biti vrlo velika. Kad odrasla sjenica hrani mlade ptice, ona mora uhvatiti prosječno ledan plijen svakih tridesetak sekundi. Svaka joj je sekunda dnevne svjetlosti dragocjena. U ponašanju te ptice čak i srazmjerno kratko vrijeme izgubljeno u borbi jastrebovskog tipa treba smatrati ozbilnjjom štetom nego opasnost od povrede. Za sada, na />lost, premalo znamo da bi mogli gubicima i dohicima različiti vrsta borbi u prirodi pripisati bilo kakve stvarne vrijednosti. Moramo paziti i ne donositi zaključke koji bi proizlazili samo iz **našeg** samovoljnog izbora vrijednosti. Najznačajniji opći zaključci su da evolucijsko stabilne strategije teže razvoju, da neka ESS nije isto što i optimum kojeg bi mogla postići neka zajednica dogовором, i da zdrav razum može zavesti.

Druga vrsta ratne igre koju je proučavao Maynard Smith je "rat iscrpljivanjem". On se javlja kod vrsta koje se nikad ne upuštaju u ozbiljnu borbu, možda kod vrsta s čvrstim oklopom ili kod kojih su povrede malo vjerojatne. Svi sporovi kod takve vrste rješavaju se uobičajenim šepirenjem. Natjecanje se uvijek završava povlačenjem jednog od suparnika. Sve što treba učiniti za pobjedu je čvrsto stajati na svome mjestu i strijeljati protivnika očima sve dok on konačno ne podvije rep. Jasno, nijedna životinja ne može provesti beskrajno dugo vremena prijeteći drugoj; na nekom drugom mjestu čekaju je važne stvari. Sredstvo oko kojeg se ona spori možda je vrijedno, ali ne i najdragocjenije. Ono vrijedi samo određenu količinu vremena i, kao na aukcijskoj prodaji, svaka je jedinka spremna zbog njega potrošiti samo toliko. Na toj aukciji između dva ponuđača, moneta je vrijeme.

Pretpostavimo da su sve takve jedinke unaprijed točno procijenile koliko vremena predmet spora, recimo ženka, vrijedi. Mutantna jedinka, koja je spremna zadržati se malo duže od ostalih, uvijek bi pobjedivala. Stoga je strategija utvrđene granice natjecanja nestabilna. Čak ako se vrijednost predmeta spora može potpuno točno procijeniti i ako sve jedinke daju za nju točno pravu protuvrijednost, strategija je nestabilna. Bilo koje dvije jedinke koje bi se natjecale po toj strategiji maksimuma odustale bi istog trenutka i spornu stvar ne bi osvojila nijedna! Stoga bi se svakoj jedinki više isplatilo odustati odmah u početku nego gubiti vrijeme u takvom natjecanju. Uostalom, važna razlika između rata iscrpljivanjem i istinske aukcijske prodaje je u tome što u ratu iscrpljivanjem *oba* ponuđača plaćaju cijenu, ali samo jedan dobiva robu. U populaciji ponuđača koji su unaprijed odredili maksimum strategija odustajanja na samome početku, bila bi dakle uspješna i raširila bi se po toj populaciji. Ovo bi imalo za posljedicu stjecanje određenog dobitka za jedinke koje nisu odmah odustale, već su prije toga počekale nekoliko trenutaka. Ta bi strategija postala isplativom kad se primjenjuje protiv onih koji se odmah povlače, a koji sad prevladavaju u populaciji. Selekcija bi međutim, tada davala prednost strategiji postepenog produžavanja vremena odustajanja, sve dok se ono još jednom ne bi približilo maksimumu koji dopušta objektivna korisnost predmeta spora o kojem je riječ.

I ponovno smo, povedeni riječima, počeli zamišljati određeno kolebanje u populaciji. I ponovno nam matematička analiza pokazuje da to nije nužno. Postoji jedna evolucijsko stabilna strategija koja se može izraziti matematičkom formulom, a iskazana riječima svodi se na slijedeće: svaka jedinka ide dalje *nepredvidivo* dugo vremena. Odnosno, nepredvidivo dugo u svakoj određenoj prigodi, ali u prosjeku ono odgovara istinskoj vrijednosti predmeta spora. Pretpostavimo da predmet spora stvarno vrijedi pet minuta natjecanja. Po ESS, svaka jedinka mogla bi se natjecati duže od pet minuta, kraće od toga, ili možda točno pet minuta. Važno je da njen protivnik nema načina sazнати koliko je vremena ona spremna ustrajati u toj određenoj situaciji.

Očigledno je u ratu iscrpljivanjem svakoj jedinki od životne važnosti ne odati nikakvim nagovještajem namjeru svog odustajanja. Svatko tko bi, ma i najmanjim trzajem brka, odao razmišljanje o bacanju koplja u trnje, bio bi odmah gubitnik. Ako bi, recimo, to trzanje brka bilo pouzdani znak za povlačenje tijekom jedne minute, onda bi vrlo jednostavna pobjednička strategija bila ova: "Ako je tvoj protivnik trznuo brkom, pričekaj još minutu bez obzira kakve si planove prije toga imao. Ako tvoj protivnik još nije trznuo brkom, a tebi je ostala još samo minuta do trenutka kada si htio odustati, odustani odmah i nemoj više trošiti vrijeme. Nikada ne trzaj svojim brkovima." Tako bi prirodno odabiranje brzo kažnjavalо trzanje brkovima kao i svako slično odavanje budućeg ponašanja. Razvilo bi se pokeraško lice.

Zašto pokeraško lice, a ne okorjele laži? Još jednom, zato što laganje nije stabilno. Pretpostavimo slučaj da se većina jedinki šepiri tek kad se zbilja namjerava vrlo dugo zadržati u ratu iscrpljivanjem. Očigledno je da bi se u tom slučaju razvila protuigra: kada im se protivnik počne šepiriti, jedinke bi odmah odustajale. Ali bi se tada mogli početi razvijati lažljivci. Jedinke koje zapravo i nemaju namjeru dugo se zadržati u natjecanju, rogušile bi se u svakoj prigodi i ubirale plodove lake i brze pobjede. Tako bi se geni lažljivca širili. Kad bi lažljivci prerasli u većinu, odabiranje bi prednost davalо jedinkama koje bi prozreli! njihovu prevaru. Broj lažljivaca bi stoga ponovno opao. U ratu iscrpljivanjem laganje nije evoluciono stabilnije od govorenja istine. Pokeraško lice je evolucijsko stabilno. Predaja, kad do nje konačno dođe, iznenadna je i nepredvidiva.

Do sada smo razmatrali samo ono što Maynard Smith naziva "simetričnim" natjecanjima. To pretpostavlja da se suparnici ne razlikuju ni po čemu osim po borbenoj strategiji. Za jastrove i golubove smo pretpostavljali da su podjednako jaki, podjednako opremljeni oružjem i oklopom te da pobjedom mogu ostvariti podjednaku dobit. Govoreći o modelu uobičajeno je praviti takve pretpostavke, no one nisu baš realne. Parker i Maynard Smith su nastavili istraživanja i razmotrili asimetrična natjecanja. Razlikuju li se jedinke, recimo po veličini i borbenoj sposobnosti, i svaka je jedinka sposobna procjeniti veličinu suparnika naspram sebe, utječe li to na pojavu određene ESS? Najsigurnije da.

Cini se da postoje tri glavne vrste asimetrije. Prvu smo upravo opisali: jedinke se mogu razlikovati po veličini ili opremljenosti za borbu. Drugo, jedinke se mogu razlikovati po kvaliteti dobitka ostvarenog pobjedom. Primjerice, neki stari mužjak koji ionako neće još dugo živjeti, manje će izgubiti bude li ozlijeden nego mladi mužjak koji tek treba započeti svoj rasplodni život.

Kao treće, neobično je što iz ove teorije proizlazi da sasvim samovoljna i naizgled nevažna asimetrija može pobuditi nastanak neke evolucijsko stabilne strategije koja se može upotrijebiti za brzo sređivanje sporova. Na primer, često se događa da jedan od suparnika stigne na mesto natjecanja prije svog protivnika. Nazovimo protivnike, prema tome, "stanar" i "nezvani gost". Prije daljnog razmatranja, pretpostavimo da od toga što je neka jedinka stanar ili nezvani gost, nema neke velike prednosti. Kao što ćemo vidjeti, postoje praktični razlozi zbog kojih ta pretpostavka i ne mora biti točna, no to nije odlučujuće. Bitno je to da čak i kad ne bi bilo nikakvih važnih razloga za pretpostavku prednosti stanara nad nezvanim gostima, vjerojatno bi se ipak razvila asimetrična ESS. To se jednostavno može uporediti s ljudima koji neki spor brzo i bez odgovlačenja rješavaju bacajući novčić.

Uvjetna strategija: "Ako si stanar, napadaj; ako si nezvani gost, povuci se" mogla bi biti jedna od ESS. S obzirom da je za asimetriju pretpostavka samovoljnost, suprotna strategija: "Ako si stanar, povuci se; ako si nezvani gost, napadaj", također bi mogla biti stabilna. Koja će od tih dviju evolucijsko stabilnih strategija biti prihvaćena u određenoj populaciji zavisit će od

slučaja koja je prva od njih stigla do većine populacije. Kad većina pripadnika populacije jednom primjenjuje jednu od tih dviju uvjetnih strategija, svi koji odstupaju od nje postaju gubitnici. Zbog toga, po definiciji, to i je ESS.

Prepostavimo primjerice da sve jedinke primjenjuju strategiju "stanar pobjeđuje, nezvani gost bježi". To znači da će one polovicu nadmetanja dobiti, a drugu polovicu izgubiti. One nikad neće biti ozlijedene i neće gubiti vrijeme, jer će se svi nesporazumi odmah rješavati samovoljnim dogovorom. No zamislimo sada da se pojавio neki mutant-pobunjenik. Prepostavimo da taj mutant primjenjuje čistu jastrebovsку strategiju, uvijek pobjeđuje i nikad se ne povlači. On će lako pobjeđivati kad mu je protivnik nezvani gost. No, u borbi s protivnikom stanarom izložit će se velikoj opasnosti od ranjavanja. U prosjeku će on, dakle, imati manji učinak od jedinki koje se drže samovoljnih pravila evolucijsko stabilne strategije. Pobunjenik koji pokuša nametnuti konvenciju "stanar bježi, nezvani gost napada" još će lošije proći. Ne samo što će često biti ranjavan, već će u borbi vrlo rijetko pobjeđivati. Prepostavimo, ipak, da su jedinke koje se drže te suprotne konvencije uspjele nekim slučajem prerasti u većinu. Time bi njihova strategija postala stabilna norma, a odstupanja od nje bi se kažnjavala. Razumljivo, ako bismo neku populaciju promatrali tijekom više generacija, vidjeli bismo niz povremenih prijelaza iz jednog stabilnog stanja u drugo.

Međutim, u realnom životu takva stvarna samovoljna asimetrija vjerojatno ne postoji. Stanari će najvjerojatnije uvijek imati prednost pred nezvanim gostima. Oni će uvijek bolje poznavati lokalni teren. Nezvani gost će, kad jednom uđe u prostor bitke, najvjerojatnije još biti zadihan, dok je stanar odmoran jer je tamo već bio cijelo vrijeme. Postoji i jedan apstraktniji razlog zbog kojeg je od ta dva stabilna stanja u prirodi vjerojatnije ono po kojem "stanar pobjeđuje, a nezvani gost se povlači": suprotna strategija "nezvani gost pobjeđuje, a stanar se povlači" u sebi sadrži sklonost samouništenju — a to je ono što bi Maynard Smith nazvao paradoksalnom strategijom. U svakoj populaciji koja se temelji na toj paradoksalnoj ESS, jedinke bi uvijek nastojale nikada ne živjeti kao stanari: prilikom svakog susreta pokušavale bi biti nezvani gosti. To bi moglo postići samo neprestanim, a inače besmislenim seljakanjem! Zanemare li se čak

gubici u vremenu i energiji koji se pritom troše, ovaj evolucijski trend bi, sam po себи, težio ukidanju kategorije "stanara". U populaciji koja bi se držala drugog stabilnog stanja — "stanari pobjeđuju, a nezvani gosti se povlače" — prirodno bi odabiranje davalо prednost jedinkama sklonim nastanjivanju. Za svaku jedinku то bi značilo zadržavanje na određenom dijelu zemljišta, što rijeđe napuštanje tog zemljišta i spremnost na njegovu "obranu". Kao što se to danas već dobro zna, u prirodi je takvo ponašanje vrlo često i naziva se "obrana teritorija".

Meni najpoznatiji prikaz ovog oblika asimetrije u ponašanju potjeće od velikog etologa Nikoa Tinbergena, iz jednog njegovog pokusa koji se odlikovao genijalnom jednostavnošćу. Tinbergen je imao akvarij s dva mužjaka grgeča. Oba mužjaka sa gradila su si gnijezdo, svaki na suprotnoj strani akvarija, i svaki je branio "teritorij" oko njega. Tinbergen je oba mužjaka, svakog posebno, stavio u staklene cijevi koje je zatim postavio jednu uz drugu. Promatrao je mužjake kako pokušavaju kroz staklo zapodjenuti bitku. Tu je sad došao do zanimljivog otkrićа. Kad je cijevi postavio u blizinu gnijezda mužjaka A, ovaj je zauzeo napadački položaj, dok se mužjak B pokušao povući. No, kad je obje cijevi stavio na teritorij mužjaka B, uloge su se izmjenile. Jednostavnim pomicanjem cijevi s jednog kraja akvarija na drugi, Tinbergen je mogao upravljati koji će mužjak napadati, a koji će se povlačiti. Oba mužjaka očigledno su primjenjivala osnovnu uvjetnu strategiju: "Ako si stanar napadaj; ako si nezvani gost — povlači se."

Biolozi se često pitaju koje su biološke "prednosti" teritorijalnog ponašanja. Ponuđeni su mnogobrojni prijedlozi, od kojih ćemo kasnije neke i spomenuti. Ali sad možemo zapaziti da je i samo pitanje možda suvišno. "Obrana teritorija" bi jednostavno mogla biti ESS koja se pojavila zbog asimetrije u vremenu dolaska, asimetrije koja obično odlikuje odnos između dviju jedinki koje se nađu na istom komadu zemljišta.

Najvažnija vrsta nesamovoljne asimetrije vjerojatno je asimetrija u veličini i općoj borbenoj sposobnosti. Krupnoća ne mora uvijek biti najvažnija odlika potrebna za pobjedu u nekoj borbi, ali vjerojatno spada u takve. Ako između dva borca uvijek pobjeđuje veći te ako svaka jedinka sigurno zna odrediti je li veća ili manja od svog protivnika, onda samo jedna strategija ima

smisla: "Ako je tvoj protivnik veći od tebe, bježi. Započni svađu samo s onima koji su manji od tebe". Sve je složenije ako je veličina manje značajna. Kad veličina daje samo malu prednost, strategija koju sam malo prije spomenuo i dalje je stabilna. No, postoji li ozbiljna opasnost od povrede, mogla bi postojati i druga, "paradoksalna strategija". Ona glasi: "Započni svađu s krupnijima od sebe, ali bježi od onih sitnjih!" Očigledno, ovo izgleda paradoksalno. To je protivno zdravom razumu. Razlog zbog kojeg ovakva strategija može biti stabilna je slijedeći: u populaciji koja se sastoji isključivo od stratega koji primjenjuju paradoksalnu strategiju, nitko nikada nije ozlijeden. Jer, u svakom natjecanju jedan od učesnika, krupniji, uvijek bježi. Mutant prosječne veličine, koji koristi "pametnu" strategiju okomljujući se na manje protivnike, upušta se u ozbiljne bitke s polovicom svih onih koje sreće. Ako sretne nekog sitnjeg od sebe, on napada; sitniji pojedinac bijesno odgovara zato što koristi paradoksalnu strategiju; premda će pametni strateg vjerovatnije pobijediti nego što će to paradoksalni strateg, on se ipak izlaže velikoj opasnosti gubitka bitke ili ozbiljne povrede. Kako većina populacije primjenjuje paradoksalnu strategiju, pametni strateg će mnogo vjerovatnije biti ranjen nego što će to biti koji paradoksalni strateg.

Čak i ako je paradoksalna strategija možda stabilna, ona je vjerovatno samo od akademskog interesa. Paradoksalni borci imat će veći prosječni učinak tek kad brojčano znatno nadmaše pametne borce. Teško je i zamisliti kako bi ovakva situacija uopće ikad mogla nastati. Čak kad bi i mogla, malim pomakom odnosa pametnih i paradoksalnih u populaciji u korist pametnih dostigla bi se "zona privlačnosti" one druge ESS, "pametne". Zona privlačnosti je ona točka odnosa u populaciji na kojoj neki, u ovom slučaju pametni stratezi, imaju prednost: kad populacija jednom dostigne tu zonu, ona će neminovno prijeći na stranu stabilne točke pametne strategije. Uzbudljivo bi bilo pronaći neki primjer paradoksalne ESS u prirodi, ali sumnjam da bismo to stvarno uspjeli. (Ovo sam prerano rekao. Tek što sam napisao posljednju rečenicu, profesor Maynard Smith upozorio me je na slijedeći opis ponašanja meksičkog društvenog pauka *Oecobius civitas*, što ga je dao J. W. Burgess: "Bude li pauk uznemiren i istjeran iz svog skloništa, skače preko stijenja i ne nađe li slobodnu pukotinu za skrivanje, možda će potražiti spas u sklo-

ništu drugog pauka iste vrste. Ukoliko je taj drugi pauk kod kuće, on ne napada uljeza već hita napolje i sam traži novo sklonište. Tako nakon uznemirenja prvog pauka, nekoliko sekundi može potrajati uzastopna selidba paukova iz jedne paučine u drugu, što često dovodi do toga da većina paukova iz te skupine napušta svoje domaće sklonište da bi prešla u tuđe" (Društveni paukovi, *Scientific American*, ožujak 1976.). To je paradoksalno u smislu o kojem smo govorili na strani 97.\*

A što ako jedinke donekle pamte ishode prošlih borbi? To ovisi o pamćenju — je li specifično ili opće. Šturci na opći način pamte ono što im se dogodilo u minulim borbama. Šturak koji je nedavno pobjedio u velikom broju borbi postaje ponašanjem sve sličniji jastrebu, a šturak koji je nedavno izgubio u borbi sličniji je golubu. Ovo je divno objasnilo R. D. Alexander. On je živog šturka pobjedivao umjetnim. Poslije ovakvog postupka, ti stvarni šturci postali su skloniji gubitku borbe protiv drugih stvarnih šturača. Svakog šturka možemo sada zamisliti kao da neprestano obnavlja procjenu vlastite borbene sposobnosti u odnosu na borbenu sposobnost prosječne jedinke njegove populacije. Ako životinje, koje poput šturača pamte minule borbe na opći način, držimo zajedno zatvorene određeno vrijeme, među njima će se vjerojatno razviti neka vrsta hijerarhije dominacije. Promatrač će ih moći svrstati po rangu. Jedinke niže po rangu ustupat će pred jedinkama višima po rangu. Nije potrebno pretpostavljati da jedinke prepoznaju jedna drugu. Sve što se dogada je to da će jedinke navikle na pobjedivanje još vjerojatnije i dalje pobjeđivati, dok će jedinke navikle na gubljenje još vjerojatnije i dalje gubiti. Čak i ako su sasvim slučajno jedinke počele dobivati ili gubiti bitke, one će težiti nekakvom svrstavanju po određenom redoslijedu. Uzgredna je posljedica ovog što će broj ozbiljnih borbi u skupini postupno opadati.

Moram se koristiti izrazom "vrsta hijerarhije nadmoći", jer mnogi izraz hijerarhija nadmoći rezerviraju za one slučajevе u kojima je obuhvaćeno i prepoznavanje jedinki. U tim slučajevima, pamćenje prošlih borbi više je specifično negoli opće. Šturci ne prepoznaju jedni druge kao određene jedinke, ali kokoši i majmuni prepoznaju. Kod majmuna će vjerojatno onaj koji je drugog već prije pobijedio i ubuduće pobjeđivati istog. Za gubitnika je prema jedinki koja ga je pobijedila najbolja strategija

golublje ponašanje. Ako se više kokoši, koje se nikad ranije nisu srele, nađu jedne protiv drugih, odmah će započeti velika tučnjava. Poslije nekog vremena borba će se stišati. No, ne iz istog razloga kao kod šturaka. U slučaju kokoši, ona će se stišati jer će svaka jedinka "spoznati svoje mjesto" u odnosu prema drugim jedinkama. A to je dobro i za skupinu kao cjelinu. Zapaženo je, naime, da stabilna kokošja jata, u kojima su ogorčene borbe vrlo rijetke, proizvode daleko više jaja nego kokošja jata čiji se sastav neprestano mijenja i u kojima su, kao posljedica toga, i bitke češće. Biolozi često govore o biološkoj prednosti ili "funkciji" hijerarhije nadmoći koja umanjuje otvorenu agresivnost u skupini. Međutim, to je pogrešna pretpostavka. Za hijerarhiju dominacije *per se* ne može se reći da ima "funkciju" u evolucijskom smislu, jer to je svojstvo skupine, a ne jedinke. Za pojedinačne se obrasce ponašanja koji se izražavaju u obliku hijerarhije dominacije kad se promatraju na razini skupine, može reći da imaju funkcije. Međutim, još je bolje potpuno odustati od riječi "funkcija" i sve to promatrati kao evolucijsko stabilne strategije u asimetričnim natjecanjima u kojima postoji prepoznavanje jedinke i pamćenje.

Dosad smo govorili samo o natjecanjima između pripadnika iste vrste. A što je sa sporovima između vrsta? Kao što smo ranije vidjeli, pripadnici različitih vrsta neposredno su manji konkurenți nego pripadnici iste vrste. Iz tog bi razloga morali očekivati između njih znatno manje sporova, što se u prirodi i potvrđuje. Na primjer, crvendaći brane svoj teritorij od ostalih crvendaća, no ne i od velikih ševa. Možemo nacrtati kartu teritorija pojedinih crvendaća u šumi, a preko nje i kartu teritorija pojedinih velikih ševa. Teritoriji tih dviju vrsta se preklapaju i potpuno miješaju. Kao da se nalaze i na raznim planetima.

No postoje drugi putovi na kojima se interesi jedinki različitih vrsta vrlo oštro sukobljavaju. Lav, recimo, želi pojesti tijelo antilope, no antilopa ima za svoje tijelo potpuno druge planove. Na ovo se obično ne gleda kao na sporenje oko dobitka, no logički je za to teško naći opravdanje. Sporni dobitak je meso. Geni lava "žele" to meso kao hranu svome stroju za preživljavanje. No, geni antilope žele to meso kao pogonske mišiće i organe vlastitog stroja za preživljavanje. Ta dva načina iskorištavanja istog mesa uzajamno su nesuglasna i nastaje sukob interesa.

I pripadnici iste vrste su od mesa. Zašto je kanibalizam relativno rijedak? Kao što smo vidjeli u slučaju crnoglavih galebova, odrasli katkad zaista pojedu mlado vlastite vrste. Pa ipak, odrasli se mesožderi nikad ne viđaju kako love ostale odrasle pripadnike vlastite vrste da bi ih pojeli. Zašto? Još smo uvijek toliko naviknuti razmišljati u smislu gledišta evolucije koje govori o "dobru vrste" da često zaboravljamo postaviti razumna pitanja poput ovog: "Zašto lavovi ne love druge lavove?" Drugo dobro pitanje tog tipa koja rijetko postavljamo je: "Zašto antilope bježe od lavova umjesto da im uzvrate?"

Razlog zbog kojeg lavovi ne love lavove je jednostavan: to za njih ne bi bila ESS. Kanibalska strategija bila bi nestabilna iz istog razloga kao i strategija jastrebova u ranijem primjeru. Postoji prevelika opasnost od osvete. To sigurno ne vrijedi i za borbe između pripadnika različitih vrsta, te zato toliko mnogo životinja, koje su plijen drugima, bježi umjesto da se suprostavljaju napadaču. Izvor toga je vjerojatno činjenica da u interakciji dviju životinja različitih vrsta postoji ugradena asimetrija veća od asimetrije između pripadnika iste vrste. Kad god u nekom natjecanju postoji velika asimetrija, evolucijsko stabilne strategije će vjerojatno biti uvjetne strategije ovisne od te asimetrije. U natjecanjima pripadnika različitih vrsta najvjerojatnije će se razviti strategije poput one "ako si manji, bježi; ako si veći, napadni", jer je mogućih asimetrija vrlo mnogo. Lavovi i antilope dostigli su određenu stabilnost evolucijskim razilaženjem, koje je sve više naglašavalo početnu asimetriju natjecanja. Jedni su postali osobito spretni lovci, a drugi vješti u bježanju. Antilopa-mutant koja bi protiv lavova usvojila strategiju "ostani i bori se", bila bi manje uspješna od suparničkih antilopa koje bi se izgubile iz lavljeg vidokruga.

Čini mi se da bi smo zamisao o evolucijsko stabilnoj strategiji trebali smatrati jednim od najvažnijih koraka u napretku teorije evolucije još od Darwina.\* Može se primijeniti gdje god postoji sukob interesa, a to znači gotovo svugdje. Proučavatelji životinjskog ponašanja običavaju govoriti o nečemu što nazivaju "društvena organizacija". Društvena organizacija neke vrste prečesto se promatra kao nezavisna cjelina s vlastitom biološkom "prednošću". Primjer koji sam spomenuo je iz "hijerarhije dominacije". Vjerujem da je moguće u pozadini velikog broja tvrdnji

koje biolozi iznose o društvenoj organizaciji raspoznati skrivene prepostavke zagovornika skupnog odabiranja. Pojam ESS Maynarda Smitha omogućit će nam, po prvi put, da jasno uvidimo kako skup neovisnih sebičnih bića može sličiti organiziranoj cjelini. Vjerujem da ovo neće vrijediti samo za društvene organizacije unutar vrsta, već i za "ekosustave" i "zajednice" koje se stave od mnogih vrsta. Gledano dugoročno, nadam se da će pojam evolucijsko stabilne strategije dovesti do revolucije u ekologiji.

Taj pojam možemo primijeniti i na pitanje ispušteno iz trećeg poglavlja, a koje proizlazi iz one analogije s veslačima u čamcu (koji predstavljaju gene u tijelu) kojima je neophodan dobar timski duh. Geni su izabrani ne kao izdvojeni "dobri geni" već kao dobri prema projektu gena u zalihi. Dobar gen mora biti usuglašen i dopunjavati se s ostalim genima s kojima sudjeluje u građi tijela. Gen za zube pogodne za žvakanje biljaka dobar je gen u genskoj zalihi neke biljožderske vrste, ali je loš u genskoj zalihi mesoždera.

Zamislimo usuglašenu kombinaciju gena složenu zajedno *kao cjelinu*. U primjeru mimikrije leptira iz trećeg poglavlja, izgleda da se to upravo i dogodilo. No snaga pojma ESS je u tome, što nam sad omogućuje da uvidimo kako se ista vrsta ishoda može postići i odabiranjem isključivo na razini nezavisnih gena. Geni ne moraju biti vezani uz isti kromosom.

Analogija s veslanjem u stvari nije dovoljna za objašnjenje ove zamisli. Bit će mo joj bliži ako pretpostavimo da je za stvarnu uspješnost ekipe u čamcu važna njihova koordinacija aktivnosti putem govora. No, pretpostavimo dalje da, u toj skupini veslača iz koje trener može izabrati momčad, neki govore samo engleski, a drugi samo njemački. Englezi nisu ništa bolji ili lošiji veslači od Nijemaca. No, zbog važnosti komuniciranja, manja će biti vjerojatnost pobjeda miješane, nego čisto engleske ili čisto njemačke posade.

Trener to ne shvaća. Sve što čini je zamjena nekih članova posade drugima, odaje priznanje pojedincima koji su veslali u pobjedničkim ekipama, a negativnim bodovima označava pojedince u ekipama koje su izgubile. No, ako se dogodilo da u skupini iz koje on može birati veslače slučajno prevladavaju Englezzi, onda slijedi da će svaki Nijemac koji dospije u čamac vjerojatno prouzročiti gubitak utrke, jer će se komuniciranje preki-

nuti. I obrnuto, ako u toj skupini budu prevladavali Nijemci, onda će prisustvo svakog Engleza vjerojatno prouzročiti zaostajanje čamca u kojem se on bude našao. Na kraju će se pokazati kao najbolja posada, uvezši općenito, bilo koja od te dvije jezički homogene — čisto engleska ili čisto njemačka — ali ne i mješovita. Površno gledano, izgleda kao da trener bira čitave jezički čiste skupine *kao jedinice*. Ali on to ne čini. On bira pojedine veslače zbog njihove prividne sposobnosti pobjeđivanja na regatama. No, ispada da sposobnost nekog pojedinca za pobjedu ovisi o drugim pojedincima prisutnim u istoj skupini kandidata. Manjinski su kandidati automatski kažnjeni, ali ne zbog toga što su loši veslači, već jednostavno zato što su manjinski kandidati. Slično tome, činjenica da se geni odabiraju zbog svoje uzajamne suglasnosti ne znači neminovno da o skupinama gena *moramo* misliti kao o jedinicama, kao što je to bio slučaj s leptirima. Odabiranje na niskoj razini jednog jednog gena može stvoriti utisak odabiranja na nekoj višoj razini.

U ovom primjeru, odabiranje daje prednost jednostavnoj podudarnosti. Sto je još zanimljivije, geni mogu biti odabrani i zato što se uzajamno dopunjavaju. Držeći se naše analogije, pretpostavimo da bi se idealno uravnotežena posada sastojala od četiri dešnjaka i četiri ljevaka. Prepostavimo i to da trener, nesvjestan te činjenice, slijepo odabire veslače po "zasluzi". Međutim, dogodi li se da u skupini kandidata slučajno prevladavaju dešnjaci, svaki pojedini ljevak bit će u prednosti: veliki su izgledi da će svaki čamac u kojem će on veslati pobjediti te će izgledati da je on dobar veslač. I obratno, ako u skupini prevladavaju ljevaci, onda će dešnjak imati prednost. To je slično slučaju jastreba koji dobro prolazi u populaciji golubova, ili goluba koji dobro prolazi u populaciji jastrebova. Razlika je u tome što smo tamo govorili o interakcijama između pojedinačnih tijela — sebičnih strojeva — dok ovdje, putem analogije, govorimo o interakcijama između gena unutar tijela.

Trenerovo slijepo biranje "dobrih" veslača na kraju će dovesti do idealne posade koja će se sastojati od četiri ljevaka i četiri dešnjaka. Izgledat će kao da ih je on sve zajedno odabrao kao potpunu, uravnoteženu jedinicu. Čini mi se da bi bilo opravданje misliti kako on bira veslače na nižoj razini, na razini nezavisnih kandidata. Evolucijsko stabilno stanje ("strategija" je u

ovom kontekstu pogrešna riječ) od četiri ljevaka i četiri dešnjaka jednostavno će se pojaviti kao posljedica odabiranja na niskoj razini, temeljem prividnih zasluga.

Genska zaliha je dugoročna okolina gena. "Dobri" su geni odabirani na slijepo i kao takvi opstaju u genskoj zalihi. Ovo nije teorija; to čak nije ni zapažena činjenica: to je tautologija. Zanimljivo je pitanje što to neki gen čini dobrim. Kao prvi, najpričasniji, odgovor rekao sam da neke gene čini dobrim njihova sposobnost izgradnje uspješnih strojeva za preživljavanje — tijela. Tu tvrdnju sad moramo nadopuniti. Zaliha gena će postati *evolucijsko stabilni skup gena*, definiran kao zaliha gena u koju ne može upasti ni jedan novi gen. Mnogi novi geni koji se pojavljuju, bilo putem mutacije ili preraspoređivanja, ili naseljenjem, brzo su kažnjeni prirodnim odabiranjem: evolucijsko stabilni skup je ponovno uspostavljen. Poneki novi gen povremeno i uspije prodrijeti u skup: on se uspijeva raširiti po genskoj zalihi. Tad nastupa prijelazno razdoblje nestabilnosti koje se završava nastajanjem novog evolucijsko stabilnog skupa — prošao je dječak evolucije. Slično strategijama napadača, neka populacija može imati i više od jedne alternativne stabilne točke te povremeno može skakutati od jedne do druge. Progresivna evolucija možda i nije baš postojani uspon već je to niz isprekidanih koraka od jedne stabilne razine do druge. Može izgledati da se populacija kao cjelina ponaša poput jedne jedine samoregulirajuće jedinice. Ali do ove iluzije dolazi kad se odabiranje odvija na razini jednog jedinog gena. Geni se odabiru prema "zasluzi". Ali zasluga se procjenjuje prema uspješnosti gena u odnosu na pozadinu koju tvori evolucijsko stabilni skup, aktualna genska zaliha.

Time što se usredotočio na agresivne interakcije cijelih jedinki, Maynard Smith je uspio prilično razjasniti stvari. Stabilni omjer jastrebova i golubljeg tijela lako je zamisliti, jer su tijela velika i možemo ih vidjeti. Ali takve interakcije, kao što su interakcije gena koji počivaju u različitim tijelima samo su vrh ledenog brijege. Golema većina značajnih interakcija gena u nekom evolucijsko stabilnom skupu — genskoj zalihi — događa se unutar pojedinih tijela. Te je interakcije teško zapaziti jer se zbivaju u unutrašnjosti stanica, a naročito unutar stanica embrija u razvoju. Dobro izgrađena tijela i postoje zato što su proizvod nekog evolucijsko stabilnog skupa sebičnih gena.

No moram se vratiti na razinu interakcija između cijelih životinja, što i je glavno zanimanje ove knjige. Za razumijevanje agresije pojedine je životinje najbolje promatrati kao nezavisne sebične strojeve. Taj se model ruši kad su jedinke o kojima je riječ bliski rođaci — braća i sestre, bratići i sestrične, roditelji i dječa — jer je rođacima najveći dio gena zajednički. Svaki sebični gen, zato, svoju lojalnost dijeli između različitih tijela. To ćemo objasniti u sljedećem poglavljju.

# 6

## GENSTVO

**S**TO JE TO SEBIČNI gen? To nije samo fizički djelić DNK. Kao i u prajuhi, to su *sve replike* pojedinih djelića DNK rasprostranjene diljem svijeta. Uzmemli si slobodu razmišljanja o genima kao nekim svjesnim činiteljima, tješeći se kako je, poželimo li to, ovaj površni način razmišljanja uvijek moguće prevesti u poštovanja dostojarne izraze, možemo postaviti pitanje: što pojedini sebični gen pokušava postići? On nastoji postati mnogobrojniji u genskoj zalihi. U biti on to čini pomažući programiranje onih tijela u kojima će preživjeti i razmnožiti se. No, nglasimo, to "on" je jedno rasprostranjeno djelovanje koje istovremeno postoji u mnogim, različitim jedinkama. Ključna je točka ovog poglavљa spremnost gena na pomoći onim *replikama* samoga sebe koji se nalaze u drugim tijelima. Ako je to točno, ukazivalo bi na pojedinačni altruizam no i to bi proizašlo iz sebičnosti gena.

Razmotrimo slučaj gena odgovornog za albinizam kod ljudi. U stvari, postoji više gena koji dovode do albinizma, no ovdje ćemo govoriti samo o jednom od njih. On je recessivan, znači da bi neka osoba postala albino, gen mora biti prisutan u dvostruko količini. To je slučaj koji se pojavljuje otprilike jednom na 20.000 ljudi. Ali taj isti gen u jednostrukoj dozi postoji otprilike u jednom od sedamdeset ljudi, no ti pojedinci nisu albini. Budući da je rasprostranjen kod mnogih pojedinaca, taj bi gen za albinizam mogao, teorijski uzevši, pridonijeti vlastitom opstanku u genskoj zalihi tako da programira tijela u kojima se nalazi na altruističko ponašanje prema tijelima drugih albina, jer je poznato da i ta tijela imaju isti taj gen. Gen odgovoran za albini-

zam bi trebao biti "sretan" kad neka tijela u kojima on prebiva umru, ako na taj način pomažu drugim tijelima s istim genom da prežive. Ako taj gen može postići spašavanje desetak tijela drugih albina smrću jednog od njegovog tijela, onda će čak i smrt tog altruista biti bogato nagrađena povećanim brojem gena za albinizam u genskoj zalihi.

Treba li, dakle, od albina očekivati naročitu međusobnu ljubaznost? Stvarni je odgovor vjerojatno: ne. Da bismo to uvidjeli, privremeno moramo napustiti metaforu o genu kao svjesnom činitelju, jer u ovom kontekstu ona nas udaljuje na pogrešnu stranu. Moramo je prevesti u poštovanja dostojarne, premda nešto opširnije izraze. Geni za albinizam u stvarnosti "ne žele" opstati i u tome pomoći drugim genima za albinizam. Ali, ako je jedan gen za albinizam slučajno doveo do altruističkog ponašanja njegova tijela prema tijelima ostalih albina, onda bi on automatski težio postati mnogobrojniji u genskoj zalihi. Ali, da bi se to dogodilo, taj bi gen morao na tijela djelovati na dva neovisna načina. Morao bi prenositi ne samo svoj osnovni učinak — stvaranje vrlo blijede kože — već bi morao još i prenositi težnju ka selektivnom altruizmu prema jedinkama izrazito blijede kože. Takav gen dvostrukog djelovanja mogao bi, ako postoji, biti vrlo uspješan u populaciji.

Točno je da geni doista i imaju višestruke učinke, kao što sam to i naglasio u trećem poglavlju. Teorijski je moguća pojava gena koji bi prenosio neku vanjsku vidljivu "oznaku", recimo blijedu kožu, zelenu bradu, ili bilo što upadljivo, a također i težnju za posebno dobrim odnosom prema nositeljima takve upadljive oznake. Moguće je, ali ne i vjerojatno. Za zelenobradost možemo isto tako vjerovati da će biti povezana s težnjom ka urastanju noktiju na nogama u meso, ili s bilo kojim drugim obilježjem, a sklonost prema zelenin bradama mogla bi isto tako vjerojatno ići uz nesposobnost osjeta mirisa frezije. Nije baš vjerojatno da će jedan te isti gen proizvesti i pravi učinak i pravu vrstu altruizma. Pa ipak, teorijski je to moguće i moglo bi se nazvati "učinkom altruizma zelene brade".

Neko umjetno obilježje, poput zelene brade, samo je jedan od načina na koji gen može "prepoznati" kopije samoga sebe u ostalim jedinkama. No, da li postoje i neki drugi načini? Jedan je način neposrednog prepoznavanja slijedeći: nosilac nekog al-

truističkog gena mogao bi se jednostavno prepoznati po činjenici što čini altruistička djela. U genskoj zalihi bi neki gen mogao napredovati ako bi "rekao": "Tijelo moje, ako se  $A$  davi zato što je pokušao spasiti od utapljanja nekog drugog, skači u vodu i spasi  $A$ ." Razlog za takvo "razmišljanje" gena je vjerojatnost da i  $A$  ima isti altruistički gen za spašavanje života veći od prosjeka. Činjenica da je  $A$  viđen kako pokušava spasiti drugoga je obilježje jednakozelenoj bradi. To je manje umjetno obilježje od zelene brade, ali i još uvijek prilično nevjerljivo. Postoje li i kvaliteti uvjerljivi načini kojim bi geni mogli "prepoznati" svoje kopije u ostalim jedinkama?

Odgovor je pozitivan. Jednostavno je pokazati da *bliski rođaci* — rod — imaju veće izglede sadržavati iste gene od prosjeka. To je razlog, odavno je jasno, koliko uobičajenog altruisma roditelja prema djeci. No, R. A. Fisher, B. S. Haldane, a posebno V. D. Hamilton su shvatili da se to jednakodno odnosi i na ostale bliske rođake — braću i sestre, nećake i nećakinje, bratiće i sestrične. Ako neki pojedinac umre spašavajući deset bliskih rođaka, možda će jedna kopija gena za altruizam prema obitelji biti izgubljena, no velik broj kopija istoga gena bit će spašen.

"Velik broj" je pomalo nejasno. Nejasno je i ono "bliski rođaci". Kako je to Hamilton pokazao, može se biti i određeniji. Njegova dva članka iz 1964. godine spadaju u najznačajnije ikad napisane doprinose društvenoj etologiji, a nikad neću shvatiti zašto su ih etolozi koliko zanemarivali (njegovo se ime čak ne pojavljuje ni u indeksu dva udžbenika iz etologije, oba objavljena 1970.). Na sreću, odnedavno se javljaju prvi znaci oživljavanja zanimanja za njegove zamisli. Hamiltonovi su članci više matematički, no lako je intuitivno shvatiti njihova osnovna načela i bez stroge matematike, premda uz cijenu određenog pojednostavljenja. Predmet našeg zanimanja i izračunavanja je vjerojatnost, ili izgledi, dviju jedinki, recimo dvije sestre, da im je određeni gen zajednički.

Zbog jednostavnosti, pretpostavit ću da govorimo o genima koji su u genskoj zalihi kao cjelini vrlo rijetki.\* Mnogi ljudi posjeduju "gen za ne biti albino", bez obzira na to jesu li ti ljudi u rodu ili ne. Taj je gen koliko raširen, jer u prirodi je manja vjerojatnost preživljavanja albina od nealbina, koje, na primjer, sunce zasljepljuje pa ne primjećuje na vrijeme približavanje napad-

dača. Ovdje nam nije namjera objašnjavati zašto u genskoj zalihi toliko očigledno prevladavaju "dobri" geni poput gena za sprečavanje albinizma. Zanima nas objašnjenje one uspješnosti gena koja je posebni ishod njihovog altruizma. Možemo pretpostaviti da su takvi geni, barem na ranim stupnjevima ovog procesa evolucije, vrlo rijetki. Vrlo je važno da je čak i gen rijedak u populaciji kao cjelini — uobičajen unutar neke obitelji. Ja sam nositelj nekoliko gena koji su rijetki u populaciji kao cjelini, a i vi, također, nosite neke gene koji su u populaciji kao cjelini rijetki. Izgledi da oboje nosimo iste rijetke gene vrlo su mali. No, izgledi da moja sestra nosi neki posebno rijedak gen kao i ja vrlo su veliki, kao što su veliki izgledi da i vaša sestra nosi neki vaš zajednički. U tom slučaju izgledi su točno 50 posto, što je lako objasniti.

Pretpostavimo da nosite kopiju gena  $G$ . Vjerojatno ste ga naslijedili ili od oca ili od majke (druge rijetke mogućnosti možemo radi jednostavnosti odbaciti — poput, recimo da je taj  $G$  nova mutacija, da su ga imala oba vaša roditelja ili da je bilo koji od vaših roditelja imao dvije njegove kopije). Uzmimo da vam je taj gen prenio otac. U tom slučaju svaka njegova normalna stanica u tijelu sadrži kopiju gena  $G$ . Sjetimo se sad da se prilikom stvaranja sperme njoj udjeljuje polovica očevih gena. Sperma kojom je začeta vaša sestra sadrži zbog toga gen  $G$  s pedesetpostotnom vjerojatnošću. Ako ste pak gen  $G$  dobili od majke, jednak objašnjenje pokazuje da polovica njenih jajašča mora imati gen  $G$ ; i ponovno, izgledi da i vaša sestra naslijedi gen  $G$  iznose pedeset posto. To znači, imate li 100 braće i sestara, otprilike njih pedeset nosilo bi svaki izrazito rijedak gen poput vas. To, također znači, ako imate sto rijetkih gena, otprilike pedeset bi ih bilo u tijelu svakog vašeg brata ili sestre.

Isti takav proračun može se napraviti za bilo koju srodnost. Vrlo je važan odnos naslijedivanja između roditelja i djece. Imate li vi kopiju gena  $H$ , onda će ga imati i bilo koje vaše dijete u 50 posto slučaja, jer polovica vaših spolnih stanica sadrži gen  $H$  i svako je dijete stvoreno od jedne takve spolne stanice. Imate kopiju gena  $J$ , izgledi da ga je i vaš otac imao iznose 50 posto, opet zato što ste polovicu svojih gena naslijedili od njega, a polovicu od majke. Radi preglednosti, koristit ćemo se indeksom *srodnosti* koji izražava izglede da dva rođaka imaju neki gen zajednički. Srodnost dva brata je  $1/2$ , pošto će polovica pojedinih

gena koje ima jedan brat postojati i kod drugog. To je prosječna brojka: slučajnošću mejotičkog izvlačenja moguć je kod dva brata i manji ili veći broj zajedničkih gena od toga. Srodnost roditelja i djeteta uvijek iznosi točno  $1/2$ .

Računati svaki put ponovno prilično je zamorno pa dajemo jedno grubo gotovo pravilo za izračunavanje srodnosti bilo koje dvije jedinke  $A$  i  $B$ . Možda će vam se to pravilo učiniti korisnim budete li sami u nedoumici ili trebate li rastumačiti prividne sličnosti u vlastitoj obitelji. Ono vrijedi za sve jednostavne slučajevе, ali ne vrijedi ako je došlo do rodoskrnuća i, kao što ćemo vidjeti, kod određenih kukaca.

Najprije treba identificirati sve *zajedničke pretke* jedinki  $A$  i  $B$ . Primjerice, zajednički preci dva bratića su njihovi zajednički djed i baka. Pronadete li jednom zajedničkog pretka, logično je da će i svi njegovi preci biti zajednički jedinkama  $A$  i  $B$ . Pa, ipak, zanemarimo sve osim najbližih zajedničkih predaka. U tom smislu, bratići imaju samo dva zajednička pretka. Ako je  $B$  potomak  $A$  u ravnoj liniji — recimo njegov praučuk — onda je sam  $A$  onaj "zajednički predak" za kojim tragamo.

Pošto smo odredili zajedničkog pretka (ili pretke)  $A$  i  $B$ , izračunajmo *generacijsku udaljenost*: penjimo se, počam od  $A$ , uz obiteljsko stablo sve dok ne stignemo do zajedničkog pretka, a zatim ponovno siđimo do  $B$ . Ukupni broj koraka uz, a zatim niz stablo, je generacijska udaljenost. Primjerice, ako je  $A$  ujak od  $B$ , generacijska udaljenost je 3. Zajednički predak je otac od  $A$ , odnosno djed od  $B$ . Polazeći od  $A$ , do zajedničkog pretka moramo se popeti jednu generaciju. Zatim, spuštajući se natrag do  $B$ , moramo s druge strane obiteljskog stabla sići niz dvije generacije. Stoga generacijska udaljenost iznosi  $1 + 2 = 3$ .

Pošto smo putem određenog zajedničkog pretka našli generacijsku udaljenost između  $A$  i  $B$ , izračunajmo onaj dio njihove srodnosti za kojeg je zaslužan taj zajednički predak. Da bismo to učinili, pomnožimo broj  $1/2$  samim sobom za svaki korak generacijske udaljenosti. Ako je generacijska udaljenost 3, izračunat ćemo  $1/2 \times 1/2 \times 1/2$  ili  $(1/2)^3$ . Znači, ako je generacijska udaljenost preko određenog pretka jednaka  $g$  koraka, udio srodnosti koji dolazi od tog pretka je  $(1/2)^g$ .

No, to je samo jedan dio srodnosti između  $A$  i  $B$ . Imaju li oni više od jednog zajedničkog pretka, treba dodati odgovaraju-

ću vrijednost za svakog takvog pretka. Radi li se samo o dvije jedinke, generacijska udaljenost obično je ista za sve njihove zajedničke pretke. Stoga, pošto smo izračunali onu srodnost između A i B koja je naslijede od bilo kojeg njihovog pretka, sve što u biti trebamo još učiniti je dalje množiti s brojem predaka. Prvi bratići, primjerice, imaju dva zajednička pretka i generacijska udaljenost preko svakog od njih iznosi 4. Stoga je njihova srodnost  $2 \times (1/2)^4 = 1/8$ . Ako je A praučnik od B, generacijska udaljenost iznosi 3, a broj zajedničkih predaka je 1 (sam B), srodnost iznosi  $1 \times (1/2)^3 = 1/8$ . Genetički izraženo, bratić vam je ekvivalentan praučniku. Slično tome, s isto tolikom vjerojatnošću ćete "sličiti" ujaku (srodnost =  $2 \times (1/2)^1 = 1/4$ ) koliko i na djeda (srodnost =  $1 \times (1/2)^2 = 1/4$ ).

Radi li se o dalekim rodbinskim vezama, kao što nam je neki bratić u trećem koljenu ( $2 \times (1/2)^8 = 1/128$ ), stižemo blizu osnovne vjerojatnosti nalaženja bilo kojeg gena što ga ima A u bilo kojem pojedincu slučajno izabranom iz populacije. Promatrano li altruistički gen, neki nam bratić u trećem koljenu nije gotovo ništa bliži od bilo kog susjeda Ivana, Marka ili Branka. Bratić u drugom koljenu (srodnost =  $1/32$ ) samo nam je nešto malo bliži; bratić je još više ( $1/8$ ). Braća i sestre, roditelji i dječa, vrlo su bliski ( $1/2$ ), a identični blizanci (srodnost = 1) bliski su si koliko i čovjek sam sebi. Ujne i ujaci, nećakinje i nećaci, djedovi, bake i unuci, polubraća i polusestre, stoje između njih s faktorom srodnosti od  $1/4$ .

Sada o genima za rođački altruizam možemo govoriti mnogo određenije. Gen za samoubilačko spašavanje petero daljih rođaka nema izgleda postati značajnije brojniji u populaciji, ali gen za spašavanje petorice braće ili deset bratića vjerojatno bi imao. Najmanji zahtjev koji se traži od nekog samoubilačko-altruističkog gena za njegovu uspješnost je spašavanje više od dva brata ili sestre (ili djece i roditelja), više od četiri polubrata ili polusestre (ili ujaka, ujne, nećaka, nećakinja, baka, djedova, unuka), ili više od osam bratića i tako dalje. Takav gen, uvezvi prosječno, nastaviti će naime živjeti u tijelima dovoljnog broja jedinki spašenih altruističkim ponašanjem kako bi se nadoknadila smrt samog altruista.

Ako bi neki pojedinac mogao biti sasvim siguran da je određena osoba njegov identični blizanac, onda bi ga se dobrobit

tog njegovog blizanca trebala ticati jednako koliko i njegova vlastita. Oba će blizanca nositi jednaki gen za altruizam, te ako jedan junački pogine spašavajući drugoga, gen će nastaviti život. Devetopasni pasanci se rađaju u leglima identičnih četvorki. Koliko znam, ne postoje nikakvi izvještaji o junačkom samožrtvovanju malih pasanaca, ali sve ukazuje na to i od njih se, nesumnjivo, mora očekivati određen snažno izraženi altruizam, pa bi vjerojatno vrijedilo otići u Južnu Ameriku to ispitati.\*

Sada možemo razumjeti da je roditeljska briga samo posebni slučaj obiteljskog altruizma. Genetički govoreći, odrasla bi jedinka trebala svome malome bratu, kad ostanu bez roditelja, posvetiti jednaku brigu kao i vlastitome djetetu. Njegova je srodnost s obojicom potpuno ista — 1/2. Govoreći pak u smislu odabiranja, gen za altruističko ponašanje starije sestre trebao bi imati jednak dobre izglede za širenje po populaciji kao i gen za roditeljski altruizam. U stvari, to je pretjerano pojednostavljenje, kasnije ćemo vidjeti i zašto, no bratska ili sestrinska skrb nije u prirodi ni približno toliko ubičajena kao roditeljska. No ja ovdje posebno ističem da, *genetički* uzevši, nema ničeg posebnog u odnosu roditelj/dijete nasuprot odnosa brat/sestra. Činjenica da djeca stvarno naslijeduju gene od roditelja, a da si ih braća i sestre međusobno ne predaju, nije važna, jer i brat i sestra, oboje, dobivaju istovjetne replike istih gena od istih roditelja.

Neki koriste izraz *rođačko odabiranje* kako bi naglasili razliku te vrste prirodnog odabiranja od skupnog odabiranja (selektivno preživljavanje skupina) i individualnog odabiranja (selektivno preživljavanje jedinki). Rodbinskom odabiranju treba pripisati altruizam koji vlada unutar neke obitelji; što je srodnost bliža, to je i odabiranje jače. Ovo nazivlje je potpuno u redu, no, na žalost, vjerojatno ćemo ga morati napustiti zbog nedavne velike zlouporabe tog izraza, što bi biologe u budućnosti moglo zbuniti i zavesti. E. O. Wilson, u svom inače divnom radu, *Sociobiologija: Nova sinteza* smatra rođačko odabiranje posebnim slučajem skupnog odabiranja. On je dao dijagram na kojem se jasno vidi kako o rodbinskому odabiranju razmišlja kao o nekom prijelaznom stanju između "individualnog" i "skupnog odabiranja" u ubičajenom smislu riječi, smislu u kojem sam ih i ja upotrebljavao u prvom poglavljju. Skupno odabiranje, pak — čak i po definiciji koju je dao sam Wilson — označava selektivno pre-

življavanje *skupina* pojedinaca. Tu sigurno postoji smisao po kojem je obitelj posebna vrsta skupine. No, cijela je poanta Hamiltonove rasprave u tome što razlika između obitelji i ne-obitelji nije strogo povučena, već je to stvar matematičke vjerojatnosti. Hamiltonova se teorija ne bavi pitanjem o potrebi nesebičnog ponašanja životinja prema svim "članovima obitelji", odnosno sebičnog prema svim drugim jedinkama. Nema oštре crte koja bi se mogla povući između obitelji i ne-obitelji. Tu ne treba razmišljati da li, recimo, rođake u drugom koljenu treba ubrajati u obiteljsku skupinu ili u skupinu izvan obitelji: od rođaka po drugom koljenu samo očekujemo da će vjerojatno imati 1/16 altruizma što ga ima naše dijete, brat ili sestra. Zato treba naglasiti da rođačko odabiranje *nije* posebni slučaj skupnog odabiranja. Ono je posebna posljedica genskog odabiranja.

No, postoji još znatno ozbiljnija mana Wilsonove definicije rođačkog odabiranja. Njome su potomci namjerno isključeni: oni se ne ubraju u rođake! Wilson, naravno, odlično zna da su potomci u rodu s roditeljima, ali u objašnjenuju altrističke brige roditelja za potomstvo on se više voli pozivati na teoriju rođačkog odabiranja. On, dakako, ima pravo definirati sve kako želi, no ova je definicija vrlo zbrkana pa se nadam da će je Wilson u budućim izdanjima ove svoje vrlo utjecajne knjige izmijeniti. Genetički gledano, roditeljska briga i bratsko-sestrinski altruizam razvijaju se iz potpuno istog razloga: u oba su slučaja veliki izgledi da je altristički gen prisutan i u tijelu uživatelja altrističkoga čina.

Molim čitatelja za oproštaj zbog ovog malog skretanja pa se žurno vraćam glavnoj prići. Dosad sam dosta toga pojednostavljivao pa je sad vrijeme za uvođenje nekih podrobnijih pojašnjenja. Jednostavnim izrazima govorio sam o samoubilačkim genima odgovornim za spašavanje određenog broja rođaka točno poznate srodnosti. U stvarnom životu, dakako, ne možemo od životinja očekivati brojanje spašenih rođaka niti izvođenje Hamiltonovih proračuna, čak ako i imaju načina točno prepoznati tko su im braća i bratići. U stvarnom životu, neko samoubojstvo ili apsolutno "spašavanje" života treba zamijeniti *statističkim rizicima* od smrti, vlastite ili nekog drugog. Ako je rizik kojem se izlažete vrlo malen, vrijedi spašavati čak i nekog dalekog rođaka. No ipak, i vi i rođak kojeg namjeravate spasiti svakako ćete

jednoga dana umrijeti. Svaka jedinka ima neki "očekivani životni vijek" koji bi svaki statističar iz osiguravajućeg društva mogao proračunati uz određenu pogrešku u vjerojatnosti. Spasiti život nekome rođaku koji će uskoro umrijeti od starosti, od manjeg je utjecaja na gensku zalihu budućnosti nego spašavanje života nekog podjednako bliskog rođaka pred kojim život tek stoji.

One naše uredne simetrične proračune srodnosti moramo sad preinačiti zbrkanim statističkim procjenjivanjem. Bake i dječovi, odnosno unuci, imaju, genetički promatrano, podjednake razloge za nesebično međusobno ponašanje jer im je 1/4 svih gena zajednička. No budući da unuci, prema očekivanju imaju pred sobom duži život, geni djedovog altruizma prema unuku imaju veću selektivnu prednost od gena unukovog altruizma prema djedu. Vjerojatno će čista korist od pomoći dalekom mladom rođaku biti veća nego korist od pomoći bliskom starom rođaku. (Usput recimo, ne mora uvjek biti točno da bake i djedovi imaju kraću očekivanu dužinu života od unuka. Kod vrsta s visokom stopom smrtnosti djece slučaj može biti potpuno suprotan.)

Nastavimo li analogiju sa statistikama osiguravajućih društava, pojedince možemo zamisliti kao kupce polica životnog osiguranja. Svakog pojedinca se može zamisliti kako ulaze ili rizikira određeni dio vlastite imovine u život nekog drugog pojedinca. On ocjenjuje svoju srodnost s tim drugim pojedincem, a također da li on "vrijedi rizika" u smislu očekivane dužine njegovog života u usporedbi s očekivanom dužinom života samog osiguranika. Strogo uvezvi, trebalo bi govoriti o "očekivanoj reprodukciji", a ne o "očekivanoj dužini života", ili, još točnije, o "općoj sposobnosti za privilegiranje vlastitih gena u očekivanoj budućnosti". Da bi se tada razvilo nesebično ponašanje, čisti rizik mora za altruista biti manji nego što je čista korist, pomnožena sa srodnosti koju će imati primatelj. Rizici i koristi moraju se proračunavati složenim statističkim načinom koji sam već pokazao.

No od jednog stroja za preživljavanje ne može se očekivati izvođenje tako složenog proračuna, pogotovo ne u hitnji! Čak je i veliki biolog-matematičar J. B. S. Haldane (u svom članku iz 1955, gdje je još prije Hamiltona iznio pretpostavku o širenju gena odgovornih za spašavanje bliskih rođaka od utapljanja) primjetio: "... u oba puta prilikom spašavanja i izvlačenja ljudi koji se su mogli utopiti iz vode (uz neznatni rizik po sebe), nisam

imao vremena praviti takve proračune". Na sreću, kao što i sam Haldane dobro zna, ipak nije neophodno pretpostavljati da strojevi za preživljavanje svjesno stalno računaju. Kao što mi, koristeći računalo za pisanje ne razmišljamo da se u stvari koristimo binarnim brojevima 0 i 1, tako i neka životinja može biti unaprijed programiranog ponašanja, *kao da* je to rezultat nekog složenog proračuna.

Ovo nije tako teško zamisliti kao što izgleda. Baci li čovjek loptu visoko u zrak i ponovno je uhvatí, ponaša se kao da je riješio čitav niz složenih diferencijalnih jednadžbi koje opisuju loptinu putanju. On vjerojatno niti ne zna, niti mari za to, što je to diferencijalna jednadžba, ali to ne utječe na njegovu spretnost baratanja loptom. Na podsvjesnoj razini odvija se nešto što funkcionalno odgovara matematičkim proračunima. Slično, kad čovjek donosi neku tešku odluku, nakon procjene svih "za" i "protiv" te svih posljedica koje može zamisliti, on izvodi nešto što funkcionalno odgovara velikom računanju "ponderiranih suma" kakvo izvodi računalo.

Ako bismo morali programirati računalo za simulaciju modela nekog stroja za preživljavanje koji donosi odluke "za" i "protiv" nesebičnog djelovanja, vjerojatno bismo postupali približno na sljedeći način: morali bismo sastaviti popis svih alternativnih ponašanja koje bi životinja mogla poduzeti. Zatim, za svaki takav alternativni obrazac ponašanja programirati proračun prosječne sume. Svim mogućim koristima dodijeliti predznak plus; svim rizicima dodijeliti predznak minus; izračunati *prosječne sume* iz tih koristi i rizika pomnoženih prije zbrajanja odgovarajućim indeksom srodnosti. Zbog pojednostavljenja, za početak možemo zanemariti ostale elemente, poput onih za starost i zdravlje. Kako je "srodnost" neke jedinke sa samom sobom 1 (to jest, ona — jasno — ima 100 posto vlastitih gena), rizici i koristi za nju samu neće biti umanjeni već će u proračunu sudjelovati s punom vrijednosti. Potpuni zbroj svakog alternativnog načina ponašanja izgledat će ovako: čista korist od tog načina ponašanja = vlastita korist - vlastiti rizik - 1/2 bratove koristi - 1/2 bratova rizika - 1/2 koristi za drugog brata - 1/2 rizika za drugog brata - 1/8 koristi za bratića - 1/8 rizika za bratića - 1/2 koristi za dijete - 1/2 rizika za dijete itd.

Rezultat ovog proračuna bit će broj kojeg nazivamo krajnji

rezultat čiste koristi za taj način ponašanja. Zatim bi ta životinja-model izračunavala odgovarajuće prosječne sume za sve svoje alternativne načine ponašanja posebno. Konačno, ona se odlučuje za onaj uzorak ponašanja koji joj donosi najveću čistu korist. Čak i ako svi krajnji rezultati ispadnu negativni, ona se ipak treba odlučiti za djelovanje koje ima najveći krajnji rezultat, odnosno za najmanje zlo. Nemojmo zaboraviti da svaka pozitivna akcija zahtijeva potrošnju energije i vremena koji bi mogli biti potrošeni na druga djelovanja. Pokaže li se da je "ponašanje" koje ima najviši krajnji rezultat čiste koristi — ne raditi ništa — životinja-model neće raditi ništa.

Proučit ćemo jedan vrlo pojednostavljeni primjer, ovog puta izražen riječima, a ne u obliku računske simulacije. Recimo da sam ja životinja koja je našla osam gljiva na hrpi. Proračunavši njihovu hranjivu vrijednost i oduzevši od nje nešto za neznatni rizik zbog moguće otrovnosti, procjenjujem da svaka gljiva vrijedi +6 jedinica (jedinice su samovoljne veličine, kao i u prošlom poglavlju). Gljive su velike i mogu ih pojesti samo tri. Trebam li nekog obavijestiti o svom nalazu ispuštanjem glasova "poziv na jelo"? Tko bi taj poziv mogao čuti? Brat B (njegova srodnost sa mnom je 1/2), bratić C (srodnost sa mnom = 1/8 ), i D (nikakav blizi rođak: njegova srodnost sa mnom je mali broj koji praktički možemo izjednačiti s nulom). Šutim li o svom nalazu, krajnji rezultat čiste koristi za mene iznosit će +6 za svaku od tri gljive koje ću pojesti, što znači ukupno +18. Moj krajnji rezultat čiste koristi, pozovem li i druge da jedu, potrebno je izračunati. Nas četvorica podijelit ćemo na ravnopravne dijelove onih osam gljiva. One dvije koje ću sam pojesti isplatit će mi se i svaka će mi donijeti +6 jedinica, ukupno +12. Ali nešto će mi se i posredeno isplatiti kad moj brat i bratić pojedu svoje dvije gljive, jer su nam neki geni zajednički. Stvarni krajnji rezultat čiste koristi iznosit će  $(1 \times 12) + (1/2 \times 12) + (1/8 \times 12) + (0 \times 12) = 19\frac{1}{2}$ . Odgovarajuća čista dobit za sebično ponašanje iznosila je +18, što je vrlo blizu jedno drugome, ali odluka je jasna. Trebao bih uputiti poziv na jelo; moj altruizam bi se mojim sebičnim genima u ovom slučaju isplatio.

Tu sam pojednostavljenio pretpostavio da neka životinja uvjek iznalazi najbolja rješenja za svoje gene. Ono što se stvarno događa je da je zaliha gena ispunjena genima koji upravljaju ti-

jelima tako da se ona ponašaju kao da su provela takve proračune.

U svakom slučaju, proračunavanje daje samo približnu sliku onoga što bi u idealnom slučaju trebalo postojati. Ono zanemaruje mnoge stvari, uključujući i starost jedinki o kojima je riječ. Isto tako, ako sam se naposredno prije nalaženja gljiva dobro najeo pa mogu pojesti samo još jednu gljivu, čista dobit od poziva drugih na hranu bit će veća nego što bi bila da sam gladan. Nema nigdje kraja sve većem usavršavanju proračuna do kojeg bi se moglo doći u najboljem od svih mogućih svjetova. No, stvarni život ne živi se u najboljem od svih mogućih svjetova. Od stvarnih životinja ne može se očekivati da one, ne bi li došle do najbolje moguće odluke, uzmu u obzir svaku, pa i najmanju pojedinost. Morat ćemo otkriti pokusima i promatranjima u divljini koliko se stvarne životinje realno približavaju idealnoj analizi troškova i dobiti.

Da bismo se uvjerili da nas subjektivni primjeri nisu odveli predaleko, vratimo se na kratko jeziku gena. Živa tijela su strojevi programirani genima koji su opstali. Oni su to postigli u uvjetima koji su u prošlosti obilježavali *prosječni* okoliš te vrste. Stoga se "procjene" troškova i dobiti temelje na prošlom "iskustvu", poput odluka koje donose ljudi. Međutim, u ovom slučaju iskustvo ima posebno značenje — to je iskustvo gena ili, točnije rečeno, okolnosti preživljavanja gena u prošlosti. (Budući da geni omogućuju strojevima za preživljavanje i sposobnost učenja, može se reći da se neke procjene troškova i dobiti obavljaju i temeljem pojedinačnog iskustva.) Dok god se okolnosti previše ne izmjene te će procjene biti dobre i, gledajući prosječno, strojevi za preživljavanje će donositi ispravne odluke. Izmjene li se okolnosti korjenito, strojevi za preživljavanje će donositi pogrešne odluke, a kaznu će platiti njihovi geni. Jednako tako su i ljudske odluke temeljene na zastarjelim obavjestima obično pogrešne.

I procjene srodnosti podložne su pogreškama i neizvjesnosti. U našim dosadašnjim, krajnje pojednostavljenim proračunima, uzimali smo da strojevi za preživljavanje *znaju* tko im je rođak i koliko im je blizak. U stvarnom životu takvo sigurno znanje je povremeno moguće, ali obično se srodnost može procjeniti samo kao prosječni broj. Primjerice, pretpostavimo da A i B mogu biti polubraća, ali i rođena braća. Njihova je srodnost tada

1/4 ili 1/2, ali kako mi ne znamo sigurno jesu li oni polubraća ili braća, stvarno iskoristiva veličina srodnosti je ona prosječna — 3/8. Ako je sigurno da ih je rodila ista majka, a izgledi su da imaju istog oca samo 1 : 10, onda je 90 posto izgledno da su polubraća, a tek 10 posto da su braća, što za procjenjenu srodnost daje  $(1/10 \times 1/2) + (9/10 \times 1/4) = 0,275$ .

No, kad kažemo da je "to" 90 posto sigurno, na što zapravo mislimo? Mislimo li da je u to toliko uvjeren neki prirodoslovac poslije dugotrajnog proučavanja na terenu ili mislimo da su same životinje 90 posto sigurne? Uz malo sreće oboje bi moglo značiti isto. Kako bismo to uvidjeli, moramo razmisliti kako bi stvarno životinje mogle procijeniti tko su im bliski rođaci.

Mi znamo tko su nam rođaci zato što nam je to rečeno, zato što im dajemo imena, zato što službeno sklapamo brakove i zato što imamo pisane dokumente i dobro pamćenje. Mnoge socijalne antropologe zaokuplja "srodnost" u društвima koja proučavaju. Oni tu ne misle na stvarne, genetske srodnosti, već na subjektivne, kulturne ideje o rođaštvu. I ljudski i plemenski običaji podjednako snažno ističu rođaštvo; vrlo je rašireno obožavanje predaka, a obveze i odanost prema obitelji upravljaju velikim dijelom života. Krvne osvete i međuplemenски ratovi lako se mogu protumačiti pomoću Hamiltonove genetičke teorije. Tabui rodoskrnuća svjedoče o snažnoj čovjekovoј svijesti o rođaštvu iako genetička prednost od tabua rodoskrnuća nema nikakve veze s nesebičnošću; ona se, prvenstveno, odnosi na škodljive posljedice djelovanja recesivnih gena koje se javljaju pri razmnožavanju jedinki u bliskom srodstvu. (Iz istog razloga mnogi antropolozi ne vole ovo objašnjenje.)\*

Kako bi divlje životinje mogle "znati" tko su im rođaci ili, drugim riječima, kako bi životinje iz ponašanja ostalih pripadnika mogle na posredni način saznati tko su im rođaci? Pravilo "budi ljubazan s rođacima" povlači i pitanje kako u praksi prepoznati rođake. Životinjama bi njihovi geni morali dati neko jednostavno pravilo za ponašanje, pravilo koje ne bi obuhvaćalo premudro saznanje o konačnoj svrhi tog ponašanja, ali koje bi, bar u običnim okolnostima, bilo uspješno. Nama ljudima su ta piavila poznata i toliko su snažna da ćemo se, iz uskogrudosti, pokoravati samom pravilu čak i onda, kad jasno vidimo da ono ne donosi ništa dobro ni nama ni bilo kome drugom. Neki orto-

doksnii Židovi i Muslimani, primjerice, prije bi umrli od gladi nego bi prekršili zabranu konzumiranja svinjetine. No, koja su to jednostavna, praktična pravila kojima bi se i životinje mogle pokoravati i koja bi, pod normalnim okolnostima, na posredni način doprinosila dobrobiti njihovih bliskih rođaka?

Kad bi životinje imale sklonost za nesebično ponašanje prema jedinkama koje su im fizički slične, onda bi one vjerojatno posrednim putem učinile nešto dobro svojim rođacima. No, mnogo bi toga ovisilo o pojedinostima vrste o kojoj je riječ. Takvo bi pravilo, u svakom slučaju, vodilo "ispravnim" odlukama samo u statističkom smislu. Promjene li se okolnosti, primjerice nakon što su pripadnici neke vrste počeli živjeti u mnogo većim skupinama, moglo bi doći do donošenja pogrešnih odluka. Vjerojatno bi se i rasne predrasude mogle rastumačiti kao iracionalna uopćavanja na koja nas navodi rođačko odabiranje: poistovjećujemo se s fizički sličnim jedinkama i osjećamo neprijateljstvo prema jedinkama koje se po izgledu razlikuju od nas.

Kod vrsta čiji se pripadnici mnogo ne kreću ili se kreću u malim skupinama, veliki su izgledi da će jedinke koje se slučajno sretnu biti prilično blizak rod. U tom slučaju pravilo "budi dobar sa svakim pripadnikom svoje vrste koga sretneš" moglo bi imati pozitivnu vrijednost za preživljavanje, jer bi gen koji je odgovoran za takvo ponašanje svojih strojeva za preživljavanje postao mnogobrojniji u genskoj zalihi. Možda je to razlog zbog kojeg se tako često govori o altruističkom ponašanju unutar majmunskih čopora ili u jatima kitova. Onemoguće li se kitovi i dupini da udahnu zrak, udavit će se. Zamijećeno je da mladunčad ili odrasle povrijedjene kitove koji nisu mogli isplivati na površinu, spašavaju i pridržavaju ostali iz jata. Nije poznato imaju li kitovi neke načine prepoznavanja bliskih rođaka, ali to vjerojatno nije ni važno. Možda je opća vjerojatnost da je slučajni pripadnik jata rođak toliko velika da će se altruizam isplatiti. Recimo usput, postoji najmanje jedna vjerodostojna priča o čovjeku koji se utapao i kojeg je spasio dupin. Ovo se može shvatiti kao potkopavanje pravila o spašavanju utopljenika iz plove. "Opis" pripadnika plove koji se utapa, a kojeg daje pravilo, možda izgleda otprilike ovako: "Dugačka pojava koja se bacaka i guši se blizu površine."

Postoje izvještaji o odraslim mužjacima pavijana koji su

stavljali život na kocku braneći čopor od grabežljivaca, primjerice leoparda. Svaki odrasli mužjak vrlo vjerojatno ima, u prosjeku, značajno veliki broj gena koji se nalaze i u ostalim pripadnicima čopora. Gen koji u stvari "kaže": "Tijelo moje, ako si kojim slučajem odrastao mužjak, brani ostatak čopora od leoparda" mogao bi postati mnogobrojniji u genskoj zalihi. Prije nego što napustimo ovaj često spominjani primjer, pošteno je spomenuti da je jedna cijenjena istraživačica iznijela sasvim drukčije činjenice. Po njoj, pojavi li se leopard, prvi koji bježe glavom bez obzira su — odrasli mužjaci.

Pilići se hrane u obiteljskim skupinama i svi slijede majku. Oni ispuštaju dva glavna pozivna znaka. Osim glasnog, prodornog pijuka kojeg sam već spomenuo, dok jedu ispuštaju i jedan kratak, melodični cvrkut. Pijuće, čija je svrha poziv majci za pomoć, ostali pilići zanemaruju. Cvrkut je, međutim, pilićima privlačan. To znači da kad pile nađe hranu, njegov cvrkut privlači k hrani i ostale piliće: u smislu onog ranijeg hipotetičnog primjera, cvrkuti su "pozivi na hranu". Kao i u onom slučaju, prividni altruizam pileta lako se može objasniti rodačkim odabiranjem. Kad bi u prirodi svi pilići bili rođena braća i sestre, gen za cvrkutanje o hrani raširio bi se jedino pod uvjetom da taj postupak košta pile koje cvrkuće manje od polovice čiste dobiti koju bi imali ostali pilići. No, kako se dobit dijeli na cijelu skupinu, u kojoj obično ima više od dva pileteta, taj je uvjet zadovoljen. Naravno, ovo pravilo ne vrijedi kod domaćih kokoši i kod kokoši na farmama gde se kvočka nasuđuje i na jaja koja nisu njena, čak i na pureća ili pačja jaja. No, ne treba očekivati da to znaju ni kvočka ni njeni pilići. Njihovo je ponašanje oblikovano u okolnostima koje obično prevladavaju u prirodi, gdje ptica u svom gnijezdu obično ne nalazi strance.

Pa ipak, ovakve se pogreške mogu povremeno dogoditi i u prirodi. Kod vrsta koje žive u krdima ili čoporima, poneka ženka, obično ona koja je izgubila vlastito mlado, može prihvatići Luđe mlado koje je ostalo bez roditelja. Proučavatelji života majmuna ponekad upotrebljavaju riječ "teta" za ženku koja je prihvatiла i posvojila neko siroče. U najvećem broju slučajeva ne postoje nikakvi dokazi da mu je ona stvarna teta ili bilo kakav rod: kad bi ti proučavatelji majmuna bili svjesni postojanja gena, a što bi trebali biti, ne bi tako nekritički upotrebljavali tako važnu

riječ kao što je "teta". Posvojenje, ma koliko god nam ono dirljivo izgledalo, treba shvatiti kao potkopavanje ugrađenog pravila, jer ta plemenita ženka svojim genima ne čini nikakvo dobro vodeći brigu o nekom siročetu. Ona gubi vrijeme i snagu koje bi bolje uložila u živote vlastitih rođaka, poglavito svoje buduće djece. To je, vjerojatno, pogreška koja se prerijetko događa da bi se prirodno odabiranje "gnjavilo" mijenjanjem pravila čineći majčinski instinkt selektivnijim. U mnogim slučajevima, spomenimo usput, do takvih usvojenja ne dolazi i siročad je prepuštena smrti.

Postoji jedan primjer pogreške koja je toliko pretjerana da ju je možda bolje uopće i ne smatrati pogreškom, već dokazom protiv teorije o sebičnom genu. To je slučaj majmunica ostalih bez mladunca i koje su videne kako kradu i brinu se za mladunčad drugih ženki. Ja u tome vidim dvostruku pogrešku, jer tu nije riječ samo o vremenu koje posvojiteljica gubi, već ona uz to oslobađa suparnicu tereta podizanja mladunca i ovoj omogućuje brži porod slijedećeg potomka. Čini mi se da je to kritični primjer koji zaslužuje temeljno istraživanje. Trebalo bi saznati kolika je učestalost toga; koja je vjerojatna prosječna srodnost između usvojiteljice i mladunca; kakvo je držanje prave majke — konično, posvojenje njenog djeteta joj je u interesu; da li majke namjerno pokušavaju prijevarom navesti naivne mlade ženke na usvajanje njihove djece? (Bilo je i sugestija da bi i usvojiteljice, odnosno kradljivice mladunčadi mogle imati od toga koristi zbog stjecanja vrijednog iskustva u podizanju djece.)

Primjer namjerno programiranog zatajenja majčinskog instinkta nalazimo kod kukavica i ostalih "nametnika legla" — ptica koje nose jaja u tude gnijezdo. Kukavice iskorištavaju pravilo imanentno pticama-roditeljima: "Budi dobar svakom mladom koje čuči u gnijezdu koje si sagradio". Izuzmemli kukavice, ovo će pravilo obično imati željeno djelovanje na ograničenje altruizma na neposredne rođake, jer su gnijezda u biti toliko međusobno udaljena da se u jednom gnijezdu gotovo redovito mogu naći samo stvarni potomci vlasnika gnijezda. Odrasli morski galebovi ne prepoznaju svoja jaja i sretno će sjediti i na jajima ostalih galebova, pa čak i na običnim drvenim jajima podmetne li ih neki istraživač. U prirodi, prepoznavanje jaja galebovima nije važno, jer se jaja ne mogu otkotrljati dovoljno daleko kako bi došla blizu susjedovog, nekoliko metara udaljenog gnijezda.

Međutim, galebovi prepoznaju vlastite ptiće: ptići se, za razliku od jaja, šetaju okolo i lako se mogu naći pokraj gnijezda odraslog susjeda što, kao što smo vidjeli u prvom poglavlju, može imati i smrtonosni ishod.

Suprotno tome, njorke prepoznaju vlastita jaja po rasporedu pjegica na njima i, dok sjede na njima, aktivno zapostavljaju tuđa u korist njih. To je vjerojatno zbog toga što one podižu gnijezda na ravnim stijenama na kojima postoji opasnost kotrljanja i međusobnog miješanja jaja. Sada bismo mogli postaviti pitanje zašto se one trude raspoznavati vlastita jaja i sjediti samo na njima? Naravno, kad bi sve ženke sjedile na nekim jajima ne bi bilo važno da li to ona sjedi na vlastitim ili na tuđim. To je argument pobornika skupnog odabiranja. Promislimo samo šta bi se dogodilo kad bi se razvio takav krug skupnog podizanja mladih. Prosječna veličina njorkinog legla je jedno jaje. To znači da bi u krugu uzajamnog podizanja mladih svaka prosječna odrasla njorka morala sjediti na jednom jajetu i tek onda bi taj krug uspješno funkcionirao. Pretpostavimo sad da netko varalica i odbija sjediti na jajetu. Umjesto gubljenja vremena sjedenjem na jajetu, takva bi ženka mogla iskoristi vrijeme i nesti nova jaja. I sva ljepota ove sheme je u tome, što bi se druge, više altruistički nastrojene ženke, starale o tim jajima umjesto nje. One bi se predano nastavile pridržavati pravila "ako blizu svojeg gnijezda opaziš neko zalutalo jaje, uvuci ga unutra i sjedni na njega". Tako bi se gen za varanje sustava raširio po populaciji i lijepo zamišljen krug prijateljskog podizanja mladih bi se raspao.

No dobro, moglo bi se reći, a što ako poštene ptice odgovore na ucjenu, i odlučno odluče sjediti na jednom, i to samo na jednom jajetu? To bi moralo onemogućiti varalice, jer bi tad one gledale svoja jaja kako leže po stijeni i nitko ne sjedi na njima. To bi ih brzo trebalo dotjerati u red. No ipak, ne bi! Kako mi prepostavljamo da sjedilice ne prave razliku među jajima i ako bi poštene ptice sprovele onaj plan o sprečavanju prijevare — na kraju bi zanemarena jaja mogla biti jednako tako i njihova, kao i jaja varalica. Varalice bi i dalje imale prednost jer bi bile nesilice više jaja i imale više preživjelih potomaka. Jedini je način kojim poštena ženka njorke može spriječiti varalicu jest djelatno vođenje brige za vlastita jaja. A to znači — prestati se ponašati altruistički i gledati samo vlastiti interes.

Izraženo jezikom Mynarda Smitha, strategija altruističkog usvajanja nije evolucijsko stabilna strategija. Ona je nestabilna zbog toga što ju može nadjačati suparnička sebična strategija po kojoj bi se nosilo više jaja nego što je uobičajeno, a zatim se od-bilo sjediti na njima. Ovakva sebična strategija je pak nestabilna stoga, jer je i sama nesebična strategija koju ona iskorištava nestabilna te će iščeznuti. Za njorku je jedina evolucijsko stabilna strategija prepoznavanje vlastitih jaja i briga samo o njima, što ova ptica i čini.

Vrste ptica pjevica koje kukavice nametnički iskorištavaju prihvatile su borbu — u ovom slučaju ne prepoznavanjem vlastitih jaja, već instinktivnim vođenjem veće brige za jaja s obilježjima tipičnim za vrstu. Budući da ne postoji opasnost parazitskog iskorištavanja od pripadnika vlastite vrste, takvo ponašanje je uspješno. No, i kukavice su, sa svoje strane, odgovorile čineći svoja jaja, po boji, veličini i pjegama, sve sličnijima jajima svojih domaćina. Ovo je primjer prijevare koji često uspijeva. Ishod ove borbe evolucijskim oružjem je upadljiva usavršenost mimikrije koju postižu kukavičja jaja. Moramo pretpostaviti da određeni broj kukavičjih jaja i ptica bude otkriven, no oni neotkriveni žive i nose slijedeći naraštaj kukavičjih jaja. Tako se geni za uspješniju prijevaru šire po kukavičoj genskoj zalihi. Slično tome, ptice-domaćini dovoljno oštrog oka za otkrivanje i najmanje pogreške u mimikriji kukavičjih jaja, najviše doprinose via stitoj genskoj zalihi. Oštar vid i sumnjičavost predaju se slijedećem naraštaju. Ovo je odličan primjer kako prirodno odabiranje može izoštiti uspješno razlučivanje, u ovom slučaju razlučivanje na štetu druge vrste, čiji pak pripadnici čine sve kako bi uspjeli u svojoj prijevari.

Vratimo se sad usporedbi životinjine "procjene" vlastitog rođaštva s ostalim pripadnicima njene skupine i odgovarajuće procjene stručnog prirodoslovca na terenu. Brian Bertram proveo je niz godina proučavajući biologiju lavova u Nacionalnom parku Serengeti. Temeljem poznavanja njihovih rasplodnih navika, procjenio je prosječnu srodnost između jedinki u nekom tipičnom lavljem čoporu. Tipični se čopor sastoji od sedam odraslih ženki, koje su stalni članovi, i od dva odrasla mužjaka u prolazu. Otprilike pola odraslih ženki donosi mladunče istovremeno i podiže ih zajednički, pa je teško reći koje mlado kome

pripada. U leglu se obično nalazi troje mlađih. Očinstvo podjednako dijele odrasli mužjaci u čoporu. Mlade ženke ostaju u čoporu i zamjenjuju ostarjele koje umiru ili odlaze. Mlade mužjake, kad odrastu, izbacuju. Potpuno odrasli, oni lutaju od čopora do čopora u malim skupinama ili u parovima i vrlo je malo vjerojatno da će se vratiti svojoj izvornoj obitelji.

Koristeći se takvim i drugim pretpostavkama, vidimo da je moguće izračunati prosječni iznos srodnosti jedinki iz tipičnog lavlјeg čopora. Bertram je dobio iznos 0,22 za par slučajno odraslih mužjaka, i 0,15 za par ženki. To znači da su mužjaci unutar nekog čopora, u prosjeku, nešto manje bliski nego što bi bili kao polubraća, a ženke — nešto bliskije od sestrični.

Naravno, u svakom paru izdvojenih lavova mogla bi biti i rođena braća, ali Bertram to nije mogao znati, a sigurni smo da ni lavovi to ne znaju. S druge pak strane, prosječne brojke do kojih je Bertram došao u svojim procjenama, dostupne su, u nekom smislu, i samim lavovima. Ako su te brojke zbilja tipične za prosječni lavlji čopor, onda bi svaki gen koji nekog mužjaka predodređuje da se prema ostalim mužjacima ponaša kao da su mu zapravo polubraća, imao pozitivnu vrijednost za preživljavanje. Svaki gen koji bi otisao predaleko i ponašanje mužjaka učinio toliko prijateljskim kao da se radi o rođenoj braći, bio bi, prosječno govoreći, kažnjen, kao i gen za nedovoljno prijateljsko ponašanje primjereno ostalim mužjacima koji su daleki rođaci. Ako život lavova izgleda onako kao što Bertram tvrdi i, što je isto toliko važno, ako je tako izgledao tijekom niza naraštaja, onda možemo očekivati da će prirodno odabiranje davati prednost stupnju nesebičnosti koji bi odgovarao prosječnom stupnju srodnosti u tipičnom čoporu. Na to sam i mislio kad sam rekao da procjene srodnosti koje "provodi" životinja, odnosno dobar prirodoslovac, mogu na kraju ispasti gotovo podjednake.

Iz toga zaključujemo da "stvarna" srodnost može u evoluciji nesebičnosti biti manje značajna od najbolje *procjene* srodnosti do koje životinja može doći. Ta je činjenica vjerojatno ključ za razumijevanje zašto su roditeljska briga i odanost u prirodi toliko uobičajeniji od nesebičnosti između braće i sestara, a isto tako i zašto životinje ponekad sebe cijene mnogo više od nekoliko svoje braće. Ukratko, ja tvrdim da osim indeksa srodnosti u obzir treba uzeti i nešto poput indeksa "sigurnosti". Iako odnos

roditelj/dijete genetski nije bliži od odnosa brat/sestra, njegova sigurnost je veća. Uvijek je moguće puno sigurnije utvrditi tko su vam djeca nego tko su vam braća. A još ste sigurniji u to, tko ste vi sami!

Razmatrali smo varalice među njorkama, a u slijedećim ćemo poglavljima nešto više reći o lašcima, varalicama i izrabljičićima. U svijetu u kojem su ostale jedinke neprestance pripravne iskoristi moguću nesebičnost rođaka, i to za vlastito dobro, svaki stroj za preživljavanje mora voditi računa o tome u koga se može pouzdati, u koga stvarno može biti siguran. Ako je *B* zaista moj mali brat, onda bi se za njega morao brinuti upola koliko i za samoga sebe, no isto toliko koliko se brinem i za vlastito dijete. No, mogu li biti siguran u njega kao što mogu biti u vlastito dijete? Kako mogu sigurno znati da je on moj brat?

Ako je *C* moj jednojajčani blizanac, onda bi za njega morao brinuti dvaput više nego za bilo koje svoje dijete; njegov život, u stvari, ne bih smio cijeniti ništa manje od vlastitog.\* Ali mogu li biti siguran u njega? Svakako, on izgleda kao ja, ali mi možda slučajno dijelimo gene za crte lica. Ne, neću dati svoj život za njegov, jer iako je *moguće* da i on ima 100 posto mojih gena, za sebe apsolutno *znam* da ih imam svih 100 posto te sam samome sebi vredniji nego on. Ja sam jedina jedinka u koju moji sebični geni mogu biti sigurni. I premda bi, u idealnom slučaju, neki gen za individualnu sebičnost mogao biti zamijenjen suparničkim genom za nesebično spašavanje bar jednog jednojajčanog blizanca, dvoje djece ili dva brata, ili najmanje četvoro unučadi i tako dalje, gen za individualnu sebičnost ima golemu prednost u pogledu *sigurnosti* individualnog identiteta. Suparnički gen za altruizam prema rodacima izlaže se opasnosti pogreške u pogledu identiteta, bilo sasvim slučajne ili pogreške koju su namjerno izazvale varalice i paraziti. Zbog toga u prirodi moramo očekivati individualnu sebičnost i to većeg stupnja nego što bi se mogla očekivati uzimajući u obzir samo genetsku srodnost.

Kod mnogih vrsta, majka može biti uvijek sigurnija od oca u svoje mладунче. Majka nosi vidljivo, opipljivo jaje ili rada dijete. Ona ima velike izglede da sa sigurnošću zna tko su nositelji njenih gena. Jadni otac mnogo je podložniji prijevarama. Zato moramo od očeva i očekivati manje ulaganje napora u skrbi o mladima nego od majki. U poglavljima o borbi spolova (deveto po-

glavlj) vidjet ćemo da postoje i drugi razlozi zbog kojih to treba očekivati. Slično tome, bake po majci mogu biti sigurnije tko su im unučići nego bake po ocu, pa se stoga od njih može očekivati i iskazivanje više altruizma. One mogu biti sigurne u djecu svoje kćeri, dok im je sin možda bio rogonja. Djedovi po majci jednako su sigurni tko su im unuci kao i djedovi po ocu, jer i jedni i drugi mogu računati s jednim sigurnim i jednim nesigurnim načinom. Slično tome, ujaci bi se morali više zanimati za dobrobit svojih nećaka i nećakinja nego stričevi, i općenito uzevši, morali bi biti podjednako altruistički raspoloženi kao i tete. U stvari, u društvu u kojem postoji visok stupanj bračne nevjere, ujaci bi morali biti veći altruisti nego "zakoniti" očevi, jer su sigurniji u svoju srodnost s djetetom. Oni znaju da im je djetetova majka u najmanju ruku polusestra. "Zakoniti" otac ne zna ništa. Nisu mi poznati nikakvi dokazi koji bi se odnosili na ova predviđanja, ali iznosim ih u nadi da bi drugi mogli, ili su već započeli, tražiti takve dokaze. Posebno bi tu mogli reći neke zanimljive stvari socijalni antropolozi.\*

No, vratimo se činjenici da je očev altruizam mnogo uobičajeniji nego unutar braće, a što bi bilo logično objasniti pojmom "problema identifikacije". Ali to ne objašnjava bitnu asimetriju u samom odnosu roditelj/dijete. Roditelji više brinu za djecu nego što djeca brinu za njih, iako je genetički odnos simetričan, a i sigurnost u rod u oba je pravca podjednako velika. Jedan od razloga je taj što su roditelji stvarno u boljem položaju za pomaganje, budući da su stariji i sposobni za snalaženje u životu. Čak i kad bi mладунче željelo hraniti svoje roditelje, ono nije dovoljno sposobno to u praksi i učiniti.

Postoji i druga asimetrija u odnosu roditelj/dijete koje nema u odnosu brat/sestra. Djeca su uvijek mlađa od roditelja. To često, iako ne uvijek, znači da se mogu nadati kako će ih i nadživjeti. Kao što sam ranije istaknuo, očekivana dužina života važna je varijabla koja bi, u najboljem mogućem svijetu, morala uči u "proračune" životinje kad ona "odlučuje" o svom nesebičnom ili sebičnom ponašanju. Kod vrsta gdje djeca mogu očekivati kako će, u prosjeku, nadživjeti roditelje, svaki gen za dječji altruizam djelovao bi pod nepovoljnim okolnostima. On bi dovodio do nesebičnog samožrtvovanja u korist jedinki koje su zbog starosti bliže smrti od samog altruista. Suprotno tome, gen za roditeljski

altruizam bi bio u odgovarajućoj prednosti, bar dok su u jednako varijable koji označavaju očekivanu dužinu života.

Ponekad se čuje mišljenje da je rođačko odabiranje kao teorija potpuno u redu, ali da se u praksi nailazi na vrlo malo primjera njegovog djelovanja. Ovakvu kritiku može uputiti samo onaj tko ne shvaća značenje izraza rođačko odabiranje. Istina je da su svi primjeri skrbi o djeci i roditeljskih briga, kao i svi životni organi povezani s tim — žljezde za izlučivanje mlijeka, tobolci kod klokana i tako dalje — primjeri djelovanja načela rođačkog odabiranja u prirodi. Kritičarima je, naravno, poznata rasprostranjenost roditeljske brige, ali ne shvaćaju da roditeljska briga nije ništa manje dobar primjer rođačkog odabiranja nego altruizam između braće i sestara. Tvrdeći kako žele primjere, oni u biti žele neke druge primjere, a ne primjere roditeljske brige, a i točno je da su takvi drugi primjeri manje uobičajeni. Ukažao sam na moguće razloge za to. Mogao sam skrenuti s puta i pokazati primjere altruizma između braće i sestara — ima ih, u stvari, poprilično. Ali to ne želim učiniti, jer to bi osnažilo pogrešnu misao (koju, kao što smo vidjeli, Wilson podržava) da se rođačko odabiranje odnosi samo na rođačke odnose koji *nisu* odnos roditelj/dijete.

Ova pogreška je nastala uglavnom iz jednog povijesnog razloga. Prednost roditeljske brige je za evoluciju toliko očigledna da nije ni trebalo čekati na Hamiltona da ukaže na nju. Ona je shvaćena još od Darwina. Kad je Hamilton pokazao genetsku jednakovrijednost ostalih rođačkih odnosa i njihov evolucijski značaj, onda je, naravno, te druge odnose morao i istaknuti. On je osobito nalazio primjere među društvenim kukcima, kao što su mravi ili pčele, kod kojih je odnos sestra/sestra naročito važan, kao što ćemo to i vidjeti u jednom od slijedećih poglavljja. Čak sam čuo da su neki mislili kako se Hamiltonova teorija odnosi *samo* na društvene kukce!

Ako netko ne želi priznati roditeljsku brigu za primjer djelovanja rođačkog odabiranja, onda neka sam pokuša formulirati opću teoriju prirodnog odabiranja kojom će se moći opisati roditeljsku nesebičnost, ali koja *neće* predviđati nesebičnost među rođacima po bočnoj liniji. Mislim da to neće uspjeti.

# 7

## PLANIRANJE OBITELJI

**J**EDNOSTAVNO JE SHVATITI zašto su neki željeli roditeljsku skrb odvojiti od ostalih vrsta nesebičnosti prema rođacima. Roditeljska skrb se doimlje kao neodvojiv dio razmnožavanja, dok recimo nesebičnost prema nećaku ne. Vjerujem da se ovdje skriva istinski važna razlika, no ljudi grieveš u pogledu njenog tumačenja. Oni razmnožavanje i roditeljsku brigu stavlju na jednu, a druge vrste nesebičnosti — na drugu stranu vase. No, ja želim povući razliku između *donošenja novih jedinki na svijet* i *skrbi za već postojeće jedinke*. Te dvije aktivnosti nazvat ću rađanje djece, odnosno odgajanje djece. Stroj za preživljavanje mora donijeti dvije potpuno različite vrste odluka: odluke o odgajanju i odluke o radanju. Koristim riječ "odлука" kako bi označio nesvjesni strateški potez. Odluke o odgajanju donose se u ovome smislu: "Evo jednog djeteta; stupanj njegove srodnosti sa mnom je toliki i toliki; izgledi da će ono umrijeti ako ga ja ne nahranim toliki su i toliki; da li da ga nahranim?" Odluke o radanju, pak, izgledaju ovako: "Da li da poduzmem sve korake koji su neophodni da bih na svijet donio novu jedinku? Da li da se razmnožavam?" Do odredene mjere, odgajanje i radanje moraju se međusobno natjecati za jedinkino vrijeme i za druga njena sredstva: jedinka će biti prisiljena odlučiti se: "Hoću li odgajati ovo dijete ili roditi novo?"

Ovisno o ekološkim pojedinostima koje se tiču vrste, evolucijsko stabilne mogu biti različite mješavine strategija odgajanja i radanja. Jedino što ne može biti evolucijsko stabilno je *čista* strategija odgajanja. Kad bi se sve jedinke posvetile samo odgajanju postojeće djece i novu djecu nikad ne bi donosile na svijet,

populacija bi uskoro bila zaposjednuta mutantnim jedinkama specijaliziranim za odgajanje. Odgajanje može biti evolucijsko stabilno jedino kao dio mješovite strategije — mora postojati barem neka stopa rađanja.

Nama najpoznatije vrste — sisavci i ptice — veliki su odgajatelji. Odluku za rađanje novog djeteta obično slijedi i odluka za njegovo podizanje. Baš zbog toga što rađanje i odgajanje u praksi tako često idu zajedno, ljudi su ih pobrkali. No, sa stanovišta sebičnog gena ne postoji načelna razlika između brige o mlađem bratu i brige o sinu. Oba dojenčeta podjednako su nam bliski rod. Morate li se odlučiti želite li odhraniti jednog ili drugog, nema genetskog razloga zbog kojeg biste se morali odlučiti za rođenog sina. No, s druge pak strane, dakako, brata ne možete roditи. O njemu se možete samo brinuti nakon što ga je netko drugi već rodio. U prijašnjem poglavlju vidjeli smo kako bi strojevi za preživljavanje, u idealnom slučaju, trebali donositi odluke o eventualnom altruističkom ponašanju prema ostalim već rođenim jedinkama. U ovom poglavlju razmotrit ćemo kako se to oni odlučuju za donošenje novih jedinki na svijet.

Za naša razmatranja nevažno, no rasprava o "skupnom odabiranju", koju sam spomenuo u prvom poglavlju, bila je uglavnom vrlo oštra, jer je Wynne-Edwards, koji ima glavnu zaslugu za širenje zamisli o skupnom odabiranju, to započeo u kontekstu teorije o "reguliranju populacije". On je sugerirao da životinje kao jedinke namjerno i nesebično smanjuju stopu rađanja za dobrobit skupine kao cjeline.

Ovo je vrlo privlačna pretpostavka, jer se dobrobit poklapa s onim što bi trebali činiti ljudi kao pojedinci. Ljudski rod rađa previše djece. Veličina populacije ovisi o četiri čimbenika: rođenjima, smrti, doseljavanju i iseljavanju. Govoreći o svjetskoj populaciji kao cjelini, doseljavanje i iseljavanje nemaju utjecaja pa nam preostaju samo rođenja i smrti. Dokle god je prosječni broj preživjele djece po paru veći od dva, s vremenom će broj rdećene djece rasti sve brže. Svakim novim naraštajem populacija se, umjesto nekom stalnom stopom, povećava brzinom koja je razmjerna postignutoj veličini. Kako veličina populacije time biva sve veća, i brzina povećavanja populacije će rasti. Kad bi se nekontrolirano dopustio i nastavio takav rast, populacija bi, iznećujuće brzo, dostigla astronomske veličine.

Spomenimo ujedno nešto što katkad ne shvaćaju čak ni ljudi koji vode računa o problemima populacije. Naime, rast populacije ovisi jednako o tome *kad* ljudi imaju decu kao i o tome koliko ih imaju. Kako broj stanovnika u nekoj zemlji teži povećanju srazmjerno *svakoj generaciji*, onda će i, ako se vremenski razmak između generacija poveća, godišnji prirast stanovništva biti sporiji. Transparente s napisom "Dosta je dvoje!" jednako se može zamijeniti transparentima "Počnite u tridesetoj!" U svakom slučaju ubrzani rast populacije ozbiljni je problem.

Vjerojatno su nam svima poznati zapanjujući proračuni priблиžnog predviđanja tog rasta. Primjerice, u Latinskoj Americi danas ima oko 400 milijuna stanovnika, a mnogi su već sada neishranjeni. Nastavi li se broj stanovnika povećavati dosadašnjim tempom, za manje od 500 godina dostigao bi vrijednost kod koje bi ljudi, poslagani jedni uz druge u stajećem položaju, tvorili gusti ljudski tepih koji bi pokrio cijelu površinu kontinenta. To bi bilo čak i uz pretpostavku — nimalo nerealističnu — da su ti ljudi vrlo mršavi. Za tisuću godina oni bi stajali jedni drugima na ramenima u više od milijun slojeva. Za 2000 godina ta bi planina ljudi, rastući brzinom svjetlosti, dosegnula rub poznatog svemira.

Sigurno ste shvatili da je ovaj proračun samo pretpostavka! Sve se to iz nekih vrlo stvarnih razloga neće tako odvijati. Ti razlozi se zovu glad, kuga i rat. *Ili*, budemo li posebno sretni — kontrola rađanja. Nikakve nam koristi od pozivanja na napredak u agrokulturi — na "zelene revolucije" i slično. Povećana proizvodnja hrane može privremeno ublažiti poteskoće, ali matematički je sigurno da to ne može biti dugoročno rješenje; zapravo, kao i napredak medicine koji je ubrzao krizu, i povećana proizvodnja hrane može pogoršati problem jer bi potakla brži porast populacije. Logično je očekivati da nekontrolirana stopa nataliteta, osim u slučaju masovnog iseljavanja u svemir raketama koje bi svake sekunde odnosile više milijuna ljudi, jednostavno mora dovesti do užasnog povećanja stope smrtnosti. Teško je vjerovati da pojedini vode, zabranjujući svojim podanicima uporabu djelotvornih kontracepciskih sredstava, ne znaju ovu jednostavnu istinu. Oni daju prednost "prirodnim" metodama ograničenja broja stanovnika, a prirodna metoda je točno ono što će i dobiti. Ona se zove glad.

No, nelagodnost izazvana takvim dugoročnim proračunima sigurno je uvjetovana brigom za buduću dobrobit naše vrste kao cjeline. Ljudi (barem neki) mogu svjesno predviđati pa unaprijed vide razorne posljedice pretjeranog prirasta stanovništva. Po osnovnoj pretpostavci ove knjige, govoreći općenito, strojevima za preživljavanje upravljaju sebični geni od kojih sasvim sigurno ne možemo očekivati predviđanje budućnosti, a niti brigu za dobrobit cijele vrste. Tu se razdvajaju mišljenja Wynne-Edwardsa i ortodoksnih teoretičara evolucije. Wynne-Edwards vjeruje u postojanje nekog puta kojim bi moglo krenuti, i razviti se, stvarno altruističko upravljanje radanja.

U Wynne-Edwardsovom radu, a ni u Ardreyovoj popularizaciji njegovih pogleda, nije istaknuto postojanje mnoštva utvrđenih neospornih činjenica. Očigledna je činjenica da populacije divljih životinjskih vrsta ne rastu astronomskom brzinom, što bi, teorijski, bilo moguće. Populacije divljih životinjskih vrsta ponekad ostaju prilično stabilne s otprilike podjednakim stopama rada i smrtnosti. U mnogim slučajevima, među kojima je slavni primjer leminga, veličina populacija osjetno koleba, žestoke se eksplozije smijenjuju s padovima i gotovo gašenjima. Povremeni ishod je stvarno gašenje populacije, barem na ograničenom području. Ponekad, kao u slučaju kanadskog risa — gde se populacija procjenjuje prema broju krvnog koje proda kompanija Hudson's Bay — kao da se populacija ritmički koleba. Jedino što se sa životinjskim populacijama ne događa je — beskonačno povećanje.

U prirodi, životinje gotovo nikad ne umiru od starosti: glad, bolesti ili grabežljivci dohvate ih mnogo prije nego što životinje stvarno postanu senilne. Još donedavno to je vrijedilo i za čovjeka. Mnoge životinje umiru u "djetinjstvu", mnoge nikad i ne požive dalje od stupnja jajeta. Glad i ostali uzroci smrti konačni su razlog zbog kojeg se populacije ne mogu beskonačno povećavati. No, kao što smo vidjeli na primjeru vlastite vrste, nema potrebe da do toga uopće dode. Već kad bi životinje regulirale samo svoju *stopu rada*, do gladovanja nikad ne bi ni došlo. Po tezi Wynne-Edwardsa, one upravo to i rade. Ali neslaganje je čak i tu manje nego što bi se to iz njegove knjige moglo zaključiti. Pristalice teorije o sebičnom genu rado bi prihvatile to stvarno *reguliranje* stope rada kod životinja. Svaka vrsta teži

manje-više utvrđenoj veličini legla ili okota: nijedna životinja nema neograničen broj mладунčadi. Nema neslaganja u pogledu toga *da li su* stope rađanja regulirane. Neslaganje nastaje oko toga *zašto* su regulirane: kojim se procesom prirodnog odabiranja razvilo planiranje obitelji? Drugim rječima, postoji neslaganje oko toga je li kontrola rađanja kod životinja altruistička i primjenjuje li se radi dobrobiti skupine kao cjeline, ili je sebična pa se primjenjuje zbog dobrobiti jedinke koja se razmnožava. Redom ću raspraviti obje ove mogućnosti.

Wynne-Edwards je pretpostavio da jedinke imaju manje potomaka nego što bi mogle imati radi dobrobiti skupine kao cjeline. On je mislio da normalno prirodno odabiranje nikako ne može dati povoda za evoluciju takve nesebičnosti: prirodno odabiranje reproduktivne stope manje od prosjeka je, u stvari, proturječnost. Zato je on u pomoć prizvao skupno odabiranje, kao što smo to i vidjeli u prvom poglavlju. Po njemu će skupine čiji članovi ograničavaju stopu rađanja imati manje izgleda za nestanak nego suparničke skupine čiji se pripadnici brzo razmnožavaju i dovode u opasnost zalihe hrane. Zato je svijet nastanjen skupinama suzdržljivih roditelja. Individualna ograničenja koja spominje Wynne-Edwards svode se, općenito rečeno, na kontrolu rađanja, no, on je još precizniji i nudi jednu veliku zamisao po kojoj se cjelovit društveni život prikazuje kao mehanizam reguliranja populacije. Primjerice, kod mnogih vrsta životinja dvije su glavne odlike društvenog života *teritorijalna hijerarhija* i *hijerarhija nadmoći*, koje smo već spomenuli u petom poglavlju.

Čitav niz životinja troši mnogo vremena i energije u prividnoj "obrani" neke zemljiste površine koju prirodoslovci nazivaju teritorijem. U životinjskom carstvu, ne samo kod sisavaca, ptica i riba, već i kod kukaca, pa i morskih vlasulja, ta je pojava vrlo rasprostranjena. Taj teritorij može biti neko veće šumsko područje gdje neki par koji leže mlade, primjerice par crvendaća, nalazi hranu. Ili, kao u slučaju morskih galebova, to može biti mala površina na kojoj nema hrane, ali u čijem se središtu nalazi gnijezdo. Wynne-Edwards vjeruje da se životinje boreći se za teritorij, bore za *simboličnu* nagradu, a ne za neku stvarnu nagradu kao što je to zalogaj hrane. U mnogim slučajevima ženke se odbijaju pariti s mužjacima koji ne vladaju nekim teritorijem. I stvarno, često se događa da se ženka pobijedenog mužjaka —

čime je i izgubio vlast nad svojim teritorijem — brzo veže uz pobjednika. Čak i kod prividno vjernih, monogamnih vrsta, ženka je vjerojatno "vjenčana" s mužjakovim teritorijem, a ne sa njim osobno.

Postane li populacija prevelika, pojedine jedinke neće zadržati teritorij te se stoga neće ni razmnožavati. Zato je osvajanje teritorija, po Wynne-Edwardsu, slično stjecanju ulaznice ili dozvole za razmnožavanje. Kako je broj raspoloživih teritorija ograničen, ograničen je i broj dozvola za razmnožavanje. Jedinke se mogu boriti oko tih dozvola, no ukupni broj mladunčadi koji populacija kao cjelina može imati ograničen je količinom teritorija kojima populacija raspolaže. U nekim slučajevima, primjerice kod crvenih tetrijeba, jedinke na prvi pogled stvarno pokazuju suzdržavanje, jer one koje ne mogu osvojiti teritorij, ne samo da se ne razmnožavaju nego i odustaju od daljnje borbe za osvajanje teritorija. Sve se one ponašaju kao da su prihvatile pravila igre: ako do kraja natjecateljske sezone nisi sebi osigurao jednu od pozivnica za parenje, dragovoljno se suzdrži od razmnožavanja i tijekom te sezone ne uznemiruj one sretnije od tebe, kako bi se oni na miru mogli posvetiti produženju vrste.

I hijerarhiju nadmoći Wynne-Edwards tumači slično. Kod mnogih životinjskih skupina, pogotovo u zarobljeništvu, ali u nekim slučajevima i u prirodi, jedinke nauče prepoznavati ostale u populaciji te nauče tko njih u borbi pobjeđuje, a koga one. Kao što smo vidjeli u petom poglavlju, one pokazuju sklonost podređivanja onim jedinkama za koje "znaju" da su jače i da će ionako od njih izgubiti u borbi. Zato prirodoslovac može opisati hijerarhiju nadmoći ili "redoslijed kljucanja" (tako nazvan, jer je prvo opisan na primjeru kokoši) — rangiranje u društvu u kojem svatko zna svoj položaj te mu ne pada na pamet uzdizati se iznad svog položaja. Normalno, ponekad i dolazi do stvarno žestokih borbi, a ponekad jedinke mogu biti promaknute i uzdići se iznad ranije neposredno nadređenih. No, kao što smo vidjeli u petom poglavlju, činjenica da se jedinke nižeg ranga automatski podređuju ima kao opću posljedicu mali broj dugotrajnih borbi i rijetke ozbiljne povrede.

Mnogi ljudi misle da je to "dobra stvar" u smislu skupnog odabiranja. Wynne-Edwards ima mnogo smjelije tumačenje. Jedinke visokog ranga imaju više izgleda za razmnožavanje od je-

dinki niskog ranga, bilo zbog toga što ih ženke više vole, bilo zato što fizički sprečavaju mužjacima niskog ranga približavanje ženkama. U visokom društvenom položaju Wynne-Edwards viđi još jednu dozvolu za rasplod. Umjesto neposredne borbe za ženke, jedinke se bore za društveni položaj i, ne uspiju li time doprijeti u vrh društvene ljestvice, prihvaćaju činjenični gubitak prava na razmnožavanje. Takvi se mužjaci suzdržavaju samih borbi oko ženki, ali zbog povremenih pokušaja stjecanja višeg položaja u populaciji može se reći da se ipak *posredno* bore za ženke. No, kao i u slučaju teritorijalnog ponašanja, ishod ovog "dragovoljnog prihvaćanja" pravila, po kojem je razmnožavanje dopušteno samo mužjacima visokog društvenog položaja, po Wynne-Edwardsu je kontrolirani rast populacije. Umjesto da imaju previše potomaka i potom se gorko osvijedoče da je to bila pogreška, populacije se koriste formalnim borbama oko položaja i teritorija kao sredstvima održavanja svoje veličine nešto ispod razine na kojoj bi glad počela naplaćivati svoj danak.

Među Wynne-Edwardsovim zamislima vjerojatno je najsmješnija ona o *epideiktičkom* ponašanju — ovu riječ je iskovao on sam. Mnoge životinje provode veliki dio vremena u velikim jatima, krdima ili čoporima. Izneseno je mnogo više-manje zdravorazumskih razloga zbog kojih bi prirodno odabiranje davalо prednost takvom udruživanju, a o nekim takvim razlozima govorit će u 10. poglavlju. Wynne-Edwardsova zamisao je potpuno drukčija. On smatra da čvorci navečer prilikom okupljanja golemejih jata, ili komarci rojeći se oko svjetiljke, utvrđuju stanje svojih populacija. Kako Wynne-Edwards smatra da jedinke ograničavaju stopu rađanja u interesu skupine kao cjeline i imaju manje mlađih pri velikoj gustoći populacije — onda razumljivo moraju imati i način mjerjenja te gustoće. Točno tako; termostatu je, kao sastavni dio mehanizma, neophodan termometar. Za Wynne-Edwardsa, epideiktičko ponašanje je namjerno okupljanje u skupine zbog olakšanja procjene veličine populacije. On ne govori o svjesnoj procjeni populacije, već o nekom automatskom živčanom ili hormonskom mehanizmu koji povezuje jedinkino čulno opažanje gustoće vlastite populacije s njenim reproduktivnim sustavom.

Wynne-Edwardsovou teoriju sam pokušao izložiti točno, iako prilično kratko. Ukoliko sam uspio, vi biste sad trebali biti

uvjereni u njenu popriličnu vjerojatnost. No, zahvaljujući ranim poglavljima ove knjige trebali biste biti pripremljeni i na dovoljnu količinu sumnje da možete za dokaze ove Wynne-Edwardsove teorije reći, ma koliko vjerodostojno zvučali, neka budu bolji ili... I, na žalost, dokazi nisu dobri. Oni se sastoje od velikog broja primjera koji se mogu protumačiti Wynne-Edwardsovom teorijom, no isto se tako mogu protumačiti i na ispravniji način "sebičnog gena".

Premda on taj naziv nikad ne bi upotrijebio, glavni tvorac sebičnogenske teorije obiteljskog planiranja je veliki ekolog David Lack. On se posebno bavio brojem ptića u gnijezdima divljih ptica, no njegove teorije i zaključci opće su primjenljivi. Svaka vrsta ptica ima tipičnu veličinu legla. Primjerice, blune i pingvini legu po jedno jaje, čiope tri, a velike sjenice — pet ili više. I tu postoje varijacije: neke čiope legu povremeno samo dva jajeta, a velike sjenice mogu izleći i dvanaest. Opravdano se može pretpostaviti da je broj jaja koja će ženka izleći, i na njima sjediti, barem djelomično pod genskom upravom, poput svih drugih značajki. To znači vjerojatno postojanje gena za leženje dva jaja, suparničkog alela za leženje tri, drugog pak nekog alela za četiri i tako dalje, iako u praksi najvjerojatnije sve to nije tako jednostavno. No, teorija o sebičnom genu tjera nas sad na pitanje koji će od tih gena postati mnogobrojniji u genskoj zalihi. Površno gledano, moglo bi nam se činiti da gen za leženje četiri jaja jednostavno mora imati prednost pred genima za leženje tri ili dva jaja. Pa ipak, razmislimo li malo bolje, postaje jasno da ovaj jednostavni dokaz "što više, to bolje" ne može biti ispravan. On vodi vjerovanju da je bolje izleći pet jaja nego četiri, deset još bolje nego pet, sto još bolje, a najbolje od svega je izleći beskonačan broj jaja. Drugim riječima, taj dokaz logički vodi do apsurda. Očigledno, ako se leže veliki broj jaja, uz dobiti idu i *troškovi*. Povećano leženje mora biti plaćeno manje uspješnom skribi. Glavni je naglasak Lackova učenja da za svaku vrstu i u svakoj situaciji u odredenom okolišu mora postojati optimalna veličina gnijezda. Ono, što ga razlikuje od Wynne-Edwardsa je njegov odgovor na pitanje "optimalna veličina gnijezda — s čijeg staništa?" Wynne-Edwards bi odgovorio da je važni optimum prema kojem bi sve jedinke morale težiti — optimum za skupinu kao cjelinu. Lack bi pak rekao da se svaka sebična jedinka odlu-

čuje za leglo one veličine u kojem će moći odgojiti najveći broj mlađih. Ako je za čiopu optimalna veličina legla troje mlađih, to za Lacka znači da će svaka jedinka pokušavajući ih odgojiti četvoro na kraju završiti s manje potomaka nego opreznije suparničke jedinke koje ih pokušavaju odgojiti samo troje. Očigledni razlog mogao bi biti u podjeli hrane; dijeleći je na četvoro, svaki od potomaka dobije tako malo da ih mali broj preživi do odrasle dobi. To bi vrijedilo već za početno raspoređivanje žumanjka na četiri jaja, a kasnije i za hranu koja se daje izlegnutim mlađima. Po Lacku, dakle, razlozi zbog kojih jedinke reguliraju veličinu svog legla, sve su drugo nego nesebični. One kontrolu rađanja ne primjenjuju zbog izbjegavanja pretjeranog iskorištavanja sredstava skupine. One je koriste zbog što većeg povećanja broja preživjelih budućih potomaka, što je cilj sasvim suprotan onome na koji obično mislimo govoreći o kontroli rađanja.

Podizanje mlađih ptića je skup posao. U proizvodnju jaja majka mora uložiti goleme količine hrane i energije. Uz pomoć partnera, vjerojatno, ona ulaže golem napor i u izgradnju gniazda u kojem će čuvati i štititi jaja. Roditelji provode tjedne i tjedne strpljivo sjedeći na jajima. Zatim, kad se ptići izlegu, roditelji se iscrpljuju gotovo do smrti dovlačeći hranu za njih, neprekidno i bez odmora. Kao što smo već vidjeli, velika sjenica donosi u gniazdo, u prosjeku, jedan zalogaj hrane svakih tridesetak sekundi dok god ima dnevног svjetla. Sisavci poput nas to rade nešto drukčije, ali osnovna tvrdnja da je razmnožavanje vrlo skupo, pogotovo za majku, nije ništa manje točna. Očigledno, pokuša li majka svoje ograničene izvore hrane i energije rasporediti na preveliki broj djece, na kraju bi podigla na noge njih manje nego kad bi krenula sa skromnijim ambicijama. Ona mora naći ravnotežu između rađanja i skrbi. Ukupna količina hrane i ostalih sredstava koje neka ženka ili par moraju priupiti, je onaj ograničavajući čimbenik koji određuje koliko će djece moći odgojiti. Po Lackovoj teoriji, prirodno odabiranje tako uređuje početnu veličinu legla (ili okota i tako dalje) kako bi se iz tih ograničenih sredstava izvukla najveća moguća korist.

Jedinke koje imaju previše djece bivaju kažnjene — ne zato jer se gasi cijela populacija, već jednostavno zato jer će manji broj njihove djece preživjeti. Geni za rađanje previše djece jednostavno se ne prenose slijedećem naraštaju u dovoljnog broju

jer malo djece koja nose te gene doživi odraslo doba. Modernom civiliziranim čovjeku veličina obitelji više nije ograničena ograničenošću sredstava koje roditelji kao jedinke mogu pružiti. Imaju li muž i žena više djece nego što ih mogu odhraniti, država, što znači ostatak populacije, jednostavno nastupa i održava na životu i dobrom zdravlju višak djece. Ne postoji ništa što bi zabranilo paru bez ikakvih materijalnih sredstava da ima i odgaja onoliko djece koliko žena fizički može donijeti na svijet. No, država blagostanja je nešto vrlo neprirodno. U prirodi, roditelji s više djece nego što ih mogu izdržavati nemaju mnogo unuka i njihovi geni ne bivaju prenijeti budućim naraštajima. Nema *potrebe* za altruističkim ograničavanjem stope rađanja, jer u prirodi ne postoji država blagostanja. Svaki gen za pretjeranu popustljivost brzo je kažnen: djeca koja nose taj gen umiru od gladi. S obzirom na to da se mi, ljudi, ne želimo vratiti starim sebičnim običajima kad smo dopuštali umiranje djece prevelikih obitelji od gladi, ukinuli smo obitelj kao jedinicu ekonomskog samozbrinjavanja, i zamjenili je državom. No, povlasticu zajamčenog izdržavanja djece ne treba zloupotrebljavati.

Kontracepciju ponekad napadaju kao "neprirodnu". Ona i je takva — vrlo neprirodna. No, problem je u tome što je takva i "država blagostanja". Mislim da mnogi među nama veruju u državu blagostanja kao nešto vrlo poželjno. No, nije moguće imati neprirodnu državu blagostanja bez istovremene neprirodne kontrole rađanja, jer bi krajnji ishod bio bijeda, i to još veća nego što postoji u prirodi. Država blagostanja je možda najveći altruistički sustav koji je životinjsko carstvo ikad upoznalo, ali svaki altruistički sustav iznutra je nepostojan, jer je otvoren prema zloupotrebama sebičnih jedinki spremnih iskoristiti ga. Pojedini ljudi s više djece nego što su ih u mogućnosti zbrinjavati, vjerojatno u najvećem broju slučajeva znaju premalo da bi ih se moglo optužiti za svjesno i zlonamjerno iskoristavanje. Nasuprot tome, razne ustanove i vođe koji ih namjerno ohrabruju da to čine, ne izgledaju mi toliko bezazleni.

No, da se vratimo divljim životinjama; Lackov dokaz o veličini legla može se općenito primijeniti i na sve ostale primjere koje koristi Wynne-Edwards: na teritorijalno ponašanje, hijerarhiju nadmoći i tako dalje. Uzmimo, primjerice, crvenog tetrijeba kojeg su promatrali on i njegove kolege. Te ptice jedu vri-

jes, a teritorij dijele na pojedina vriješišta koja očigledno sadrže više hrane nego je to vlasniku teritorija stvarno potrebno. Na početku sezone oni se bore za teritorij, no poslije određenog vremena gubitnici prihvataju neuspjeh i prestaju se boriti. Postaju otpadnici koji nikada ne stječu teritorij i pri kraju sezone obično gladuju do smrti. Razmnožavaju se jedino vlasnici teritorija. Da su i gubitnici bez teritorija sposobni za razmnožavanje, pokazuje činjenica da eventualno ubijenog vlasnika teritorija brzo zamjenjuje jedan od bivših otpadnika koji se potom razmnožava. Wynne-Edwards tumači ovaj krajnji oblik teritorijalnog ponašanja, kao što smo vidjeli, kao prihvatanje neuspjeha dobivanja ulaznice, ili dozvole za razmnožavanje, od strane gubitnika; oni to naknadno i ne pokušavaju.

Na prvi pogled, ovo je vrlo neobični primjer koji bi morala objasniti teorija o sebičnom genu. Zašto otpadnici ne pokušavaju, uvijek iznova, istisnuti vlasnike teritorija, sve dok ovi ne posustanu od iscrpljenosti. Izgleda kao da nemaju što izgubiti. No, trenutak! Možda ipak mogu nešto izgubiti. Vidjeli smo da ako vlasnik teritorija slučajno ugine, otpadnik ima izgleda zauzeti njegovo mjesto pa prema tome i razmnožavati se. Ima li neki otpadnik veće izglede naslijediti teritorij na taj način nego ga osvojiti borborom, onda se njemu, kao sebičnoj jedinki, možda više isplati čekati s nadom u nečiju smrt, a ne trošiti uzalud u borbi ono malo energije što je ima. Za Wynne-Edwardsa, uloga je otpadnika u dobrobiti skupine spremno čekanje po strani i biti pripravan, kao zamjena, preuzeti ulogu svakog vlasnika teritorija koji je umro na pozornici razmnožavanja skupine. Sad vidišmo da bi to za njih, promatrane kao čisto sebične jedinke, mogla biti i najbolja strategija. Kao što smo vidjeli u četvrtom poglavlju, životinje možemo promatrati kao kockare. Za nekog kocvara čekanje i nada može biti najbolja strategija, a ne strategija razjarenog bika pred vratima.

Slično tome, teorijom o sebičnom genu jednostavno se mogu objasniti i mnogi drugi primjeri iz životinjskog svijeta koji uključuju pasivno "prihvatanje" nereprodukтивnog statusa. Opći oblik tog objašnjenja uvijek je isti: za životinju je najpametnije privremeno se suzdržati, nadajući se boljim izgledima u budućnosti. Morski slon koji ostavlja vlasnike harema na miru, ne čini to zbog dobrobiti skupine. On čeka pogodnu prigodu, nadajući

se povoljnijem trenutku. Čak i ako taj trenutak nikada ne dode i on na kraju ostane bez nasljednika, njegovo kockanje *moglo* se isplatiti, premda gledajući unatrag, vidimo da mu se nije isplatio. A kad milijuni leminga bježe od središta populacijske eksplozije, oni to ne čine zbog smanjenja gustoće naseljenosti područja koje ostavljaju za sobom! Oni traže, svaki sebični pojedinac za sebe, manje pretrpano mjesto na kojem će živjeti. Činjenica da svaki pojedinac, promatran zasebno, može i ne uspjeti pronaći takvo mjesto pa tako i umrijeti, je nešto što vidimo tek gledajući unatrag. To ne umanjuje vjerojatnost kockanja da bi ostajanje na starom mjestu bilo još neuspješnije.

Činjenica da prenaseljenost ponekad smanjuje stopu rađanja dobro je dokumentirana. Ona se katkad uzima kao dokaz za Wynne-Edwardsoviju teoriju. No, to je potpuno pogrešno. Ta je činjenica doduše u suglasnosti s njegovom teorijom, ali je isto tako i u suglasnosti s teorijom o sebičnom genu. Primjerice, u jednom su ispitivanju miševi stavljeni u ograđeni prostor na otvorenome, dano im je obilje hrane i dopušteno slobodno razmnožavanje. Populacija je rasla do određene točke i zatim je počela opadati. Ustanovilo se da je razlog za to smanjenje bila, kao posljedica prenaseljenosti, smanjena plodnost ženki: rađale su manje mladunčadi. Mnogi izvještaji potvrđuju ovu pojavu. Njezin neposredni uzrok često se naziva "stres", iako davanje takvog naziva samo po sebi ne doprinosi objašnjenju. U svakom slučaju, koji god neposredni uzrok bio, za njegovim krajnjim ili evolucijskim objašnjenjem i dalje treba tragati. Zašto prirodno odabiranje daje prednost onim ženkama koje smanjuju stopu rađanja kad populacija postane pretrpana?

Wynne-Edwardsov odgovor je jasan. Grupno odabiranje daje prednost onim skupinama čije ženke procjenjuju veličinu populacije te stopu rađanja prilagođuju zalihamama hrane. U eksperimentalnim okolnostima nikad nije prijetila oskudica hrane, no od miševa se nije moglo očekivati da to znaju. Oni su programirani za život u prirodi, a za očekivati je da je u prirodnim okolnostima prenaseljenost pouzdani pokazatelj buduće gladi.

Što na to kaže teorija o sebičnom genu? Gotovo isto to, ali uz jednu presudnu razliku. Sjećate li se da, po Lacku, životinje teže rađanju optimalnog broja mlađih, i to optimalnog sa svog vlastitog sebičnog gledišta. Ako ih *rode* premalo ili previše, na

kraju će ih *odgojiti* manje nego bi ih odgojili nakon ispravne procjene. E sad, taj broj "koliko treba" vjerojatno je manji onih godina kad je populacija pretrpana, nego onih godina kad je populacija rijeda. Već smo se složili da prenaseljenost vjerojatno pretkazuje glad. Naravno, ako je ženka suočena s pouzdanim dokazom da treba očekivati glad, u njenom je sebičnom interesu smanjenje stope rađanja. Suparnice koje na naznake upozorenja ne reagiraju na taj način, na kraju će odgojiti manje mладунčadi, iako su ih, možda, rodile više. Stoga na kraju stižemo do gotovo istog zaključka do kojeg i Wynne-Edwards, no do njega smo došli potpuno drukčijim evolucijskim razmišljanjem.

Teorija o sebičnom genu nema teškoća čak ni pri objašnjanju "epideiktičkog pokazivanja" Vjerojatno se sjećate da je Wynne-Edwards iznio pretpostavku o namjernom zajedničkom pokazivanju životinja u goleminama skupinama kako bi svakoj jedinke olakšale spoznaju o gustoći populacije, a prema njemu i određivanje broja potomaka koje će roditi. Nema nikakvog neposrednog dokaza da je bilo koje okupljanje, u stvari, epideiktičko, no zamislimo da je takav dokaz nađen. Bi li on smetao teoriji o sebičnom genu? Ni najmanje.

Čvorci noće zajedno u goleminu jatima. Uzmimo dokazanost pretpostavke da smanjena plodnost tih ptica slijedećeg proljeća nije samo zbog ovog okupljanja tijekom zime, već da je ono i neposredni rezultat toga što se međusobno stalno čuju. Pokusima se može dokazati da jedinke izložene magnetofonskim zapisima vrlo glasnog cvrkuta velikog broja čvoraka nose manje jaja nego jedinke koje su izložene mirnijem cvrkutu manjeg broja čvoraka. Po definiciji to bi značilo da pozivi čvoraka tvore neku vrstu epideiktičkog pokazivanja. Teorija o sebičnom genu objasnila bi to na potpuno isti način kao u slučaju miševa.

I opet polazimo od pretpostavke da su geni za stvaranje većih obitelji nego što ih je moguće izdržavati automatski kažnjavani i postaju manje brojni u genskoj zalihi. Zadatak je uspješne ženke, kao sebične jedinke, predvidjeti u slijedećoj sezoni razmnožavanja za nju optimalnu veličinu legla. Sjetite se iz četvrtog poglavlja onog posebnog smisla u kojem koristimo riječ predviđanje. Kako neka ptica može predvidjeti koja je optimalna veličina njenog legla? Koje varijable utječu na to njen predviđanje? Možda mnoge vrste prave određena stalna predviđanja, ko-

ja se ne mijenjaju od godine do godine. Za blune je, recimo, prosječna optimalna veličina legla jedno jaje. Možda se u godinama posebno bogatim ribom stvarni optimum može privremeno povećati na dva jajeta. Kako blune nemaju načina unaprijed saznati da li će neka godina biti rodna ili ne, ne možemo očekivati od ženki, kao jedinki, riskiranje i uzaludno trošenje sredstava na dva jaja, kad bi to u prosječnoj godini naškodilo njihovom reproduktivnom uspjehu.

No, kod nekih drugih vrsta, recimo kod čvoraka, načelno bi bilo moguće već zimi predvidjeti hoće li slijedeće proljeće dati bogatu žetvu pojedinih izvora hrane. Seosko pučanstvo ima mnogobrojne stare poslovice u kojima se po nekim znacima, primjerice po obilju nekih bobica, može uspješno predvidjeti kakvo će vrijeme biti slijedećeg proljeća. Bez obzira na točnost takvih narodnih vjerovanja, logična je mogućnost postojanja takvih znakova pa, teorijski, dobra proročica može svake godine prilagoditi veličinu svog legla na vlastitu korist. Te su bobice, možda, poudani predznak, a možda to i nisu, no, kao i u slučaju onih mjeseva gustoća populacije bit će dobar predznak. Načelno, ženka čvorka mogla bi znati da će se, kad slijedećeg proljeća počne hraniti svoje mlade, morati boriti za hranu sa suparnicama iste vrste. Kad bi nekako mogla već zimi procjeniti lokalnu gustoću vlastite vrste, bila bi joj to snažna pomoć u predviđanju koliko će na proljeće biti teško osigurati hranu za mlade. Otkrije li da je populacija čvoraka neke zime izrazito velika, s njenog vlastitog sebičnog gledišta oprezna bi politika bila snesti srazmjerno manji broj jaja: po njenoj procjeni, optimalna veličina legla bila bi manja.

Onog trenutka kad postane jasno da jedinke smanjuju veličinu svoga legla na temelju vlastite procjene gustoće populacije, svaka će sebična jedinka imati koristi bude li se pred suparnicima ponašala kao da je populacija velika; bez obzira na to da li je to točno ili ne. Procjenjuju li čvorci veličinu populacije po jačini buke prilikom zimskih okupljanja za spavanje, svakoj bi se jedinki isplatilo što glasnije javljanje kako bi drugima zvučala kao dva, a ne kao jedan čvorak. Ovu zamisao o životinjama koje "glume" više životinja napomenuo je u jednom drugom kontekstu J. R. Krebs, a što je nazvano učinak dobrega poteza (*Beau Geste Effect* ), nazvan po romanu u kojem je jedna jedinica fran-

čuske Legije stranaca koristila sličnu taktiku. U našem je slučaju svrha toga navesti susjedne čvorke na smanjenje veličine *njihovog* legla na razinu manju od stvarnog optimuma. Da ste vi čvorak kome je to pošlo za rukom, vama kao sebičnoj jedinki bila bi to velika korist, jer ste smanjili broj onih jedinki koje ne nose vaše gene. Zato zaključujem da je Wynne-Edwardsova zamisao o epideiktičkom pokazivanju stvarno dobra: on je možda cijelo vrijeme bio u pravu, no iz pogrešnih razloga. Općenitije rečeno, hipoteza Lackovog tipa dovoljno je jaka za objašnjenje, u smislu teorije o sebičnom genu, svih dokaza koji prividno podržavaju teoriju o skupnom odabiranju, ukoliko bi se pojavio neki takav dokaz.

Iz ovog poglavlja možemo zaključiti da roditelji kao jedinke primjenjuju planiranje obitelji, ali više u smislu optimizacije svoje stope rađanja nego njenog ograničavanja radi javne dobrobiti. Štoviše, oni pokušavaju povećati broj djece koju će imati i koja će preživjeti, što znači da ih pokušavaju imati ni previše, a ni pre malo. Gen koji je odgovoran za previše djece neke jedinke nema izgleda za preživljavanje u genskoj zalihi, jer djeca koja naslijeduju takve gene nemaju izgleda za preživljavanje do odraslog doba. Dakle, toliko o kvantitativnom razmatranju veličine obitelji. Sad dolazimo na sukobe interesa unutar obitelji. Da li se majci uvijek isplati podjednako postupati sa svom svojom djecom, ili ona može imati svoje miljenike? Treba li obitelj djelovati kao jedinstvena suradnička cjelina ili moramo očekivati sebičnost i prijevare čak i unutar obitelji? Hoće li svi članovi neke obitelji raditi zajedno kako bi postigli isti optimum, ili se "neće slagati" oko toga što je taj optimum? To su pitanja na koja ćemo pokušati odgovoriti u slijedećem poglavlju. Pitanje u svezi s tim — mogu li sukobi interesa nastati i između spolova — odgađamo za deveto poglavljje.

# 8

## BORBA GENERACIJA

Započnimo razmatranjem prvog pitanja koje smo postavili pri kraju prošlog poglavlja. Treba li majka imati miljenike ili mora biti podjednako nesebično raspoložena prema svoj svojoj djeci? No, ponovno moram dati ono svoje uobičajeno upozorenje, pa makar bio i dosadan. Riječ "miljenik" nema nikakvih subjektivnih konotacija, kao što ni riječ "treba" nema moralnih. Ja majku promatram kao stroj programiran za uradak svega što je u njenoj moći kako bi po području proširila kopije gena koje nosi. Kako smo mi svi ljudi koji znaju što znači svjesna namjera, čini mi se prikladno koristiti se jezikom namjera kao metaforom kojom ću objasniti ponašanje strojeva za preživljavanje.

Sto bi u stvarnosti značilo kad bismo rekli za neku majku da više voli neko dijete? To bi značilo da ona svoja sredstva dijeli na svoju djecu nejednak. Sredstva koja majka može podijeliti na djecu su raznovrsna. Jedno od njih je hrana, a uz nju i trud uložen u njeno prikupljanje, jer i taj trud majku nešto košta. Rizik koji preuzima štiteći mладунче od grabljivaca još je jedno od sredstava koje majka može "potrošiti". Energija i vrijeme potrošeni u održavanju glijezda ili doma, zaštiti od prirodnih nepogoda i, kod nekih vrsta, vrijeme potrošeno za obuku djece, vrlo su vrijedna sredstva koja majka može pružati djeci, podjednako ili nejednako, već prema vlastitom "odabiru".

Teško je zamisliti neku zajedničku mjeru s pomoću koje bi se mogla izraziti sva ta sredstva koja roditelj može uložiti. Kao što se ljudska društva koriste novcem kao univerzalnom konvertibilnom vrijednosti koja se može pretvoriti u hranu, zemljište ili radno vrijeme, tako je i nama potrebna neka vrijednost

kojom bismo mjerili sredstva što ih određeni stroj za preživljavanje može uložiti u život neke druge jedinke, posebno u život svog djeteta. Primamljivo je mjerjenje energije putem kalorija pa su se neki ekolozi posvetili izračunavanju troškova energije u prirodi. Ipak, to nije odgovarajuća mjera, jer se samo od oka može pretvoriti u vrijednost koja je stvarno važna, u "zlatni standard" evolucije, u preživljavanje gena. Godine 1972. R. L. Trivers je prikladno riješio ovaj problem svojim pojmom *roditeljskog ulaganja* (premda, ako bismo čitali između gusto zbijenih redova, učinilo bi nam se da je sir Ronald Fisher, najveći biolog dvadesetog stoljeća, mislio na isto 1930. godine, govoreći o "roditeljskim troškovima").\*

Roditeljsko ulaganje (RU) definirano je kao "svako ulaganje roditelja u nekog potomka kao jedinku, što povećava izglede tog potomka za preživljavanje (a samim tim i njegov uspjeh u razmnožavanju) po cijenu roditeljske mogućnosti ulaganja u nekog drugog potomka". Ljepota Triversovog pojma roditeljskog ulaganja je u tome što se ulaganje mjeri jedinicama koje su vrlo bliske stvarnim jedinicama. Kada neko dijete potroši izvjesnu količinu majčinog mlijeka, količina potrošenog mlijeka ne mjeri se ni litrama ni kalorijama, već jedinicama štete nanijete ostaloj djeci iste majke. Primjerice, ima li majka dvoje djece, X i Y i X popije pola litre mlijeka, glavni dio RU koji predstavlja tih pola litre mlijeka mjeri se jedinicama povećane vjerojatnosti smrtnosti potomka Y, jer on nije popio tih pola litre mlijeka. RU se mjeri jedinicama smanjene očekivane dužine života ostale djece, rođene ili koja će se tek roditi.

Roditeljsko ulaganje nije potpuno idealna mjera jer previše naglašava važnost roditeljstva, nasuprot ostalim genetskim rođacima. Idealno bi se bilo koristiti općom mjerom *nesebičnog ulaganja*. Za jedinku A možemo reći da ulaže u jedinku B ako time povećava njene izglede za preživljavanje, a po cijenu smanjenja vlastite mogućnosti za daljnje ulaganje u ostale jedinke, uključujući tu i nju samu, procjenjujući te troškove temeljem odgovarajuće srodnosti. Tako bi roditeljsko ulaganje u neko dijete u idealnom slučaju trebalo mjeriti u smislu ugrožene očekivane dužine života ne samo ostale djece, već i nećaka, nećakinja, samog roditelja i tako dalje. No, sve je to ipak samo igra riječima, a u praktičnoj primjeni Triversova je mjera sasvim dobra.

Po tome, svaka odrasla jedinka raspolaže, tijekom svog cijelog životnog vijeka, određenom ukupnom količinom RU koju može uložiti u djecu (ili u ostale rođake i u samu sebe, ali ćemo zbog jednostavnosti u obzir uzeti samo djecu). Ta količina predstavlja zbroj sveukupne hrane koju ona može skupiti ili proizvesti tijekom svog života, sve rizike kojima se spremila izložiti i sveukupnu energiju i trud koje je sposobna uložiti u dobrobit djece. Kako da mlada ženka, koja je tek zakoračila u svijet odraslih, uloži svoja životna sredstva? Koja je to politika ulaganja koju bi bilo mudro slijediti? Iz Lackove teorije već smo uvidjeli da podijela njenih ulaganja na preveliki broj djece ne bi bilo za nju baš najbolje rješenje. Na taj bi način izgubila previše gena: ne bi imala dovoljno unučadi. S druge pak strane, ona ne smije sva svoja ulaganja posvetiti premalom broju djece — razmaženim derištima. Ona si svakako može osigurati *nekoliko* unučadi, ali suparnice koje su ulagale u optimalni broj djece na kraju će imati više unučadi. Toliko o nepristranoj politici ulaganja. Ono što nas u stvari zanima je pitanje isplativosti nejednakog raspoređivanja majčinog ulaganja na svoju djecu, to jest — treba li ona imati miljenike.

Odgovor je jasan — nema genetičkih razloga zbog kojih bi majka morala imati miljenike. Njena je srodnost sa svom njenom djecom podjednaka —  $1/2$ . Za nju je optimalna strategija *podjednako* ulaganje u najveći broj djece koju može podići do dobi kad će i oni moći imati potomke. Ali, kao što smo već vidjeli, osiguravanje života nekim jedinkama nosi manje rizika nego osiguravanje života drugim. Neki nedorasli kržljavko nosi isto toliko majčinih gena koliko i njegova snažnija braća iz legla. Ali njegova životna očekivanja su manja. To drugim riječima znači da je njemu, za izjednačavanje s braćom, *potrebno* više roditeljskog ulaganja nego što mu pripada. Majci se, ovisno o okolnostima, može više isplatiti prestanak hranjenja kržljavka i prebacivanje onog dijela roditeljskog ulaganja koji je njemu pripadao na njegovu braću i sestre. Njoj se, u stvari, može čak isplatiti da njime nahrani njegovu braću i sestre ili da ga sama pojede i iskoristi ga za stvaranje više mlijeka. Krmače ponekad proždiru svoje prasiće, no ne znam da li se posebno okomljuju na one kržljave.

Kržljavci su poseban slučaj. Možemo načiniti i neka općeni-

tija predviđanja kako na majčinu sklonost za ulaganje u neko dijete može utjecati dječji uzrast. Kad se nalazi pred neposrednim izborom o spašavanju života jednom ili drugom djetetu, te ako će dijete koje neće spašavati sigurno umrijeti, majka bi trebala dati prednost starijem djetetu. Jer, umre li starije dijete, izgubit će više svog životnog roditeljskog ulaganja nego ako umre mlađe. Možda će to biti razumljivije ako se napomene da će spašavanjem mlađeg brata majka morati u njega uložiti još dosta skupih sredstava samo kako bi ga podigla do uzrasta na kojem je stariji brat već bio.

S druge strane, ako nije riječ o tako strogom izboru između života i smrti, za nju bi moglo biti najbolje dati prednost mlađem djetetu. Pretpostavimo primjerice da ona dvoji kome dati zalogaj hrane — mlađem ili starijem djetetu. Više je vjerojatno da je starije dijete, bez tude pomoći, sposobnije od mlađeg priskrbiti sebi hranu. Zato, prestane li ga majka hraniti, ono ne mora umrijeti. No, mlađe dijete, koje je premalo za samostalno prijavljanje hrane — vjerojatnije će umrijeti ako majka hranu daje njegovom velikom bratu. No, čak i slučaju kad bi majka prije pristala da umjesto starijeg brata umre mlađi, ona hranu ipak može dati mlađem, jer veći ionako ima manje izgleda da će umrijeti od gladi. Zato ženke sisavaca i odbijaju svoju djecu od prisiju umjesto da ih hrane dok su živa. U životu svakog djeteta nailazi trenutak kad se majci isplati prebaciti ulaganja s njega na buduću djecu. Kad taj trenutak dođe, ona će vjerojatno poželjeti odbiti ga od prisiju. Od majke, koja bi na neki način mogla saznati da joj je dotično dijete ujedno i posljednje, mogao bi se očekivati nastavak ulaganja njenih sredstva u njega do kraja njenog života, pa možda čak i da ga doji kao odraslog. Ipak, pri tom ona mora "procijeniti" isplati li joj se možda više ulagati u unuciće, ili nećake i nećakinje, jer iako su joj ovi samo upola bliski no njeni rođeni djeca, njihov učinak na dobitak iz njenog ulaganja može biti više od dvostruko veći nego što je to od jednog njenog djeteta.

Ovo je sada pravi trenutak za spominjanje zanimljive pojave, poznate pod nazivom menopauza, onog prilično naglog završetka reproduktivne plodnosti žena srednjih godina. Kod naših davnih predaka to vjerojatno i nije bila obična pojava, jer mnoge žene nisu ni doživjele te godine. No ipak, razlika između nagle

promjene u životu žena i postepenog zamiranja plodnosti kod muškaraca ukazuje da u menopauzi postoji nešto genetski "pomišljeno" — da je ona neko "prilagođavanje". To je prilično teško objasniti. Na prvi pogled od žene bismo trebali očekivati ne prestano rađanje djece sve dok ne umre, iako bi tijekom godina bila sve manja vjerojatnost za preživljavanje svakog njenog slijedećeg djeteta. Je li to vrijedno truda? Tu se moramo podsjetiti da je ona isto tako u rodu i sa svojim unučićima, iako upola manje bliskom.

Zbog različitih razloga, možda povezanih s Medawarovom teorijom starenja (strana 53), žene su, živeći u prirodi, tijekom svojih godina postajale sve manje uspješne u skrbi za djecu. Stoga je očekivana dužina života djeteta neke starije majke bila manja od dužine života djeteta mlađe majke. To znači, kad bi neka žena istoga dana dobila dijete i unuče, njeni bi unuči moglo očekivati duži život od njenog djeteta. Kad je žena dospjela u godine kad su prosječni izgledi svakog njenog djeteta za preživljavanje do odraslog doba bili točno upola manji nego što su to izgledi svakog njenog unuka istog uzrasta — svaki je gen za ulaganje u unuke, a ne u djecu, pomalo dobivao prednost. Takav gen nosi samo jedno od četvoro unuka; suparnički gen nosi jedno od dvoje djece, no veća očekivana dužina života unuka odnosi prevagu pa gen za "prema unucima" prevladava u zalihi gena. Žena ne bi mogla potpuno ulagati u unuke kad bi nastavila rati vlastitu djecu. Zbog toga geni za reproduktivnu neplodnost u srednjim godinama postaju sve brojniji, budući da su takvi geni prenijeti u tijelima unuka, čijem je preživljavanju pridonio bakin altruizam.

Ovo je jedno od mogućih objašnjenja evolucije menopauze kod žena. Plodnost muškaraca gubi se postupno, a ne naglo, vjerojatno zbog relativno malog ulaganja mužjaka u svako vlastito dijete. Ukaže li mu se prilika da ima djecu s mlađim ženama, čak će i vrlo starom čovjeku uvijek biti isplativije ulaganje u djecu nego u unučice.

U ovom smo poglavlju, kao i u prošlom, sve promatrali s roditeljskog gledišta, uglavnom majčinog. Pitali smo se treba li od roditelja očekivati favoriziranje miljenika i koja je, općenito uzevši, najbolja politika ulaganja koju bi roditelj mogao usvojiti. No, možda i svako dijete može utjecati na to koliko će njegovi

roditelji ulagati u njega, nasuprot ulaganjima u njegovu braću i sestre. Čak i ako roditelji "ne žele" pokazati pristranost u odnosu na svoju djecu, može li se dogoditi da si djeca nastoje izboriti povlašteni položaj? Bi li im se to isplatilo činiti? Točnije, bi li geni za sebičnost među djecom postali mnogobrojniji u genskoj zalihi nego suparnički geni odgovorni za prihvaćanje samo onog što nekome pravedno pripada? Tu građu je sjajno je obradio Trivers, u jednom članku iz 1974. godine, pod naslovom *Sukob roditelj/potomak*.

Majka je u jednakom rodu sa svom svojom djecom, već rođenom i onom koja će se tek roditi. Isključivo genetski promatrano, ona ne bi trebala imati favorizirane miljenike, što smo već i vidjeli. Pokazuje li majka ipak neku pristranost, ona bi se trebala temeljiti na razlikama u očekivanoj dužini života, ovisno o starosti i ostalim okolnostima. Majka je, kao i svaka druga jedinka, dvostruko više "srodna" sama sa sobom nego s bilo kojim svojim djetetom. Pod uvjetom da je sve drugo jednako, to bi značilo da bi ona trebala najviše svojih sredstava sebično ulagati u samu sebe — no, sve drugo *nije* jednako. Ona za dobrobit svojih gena može više učiniti ako umjesto u sebe uloži dobar dio svojih sredstava u djecu. Djeca su mlada i bespomoćnija od nje pa stoga od svakog njenog ulaganja mogu imati više koristi nego ona sama. Geni za ulaganje u bespomoćnije jedinke, a ne u sebe samoga, mogu prevladati u genskoj zalihi, iako korisnici takvih ulaganja sadrže tek dio ulagačevih gena. To je razlog zbog kojeg životinje iskazuju roditeljsku nesebičnost, odnosno zašto iskazuju bilo koju vrstu rođačkog odabranog altruizma.

No, pogledajmo to sada s gledišta djeteta. Ono je u jednakom bliskom rodu sa svakim bratom i sestrom, kao što je njegova majka s njim. U svim tim slučajevima srodnost je  $1/2$ . Stoga dijete "želi" da majka jedan dio svojih sredstava ulaže i u njegovu braću i sestre. Genski govoreći, ono je prema njima jednak nesebično raspoloženo kao i majka. Ali, s druge strane, dijete je dva put bliže samome sebi nego bilo kojem bratu ili sestri, pa će zbog toga poželjeti za sebe više majčine skrbi nego što to ona ulaže u bilo kojeg njegovog brata ili sestru, pod uvjetom da je sve ostalo jednak. A u ovom slučaju — ostalo zaista može biti jednak. Ako ste vi i vaš brat istih godina i obojica imate jednaku korist od pola litre majčinog mlijeka, onda biste "moralni" po-

kušati oteti za sebe više nego što je pravedno, a isto to bi morao pokušati i vaš brat. Jeste li ikada vidjeli prasiće kako skviče ne bi li se svaki od njih prvi približio krmači kad ova legne da ih podoji? Ili djecu kad vrište tukući se oko posljednjeg komada torte? Izgleda da sebična pohlepa uvjetuje velik dio dječjeg ponašanja.

Ali ni to nije sve. Natječem li se s bratom za zalogaj hrane i ako je brat mnogo mlađi od mene pa od te hrane može imati više koristi nego ja, mojim bi se gemima možda isplatilo njemu prepuštiti taj komad hrane. Stariji brat može za altruizam biti potpuno isto motiviran kao i roditelji: u oba slučaja, kao što smo vidjeli, srodnost je 1/2 i u oba slučaja mlađa jedinka može bolje iskoristiti uložena sredstva nego starija. Posjedujem li gen za prepuštanje hrane, onda postoji 50 posto izgleda da ga ima i moj brat. Iako taj gen ima dvaput više izgleda da bude u mom vlastitom tijelu — sto postoje u mome tijelu — moja potreba za hranom može biti manja nego što je polovica bratove potrebe. Općenito govoreći, dijete bi "moralo" otimati više roditeljskog ulaganja nego što mu pripada, ali samo do određene granice. Do koje to granice? Do one, na kojoj je čisti trošak njegove braće i sestara, rođenih ili onih koji se mogu roditi, točno dvostruk u odnosu na korist koju otimanje donosi njemu samome.

Raspravimo sad odvikavanje od sisanja i kad ga započeti. Svaka majka želi u jednom trenutku prestati dojiti sadašnje dijete kako bi se mogla pripremiti za slijedeće. Kako je mlijeko pogodni izvor hrane do kojeg dolazi bez truda, sadašnje dijete ne želi biti odbijeno od sisanja i samo se brinuti za život. Točnije, ono će na kraju ipak otići i samostalno se brinuti o sebi, no to tek onda kad će za njegove gene biti korisnije ostaviti majci slobodu odgoja njegove mlađe braće i sestara, nego ako samo ostane uz nju. Što je dijete starije, to je manja dobit koju ono izvlači iz tih pola litre majčinog mlijeka. Jer što je veće, tih pola litre mlijeka je sve manji dio njegovih potreba za hranom, a ujedno postaje sve sposobnije da se, bude li prisiljeno, skrbi samo o sebi. Stoga, popije li neko starije dijete pola litre mlijeka koje je moglo biti uloženo u mlađe dijete, ono uzima srazmjerno veći dio roditeljskog ulaganja za sebe nego popije li tih pola litre mlijeka mlađe dijete. Rastom djeteta dolazi i trenutak kada će se majci više isplatiti prestati ga dojiti i umjesto u njega — početi

ulagati u novo dijete. Nešto kasnije nastupit će doba kada će samo starije dijete najviše pridonijeti svojim genima prestankom sisanja. To je onaj trenutak kad će pola litre mlijeka više koristiti kopijama njegovih gena koje bi *mogle biti* prisutne u njegovoj braći i sestrama, nego što doprinose genima koji *jesu* prisutni u njemu samome.

Neslaganje između majke i djeteta nije apsolutno neslaganje već kvantitativno — u ovom slučaju neslaganje oko vremen-skog usklađivanja. Majka je spremna nastavljati s dojenjem sa-dašnjeg djeteta sve do trenutka dok ulaganje u njega ne do-stigne točku "isplativosti", uvezši u obzir očekivanu dužina nje-govog života i količinu sredstava već uloženih u njega. Do ovdje nema nikakvih neslaganja. Slično tome, i majka i dijete složno ne žele da ono nastavi sisanje i poslije trenutka kad će cijena koju plaćaju buduća djeca biti dvostruko veća od koristi koju ima sa-dašnje dijete. No, majka i dijete se ne slažu u pogledu prijelaz-nog razdoblja, razdoblja kad dijete dobiva više nego mu po majčinom mišljenju pravedno pripada, ali kad je još uvijek cije-na koju plaćaju ostala djeca i dalje manja od dvostrukе u odnosu na korist koju to dijete ima.

Vrijeme odbijanja od sisanja samo je jedan primjer pred-mata sukoba interesa između majke i djeteta. Na njega se može gledati i kao na neslaganje između neke jedinke i svih njenih bu-dućih, još nerodenih braće i sestara, s tim što majka staje na stranu svoje buduće, još nerodene djece. Još neposrednije natje-canje za majčino ulaganje može biti ono između istovremenih suparnika u leglu ili gnijezdu. I ovdje će majci obično biti važna samo pravedna raspodjela.

Mnoge mlade ptice roditelji hrane u gnijezdu. Svi oni drže kljuniće širom otvorene i deru se iz svega glasa dok roditelj spu-šta crvića ili neki drugi zalogaj hrane u otvoreni kljun pojedinog ptića. Koliko će se glasno pojedino mlado derati bilo bi, u ideal-nom slučaju, srazmjerno njegovoj gladi. Zato, bude li roditelj uvijek davao hranu najglasnijem, svi će ptići dobiti pravedno, jer kada jednomo bude dosta, on se više neće derati onako gla-snno. Tako bi bilo u najboljem od svih mogućih svjetova — kada jedinke ne bi varale. No, u svjetlu našeg pojma sebičnog gena moramo očekivati himbene jedinke, laž glede gladi. To laganje će se neprestano povećavati, na prvi pogled sasvim besmisleno,

jer možemo zamisliti, budu li svi lagali i preglasno se drečali, određena razina glasnoće postat će norma i, u stvari, prestati biti laž. Pa ipak, povratka nema, jer svaka jedinka koja načini prvi korak u pravcu smanjenja glasnoće drečanja, bit će kažnjena smanjenim hranjenjem te će najvjerojatnije ostati gladna. No, pijukanje ptića ne postaje beskonačno glasno iz nekih drugih razloga. Primjerice, glasno drečanje privlači grabljivice, a uz to zahtjeva i više energije.

Ponekad, kao što smo vidjeli, u leglu postoji i neki žgoljavko, mnogo manji od ostalih. On se nije sposoban boriti za hranu jednako snažno kao ostali pa žgoljavci često ugibaju. Proučili smo okolnosti pod kojima bi se majci stvarno isplatilo pustiti žgoljavka uginuti. Po intuiciji bismo mogli pretpostaviti da će se sam žgoljavko nastojati boriti do posljednjeg daha, ali teorijska predviđanja to neminovno ne potvrđuju. Čim neki žgoljavko postane tako malen i slab da se očekivana dužina njegovog života smanji na vrijednost kada će korist koju će on imati od roditeljskog ulaganja biti manja od pola koristi koju isto ulaganje potencijalno može dati ostaloj djeci, žgoljavko će pristojno i drage volje uginuti. Time će on najviše pomoći svojim genima. Zapravo gen koji daje uputu: "Tijelo moje, ako si mnogo manje od tjele tvoje braće u leglu, diži ruke od borbe i ugini" — mogao bi biti uspješan u genskoj zalihi, jer ima 50 posto izgleda da će se naći i u tijelu svakog spašenog brata ili sestre, dok su izgledi da preživi u tijelu žgoljavka ionako vrlo mali. U životu žgoljavka mora postojati točka s koje više nema povratka. Prije nego što dostigne tu točku, on se mora boriti za preživljavanje. No, čim je dostigne mora se predati i, po mogućnosti, dopustiti da ga pojedu roditelji i ostali iz legla.

To nisam spomenuo kad smo raspravljali o Lackovoj teoriji veličine legla, no opravdano je da majka, koja se ne može odlučiti koja je optimalna veličina legla u tekućoj godini — usvoji sljedeću strategiju. Ona može snijeti jedno jaje više nego što "misli" da će vjerojatno biti stvarni optimum. Zatim, dogodi li se te godine bolja žetva od očekivane, ona će odgojiti i to jedno dijete više. Ako ne, može skresati svoje gubitke. Bude li uvijek vodila računa i hranila svoje mlade istim redoslijedom, recimo po veličini, pobrinut će se da jedno, možda žgoljavko, brzo ugine pa na njega neće biti potrošeno previše dobara, osim početnog

ulaganja u žumanjak ili nešto odgovarajuće. S majčinskog staništa, to bi moglo biti objašnjenje za pojavu žgoljavaca. U majčinoj okladi s prirodom, on je žrtvovan. To je zapaženo kod mnogih ptica.

Upotrijebimo li onu našu metaforu po kojoj je životinja, kao jedinka, stroj za preživljavanje koji se ponaša kao da mu je "svrha" očuvanje vlastitih gena, onda možemo govoriti o sukobu između roditelja i potomaka, o borbi generacija. Ta je borba luka, i svaka se strana snalazi kako najbolje može. Dijete neće propustiti priliku za varanje. Pravit će se gladnjim nego što je, možda i mlađim, i u većoj opasnosti nego što je stvarno. Ono je premalo i preslabo za fizičko maltretiranje roditelja, ali će se koristiti svakim psihološkim oružjem koje mu bude na raspolaganju: laganjem, varanjem, izrabljivanjem, sve do točke kad će početi kažnjavati svoje rođake više nego što to dopušta njegova genetska srodnost s njima. Roditelji, s druge pak strane, moraju biti oprezni i moraju nastojati da tim laganjem i varanjem ne budu prevareni. To je jednostavno postići. Zna li roditelj da će njegovo dijete lagati gledi gladi, može primjeniti taktiku po kojoj bi ga hranio određenom količinom hrane i ni mrvicom više, iako dijete nastavlja s vikom. Problem se može pojaviti ako dijete možda ipak ne laže pa će, umre li zbog toga, roditelji izgubiti dio svojih dragocjenih gena. Neke ptice mogu ugimuti već poslije gladovanja od svega nekoliko sati.

A. Zahavi je ukazao na posebno opak oblik dječje ucjene: dijete tako vrišti kao da namjerno privlači grabljivice gnijezdu. Dijete "zove": "Lisice, lisice, dodi i odnesi me." Jedini je način na koji roditelj može zaustaviti tu vrisku nahraniti dijete. Tako njegov udio u hrani postaje veći nego što je pravedno, no po cijenu određene opasnosti po njega samog. Temeljna zamisao ove bezobzirne taktike ista je ona koju koristi i terorist, otmičar zrakoplova, prijeteći, ne udovolji li se njegovim zahtjevima, aktiviranjem bombe iako se i sam nalazi u zrakoplovu. Sumnjam da bi evolucija ikada mogla dati prednost ovoj zamisli, ne zbog toga što je previše bezobzirna, već zato što ne vjerujem da bi se to moglo isplatiti mladuncu-ucjenjivaču. Ako grabljivac zaista dođe, mlado može previše izgubiti. To je izrazito jasno kad se radi o pojedincu, a to i je slučaj kojeg je razmatrao Zahavi. Bez obzira na to koliko je majka već uložila u njega, mlado bi i dalje tre-

balo cijeniti vlastiti život više nego što ga cjeni njegova majka, jer ono nosi samo polovinu njenih gena. Osim toga, ta se taktika ne bi isplatila čak ni u slučaju kad bi ucjenjivač bio jedan od više nemoćnih potomaka u zajedničkom gnijezdu, jer u svakome od ugrožene braće i sestara ucjenjivač ima genetski ulog od 50 posto, kao i ulog od 100 posto u samome sebi. Ova bi se teorija, prepostavljajući, mogla pokazati opravdanom samo u slučaju kad bi grabljivac imao naviku uzimati iz gnijezda tek najvećeg ptića. Tada bi se manjem isplatilo koristi taktiku privlačenja grabljivaca, jer time ne bi znatnije ugrožavao samog sebe. To bi odgovaralo situaciji u kojoj biste vi, umjesto prijetnje bacanjem sebe u zrak aktiviranjem bombe, držali revolver prislonjen uz bratovu glavu. Vjerojatnije bi se ucjenjivačka taktika mogla isplatiti jedino mladom kukavice. Kao što je poznato, ženka kukavice nosi po jedno jaje u nekoliko "starateljskih" gnijezda, a onda starateljima, pripadnicima neke druge vrste, prepusta skrb za mladu kukavicu. Zbog toga mala kukavica nema nikakvog genetskog uloga u braći i sestrama iz starateljskog gnijezda. (Neke vrste malih kukavica neće ni imati braće i sestara u starateljskom gnijezdu, i to zbog jednog groznog razloga na koji ćemo se još vratiti. Zasad ću prepostaviti da je riječ o jednoj od onih vrsta kod kojih u starateljskom gnijezdu postoje i braća i sestre.) Kad bi se mala kukavica javljala dovoljno glasno da privuče grabljivice, mogla bi izgubiti mnogo — život — no starateljica bi mogla izgubiti još više — možda četiri svoja ptića. Zbog toga bi joj se vjerojatno isplatilo hraniti kukavicu više nego što je to pravedno, a što se same kukavice tiče — dobit koju bi od toga imala mogla bi odnijeti prevagu nad opasnošću.

U ovom bi se trenutku možda bilo pametno vratiti poštovanju dostoјnom jeziku gena — tek toliko da budemo sigurni da nas subjektivne metafore nisu odvele predaleko. Koja je stvarna važnost prepostavke da mala kukavica "ucjenjuje" svoje staratelje pozivom: "Grabljivice, dodi i pokupi mene i svu moju malu braću i sestre"? Govoreći jezikom gena to bi značilo sljedeće:

Kukavičini geni za glasno javljanje postali su mnogobrojniji u kukavičinom genskoj zalihi zato što je glasno javljanje povećavalo vjerojatnost njenog hranjenja od strane staratelja. Razlog zbog kojeg su staratelji na taj način odgovarali na krikove leži u tome što su se geni za odgovaranje na glasno javljanje raširili

po genskoj zalihi starateljskih vrsta. A ti su se geni raširili po genskoj zalihi zbog toga što su staratelji, koji nisu davalni malim kukavicama dodatne količine hrane odgajali manji broj vlastite djece — manje od onih staratelja koji su obilno hranili svoje kukavice. Jer, glasni krikovi za hranom malih kukavica privlačili su grabljivice gnijezdu. Iako je bilo manje vjerojatno da će kukavičini geni odgovorni za tiše javljanje završiti u želucu neke grabljivice nego geni odgovorni za glasno, kukavice koje nisu puštale glasne krikove plaćale su kaznu u obliku smanjenog hranjenja. Zato su se po kukavičinoj genskoj zalihi raširili geni za glasno javljanje.

Sličan tijek genetičkog razmišljanja, koji bi išao tragom ovog subjektivnog argumenta, pokazao bi, iako bi se onaj ucjenjivački gen vrlo lako mogao raširiti po kukavičinom genskoj zalihi, malu vjerojatnost da će se on proširiti i po genskoj zalihi neke obične vrste, ako zbog ničeg drugog onda zbog toga što bi privlačio grabljivice. Naravno, i kod neke obične vrste mogli bi se naći drugi razlozi za širenje gena glasnog javljanja, kao što smo to već vidjeli, no takvi bi geni *ujedno* djelovali na povremeno privlačenje grabljivica. No to bi ovdje, ako ništa drugo, selektivno uvjetovalo sve tiše javljanje. U pretpostavljenom slučaju s kukavicama, same grabljivice bi, ma koliko to u početku paradoksalno zvučalo, dovodile do sve glasnijeg javljanja.

Nema nikakvih dokaza da kukavice i ostale ptice sličnih "podmetačko-nametničkih" navika stvarno koriste taktiku ucjenjivanja. No, bezobzirnost im ni u kojem slučaju nije strana. Ptice pčelarice, primjerice, poput kukavica nose jaja u gnijezda pri-padnika ostalih vrsta. Ptić pčelarice ima oštar, kukast kljun. Čim se izlegne, još slijep, gol i u svakom drugom pogledu bespomoćan, kljuje i mrcvari potomke svojih staratelja do smrti: mrtvi nisu konkurenčija za hranu! Obična britanska kukavica postiže isto na nešto drukčiji način. Ona ima kratko vrijeme izlijeganja, pa se mala kukavica uspjeva ispiliti prije potomaka staratelja. Čim se izlegne, ona slijepo i mehanički, ali uništavajuće uspješno, izbacuje iz gnijezda ostala jaja. Zavuče se ispod jaja i uglavi ga u udubinu na svojim leđima. Zatim polako natraške odlazi do ruba gnijezda, držeći jaje između zametaka krila, i izbacuje ga na zemlju. To čini i s ostalim jajima, sve dok ne ostane sama u gnijezdu i tako osigura pažnju staratelja samo za sebe.

Jedna od najznačajnijih činjenica koje sam naučio posljednjih godina dolazi iz Španjolske, od F. Alvareza, L. Ariasa de Reyna i H. Segura. Oni su ispitivali sposobnost potencijalnih staratelja — potencijalnih žrtava kukavica — za otkrivanje uljeza, kukavičinih jaja ili kukavičinih ptića. Izvodeći svoje pokuse, imali su prigodu u svračja gnijezda staviti jaja i ptiće kukavica i, usporedbe radi, jaja i ptiće drugih vrsta. Jednom prilikom stavili su u svračje gnijezdo malu lastavicu. Sljedećeg su dana opazili na zemlji ispod gnijezda jedno svračje jaje. Nije bilo razbijeno, pa su ga podigli, vratili na mjesto i promatrali. To što su vidjeli izuzetno je značajno. Mala lastavica, ponašajući se poput mlade kukavice, izbacila je jaje iz gnijezda. Ponovno su vratili jaje u gnijezdo, no ponovilo se potpuno isto. Mala lastavica koristila se kukavičinom metodom nošenja jajeta na leđima između zametača krila i hodanjem unatrag do ruba gnijezda sve dok se jaje ne bi strovalilo izvan njega.

Možda je razumno što Alvarez i njegove kolege nisu pokušali objasniti ovo zapanjujuće zapažanje. Kako se takvo ponašanje moglo razviti u lastavičinoj genskoj zalihi? Ono mora odgovarati nekom ponašanju u normalnom životu lastavica. Nije uobičajeno da se male lastavice nalaze u svračjem gnijezdu, pa ni u ničijem drugom osim u vlastitom. Da li se takvo ponašanje moglo razviti tijekom prilagođavanje protiv kukavica? Da li prirodno odabiranje u lastavičinoj genskoj zalihi daje prednost politici protunapada, odnosno genima odgovornim za borbu protiv kukavice njenim vlastitim oružjem? Nepobitna je činjenica da kukavice obično nametnički ne naseljavaju lastavičja gnijezda. Vjerojatno je gore spomenuto ponašanje lastavica razlog tome. Po ovoj teoriji, ono što se u pokusu događalo sa svračjim jajima slučajno je jednako onom što se događa i s kukavičjim, jer su svračja jaja, kao i kukavičja, veća od lastavičjih. No, ako mala lastavica može otkriti razliku između nekog velikog jajeta i normalnog jaja vlastite vrste, onda to sigurno može i majka. Ako je tako, zašto majka ne izbaci kukavičino jaje — budući bi to njoj bilo mnogo lakše nego ptiću. Isti se prigovor može uputiti i onoj teoriji po kojoj se mala lastavica normalno ponaša uklanjajući iz gnijezda mučke i ostale otpatke. I ponovno bi se moglo reći kako bi taj zadatak bolje obavljali — i obavljaju ga — roditelji. Činjenica da ovaj težak i složeni postupak izbacivanja jajeta izvodi

slaba i bespomoćna mala lastavica, dok bi to odrasla ptica sigurno mogla izvesti mnogo lakše, navodi me na zaključak da, s roditeljskog gledišta, ptić čini zlodjelo.

Čini mi se potpuno shvatljivim kako pravo objašnjenje nema nikakve veze s kukavicama. Možda se od ovog što će sad izreći ledi krv u žilama, ali možda to male lastavice stvarno čine jedna drugoj? Kako će se prvorodenče morati natjecati za roditeljsko ulaganje s još neizlegnutom braćom i sestrama, možda bi ono imalo koristi od toga što će život započeti izbacivanjem kojeg od preostalih jaja.

Po Lackovoj teoriji, optimalna veličina legla promatrana je s gledišta roditelja. Ako sam majka-lastavica, s mog stanovišta optimalna je veličina legla, recimo, pet jaja. Ali ako sam mala lastavica, optimalna veličina legla, po mojoj viđenju, može biti i neki znatno manji broj jaja, pod uvjetom da sam i ja uključen! Majka raspolaže određenom količinom roditeljskog ulaganja koje "želi" podjednako rasporediti na petoro mladih. No svaki ptić želi više nego što iznosi ona njemu pripadajuća petina. Za razliku od kukavice, on ne želi sve za sebe, jer se s ostalim ptićima nalazi u rodu. No, želi svakako više od jedne petine. On može pripadajući dio povisiti na jednu četvrtinu jednostavnim izbacivanjem jednog jajeta; na jednu trećinu — izbaci li još jedno. Prevedemo li to na jezik gena — gen odgovoran za ubojstvo braće mogao bi se lako proširiti po genskoj zalihi, jer su 100 postotni izgledi da će se on nalaziti u tijelu jedinke koja je izvršila bratoubojstvo, a samo 50 posto u tijelu njene žrtve.

Glavna je zamjerka ovoj teoriji je to da je vrlo teško povjerovati da nitko ne bi zapazio to opako ponašanje ako se ono stvarno zbiva. Za to nemam uvjerljivog objašnjenja. U različitim djelovima svijeta postoje različite podvrste lastavica. Poznato je da se španjolska podvrsta razlikuje, recimo od britanske, po mnogo čemu. Španjolska podvrsta nije bila podvrgнутa onako opsežnim promatranjima kao britanska, pa prepostavljam da se i kod španjolskih lastavica događaju bratoubojstva, ali da su to promatrači jednostavno previdjeli.

Želim ukazati na nešto vrlo općenito i zato predlažem tako nevjerojatnu zamisao kao što je pretpostavka o bratoubojstvu. Hoću reći da je ono bezobzirno ponašanje male kukavice krajnji slučaj nečeg što se sigurno zbiva u svakoj obitelji. Rođena braća

u bližem su međusobnom rodu nego što je to mala kukavica s "braćom" iz obitelji hranitelja, no tu je razlika samo stupnjevita. Čak i ako ne možemo povjerovati u neposredni razvoj bratobojstva, moraju postojati mnogobrojni manji primjeri sebičnosti u kojima nad cjenom, koju dijete plaća u vidu gubitka braće i sestara, prevagu odnosi korist, u odnosu većem od dva prema jedan, koju samo dijete iz toga izvlači. U takvim slučajevima, kao i u primjeru dobi odbijanja od sisanja, između roditelja i djeteta postoji istinski sukob interesa.

Tko ima najviše izgleda na pobjedu u toj borbi generacija? R. D. Alexander je napisao jedan zanimljiv članak i natuknuo da na ovo pitanje postoji općeniti odgovor. Po njemu će uvijek pobjeđivati roditelji.\* No, ako je to točno, onda ste čitajući ovo poglavlje samo gubili vrijeme. Ako je Alexander u pravu, slijedile bi mnoge zanimljivosti. Altruističko ponašanje, recimo, moglo bi se razviti ne zbog koristi koju bi imali geni same jedinke, već isključivo zbog koristi gena roditelja. Roditeljsko manipuliranje, upotrebimo li Alexanderov izraz, postaje alternativni evolucijski uzrok nesebičnog ponašanja, neovisan o neposrednom rodbinskom ponašanju. Zato je važno ispitati Alexanderovo razmišljanje te se uvjeriti i shvatiti zašto on nije u pravu. To bi stvarno trebalo izvesti matematičkim putem, no mi u ovoj knjizi izbjegavamo izravno koristiti matematiku, ali je moguće i putem intuirice shvatiti što nije u redu s Alexanderovom tezom.

Njegova je osnovna genetska tvrdnja sadržana u slijedećem skraćenom navodu: "Pretpostavimo da neko mlado... uzrokuje nejednaku raspodjelu roditeljske skrbi u vlastitu korist, pa time umanjuje opću majčinu reprodukciju. Gen koji tako povećava životnu sposobnost i dobrobit jedinke dok je ona još mlado, sigurno će to umanjiti kad postane odrasla jedinka i sama roditelj, jer će takvi mutantni geni postojati u povećanom omjeru u potomstvu takve mutantne jedinke." To što Alexander razmatra novo mutirani gen nije bitno za raspravu. Bolje je zamisliti da se radi o nekom rijetkom genu naslijedenom od jednog od roditelja. "Životna sposobnost" je ovdje samo tehnički izraz uspjesnosti u razmnožavanju. Alexander ovdje u stvari kaže: gen koji je odgovoran za prisvajanje skrbi od strane malog djeteta više nego što je pravedno, a po cijenu ukupne roditeljske reprodukcije, možda zbilja povećava svoje izglede za preživljavanje. No, ka-

da dijete postane roditelj platit će kaznu, jer će njegova djeca najvjerojatnije naslijediti taj isti sebični gen i to će umanjiti njegov opći uspjeh u razmnožavanju. Takvo bi djete bilo napadnuto vlastitim oružjem. Zato taj gen ne bi mogao imati uspjeha i zato roditelji uvijek moraju pobjeđivati u tom sukobu generacija.

Ova bi tvrdnja odmah trebala pobuditi našu sumnju, jer se temelji na pretpostavci genetske asimetrije koja tu stvarno ne postoji. Alexander koristi izraze "roditelj" i "potomak" kao da između njih postoji neka bitna genetska razlika. Kako smo već vidjeli, iako između roditelja i djece postoje *stvarne* razlike — roditelji su, recimo, stariji od djece — djeca potječu iz roditeljskih tijela i tu stvarno nema neke bitne *genetske* asimetrije. S koje god je strane gledali, srodnost iznosi 50 posto. Kako bih ilustriрао tu misao, ponovit ću Alexanderove riječi, ali tako što ću riječi "roditelj", "mlado" i ostale slične, upotrebljavati obrnuto. "Prepostavimo da roditelj nosi neki gen koji je odgovoran za podjednaku raspodjelu roditeljske skrbi. Gen koji na taj način povećava životnu sposobnost i dobrobit jedinke dok je ona *roditelj*, sigurno umanjuje tu sposobnost kada je jedinka *dijete*." Tako smo došli do zaključka suprotnog Alexanderovom, odnosno do zaključka da u svakom sukobu roditelj-potomak — dijete mora pobediti!

Tu očito nešto nije u redu. Oba su dokaza prejednostavno postavljena. Svrha mog obrnutog navoda nije bilo dokazivanje nečeg suprotnog onome što tvrdi Alexander, već sam jednostavno htio pokazati da takvim umjetnim asimetričnim načinom nije moguće ništa dokazati. Oba su Alexanderova dokaza, kao i moje izokretanje tih dokaza pogrešna, jer ih se promatra sa stanovišta *jedinke* — u Alexanderovom slučaju roditelja, u mom djeteta. Mislim da se u takvu pogrešku vrlo lako uleti koristeći se tehničkim izrazom kao što je "životna sposobnost". Zato sam je i izbjegavao koristiti u ovoj knjizi. Stvarno postoji samo jedna bitnost čije je stanovište važno u evoluciji, a ta je bitnost — sebični gen. Geni će u mladim tijelima biti odabrani po sposobnosti za nadmudrivanje roditeljskih tijela; geni u roditeljskim tijelima bit će odabrani prema sposobnosti za nadmudrivanje mlađih. Nema nikakvog paradoksa u tome što isti geni sukcesivno zauzimaju mlada i roditeljska tijela. Geni su odabrani po njihovoј sposobnosti za najbolje korištenje "oruđa" koja im stoje na ra-

spolaganju: oni će iskoristiti svaku praktičnu prigodu koja im se pruža. Kad se neki gen nalazi u mladome tijelu, njegove će se praktične mogućnosti razlikovati od onih koje taj gen ima nalazi li se u tijelu roditelja. Zato će njegova optimalna politika na te dvije razine njegove tjelesne životne povijesti biti različita. No, nema razloga za zaključak kakav stvara Alexander, da kasnija optimalna politika mora neminovno nadjačati raniju.

Prigovor Alexanderu se može uputiti i na drugi način. Nai-me, on je prešutno pretpostavio pogrešnu asimetriju odnosa roditelj/dijete s jedne, i odnosa brat/sestra s druge strane. Sjetite se da je, po Triversu, opasnost od gubitka braće i sestara, koji nose po polovinu njegovih gena, razlog zbog kojeg sebično dijete, koje grabi više nego što mu pripada, uzima samo do određene točke. No, braća i sestre samo su posebni slučaj rođaka čija je srodnost s jedinkom 50 posto. Buduća djeca samog sebičnog djeteta genetski nisu ni manje ni više "vrijedna" od njegove braće i sestara. Stoga stvarno treba odmjeriti ukupni čisti gubitak koji proizlazi od grabeža više sredstava nego što nekome pripada, i to ne samo zbog gubitka braće i sestara, već isto tako zbog gubitka budućih potomaka zbog međusobne sebičnosti. Alexander je dobro ukazao na nepogodnu stranu sebičnosti u mladosti koja prelazi i na djecu sebičnika, te tako, dugoročno gledano, umanjuje njegov uspjeh u razmnožavanju, što jednostavno znači da i ovo moramo dodati drugoj strani jednadžbe koja sadrži gubitke. Neko će dijete i dalje dobro prolaziti bude li sebično, sve dok njegova čista dobit bude bar polovina ili više od čistog gubitka njegovih bliskih rođaka. No, pod "bliski rođaci" treba obuhvatiti ne samo braću i sestre, već isto tako i vlastitu buduću djecu. Svaka bi jedinka vlastitu dobrobit trebala cijeniti kao dva put vredniju od dobrobiti njegove braće, što i je osnovna Triver-sova pretpostavka. No, svaka bi se jedinka, isto tako, trebala cijeniti dvaput više od svakog svojeg budućeg djeteta. Alexandrov zaključak da u sukobu interesa roditeljska strana ima urođenu prednost, nije ispravan.

Osim te svoje osnovne genetske tvrdnje, Alexander ima i nekoliko praktičnijih zaključaka koji proizlaze od neporecivih asimetrija odnosa roditelj/dijete. Roditelj je aktivniji partner, onaj koji stvarno obavlja poslove — oko nabavljanja hrane itd — te zato može i nametati svoje uvjete. Odluči li roditelj uskratiti svoj

rad, dijete protiv toga ne može mnogo učiniti, jer je manje i ne može uzvratiti. Tako je roditelj u položaju nametati svoju volju, bez obzira na ono što dijete možda želi. Ovaj zaključak, jasno, nije pogrešan, jer u ovom slučaju asimetrija koju on prepostavlja stvarno i postoji. Roditelji su stvarno veći, jači i iskusniji od djece. Kao da sve dobre karte oni drže u svojim rukama. No i mladi kriju u rukavu nekoliko aduta. Na primjer, roditelju je važno znati koliko je pojedino njegovo dijete gladno, kako bi hranu razdijelio na najkorisniji način. On bi, naravno, mogao svu hranu razdijeliti djeci ravnomjerno, ali u idealnom svijetu to bi bilo manje uspješno od sustava davanja malo više hrane onima koji bi to zbilja mogli najbolje iskoristiti. Za roditelja bi idealni sustav bio onaj u kojem bi svako dijete točno reklo koliko je gladno, a kao što smo vidjeli — takav sustav gotovo se i razvio. No, mladima je moguće lagati, jer samo oni točno znaju koliko su gladni, dok to roditelj može samo nagadati i ne zna govore li dječa istinu ili ne. Roditelju je gotovo nemoguće otkriti sitnu laž, iako već krupnu može prozreti.

Zbog toga roditelji imaju koristi od toga saznaju li kad im je mlado zadovoljno, a i za mlado je dobro ako je sposobno izraviti svojim roditeljima svoje zadovoljstvo. Znaci poput predenja ili osmijeha možda su i odabrani zato što omogućuju roditeljima da saznaju koje njihove aktivnosti najviše gode njihovoј djeci. Majci je djitetov osmijeh, ili zvuk predenja njenog mačića, isti poticaj kao što je to štakoru u labirintu pomisao na hranu nakon obavljene zadaće. No, pokaže li se jednom da je umiljat osmijeh ili glasno predenje nešto što donosi korist, dijete će se poslije uvijek koristi tim osmijehom ili predenjem kako bi manipuliralo roditeljima i priskrbilo si veći dio roditeljskog ulaganja nego što mu pravedno pripada. Nema, dakle, općeg odgovora na pitanje tko će vjerojatnije pobjediti u toj borbi generacija. Ono što se konačno pojavljuje je kompromis između idealne situacije kakvu želi dijete i idealne situacije kakvu želi roditelj. Ta se borba može usporediti s borbom između kukavice i hranitelja — naravno, to nije tako ogorčena borba, jer neprijatelji ovde imaju odredenih zajedničkih genetskih interesa, oni su neprijatelji samo do jedne razine ili u vrijeme određenog kritičnog razdoblja. Pa ipak, mnogim se taktikama kojima se služe kukavice, taktikama varanja i izrabljivanja, mogu koristiti i rođeni potomci, je-

dino što će se to rođeno mlado uzdržati od totalne sebičnosti kaka se može očekivati od male kukavice.

Možda ovo poglavlje, kao i sljedeće u kojem ćemo govoriti o sukobu između seksualnih partnera, izgleda strahovito cinično, a kod ljudi koji su kao roditelji jako odani svojoj djeci, a i međusobno, čak i izaziva potištenost. Još jednom moram naglasiti da ne govorim o svjesnim pobudama. Nitko ne tvrdi da djeca zbog tih sebičnih gena koji se nalaze u njima varaju roditelje svjesno i namjerno. I moram ponoviti, kad kažem nešto poput "dijete ne bi smjelo propustiti priliku za varanje... laganje, izravljanje..." ja se rječju "smjeti" koristim na poseban način. Ja takvo ponašanje ne smatram moralnim ili poželjnim, niti ga ne podržavam. Ovim jednostavno kažem da prirodno odabiranje nastoji dati prednost onoj djeci koja se tako ponašaju, pa promatramo li populacije divljih životinja, možemo očekivati sebičnost i varanje unutar obitelji. Izraz "dijete treba varati" znači da geni koji mogu navesti dijete na varanje imaju prednost u genskoj zalihi. Ako postoji neka poruka koju bi ljudi mogli iz tog izvući, onda je to pouka da svoju djecu moramo *učiti* nesebičnosti, jer ne možemo očekivati nesebičnost kao dio njihove biološke prirode.

# 9

## BORBA SPOLOVA

**A**KO ČAK I IZMEĐU roditelja i djece, koja nose po 50 posto njihovih gena, postoji sukob interesa, koliko li je taj sukob tek oštar između partnera koji nisu u međusobnom rodu? Sve što je njima zajedničko samo je 50 posto genetskog suvlasništva u zajedničkoj djeci. Kako su i otac i majka zainteresirani za dobrobit različitih polovica iste djece, onda će vjerojatno oboje imati koristi budu li surađivali u podizanju te djece. Ako jedan roditelj u tome prođe s manje ulaganja no što bi bio njegov pravedni udio u ulaganju skupnih sredstava u svako djete, on će biti na dobitku, budući da će mu preostajati više sredstava za trošenje na drugu djecu s drugim seksualnim partnerima, i tako će rasprostraniti veći broj svojih gena. Stoga se lako može zamisliti da svaki partner pokušava izrabiti onoga drugog i pokušava ga primorati na veća ulaganja. U idealnom slučaju, svako bi se biće "voljelo" (ne mislim na tjelesno uživanje, premda je i to moguće) pariti s onolikom pripadnika suprotnog spola koliko joj je to prilike omoguće, a partneru prepustiti podizanje djece. Kao što ćemo vidjeti, ovo mužjacima mnogih vrsta i uspijeva, dok su kod mnogih drugih vrsta mužjaci obvezni ponijeti podjednak teret pri podizanju djece. Ovakvo viđenje seksualnog partnerstva kao odnosa uzajamnog nepovjerenja i uzajamnog izravljanja, posebno je naglasio Trivers. Za etologe je ovakvo viđenje srazmjerno novo. Do sada smo o seksualnom ponašanju, parenju i udvaranju koje mu prethodi obično razmišljali kao o jednom bitno suradničkom pothvatu koji se poduzima zbog uzajamne koristi, pa čak i zbog dobrobiti vrste!

Vratimo se prvim načelima i zavirimo u temeljnu prirodu

muškosti i ženskosti. U trećem poglavljtu raspravljali smo o spolnosti bez isticanja njene osnovne asimetrije. Jednostavno smo prihvatili da se neke životinje nazivaju mužjacima, a druge ženkama, a da se nismo zapitali šta te riječi stvarno znače. Sto je bit muškosti? Sto, u biti, određuje ženku? Mi kao sisavci smatramo da spol određuje cijeli niz odlika — posjedovanje penisa, rđanje potomaka, dojenje istih iz posebnih mlijecnih žljezda, određena kromosomska svojstva i tako dalje. Ova mjerila za određivanje spola neke jedinke vrijeđe kod sisavaca, ali kad se govori općenito o životnjama i biljkama — ona nisu ništa pouzdano nego što bi nošenje hlača bilo relevantno mjerilo za procjenjivanje spola kod ljudi. Kod žaba, primjerice, ni jedan spol nema penis. Možda, stoga, riječi "mužjak" i "ženka" i nemaju neko opće značenje. To su, na kraju, samo riječi, pa ako nam one ne pomazu da opišemo žabe, onda ih slobodno možemo i odbaciti. Odlučimo li tako, žabe možemo podijeliti na spol 1 i spol 2. No ipak, i kod životinja i biljaka postoji bitna odlika spolova koja mužjake određuje kao mužjake, a ženke kao ženke. A to je — da su spolne stanice ili "gamete" mužjaka znatno manje i brojnije nego gamete ženki. To je uvijek tako, bez obzira na to je li riječ o životnjama ili biljkama. Jedna skupina jedinki ima velike spolne stanice i za njih dogovorno upotrebljavamo riječ "ženka". Druga pak skupina, koju dogovorno nazivamo mužjacima, ima sitne spolne stanice. Ova je razlika posebno uočljiva kod gmazova i ptica, gde je jedna jedina jajna stanica toliko velika i hranjiva da više tjedana hrani mlado koje se iz nje razvija. Čak je i kod ljudi, kod kojih je mikroskopski malo, jaje mnogo puta veće od spermija. Kao što ćemo vidjeti, sve ostale razlike između spolova moguće je objasniti na temelju te jedne osnovne razlike.

Kod nekih jednostavnih organizama, kod nekih gljiva, recimo, muškosti i ženskosti nema, iako postoji neka vrsta spolnog razmnožavanja. U sustavu poznatom kao izogamija jedinke se ne dijele na dva spola. Svatko se može pariti sa svakim drugim. Ne postoje dvije različite vrste gameta — spermiji i jaja, već su sve spolne stanice jednake i zovu se izogamete. Nove jedinke stvaraju se spajanjem dviju izogameta, od kojih je svaka nastala mejotičkom podjelom. Ako imamo tri izogamete — *A*, *B* i *C*, izogameta *A* se može spojiti s *B* i *C*, a *B* se može spojiti s *A* i *C*. Kod stvarnih seksualnih sustava to nikad nije moguće. Ako je *A*

spermij i može se spojiti s *B* ili *C*, onda *B* i *C* moraju biti jaja te se *B* nikada ne može spojiti s *C*.

Kad se dvije izogamete spoje, obje novoj jedinki prilažu podjednak broj gena, kao i podjednake količine zaliha hrane. Spermiji i jaja također prilažu podjednak broj gena, no jaja prilažu mnogo veće zalihe hrane. Spermiji tu, u stvari, ne daju nikakav doprinos i jedino što ih zanima je što brži prijenos vlastitih gena do nekog jajeta. U trenutku začeća je stoga otac uložio manje svojih sredstava u potomstvo nego što bi bio njegov pravedni udio (to jest 50 posto). Kako je svaki spermij vrlo sićušan, mužjak sebi može dopustiti da svakodnevno stvara milijune spermija. To znači da je on potencijalno sposoban u kratko vrijeme, koristeći različite ženke, stvoriti veliki broj djece. Ovo je moguće samo zato što u svakom pojedinom slučaju svaki novi embrij majka opskrbљuje s dovoljno hrane. To postavlja granicu broju djece što ih neka ženka može imati, ali broj djece što ih može imati mužjak praktično je neograničen. Izrabljivanje žena počinje ovdje.\*

Parker i ostali uspjeli su pokazati kako se ova asimetrija mogla razviti iz početnog izogamnog stanja. U ono vrijeme kada su spolne stanice bile međusobno razmjenjive i manje-više iste veličine, događalo se da su neke bile neznatno veće od ostalih. U nekim slučajevima, velika izogameta imala je prednost nad izogametom prosječne veličine, jer je njen embrij, budući da mu je davala veliku početnu zalihu hrane, imao dobar životni početak. Zbog toga je vjerojatno došlo do evolucijskog trenda prema sve većim gametama. I to je bila zamka. Evolucija izogameta koje su bile veće negoli je neophodno, otvorila je vrata sebičnom izrabljivanju. Jedinke koje su stvarale gamete *manje* od prosjeka mogle su iz toga izvući korist, pod uvjetom da osiguraju spajanje svojih malih gameta s onim posebno velikim. To se moglo postići jedino tako da su te manje postale pokretljive, u stanju aktivno tražiti one velike. Prednost jedinke koja je stvarala male, brze i pokretne gamete bila je u tome što je ona mogla sebi omogućiti stvaranje većeg broja gameta, a tako potencijalno i veći broj djece. Prirodno odabiranje davalо je prednost stvaranju spolnih stanica koje su bile male i koje su aktivno tragale za velikima kako bi se spojile s njima. Stoga možemo govoriti o razvoju dvije različite seksualne "strategije". Prva je bila strategija

velikog ulaganja ili "časna" strategija. Ona je automatski utrla put izrabljivačkoj strategiji sitnog ulaganja. Jednom započeto, razmimoilaženje tih dviju strategija dalnjim se razvojem sve više povećavalo. Prijelazni oblici srednje veličine bili su kažnjavani jer nisu imali prednosti ni jedne od dviju krajnjih strategija. Nečasne izrabljivačke stanice razvojem su postajale sve manje i manje, no sve pokretnije. Časne su pak razvojem bivale sve veće i veće, kako bi nadoknadile sve manje ulaganje nečasnih stanica i, budući da su ih nečasne uvijek svojom aktivnošću pronašle, postale su nepokretne. Svaka časna stanica prvenstveno teži spajanju s nekom drugom časnom. No, pritisak odabiranja da se nečasnima zabrani ulazak bio je slabiji nego pritisak na nečasne da se provuku ispod brane: izrabljivačke nečasne stanice imale su više za izgubiti te su zato i doobile evolucijsku bitku. Časne su stanice postale jaja, a izrabljivačke — spermiji.

Dakle, čini se da su mužjaci poprilično bezvrijedna bića, pa bismo temeljem "dobrobiti vrste" mogli jednostavno očekivati da će mužjaci biti manje brojni od ženki. S obzirom na to da jedan mužjak, teorijski gledano, može proizvesti dovoljno spermija da podmiri harem od sto ženki, mogli bismo očekivati da će ženke brojčano nadmašiti mužjake u mnogim životinjskim populacijama, i to u odnosu 100 prema 1. Drugim riječima, ovo bismo mogli opisati tako da su mužjaci više "potrošni", a ženke "vrednije" za vrstu. Sa stanovišta vrste kao cjeline, to je, naravno, potpuno točno. Uzmimo ovo kao krajnji primjer: pri jednom istraživanju morskih slonova, četiri posto mužjaka sudjelovalo je u 88 posto svih zapaženih parenja. U tom slučaju, kao i u mnogim drugim, postoji veliki višak mužjaka-neženja koji vjerojatno nikad u životu ne dobivaju priliku za parenje. Ovi suvišni mužjaci inače žive normalno poput ostalih pa na zalihe hrane svoje populacije ne navaljuju ništa manje gladno od drugih odraslih jedinki. Sa stanovišta "dobrobiti vrste" to je strahovita rastrošnost; na te suvišne mužjake može se gledati kao na društvene parazite. To je još jedan primjer poteškoća na koje nailaze zagovornici teorije skupnog odabiranja. Teorija o sebičnom genu, s druge strane, bez poteškoća objašnjava zašto broj mužjaka i ženki teži izjednačenju, čak i onda kad mužjaci, koji stvarno sudjeluju pri razmnožавaju, predstavljaju tek mali dio ukupne populacije mužjaka. Ovo objašnjenje prvi je dao R. A. Fisher.

Koliko će se mužjaka i koliko će se ženki roditi posebni je slučaj pitanja roditeljske strategije. Kao što smo raspravljali o optimalnoj veličini obitelji potrebne pojedinom roditelju za osiguranje preživljavanja što većeg broja njegovih gena, tako možemo raspravljati i o optimalnom odnosu spolova. Da li je svoje dragocjene gene bolje povjeriti sinovima ili kćerima? Pretpostavimo da je neka majka sva svoja sredstva uložila u sinove te joj stoga ništa nije ostalo za ulog u kćeri: bi li ona, prosječno, dooprinjela genskoj zalihi budućnosti više nego njena suparnica koja je sve uložila u kćeri? Da li geni za davanje prednosti sinovima postaju manje ili više brojni nego geni za davanje prednosti kćerima? Fisher je pokazao da je optimalni odnos spolova, u normalnim okolnostima, 50 prema 50. Da bismo vidjeli zašto, prvo naučimo nešto o mehanici određivanja spola.

Kod sisavaca se spol genetski određuje na sljedeći način. Svaka se jajna stanica može razviti bilo u mužjaka bilo u ženku. Nositelji kromosoma koji određuju spol su spermiji. Od pedeset posto spermija koje je proizveo muškarac nastaju ženke, (to su X spermiji), a od druge polovice mužjaci (to su Y spermiji). Te dvije vrste spermija na izgled su jednake. Razlikuju se samo po jednom kromosomu. Gen koji bi osiguravao da neki otac ima samo kćeri mogao bi to postići "uredbom" da otac može proizvesti samo X spermije. No gen koji bi "naredio" da neka majka ima samo kćeri, mogao bi djelovati samo na lučenje nekog selektivnog spermicida ili uvjetovati pobačaje muških embrija. Ono za čim tragamo je nešto odgovarajuće evolucijsko stabilnoj strategiji (ESS), premda je ovdje strategija, još i više nego u poglavljiju o agresiji, samo izražajna figura. Jedinka zapravo ne može birati spol svoje djece. Ali mogući su geni za sklonost rađanja djece jednog ili drugog spola. Pretpostavimo li da postoje takvi geni koji daju prednost nejednakom odnosu spolova, da li će možda onda neki od njih postati mnogobrojniji u genskoj zalihi od njihovih suparničkih alela koji prednost daju uravnuteženom odnosu spolova?

Pretpostavimo da se među gore spomenutim morskim slovinama pojavio neki mutantni gen koji uvjetuje da roditelji imaju pretežno kćeri. Budući da u populaciji ne postoji manjak mužjaka, kćeri će bez poteškoća naći partnere pa bi se gen za stvaranje kćeri sve više širio. Odnos spolova u populaciji tada bi se

polako počeo kretati k višku ženki. Sa stanovišta dobrobiti vrste to bi bilo u redu, jer je i samo nekoliko mužjaka u stanju proizvesti sve spermije neophodne čak i za golem višak ženki, kao što smo to već vidjeli. Površno gledano, dakle, mogli bismo očekivati da će se gen koji predodređuje rađanje kćeri, nastaviti rasprostirati sve dok odnos spolova ne postane toliko neuravnotežen da ono nekoliko preostalih mužjaka, trudeći se svom snagom, jedva uspijeva postići sve što treba. No, pomislimo sada na golemu genetsku prednost koju bi stekli oni malobrojni roditelji koji bi imali sinove. Svatko tko ulaže u sina ima sve izglede da postane djed stotinama malih morskih slonova. Oni, koji proizvode samo kćeri sigurni su u nekoliko unučića, ali to nije ništa u usporedbi s blistavim genetskim mogućnostima koje se otvaraju pred svakim koji se specijalizira za sinove. Stoga bi geni za predodređenje sinova mogli postati mnogobrojniji i njihalo bi se zanjihalo unatrag.

Njihanje njihala spomenuo sam zbog jednostavnosti. U praksi, njihalu nikada ne bi bilo dopušteno otići tako daleko u pravcu prevlasti ženki, jer pritisak za rađanjem sinova počeo bi ga potiskivati unatrag čim bi odnos spolova postao nejednak. Strategija stvaranja podjednakog broja sinova i kćeri je evolucijsko stabilna strategija zbog toga što bi svaki gen koji bi odstupio od nje pretrpio čisti gubitak.

Ovo sam objasnio govoreći o broju sinova prema broju kćeri. To sam učinio zbog pojednostavljenja, no u točnijem pristupu to bi trebalo raspraviti u smislu roditeljskog ulaganja, podrazumjevajući pod tim svu onu hranu i ostala sredstva koja roditelj nudi, mjereno na način koji smo objasnili u prethodnom poglavljju. Roditelji bi trebali podjednako *ulagati* u sinove i kćeri, što praktično znači da bi brojčano trebali imati toliko sinova koliko i kćeri. No, mogli bi postojati i neravnomerni odnosi spolova, a da su evolucijsko stabilni, kada se, shodno tome, nejednake količine sredstava ulažu u sinove, odnosno kćeri. U slučaju morskih slonova, mogla bi biti stabilna razvojna odluka za rađanje tri puta više kćeri nego sinova, ali i to, da se od svakog sina napravi supermužjak time što bi se u njega ulagalo tri puta više hrane i ostalih sredstava. Ulaganjem više hrane u sina, kako bi on postao velik i jak, roditelj može povećati njegove izglede za dobitak glavne nagrade — harema. No to je poseban slučaj. Re-

dovno će količina sredstava uloženih u svakog sina biti podjednaka količini sredstava uloženih u svaku kćer, a odnos spolova, kada se govori brojčano, obično je jedan prema jedan.

Dakle, na svom dugom putovanju kroz niz generacija, prošječni će gen provesti otprilike polovicu vremena boraveći u muškim tijelima, a drugu polovicu — u ženskim. Neki učinci gena dolaze do izražaja samo u tijelima pripadnika jednoga spola. Ti se učinci nazivaju spolom ograničeni učinci gena. Učinak nekog gena na određivanje dužine penisa moguće je samo u muškim tijelima, no taj gen postoji i u ženskim tijelima gdje može imati neki sasvim drukčiji učinak. Nema razloga zašto neki čovjek dugog penisa ne bi tu odliku naslijedio od majke.

U bilo kojem od ta dva tijela se našao, od svakog gena možemo očekivati da će na najbolji mogući način iskoristiti prilike koje mu pruža to tijelo. Te se prilike mogu vrlo razlikovati, ovisno o tome je li tijelo muško ili žensko. Kako bismo to na prikladni način približno objasnili, još jednom pretpostavimo da je svako pojedinačno tijelo jedan sebični stroj koji nastoji činiti sve najbolje u korist svojih gena. Najbolja politika koju bi vodio takav sebični stroj često će biti u slučaju mužjaka potpuno različita od one u slučaju ženke. Radi kratkoće, vratimo se ponovno načinu razmišljanja o pojedincu kao da je on svjestan svoje svrhe. Kao i ranije, stalno vodite o tome računa, to je samo izražajna figura. Tijelo je, u stvari, stroj kojeg su slijepo programirali njegovi sebični geni.

Vratimo se ponovno paru s kojim smo i započeli ovo poglavje. Oba partnera, kao sebični strojevi, "žele" podjednak broj si-nova i kćeri. Do te točke oni se slažu. Neslaganje započinje oko pitanja tko će podnijeti veći teret troškova oko podizanja svakog djeteta. Oba pojedinca žele što je moguće više preživjele djece. Što manje budu prisiljeni ulagati u pojedino dijete, to će više djece moći imati. Očigledni način za postizanje ovako poželjnog stanja je — navesti seksualnog partnera na ulaganje više njegovih sredstava u svako dijete nego što je njegov, ili njezin, pravedni dio, te si tako omogućiti slobodu stvaranja djece s nekim novim partnerom. Ova je strategija privlačna pripadnicima oba spola, ali ženkama ju je mnogo teže provesti. Kako započinje s ulogom većim nego mužjak — ona daje svoje veliko hranljivo ja-je — majka je već u trenutku začeća "vezana" za svako dijete

dublje nego što je to otac. Ako dijete umre, majka će izgubiti više nego otac. Preciznije rečeno, ona bi u *budućnosti* morala uložiti više nego otac kako bi novo dijete, koje bi dobila umjesto umrlog, podigla do istog stupnja razvoja. Pokuša li se, taktikom prepuštanja skrbi o potomku ocu, osloboditi za odlazak s drugim mužjakom, otac bi mogao, uz srazmjerne malo vlastitih gubitaka, uzvratiti napuštanjem mladunca. Zbog toga, barem u ranijim fazama dječjeg razvoja, ako će već doći do napuštanja, vjerojatnije će otac napustiti majku nego obratno. Slično tome, od ženki se može očekivati više ulaganja u djecu nego od mužjaka, i to ne samo u početku već i tijekom cijelog razvoja potomka. Kod sisavaca, primjerice, ženka othranjuje fetus u vlastitom tijelu, ženka stvara mlijeko kojim će ga dojiti kad se rodi, ženka nosi glavni teret podizanja i zaštite djeteta. Ženski spol je izrabljivan, a bitna evolucijska osnova za tu eksploraciju jest činjenica da su jaja veća od spermija.

Naravno, kod mnogih vrsta otac marljivo i odano radi i skribi se o mladima. No, čak i tada, moramo očekivati da će obično postojati određen evolucijski pritisak na mužjake prema nešto manjem ulaganju u svako dijete i nastojanju da imaju više djece s različitim ženkama. Pod tim jednostavno mislim da postoji težnja da će geni koji kažu: "Tijelo moje, ako si mužjak, napusti svoju partnericu nešto ranije nego što bi to moj suparnički alel želio i potraži drugu ženku", biti uspješniji u genskoj zalihi. Do koje će mjere ovaj evolucijski pritisak stvarno prevladati u praksi, znatno se razlikuje od vrste do vrste. Kod mnogih vrsta, primjerice kod rajskeptica, ženka od mužjaka ne dobiva nikakvu pomoć i podiže djecu potpuno sama. Druge vrste, kao recimo tropični galebovi, stvaraju monogamne parove primjerne vjernosti, a oba partnera surađuju pri podizanju djece. U ovom slučaju treba pretpostaviti djelovanje nekog evolucijskog protuprištiska: mora postojati kazna povezana sa strategijom sebičnog izrabljivanja partnera, kao i neka korist, a kod tropičnog galeba kazna je odnijela prevagu nad koristima. U svakom slučaju, ocu će biti isplativo napustiti ženku i dijete samo ako postoji velika vjerojatnost da je ona u stanju sama podići dijete.

Trivers je razmatrao mogućnosti koje stoje pred majkom koju je napustio partner. Za nju bi najbolji izbor bio pokušati prevariti nekog drugog mužjaka kako bi on usvojio njeno dijete,

"vjerujući" da je njegovo. To ne bi trebalo biti preteško ako je riječ o fetusu, o djetetu koje još nije rođeno. Ali, to dijete naslijeduje polovicu njenih gena, a od naivnog očuha nema ni jedan jedini gen. Prirodno odabiranje surovo bi kažnjavalo takvu naivnost mužjaka, u stvari — pružalo bi prednost onim mužjacima koji bi ubili svakog potencijalnog usvojenika čim se spare s novom ženkom. To je, vjerojatno, objašnjenje takozvanog Bruceovog učinka: mužjaci miša luče kemijsku tvar koja, kad je pomiciš skotna ženka, može dovesti do pobačaja. Ženka pobacuje samo u slučaju ako je miris drukčiji nego miris njenog bivšeg partnera. Na taj način mužjak miša uništava potencijalnu posvojčad i postiže da njegova nova ženka počne prihvataći njegove seksualne ponude. Spomenimo ujedno da Ardrey u Bruceovom učinku vidi i mehanizam kontrole populacije. Slično se ponaša i mužjak lava koji, kad ovlada čoporom, ponekad ubija postojeću mladunčad, najvjerojatnije zato jer to nisu njegova djeca.

Mužjak to isto može postići i bez ubijanja posvojenika. On ženki može nametnuti razdoblje produženog udvaranja prije nego se počne pariti s njom, može rastjerati sve ostale mužjake koji bi joj se približili, a njoj ne dopustiti bijeg. Na taj način može pričekati i vidjeti da li ona slučajno već ne nosi začete mladunče u svojoj utrobi te, ako nosi, napustiti je. Kasnije ćemo vidjeti da i ženke imaju razloga za dugotrajne "zaruke" prije parenja. No, zasad navodimo samo mužjakove razloge. Uspije li je obraniti od svakog dodira s drugim mužjacima, osigurat će se da ne postane nemamjerni dobročinitelj djeci nekog drugog mužjaka.

Prepostavimo da napuštena ženka ne može prevariti novog mužjaka tako da on usvoji njenu djecu; šta joj onda preostaje? Zavisi od toga koliko je dijete staro. Ako je tek začeto, točno je da je ona u njega uložila cijelo jedno jaje, a možda i nešto više, ali vjerojatno joj se još uvek isplati pobaciti i naći novog partnera što je brže moguće. U tim okolnostima, i njoj i njenom potencijalnom partneru koristilo bi da ona pobaci — jer smo već zaključili da ga ona neće uspjeti prevariti da prihvati njeno dijete. Ovim se može objasniti zašto Bruceov učinak djeluje i sa ženskog stanovišta.

Druga mogućnost koja se otvara napuštenoj ženki je ustrajnost u pokušaju da sama odgoji dijete. To će joj se posebno

isplatiti ako je dijete već poodraslo. Što je dijete starije, to je u njega više i uloženo i to će je manje koštati da završi njegov odgoj. Čak i ako je ono sasvim malo, može joj se isplatiti spašavati barem nešto od svog početnog ulaganja, pa makar morala dva put napornije raditi kako bi sada, kada je mužjak otišao, othranila dijete. Njoj nije nikakva utjeha što bi, napuštanjem djeteta koje je naslijedilo i polovicu mužjakovih gena, napakostila mužjaku. Pakost joj, sama po sebi, ne donosi ništa. Polovica djetetovih gena dolazi od nje i dvojba je sada samo njena.

Izgleda paradoksalno, no za ženku kojoj prijeti opasnosti da je mužjak napusti, najbolje je da ona okrene leđa mužjaku *prije* nego što ih on okrene njoj. To bi joj moglo biti isplativo čak i ako je u dijete uložila više od mužjaka. Neugodna je istina da je u nekim okolnostima prednost na strani partnera koji *prvi* napusti zajednicu, bez obzira na to je li riječ o ocu ili majci. Kao što je Trivers rekao, napušteni partner doveden je u položaj okrutne vezanosti. To je prilično grozna, ali teško održiva tvrdnja. Od jednog roditelja možemo očekivati napuštanje onog drugog tek tada kad može zaključiti: "Ovo je dijete sada dovoljno razvijeno da ga bilo tko od nas *može* nadalje odgajati sam. Zbog toga mi se sad isplati napustiti dijete, no jedino ako sam siguran da to neće učiniti i moj partner. Ako mu ja sada okrenem leđa, siguran sam da će moj partner učiniti ono što je u najboljem interesu njegovih gena. On će biti prisiljen donijeti drastičniju odluku nego što je ja sada donosim, jer mene već tada više neće biti. Moj partner će "znati" da će dijete, ako i on ode, sigurno umrijeti. Zato, uz pretpostavku da će moj partner donijeti onu odluku koja će biti u najboljem interesu njegovih vlastitih sebičnih gena, ja zaključujem da je za mene najbolje da odem prvi. Pogotovo zato, što moj partner vjerojatno "misli" isto tako i može svakog trena preuzeti inicijativu i napusti me!" Kao i uvijek, svrha ovog subjektivnog solilokvija je samo ilustracija. Poanta je u tome što su geni koji određuju da *prvi* napustite partnera pri odabiru jednostavno favorizirani, dok geni za odlazak kao *drugi* to nisu.

Razmotrili smo što bi ženka mogla učini ako je partner napusti. Ali sve je to poput traženja sreće u nesreći. Može li ženka išta učiniti kako bi, prije svega, smanjila mogućnost eksploatiranja od strane mužjaka. Tu ona u ruci drži jak adut. Može odbiti

parenje. Za njom vlada potražnja, ona nudi robu. Ona u miraz nosi veliko, hranjivo jaje. Mužjak koji je uspješno oplodi dobiva dragocjenu zalihu hrane za svoje potomstvo. Potencijalno, ženka je u položaju da se može i te kako tvrdo cjenkati prije nego što pristane na parenje. Kad se jednom sparila, odigrala je svoju kartu — njen je jaje predano mužjaku. Ovdje sasvim ispravno možemo govoriti o cjenkanju, no dobro znamo da sve nije baš tako. Postoji li neki realni način na koji bi se putem prirodnog odabiranja moglo razviti nešto što bi odgovaralo cjenkanju? Razmotrit ću dvije glavne mogućnosti — jednu nazivamo strategija domaće sreće, a drugu — strategija pravog mužjaka.

Najjednostavnija verzija strategije domaće sreće je slijedeća: ženka odmjerava mužjaka i pokušava unaprijed otkriti znakove vjernosti i odanosti zajedničkom životu. U populaciji mužjaka moraju postojati razlike u pogledu njihove predodređenosti za vjernost ženki. Kad bi ženka mogla unaprijed prepoznati takve odlike, to bi joj i te kako koristilo pri izboru mužjaka. Jedan način za postizanje toga je da se dugo pravi teško osvojivom, čednom. Svaki mužjak koji nije dovoljno strpljiv, čekajući dok ženka konačno ne pristane na parenje, vjerojatno ni kao životni partner nije vjeran. Inzistirajući na razdoblju dugih "zaruka", ženka odbacuje usputne udvarače i konačno se pari samo s mužjakom koji je unaprijed pokazao da ga krase odlike vjernosti i ustrajnosti. Ženska čednost je, u stvari, vrlo uobičajena među životinjama, a uz nju i razdoblja produženog udvaranja i zaruka. Kao što smo već vidjeli, od dugotrajnih zaruka korist može imati i mužjak, posebno u onim slučajevima kad postoji opasnost da bude prevaren i natjeran da se skrbi o djetetu nekog drugog mužjaka.

Obredi udvaranja često zahtijevaju i velika ulaganja mužjaka prije parenja. Tako ženka može odbiti parenje sve dok joj mužjak ne sagradi gnijezdo. Mužjak može biti i prisiljen da je hrani popriličnim količinama hrane. To je, sigurno, vrlo dobro sa ženkinog stanovišta, ali isto tako ukazuje i na još jednu moguću verziju strategije domaće sreće. Mogu li ženke prisiliti mužjake na velika ulaganja u svoje potomstvo *prije* nego što im dopuste parenje, kako se mužjacima više ne bi isplatilo napustiti ih *nakon* parenja? Ova je zamisao primamljiva. Mužjak koji čeka da se čedna ženka konačno spari s njim, plaća cijenu: propušta

zgode za parenje s drugim ženkama te troši mnogo vremena i energije udvarajući joj se. Kad mu konačno bude dopušteno parenje s određenom ženkicom, tad će već sigurno biti čvrsto "vezan" s njom. Iskušenje da je napusti bit će malo, pogotovo što zna da će svaka slijedeća ženka, kojoj bi se mogao približiti, na isti način isto toliko odugovlačiti prije nego što dopusti parenje.

Kao što sam pokazao u jednom članku, u ovom Triversovom razmišljanju se krije pogreška. On je vjerovao da prijašnje ulaganje samo po sebi veže jedinku na buduća ulaganja. To je pogrešna računica. Ni jedan poslovni čovjek nikad ne bi smio razmišljati: "Već sam toliko uložio u zrakoplov *Concorde* (prijerice) da sada ne mogu dopustiti da to sve bacim u staro željezo." Umjesto toga, uvijek se treba zapitati bi li mu se u budućnosti isplatilo skresati svoje gubitke, a sada napustiti taj program, iako je u njega već možda mnogo uložio. Slično tome, ženka nema nikakve koristi od prisiljavanja mužjaka da u nju mnogo ulaže, nadajući se da će to samo po sebi biti dovoljno da ga obeshrabri za napuštanje zajednice. Ova verzija strategije domaće sreće ovisi od jedne daljnje ključne pretpostavke: ženka mora biti sigurna da će i ostale ženke igrati istu igru. Kad bi u populaciji bilo raskalašenih ženki, spremnih da dobrodošlicom dočekaju mužjake koji su napustili svoje obitelji, mužjaku bi se isplatilo napustiti svoju družicu bez obzira koliko je već uložio u njenu djecu.

Prema tome, mnogo toga ovisi o ponašanju većine ženki. Kad bismo si dopustili slobodu i zamisili da postoji nekakvo zavjereništvo ženki, tu ne bi bilo problema. No, savezi ženki ne mogu razviti ništa više nego savezi golubova o kojima smo pričali u petom poglavljju. Umjesto toga, moramo potražiti neku evolucijsko stabilniju strategiju. Uzmimo metodu analize agresivnih natjecanja Maynarda Smitha i primijenimo je na seks. Bit će nešto složenije nego što je bilo u slučaju jastrebova i golubova, jer ovde ćemo imati dvije ženske i dvije muške strategije.

Kao i u analizi Maynarda Smitha, riječ "strategija" odnosi se na slijep, nesvjesni program ponašanja. Te naše dvije ženske strategije nazvat ćemo *čedna* i *laka*, a dvije muške nazovimo *vjerna* i *bećarska*. Pravila ponašanja u te četiri vrste strategije su sljedeća: čedna ženka neće se pariti s mužjakom sve dok ne prođe dugotrajno i skupo razdoblje udvaranja tijekom nekoliko

tjedana. Lake ženke parit će se odmah sa svakim. Vjerni mužjaci spremni su nastaviti s udvaranjem duže vrijeme i poslije parenja ostati sa ženkicom i pomoći joj odhraniti mlade. Mužjaci bećari brzo gube strpljenje ako se ženka neće odmah pariti — odlaze i traže drugu ženu. A poslije parenja, isto tako, oni ne ostaju s njom i ne ponašaju se kao dobri očevi, već odlaze tragajući za novim ženkama. Kao i u slučaju s jastrebovima i golubovima, to nisu jedine moguće strategije, ali će nam njihovo proučavanje ipak donijeti određena otkrića.

Kao i Maynard Smith, mi ćemo se koristiti nekim proizvoljno pretpostavljenim vrijednostima za različite cijene i dobiti. Kad bismo htjeli biti općenitiji, to bismo mogli učiniti i s algebarskim simbolima, no brojke je lakše pratiti. Pretpostavimo da je genetski učinak svakog roditelja, kad je dijete uspješno odgojeno, +15 jedinica. Troškovi odgoja jednog djeteta, troškovi za sveukupnu hranu koju će ono pojести, za ukupno vrijeme provedeno u skrbi o njemu i svih rizika s njim u vezi, iznose -20 jedinica. Troškovi su izraženi kao negativne jedinice zato što ih "isplaćuju" roditelji. Isto je tako negativno izražen trošak zbog potrošenog vremena u dužem udvaranju. Neka taj trošak bude -3 jedinice.

Zamislimo populaciju u kojoj su sve ženke čedne, a svi mužjaci vjerni. To je idealno monogamno društvo. U svakom paru, i mužjak i ženka imaju isti prosječni učinak. Dobivaju + 15 za svako podignuto dijete; dijele trošak za njegovo podizanje (-20) na jednakе dijelove, što iznosi -10 po svakome od njih. Oboje plaćaju kaznu od -3 jedinice zato što su gubili vrijeme u dugotrajnom udvaranju. Prosječni učinak svakoga iznosi, dakle,  $+15-10-3 = +2$ .

Pretpostavimo sada da je u populaciju ušla jedna jedina laka ženka. Ona odlično prolazi. Ne plaća cijenu za gubljenje vremena, jer si i ne dopušta dugo udvaranje. Budući da su svi mužjaci u populaciji vjerni, ona je sigurna da će naći dobrog oca svojoj djeci, bilo s kim se parila. Prosječni učinak koji ona postiže po djetetu iznosi  $+15-10 = +5$ . Prolazi za tri jedinice bolje od svoje čedne suparnice. Stoga će se geni lakih ženki početi širiti.

Kad uspjeh lakih ženki postane toliki da one prevladaju u populaciji, stvari će se početi mijenjati i u muškom taboru. Do-

sad su vjerni mužjaci imali monopol. No, ako sada u populaciji iskrsne neki bećar, on će početi bolje prolaziti od svojih vjernih suparnika. U populaciji u kojoj su sve ženke lake, mužjak-bećar imat će zaista bogatu žetvu. On dobiva +15 jedinica za svako uspješno podignuto dijete, a ne plaća ni jedan ni drugi trošak za to. Ovaj izostanak troškova mu omogućuje potpunu slobodu i parenje s novim ženkama. Svaka njegova nesretna družica sama se skrbi oko djeteta i za to plaća punu cijenu od -20 jedinica, iako ništa ne troši za vrijeme izgubljeno u udvaranju. Čist učinak lake ženke kad naleti na mužjaka-bećara je  $+15 - 20 = -5$ ; dok je učinak samog bećara + 15. U populaciji u kojoj su sve ženke lake, geni bećara širit će se poput šumskog požara.

Ako se bećari razmnože tako uspješno da brojčano nadvladaju u muškom djelu populacije, lake ženke će se naći u gadnom škripcu. Svaka čedna ženka imat će golemu prednost. Kad čedna ženka nađe na mužjaka-bećara, od parenja nema ništa. Ona zahtijeva produženo udvaranje; on odbija i odlazi tražeći drugu ženku. Nijedan partner ne plaća cijenu za izgubljeno vrijeme. Isto tako ni jedno ništa i ne zarađuje, budući da dijete nije ni začeto. U populaciji u kojoj su svi mužjaci bećari, čedna ženka imat će čist učinak 0. Nula možda ne izgleda puno, ali i to je bolje nego -5, koliko iznosi prosječni učinak lake ženke. Čak i ako laka ženka odluči napustiti svoje mlado, kao što je bećar napustio nju, njoj će još uvijek preostajati plaćanje poprilične cijene jajeta. I tako će se čedni geni ponovno početi širiti po populaciji.

No, dovršimo taj naš zamišljeni krug: kad broj čednih ženki poraste toliko da prevladaju u populaciji, za mužjake-bećare, koji su se onako lijepo provodili s lakinim ženkama, počinju nevolje. Ženke, jedna za drugom, zahtijevaju ustrajno i revno udvaranje. Bećari jure od ženke do ženke, no priča je svugdje ista. Čist učinak bećara, kad su sve ženke čedne, je nula. Ali sad, iskrsne li i jedan jedini vjerni mužjak, bit će jedini s kojim će se čedne ženke pariti. Njegov čist učinak je +2, dakle bolji nego što je učinak bećara. Tako broj vjernih gena u populaciji počinje rasti i time smo završili krug.

Kao i pri analizi agresije, priču sam ispričao tako kao da se radi o beskrajnom njihanju. No i u ovom slučaju se može pokazati da zapravo ne bi ni došlo do njihanja. Sustav bi prešao u stabilno stanje. Izvrše li se svi proračuni, pokazuje se da je po-

pulacija u kojoj je  $5/6$  ženki čedno, a  $5/8$  mužjaka vjerno — evolucijsko stabilna. Ovo, naravno, važi samo za one posebne proizvoljne vrijednosti s kojima smo započeli, no lako je izračunati stabilne odnose i za svaki drugi proizvoljni sustav bodovanja.

Kao i u analizama Maynarda Smitha, ne treba prepostavljati postojanje dvije različite vrste mužjaka i dvije različite vrste ženki. Evolucijsko stabilna strategija mogla bi se jednako postići i kad bi svaki mužjak potrošio  $5/8$  svog vremena na vjernost, a ostatak na bećarenje, a svaka ženka bila  $5/6$  svog vremena čedna, a u jednoj šestini si dopuštala da bude laka. Bilo kako mi mislili o ESS, u pitanju je slijedeće: sklonost pripadnika jednog spola skretanju sa svog odgovarajućeg stabilnog odnosa bit će kažnjena promjenom strategije drugog spola, a to će, pak, ići na štetu onoga koji je prvi skrenuo. Stoga će ESS biti očuvana.

Možemo zaključiti da je sasvim moguć nastanak i razvoj populacije koja se sastoji uglavnom od čednih ženki i vjernih mužjaka. U takvim okolnostima, čini se, strategija domaće sreće je za ženke zaista uspješna. Tu i nije potrebno prepostavljati zavjereničko ponašanje čednih ženki. Zenkinim sebičnim genima čednost se zbilja isplati.

Ima raznih načina na koje ženke mogu u praksi sprovoditi ovaku strategiju. Već sam spomenuo da ženka može odbiti parenje s mužjakom koji joj još nije sagradio gnijezdo ili joj bar pomogao da ga sama izgradi. I zaista, kod mnogih monogamnih ptica do parenja dolazi tek nakon izgradnje gnijezda. Na kraju svega toga ispada da je mužjak, u trenutku začeća, u dijete ulazio mnogo više nego što su to njegovi jeftini spermiji.

Zahtjev da joj budući partner sagradi gnijezdo samo je jedan uspješni način koji ženka može koristiti kako bi ga uhvatila u zamku. Moglo bi se pomisliti, teorijski gledano, da je gotovo sve što mužjaka mnogo košta bilo uspješno, čak i ako se ta cijena ne plaća neposredno u obliku koristi za još nerođenu djecu. Ako bi sve ženke u populaciji prisiljavale mužjake na izvođenje nekih djela koja će ih mnogo koštati, da ubiju zmaja, recimo, ili da se popnu na planinu, prije nego što pristanu na parenje s njima, onda bi, opet teorijski promatrano, ženke mogle smanjiti iskušenja mužjaka da ih posle parenja napuste. Svaki mužjak koji bi pao u iskušenje da napusti svoju partnericu i pokušao veći broj svojih gena rasprostraniti preko drugih ženki, bio bi obes-

hrabren pomišlju da mora ubiti još jednog zmaja. U praksi je, međutim, malo vjerojatno da bi ženke svojim udvaračima nameštale takve nekorisne zadatke kao što je ubijanje zmaja ili traganje za kaležom s Posljednje večere. Razlog je taj što bi njena suparnica, koja bi nametala jednak napornu, ali za nju i njenu dječu korisniju zadaću, imala prednost nad većinom romantično nastrojenih ženki koje bi zahtijevale nesvrishodni ljubavni trud. Gradnja gnijezda je možda manje romantična nego ubijanje zmaja ili preplivavanje Dardanela, ali je mnogo korisnija.

Za ženku je jednak toliko korisna i praksa koju sam već spomenuo — udvaranje mužjaka tako da hrani ženku. Kod ptica se ovo obično smatra nekom vrstom vraćanja odrasle ženke na djetinjasto ponašanje. Ona prosjači hranu od mužjaka koristeći se istim pokretima kao i mali ptić. Pretpostavljaljalo se da ovo instinktivno privlači mužjaka, isto onako kao što muškarci smatraju privlačnim šaputanje i pućenje usana kod odraslih žena. U to vrijeme ptičoj je ženki nužna sva dodatna hrana koju može dobiti, jer tada stvara zalihe za napor pravljenja svojih golemih jaja. Kad joj se mužjak udvara hraneći je, to vjerojatno predstavlja njegovo neposredno ulaganje u sama jaja. Zato to umanjuje nejednakost početnih ulaganja dvoje roditelja u mlade.

I kod više vrsta kukaca i paukova zapažena je pojava udvaračkog hranjenja. No, ovdje postoji i jedno drugo tumačenje koje ukazuje na nešto sasvim očigledno. Pošto je mužjak, kao u slučaju bogomoljke, u opasnosti da ga veća ženka pojede, njemu koristi sve što može da ublaži njen apetit. U doslovno stravičnom smislu možemo reći da nesretni mužjak bogomoljke ulaže sebe u svoju djecu. On je iskorišten kao hrana koja doprinosi stvaranju jaja koja će biti oplođena posthumno njegovim, u ženki sačuvanim, spermijima.

Ženka koja primjenjuje strategiju domaće sreće i samo promatra mužjake pokušavajući unaprijed prepoznati odlike vjernosti, izlaže se opasnosti prevare. Svaki mužjak koji se zna pretvarati i prolazi kao dobar i vjerni domaćinski tip, ali koji u stvari skriva snažnu sklonost napuštanja družice i nevjernosti, imat će veliku prednost. Sve dok njegove napuštene bivše družice imaju imalo izgleda za podizanje barem ponekog djeteta, bećar će raširiti više svojih gena nego mužjak koji je vjerni suprug i otac. Geni za uspješnu prevaru kod mužjaka težit će stjecanju povla-

stiće u genskoj zalihi. Nasuprot tome, prirodno odabiranje bi davalо prednost i onim ženkama koje bi postale uspješne u otkrivanju takvih prevara. Način za postizanje toga je jednostavan: kad im se udvara novi mužjak prave se teško osvojivima, ali u narednoj sezoni parenja mnogo spremnije prihvaćaju ponudu prošlogodišnjeg partnera. To će automatski kažnjavati mlade mužjake koji kreću u svoju prvu sezonu parenja, bez obzira na to jesu li prevaranti ili ne. Soj naivnih ženki, koje se tek prvi put pare, imat će relativno visoki udio gena nevjernih očeva, ali će vjerni očevi imati prednost u drugoj i slijedećih godina majčinog života, jer neće morati prolaziti kroz one iste dugotrajne obrede koji zahtjevaju energiju i vrijeme. Ako su većina jedinki u nekoј populaciji djeca iskusnih, dakle ne naivnih majki — što je razumna pretpostavka u svakoj vrsti koja dugo živi — geni za poštenu, dobro očinstvo prevladat će u genskoj zalihi.

Radi jednostavnosti govorio sam o mužjacima kao da su svi ili potpuno pošteni ili čisti prevaranti. U stvarnosti je vjerojatnije da će svi mužjaci, u stvari sve jedinke, biti pomalo prevaranti, jer su programirani za izvlačenje koristi izrabljivanjem partnera. Prirodno odabiranje je, time što je izoštrilo sposobnost svakog partnera za otkrivanje nepoštenja onoga drugog, održalo krupne prevare na prilično niskom stupnju. Mužjaci mogu imati više koristi od nepoštenja nego ženke te moramo očekivati da će kod svih vrsta kod kojih mužjaci pokazuju znatnu mjeru roditeljske nesebičnosti, oni obično nastojati raditi malo manje nego ženke i biti spremniji na potajni odlazak. Kod ptica i kod sisavaca ovo je, u svakom slučaju, uobičajeno.

Postoje, međutim, vrste kod kojih mužjak stvarno obavlja oko djece veći dio posla nego ženka. Među pticama i sisavcima slučajevi očinske odanosti izuzetno su rijetki, ali su uobičajeni među ribama. Zašto?\* Za teoriju o sebičnom genu ovo je izazov koji me kopka već duže vremena. Nedavno mi je gospodica T. R. Carlisle ukazala na jedno domišljato rješenje. Ona koristi Triversovu zamisao o "surovom vezanju", o čemu smo govorili ranije, na slijedeći način:

Mnoge se ribe ne pare, već svoje spolne stanice jednostavno izbacuju u vodu. Do oplodnje dolazi u slobodnoj vodi, a ne u tijelu nekog od partnera. Spolno razmnožavanje je tako vjerojatno i otpočelo. S druge pak strane, kopnene životinje poput pti-

ca, gmažova ili sisavaca, ne mogu sebi dopustiti takvu vanjsku oplodnju, jer su njihove spolne stanice vrlo osjetljive na isušivanje. Gamete jednog spola — muškog, pošto su spermiji pokretni — uvode se u vlažnu unutrašnjost pripadnika drugog spola — u ženku. Ovo dosad su samo činjenice. Sad dolazi zamisao. Poslije parenja, ženka koja živi na kopnu ostaje s embrijem kao svojim fizičkim posjedom. On je u njenom tijelu. Čak i ako snese oplođeno jaje odmah poslije toga, mužjak još uvijek ima vremena odmagliti i tako prisiliti ženku na ono što Trivers naziva "surovim vezanjem". Mužjak u svakom slučaju može prvi donijeti odluku o odlasku i tako sužava izbor ženke i tjera je na odluku da li da prepusti mlado sigurnoj smrti ili da ostane i odgoji ga. Stoga je, među kopnenim životinjama, materinska briga uobičajenija od očinske.

Kod riba i ostalih životinja koje žive u vodi stvari stoje sa svim drukčije. Budući da mužjak ne unosi fizički svoje spermatozoide u ženkino tijelo, ne može se ni govoriti o tome da je ženka ostavljena da "nosi dijete". Svaki partner može brzo pobjeći i ostaviti novooplođena jaja u posjedu onoga drugog. No, postoji čak i jedan mogući razlog zbog kojeg bi mužjak mogao biti taj koga bi napuštanje moglo više pogoditi. Vjerovatno će se rasplamati evolucijska bitka tko će prvi izbaciti svoje spolne starice, mužjak ili ženka. Partner koji to učini ima prednost, jer onom drugom može ostaviti na brigu nove embrije. S druge pak strane, partner koji prvi baci ikru, odnosno mlječe, izlaže se opasnosti da njegov potencijalni partner poslije toga ne učini to isto. A tu je mužjak osetljiviji, i to samo zato jer su spermiji lakši i lakše se raspršuju nego jajašca. Ako ženka prerano izbací ikru, to jest izbaci je prije nego što je mužjak spreman, to neće utjecati na oplodnju jer će jajašca, budući da su relativno velika i teška, ostati još određeno vrijeme zajedno, poput grozda. Zato ženka ribe može sebi dopustiti "rizik" i kao prva izbaciti svoje spolne stanice, to jest ikru. Mužjak to ne smije riskirati, jer ako on prerano izbaci mlječe, njegovi će se spermiji raspršiti prije nego što je ženka spremna, a ona sama tad neće izbaciti ikru, jer joj se to neće isplatiti. Zbog tog problema raspršenja, mužjak mora pričekati ženkino izbacivanje ikre, a tek onda prolići svoje spermatozoide preko ikre. A njoj tada preostaje nekoliko dragocjennih sekundi za bijeg te ostavljanje mužjaka s jajašcima. Time ga

utjera u klješta Triversove nedoumice. I tako ova teorija jednostavno objašnjava zašto je očinska briga uobičajena u vodi, ali rijetka na kopnu.

Ostavimo ribe i okrenimo se drugoj velikoj ženskoj strategiji, strategiji pravog mužjaka. Kod vrsta kod kojih je prihvaćena ova strategija, ženke u stvari odustaju od svake pomoći od oca njihove djece i, umjesto toga, bacaju se na traganje za dobrim genima. I u ovom se slučaju one koriste svojim oružjem — odlaganjem parenja. One odbijaju parenje s bilo kim i brižljivo biraju prije nego što dopuste mužjaku parenje s njima. Nema sumnje da neki mužjaci imaju veći broj dobrih gena nego drugi, gena koji bi potpomogli izglede na preživljavanje sinova i kćeri. Kad bi ženka nekako mogla otkriti u kojim se mužjacima kriju dobri geni, koristeći se pri tom nekim vanjskim vidljivim znakovima, ona bi vlastitim genima osigurala najveću korist povezavši ih s tim dobrom genima, parivši se s tim mužjacima. Iskoristimo onu našu analogiju s veslačkom posadom: ženka može sama znatno smanjiti izglede da njeni geni budu odvučeni na dno zbog lošeg društva. Može pokušati brižljivo odabratи svojim genima dobre suveslače.

Najvjerojatnije će se većina ženki složiti oko toga tko su najbolji mužjaci, jer sve one raspolažu istim informacijama. Stoga će tih nekoliko sretnih mužjaka obaviti najveći dio parenja. Za to su oni potpuno sposobni, jer sve što moraju dati svakoj ženki je malo jeftinih spermija. To je, vjerojatno, ono što se dogada kod morskih slonova i rajske ptice. Ženke dopuštaju malom broju mužjaka da primjene strategiju sebičnog izravljanja, koja je za njih idealna pa joj teže svi mužjaci, ali se osiguravaju da taj luksuz bude dostupan samo najboljim mužjacima.

Pogledajmo sa stanovišta ženke koja traži dobre gene s kojima će spojiti vlastite — za čim zapravo ona traga? Prva stvar koju želi je dokaz sposobnosti preživljavanja. Očigledno, svaki potencijalni partner koji joj se udvara dokazao je svoju sposobnost preživljavanja, barem do odraslog doba, ali to ne znači da je dokazao da može opstati i mnogo duže. Zato bi sasvim ispravna politika bio odabir starijih mužjaka. Bilo koje da su njihove slabe strane, oni su bar dokazali sposobnost preživljavanja i ona će svoje gene spojiti vjerojatno s genima za dugovječni život. Nema, međutim, nikakve svrhe osigurati dugovječnost djece ako

djeca ne poklone majci mnogo unučića. Dugovječnost nije neosporiv dokaz muškosti. Neki dugovječni mužjak možda je baš i opstao zato što nije ulijetao u opasnosti oko razmnožavanja. Ženka, odabravši nekog starog mužjaka, ne mora neminovno imati i više potomaka od suparnice koja je odabrala mladog mužjaka, koji je pružio neke druge dokaze kvalitetnih gene.

Kakve druge dokaze? Mogućnosti su mnogobrojne. Možda jaki mišići kao dokaz sposobnosti hvatanja hrane, možda duge noge kao dokaz sposobnosti bježanja pred grabljivcima. Ženka će napraviti korist svojim genima ako ih poveže s takvim kvalitetama koje će biti korisne odlike, kako za njene sinove, tako i za njene kćeri. Za početak, dakle, treba pretpostaviti da ženke biraju mužjake na temelju savršenih oznaka ili pokazatelja koji bi mogli biti dokaz dobrih gena. Ali ovdje nailazimo na jednu vrlo zanimljivu pojedinost koju je prvi shvatio Darwin, a jasno izrekao Fisher. U društву, u kojem se mužjaci međusobno nadmeću kako bi ih ženke odabrale kao prave mužjake, jedna od najboljih odluka koju majka može učiniti za svoje gene je roditi sina koji će, kad na njega dođe red, ispasti privlačan pravi mužjak. Uspije li osigurati da i njen sin bude jedan od onih nekoliko sretnih mužjaka koji će, kad odrastu, obaviti najveći broj parenja — imat će golem broj unučadi. Posljedica toga je da je jedna od najpoželjnijih odlika koje neki mužjak može imati u očima ženki, sasvim jednostavno, sama spolna privlačnost. Ženka koja se pari sa superprivlačnim pravim mužjakom najvjerojatnije će imati sinove koji će biti privlačni ženkama slijedećeg naraštaja i koji će joj podariti mnogo unučića. Može se, dakle, pomisliti da su ženke u početku izabirale mužjake na temelju očigledno korisnih odlika, kao što su razvijeni mišići, ali kad su sve ženke neke vrste prihvatile takve odlike kao privlačne, prirodno odabiranje nastavilo im je davati prednost, jednostavno zato što su bile ženkama privlačne.

Dakle, ekstravagancije kao što su repovi mužjaka rajske ptice vjerojatno su se razvile kao neka vrsta nestabilnog, prolaznog procesa.\* U ta stara vremena ženke su možda birale, kao poželjni odliku mužjaka, rep nešto duži nego obično, vjerojatno jer je on nagovještavao snažnu i zdravu konstituciju. Kratki rep mužjaka možda je bio pokazatelj određenog pomanjkanja vitamina — što bi bio dokaz smanjene sposobnosti pronalaženja hrane.

Možda kratkorepi mužjaci nisu uspjevali u bježanju pred grabljivcima, pa su im repovi odgriženi. Obratite pažnju na to da ne treba obvezno prepostavljati da je kratak rep sam po sebi genetski naslijedivan, već da je samo služio kao pokazatelj određene genetske inferiornosti. No, bilo kako bilo, prepostavimo da su ženke predaka rajske ptice davale prednost pri parenju mužjaca čiji su repovi bili duži od prosjeka. Ukoliko je postojao određen genetski doprinos prirodnoj varijaciji dužine repa mužjaka, to je vremenom dovelo do toga da se prosječna dužina repa mužjaka poveća u cijeloj populaciji. Ženke bi se držale jednostavnog pravila: odmjeravale bi mužjake od glave do pete i onda krenule s onima koji imaju najduže repove. Svaka ženka koja bi odstupila od tog pravila bila bi kažnjena, *čak i onda* kad su repovi već postali toliko dugi da su, u stvari, smetali mužjacima koji su ih nosili. Jer bi ženka, koja ne bi radala dugorepe sinove, imala male izglede da neki njen sin bude smatrana privlačnim. Kao i ženska moda ili modeli automobila, trend dugih repova se izdvojio i krenuo vlastitim zamahom. Zaustavio se tek kada su repovi postali neprirodno dugački pa su njihove očigledno loše strane počele zasjenjivati prednost njihove spolne privlačnosti.

U ovu je misao teško lakovjerno povjerovati pa je ona izazivala skepticizam još od vremena Darwina, koji ju je prvi iznio, nazvavši je seksualno odabiranje. Jedan od onih koji ne vjeruju u nju je i A. Zahavi, čiju smo teoriju "Lisice, lisice..." već spomenuli. Kao suprotno objašnjenje, on ističe svoje potpuno obratno načelo, "načelo opterećenja". On ističe da već i sama činjenica što ženke nastoje među mužjacima odabrati one s dobrim genima utire put prevari od strane mužjaka. Možda su jaki mišići u početku i bili dobro svojstvo koje su ženke odabirale, ali kako onda zaustaviti mužjake da ne razvijaju lažne mišiće u kojima neće biti ničeg prirodnog, kao što su podložena ramena nekog muškog odijela? Mužjaka manje košta razvoj lažnih mišića nego pravih, pa bi seksualno odabiranje trebalo ići u korist gena za razvoj lažnih mišića. No, nakon nedugog vremena, međutim, protuodabiranje će dovesti do evolucije ženki koje će biti sposobne prozreti ovu prevaru. Zahavijeva osnovna premlisa je da će ženke ipak na kraju prozreti lažnu seksualnu reklamu. Zato on zaključuje da će istinski uspješni mužjaci biti samo oni koji se neće lažno reklamirati i koji će pružati opipljive dokaze da

nisu prevaranti. Ako je riječ o jakim mišićima, onda će mužjake, koji se uzdaju u puki *privid* snažnih mišića, ženke vrlo brzo ras-krinkati. No mužjak koji dizanjem teških tereta ili napornom tje-lovježbom dokazuje da stvarno ima snažne mišiće imat će uspje-ha u uvjeravanju ženki. Drugim riječima, Zahavi vjeruje da pravi mužjak ne treba samo *izgledati* kao mužjak dobre kvalitete — on stvarno mora i *biti* kvalitetni mužjak, jer ga inače skeptične ženke neće prihvati kao takvog. Stoga će se razviti takvi doka-zzi koje će moći pružiti samo stvarno kvalitetni mužjak.

Do sada je sve u redu. Sad dolazi onaj dio Zahavijeve teori-je od kojeg stvarno zastaje dah. On smatra da se repovi rajske-htica i paunova, golemi rogovi jelena te ostale seksualno odab-rane crte, koje su uvjek djelovale paradoksalno zato jer je izgle-dalo da su opterećenje za vlasnike, razvijaju upravo zato što su opterećenje. Mužjak ptice s dugim i nezgrapnim repom razme-tat će se pred ženkama pokazujući se tako kao snažan i pravi mužjak koji usprkos takvom repu može opstati. Zamislimo neku ženu kako promatra utrku dva muškarca. Ako obojica stignu is-tovremeno na cilj, ali jedan se prije utrke namjerno opteretio vrećom ugljena, žena će prirodno zaključiti da je čovjek s tere-tom stvarno i brži trkač.

Ja ne vjerujem u ovu teoriju, iako više nisam toliko siguran u svoj skepticizam kao kad sam prvi put čuo za nju. Istaknuo sam da bi logični zaključak te teorije bio — evolucija mužjaka sa samo jednim okom ili samo jednom nogom. Zahavi, koji je po-rijeklom iz Izraela, odmah je odgovorio: "Neki naši najbolji ge-nerali i imaju samo jedno oko!" Pa ipak, problem je što u teoriji hendikepa izgleda postoji osnovna proturječnost. Ako je opterećenje istinsko, a bit teorije je u tome da opterećenje mora biti istinsko — onda će i samo to opterećenje kažnjavati potomke isti tako sigurno kao što, možda, privlači ženke. Značajno je, u svakom slučaju, da se opterećenje ne smije prenositi na kćeri.

Ako teoriju opterećenja izrazimo drugim riječima, jezikom gena, onda ćemo dobiti nešto slično ovome: gen koji je odgo-voran za razvoj nekog opterećenje kod mužjaka, primjerice dugi rep, postaje mnogobrojniji u genskoj zalihi zato što ženke odabi-rui mužjake koji imaju to opterećenje. Ženke biraju mužjake s opterećenjem zbog gena, koji određuju da se ženke baš tako po-našaju, i koji takođe postaju česti u njihovoј genskoj zalihi. Jer

ženke sa sklonošću prema opterećenim mužjacima automatski biraju mužjake koji u svakom drugom pogledu imaju dobre gene, budući da su to mužjaci koji su doživjeli odraslo doba usprkos opterećenju. Ti dobri "ostali" geni koristit će tijelima djece koja će opstati i dalje širiti gene odgovorne za opterećenje, a ujedno i gene za odabiranje opterećenih mužjaka. Pod uvjetom da geni odgovorni za opterećenje iskazuju svoje djelovanje samo kod sinova, kao da i geni za davanje seksualne prednosti opterećenim mužjacima djeluju jedino kod kćeri, teorija bi mogla i važiti. Dokle god je formulirana samo riječima, ne možemo biti sigurni u njenu važnost i u praksi. Bližu spoznaju o vrijednosti ovakve teorije dobijemo kad je iskažemo putem matematičkog modela. Matematičkim genetičarima, koji su pokušavali načelo opterećenja prevesti u neki izvediv model, do sada to još nije pošlo za rukom. Možda zato što ovo načelo i nije izvedivo, ili možda ti genetičari nisu dovoljno stručni. Kako je jedan od njih je i Maynard Smith, više se zalažem za onu prvu mogućnost.

Ako neki mužjak može dokazati svoju superiornost nad drugim mužjacima tako što neće morati sam sebe opteretiti, nitko neće ni sumnjati da on time povećava svoj genski uspjeh. Tako morski slonovi pridobivaju i zadržavaju svoje hareme ne zbog svoje estetske privlačnosti ženkama, već jednostavno zato što pretuku svakog mužjaka koji se pokuša uvući u harem. Vlasnici harema uglavnom pobjeđuju u tim borbama protiv mogućih našilnika, ako ni zbog čega drugog — ono zbog očiglednog razloga što zato i jesu vlasnici harema. Nasilnici ne pobjeđuju često u borbama, jer da su u stanju pobijediti to bi i ranije učinili! Svaka ženka koja se pari samo s vlasnikom harema povezuje, dakle, svoje gene s mužjakom koji je dovoljno snažan da odbije izazivače jednog za drugim, izazivače koji pristižu iz velikog viška očajnih mužjaka-neženja. Na sreću, njeni će sinovi naslijediti očevu sposobnost održavanja harema. U stvarnosti, ženka morskog slona nema mnogo izbora, jer vlasnik harema će i nju prelatiti — ako samo i pokuša vrludati. Ostaje, međutim, načelo da ženke koje za parenje biraju mužjake pobjednike u bitkama, koriste svojim genima čineći takav izbor. Kao što smo vidjeli, postoje primjeri ženki koje se više vole pariti s mužjacima koji vladaju područjem, kao i s mužjacima koji imaju visok status u hijerarhiji nadmoći.

Rezimirajmo dosadašnje izlaganje u ovom poglavlju: različite vrste sustava razmnožavanja koje nalazimo kod životinja — monogamija, promiskuitet, harem i tako dalje — mogu se shvatiti u smislu sukobljenih interesa mužjaka i ženke. Pripadnici oba spola "želete" za života maksimirati ukupni broj svojih potomaka. Zbog bitne razlike u veličini i broju spermatozoida i jaja, mužjaci će, općenito uzevši, biti naklonjeniji promiskuitetu i pomanjkanju očinske brige. Ženkama na raspolaganju stoje dve glavne protuigre koje sam nazvao strategijom pravog mužjaka i strategijom domaće sreće. Ekološke okolnosti u kojima vrsta živi odredit će ženkinu sklonost ovoj ili onoj strategiji, a odredit će i način na koji će im mužjaci uzvraćati. U praksi se mogu naći svi prijelazni oblici između strategije pravog mužjaka i strategije domaće sreće, a kao što smo vidjeli — postoje i slučajevi u kojima otac brine o djeci više nego majka. Ova se knjiga ne bavi pojedinostima određenih životinjskih vrsta, te tako neću ni raspravljati o tome što neku vrstu može predodrediti za ovaj ili onaj sustav razmnožavanja. Umjesto toga, razmotrit ću razlike koje se obično zamjećuju između mužjaka i ženki uopće i pokazat ću kako ih se može protumačiti. Zato neću isticati one vrste u kojih su razlike između spolova male, a to su obično one kod kojih su ženke dale prednost strategiji domaće sreće.

Prvo, obično su mužjaci ti koji žele biti spolno privlačni i imati kričave boje, a ženke više nezamjetne i bezbojne. Jedinke oba spola žele izbjegći napad grabljivaca, pa zato postoji određeni evolucijski pritisak na pripadnike oba spola da budu manje-više neupadljivi. Jarke boje ne privlače grabljivce ništa manje nego što privlače seksualne partnere. Govoreći jezikom gena, to znači da će geni za jarke boje najvjerojatnije prije završiti u želucima grabljivaca nego geni za neupadljivost. S druge strane, geni za neupadljive boje će se vjerojatno rjeđe naći u sljedećem naraštaju nego geni za jarke boje, zato što neupadljive jedinke imaju poteškoća pri privlačenju partnera. Zato postoje dva sukobljena pritiska odabiranja: grabljivci utječu na povlačenje gena za jarke boje iz genske zalihe, a seksualni partneri guraju u stranu gen za neupadljivost. Kao i u mnogim drugim slučajevima, uspješni strojevi za preživljavanje mogu se shvatiti kao kompromis između tih sukobljenih pritisaka odabiranja. Ono što nas u ovom trenutku zanima je to da optimalni kompromis za mužjaka izgleda

drukčije od optimalnog kompromisa za ženku. Ovo se, naravno, potpuno slaže s našim viđenjem mužjaka kao kockara koji mnogo riskira i mnogo dobiva. Kako na svako jaje što ga je stvorila ženka mužjak proizvode mnogo milijuna spermija, to u populaciji spermiji brojčano daleko nadmašuju jaja. Zato će neko jaje daleko vjerojatnije stupiti u spolno stapanje nego što će to svaki proizvedeni spermij. Jaja su srazmjerne vrijedno sredstvo i ženka ne mora biti seksualno privlačna kao mužjak da bi svojim ja-jima osigurala oplodnju. Mužjak je, nesumnjivo sposoban postati ocem sve djece rodene u nekoj velikoj populaciji ženki. Čak i ako je mužjak kratkovječan, zato što njegov gizdavi rep privlači grabljivce ili se zaglavljuje u grmlju, on će vjerojatno prije nego što umre uspjeti napraviti veliki broj djece. Neprivlačni i neupadljivi mužjak može živjeti jednako dugo kao i ženka, ali imat će manje djece i njegovi geni neće se dalje prenosi. Što mužjaku vrijeti osvojeni cijeli svijet, ako izgubi svoje besmrtnе gene?

Slijedeća važna spolna razlika je to što su ženke mnogo izbirljivije nego mužjaci s kojima će se pariti. Razlog te izbirljivosti pripadnika bilo kojeg spola vjerojatno je nužnost izbjegavanja parenja s pripadnikom neke druge vrste. Iz mnogo razloga takve su hibridizacije loše. Ponekad, kao u slučaju kada se čovjek pari s ovcom, parenje ne dovodi do stvaranja embrija te se neće mnogo izgubiti. Ali kod križanja srodnijih vrsta, poput konja i magarca, cijena, bar za ženskog partnera, može biti poprilična. Vjerojatno će se začeti embrij mule i on će zauzimati njenu maternicu punih jedanaest mjeseci. Na njega će otici velika količina majčinog ukupnog roditeljskog ulaganja, i to ne samo u obliku hrane koju će embrij upiti kroz posteljicu i kasnije u obliku mlijeka, već prije svega u obliku vremena koje je moglo biti utrošeno u podizanju druge djece. A onda, kad mula odraste, ustavljaju se da je jalova i to vjerojatno zato jer kromosomi konja i magarca, koji su dovoljno slični da surađuju u gradnji dobrog, jakog tijela mule, nisu dovoljno slični da zajedno surađuju kako treba prilikom mejoze. Bilo koji da je razlog, sa stanovišta majčinih gena, njeni vrlo veliko ulaganje u mulu potpuno je uzaludno. Magarice bi zato trebale obratiti vrlo veliku pažnju da jedinka s kojom će se pariti bude neki drugi magarac, a ne konj. Govoreći jezikom gena, svaki magareći gen koji kaže: "Tijelo moje, ako si ženka, pari se sa svakim starim mužjakom, bio on konj ili

magarac", je gen koji se poslije toga može naći u slijepoj ulici mulinog tijela, a majčino roditeljsko ulaganje u tu malu mulu znatno smanjuje njenu sposobnost da odgoji plodne magarce. Mužjak će, s druge strane, manje izgubiti ako se bude pario s pri-padnicom pogrešne vrste, i premda od toga možda ništa neće dobiti, od mužjaka možemo očekivati manju izbirljivost pri izboru seksualnih partnera. Dokazi za to su potvrđeni gdje god su traženi.

Čak i u okvirima jedne vrste može biti razloga za izbirljivost. Rodoskrvno sparivanje, kao i hibridizacija, lako može imati šte-tne genetske posljedice, u ovom slučaju zato što letalni i polule-talni recessivni geni izbijaju na slobodu. I ponovno ženke više gube nego mužjaci, budući da je njihovo ulaganje u svako poj-dino dijete obično veće. Gdje postoje zabrane rodoskrvnuća, mo-žemo očekivati da će ženke biti kruće u pridržavanju tih tabua nego mužjaci. Pretpostavimo li da će u nekom rodoskrvnom od-nosu stariji partner vjerljivo biti aktivni inicijator, onda može-mo češće očekivati incestuoze veze u kojima je mužjak stariji od ženke nego veze u kojima je ženka starija. Primjerice, incest otac/kćerka bit će češći nego incest majka/sin. Incest između brata i sestre bio bi po učestalosti negdje u sredini.

Općenito gledajući, mužjaci bi trebali biti više skloni promi-skuitetu nego ženke. S obzirom na to da ženka proizvodi ograničeni broj jaja i to srazmjerno sporo, ona može malo dobiti od velikog broja parenja s različitim mužjacima. Mužjak, s druge strane, može proizvesti milijune spermija svakodnevno i ako se promiskuitetno pari u svakoj mogućnoj prigodi — može se puno okoristiti. Pretjerani broj parenja ženku zapravo ne košta puno, osim nešto izgubljenog vremena i energije, ali joj i ne donosi neku dobit. S druge strane, nema kraja dobiti koju će mužjak imati od parenja s onoliko različitih ženki koliko mu je omo-gućeno: riječ pretjerivanje kod mužjaka nema značenja.

Nisam otvoreno govorio o čovjeku, ali kad mislimo o evolu-cijskim dokazima kao što su ovi izneseni u ovom poglavljju, ne možemo ne razmišljati i o vlastitoj vrsti i vlastitom iskustvu. Pojmovi o ženkama koje se suzdržavaju od parenja sve dok mužjak ne pruži dokaze dugoročne vjernosti zvuče nam jako pozna-to. Ovo možda ukazuje na to da ženke ljudske rase primjenjuju strategiju domaće sreće, a ne strategiju pravog mužjaka. Većina

ljudskih društava stvarno je monogamna. I u našem društvu roditeljsko ulaganje oba roditelja je veliko i nije u nekoj primjetnoj neravnoteži. Majke nesumnjivo neposrednije rade oko djece nego očevi, ali očevi često vrijedno rade u posrednom smislu kako bi osigurali materijalna sredstva koja se troše na djecu. S pak druge strane, neka ljudska društva su promiskuitetna, a neka se temelje na držanju harema. Ova zapanjujuća raznolikost ukazuje na to da je čovjekov način života uglavnom predodređen kulturom, a ne genima. Moguće je, međutim, da su muškarci, općenito, skloniji promiskuitetu, a žene monogamiji, kao što bismo to na temelju evolucije i prepostavili. Koja će od ovih dviju tendencija pobjediti u određenom društvu ovisi o prilikama koje vladaju u tom društvu, kao što kod različitih životinjskih vrsta to ovisi o ekološkim pojedinostima.

Jedina crta našeg društva za koju nam se čini da je nedvosmisleno neobična je pitanje seksualnog reklamiranja. Kao što smo vidjeli, shodno evoluciji se očekuje da će tamo gdje između spolova postoji razlika mužjaci biti ti koji se razmeću "ljepotom", a ženke će biti prilično neupadljive. Suvremeni zapadnjak je u tom pogledu nesumnjiv izuzetak. Točno je da se neki ljudi upadljivo oblače, a neke žene neupadljivo, ali u prosjeku nema sumnje da je u našem društvu ekvivalent paunovog repa ono što pokazuju žene, a ne muškarci. Žene se šminkaju i lijepe lažne trepavice. Izuzevši glumce i homoseksualce, muškarci to ne čine. Žene su, izgleda, zainteresirane za vlastiti izgled i na to ih ohrabruju njihovi novine i časopisi. Časopisi za muškarce manje se bave spolnom privlačnošću muškaraca, te čovjek koji poklanja neuobičajeno veliku pažnju svome oblačenju i izgledu obično pobuđuje sumnju — i muškaraca i žena. Kada se u nekom društvu govori o nekoj ženi, vjerojatno će se spominjati njena spolna privlačnost ili pomanjkanje takve privlačnosti. Tako će biti bez obzira na to je li govornik muškarac ili žena. Kad se, pak, opisuje muškarac, upotrijebjeni pridjevi vjerojatno neće imati никакve veze sa spolnom privlačnošću.

Suočen s ovim činjenicama, biolog bi se morao zapitati da slučajno ne promatra neko društvo u kojem se ženke natječu za mužjake, umjesto obratno. Kada je bila riječ o rajskim pticama, rekli smo da su ženke neupadljive zato što se ne moraju takmicići za mužjake. Mužjaci su jarkih boja i upadljivi zato što za

ženkama vlada potražnja te si one mogu dopustiti izbirljivost. Razlog zbog kojeg postoji potražnja za ženkom rajske ptice je taj što su jaja rjeda nego spermiji. Što se dogodilo sa suvremenim zapadnim čovjekom? Da li je mužjak zaista postao spol za kojim vlada potražnja, spol koji si može dopustiti izbirljivost. Ako je tako, zašto?

# 10

## TI CESKAJ MOJA LEĐA, JA ĆU NA TVOJA ZAJAHATI

**P**ROUČAVALI SMO RODITELJSKA, seksualna i agresivna međudjelovanja strojeva za preživljavanje koji pripadaju istoj vrsti. No postoje i upadljivi oblici međudjelovanja životinja koje ne možemo svrstati ni u jedno od tih poglavlja. Među takve spada i sklonost životu u skupini, sklonost koju pokazuje vrlo mnogo životinja. Ptice lete u jatima, kukci se roje, ribe i kitovi žive u plovama, a sisavci nizinskih pašnjaka u krdima ili love u čoporima. Ovake skupine obično se sastoje isključivo od pripadnika iste vrste, premda ima i izuzetaka. Zebre često žive u istom krdu s gnuom, a ponekad se mogu vidjeti i mješovita jata raznih ptica.

Koristi koje sebična jedinka može izvući iz života u skupini popunjavaju prilično šarolik popis. Nemam namjeru ispisivati sveobuhvatni katalog, no navest ću nekoliko natuknica. Tom prilikom vratit ću se primjerima nesebičnog ponašanja koje sam spomenuo u prvom poglavlju i koje sam obećao objasniti. To će nas navesti na proučavanje društvenih kukaca, bez kojih nijedan opis nesebičnosti kod životinja ne bi bio potpun. Na kraju ovog prilično šarolikog poglavlja spomenut ću i važnu zamisao o uzajamnom altruizmu čije je načelo: "Ti češkaj moja leđa, pa ću ja tvoja".

Žive li životinje zajedno, u skupinama, od tog udruživanja njihovi geni mogu izvući više koristi nego što sami ulažu u njega. Plijen koji čopor hijena može uhvatiti toliko je veći od plijena koji može oboriti jedna sama hijena da se svakoj sebičnoj jedinki isplati udruživanje u čopor, iako to znači podjelu hrane s drugima. Iz sličnih razloga, vjerojatno, neki pauci surađuju prilikom gradnje velike zajedničke mreže. Carski pingvini održavaju

toplalu zbijajući se jedni uz druge. To svakome koristi, jer nepogodama ostavljaju manju površinu tijela nego kad bi svatko bio sam. Riba koja pliva odmah iza neke druge ribe može imati hidrodinamičku korist od strujanja kojeg stvara plivanje ribe ispred nje. Možda je i to djelomični razlog zbog kojeg se ribe okupljaju u plove. Slična pojava zračnog strujanja poznata je i biciklistima—trkačima, a njoj treba vjerovatno pripisati i zašto ptice, prilikom seoba, lete u obliku slova V. Vjerovatno postoji natjecanje kako bi se izbjegao nepovoljni čeoni položaj u jatu. Ptice se vjerovatno smjenjuju na tom mjestu nedobrovoljnog vođe — što je oblik odgođene uzajamne nesebičnosti, o čemu ćemo govoriti pri kraju ovoga poglavlja.

Pretpostavljalo se da se mnoge koristi od života u skupini svode na izbjegavanje opasnosti od grabežljivaca. Takvu jednu teoriju elegantno je formulirao W. D. Hamilton u članku pod naslovom *Geometrija sebičnog krda*. Kako ovo ne bi dovelo do nesporazuma, moram naglasiti da pod "sebičnim krdom" on podrazumjeva "krdo sebičnih jedinki".

I ponovno ćemo početi jednostavnim "modelom" koji će nam, iako apstraktan, pomoći shvatiti stvarni svijet. Pretpostavimo da neku životinjsku vrstu lovi grabežljivac koji uvijek nastoji napasti najbližu jedinku. Sa stanovišta grabežljivca to je razumna strategija, jer time smanjuje utrošak energije. No sa stanovišta žrtve posljedice su zanimljive. To znači da će sve jedinke, potencijalni plijen, stalno pokušavati biti unutar krda, odnosno što dalje od grabežljivca. Može li plijen izdaleka otkriti grabežljivca, jednostavno će pobjeći. Čak, ako grabežljivac uvijek iskrsne iznenada, bez upozorenja — vreba li, recimo, skriven u visokoj travi — svaka jedinka-plijen ipak može poduzeti neke kokane i smanjiti izglede da baš ona bude najbliža grabežljivcu. Svaku jedinku-plijen možemo zamisliti okruženu nekim "područjem opasnosti". To se područje definira kao ona površina zemljišta čija je svaka točka bliža toj nego nekoj drugoj jedinki. Na primjer, kreću li se jedinke-plijen u pravilnim geometrijskim formacijama, područje opasnosti oko svake (ako se ne nalazi na rubu formacije) može biti otprilike šesterokutnog oblika. Dogodi li se da grabežljivac vreba u šesterokutnom području opasnosti koje okružuje jedinku A, onda će vjerovatno i ta jedinka A biti pojedena. Jedinke na rubovima krda posebno su izlo-

žene pogibelji, jer njihovo područje opasnosti nije razmjerno mali šesterokut, već obuhvaća i prostrani dio s otvorene strane.

Jasno je da će pametna jedinka uvjek pokušati svoje područje opasnosti učiniti što je moguće manjim, a posebno će pokušavati izbjegći kretanje uz rub krda. Nade li se na rubu, odmah će se uputiti prema središtu. Na žalost, netko uvjek mora biti i na rubu, no svaka će jedinka nastojati da to ne bude baš ona! U svakoj će skupini postojati beskrajno kretanje s rubova krda prema njegovom središtu. Ako je krdo ranije bilo raštrkano i nepovezano, onda će kao posljedica tih unutarnjih kretanja postati čvrsto povezano. Čak i u onom našem modelu pokrenutom bez ikakvih sklonosti ka okupljanju, gdje su životinje-pljen u početku nasumice raštrkane, sebična potreba svake jedinke za smanjenjem njenog područja opasnosti pokazat će se kroz pokušaje jedinki da se smjeste u prazni prostor između ostalih. To će brzo dovesti do stvaranja skupina koje će se sve gušće zbijati.

Naravno, u stvarnom životu sklonost zbijanja ograničavat će suprotni pritisici: inače bi sve jedinke stradale, ostavši bez daha zbog zbijenosti! Ipak, model je zanimljiv jer nam pokazuje kakva se prognoza može ostvariti čak i na temelju jedne vrlo jednostavne pretpostavke. Predloženi su i drugi, razrađeniji modeli. To što su oni realističniji ne umanjuje pomoć koju imamo od ovog nešto jednostavnijeg Hamiltonovog modela pri rješavanju problema okupljanja životinja.

U samom modelu sebičnog krda nema mjesta za suradnička djelovanja. U njemu nema altruizma, već samo sebičnog iskorištavanja svakog od strane svakog. No, u stvarnom životu postoje slučajevi u kojima se čini da jedinke poduzimaju korake za zaštitu drugih pripadnika svoje skupine od grabežljivaca. Sjetimo se samo onih ptičjih poziva na uzbunu. Oni očigledno djeluju poput znakova za uzbunu, jer odmah navode jedinke koje su ih čule na bijeg. Nema nikakvih znakova koji bi ukazivali da time pozivatelj na uzbunu pokušava "odvući pažnju grabežljivca" s drugih pripadnika jata. On ih jednostavno obavještava o prisustvu grabežljivca — upozoravajući ih. Pa ipak, čin pozivanja izgleda, bar na prvi pogled, altruistički, jer *privlači* pažnju grabežljivca na upozoravatelja. To posredno možemo zaključiti iz činjenice koju je zapazio P. R. Marler. Čini se da su fizikalne odlike poziva na uzbunu tako idealno oblikovane kako bi mu bilo teško

odrediti smjer. Zatražimo li od nekog inženjera akustike stvaranje zvuka čiji izvor će grabežljivcu biti teško locirati, on bi stvorio nešto vrlo slično stvarnom pozivu na uzbunu mnogih malih ptica pjevica. Do ovakvog uobičavanja poziva moralno je u prirodi doći prirodnim odabiranjem, a mi znamo što to znači. To znači da je veliki broj jedinki stradao, jer njihovi pozivi na uzbunu nisu bili savršeni. Zato je, izgleda, davanje poziva na uzbunu i određen rizik. Teorija o sebičnom genu bi sad trebala dati uvjerenljivo objašnjenje prednosti davanja znaka za uzbunu, prednost koja bi bila dovoljno velika za prevagu nad opasnostima od davanja tog znaka.

Ovo, u stvari, i nije teško. Ti ptičji pozivi na uzbunu toliko su često smatrani "nezgodnima" za Darwinovu teoriju da su pokušaji njihovog objašnjenja postali svojevrsni šport. Kao rezultat toga danas imamo toliko dobrih objašnjenja da se gotovo i ne sjećamo kako je cijela gužva započela. Očigledno, ima li izgleda da se u nekom jatu nalaze i međusobno bliski rođaci, gen odgovoran za davanje poziva na uzbunu može u genskoj zalihi napredovati zato što postoje veliki izgledi da se on nalazi i u tijelima spašenih jedinki. To će biti točno čak i ako pozivatelj na uzbunu skupo plati svoju nesebičnost privukavši na sebe pažnju grabežljivca.

Niste li zadovoljni ovim objašnjenjem utemeljenim na rodbinskom odabiranju, ima još mnogo drugih teorija među kojima možete izabrati objašnjenje. Mnogobrojni su načini na koje pozivatelj na uzbunu može steći sebičnu korist upozoravanjem svojeg jata. Trivers je iznio pet dobrih zamisli, no meni se ove moje dvije čine uverljivijima.

Prvu nazivam cave teorijom, po latinskoj riječi za "čuvaj se", koju učenici i danas koriste upozoravajući jedni druge na približavanje nastavnika. Ova je teorija pogodna za ptice koje se, zaprijeti li im opasnost, nepomično skrivaju u niskom grmlju. Prepostavimo da se jato takvih ptica hrani na nekom polju. U daljini leti jastreb. On još nije zamijetio jato te ne leti izravno k njemu, no postoji opasnost da ga svakog trenutka ugleda svojim oštrim vidom pa se ustremi u napad. Prepostavimo da je neki pripadnik jata zamijetio jastreba, dok ostali još nisu. Ta oštroliska jedinka mogla bi odmah čučnuti u travu i ukočiti se. No, to bi joj malo pomoglo, jer bi ostali članovi jata i dalje bučno i na-

padno hodali uokolo. Svaki bi mogao privući jastrebovu pažnju i tako dovesti u opasnost cijelo jato. Sa čisto sebičnog stanovišta, za jedinku koja je prva ugledala jastreba najbolja bi taktika bila ostalima cijuknuti jedno brzo upozorenje i ušutkavši ih smanjiti izglede da će oni nemanjerno privući jastreba u njenu blizinu.

Druga teorija koju želim spomenuti može se nazvati teorijom "nikad ne razbijaj redove". Ona je pogodna za one vrste ptica koje, približi li se grabežljivac, odlete — na obližnje stablo, recimo. I ponovno zamislimo da je iz cijelog jata ptica koje se upravo hrane, samo jedna primjetila grabežljivca. Sto će ona učiniti? Može jednostavno sama odletjeti, ne upozoravajući ostale. No, u tom slučaju ona bi se izdvojila kao usamljena, stršeća jedinka i više ne bi bila dio relativno anonimnog jata. Poznato je da jastrebovi love izdvajene golubove, ali čak i da nije tako, ima mnogo teorijskih razloga zbog kojih bi se razbijanje redova moglo smatrati samoubojstvenom politikom. Čak i ako ostali iz jata na kraju krenu za njom, jedinka koja je prva uzletjela sa zemlje privremeno povećava svoje područje opasnosti. Bez obzira na ispravnost ili neispravnost Hamiltonove teorije, život u jatu mora donositi neku značajnu prednost, jer ptice inače ne bi živjele u jatima. Ma koja ta prednost bila, jedinka će je, napuštajući jato prije drugih, barem djelomično prokokcati. Dakle, ako ne smije napustiti jato, što onda ptica koja je prva opazila grabežljivca mora učiniti? Možda bi mogla nastaviti s hranjenjem kao da se ništa nije dogodilo i osloniti se na zaštitu koju joj pruža pripadništvo jatu. No i to povlači ozbiljne rizike. Ona i dalje ostaje na otvorenome, potpuno izložena grabežljivcu. Znatno sigurnije bi joj bilo na stablu. Najbolja taktika i je odletjeti na stablo, *no mora biti sigurna da će i svi drugi učiniti isto*. Tako neće postati izložena jedinka i neće izgubiti prednosti koje joj pruža pripadništvo skupini, već će steći prednost letom u zaklon. I ovdje ispuštanje znaka za upozorenje, čini se, ponovno omogućuje čisto sebične prednosti. E. L. Charnov i J. R. Krebs razvili su sličnu teoriju u kojoj idu tako daleko da poziv na uzbunu, kojeg ptica upućuje ostatku jata, nazivaju "manipulacija". To je vrlo daleko od čistog nezainteresiranog altruijzma!

Površno gledano, ove teorije ne izgledaju suglasne s navodom da jedinka koja upućuje poziv na uzbunu dovodi sebe u opasnost. No, stvarne nesuglasnosti nema. Neupućivanjem poziv-

va, ta bi se jedinka dovela u još veću opasnost. Neke su jedinke sigurno stradale zbog upućivanja poziva na uzbunu, naročito one čije je pozive bilo lagano locirati. Ostale su jedinke pak stradale zbog neupućivanja poziva na uzbunu. Teorija *cave* i teorija "nikad ne razbijaj redove" samo su dva od mnogih mogućih objašnjenja.

No, što je s poskakivanjem Thomsonove gazele, koju sam spomenuo u prvom poglavlju i čija je, nazgled samoubojstvena nesebičnost navela Ardreya na kategoričku tvrdnju kako se ono može objasniti samo skupnim odabiranjem? Ovdje se pred teoriju o sebičnom genu postavlja ozbiljniji izazov. Pozivi na uzbunu kod ptica su djelotvorni, no oblikovani su kako bi bili što je moguće neupadljiviji i diskretni. U slučaju visokih skokova kod gazele nije tako. Oni su toliko upadljivi da djeluju kao neposredno izazivanje. Gazele se doimaju kao da žele namjerno privući pažnju grabežljivaca, gotovo ga izazivajući. Ovo je zapažanje dovelo do jedne vrlo dražesno odvažne teorije. Tu je teoriju prvo nago-vijestio N. Smythe, no do logičnog zaključka nepogrešivo je doveo A. Zahavi.

Zahavijeva teorija može se iznijeti ovako. Presudna postavka ovog malo drukčijeg razmišljanja je zamisao da poskakivanje nije nikakav znak upućen ostalim gazelama, već je znak upućen grabežljivcu. Ostale gazele zapažaju to poskakivanje i ono utječe na njihovo ponašanje, ali to je usputni učinak, jer je ono prvenstveno, kao znak, upućeno grabežljivcu. Grubo prevedeno na jezik ljudi to znači: "Vidi kako visoko mogu skočiti, ja sam tako snažna i zdrava gazela da me ne možeš uhvatiti i bilo bi ti mnogo pametnije pokušati uhvatiti nekog mog susjeda koji ne skače tako visoko kao ja." Rečeno s manje antropomorfizma, manja je vjerojatnost da će grabežljivac pojesti gene za visoke i upadljive skokove, jer će uvijek nastojati uhvatiti onaj plijen za kojeg vjeruje da će ga lakše uloviti. Poznato je da mnogi grabežljivi sisavci traže kao plijen stare i bolesne jedinke. Jedinka koja visoko skače oglašava, na pretjerani način, da nije ni stara ni bolesna. Po ovoj teoriji ta je predstava daleko od nesebičnosti. U najmanju ruku ona je sebična — jer joj je cilj uvjeriti grabežljivca neka lovi nekog drugog. Na neki način postoji i natjecanje u što višem skakanju, jer tko izgubi — na njega će pasti izbor grabežljivca.

Drugi je primjer kojeg sam spomenuo i obećao ga kasnije objasniti je slučaj pčela-kamikaza, koje ubodima napadaju kradljivce meda i time gotovo sigurno izvršavaju samoubojstvo. Pčela je samo jedan primjer izrazito *društvenih* kukaca. Ostali su ose, mravi i termiti ili "bijeli mravi". O društvenim kukcima želim govoriti općenito, a ne samo o pčelama-samoubojicama. Podvizi društvenih kukaca su legendarni, pogotovo njihovi zaplanjujući pothvati suradnje i prividnog altruizma. Samoubilački ubodi krasan su primjer njihovog samožrtvovanja. Kod jedne vrste mrava postoji kasta radnika izobličenih, napuhnutih želudaca punih hrane, a jedina im je uloga tijekom života nepomično, poput žarulja, visiti sa stropa i služiti ostalim radnicima kao skladišta hrane. U ljudskom smislu, oni kao jedinke uopće ne žive; njihova je individualnost potčinjena, prividno za dobrobit zajednice. Društvo mrava, pčela ili termita postiže neku vrstu individualnosti na višoj razini. Hrana se do te mjere raspoređuje da se može govoriti o zajedničkom želucu. Informacije se, putem kemijskih signala i onog slavnog "plesa" pčela, tako uspješno šire da se zajednica ponaša gotovo poput neke jedinice s vlastitim živčanim sustavom i čulnim organima. Strani uljezi se prepoznaju i odbijaju na način koji se može usporediti s tjelesnim imunosustavom. Razmjerno visoka temperatura u košnici regulira se gotovo jednako precizno kao i temperatura ljudskog tijela, iako pčela nije "toplokrvna" životinja. Na kraju, što je i najvažnije, ova analogija proširuje se i na razmnožavanje. Većina jedinki u kolonijama društvenih kukaca su sterilni radnici. "Linija zametka" — linija neprekinutosti besmrtnog gena — ide kroz tijela manjine, reproduktivnih jedinki. To je analogno reproduktivnim stanicama u našim testisima i jajnicima. Sterilni radnici analogni su našoj jetri, mišićima i živčanim stanicama.

Ponašanje u stilu kamikaza te ostali oblici altruizma i suradnje radnika neće nas više čuditi ako prihvativimo činjenicu njihove sterilnosti. Tijelom normalne životinje se upravlja da bi se osigurao opstanak njenih gena, kako rađanjem potomaka, tako i brigom o ostalim jedinkama koje sadrže iste gene. Samoubojstvo u smislu brige za ostale jedinke nije suglasno s budućim rađanjem vlastitih potomaka. Zato se samoubojstveno samopožrtvovanje rijetko razvija. No, pčela radilica nikad ne rađa. Svi njeni napori usmjereni očuvanju gena iskazuju se staranjem o ro-

đacima a ne o vlastitom potomstvu. Smrt jedne pčele radilice, uzeta izdvojeno, nije ozbiljnija opasnost po njene gene od opadanje jesenjeg lišća po gene stabla.

Mnogi upadaju u iskušenje da društvene kukce obaviju tajanstvenošću, no za to stvarno nema nikakve potrebe. Isplati se detaljnije pogledati što teorija o sebičnom genu kaže o njima, a pogotovo kako objašnjava evolucijsko porijeklo neobične pojave sterilnosti radilica, pojave iz koje toliko toga proizlazi.

Kolonija društvenih kukaca je jedna golema obitelj u kojoj svi članovi obično potječu od iste majke. Radnici, koji se rijetko ili nikad ne razmnožavaju, često se dijele na niz različitih kasta, uključujući tu sitne radnike, krupne radnike, vojнике i visoko specijalizirane kaste poput mednih čupova. Ženke koje se razmnožavaju nazivaju se matice, a rasplodni mužjaci ponekad se nazivaju trutovima ili kraljevima. U razvijenijim društvima, reproduktivci nikad ne rade ništa drugo osim razmnožavanja, no to rade izuzetno uspješno. Njih hrane i štite radnici, koji su također odgovorni i za skrb oko potomaka. Kod nekih vrsta mrava i termita matica je prerasla u divovsku tvornicu jaja i jedva je se može nazvati kukcem, jer je stotine puta krupnija od radnika i potpuno je nesposobna za kretanje. O njoj se radnici neprestano brinu, timare je, hrane i odnose neprekidnu rijeku njenih jaja do zajedničkih odgajališta. Mora li se ikad takva čudovišno velika kraljica pomaknuti iz svoje kraljevske ćelije, ona će u punoj raskoši putovati na leđima eskadrona vrijednih radnika.

U sedmom poglavlju govorio sam o razlici između rađanja i skrbi. Rekao sam da će se normalno razvijati mješovite strategije, kombinacije rađanja i skrbi. U petom smo poglavlju vidjeli kako mogu postojati dva opća tipa miješane evolucijsko stabilne strategije. Tako, bilo koja jedinka u populaciji može se ponašati na "mješovit" način: na taj način jedinke postižu razboritu mješavinu rađanja i skrbi; *ili*, populacija može biti podijeljena na dvije različite vrste jedinki: tako smo prvo i zamislili ravnotežu između jastrebova i golubova. E sad, teorijski je moguće evolucijsko stabilnu ravnotežu između rađanja i skrbi postići i na taj drugi način: populacija može biti podijeljena na one koji rađaju i one koji se o potomcima skrbe. No, takva strategija može biti evolucijsko stabilna samo onda ako su skrbnici bliski rođaci jedinki za koje se skrbe, najmanje toliko bliski koliko bi bili vlasti-

tim potomcima kad bi ih imali. Iako je teorijski moguće odvijanje evolucija i u tom pravcu, čini se da se to stvarno dogodilo jedino kod društvenih kukaca.\*

Jedinke društvenih kukaca dijele se na dve glavne klase — na klasu roditelja i klasu skrbnika. Roditelji su reproduktivni mužjaci i ženke. Skrbnici su radnici — neplodni mužjaci kod termita, neplodne ženke kod ostalih društvenih insekata. Oba tipa obavljaju svoj posao uspješnije, jer se ne moraju baviti i onom drugom zadaćom. No s čijeg stanovišta je njihov posao uspješan? Pitanje koje se postavlja pred Darwinovu teoriju uobičajeni je usklik: "A što od toga imaju radnici?"

Neki su odgovorili — "ništa". Njima se čini kako sve ide onako kako matica želi, kako ona manipulira radnicima putem kemijskih spojeva radi vlastitih sebičnih ciljeva te tjera radnike na skrb za njeno obilno potomstvo. To je jedna verzija Alexanderove teorije o "roditeljskom manipuliranju", o čemu smo govorili u osmom poglavlju. Suprotna je zamisao da radnici "odgajaju" reproduktivce kao na kakvoj farmi — manipulirajući njima povećavaju im reproduktivnu moć i tako šire replike radničkih gena. No, treba znati da strojevi za preživljavanje koje matica stvara nisu potomci radnika, ali su im ipak bliski rođaci. Hamilton je dao sjajnu opasku kako su, barem kod mrava, pčela i osa, radnici u stvari bliži rođaci potomstvu nego što je to sama matica! To je Hamiltona, a kasnije i Triversa i Harea dovelo do jednog od najvećih trijumfa teorije o sebičnom genu. Obrazloženje je sljedeće:

Kukci iz skupine Hymenoptera (opnokrilci), koja obuhvaća mrave, pčele i ose, imaju vrlo neobični sustav dobivanja spola. Termiti ne pripadaju ovoj skupini i kod njih ne postoji ta neobičnost. Gnjezdo opnokrilaca u pravilu ima samo jednu zrelu maticu. Ona je, kao mlada, samo jednom poletjela na parenje i tad je uskladištila spermije za ostatak svog relativno dugog života — deset i više godina. Tijekom godina ona daje ograničenu količinu spermija svojim jajima i tako im omogućuje oplodnju prilikom prolaska kroz njene jajovode. No, sva jaja ne budu oplodjena. Iz neoplodenih jaja razvijaju se mužjaci. Dakle, mužjak nema oca i stanice njegovog tijela sadrže samo jedan jedini skup kromosoma (sve ih je dobio od majke) umjesto dvostrukog skupa (jedan od oca, a drugi od majke) kao što je to slučaj s nama. Po

analogiji koju smo razvili u trećem poglavlju, mužjak opnokrilca ima u svakoj stanici samo jednu jedinu kopiju svakog "sveska", umjesto uobičajena dva. Ženka opnokrilca, pak, normalna je u tom pogledu, jer ima oca i uobičajeni dvostruki skup kromosoma u svakoj stanici svoga tijela. Da li će se ženka razviti u radilicu ili u maticu ne ovisi o njenim genima, već o načinu skrbi o njoj. To znači, svaka ženka ima potpuni skup gena koji je potreban matici, a i potpuni skup gena potreban radilici (ili, bolje rečeno, skupove gena zbog kojih može postati pripadnikom svake specijalizirane kaste — radnika, vojnika itd.). Koji ćev skup gena biti "uključen" ovisi o načinu podizanja ženke, a posebno o hrani koju će primati.

Iako tu još ima mnogo daljih složenosti, bit cijele stvari je ipak to. Ne znamo zašto se razvio taj neobični sustav spolnog razmnožavanja. Nesumnjivo su za to postojali dobri razlozi ali, za sada, tu pojavu moramo promatrati kao zanimljivu činjenicu reda Hymenoptera. Ma koji bio početni razlog ove neobičnosti, ona pravi zbrku među onim jasnim pravilima za izračunavanje srodnosti koja smo iznijeli u šestom poglavlju. To znači da su svi spermiji nekog mužjaka, umjesto da budu različiti kao kod nas, potpuno jednaki. U svakoj stanici svoga tijela mužjak ima samo jedan jedini skup gena, a ne dvostruki. Svaki spermatozoid zato mora dobiti potpun skup svih gena, a ne samo jedan uzorak od pedeset posto, pa su svi spermiji danog mužjaka potpuno isti. Pokušajmo sad izračunati srodnost između majke i sina. Zna li se da neki mužjak ima gen A, koji su izgledi da ga ima i njegova majka? Odgovor mora biti — sto posto, jer mužjak nema oca te je sve svoje gene dobio od majke. No, prepostavimo sada da znamo da matica ima gen *B*. Izgledi da taj gen postoji i u njenom sinu iznose samo pedeset posto, jer on ima samo polovinu njenih gena. Ovo izgleda proturječno, ali nije. Mužjak dobiva *sve* svoje gene od majke, ali majka sinu daje samo *polovinu* svojih gena. Rješenje ovog prividnog paradoksa je u činjenici da mužjak ima samo polovinu uobičajenog broja gena. Nema nikakvog smisla razbijati glavu razmišljanjem je li "stvarni" indeks srodnosti jedna polovina ili jedan. Taj indeks je samo mjera koju je čovjek izmislio, i ako u određenom slučaju pravi poteškoće, morat ćemo ga napustiti i vratiti se prvim načelima. Sa stanovišta gena A u tijelu matice, izgledi da će i rjen sin ima-

ti taj gen iznose jednu polovinu, kao što je to slučaj i s njenom kćerkom. Dakle, gledano sa strane maticе, njeni su potomci, bilo kojeg spola, s njom u isto toliko bliskom rodu kao što su to ljudska djeca sa svojom majkom.

Stvari se počinju usložnjavati kad dođemo do sestara. Rođene sestre ne dijele samo istog oca: ona dva spermija pomoću kojih su začete bila su po svakom genu potpuno ista. Sestre su, stoga, identični blizanci, bar dok je riječ o njihovim roditeljskim genima. Ako neka ženka ima gen *A*, morala ga je dobiti bilo od oca, bilo od majke. Dobila li ga je od majke, izgledi da će ga imati i njena sestra su pedeset posto. Naslijedila li ga je od oca, sto posto ga ima i njena sestra. Zato je srodnost između sestara kod reda Hymenoptera ne jedna polovina, kao što je to bilo kod normalnih seksualnih životinja, nego tri četvrtine.

Iz toga slijedi da je ženka Hymenoptera u bližem rodu sa svojom sestrom, nego što bi to bila sa svojim potomkom bilo kojeg spola. Kao što je Hamilton primjetio (iako to nije iznio na potpuno isti način), to može predodrediti ženku na skrb za vlastitu majku kao uspješni stroj za proizvodnju njenih sestara. Gen odgovoran za posrednu proizvodnju sestara umnožava se brže nego gen za neposredno pravljenje potomaka. Zato se i razvila sterilnost radilica. Vjerljivo nije slučajno što se kod vrsta reda Hymenoptera razvila stvarna društvenost, uz sterilnost radilica, ništa manje nego u dvanaest *neovisnih* slučajeva, a samo jednom u cijelom preostalom životinjskom carstvu, i to kod termita.

Međutim, tu je zamka. Žele li radilice uspješno odgajati svoje majke kao strojeve za proizvodnju sestara, moraju nekako promjeniti njihovu prirodnu sklonost za rađanje podjednakog broja muških i ženskih potomaka. Sa stanovišta radilica, izgledi da će neki brat imati njihov pojedini gen iznose samo jednu četvrtinu. Zato, dopuste li matici podjednako rađanje muških i ženskih potomaka, trud uložen u skrb oko nje, bar što se radilica tiče, bio bi nekoristan. U tom slučaju one ne bi činile sve što mogu na širenju vlastitih dragocjenih gena.

Trivers i Hare su shvatili da radilice moraju pokušati okretnuti odnos novorođenih jedinki u korist ženki. Oni su uzeli Fisherove proračune optimalnih odnosa spolova (koje smo razradili u prošlom poglavljju) i posebno ih prerađili za slučaj Hymenoptera. Pokazalo se, da je što se majke tiče, optimalni odnos

ulaganja, kao i obično, 1 : 1. Ali optimalni odnos, što se sestara tiče, je 3 : 1 u korist sestara, u odnosu na braću. Za ženku Hymenoptera, najuspješniji je način za širenje njenih gena — uzdržati se sama od razmnožavanja, ali osigurati da joj majka rađa sestre i braću u odnosu 3 : 1. No, *mora* li sama rađati, svojim će genima pružiti najveću korist rađajući sinove i kćeri u jednakom odnosu.

Kako smo vidjeli, razlika između matica i radilica nije genetska. Što se tiče ženskih embrija, soubina im može biti dvojaka: postati radilica koja "želi" odnos spolova 3 : 1, ili postati matica koja "želi" odnos 1 : 1. No, što znaće te "želje"? One znaće da se gen koji se našao u tijelu matice može najbolje proširiti bude li to tijelo podjednako ulagalo u sinove i kćeri. Međutim, isti taj gen, nađe li se u tijelu radilice, najbolje će se moći proširiti postigne li da majka tog tijela ima više kćeri nego sinova. U tome nema stvarnog paradoksa. Gen mora na najbolji mogući način iskoristiti one mogućnosti koje ima na raspolaganju. Ima li mogućnost utjecati na razvoj tijela kojem je soubina postati matica, njegova optimalna strategija u korištenju te kontrole što mu je na raspolaganju je jedno ponašanje, a ima li mogućnost utjecati na način razvitka tijela radilice, optimalna strategija je drugo ponašanje.

To znači da u odgajalištu matica nastaje sukob interesa. Matica "pokušava" podjednako ulagati u mužjake i ženke. Radilice pokušavaju okrenuti odnos reproduktivaca kako bi on bio tri ženke na svakog mužjaka. Ako je ispravno radilice zamišljati kao odgajateljice a maticu kao njihovu roditeljicu, onda će radilice vjerojatno uspjeti postići poželjni odnos 3 : 1. Ako ne, matica stvarno živi kako joj po imenu i pripada, a radilice su njene robinje i pokorne njegovateljice u kraljevskim jaslicama. Zato treba očekivati da će prevagu odnijeti odnos 1 : 1, koji matica "više voli". Dakle, tko pobijeđuje u ovom posebnom slučaju bitke generacija? To je stvar koja se može podvrgnuti provjeri, a Trivers i Hare su to upravo i učinili, koristeći se velikim brojem vrsta mrava.

Odnos spolova koji nas zanima je odnos između muških i ženskih reproduktivaca. Iz mravinjaka periodično izljeću velike krilate skupine na letove prigodom kojih se obavlja parenje. Poslije parenja, mlade matice mogu pokušati osnovati nove koloni-

je. Kako bi se dobila procjena brojnog odnosa spolova treba prebrojavati baš te krilate skupine. Muške i ženske reproduktivne jedinke se, kod mnogih vrsta, vrlo razlikuju po veličini. To usložnjava stvar, jer se, kao što smo vidjeli u prošlom poglavljtu, Fisherovi proračuni o optimalnom brojnom odnosu spolova, točno uvezši, ne odnose na broj mužjaka i ženki, već na veličine uloga u njih. Trivers i Hare su poveli računa o tome pa su mjerili jedinke. Uzeli su dvadeset vrsta mrava i procjenili odnos spolova u smislu ulaganja u reproduktivne jedinke. Tako su prilično uvjerljivo pokazali da je odnos ženki prema mužjacima stvarno negdje oko 3 : 1, kao što to i predviđa teorija po kojoj radilice upravljaju ceremonijom zbog vlastite koristi.

Dakle, izgleda da kod proučavanih mrava u sukobu interesa "pobjeđuju" radilice. To i ne iznenađuje toliko, jer tijela radilica, budući da su one čuvarice jaslica, imaju, u praktičnom smislu, više snage nego tijela matice. Gene koji pokušavaju upravljati sustavom kroz tijela matice nadvladavaju geni koji upravljaju kroz tijela radnika. Zanimljivo bi bilo potražiti neke posebne okolnosti u kojima bi se moglo očekivati da matice imaju više praktične moći od radilica. Trivers i Hare su otkrili postojanje upravo takve okolnosti koju se može iskoristiti za kritičku provjeru teorije.

Ta je okolnost postojanje nekih vrsta mrava koji hvataju i drže robe. Radnici takvih vrsta ne obavljaju uobičajene poslove ili ih obavljaju prilično loše. Jedino su dobri kad treba krenuti u skupljanje robija. Stvarno ratovanje u kojem se velike suparničke vojske tuku do smrti u prirodi je poznato samo kod ljudi i društvenih kukaca. Kod mnogih vrsta mrava specijalizirana kasta radnika, poznata kao vojnici, ima strašne borbene vilice i sve svoje vrijeme troši u borbi za koloniju protiv ostalih mravljih vojski. Skupljanje robova samo je posebna vrsta ratnih napora. Lovci na robe kreću u napad na mravinjak koji pripada nekoj drugoj vrsti, pokušavajući pobiti radnike-branitelje ili vojnike te odnijeti ličinke u svoj mravinjak. Tu se iz tih ličinki izlegu mladi mrazi. Oni i "ne shvaćaju" da su robovi i bacaju se na posao držeći se svojih urođenih programa, obavljajući sve dužnosti koje bi normalno obavljali i u vlastitom mravinjaku. Radnici ili vojnici koji otimaju ličinke za roblje odlaze u druge pljačkaške pohode, dok robovi ostaju kod kuće i bave se svakidaš-

njim gospodarenjem mravinjakom, čišćenjem, dovlačenjem hrane i staranjem o potomstvu.

Robovi su, naravno, u sve to naivno neupućeni i ne znaju da nisu ni u kakvoj rodbinskoj vezi s maticom i potomstvom koje podižu. Oni nesvesno podižu nove čete goniča robova. Ovdje prirodno odabiranje, bez sumnje, djelujući na gene ropskih vrsta, daje prednost prilagodavanjima protiv porobljavanja. Pa ipak, to nije potpuno uspješno, jer je ropstvo vrlo raširena pojava.

S našeg sadašnjeg gledišta zanimljiva posljedica ropstva je sljedeća: matica robovlasničkih vrsta sad je u položaju mijenjati odnos spolova u pravcu u kojem ona "želi". Jer, njena rođena dječa, goniči robova, više nemaju praktični nikakav utjecaj u jaslicama. Taj utjecaj sad imaju robovi. Robovi "vjeruju" da se brinu o vlastitoj braći i sestrama i vjerojatno čine sve ono što bi u *njihovim vlastitim mravinjacima bilo potrebno* za postizavanje željenog odnosa 3 : 1 u korist sestara. No, matica robovlasničke vrste može se suprotstaviti određenim protumjerama, a budući da robovi nisu ni u kakvom rodu s potomstvom, nikakvo odabiranje ne pomaže robovima u poništavanju tih protumjera.

Prepostavimo da matice bilo koje vrste mrava "pokušavaju" zamaskirati jaja mužjaka dajući im miris jaja ženki. Prirodno odabiranje će davati prednost svakoj sposobnosti radnika kojom mogu "otkriti" tu prijevaru. Možemo zamisliti evolucijsku bitku u kojoj matice stalno "mijenjaju kod", a radnici ga "provaljuju". Rat će dobiti ona strana koja uspije prebaciti više vlastitih gena u sljedeći naraštaj, i to kroz tijela reproduktivnih jedinki. To će, kao što smo već vidjeli, u normalnim okolnostima biti radnici. No, kad matica *robovlasničke* vrste promijeni kod, radnici-roboti ne mogu razviti sposobnost za otkrivanje toga koda, jer nije dan gen za "otkrivanje koda", koji bi se možda našao u radnicima-robotima, nije predstavljen u tijelu bilo koje reproduktivne jedinke i zato se ne prenosi dalje. Sve reproduktivne jedinke pripadaju vrsti robovlasnika i u rodu su s maticom, no ne i s robovima. Probiju li se geni robova u neke reproduktivne jedinke, bit će to u reproduktivne jedinke koji potječe iz prvobitnog mravinjaka iz kojeg su kidnapirani. No, radnici-roboti će se ipak baviti otkrivanjem pogrešnog koda. Zato matica robovlasničke vrste može slobodno mijenjati svoj kod, bez opasnosti da će se geni za otkrivanje koda proširiti po sljedećem naraštaju.

Zaključak je ove rasprave da kod robovlasičkih vrsta možemo očekivati odnos ulaganja u reproduktivne jedinke oba spola približno 1 : 1, a ne 3 : 1. Matica će, ovaj put, postići ono što želi. Upravo su to i potvrdili Trivers i Hare, iako su promatrali svega dvije robovlasičke vrste.

Moram napomenuti kako sam sve ovo ispričao pomalo idealizirano. Stvarni život nije tako uredan i sređen. Na primjer, najpoznatija od svih vrsta društvenih kukaca, pčela, radi nešto potpuno "pogrešno". Postoji veliki višak ulaganja u mužjake u odnosu na matice — što izgleda besmisleno i sa stanovišta radilice i matice. Hamilton je našao moguće rješenje ove zagonetke. On naglašava da kad matica napušta košnicu, ona kreće s velikim rojem radilica koje joj pomažu osnovati novu koloniju. Za roditeljsku košnicu te su radilice izgubljene, a troškovi njihovog podizanja moraju se računati kao dio troškova reprodukcije: na svaku maticu koja odlazi, mora se osigurati mnogo neredovitih radilica. Ulaganje u te neredovite radilice treba računati kao ulaganje u reproduktivne ženke. Te neredovite radilice, računamo li odnos spolova, treba obračunati kao protutežu mužjacima. Na kraju se vidi da ovo i nije bila neka ozbiljna teškoća za teoriju.

Neobičniji preokret u ovoj elegantnoj teoriji unosi činjenica što se, kod nekih vrsta, mlada matica u svadbenom letu pari s više mužjaka, a ne samo s jednim. To znači da je prosječna srodnost među njenim kćerima manja od 3/4, a u krajnjim slučajevima može se spustiti čak i do jedne četvrtine. Primamljivo je, iako ne i sasvim logično, na to gledati kao na lukav udarac što ga matice zadaju radilicama! Usput rečeno, ovo bi moglo ukazati na potrebu za pratinjom matice od strane radilica tijekom svadbenog leta, kako bi joj onemogućile višestruko parenje. No ni to ne bi pomoglo genima samih radilica — već samo genima budućeg naraštaja. Među radilicama kao klasom ne postoji sindikalna svijest. Svaka se "brine" samo za vlastite gene. Možda bi radilica i "željela" kontrolirati majku, no za to joj se nije pružila prilika, jer u vrijeme majčinog svadbenog leta nije bila ni začeta. Mlada matica, u vrijeme svadbenog leta, sestra je sadašnjeg naraštaja radilica, a ne njihova majka. Stoga su one na *njenoj* strani, a ne na strani sljedećeg naraštaja radilica, koje su im samo nečakinje. Od ovoga nam se već počinje vrtjeti u glavi pa je vrijeme da zaključimo temu.

Za postupke radilica opnokrilaca prema svojim majkama koristio sam analogiju s odgajanjem. Odgajalište — to je odgajalište gena. Radnice koriste svoju majku kao uspješnijeg proizvođača njihovih vlastitih gena nego što bi to same bile. Geni silaze s proizvodne trake u paketima koji se nazivaju reproduktivne jedinke. Ovu analogiju s odgajalištem ne smijemo brkati s jednim potpuno drugim značenjem u kojem se za društvene kukce može reći da se bave uzgojem. Društveni kukci su otkrili, kao što je to i čovjek učinio mnogo kasnije, da uzgoj hrane na jednom mjestu može biti mnogo uspješniji od lova i sakupljanja hrane.

Primjerice, više vrsta mrava u Novome svijetu kao i — potpuno neovisno od njih — termiti u Africi, uzgaja "vrtove s gljivama". Najpoznatiji su takozvani mravi krojači iz Južne Amerike. Pronađene su kolonije s više od dva milijuna jedinki. Njihovi mravinjaci sastoje se od golemih podzemnih sustava dugačkih hodnika i galerija, koji se spuštaju do dubine od tri, pa i više metara, što je dobiveno iskopavanjem zemlje i do količine od 40 tona. Ti se vrtovi s gljivama nalaze u podzemnim galerijama. Mravi namjerno sade gljive određene vrste u posebna korita s kompostom koji pripremaju žvaćući lišće u sitne komadiće. Umjesto izravnog sakupljanja hrane, radnici dovlače lišće i od njega prave kompost. "Apétit" neke kolonije mrava krojača, kad je lišće u pitanju, je gargantuovski. Zbog toga su oni velika gospodarska napast, ali lišće nije hrana za njih, već za njihove gljive. Na kraju tog procesa mravi ubiru i jedu te gljive, ili ih kao hranu daju svome potomstvu. Gljive uspješnije iskoriste lišće nego što bi to mogli mravljii želuci, pa je to ona korist koju mravi imaju od cijelog tog posla s gljivama. Možda i gljive imaju od toga neku korist, iako ih mravi ubiru: mravi ih rasjavaju puno uspješnije nego što bi to uspjelo njihovom vlastitom mehanizmu za raspršivanje spora. Osim toga, mravi "plijeve" svoje vrtove s gljivama, čisteći ih od ostalih vrsta gljiva. Ovakvo otklanjanje konkurenčije može koristi domaćoj vrsti gljiva koju mravi uzgajaju. Možemo reći da između mrava i gljiva postoji neka vrsta uzajamnog altruizma. Značajno je spomenuti da se nešto vrlo slično ovom sustavu uzgoja gljiva razvio, potpuno neovisno, i među vrtstama termita koje nisu u nikakvom međusobnom rodu.

Poput biljaka u uzgoju, mravi imaju i vlastite domaće životinje. Ušenjaci — ili biljne uši — visoko su se specijalizirali za

isisavanje sokova iz biljaka. Oni isisavaju sok iz biljnih žila puno uspješnije nego što kasnije mogu taj sok provariti. Posljedica toga je lučenje tekućine iz koje su iskoristili tek jedan dio hranljivih sastojaka. Kapljice "medne rose" bogate šećerom izlaze im kroz zadak velikom brzinom; u nekim slučajevima svakog sata više od težine tijela samog kukca. Medna rosa obično kaplje na zemlju. Možda je to ona hrana poznata pod nazivom "mana" koju je, po Starom zavjetu, bog poslalo ljudima. No, više vrsta mrava prihvata te kapljice medne rose čim izadu iz kukca. Mravi "muzu" ušenjake gladeći ih pipcima i nožicama po stražnjem dijelu tijela. Ušenjaci reagiraju na to, a u nekim slučajevima čak zadržavaju svoje kapljice sve dok ih neki mrav ne pogladi. Nije li mrav spremjan prihvatići kapljicu, čak će je i povući. Čini se kako se kod nekih ušenjaka zadnji dio razvio po izgledu nalik na lice mrava kako bi mrvima bio što privlačniji. Ovim odnosom ušenjaci očigledno dobivaju zaštitu od njihovih prirodnih neprijatelja. Kao i stoka koja živi u zaklonu dok ih čovjek uzgaja zbog mlijeka, tako su i mnoge vrste ušenjaka izgubile svoje normalne mehanizme obrane. U nekim slučajevima mravi se brinu i za jača ušenjaka u njihovim vlastitim podzemnim leglima, hrane mlađe ušenjake i na kraju, kad odrastu, brižno ih odnose na zaštićene pašnjake.

Odnos od uzajamne koristi između pripadnika različitih vrsta zove se mutualizam ili simbioza. Pripadnici različitih vrsta često mogu pružiti jedni drugima mnogo koristi, jer u ortaštvo mogu unijeti različite "vještine". Takva bitna asimetrija može dovesti do evolucijsko stabilnih strategija uzajamne suradnje. Ušenjci imaju usta prilagođena baš za sisanje biljnog soka, no takva usta ne vrijede ništa prilikom samoobrane. Mravi ne mogu isisavati sok iz biljaka, ali znaju se boriti. Mravlji geni odgovorni za odgoj i zaštitu ušenjaka imali su povlastice u mravljoj genskoj zalihi, dok su geni ušenjaka odgovorni za suradnju s mrvima imali povlastice u genskoj zalihi ušenjaka.

Simbioza na uzajamnu korist uobičajeni je odnos kod životinja i biljaka. Površno gledano, lišaj izgleda poput svake druge samostalne biljke. No, on je u stvari prisna jedinstvena simbioza gljive i zelene alge. Nijedan sudionik ne može živjeti bez onog drugog. Da je njihova veza još neznatnije prisnija, ne bismo bili u stanju spoznati da je lišaj dvostruki organizam. Dakle, možda

postoje i drugi dvostruki ili višestruki organizmi koje još nismo prepoznali kao takve. Možda smo to i mi sami?

U svakoj našoj stanici nalaze se mnogobrojna sitna tjelešca koja se zovu mitohondriji. Mitohondriji su kemijske tvornice od kojih dobivamo najveći dio potrebne energije. Kad bismo izgubili mitohondrije umrli bismo za nekoliko sekundi. Nedavno je iznijeta uvjerljiva tvrdnja da su mitohondriji, u početku, bile simbioničke bakterije koje su davno tijekom evolucije udružile snage s našim tipom stanica. Slične sugestije postoje i za druga sitna tjelešca u našim stanicama. To je jedna od onih revolucionarnih zamisli za čije prihvaćanje je potrebno neko vrijeme, no to je zamisao čije je vrijeme došlo. Čini mi se da ćemo morati prihvati i jednu još radikalniju zamisao — ideju da je svaki naš gen jedna simbionička jedinica. Mi smo goleme kolonije simbioničkih gena. Za sada se stvarno još ne može govoriti o "dokazima" za ovu zamisao, ali kao što sam pokušao pokazati u prijašnjim poglavljima, ova je zamisao svojstvena samom načinu razmišljanja o tome kako djeluju geni kod vrsta koje se spolno razmnožavaju. Druga je strana ove medalje što bi i virusi mogli biti geni koji su se oslobođili iz "kolonija" poput nas. Virusi se sastoje od čiste DNK (ili neke slične molekule koja se sama umnožava) obavijene proteinskim omotačem. Svi su paraziti. Možda su se razvili iz "pobunjenih" gena koji su pobegli, i sada putuju izravno od tijela do tijela preko zraka, a ne preko uobičajenih prenositelja — spermija i jaja. Ako je ovo točno, sebe bismo također mogli smatrati i kolonijama virusa! Neki od njih simbionički surađuju i putuju od tijela do tijela preko spermija i jaja. To su uobičajeni "geni". Ostali žive parazitski i putuju svakim sredstvom kojeg se dočepaju. Putuje li parazitska DNK putem spermija i jaja, možda onda stvara onaj "paradoksalan" višak DNK što sam ga spomenuo u trećem poglavljju. Putuje li zrakom, ili nekim drugim neposrednim putem, onda se naziva "virus" u uobičajenom smislu.

No, to su razmišljanja za budućnost. Sada nas zanima simbioza na višoj razini odnosa između višestaničnih organizama, a ne unutar njih. Riječ simbioza obično se koristi za udruživanje pripadnika različitih vrsta. No, kako smo izbjegavali viđenja evolucije koje govori o "dobru vrste", to nam sada izgleda da nema logičnog razloga zbog kojeg bismo pravili razliku između udruživanja pripadnika različitih vrsta i udruživanja pripadnika iste

vrste. Općenito govoreći, udruživanje na uzajamnu korist razvit će se ako svaki sudionik može iz njega izvući više nego što je ulazio. Ovo vrijedi bez obzira na to je li riječ o pripadnicima istog čopora hijena ili potpuno različitih stvorenja poput mrava i ušenjaka, ili pčela i cvjetova. U praksi može biti vrlo teško razlikovati slučajeve stvarne dvosmrjerne uzajamne koristi i slučajeve jednostranog izrabljivanja.

Teorijski je lako zamisliti razvoj udruživanja na uzajamnu korist u kojem se usluge istovremeno daju i primaju, kao što je to slučaj sa sudionicima od kojih je sastavljen lišaj. No, postoji li određeni vremenski razmak između davanja i vraćanja usluge, mogu iskrasnuti problemi, jer prvi primatelj usluge može pasti u iskušenje i odbiti uzvratiti uslugu kad na njega dođe red. Rješenje ovog problema je vrlo zanimljivo i zaslужuje detaljnu diskusiju. To ćemo najbolje učiniti putem zamišljenog primjera.

Pretpostavimo da na nekoj vrsti ptica kao nametnik živi neka posebno štetna vrsta krpelja koji je prenosnik opasne bolesti. Za pticu je vrlo važno zbaciti te krpelje što je prije moguće. Ptica svakako može odstraniti krpelje prilikom čišćenja perja kljunom. No, postoji mjesto — vrh glave — do kojeg ona kljunom ne može doprijeti. Svakom će čovjeku brzo pasti na um rješenje te teškoće. Pojedina jedinka možda ne može skinuti krpelja s vlastite glave, no to lako umjesto nje može učiniti neki prijatelj. Kasnije, kad tog prijatelja napadnu nametnici, to će se dobro djelo uzvratiti. I stvarno, uzajamno čišćenje je vrlo uobičajeno kod ptica i sisavaca.

To odmah ukazuje na smisao svega. Svatko tko svjesno predviđa, shvaća koliko je pametno sklopiti sporazum o uzajamnom češkanju leđa. No, mi smo dosad naučili biti oprezni pred svim što na prvi pogled izgleda pametno. Geni ne mogu predviđati. Može li teorija o sebičnom genu objasniti to uzajamno češkanje leđa ili "recipročni altruizam", u trenucima kad postoji vremenski razmak između dobrog djela i vraćanja istog? U svojoj knjizi objavljenoj 1966., koju sam već spomenuo, Williams je ukratko govorio i o ovom problemu. On je, poput Darwina, zaključio da se ta odložena uzajamna nesebičnost može razviti kod vrsta čije su jedinke sposobne prepoznavati i zapamtiti jedna drugu. Trivers je 1971. otisao je još dalje. U vrijeme pisanija on još nije znao za Maynard Smithov pojam evolucijsko stabilne

strategije. Da je znao, mislim da bi se koristio njime, jer bi uz pomoć tog pojma našao prirodni način za izražavanje svoje zamisli. To što on spominje "zatvoreničku dilemu" — omiljenu zagonetku u teoriji igara — ukazuje na razmišljanje u skladu s tim.

Pretpostavimo da jedinka *B* ima nametnika na vrhu glave. Jedinka *A* odstrani joj nametnika. Kasnije dođe vrijeme kad i jedinka *A* dobije nametnika na glavi. Ona, prirodno, traži jedinku *B* kako bi joj ona uzvratila dobročinstvo. Međutim, jedinka *B* jednostavno digne nos i odlazi. Jedinka *B* je varalica koja prihvata korist od nesebičnosti druge jedinke, no koja nije spremna na njega odgovoriti ili barem ne dovoljno. Varalice bolje prolaze nego altruisti, jer stječu dobit bez plaćanja pune cijene za nju. Sigurno da je cijena čišćenja glave druge jedinke mala u usporedbi s koristi dobivenom skidanjem opasnog nametnika s vlastite glave, no ni ona nije zanemariva. I za to mora biti utrošeno nešto dragocjene energije i vremena.

Uzmimo sada da se populacija sastoji od jedinki koje su prihvatile jednu od te dvije strategije. Kao i u analizama Maynarda Smitha, ovdje ne govorimo o svjesnim strategijama, već o nesvjesnim programima ponašanja koje su uvjetovali geni. Nazovimo ih strategijom naivca i strategijom varalice. Naivni čiste svakoga kome je to potrebno, bez razlike. Varalice prihvataju altruizam naivnih, no nikada ne čiste nikog drugog, čak ni onoga tko je prije čistio njih. Kao i u slučaju jastrebova i golubova, bodove za učinak dodjeljivat ćemo samovoljno. Nije važno koje su točne vrijednosti sve dok je korist od čišćenja veća od njene cijene. Ima li nametnika mnogo, svaki pojedinačni naivac u populaciji naivnih može računati na čišćenje od strane nekog drugog jednako često kao što će on čistiti druge. Zato je prosječni učinak naivnog među naivnima pozitivan. Zapravo svi oni prolaze sasvim dobro, pa riječ naivac ne izgleda odgovarajuća. No, pretpostavimo sada da se u populaciji pojavio jedan varalica. Kako je to jedini varalica, može računati na to da će ga čistiti svaki koga sretne, a on za to neće plaćati ništa. Prosječni učinak varalice je bolji nego prosječni učinak naivnog. Zato će se geni varalice početi širiti po populaciji. Geni naivnih uskoro će se naći pred nestankom jer, bez obzira na odnos u populaciji, varalice uvijek bolje prolaze od naivnih. Primjerice, raspravimo slučaj populacije koja se sastoji od 50% naivnih i 50% varalica. Pro-

sječni učinak, i varalica i naivnih, bit će manji nego učinak bilo koje jedinke iz sto postotne populacije naivnih. Pa ipak, varalice će prolaziti bolje od naivnih, jer će uživati u svim dobicima — takvima kakvi su — a neće ništa davati za njih. Kada postotak varalica dostigne 90%, prosječni učinak svih jedinki "bit će vrlo nizak. Mnoge jedinke obiju vrsta možda će sad već umirati od zaraze što su je prenijeli krpelji. No varalice će, unatoč svega, bolje prolaziti od naivnih. Čak ako se cijela populacija počne gašiti, nikad neće doći trenutak kad naivni bolje prolaze od varalica. Zato, dok god u raspravama budemo uzimali u obzir samo te dvije strategije, ništa neće moći zaustaviti nestanak naivnih i, vrlo vjerojatno, gašenje cijele populacije.

No uvedimo sad i treću strategiju i nazovimo je strategijom zlopamtila. Zlopamtila čiste nepoznate jedinke i jedinke koje su prije čistile njih. No, prevari li ih netko, oni to zapamte i postaju mrzvoljni: u buduće odbijaju čistiti tu jedinku. U populaciji zlopamtila i naivnih nemoguće je razlikovati pripadnike pojedinih strategija. Oba se tipa ponašaju altruistički prema svakome i oba imaju isti i podjednako visok prosječni učinak. U populaciji sa stavljenoj pretežno od varalica, jedan jedini primjerak zlopamtila ne bi imao puno uspjeha. On bi veliki dio energije trošio čisteći većinu jedinki koje sretne — jer bi mu trebalo dosta vremena dok ne bi postao srdit na sve njih. S druge pak strane, njega zauzvrat nitko ne bi čistio. Ako bi zlopamtila, u usporedbi s varalicama, bili rijetki — gen zlopamtila bi se ugasio. No, uspiju li zlopamtila brojčano ojačati i dostići kritični odnos, izgledi za međusobne susrete postaju dovoljno veliki i izravnavaaju troškove čišćenja varalica. Dostignuvši taj kritični odnos, zlopamtila počinju imati viši prosječni učinak od varalica, pa će gen varalica ubrzanim korakom krenuti ka gašenju. Kad varalice jednom gotovo nestanu, brzina njihovog nestajanja će se usporiti i oni će, kao manjina, moći opstati poprilično dugo. Ti rijetki primjerici varalica imat će vrlo male izglede za ponovni susret s istim zlopamtilom pa će broj jedinki u populaciji zlopamtila koje su srdite na bilo kojeg varalicu biti mali.

Priču o ovim strategijama ispričao sam kao da je samo po sebi bilo očigledno što će se dogoditi. Tu u stvari nema ničeg očiglednog pa sam iz opreza simulirao ovu situaciju na računalu kako bih provjerio točnost svojih naslućivanja. Tako sam stvar-

no i potvrdio da je strategija zlopamtila, u usporedbi sa strategijama naivca i varalice, evolucijsko stabilna strategija, jer u populaciji koja se uglavnom sastoji od zlopamtila ni varalica ni naivac neće postati brojniji. I strategija varalice je evolucijsko stabilna strategija, jer u populaciji koja se sastoji pretežno od varalice ne mogu prevladati ni zlopamtila niti naivci. Neka populacija bi se mogla temeljiti na bilo kojoj od tih dviju evolucijsko stabilnih strategija. Dugoročno gledano, ona bi mogla prelazi iz jedne u drugu. Ovisno o točnim vrijednostima učinaka — predpostavljene u simuliranom modelu bile su, naravno, potpuno samovoljne — jedno ili drugo stabilno stanje imat će širu "zonu privlačnosti" i tad će u toj populaciji najvjerojatnije i prevladati. Iako je veća mogućnost gašenja populacije varalica nego populacije zlopamtila, usput treba naglasiti da to neće ni na koji način utjecati na položaj evolucijsko stabilne strategije. Usvoji li populacija neku evolucijsko stabilnu strategiju koja vodi njenom gašenju, onda će se ona i ugasi.

Vrlo je zabavno pratiti kompjutorsku simulaciju koja započinje s većinom naivaca i manjinom zlopamtila tek neznatno iznad kritične vrijednosti, i otprilike istom manjinom varalica. Prvo se događa dramatični slom u populaciji naivnih, kad ih varalice počnu bezobzirno iskorištavati. Varalice postižu vrtoglavi rast u populaciji, rast čiji vrhunac dostignu točno u trenutku isčezavanja i posljednjeg naivca. No, varalice moraju i dalje računati na zlopamtila. Tijekom ubrzanog smanjenja broja naivnih i broj zlopamtila postepeno se smanjivao, jer su ih iskorištavale varalice broj kojih se povećavao, te su se zlopamtila jedva uspjela održati. Nestankom posljednjeg naivca varalice ne mogu više tako lako prolaziti sa svojim sebičnim izrabljivanjem, pa zlopamtila počinju polako brojčano jačati na račun varalica. Rast njihove populacije postepeno dobiva sve veći zamah. Počinje se naglo uzdizati dok se populacija varalica smanjuje gotovo do gašenja, zaustavlja se i preostale varalice uživaju u povlastici što su rijetki i jer je razmjerno malo zlopamtila srdito na njih. Pa ipak, polako i neumitno, varalice nestaju i ostaju samo zlopamtila. Paradoksalno je, no prisustvo je naivnih u stvari samo ugrožavalo zlopamtila početkom priče, jer upravo su naivni bili odgovorni za ono privremeno blagostanje varalica.

Recimo usput, moj je zamišljeni primjer opasnosti koje pri-

jete nekoj jedinki, ukoliko je neće nitko čistiti, potpuno stvaran. Kod miševa koji žive izdvojeno nastaju gadne rane na dijelovima glave koje ne mogu sami doseći. U jednom istraživanju, miševi držani u skupinama nisu patili od takvih rana jer su jedni drugima lizali glave. Zanimljivo bi bilo eksperimentalno provjeriti teoriju o recipročnom altruizmu, a miševi bi najvjerojatnije bili dobri subjekti za takav pothvat.

Trivers proučava zapažanja dostoјnu simbiozu riba-čistača. Zna se da pedesetak vrsta, uključujući tu sitne ribe i račice, živi od sakupljanja nametnika s površine tijela većih riba te drugih stanovnika mora. Krupne ribe očigledno imaju koristi od tog čišćenja, a čistači si tako priskrbljuju dobre obroke hrane. Odnos je simbiozni. U mnogim slučajevima krupne ribe otvaraju usta i puštaju čistače unutra kako bi im ove mogle očistiti zube i dopuštaju im odlazak kroz škrge, koje usput takoder očiste. Mogli bismo očekivati da će velika riba mudro pričekati da je mali čistač temeljno očisti pa je zatim jednostavno proguta. No, umjesto toga ona obično dopušta čistaču da mirno otplove. Kako je čistač u najvećem broju slučajeva po veličini sličan uobičajenom plijenu te krupne ribe, ovo je značajna pobjeda prividne nesebičnosti.

Ribe-čistači imaju naročite prugaste šare i plivajući plešu na posebni način, što ih i označuje kao čistače. Velike ribe naстоje se suzdržati od proždiranja svih malih riba s određenom vrstom pruga i koje im se približavaju plešući na posebni način. Umjesto da ih pojedu, one padaju u neko stanje nalik transu i puštaju čistače da im se slobodno približe, pa čak i da uđu u unutrašnjost usta. No, kako su sebični geni sebični, ne iznenađuje pojava bezobzirnih varalica sklonih iskorištavanju drugih. Neke vrste sitnih riba po izgledu točno odgovaraju čistačima, pa i "plešu" poput njih, kako bi bile sigurne da će se velika riba, nađu li se u njenoj blizini, ponašati po njih bezopasno. Kad velika riba padne u očekivani trans, varalica umjesto otklanjanja nametnika otkine komad mesa s neke od peraja velike ribe i pogegne. No, usprkos varalicama, odnos riba-čistača i njihovih "klijenata" uglavnom je prijateljski i postojan. Djelovanje čistača igra značajnu ulogu u dnevnom životu zajednice na koraljnom grebenu. Svaki čistač ima vlastiti teren, a primijećene su krupne ribe koje čekaju u redu, poput mušterija kod brijača. Ovo za-

državanje na jednom mjestu, u ovom slučaju vjerojatno i omogućuje evoluciju odloženog uzajamnog altruizma. Korist velike ribe koja se može stalno svraćati svome "brijaču" umjesto neprestane potraga za novim, mora nadmašiti cijenu suzdržavanja od proždiranja čistača. Kako su čistači mali, u njih se može povjerovati. Prisustvo lažnih oponašatelja čistača vjerojatno na srednji način ugrožava stvarne dobronamerne čistače, jer blago potiče krupne ribe na proždiranje prugastih plesača. Zadržavanje stvarnih čistača na jednom mjestu omogućuje mušterijama da ih pronađu i izbjegnu varalice.

Dugo pamćenje i sposobnost prepoznavanja jedinki kod čovjeka su dobro razvijeni. Zato bismo mogli očekivati da je uzajamni altruizam odigrao značajnu ulogu u čovjekovoj evoluciji. Trivers ide dalje i smatra da su mnoge naše psihološke odlike — zavist, krivnja, zahvalnost, suošćećajnost i tako dalje — oblikovane putem prirodnog odabiranja za poboljšanje sposobnosti varanja, otkrivanja prijevara i izbjegavanja da nas drugi smatraju prevarantom. Posebno su zanimljive "rafinirane varalice" koji prividno vraćaju usluge, ali neprestano vraćaju malo manje nego što su primili. Moguće je čak da su se čovjekov relativno veliki mozak i njegova predodređenost za matematičko razmišljanje razvili kao mehanizam još usavršenijeg varanja i što uspješnijeg otkrivanja tuđih prijevara. Novac je formalni zalog odložene uzajamne nesebičnosti.

Nema kraja zapanjujućim špekulacijama do kojih dovodi zamisao o uzajamnom altruizmu kad je primjenimo na vlastitu vrstu. No, ma koliko primamljivo to bilo, ja u takvom poslu nisam ništa bolji od bilo koga drugog pa prepuštam čitatelju da se sam zabavlja.

# 11

## MEMI: NOVI UMNOŽIVAČI

DOSAD NISAM BAŠ PUNO govorio o samom čovjeku, iako to nisam izbjegavao. Koristio sam izraz "stroj za preživljavanje" jer bi upotrebom izraza "životinja", biljke, a po nekim mišljenjima i ljudi, bili izostavljeni. Izneseni zaključci odnose se prvenstveno na sva razvijena bića. Za izuzeće pojedinih vrsta morali bi postojati određeni razlozi. Možemo li iz bilo kakvih posebnih razloga pretpostaviti da je baš naša vrsta jedinstvena? Vjerujem da je odgovor potvrđan.

Najveći dio neobičnog kod čovjeka kao vrste može se sažeti u jednu jedinu riječ: "kultura". Tu riječ ne iznosim u njenom snobovskom značenju, već onako kako je upotrebljavaju znanstvenici. Prijenos kulture analogan je prijenosu gena jer, iako je u biti konzervativan, može dovesti do određenog oblika evolucije. Geoffrey Chaucer ne bi mogao danas razgovarati sa suvremenim Englezom, iako su međusobno povezani neprekinutim lancem od dvadesetak generacija Engleza koje su mogle nesmetano razgovarati s naraštajem koji im je neposredno prethodio ili koji ih je slijedio, kao što svaki sin može razgovarati s ocem. Izgleda da jezik "evoluira" negenetskim putem i tempom koji je brži od genetske evolucije.

Prijenos kulture nije osobitost samo čovjeka. Najbolji primjer kojeg znam, a ne odnosi se na čovjeka, opisao je P. F. Jenkins; riječ je o pjevanju ptice nalik čvorku koja živi na otocima oko Novog Zelanda. Na otoku gdje je Jenkins radio ptice su se javljale s ukupno devet različitih pjesama. Svaki mužjak pjevao je samo jednu ili tek nekoliko tih pjesama. Mužjake se moglo razvrstavati u skupine po dijalektima. Primjerice, jedna skupina

od osam mužjaka, s područja koja su međusobno graničila, pjevala je naročitu pjesmu, zvanu CC. Ostale dijalektne skupine pjevale su različite pjesme. Ponekad bi pripadnicima neke dijalektne skupine bilo zajedničko više pjesama, a ne samo jedna. Uspoređujući pjevanje očeva i sinova, Jenkins je dokazao da obrasci pjevanja nisu genetski nasljedivani. Od svakog mladog mužjaka moglo se očekivati da će putem oponašanja naučiti pjesme svojih područnih susjeda, slično onome što se događa s ljudskim govorom. Tijekom vremena koje je Jenkins tamo proveo na otoku je postojao uglavnom stalni broj pjesama, neka vrsta "diskoteke pjesama", iz koje je svaki mladi mužjak birao vlastiti mali izbor. No, Jenkins je povremeno imao i sreću prisustvovati "skladanju" neke nove pjesme do koje bi došlo pogrešnim oponašanjem stare pjesme. On piše: "Ustanovio sam da se različiti novi oblici pjesama javljaju promjenom note, ponavljanjem note, njenim izostavljanjem i kombiniranjem dijelova ostalih postojećih pjesama... Pojava nekog novog oblika bila je trenutni događaj, a novi bi oblik poslije godinama bio postojan. Osim toga, u brojnim slučajevima nova je varijanta točno prenošena mladima, tako da je dolazilo do razvoja jasno prepoznatljivih koherenčnih skupina pjevača sličnog pjevanja". Govoreći o porijeklu novih pjesama Jenkins govori o "kulturnim mutacijama".

Pjesma te ptice stvarno se razvijala negenetskim putem. Postoje i drugi primjeri kulturne evolucije kod ptica i majmuna, no oni više pripadaju zanimljivim neobičnostima. Tek naša vrsta stvarno pokazuje moć kulturne evolucije. Jezik je samo jedan od mnogobrojnih primjera. Trendovi u modi i prehrani, obredi i običaji, umjetnost i arhitektura, građevinarstvo i tehnika, sve se to u povijesno vrijeme razvija na način nalik ubrzanoj genetskoj evoluciji, no u stvarnosti nema ničeg zajedničkog s njom. No, kao i u genetskoj evoluciji, promjena može voditi napretku. Suvremena znanost je u određenom smislu stvarno bolja od stare. Tijekom stoljeća naše razumjevanje svijeta ne samo da se mijenja: ono se i popravlja. Kao što je poznato, sadašnji burni napredak započinje tek od renesanse, kojoj je prethodilo mračno razdoblje stagnacije kad je europska znanstvena kultura bila zaledena na stupnju kojeg su dostigli još stari Grci. Kako smo vidjeli u petom poglavljju, i genetska evolucija se može odvijati u nizu kratkih naleta između postojanih razdoblja zastoja.

Često se spomine analogija između genetske i kulturne evolucije, a ponekad i s potpuno nepotrebnim mističnim prizvuci ma. Analogiju između znanstvenog napretka i genetske evolucije putem prirodnog odabiranja posebno je rasvijetlio Sir Karl Popper. No, ja želim ići još dalje pravcem kojeg su istražili primjerice genetičar L. L. Cavalli-Sforza, antropolog F. T. Cloak i etolog J. M. Cullen.

Kao oduševljeni darvinist bio sam nezadovoljan objašnjenjima ljudskog ponašanja od strane mojih kolega sumišljenika. Oni su pokušavali naći "biološke prednosti" različitih odlika ljudske civilizacije. Na primjer, plemenska je religija promatrana kao mehanizam za potvrđivanje skupnog identiteta, značajnog za vrste koje love u čoporu i čije jedinke, prilikom hvatanja krupnog i brzog plijena, ovise o međusobnoj suradnji. Često su evolucijske predrasude, u smislu kojih su razvijane takve teorije, u biti grupno-selekcionističke, no te je teorije moguće preraditi u smislu pravovaljanog genskog odabiranja. Možda je čovjek stvarno najveći dio vremena zadnjih nekoliko milijuna godina proveo živeći u malim rodbinskim skupinama. Rodbinsko odabiranje, i odabiranje u korist uzajamne nesebičnosti, možda su utjecali na čovjekove gene pri stvaranju mnogih naših osnovnih psiholoških odlika i sklonosti. Ovakve zamisli su donekle vjerojatne, no smatram da one nisu sposobne objasniti strahovit izazov kakav predstavljaju objašnjenje kulture, kulturne evolucije i goleme razlike među ljudskim kulturama diljem svijeta, od krajnje sebičnosti plemena Ik u Ugandi, koje je opisao Colin Turnbull, do plemenitog altruizma Arapeša u opisu Margarete Mead. Mislim da bi trebalo početi iz početka i vratiti se prvim načelima. Teza koju ču razviti, ma koliko iznenađujuće bilo što potječe od autora ranih poglavljja, polazi od toga da je za razumijevanje evolucije suvremenog čovjeka potrebno odbaciti gen kao jedinu osnovu naših zamisli o evoluciji. Ja sam oduševljeni darvinist, no smatram da je darvinizam prevelik kao teorija, a da bi se sabila u uske okvire gena. Gen će u moju tezu ući kao analogija i ništa više.

Šta je to u krajnjoj liniji toliko neobično kod gena? To, što su umnoživači. Zakoni fizike, po pretpostavci, vrijede za cijeli dostupni svemir. Postoje li ikakva načela biologije za koje se može vjerovati da imaju sličnu sveopću vrijednost? Astronauți putujući na udaljene planete u potrazi za životom, mogu očekij-

vati stvorena koja su toliko bizarna i nezemaljska da ih ne možemo ni zamisliti. No, postoji li nešto što je svojstveno svakom životu, gdje god bio i na kojem god kemizmu bio građen? Postoje li neki oblici života čiji se kemizam temelji na siliciju umjesto na ugljiku, ili na amonijaku umjesto na vodi, otkriju li se neka stvorena koja umiru zbog ključanja na temperaturi od -100 stupnjeva, pronađe li se neki oblik života koji se uopće i ne temelji na kemizmu već na elektronskim sklopovima, hoće li iだlje postojati neko opće načelo koje vrijedi za svaki život? Ja to, naravno, ne znam, no ako bih morao kladiti, kladio bih se na jedno osnovno načelo. To je zakon po kojem se svaki život razvija posredstvom selektivnog preživljavanja bića koja se umnožavaju. Gen, molekula DNK, je vjerojatno ono biće koje se umnožava i koje prevladava na našem planetu. Možda ima i drugih. Ako ih ima, i ako su i neki drugi uvjeti zadovoljeni, neminovno je da oni počnu težiti postati temelj nekog evolucijskog procesa.

No, treba li u potragu za drugim vrstama umnoživača, a po tome i drugom vrstom evolucije, ići na udaljene svjetove? Mislim da se jedna nova vrsta umnoživača nedavno pojavila baš na našem planetu. Gledaju nam ravno u oči. Još uvijek su u povoju, još uvijek nespretno plutaju u svojoj prapovijesnoj juhi, ali već ostvaruju evolucijsku promjenu takvim tempom da naše stare gene ostavljaju zadihane daleko iza sebe.

Ta nova juha je juha ljudske kulture. Za tog novog umnoživača potrebno nam je ime, ime koji će opisivati ideju o jedinici prenošenja kulture, ili o jedinici *oponašanja*. "Mimeme" dolazi od prikladnog grčkog korjena, no ja želim jednosložnu riječ koja jednako zvuči kao "gen". Nadam se da će mi moji prijatelji klasičari oprostiti ako mimeme skratim u *mem*.<sup>\*</sup> Ako je to neka utjeha, može se smatrati kako je ta riječ u vezi s "memorijom", ili s francuskom riječi *meme*.

Primjeri mema su melodije, ideje, sloganji, moda u odijevanju, načini izrade lončarije ili zidanja lukova. Kao što se geni u zalihi gena šire prijelazom, putem spermija i jaja, iz jednog tijela u drugo, tako se i memi u zalihi mema šire prijelazom iz mozga u mozak pomoću procesa koji se, u najopćenitijem smislu, može nazvati oponašanje. Čuje li neki znanstvenik neku dobru zamisao ili pročita nešto o njoj, prenijet će je svojim kolegama i studentima. Spominjat će je u svojim člancima i predavanjima. Bu-

de li zamisao prihvaćena, možemo reći da se ona proširila, šireći se od mozga do mozga. Kao što je moj kolega N. K. Humphrey zgodno sažeо u jednoj ranijoj skici ovog poglavlja: "... meme treba promatrati kao žive strukture, ne samo metaforički, već i tehnički.\* Kad posadite plodni mem u moju svijest vi doslovno zaražujete moj mozak pretvarajući ga u prijenosnik mema, kao što i naseljeni virus nametnički zaražuje genetski ustroj domaćinove stanice. To nije puki način govora — recimo, mem za 'vjerovanje u zagrobni život' stvarno se i fizički javlja, u mili-junima slučajeva, kao struktura živčanog sustava ljudi diljem svijeta."

Pogledajmo ideju o Bogu. Ne znamo kako se pojavila u zalihi mema. Vjerojatno se pojavila više puta u neovisnim "mutacijama". U svakom je slučaju stvarno vrlo stara. Kako se umnožava? Govornom i pisanim riječi, uz pomoć velikih glazbenih i umjetničkih djela. Zašto tako uspješno preživljava? Podsjetimo se da ovdje "uspješno preživljavanje" ne znači opstanak gena u zalihi gena, već opstanak mema u zalihi mema. Ovo pitanje u stvari znači: što to zamisao o Bogu ima i što joj daje postojanost i prodornost u kulturnom okruženju? Uspješni opstanak dobrog mema u zalihi mema ishod je njegove velike psihološke privlačnosti. On pruža prividno uvjerljiv odgovor na duboka i uznemiravajuća pitanja o životu. Naglašava da se nepravde ovoga svijeta mogu ispraviti na zagrobnom. Vjera, to "vječito oružje" koje nas je štitilo od vlastitih grijeha, je kao liječnički placebo često bila djelotvorna iako je bila samo zamišljena. To su neki razlozi zbog kojih je naraštajem ljudskih mozgova tako spremno kopirao zamisao o Bogu. Bog postoji, ako ne drukčije — a ono u obliku mema koji vrlo uspješno opstaju, ili u obliku zarazne sile u okruženju što ga stvara ljudska kultura.

Neke kolege su mi spomenule da je u ovom opisu uspješnosti preživljavanja mema Boga nedokazano uzeto za dokazano. U krajnjoj analizi oni se uvjek žele vratiti "biološkoj prednosti". Po njima nije dovoljno samo reći da zamisao o Bogu ima "veliku psihološku privlačnost". Oni žele znati *zašto* ima veliku psihološku privlačnost. Psihološka privlačnost znači privlačnost za mozak, a mozak je oblikovan putem prirodnog odabiranja gena u zalihi gena. Oni žele pronaći vezu zbog koje bi posjedovanje takvog mozga promicalo preživljavanje.

Ovakvo razmišljanje mi je vrlo blisko i uopće ne sumnjam u postojanje genetičkih prednosti zbog kojih imamo baš takav možak. No, ipak mislim da bi te kolege, pažljivo razmotrivši temelj vlastitih pretpostavki, otkrile kod sebe isto toliko nedokazanih tvrdnji uzetih za dokazane kao i kod mene. U biti, razlog zbog kojeg mi smatramo opravdanim objašnjavati biološke pojave u smislu prednosti gena je činjenica da su geni umnoživači. Čim je ona prajuha osigurala uvjete u kojima su molekule mogle praviti kopije samih sebe, umnoživači su preuzeli budućnost u svoje ruke. Više od tri milijarde godina DNK je bila jedini spomena vrijedan umnoživač. No, to ne znači da ta monopolistička prava mora vječno zadržati. Kad god se pojave uvjeti u kojima će neka nova vrsta umnoživača *moći* praviti kopije samih sebe, ti novi umnoživači će to učiniti i započeti neku vrstu vlastite evolucije. Jednom započeta, ta nova evolucija neće morati ni u čemu biti podređena staroj. Stara evolucija s odabiranjem gena je, stvorivši možak, osigurala "juhu" u kojoj su se pojavili prvi memi. Pojavom prvih mema, koji su se dalje sami kopirali, nastupila je njihova mnogo brža vrsta evolucije. Mi biolozi smo toliko opterećeni idejom o genetskoj evoluciji da smo skloni zaboraviti kako je ona samo jedna od mnogih mogućih vrsta evolucije.

Oponašanje je, u najširem smislu riječi, način kojim se memi *mogu* umnožavati. No, kako ni svi geni sposobni za razmnožavanje ne čine to uspješno, tako su i neki memi u zalihi mema uspješniji od ostalih. To je analogno prirodnom odabiranju. Iznio sam posebne primjere odlika koje doprinose uspješnosti preživljavanja među memima. No, uopćenito, te odlike moraju biti jednakе onima o kojima smo govorili u drugom poglavljiju raspravljujući o umnoživačima: dugovječnost, plodnost i vjernost kopiranja. Dugovječnost bilo koje pojedinačne kopije nekoga mema vjerojatno je razmjerno manje važna, kao i dugovječnost bilo koje pojedinačne kopije gena. Kopija skladbe "Auld Lang Syne" koja postoji u mome mozgu trajat će samo dok sam ja živ. Kopija iste skladbe, otisnuta u mom primjerku *Pjesmarice škotskih studenata*, vjerojatno neće trajati mnogo duže. No, nadam se da će kopija iste melodije na papiru i u mozgovima ljudi postojati i budućih stoljeća. Kao i u slučaju gena, govorimo li o pojedinačnim kopijama, plodnost je mnogo važnija od dugog života. Ako je mem recimo neka znanstvena ideja, njeno će širenje

ovisiti o njenoj prihvatljivosti za populaciju znanstvenika; grubu mjeru uspješnosti njenog opstanka dobit ćemo prebrojimo li nje-no godišnje spominjanje u znanstvenim publikacijama. Radi li se o nekoj popularnoj skladbi, njen se širenje kroz zalihu me-ma može procijeniti po broju ljudi koji je pjevuše ulicom. Ako je riječ o ženskoj obući, koristit će se statistički podaci o prodaji obuće. Neki memi, kao i neki geni, brzo se šire i postižu sjajne kratkoročne uspjehe, no u zalihi mema ne traju dugo. Primjeri za to su popularne pjesme i tanke potpetice. Drugi se memi, po-put židovskih vjerskih zakona, mogu nastaviti širiti tisućama godina, obično zbog velike, potencijalno trajne vrijednosti pisanih dokumenata.

To me vraća trećoj općoj odlici uspješnih umnoživača: isto-vjetnosti prilikom umnožavanja. Moram priznati da sam tu na klizavom terenu. Na prvi se pogled čini da memi uopće nisu umnoživači koji imaju visoku vjernost kopije prilikom umnoža-vanja. Svaki put kada neki znanstvenik čuje za neku ideju i pre-nese je drugom znanstveniku, vjerojatno će je nešto izmijeniti. Pišući ovu knjigu nisam skrивao svoj dug zamislima R. L Trivera-sa. Pa ipak, te zamisli nisam ponovio njegovim riječima. Iskriv-ljavao sam ih prema vlastitim potrebama, mijenjao njihova istaknuta mjesta, miješao ih s vlastitim zamislima i zamislima drugih ljudi. Memi nam se prenose u izmijenjenom obliku. To nimalo ne sliči onoj posebnoj odlici prenošenja gena kad se pre-nosi sve ili ništa. Prenošenje mema je, izgleda, podvrgnuto ne-prestanoj mutaciji i miješanju.

Možda je ova pojava ne-točnosti prividna, a i analogija s genima se ne ruši. Konačno, pogledamo li nasljednost genetskih odlika poput visine ili boje kože, neće nam izgledati kao djelo nedjeljivih gena koji se ne mogu miješati. Spoje li se crna i bije-la osoba, djeca neće biti ili crna ili bijela: bit će nešto između toga. To ne znači da ti geni, o kojima je riječ, nisu ispravni. Radi se samo o tome da na boju kože utječe veliki broj gena, od kojih svaki ima vrlo ograničeno djelovanje, pa *izgleda* kao da se mij-ešaju. Dosad sam o memima govorio kao da je očigledno od čega se sastoji mem-jedinica. No, to je daleko od očiglednog. Za ne-ku skladbu reći ćemo da je jedan mem, ali što reći za simfoniju: koliko je ona mema? Da li je svaki stavak jedan mem, ili je to svaka prepoznatljiva glazbena fraza, takt, akord, ili što?

Pozivam se na istu verbalnu dosjetku kojom sam se koristio u trećem poglavljju. Tamo sam "kompleks gena" podijelio na velike i male genetske jedinice i jedinice unutar jedinica. "Gen" nije bio definiran na krut, sve-ili~ništa način, već kao dogovorna jedinica — dužina kromosoma koja je točno toliko vjerna kopija nastala prilikom umnažanja da može služiti kao za život sposobna jedinica prirodnog odabiranja. Ako je jedna jedina fraza Beethovenove devete simfonije dovoljno prepoznatljiva i pamtljiva da se može izvući iz konteksta cijele simfonije i koristiti kao zaštitni znak jedne izluđujući nametljive europske radio-potstaje, onda ona sigurno zasluzuje da bude mem. Usput rečeno, to je prilično smanjilo moje uživanje u samoj simfoniji.

Isto tako, govoreći da danas svi biolozi vjeruju u Darwinovu teoriju, mi ne tvrdimo da svaki biolog ima, urezanu u mozak, točnu kopiju riječi Charlesa Darwina. Svatko ima vlastiti način tumačenja Darwinovih zamisli. On ih vjerojatno nije naučio iz originalnih Darwinovih zapisa, već od nekih novijih autora. Veliki je dio Darwinovih izjava u detaljima pogrešan. Kad bi mogao pročitati ovu knjigu, Darwin bi u njoj jedva prepoznao svoju izvornu teoriju, no ja se nadam da bi mu se svidjelo kako sam je predstavio. Pa ipak, unatoč svega, postoji nešto, neka bit darvinizma, koja je prisutna u glavi svakog tko shvaća njegovu teoriju. Kad ne bi tako bilo, gotovo bi svaka tvrdnja da se dvoje može suglasiti oko nečega bila besmislena. "Mem ideje" može se definirati kao cjelina koja se može prenijeti od jednog mozga do drugog. Mem Darwinove teorije je, dakle, ona bitna, osnovna zamisao koja je zajednička svim mozgovima koji razumiju Darwinovu teoriju. Dakle, razlike u načinima na koje ljudi iznose tu teoriju nisu po definiciji dio mema. Kad bi se Darwinova teorija mogla rastaviti na sastavne dijelove tako da neki ljudi vjeruju samo u sastavni dio A, a ne i u sastavni dio B, dok ostali vjeruju u B, no ne i u A, onda bi se A i B mogli smatrati posebnim memima. Ako gotovo svatko tko veruje u A, vjeruje i u B — odnosno ako bi memi bili tjesno "povezani", upotrebimo li genetski izraz — onda bi ih bilo svrsishodno sabiti u jedan jedini mem.

Nastavimo analogiju između mema i gena. Kroz cijelu sam ovu knjigu naglašavao da o genima ne smijemo misliti kao o svinjenim čimbenicima ikakvih namjera. Međutim, slijepo prirodno odabiranje čini njihovo ponašanje nalik namjernom, pa je zbog

jednostavnosti pogodno o genima govoriti jezikom namjere. Primjerice, kad kažemo "geni pokušavaju povećati svoj broj u budućim genskim zalihamama" mi u stvari mislimo: "oni geni koji se tako ponašaju zbog povećanja svog broja u budućim genskim zalihamama, vjerojatno će biti oni geni čije ćemo prisustvo tad uočiti". Kao što smo zaključili da je o genima najpogodnije razmišljati kao o aktivnim sudionicima koji namjerno rade na vlastitom opstanku, vjerojatno bi isto razmišljanje bilo pogodno i za meme. Ni u jednom ni u drugom slučaju ne smijemo zapasti u misticizam. U oba slučaja zamisao o namjeri samo je metafora, no već smo na primjeru gena vidjeli koliko je to zahvalna metafora. Već smo se koristili riječima kao što su "sebičan" i "bezobziran", misleći pri tome na gene i dobro znajući da su to samo govorne figure. Možemo li, u istom tom duhu, potražiti sebične ili bezobzirne meme?

Tu postoji jedan problem koji se tiče prirode natjecanja. Postoji li spolno razmnožavanje, svaki se gen posebno natječe s vlastitim alelima — suparnicima na istom kromosomskom prostoru. Memi izgleda nemaju ničega takvog što bi odgovaralo kromosomima ili nečeg što bi odgovaralo alelima. Vjerujem kako bi se u najobičnijem govoru za mnoge ideje moglo reći da imaju "suparnike". No, općenito govoreći, memi su više slični onim ranim molekulama koje su se umnožavale i koje su kaotično slobodno plutale po svojoj prahuhi, negoli suvremenim genima, tako uredno sparenim po kromosomskim redovima. Dakle, u kom se smislu memi međusobno natječu? Treba li od njih očekivati "sebičnost" ili "bezobzirnost," iako nemaju alela? Odgovor je pozitivan, odnosno to bismo mogli očekivati, jer se oni na neki način moraju upuštati u neku vrstu međusobnog natjecanja.

Svaki korisnik digitalnog računala zna koliko su dragocijeni vrijeme korištenja računala i memorijski prostor. U mnogim velikim računskim centrima to se izravno izražava novcem; svakom korisniku može biti ustupljeno određeno vrijeme mjereno sekundama, ili ograničeni memorijski prostor mjerjen "riječima". Računala u kojima žive memi su ljudski mozgovi.\* Vrijeme je vjerojatno značajniji čimbenik ograničenja nego memorijski prostor, i to je predmet žestokog natjecanja. Ljudski mozak i tijelo pod njegovom upravom, mogu istovremeno činiti jednu ili tek nekoliko stvari. Želi li neki mem zadobiti pažnju čovjekovog

mozga, činit će to na račun "suparničkih" mema. Ostale pogodnosti za koje se memi natječu su vrijeme na radiju i televiziji, prostor na oglasnoj ploči, dužina novinskog stupca i mjesto na polici u biblioteci.

U trećem smo poglavlju vidjeli govoreći o genima, kako se u zalihi gena mogu pojaviti i prilagođeni kompleksi gena. Kod leptira, veliki skupovi gena koji dovode do mimikrije postaju čvrsto povezani na istom kromosomu, tako čvrsto da se mogu smatrati jednim genom. U petom poglavlju razvili smo jednu složeniju zamisao o evolucijsko stabilnom skupu gena. U zalihamama gena mesoždera razvili su se zubi, pandže, crijeva i čulni organi koji su međusobno u skladu, dok se u zalihamama gena biljoždera pojavio potpuno drukčiji stabilni skup odlika. Događa li se bilo što analogno u zalihamama mema? Povezuje li se, recimo, neki dobri mem s bilo kojim drugim memom, i pomaže li to povezivanje preživljavanju svakog mema posebno? Možda bismo na neku organiziranu crkvu, s njenom arhitekturom, obredima, zakonima, muzikom, umjetnošću i pisanim predajom mogli gledati kao na prilagođen stabilni skup mema koji se uzajamno potpomažu?

Uzmimo jedan posebni primjer: dio učenja koji je vrlo uspješno doprinosio održavanju religije je prijetnja paklenim ognjem. Mnoga djeca, pa i neki odrasli, vjeruju da će poslije smrti prolaziti kroz jezive muke ne budu li slušali svećenikove propovijedi. To je posebno ružni način uvjeravanja, a bio je uzrok velikih psihičkih patnji tijekom Srednjeg vijeka, pa čak i danas. No, vrlo je uspješan. Kao da su ga namjerno izmislili makijavistički nastrojeni svećenici upućeni u tehnike dubinskog psihološkog zavodenja u bludnju. Pa ipak, ja sumnjam da su svećenici bili toliko mudri. Vjerujatnije su nesvesni memi osigurali vlastiti opstanak pomoću onih istih odlika prividne bezobzirnosti koja je bila uspješna i prilikom opstanka gena. Zamisao o paklenom ognju se, jednostavno, *obnavlja sama po sebi*, zbog svog dubokog psihološkog utjecaja. Ona se povezala s nekim dobrim memom, jer su ta dva mema pojačavala jedan drugoga i uzajamno potpomagala svoj opstanak u istoj zalihi mema.

Drugi pripadnik religijskog kompleksa mema naziva se vjera. Ona znači slijepo povjerenje bez dokaza, pa čak i protiv dokaza. Priča o Nevjernom Tomi ne priča se zbog divljenja Tomi, već kako bismo se divili ostalim apostolima. Toma je tražio do-

kaz. Za neke vrste mema ništa nije smrtonosnije od sklonosti za traženje dokaza. Ostali apostoli, čija je vjera bila nepokolebljivo čvrsta pa im dokazi nisu bili potrebni, nameću nam se kao primjeri koje treba slijediti. Mem za slijepo vjerovanje osigurava si neprestano obnavljanje jednostavnom nesvjesnom smicalicom kojom obeshrabruje racionalno provjeravanje.

Slijepo vjerovanje može opravdati bilo što.\* Vjeruje li čovek u nekog drugog boga, ili samo koristi drukčiji obred pri obožavanju istoga boga, slijepa vjera može tražiti njegovu smrt — na križu, kolcu, nataknutom na križarsku sablju, od puške u nekoj bejrutskoj ulici, od eksplozije bombe u Sarajevu ili nekom baru u Belfastu. Memi odgovorni za slijepo vjerovanje imaju vlastiti bezobzirni način širenja. Ovo vrijedi za sva slijepa vjerovanja — kako za rodoljubno i političko, tako i za religijsko.

Memi i geni često mogu pojačavati jedni druge, ali ponekad su i u suprotnosti. Primjerice, običaj suzdržavanja od braka — celibat — vjerojatno nije genetski naslijedan. U genskoj zalihi, gen odgovoran za nj osuđen je na propast, osim u nekim vrlo posebnim okolnostima poput onih kod društvenih kukaca. No, mem za celibat može biti uspješan u zalihi mema. Na primjer, pretpostavimo da uspješnost nekog mema prvenstveno ovisi o vremenu koje ljudi utroše aktivno prenoseći taj mem drugim ljudima. Svako vrijeme provedeno u nečem drugom a ne u pokušajima prijenosa, taj mem može sa svog stanovišta smatrati izgubljenim. Mem za celibat prenose svećenici mladićima koji se još nisu odlučili za svoju budućnost. Prijenos se obavlja ljudskim utjecajem različitih vrsta, pisanom i izgovorenom riječi, osobnim primjerom i tako dalje. Kako bismo dalje razvili ovu tezu, pretpostavimo da brak slabi utjecaj svećenika na njegovo stado, recimo zbog toga što oduzima veliki dio njegovog vremena i pažnje. Ovo je stvarno i istaknuto kao službeni razlog za uvođenje celibata. Iz toga slijedi da bi mem za celibat uspješnije opstao nego mem za brak. Naravno, potpuno bi obratno vrijedilo kod gena za celibat. Ukoliko je neki svećenik stroj za preživljavanje za meme, onda je celibat korisna odlika koju treba ugraditi u njega. Mem za celibat je samo jedan sporedni sudionik u velikom kompleksu religijskih mema koji se uzajamno potpomažu.

Prilagođeni kompleksi mema razvijaju se, vjerujem, kao i prilagođeni kompleksi gena. Odabiranje daje prednost onim me-

mima koji svoje kulturno okruženje koriste za vlastitu dobrobit. To kulturno okruženje sastoji se od drugih mema također dobivenih odabirom. Tako se pokazalo da zaliha mema ima odlike evolucijsko stabilnog skupa kojeg novi memi teško mogu osvojiti.

Prema memima sam bio možda malo više kritičan, no oni imaju i svoju veselu stranu. Poslije smrti iza sebe možemo ostaviti dvije stvari: gene i meme. Građeni smo kao genski strojevi, stvoreni za dalji prijenos svojih gena. No, poslije tri generacije taj dio nas biva zaboravljen. Vaše dijete, pa i vaš unuk, može sličiti vama — možda po crtama lica, obдарjenosti za glazbu, ili boji kose. Ali sa svakom novom generacijom udio vaših gena se prepolovljuje. Neće proći mnogo vremena, a njihov će udio postati zanemariv. Naši su geni pojedinačno možda besmrtni, no *zbroj* gena koji tvore svakog od nas osuđen je na raspad. Elizabetha II neposredni je potomak Williama Osvajača. Pa ipak, vrlo vjerojatno u njoj nema ni jednog od gena starog kralja. U razmnožavanju ne treba tražiti besmrtnost.

No, ukoliko ste doprinijeli svjetskoj kulturi — imali neku dobru ideju, komponirali neku melodiju, izumili svjećicu, napisali pjesmu — to može živjeti netaknuto još dugo nakon što se vaši geni već utepe u zajedničkoj genskoj zalihi. Kao što je rekao G. C. Williams, od Sokrata vjerojatno danas više ne postoji ni jedan jedini živi gen, no kome je to važno? Kompleksi mema Sokrata, Leonarda, Kopernika i Marconija i dalje čvrsto stope.

Koliko god bilo spekulativno ovo moje izlaganje teorije o memima, tu postoji jedna ozbiljna točka koju bih želio ponovno naglasiti. Kad gledamo evoluciju civilizacijskih pravaca i uspješnost njihovog opstanka, moramo jasno reći o *čijem* opstanku govorimo. Biolozi su, kao što smo to vidjeli, naučeni tražiti prednosti na razini gena (ili jedinke, skupine, vrste — već prema ukusu). A ono što prije nisu razmišljali je to da se neki civilizacijski pravac mogao razviti u smjeru u kojem se razvio jednostavno zato što je *koristan samome sebi*.

Ne moramo tražiti uobičajenu biološku vrijednost koju za opstanak mogu imati ti pravci — religija, glazba, ritualni ples — iako i ona može biti prisutna. Kad su geni jednom opremili svoje strojeve za preživljavanje mozgom sposobnim za brzo oponašanje, memi su automatski preuzeли igru. Oponašanju čak i ne moramo pripisati neku genetsku korist, iako bi nam to svakako

pomoglo. Od svega je jedino potreban mozak *sposoban* za oponašanje: odmah će se razviti memi koji će tu sposobnost potpuno iskoristiti.

Sad zatvaram temu o novim umnoživačima, i završavam poglavlje u znaku nade. Jedna jedinstvena ljudska crta koja se možda razvila, a možda i nije, je njegova sposobnost syjesnog predviđanja preko mema. Sebični geni (i, ako ste prihvatali način razmišljanja iznijet u ovom poglavlju, također memi) ne mogu predviđati. Oni su nesvesni, slijepi umnoživači. Činjenica da se oni umnožavaju znači da oni, uz neke druge okolnosti, htjeli ne htjeli, teže evoluciji odlika koje se, u posebnom značenju opisanom u ovoj knjizi, mogu nazvati sebičnima. Od nekog se jednostavnog umnoživača, bio on gen ili mem, ne može očekivati odustajanje od kratkoročnih sebičnih koristi, iako bi mu se to, gledano na dugu stazu, isplatilo učiniti. Vidjeli smo to u poglavljiju o agresiji. Premda bi "savez golubova" bio za *svaku jedinku gledanu pojedinačno* bolji od evolucijsko stabilne strategije, prirodno odabiranje mora ići u korist ESS.

Još jedna jedinstvena čovjekova odlika je možda sposobnost za stvarni, nekoristoljubni, čisti altruizam. Vjerujem da je tako, ali taj slučaj neću raspravljati ni na jedan način, niti ću razmišljati o njegovoj mogućoj memskoj evoluciji. Jedino sad još želim naglasiti, čak i ako se zadržimo na tamnoj strani i prepostavimo da je čovjek kao jedinka u osnovi sebičan, da nas naše svjесno predviđanje — sposobnost simulacije budućnosti u našoj maštici — može poštедjeti najgorih sebičnih ispada slijepih umnoživača. Ako ništa drugo, barem smo mentalno opremljeni za poticanje svojih dugoročnih sebičnih interesa, umjesto kratkoročnih. Možemo predvidjeti dugoročne prednosti pristupanja "savezu golubova" i možemo sjesti i zajednički raspraviti o načinu uspješne provedbe tog saveza. Imamo snage prkositi sebičnim genima s kojima smo rođeni i, ako je potrebno, sebičnim memima s kojima smo zavedeni. Možemo čak razgovarati i o načinima namjernog razvijanja i poticanja čistog, nekoristoljubnog altruizma — nečeg što se u prirodi ne sreće, nečega što nikada, u cijeloj povijesti svijeta, nije postojalo. Građeni smo kao genski i odgojeni kao memski strojevi, no imamo i snage okrenuti se protiv naših tvoraca. Mi, jedini na Zemlji, možemo ustati protiv tiranije sebičnih umnoživača."

## 12

# DOBRI MOMCI NA CILJ STIŽU PRVI

**D**OBRIMOMCINA CILJ stižu posljednji. Čini se da taj izraz potječe iz svijeta bejzbola, iako se neki znalci pozivaju na neko drugo porijeklo. Američki biolog Garrett Hardin ga je upotrijebio za sumiranje poruke onoga što možemo nazvati "sociobiologijom" ili "sebičnim genstvom". Njegovu je prikladnost lako uvidjeti. Prevedemo li kolokvijalno značenje "dobrog momka" u darvinovsku istoznačnicu, dobar momak postaje pojedinac koji na vlastitu štetu pomaže drugim pripadnicima svoje vrste kako bi prenio njihove gene na sljedeće generacije. Brojnost dobrih momaka se, dakle, smanjuje: dobrota umire darvinovskom smrću. Ali postoji i drugo, tehničko, tumačenje pojma "dobar". Prihvatomo li tu definiciju, koja nije tako daleko od kolokvijalnog značenja, dobar momci mogu stizati na cilj *prvi*. Taj optimističniji zaključak je ono o čemu je riječ u ovom poglavlju.

Sjetite se zlopamtila iz desetog poglavlja. Radilo se o pticama koje pomažu jedne drugima na prividno nesebičan način, ali odbijaju pomoći pojedincima koji su prethodno odbili pomoći njima. U populaciji su zavladala zlopamtila jer su oni prenijeli više gena sljedećim generacijama nego naivni (koji su bezuvjetno pomagali drugima i bili iskorišteni) ili varalice (koji su se nemilosrdno trudili iskoristiti svakoga i završili podvaljujući jedan drugome). Priča o zlopamtilima oslikava važno opće načelo koje je Robert Trivers nazvao "recipročnim altruizmom". Kako smo vidjeli na primjeru riba čistača (str. 215-216), recipročni altruizam nije ograničen samo na pripadnike jedne vrste. On je na djelu u svim odnosima koje nazivamo simbiotskim — primjerice kod mrava koji muzu svoje ušenjake — "krave" (str. 208-209).

Otkako je deseto poglavje napisano, Američki politički znanstvenik Robert Axelrod (koji djelomično surađuje s W. D. Hamiltonom čije se ime pojavljuje na mnogim stranicama ove knjige) je zamisao o recipročnom altruizmu proširio uzbudljivim novim smjerovima. Upravo je on osmislio tehničko značenje riječi "dobar" koje sam spomenuo u prvom odlomku.

Axelrod je, kao i mnogi drugi politolozi, ekonomisti, matematičari i psiholozi, bio općinjen jednostavnom kockarskom igrom poznatom kao *zatvorenička dilema*. Toliko je jednostavna da sam poznavao pametne ljude koji su je u potpunosti krivo shvaćali, smatrajući da u njoj mora postojati nešto više! Ali nje na jednostavnost može prevariti. Čitave knjižničke police posvećene su raščlanjivanju te varljive igre. Mnogi utjecajni ljudi vjeruju da ona sadrži ključ strateškog obrambenog planiranja i da bismo njenim proučavanjem mogli izbjegći treći svjetski rat. Kao biolog, slažem se s Axelrodom i Hamiltonom da su mnoge divlje životinje i biljke uključene u beskrajne igre zatvoreničke dileme koje se odvijaju u evolucijskom vremenu.

U svom originalnom, ljudskom obliku, igra se ovako. Postoji "bankar", koji presuđuje i isplaćuje dobitke dvojici igrača. Pretpostavimo da ja igram protiv vas (premda ćemo kasnije vidjeti da ne moramo nužno biti "protivnici"). Svaki od nas drži samo po dvije karte, označene pojmovima SURADNJA i IZDAJA. Igra se tako da svatko od nas odabere jednu kartu i spusti je na stol licem okrenutim prema dolje. Lice je prema dolje kako na nas ne bi utjecala igra ovog drugog: u biti igramo istovremeno. Zatim napeto iščekujemo da bankar okreće karte. Napeto zato što naš dobitak ne ovisi samo o našoj karti (koju svatko od nas zna), nego i o karti našeg protivnika (koju ne znamo dok je bankar ne okreće).

S obzirom da postoje  $2 \times 2$  karte, postoji četiri moguća ishoda. Za svaki ishod, naši dobici su kako slijedi (navedeni su u američkim dolarima zbog sjevernoameričkog porijekla igre):

Ishod I: Oboje smo odigrali SURADNU. Bankar isplaćuje svakome od nas po 300 \$. Ova je pozamašna svota nazvana nagrada za obostranu suradnju.

Ishod II: Oboje smo odigrali IZDAJU. Bankar svakog od nas kažnjava sa 10 \$. Ovo se naziva kazna za obostranu izdaju.

Ishod III: Vi ste odigrali SURADNU; ja sam odigrao IZDAJU. Bankar meni isplaćuje 500 \$ (iskušenje izdaje), a Vas kažnjava sa 100 \$ (naivac).

Ishod IV: Vi ste odigrali IZDAJU; ja sam odigrao SURADNU. Bankar Vama plaća za iskušenje 500 \$, a mene naivca kažnjava sa 100 \$.

Očito je da su ishodi III i IV zrcalna projekcija jedan drugoga: jedan igrač prolazi vrlo dobro, dok drugi prolazi vrlo loše. Kod ishoda I i II oboje prolazimo jednakom, no I je za *oboje* bolji od II. Točni iznosi novca nisu bitni. Nije čak bitno ni koliko ih je pozitivnih (isplate), a koliko negativnih (kazne). Ono što je bitno da bi igra bila prava zatvorenička dilema, je njihov redoslijed. Pokušaj izdaje mora biti bolji od nagrade za obostranu suradnju, koja mora biti bolja od kazne za obostranu izdaju, koja mora biti bolja od kazne za naivca. (Strogo gledano, postoji još jedan uvjet da bi igra bila istinska zatvorenička dilema: prosjek iskušenja za izdaju i kazna za naivca ne smiju biti veće od nagrade za suradnju. Razlog ovom uvjetu otkrit ćemo nešto kasnije.) Četiri ishoda prikazana su u tablici isplata na slici A:

|           |              | Što vi činite   |   |
|-----------|--------------|---|---|
|           |              | Surađujete  | Izdajete me   |
| Surađujem | Što ja činim | Prilično dobro<br><b>NAGRADA</b><br>(za uzajammu suradnju)<br>npr. 300 \$ | Vrlo loše<br><b>KAZNA ZA NAIVCA</b><br>npr. -100 \$                   |
|           | Izdajem Vas  | Vrlo dobro<br><b>ISKUŠENJE</b><br>(za izdaju)<br>npr. 500 \$              | Prilično loše<br><b>KAZNA</b><br>(za obostranu izdaju)<br>npr. -10 \$ |

Slika A: Isplate za različite ishode igre *zatvorenička dilema*

No, zašto "dilema"? Da biste to uvidjeli, pogledajte tablicu isplata i zamislite što prolazi kroz moju glavu dok igram protiv vas. Znam da možete odigrati samo dvije karte, SURADNJA i IZDAJA. Pogledajmo ih redom. Ako ste odigrali IZDAJU, najbolje bi bilo da i ja odigram IZDAJU. Očito je da bih dobio kaznu za obostranu izdaju, no da sam odabroo suradnju dobio bih kaznu za naivca, što je još gore. Pogledajmo sada drugo što ste mogli učiniti, odigrati kartu SURADNJA. Opet je IZDAJA najbolje što mogu učiniti. Kad bih surađivao, oboje bismo dobili razmjerne visoku nagradu od 300 \$. No, kad bih vas izdao dobio bih još više: 500 \$. Zaključak je da, bez obzira na to koju kartu Vi igrate, moj najbolji potez je *uvijek izdaja*.

Tako sam ja razvio svoju besprijeckornu logiku da, bez obzira na to što Vi činili, ja moram izdavati. A Vi, s jednako besprijeckornom logikom, zaključit ćete istu stvar. Tako kad se nađu dva razumom vodena igrača, obojica će izdavati i obojica završiti s kaznom ili malim dobitkom, mada svaki savršeno dobro zna da su mogli, igrajući obojica na SURADNJU, dobiti relativno visoku nagradu za obostranu suradnju (300 \$ u našem primjeru). Zato se igra naziva dilema, jer se čini ludo paradoksalna, i zato su čak postojali prijedlozi da je treba zakonom zabraniti.

"Zatvorenik" dolazi iz izmišljenog primjera. Valuta u ovom slučaju nije novac, nego zatvorska kazna. Dva čovjeka, nazovimo ih Peterson i Moriarty, su u zatvoru, osumnjičeni za suradnju u zločinu. Svaki zatvorenik je u zasebnoj prostoriji i ponudeo mu je da izda kolegu (IZDAJA) dajući krunski dokaz protiv njega. Ishod ovisi o tome što će učiniti oba zatvorenika, a nijedan ne zna što je drugi učinio. Ukoliko Peterson prebací svu krivnju na Moriartyja, a Moriarty učini njegovu priču uvjerljivom tako što nastavi šutjeti (surađujući sa svojim nekadašnjim, a kako je ispalio i izdajničkim prijateljem), Moriarty dobiva dugu zatvorskú kaznu, dok Peterson prolazi nekažnen, jer je podlegao iskušenju izdaje. Ako svaki oda drugoga, obojica bivaju osuđeni za zločin, no zbog suradnje pri istrazi dobivaju nešto blažu, mada i dalje tešku kaznu, to je kazna za obostranu izdaju. Ako obojica surađuju (jedan s drugim, a ne s vlastima) odbijajući progovoriti, nema dovoljno dokaza da ih se osudi za glavni zločin, te dobi vaju malu kaznu za sitan prekršaj, što je nagrada za obostranu suradnju. Premda čudno zvuči nazivanje zatvorske kazne "na-

gradom", tako bi to vidjeli ti ljudi da im prijeti velika zatvorska kazna. Uočit ćete da, premda "isplate" nisu u dolarima nego u zatvorskim kaznama, osnovne vrijednosti igre ostaju očuvane (pogledajte redoslijed poželjnosti pojedinih ishoda). Stavite li se u položaj svakog od ovih zatvorenika, uz pretpostavku da su obojica motivirani razumnim interesom za vlastito dobro, te ako zapamtite da ne mogu međusobno razgovarati i dogovoriti se, vidjet ćete da nijedan nema izbora nego izdati onog drugog, čime se obojica osuđuju na teške kazne.

Postoji li ikakav izlaz iz dileme? Oba igrača znaju, da bez obzira na to što učini njihov suparnik, ne mogu učiniti ništa bolje od **IZDAJE**; iako obojica znaju da bi, kad bi *obojica* surađivali, *svaki* bolje prošao. Kad bi samo... kad bi samo... kad bi samo postojao neki način postizanja dogovora, uvjerenje svakog igrača da se onom drugom može vjerovati da neće ići na sebični "jack pot", neki način osiguranja dogovora.

U jednostavnoj igri kakva je zatvorenička dilema ne može se osigurati povjerenje. Ukoliko barem jedan igrač nije zaista svestri naivac, predobar za ovaj svijet, igra je osuđena na završetak u obostranoj izdaji i njenom paradoksalno lošem rezultatu za oba igrača. No postoji još jedan oblik igre. Zove se "učestala" ili "ponavljana" zatvorenička dilema. Ponavljana igra je složenija, a u toj složenosti leži i nada.

Ponavljana igra je jednostavno ta ista igra koju ponavljamo neograničeni broj puta s istim igračima. Ponovno se susrećemo licem u lice, a između nas je bankar. I ponovno obojica držimo samo dvije karte, označene sa **SURADNJA** i **IZDAJA**. I ponovno obojica igramo tako da spustimo jednu od karata, a bankar isplaćuje novac ili ubire kazne, prema gore prikazanim pravilima. Ali sada, umjesto da time igra završi, mi kupimo svoje karte i prepričamo se za drugo bacanje. Povezana bacanja daju nam priliku za izgradnju povjerenja ili nepovjerenja, uzvratiti ili se smiriti, oprostiti ili se osvetiti. U neograničeno dugoj igri, važno je da obojica zaradimo na račun bankara, a ne na račun onog drugog.

Nakon deset igara, teorijski bih mogao zaraditi čak 5000 \$, no jedino ako ste vi izrazito bedasti pa ste stalno igrali **SURADNJA** iako sam vas ja stalno izdavao. Mnogo stvarnije je da obojica lako pokupimo po 3000 \$ od bankara tako da obojica igramo **SURADNJA** u svih deset igara. Za to ne moramo biti posebno sveti, jer

obojica vidimo iz prošlih poteza suparnika da mu se može vjerovati. Možemo biti sigurni u ponašanje onog drugog. Druga stvar koja se može dogoditi je da nijedan ne vjeruje onom drugom: obojica igramo **IZDAJU** svih deset igara i bankar na kaznama radi po 100 \$ od svakog. Od svega je najvjerojatnije da ćemo djelomično vjerovati jedan drugome, svaki će igrati neku kombinaciju **SURADNJE** i **IZDAJE** i završiti s nekom srednjom svotom novaca.

Ptice iz 10. poglavlja koje su uklanjale krpelje iz perja drugih igrale su ponavljaju zatvoreničku dilemu. Kako to? Sjetite se da je za pticu važno da ukloni sa sebe krpelje, ali ne može dosegnuti vrh vlastite glave pa treba partnera koji će to učiniti za nju. Čini se pravednim da bi kasnije trebala vratiti uslugu. No ova usluga košta pticu vremena i energije, premda ne mnogo. Ako se ptica uspije izvući s varanjem — tako da njoj uklone krpelje, a ona odbije uzvratiti — dobiva sve pogodnosti bez plaćanja računa. Posložite ishode i vidjet ćete da imamo pravu igru zatvorenička dilema. Prilično je dobro kad obje strane surađuju (čiste se međusobno od krpelja), no uvijek postoji iskušenje da se prode još bolje odbijanjem plaćanja računa uzvraćanjem usluge. Prilično je loše kad se obje odluče na izdaju (odbijaju skidati drugoj krpelje), no ne toliko loše kao ulagati trud u uklanjanje tudihih krpelja, a ostati pun krpelja. Obrazac isplata je na slici B.

|           |              | Što drugi čini   |  |
|-----------|--------------|--|--|
|           |              | Surađuje   | Izdaje me  |
| Surađujem | Što ja činim | Prilično dobro<br><br><b>NAGRADA</b><br>Uklonit ćes mi krpelje,<br>ali i ja ću platiti cijenu i<br>ukloniti twoje. | Vrlo loše<br><br><b>KAZNA ZA NAIVCA</b><br>Ostat će mi moji krpelji,<br>ali ću platiti cijenu i<br>ukloniti twoje.           |
|           | Izdajem ga   | Vrlo dobro<br><br><b>ISKUŠENJE</b><br>Uklonit ćes mi krpelje,<br>a ja neću platiti cijenu<br>uklanjanja tvojih.    | Prilično loše<br><br><b>KAZNA</b><br>Ostat će mi moji krpelji,<br>uz slabo zadovoljstvo <b>da</b><br>će i tebi ostati twoji. |

SLIKA B. Igra uklanjanja krpelja kod ptica: isplate za različite ishode.

No, ovo je samo jedan primjer. Što više o tome razmišljate, više uočavate da je cijeli život ispunjen ponavljanim zatvoreničkim dilemama, ne samo ljudski, nego i životinjski i biljni. Biljni život? Zašto ne? Zapamtite da ne govorimo o svjesnim strategijama (iako bismo povremeno i mogli), nego o strategijama u "Maynard-Smithovskom" smislu, koje geni mogu predprogramirati. Kasnije ćemo upoznati biljke, životinje, čak i bakterije, koji igraju ponavljaju igru zatvoreničke dileme. U međuvremenu, upoznajmo malo bolje što je to važno kod ponavljanja.

Za razliku od jednostavne igre, koja je prilično predvidiva u tome da je **IZDAJA** jedina razumna strategija, ponavljana inačica te igre nudi mnogo strateških mogućnosti. U jednostavnoj igri postoje samo dvije moguće strategije, **SURADNJA** i **IZDAJA**. Ponavljanje pak otvara mnoštvo mogućih strategija, među kojima niti za jednu nije očito da je najbolja. Slijedeća je, primjerice, samo jedna od tisuću: suradivati najveći dio vremena, no u slučajno izabranih 10% bacanja odigrati izdaju. Strategije mogu biti uvjetovane prošlim igram. Moje "zlopamtilo" je jedan takav primjer; dobro pamti lica, i premda je u stvari za suradnju, izdaje ako je drugi igrač ikada prije izdao. Druge strategije mogu biti popustljivije i mogu imati kraće pamćenje.

Očito je da su moguće strategije u ponavljanoj igri ograničene isključivo našom maštom. Možemo li ustanoviti koja je najbolja? Taj si je zadatak postavio Axelrod. Dosjetio se organizirati natjecanje i obavijestio stručnjake za teorije igara da daju strategije. Strategije u ovom smislu su predprogramirana pravila za igranje, tako da su natjecatelji poslali svoje strategije na računalnom jeziku. Poslano je 14 strategija. Radi ispravnog mjerenja Axelrod je dodao i petnaestu, nazvanu *slučajna*, koja je igrala **SURADNJA** i **IZDAJA** bez nekog reda, i služila kao osnovna "nestategija": ako strategija ne može odigrati bolje od slučajne, onda je prilično loša.

Axelrod je svih 15 preveo na zajednički jezik i uključio jednu protiv druge u jednom velikom računalu. Svaka strategija je sparena sa svim drugima (uključujući i vlastitu kopiju) u igri ponavljane zatvoreničke dileme. S obzirom da postoji 15 strategija, u kompjutoru se odigralo  $15 \times 15$ , to jest 225 odvojenih iga-  
ra. Nakon što je svaki par prošao 200 poteza u igri, zbrojeni su dobici i proglašen je pobjednik.

Ne zanima nas koja je strategija pobijedila određenog suparnika, nego koja je strategija sakupila najviše "novca", zbrojeno u svih 15 parova. "Novac" jednostavno označava "bodove", dodijeljene u skladu sa slijedećim nacrtom: obostrana suradnja 3 boda; iskušenje za izdajom 5 bodova; kazna za obostranu izdaju 1 bod (ekvivalent laganoj kazni u ranijem primjeru); i kazna za naivca 0 bodova (ekvivalent teškoj kazni u ranijem primjeru).

|           |              | Što drugi čini   |   |
|-----------|--------------|--|---|
|           |              | Suraduje   | Izdaje me   |
| Surađujem | Što ja činim | Prilično dobro<br><b>NAGRADA</b><br>(za uzajamnu suradnju)<br>3 boda | Vrlo loše<br><b>KAZNA ZA NAIVCA</b><br>0 bodova                 |
|           | Izdajem ga   | Vrlo dobro<br><b>ISKUŠENJE</b><br>(za izdaju)<br>5 bodova            | Prilično loše<br><b>KAZNA</b><br>(za obostranu izdaju)<br>1 bod |

Slika C: Axelrodov računalni turnir: isplata za različite ishode

Maksimalan mogući rezultat koji je neka strategija mogla postići je 15000 bodova (200 igara po 5 bodova, za svakog od 15 suparnika). Minimalni mogući rezultat bio je 0. Nepotrebno je reći da nijedna od ovih krajnji vrijednosti nije ostvarena. Najviše ćemu se neka strategija može realno nadati da će zaraditi u prosječnoj od 15 igara ne može znatno prelaziti brojku od 600 bodova. Toliko bi dva igrača dobila ako bi obojica stalno surađivala i dobivala po 3 boda za svaku od 200 partija igre. Ako bi jedan od njih podlegao iskušenju izdaje, vjerojatno bi završio s manje od 600 bodova zbog osvete drugog igrača (većina strategija imala je u sebi ugrađen neki oblik osvetničkog ponašanja). Možemo uzeti tih 600 bodova kao osnovnu vrijednost za igru i

sve rezultate izraziti kao postotak te vrijednosti. Na toj ljestvici moguće je dobiti do 166% (1000 bodova), no u praksi niti jedna strategija nije imala prosjek veći od 600.

Zapamtite da "igrači" na turniru nisu bili ljudi nego računalni programi, odnosno predprogramirane strategije. Njihovi autori odigrali su istu ulogu kao geni koji programiraju tijela (sjetite se kompjutorskog šaha i Andromedanskog računala iz 4. poglavlja). Na strategije možete gledati kao na minijaturne "predstavnike" svojih autora. Naravno da bi jedan autor mogao ponuditi više strategija (no, bi bilo varanje — Axelrod to vjerojatno ne bi dopustio — da autor "namiješta" natjecanje strategija tako da jedna pokupi korist žrtvovanjem drugih).

Ponudene su neke vrlo maštovite strategije, premda su, naravno, mnogo manje maštovite od njihovih autora. Pobjednička strategija bila je, začudo, najjednostavnija i površno gledano od svih najnemaštovitija. Zvala se *milo za drago*, a ponudio ju je profesor Anatol Rapoport, vrlo poznati psiholog i teoretičar igara iz Toronto. Milo za drago počinje suradnjom u prvom potezu, a nakon toga jednostavno oponaša prethodni potez drugog igrača.

Kako bi se igra u kojoj sudjeluje milo za drago nastavila? Kao i uvijek, ono što će se zbiti ovisi o drugom igraču. Prvo pretpostavimo da je drugi igrač također preuzeo strategiju milo za drago (sjetite se da je svaka strategija igrala protiv svoje kopije i protiv ostalih 14). Oba milo za drago počinju suradnjom. U slijedećem potezu, svaki igrač kopira prošli potez drugoga, a to je SURADNJA. Oba nastavljaju SURADIVATI sve do kraja igre, i obojica završavaju s punih 100% odnosno 600 bodova.

Prepostavimo sada da strategija milo za drago igra protiv strategije nazvane *naivni istraživač*. Naivni istraživač nije bio uključen u Axelrodrovo natjecanje, no nije ništa manje poučan. U osnovi je jednak strategiji milo za drago osim što, s vremenom na vrijeme, recimo u slučajnih 10% poteza, ubacuje bezrazložnu izdaju i uzima visoku zaradu za iskušenje. Sve dok naivni istraživač ne pokuša s jednom od svojih slučajnih izdaja, oba igrača mogu u stvari biti milo za drago. Dugi i obostrano profitabilni niz suradnje kreće svojim tijekom, uz ugodni 100%-tni dobitak za oba igrača. Odjednom, bez upozorenja, recimo u osmom potezu, naivni istraživač izdaje. Milo za drago je, naravno, u tom potezu odigrao SURADNJA, i tako naletio na kaznu za naivca od 0

bodova. Čini se da je naivni istraživač dobro prošao, jer je iz tog poteza izvukao 5 bodova. No, u slijedećem potezu milo za drago "uzvraća". Igra **IZDAJU**, poštujući svoje načelo ponavljanja prethodnog poteza suparnika. U međuvremenu, naivni istraživač, slijepo slijedeći vlastito ugrađeno pravilo ponavljanja, ponavlja suparnikov potez **SURADNJA**. Tako da sada dobiva kaznu za naivca od 0 bodova, dok milo za drago dobiva velikih 5 bodova. U slijedećem potezu, naivni istraživač se — netko bi pomislio nepravedno — "osvećuje" za izdaju milo za drago. I tako se izmjena nastavlja. Tijekom ovih naizmjeničnih izdaja oba igrača dobivaju u prosjeku 2.5 boda po igri (prosjek od 5 i 0). To je manje od postojanih 3 boda po igri koje oba igrača mogu sakupljati u nizu zajedničke suradnje (usput recimo da je to razlog "dodatnom uvjetu" koji je ostao neobjašnjen na strani 233). Dakle, kad naivni istraživač igra protiv milo za drago, oba prođu gore nego kad milo za drago igra protiv drugog milo za drago. A kad naivni istraživač igra protiv drugog naivnog istraživača, oba teže još lošijem rezultatu, jer nizovi uzvratnih izdaja počinju još ranije.

Razmotrimo sada još jednu strategiju, nazvanu *pokajnički istraživač*. Pokajnički istraživač sličan je naivnom istraživaču, osim što ovaj poduzima aktivne korake da prekine niz izmjeničnih osveta. Da bi to učinio potrebna mu je nešto duža "memorija" od milo za drago ili naivnog istraživača. Pokajnički istraživač sjeća se je li netom spontano izdao i je li posljedica trenutna osveta. Ako je tako, on "pokajnički" dopušta svom protivniku "jedan slobodni udarac" bez osvete. To znači da se nizovi međusobnog optuživanja guše u začetku. Ako pregledamo zamišljenu igru između pokajničkog istraživača i milo za drago, naći ćemo da su nizovi mogućih obostranih odmazdi trenutno zaustavljeni. Najveći dio igre prolazi u obostranoj suradnji, a oba igrača uživaju u posljeđičnom bogatom dobitku. Pokajnički istraživač bolje prolazi protiv milo za drago nego naivni istraživač, premda ne tako dobro kao milo za drago protiv samoga sebe.

Neke od strategija iz Axelrodovog turnira bile su mnogo istaćanje od pokajničkog istraživača ili naivnog istraživača, no i one su završile sa manje bodova od prosjeka nego milo za drago. Uvjerljivo najneuspješnija od svih strategija (osim slučajne) bila je ona najviše razrađena. Ponuđena je od "ime nepoznato" — poticaj za ugodno nagadanje: Neka siva *eminencija* u Penta-

gonu? Šef CIA-e? Henry Kissinger? Sam Axelrod? Mislim da nikad nećemo saznati. Sve to nije toliko zanimljivo da bismo isptali detalje svake strategije koja je ponudena. Ovo nije knjiga o maštovitosti kompjutorskih programera. Zanimljivije je klasificirati strategije prema određenim kategorijama i ispitati uspjeh ovih širih podjela. Najvažnija kategorija koju Axelrod prepoznaće je "dobar". Dobra strategija je ona koja nikad prva ne izdaje. Primjer za to je strategija milo za drago. U mogućnosti je izdati, no tako se ponaša samo zbog osvete. Naivni istraživač i pokajnički istraživač su zle strategije, jer ponekad izdaju, iako vrlo rijetko, čak i kad nisu izazvane. Od 15 strategija koje su sudjelovale u turniru, 8 ih je bilo dobrih. Značajno je da je 8 strategija s najboljim rezultatima bilo baš tih 8 dobrih strategija, dok je 7 zlih zaostalo daleko iza. Milo za drago je stekla prosjek od 504,5 bodova: 84% od naše osnovne vrijednosti i vrlo je dobar rezultat. Ostale dobre strategije postigle su nešto lošije rezultate, u rasponu od 83,4 do 78,6%. Velik je razmak između ovog rezultata i 66,8% koliko je postigla najuspješnija od svih zlih strategija, Graaskamp. Prilično je uvjerljiva činjenica da u ovoj igri dobri momci dobro prolaze.

Još jedan od Axelrodovih tehničkih pojmoveva je *opraštajući*. Opraštajuća strategija je ona koja, premda se može osvetiti, ima kratko pamćenje. Ona brzo zaboravlja stara nedjela. Milo za drago je opraštajuća strategija. Ona trenutno kažnjava onoga tko izdaje, no nakon toga prošlost ostavlja iza sebe. Zlopamtilo iz 10. poglavlja je potpuno neopraštajuće. Njegovo pamćenje traje tijekom cijele igre. Nikad ne zaboravlja ljutnju na igrača koji ga je ikad izdao, makar i samo jednom. Strategija identična zlopamtilu sudjelovala je u Axelrodovom turniru pod imenom Friedman, i nije baš dobro prošla. Od svih dobrih strategija (moraće primijetiti da je ona u osnovi dobra, iako je potpuno neopraštajuća), Zlopamtilo/Friedman prošla je najgore. Razlog zašto neopraštajuće strategije prolaze loše je taj što se ne mogu izvući iz niza obostranog osvećivanja, čak i kad se njihov suparnik "pokajao".

Postoji još veća mogućnost opraštanja od one milo za drago. Strategija *milo za dvostruko drago* omogućava suparnicima dvije izdaje u nizu prije negoli slijedi osveta. To se može činiti previše širokogrudno. Ipak, Axelrod je izračunao da bi dvostru-

ko milo za drago pobijedila na turniru da ju je netko ponudio, i to zato jer je izuzetno dobra u izbjegavanju nizova međusobne osvete.

Dakle, otkrili smo dvije karakteristike pobjedonosnih strategija: dobrota i praštanje. Ovaj gotovo utopijski zaključak — da se dobrota i praštanje isplate — iznenadio je mnoge stručnjake koji su željeli biti lukaviji tako što su ponudili profinjeno zle strategije. Čak i oni koji su ponudili dobre strategije nisu se usudili ponuditi ništa tako oprštajuće kao milo za dvostruko drago.

Axelrod je objavio i drugi turnir. Dobio je 62 prijave, a dodao je i *slučajni uzorak*, čime je ukupno dobio 63. Ovaj put nije određen točan broj poteza na 200 nego je broj ostavljen otvoren iz dobrog razloga na koji ćemo se vratiti kasnije. Rezultate ćemo i dalje prikazivati kao postotak osnovne vrijednosti ili rezultata za "stalnu suradnju", iako osnovnu vrijednost treba složenije računati i ne iznosi fiksnih 600 bodova.

Programeri na drugom turniru dobili su sve rezultate prvog, uključujući i Axelrodovu analizu zašto su milo za drago i druge oprštajuće strategije tako dobro prošle. Moglo se očekivati da će učesnici uzeti ove podatke u obzir na ovaj ili onaj način. Zapravo su se podijelili u dvije škole. Neki su razmišljali da su dobrota i praštanje očito pobjedničke kvalitete pa su prema tome ponudili dobre, oprštajuće strategije. John Maynard Smith išao je toliko daleko da je ponudio superoprštajuću strategiju, milo za dvostruko drago. Druga škola razmišljala je da će mnogi njihovi kolege, nakon čitanja Axelrobove analize, ponuditi dobre i oprštajuće strategije. Zato su ponudili zle strategije kako bi iskoristili te pretpostavljene mekušce!

No, još se jednom zloba nije isplatila. Još jednom je milo za drago ponuđena od Anatola Rapoporta pobijedila uz ogromnih 96% od osnovne vrijednosti. I još jednom su dobre strategije uglavnom bolje prošle od zlih. Sve osim jedne od najboljih 15 strategija bile su dobre i sve osim jedne od posljednjih 15 bile su zle. Ali premda je svetačka milo za dvostruko drago trebala pobijediti na prvom turniru da je ponuđena, u drugome nije pobijedila. To se dogodilo jer je ovog puta bilo istančanijih zlih strategija sposobnih za bezobzirnu igru protiv takvih i sličnih mekušaca.

Ovo ističe važne činjenice o ovim turnirima. Uspjeh strategije ovisi o tome koje su druge strategije ponuđene. To je jedini

način da se opravda razlika između prvog i drugog turnira u kojem je milo za dvostruko drago bio vrlo nisko na tablici, a u prvom turniru bi milo za dvostruko drago pobjedio. No, kao što sam prije rekao, ovo nije knjiga o maštovitosti kompjutorskih programera. Postoji li objektivan način kojim možemo na općenitiji i manje proizvoljan način ocijeniti koja je strategija zaista najbolja? Čitatelji prethodnih poglavlja bit će pripremljeni za pronalaženje odgovora na teoriju evolucijsko stabilnih strategija.

Bio sam jedan od onih kojima je Axelrod poslao svoje rane rezultate s pozivom da ponudim strategiju za drugi turnir. Ni sam to učinio, no dao sam drugi prijedlog. Axelrod je već počeo razmišljati u ESS terminima. Osjetio sam da je ta težnja toliko važna da sam mu napisao prijedlog neka stupi u vezu s W. D. Hamiltonom koji je tada bio, premda to Axelrod nije znao, na drugom odjelu istog sveučilišta u Michiganu. On se zaista odmah javio Hamiltonu i rezultat njihove posljedične suradnje bio je briljantan zajednički rad objavljen u časopisu *Science* 1981, koji je dobio Newcomb Cleveland nagradu Američkog udruženja za napredak znanosti. Uz rasprave o nekim biološkim primjerima ponavljane zatvoreničke dileme s prekrasnim rješenjima, Axelrod i Hamilton dali su ono što ja smatram pravim priznavanjem ESS pristupa.

Suprostavimo ESS pristup i sustav *kružni dodir* koji su slijedili oba Axelrobova turnira. Kružni dodir sličan je nogometnoj ligi. Svaka strategija suprotstavljena je svakoj drugoj strategiji jednak broj puta. Završni rezultat strategije bio je zbroj bodova koje je dobila protiv svih drugih strategija. Prema tome, da bi bila uspješna u turniru kružnog dodira, strategija mora biti uspješni takmac protiv svih drugih strategija koje su ljudi *slučajno* predložili. Axelrobov naziv za strategiju koja je uspješna protiv velikog broja drugih strategija je *čvrsta*. Milo za drago se pokazala kao čvrsta strategija. No skupina strategija koju su ljudi predložili je slučajna. To je činjenica koja nas je ranije zabrinjala. Slučajno je ispalо tako da je u Axelrobovom turniru polovica prijava bila dobra. Milo za drago je u ovom okružju pobijedila, no milo za dvostruko drago bi u tom istom okruženju pobijedila da je bila ponuđena. No, pretpostavimo da su gotovo sve prijave bile zle. To se moglo lako dogoditi. Naposljetku, 6 od 14 ponuđenih strategija bile su zle. Da ih je bilo 13 zlih, milo za

drago ne bi pobijedila. "Okruženje" bi za nju bilo loše. Ne samo zarada, nego i redoslijed uspješnosti među strategijama, ovisi o tome koje su strategije ponuđene; drugim riječima, ovisi o nečem proizvoljnom poput ljudske hirovitosti. Kako možemo smanjiti tu slučajnost? Tako da "razmišljamo na način ESS".

Sjetit ćete se iz prethodnih poglavlja da je važna karakteristika evolucijsko stabilne strategije da joj dobro ide čak i onda kad je već brojna u populaciji strategija. Recimo da je, primjerice, milo za drago jedna ESS, a to znači da milo za drago dobro prolazi u okruženju u kojem dominiraju milo za drago. To bismo mogli smatrati posebnim oblikom "čvrstoće". Kao evolucionisti dolazimo u napast da na to gledamo kao na jedinu važnu vrstu čvrstoće. Zašto je toliko važna? Jer se u svijetu darvinizma dobici ne isplaćuju u novcu, nego u potomstvu. Za darviniste je uspješna strategija ona koja je postala brojna u populaciji strategija. Da bi strategija ostala uspješna, ona mora dobro prolaziti, posebno kad je brojna to jest kad je u okruženju u kojem dominiraju njene kopije.

Axelrod je naime proveo i treći krug svog turnira kao što bi ga proveo i prirodnji odabir, tražeći ESS. On to nije nazvao trećim krugom, jer nije prikupljao nove ponude, već je koristio istih 63 kao i za drugi krug. Čini mi se da naziv treći krug odgovara, jer se mnogo dublje razlikuje od dva turnira "kružnog dodira", nego što se dva turnira "kružnog dodira" međusobno razlikuju. Axelrod je uzeo 63 strategije i ubacio ih u računalo da bi dobio "prvu generaciju" evolucijskog nasleđivanja. Dakle, u prvoj generaciji "okruženje" se sastojalo od jednakog udjela svih 63 strategije. Na kraju prve generacije, dobici nisu svakoj strategiji isplaćeni kao "novac" ili "bodovi", nego kao *potomstvo*, identično svojim (nespolnim) roditeljima. Kako su generacije prolazile, neke strategije postajale su rjeđe i s vremenom su izumrle. Druge strategije postajale su brojnije. Kako su se mijenjali odnosi, posljedično se mijenjalo i okruženje u kojem su se odigravali slijedeći potezi u igri.

S vremenom, nakon otprilike 1000 generacija, promjena u odnosima su prestale, a s time i promjene u okruženju. Dosegnuta je stabilnost. Prije toga je uspješnost pojedinih strategija rasla i padala, kao i kod moje kompjutorske simulacije s varalicama, naivcima, i zlopamtilima. Neke od strategija počele su iz-

umirati od početka, a većina ih je izumrla do 200. generacije. Jedna ili dvije od zlih strategija počele su tako da ih je bilo sve više, no njihov napredak bio je kratkog vijeka, kao i kod varalica iz moje simulacije. Jedina zla strategija koja je preživjela 200. generaciju zvala se Harrington. Harringtonova uspješnost nevjerojatno je rasla kroz prvi 150 generacija. Nakon toga, postupno je padala i približavala se izumiranju oko 1.000. generacije. Harrington je privremeno dobro prolazio iz istog razloga kao i moj ishodišni varalica. Iskorištavao je mukušce kao milo za dvostruko drago (previše opaštajući) dok ih je još bilo. Tada, kad su mukušci istrijebljeni, Harrington ih je slijedio, jer nije više bilo lakog plijena. Teren je bio slobodan za "dobre" strategije koje se daju isprovocirati, kao što je milo za drago.

Sam milo za drago je izšao kao pobjednik u pet od šest natjecanja u trećem krugu, isto kao i u prvom i drugom krugom. Još pet dobrih strategija koje se daju isprovocirati završilo je dobro, gotovo jednako uspješno (učestalo u populaciji) kao milo za drago; uistinu, jedna od njih pobijedila je u šestom natjecanju. Kad su sve zle izumrle, nije bilo načina na koji bi se neka od dobrih strategija razlučila od milo za drago ili međusobno, jer su sve, s obzirom da su dobre, jednostavno surađivale jedna s drugom.

Posljedica ove nemogućnosti razlikovanja je to da, premda milo za drago izgleda kao ESS, zapravo nije pravi ESS. Da bi bila ESS, sjetite se, strategija ne smije, kad je česta, biti podložna napadima rijetkih mutiranih strategija. Istina je da milo za drago ne može biti napadnuta od bilo koje zle strategije, no neka druga dobra strategija je nešto sasvim drugo. Kao što smo malo prije vidjeli, u populaciji dobrih strategija sve će izgledati i ponašati se slično jedna drugoj: sve će cijelo vrijeme SURADIVATI. Tako svaka druga dobra strategija, poput potpuno naivne *uvijek suradnja*, može ipak ući u populaciju bez da je se uopće primjetiti, iako u njoj neće uživati povlašten položaj kakav ima milo za drago. Prema tome, milo za drago tehnički gledano nije ESS.

Možda ćete pomisliti da s obzirom da svijet ostaje tako lijep, milo za drago možemo smatrati evolucijsko stabilnom strategijom. Ali pogledajte što se dalje zbiva. Za razliku od milo za drago, uvijek suradnja se ne može oduprijeti invaziji zlih strategija kakva je *uvijek izdaja*. Uvijek izdaja dobro prolazi protiv uvijek

suradnje, jer stalno dobiva visok rezultat za izdaju. Zle strategije poput uvijek izdaja smanjivat će brojnost predobrih strategija kao što je uvijek suradnja.

Iako milo za drago zapravo nije pravi ESS, vjerojatno je u redu prihvatići neku mješavinu dobre i osvetničke strategije slične milo za drago kao grubi ekvivalent ESS-u. Takva mješavina mogla bi uključivati mali dodatak zlobe. Robert Boyd i Jeffrey Lorberbaum su u jednoj od zanimljivijih obrada Axelrodovog rada promatrali mješavinu milo za dvostruko drago i strategije nazvane *sumnjičavi milo za drago*. Sumnjičavi milo za drago je tehnički zao, ali ne *vrlo* zao. Nakon prvog poteza se ponaša jednako kao milo za drago, ali u prvom potezu uvijek izdaje — a to ga čini tehnički zlim. U okruženju u kojem prevladava milo za drago sumnjičavi milo za drago ne napreduje, jer njegova početna izdaja započinje neprekinuti niz obostranog osvećivanja. S druge strane, kad se sretne s igračem strategije milo za dvostruko drago, veća sposobnost oprاشtanja koju ima milo za dvostruko drago prekida lanac osvećivanja u začetku. Oba igrača završavaju igru barem s osnovnom vrijednošću, a sumnjičavi milo za drago zarađuje i bonus za početnu izdaju. Boyd i Loberbaum pokazali su da populacija milo za drago može biti napadnuta, evolucijski govoreći, s *mješavinom* milo za dvostruko drago i sumnjičavi milo za drago, dvije koje napreduju kad su zajedno. Ova kombinacija nije jedina koja može napasti na ovaj način. Vjerojatno postoji mnogo mješavina malo zlih strategija i vrlo oprštajućih strategija koje zajedno mogu napasti. Neki ovo mogu vidjeti kao zrcalnu sliku obiteljskih oblika ljudskog života.

Axelrod je prepoznao da milo za drago nije pravi ESS te je za njegovo opisivanje skovao pojam "kolektivno stabilna strategija". Kao u slučaju pravih ESS-ova, moguće je da više od jedne strategije bude kolektivno stabilno u isto vrijeme. I opet je pitanje sreće koja će od njih prevladati u populaciji. Uvijek izdaja je stabilna, a jednak tako i milo za drago. U populaciji u kojoj uvijek izdaja već prevladava, nijedna druga strategija ne može biti bolja. Sistem možemo smatrati dvostabilnim, s uvijek izdaja kao jednom stabilnom točkom, a milo za drago (ili neka mješavina uglavnom dobre, ali osvetničke strategije) je druga stabilna točka. Svaka stabilna točka koja prva prevlada u populaciji uvijek će težiti tome da ostane prevladavajuća.

Ali što "prevladavati" znači u kvantitativnom smislu? Koliko jedinki strategije milo za drago mora biti da bi milo za drago prolazio bolje od uvijek izdaje? To ovisi o detaljima isplata koje je bankar pristao plaćati u ovoj igri. Sve što možemo reći je da postoje kritična učestalost i oštrica noža. Na jednoj strani oštrice je kritična učestalost milo za drago prekoračena i odabir će sve više i više davati prednost milo za dragom. Na drugoj strani oštrice je prekoračena kritična učestalost uvijek izdaje, te će odabir sve više i više davati prednost uvijek izdaji. Sjetite se da smo ekvivalent ovoj oštrici susreli u priči o zlopamtilima i varalicama u 10. poglavljtu.

Očito je važno na kojoj strani oštrice *započinje* populacija. Moramo znati na koji način populacija može povremeno prelaziti s jedne strane oštrice na drugu. Pretpostavimo da započnemo s populacijom koja je već na strani uvijek izdaje. Malobrojne jedinke milo za drago ne susreću se dovoljno često da bi od toga imale uzajamu korist. Prirodni odabir gura populaciju sve dalje prema krajinosti uvijek izdaja. Kad bi se samo mogla slučajnim pomakom prebaciti preko oštrice, populacija bi se mogla spustiti na stranu milo za drago i svima bi bilo mnogo bolje, na račun bankara (ili prirode). Populacija, naravno, nema volju skupine, niti skupnu namjeru ili prijedlog. Ne može se truditi preskočiti oštricu noža. Prijeći će je jedino ako je neusmjerenje prirodne snage povedu prijeko.

Kako se to može dogoditi? Jedan od mogućih odgovora na to je da se to može dogoditi "slučajno". Ali "slučajnost" je riječ koja samo izražava neznanje. Ona znači "sredstvo koje je proglašeno nepoznatim ili neodređenim". Možemo mi to i bolje. Možemo pokušati razmišljati o praktičnim načinima na koje manjina pojedinaca milo za drago može narasti do kritične mase. To prerasta u potragu za mogućim načinima na koje se pojedinci milo za drago mogu okupiti u dovoljnem broju da bi se svi okoristili na bankarov (prirodin) račun.

Iako se čini obećavajućim, ovaj način razmišljanja je još uvijek dosta neodređen. Kako se međusobno slične jedinke mogu okupiti u mjesnim zajednicama? U prirodi je očit način kroz genetsku povezanost — srodstvo. Najveći broj životinjskih vrsta vjerojatno ćemo naći kako radije žive blizu svojih sestara, braće i rođaka nego blizu slučajnih članova svoje populacije. Ovo nije

nužno stvar izbora. To samo po sebi proizlazi iz "viskoznosti" populacije. Viskoznost označava sklonost pojedinaca da nastave živjeti u blizini mjesta gdje su rođeni. Primjerice, kroz veći dio povijesti i u većem dijelu svijeta (ne računajući naš suvremenih svijet) pojedini ljudi su rijetko kad odlutali više od nekoliko kilometara od mjesta svog rođenja. Kao rezultat, mjesne skupine genetskih srodnika sklone su porastu. Sjećam se posjete udaljenom otoku uz zapadnu obalu Irske, kad me zapanjila činjenica da gotovo svi otočani imaju velike klempave uši. Teško je vjerovati da je razlog tome što velike uši odgovaraju klimi (tamo su snažni vjetrovi). Razlog tome bili su bliski rodbinski odnosi između većine otočana.

Genski srodnici ne sliče međusobno samo po crtama lica, nego i po mnogim drugim obilježjima. Na primjer, bit će slični s obzirom na gensku sklonost da igraju — ili ne igraju — strategiju milo za drago. Zato čak i kad je rijetko u populaciji kao cijelini, milo za drago može lokalno biti često. Na ograničenom području se pojedinci milo za drago mogu dovoljno često susretati da bi u međusobnoj suradnji napredovali, premda bi proračuni koji uzimaju u obzir samo globalnu učestalost u cijeloj populaciji pokazivali da su ispod kritične frekvencije oštice noža.

Kad bi se to dogodilo, pojedinci milo za drago koji međusobno surađuju u udobnim malim enklavama mogli bi tako dobro napredovati da bi uskoro iz malih mjesnih skupina prerasli u veće mjesne skupine. Takve mjesne skupine mogu bi postati toliko velike da bi se proširile na susjedna područja, u kojima su do tog trenutka brojčano prevladavale jedinke strategije uvijek izdaja. U razmišljanju o tim mjesnim enklavama ne smijemo ih poistovjetiti s onim irskim otokom, jer je on fizički odsječen. Zamislimo radje veliku populaciju u kojoj nema velikih kretanja, tako da pojedinci više sliče svojim bližim susjedima nego onim daljima, iako se u čitavom području stalno odvija međusobno križanje.

Ako se vratimo našoj oštici noža, tada je strategija milo za drago može prekoračiti. Potrebna je samo takva mala lokalna nakupina koja će prirodno težiti preraštanju u prirodnu populaciju. Milo za drago ima prirodnu nadarenost da, čak i kad je rijedak, prijeđe preko oštice noža na svoju stranu. Kao da ispod oštice postoje tajni prolazi. Tajni prolaz, međutim, sadrži jed-

nosmjerni zalistak: postoji asimetrija. Za razliku od milo za drago, uvijek izdaja (koja je pravi ESS) ne može iskoristiti lokalne skupine za prelaženje oštice. Baš naprotiv. Lokalne skupine jedinki uvijek izdaja ne napreduju kad su jedne uz druge, već da pače u takvom slučaju prolaze jako loše. Umjesto da tiho pomazu jedna drugoj na račun bankara, one se međusobno pokapaju. Uvijek izdaja, za razliku od milo za drago, ne dobiva nikakvu pomoć od rodbinskih veza ili viskoznosti u populaciji.

Dakle, iako je milo za drago samo sumnjivi ESS, ono ima stabilnost višeg stupnja. Što to može značiti? Stabilnost je stabilnost. Ipak, pogledajmo malo bolje. Uvijek izdaja se vrlo dugo odupire invaziji. Ali pričekamo li dovoljno dugo, možda čak tisućama godina, milo za drago će prije ili kasnije dosegnuti broj potreban za prelazak oštice i populacije će se prebaciti. Ali obratno se neće dogoditi. Uvijek izdaja, kako smo vidjeli, ne može izvući korist iz okupljanja i zato ne posjeduje tu stabilnost višeg stupnja.

Milo za drago je, kao što smo vidjeli, "dobro", što znači da neće prvo izdati, i "opraštajuće", što znači da kratko pamti pretvodna nedjela. Sad ću uvesti još jedan od Axelrodovih tehničkim izraza. Milo za drago očito nije "zavidno". Biti *zavidan* u Axelrodovoj terminologiji znači težiti stjecanju više novca od drugog igrača, a ne apsolutno velikoj svoti bankarova novca. *Ne biti zavidan* znači zadovoljiti se time da drugi igrač zaradi jednakog novca koliko i vi, sve dok obojica zarađujete više od bankara. Milo za drago zapravo nikad ne pobjeđuje u igri. Razmislite o tome i vidjet ćete da ono ni u kojoj igri *ne može* osvojiti više od "suparnika", jer nikad ne izdaje, osim u znak osvete. Najviše što može je igrati sa suparnikom neriješeno. Ali u svakoj igri s jednakim rezultatom ono teži što višoj dobiti. Kada se radi o milo za drago i drugim dobrim strategijama, riječ "suparnik" nije prikladna. Nažalost, promatranjem ponavljane zatvoreničke dileme između ljudi, psiholozi su primijetili da gotovo svi igrači podliježu zavisti i stoga u novčanom pogledu prolaze prilično loše. Čini se da mnogi ljudi, možda nesvesno, radije izdaju drugog igrača umjesto da s njime surađuju kako bi pobijedili bankara. Axelro-dov rad je pokazao kakva je to pogreška.

To je pogreška samo u određenim vrstama igre. Teoretičari igara dijele igre u "igre s nultim zbrojem" i "igre bez nultoga

zbroja". Igra s nultim zbrojem je takva u kojoj dobitak jednog igrača znači gubitak drugog. Šah je igra s nultim zbrojem, jer je cilj svakog igrača pobjediti, a to znači poraziti onog drugog. Zatvorenička dilema nije igra s nultim zbrojem. Postoji bankar koji isplaćuje novac i igrači bi mogli stisnuti jedan drugome ruku i nasmiješeni zajedno otići do banke. Ova priča o smijanja na putu do banke podsjeća me na predivan Shakespeareov stih:

Prvo što ćemo učiniti, ubijmo sve pravnike.  
*2 Henry VI*

U području građanskih "parnica" često postoji golema potreba za suradnjom. Ono što izgleda kao sukob s nultim zbrojem može uz malo dobre volje prerasti u obostrano korisnu igru bez nultog zbroja. Pogledajte rastavu braka. Dobar brak očito je igra bez nultog zbroja, ispunjena obostranom suradnjom. No čak i nakon njegovog raspada postoje brojni razlozi zašto par može steći korist od nastavka suradnje i promatranja razvoda sa stajališta igre bez nultog zbroja. Ako već sama dobrobit djece nije dovoljan razlog, činjenica je da će naknade dvaju odvjetnika napraviti velike rupe u obiteljskoj blagajni. Očito je da bi osjećajan i civilizirani par trebao *zajedno* posjetiti jednog pravnika, zar ne?

Ali to nije tako. Barem u Engleskoj, a donedavno i u svih 50 država Sjedinjenih Američkih Država, to im ne dopušta pravo, ili točnije — i značajnije — profesionalna etika pravnika. Pravnik može za klijenta uzeti samo jednog bračnog druga. Drugu osobu odbija te ona ostaje bez pravnog savjetnika ili mora potražiti drugog pravnika. Tada započinje igra. U odvojenim prostorijama (ali jednoglasno) oba pravnika odmah počinju govoriti o "nama" i "njima". "Mi", naravno, ne podrazumijeva mene i mogu ženu; to označava mene i mog odvjetnika nasuprot nje i njegova odvjetnika. Kad slučaj stigne na sud, vode ga kao "Smith protiv Smitha"! *Pretpostavlja se* da su protivnici, bez obzira na to osjeća li se par protivnički ili ne i bez obzira na to jesu li se bivši supružnici jasno dogovorili da žele prijateljski odnos. Tko stječe korist od pretvaranja razvoda u borbu "ja dobivam, ti gubiš"? Čini se, samo pravnici.

Nesretan par uvučen je u igru s nultim zbrojem. Za odvjetnike je slučaj *Smith protiv Smitha* lijepa i bogata igra bez nul-

tog zbroja, sa Smithovima koji plaćaju i dva profesionalca koji muzu zajednički račun svojih klijenata u razrađenoj tajnoj suradnji. Jedan način njihove suradnje je iznošenje prijedloga za koje obojica znaju da druga strana neće prihvati. Ovo izaziva kontra-ponude, za koje ponovno obojica znaju da su neprihvatljive. I tako to ide dalje. Svako pismo i svaki telefonski razgovor između "protivnika" koji surađuju dodaju po još jednu stavku na račun. Uz malo sreće ovaj se postupak može otezati mjesecima ili čak godinama, uz usporedni rast troškova. Pravnici se ne nalaze kako bi sve to riješili. Naprotiv, ironično je da je njihova skrupulozna odvojenost glavni način njihove suradnje na trošak klijenata. Pravnici ne moraju biti svjesni onoga što čine. Kao šišmiši vampiri koje ćemo kasnije upoznati, oni igraju prema obrednim pravilima. Sustav djeluje bez ikakvih svjesnih predviđanja ili organiziranja. Sve je priređeno da nas se prisili na igru s nultim zbrojem. Nulti zbroj za klijente, ali daleko od nultog zbroja za odvjetnike.

Što učiniti? Shakespeareova ponuda je nezgodna. Lakše bi bilo izmijeniti zakon. No većina političara dolazi iz pravne struke i ima mentalitet nultog zbroja. Teško je zamisliti neprijateljsku atmosferu od one u britanskom Donjem domu. (Sudovi su barem očuvali doličnost rasprave. To su i mogli s obzirom da "moj školovani prijatelj i ja" dobro surađuju na putu do banke). Možda dobromanjerni zakonodavci i posebno skrušeni odvjetnici trebaju kratku poduku iz teorije igara. Pošteno je dodati da neki odvjetnici igraju potpuno suprotnu ulogu, uvjeravajući klijente koji žele borbu s nultim zbrojem da će bolje proći postignuti dogovor bez nultog zbroja izvan suda.

Što je s drugim igramama u ljudskom životu? Koje imaju nulti zbroj, a koje ne? I — s obzirom da to nije isto — koje strane života mi *doživljavamo* kao nulti, a koje kao ne-nulti zbroj? Koje strane ljudskog života njeguju "zavist", a koji njeguju suradnju protiv "bankara"? Zamislite, primjerice, raspravu o plaći i "razlikama". Jesmo li pri pregovorima o povišici motivirani "zavišću" ili suradujemo kako bismo povećali stvarnu zaradu? Pretpostavljamo li i u stvarnom životu, jednako kao u psihološkim eksperimentima, da igramo igru nultog zbroja čak i kad to nije tako? Ova teška pitanja samo postavljam. Odgovor na njih prelazi opseg ove knjige.

Nogomet je igra s nultim zbrojem. Barem je obično tako, iako povremeno može postati igra bez nultog zbroja. To se dogodilo 1977. u Engleskoj nogometnoj ligi. Ekipe u nogometnoj ligi podijeljene su u 4 skupine. Klubovi igraju jedni protiv drugih unutar svoje skupine, prikupljajući bodove za svaku pobjedu i poraz tijekom čitave sezone. Položaj u prvoj ligi prestižan je i unosan za klub, jer privlači velik broj ljudi. Na kraju svake sezone, posljednja tri kluba iz prve lige prelaze za sljedeću sezonu u drugu ligu. Ispadanje se smatra groznom sudbinom koju treba izbjegći i po cijenu najvećeg truda. Posljednje utakmice nogometne sezone su 1977. godine odigrane 18. svibnja. Dva od tri kluba koji ispadaju iz prve lige već su bila poznata, no treći još nije bio odlučen. Bilo je sigurno da je to jedna od sljedećih ekipa: Sunderland, Bristol ili Coventry. Ova su tri kluba te subote imala za što igrati. Sunderland je igrao protiv četvrtoplazirane ekipе (čiji opstanak u prvoj ligi nije bio upitan). Bristol i Coventry slučajno su igrali međusobno. Znalo se da, ako Sunderland izgubi, Bristol i Coventry trebaju igrati neriješeno i oba će ostati u prvoj ligi. Ako pak Sunderland pobijedi, tada će ispasti ili Bristol ili Coventry, ovisno o ishodu njihovog međusobnog susreta. Dvije presudne utakmice trebale su se odigrati istovremeno. Međutim, u stvarnosti je utakmica Bristol-Coventry kasnila pet minuta. Zbog toga je rezultat utakmice koju je igrao Sunderland bio je poznat prije kraja utakmice Bristol-Coventry. Oko toga se i vrti cijela ova zamršena priča.

Veći dio utakmice između Bristola i Coventryja, igra je bila, da citiram tadašnji novinski izvještaj, "brza i često furiozna", uzbuđiva (ako volite nogomet) beskompromisna bitka. Obostrano su postignuti brilljantni golovi te je u osamdesetoj minuti susreta rezultat iznosio 2:2. Tada je, 2 minute prije kraja susreta, s drugog terena stigla vijest da je Sunderland izgubio. Klupski menadžer Coventryja je tu vijest odmah objavio na golemom elektronskom semaforu na rubu stadiona. Očito su sva 22 igrača znala čitati i svi su shvatili da se više ne moraju truditi. Za obje ekipе je neriješeni rezultat bilo dovoljan da ne ispadnu iz lige. Nastojanje da se postigne pogodak bi sada, zapravo, bila loša politika, jer bi se time odvukli igrači iz obrane te bi se povećala opasnost od poraza i ispadanja iz lige. Obje strane željele su za-držati neodlučan rezultat. Citirat ću isti novinski izvještaj: "Na-

vijači koji su nekoliko trenutaka prije, kad je Don Gilles u 80. minuti postigao izjednačujući pogodak, bili žestoki protivnici, odjednom su počeli zajedno slaviti. Sudac Ron Challis bespomoćno je gledao kako se igrači nabacuju loptom nimalo se ne trudeći postići gol." Ono što je trenutak prije bila igra s nultim zbrojem odjednom se, zbog samo jedne vijesti iz vanjskog svijeta, promijenilo u igru bez nultog zbroja. U svjetlu naše prijašnje rasprave, možemo reći da se nekim čudom pojavio vanjski "bankar" koji je omogućio Bristolu i Coventryju da izvuku korist iz istog, neriješenog, ishoda.

Postoji dobar razlog zašto su sportovi poput nogometa u pravilu igre s nultim zbrojem. Gledateljima je zanimljivije gledati igrače kako se punom snagom bore jedni protiv drugih, nego ih gledati kako se prijateljski slažu. Ali stvarni život, i ljudski i biljni i životinjski, nije stvoren zbog dobrobiti promatrača. Mnoge situacije u stvarnom životu zapravo su igre bez nultog zavrsnika. Priroda često igra ulogu "bankara", pa se pojedinci stoga mogu okoristiti tuđim uspjehom. Ne moraju podmetati protivnicima kako bi stekli korist. Ne udaljujući se od temeljnih zakona sebičnog gena, možemo vidjeti kako suradnja i uzajamna pomoć mogu cvasti čak i u sebičnom svijetu. Sada vidimo, u Axelrodovom značenju riječi, kako dobri momci mogu stići na cilj prvi.

Ali ništa od toga ne vrijedi ako se igra ne *ponavlja*. Igrači moraju znati (ili "znati") da trenutna igra nije posljednja koju će međusobno odigrati. Ili Axelrodovim riječima, "sjena budućnosti" mora biti dugačka. Ako koliko dugačka ona mora biti? Ne može biti beskonačno dugačka. S teorijskog gledišta nije bitno koliko će igra dugo trajati; bitno je samo da nijedan od igrača ne *zna* kad će igra završiti. Pretpostavimo da smo vi i ja igrali jedan protiv drugoga i pretpostavimo da smo oboje znali da ćemo odigrati točno 100 partija. Oboje shvaćamo da će stota partija, s obzirom da je posljednja, odgovarati jednokratnoj igri zatvoreničke dileme. Jedina razumna strategija za odigravanje posljednje partije je izbor **IZDAJE**, pa ćemo oboje pretpostaviti da će drugi igrač doći do tog zaključka i u posljednjoj partiji odabratи **IZDAJU**. Zato se posljednja partija može otpisati kao predvidiva. Ali sada devedesetdeveta partija odgovara jednokratnoj igri, pa je jedini razumno izbor za oba igrača da i u njoj odigraju **IZDAJU**. Devedesetosma partija podliježe jednakom razmišljanju, i tako da-

lje. Dva razumna igrača, od kojih svaki pretpostavlja da je i njegov protivnik razuman, ne mogu učiniti ništa drugo nego odabirati izdaju sve dok znaju koliko će igra trajati. Zato kad teoretičari govore o "ponavljanoj zatvoreničkoj dilemi", uvijek pretpostavljaju da je završetak igre nepredvidiv ili poznat samo bankaru.

Čak i kad broj partija nije sa sigurnošću poznat, u stvarnom je životu često moguće statistički predvidjeti koliko bi dugo još igra *mogla* trajati. Ta procjena može postati bitan dio igre. Primijetim li da je bankar nemiran i da gleda na sat, mogu pretpostaviti da će igri uskoro doći kraj i stoga osjetiti poriv za izdaju. Pretpostavim li da ste i vi primijetili bankarev nemir, mogu se pobojati da se pripremate za izdaju. Vjerojatno ću se odmah odlučiti za izdaju. Posebno ako se bojim da se vi bojite da ja...

Matematička razlika između jednokratne i ponavljane zatvoreničke dileme je vrlo jednostavna. Za očekivati je da će se svaki igrač ponašati kao da neprekidno obnavlja procjenu koliko će dugo još igra trajati. Ako procijeni da će igra još potrajati, vjerojatno će postupati u skladu s matematičkim obrascem za pravu ponavljalu igru: drugim riječima, bit će ljubazniji, velikodušniji i manje zavidan. Ako procijeni da se igra bliži kraju, njeovo ponašanje će sve više pratiti matematički obrazac za jednokratnu igru: bit će opakiji i manje blagonaklon.

Axelrod je važnost sjene budućnosti objasnio na značajnom fenomenu koji se pojavio u Prvom svjetskom ratu, a poznat je kao sustav "živi i pusti druge da žive". Njegov su izvor bila istraživanja povjesničara i sociologa Tonyja Ashwortha. Dobro je poznato da su se britanske i njemačke trupe na Božić nakratko pobratimile i popile zajedno piće na ničjoj zemlji. Manje poznata, ali po mome mišljenju zanimljivija činjenica jest da su se nakon 1914. godine duž čitave fronte počela pojavljivati neslužbena primirja, ili sustavi "živi i pusti druge da žive", koja su trajala barem dvije godine. Viši britanski časnik je nakon posjete rogovima izjavio da se zaprepastio vidjevši Nijemce kako hodaju u dosegu njihovih pušaka. "Činilo se da ih naši ljudi ne primjećuju. Odlučio sam stati tome na kraj; takve se stvari ne smiju dopuštati. Ti ljudi kao da nisu znali da je rat. Obje su strane očito vjerovale u politiku 'živi i pusti druge da žive'."

Teorija igre zatvorenička dilema nije osmišljena tih dana, ali osvrćući se unatrag u potpunosti razumijemo što se događa-

lo, a Axelrod daje za to zadržavajuću analizu. U rovovskom ratovanju toga doba sjena budućnosti svakoga voda bila je vrlo dugačka. Svaka ukopana skupina britanskih vojnika mogla je očekivati da će mnogo mjeseci ostati suočena s istom ukopanom skupinom njemačkih vojnika. Štoviše, obični vojnici nikad nisu znali hoće li i kad će biti premješteni; vojne zapovijedi su ozloglašeno samovoljne, hirovite i nerazumljive onima koji ih primaju. Sjena budućnosti bila je dovoljno dugačka, i dovoljno neizvjesna, da potakne razvoj milo za drago oblika suradnje. Pod uvjetom, naravno, da su prilike istovjetne onima u igri zatvoreničke dileme.

Da bismo to sveli na pravu zatvoreničku dilemu, sjetite se da isplate moraju slijediti određeni raspored. Obje strane moraju uzajamnu suradnju (SS) smatrati povoljnijom od uzajamne izdaje. Izdaja dok je druga strana spremna na suradnju (IS) je čak i bolja ako vam uspije. Spremnost na suradnju kad se druga strana odluči na izdaju (SI) je najgora od svega. Uzajamna izdaja (II) je ono što glavni štabovi žele vidjeti. Žele vidjeti vlastite ljude, silno oduševljene, kako zatvaraju Tomove (ili Jerryje) u lonac kad god im se pruži prilika.

Obostrana suradnja je s časničke strane bila nepoželjna, jer nije pridonosila njihovom cilju da pobijede u ratu. Ali bila je izrazito povoljna za pojedine vojниke s obje strane. Nisu željeli biti ubijeni. Doduše, i oni su vjerojatno bili suglasni s generalima da bi radije pobijedili nego izgubili u ratu, ali to nije izbor s kojim se suočavaju pojedini vojnici. Malo je vjerojatno da će ponašanje vojnika kao pojedinca značajno utjecati na ishod samoga rata. Uzajamna suradnja s neprijateljskim vojnicima koji vas promatraju preko ničije zemlje u svakom slučaju utječe na vašu sudbinu i mnogo je povoljnija od uzajamne izdaje, iako biste iz domoljubnih ili disciplinarnih razloga mogli poželjeti izdati (IS) kad biste se s time mogli izvući. Čini se da su prilike odgovarale pravoj zatvoreničkoj dilemi. Moglo se očekivati da će se pojaviti nešto poput milo za drago, i to se dogodilo.

Lokalno stabilna strategija u nekom određenom rovu nije nužno morala biti upravo ona milo za drago. Milo za drago je samo jedna iz obitelji dobrih, osvetoljubivih ali i opršatjućih strategija, među kojima su sve, ako ne već tehnički stabilne, onda barem teško razorive.

Noću izlazimo ispred rovova... Njemačke radne skupine su također vani, pa se ne pristoji otvarati vatru. Granate su grozna stvar... Ako upadnu u rov mogu ubiti čak osmero do devetoro ljudi... Ali mi ih ne koristimo, osim ako Nijemci ne postanu naročito bučni, jer po njihovom sustavu osvete oni na svaku našu granatu odgovaraju sa tri svoje.

Za svaku je strategiju iz obitelji milo za drago važno da se igrači kažnjavaju za izdaju. Prijetnja osvetom mora uvijek biti prisutna. Pokazivanje sposobnosti za osvetu bilo je bitno svojstvo sustava živi i pusti druge da žive. Gađanjem nepokretnih ciljeva u blizini neprijateljskih vojnika umjesto u same vojnike obje su strane pokazivale svoju smrtonosnu vještinu u gađanju. Čini se da nikad nećemo pronaći zadovoljavajuć odgovor zašto su prve dvije atomske bombe upotrijebljene da bi se razorila dva grada — protivno jasno izrečenim željama vodećih fizičara koji su bili odgovorni za njihovu proizvodnju — umjesto da su iskorištene u jednakom zapanjujućoj predstavi za pokazivanje moći.

Važno svojstvo strategija sličnih onoj milo za drago je da uključuju oprštanje. Na taj se način gasi ono što bi moglo prerasti u dugotrajno i štetno uzajamno okrivljavanje. Važnost zatomljavanja osvete posebno se ističe u sljedećem zapisu britanskog (kao da iz prve rečenice to samo po sebi nije jasno) časnika:

Ispijao sam čaj sa društvom kad smo začuli viku i krenuli to istražiti. Naše ljude i Nijemce smo zatekli kako stoje svaki uz svoju ogradu. Odjednom se oglasila gromovita paljba koja nije namijela nikakvu štetu. Obje strane su se hitro sklonile, a naši su ljudi počeli psovati Nijemce. Jedan hrabri Nijemac se na to popeo na ogradu i glasno doviknuo: "Iskreno žalimo zbog ovoga; nadam se da nitko nije ozlijeden. Ni smo mi krivi za to, kriva je prokleta pruska oprema."

Axelrod dodaje da je ta ispruka "više nego puko sredstvo da se pokuša spriječiti osveta. Ona odražava žaljenje zbog kršenja uzajamnog povjerenja i izražava zabrinutost da je netko mogao biti ozlijeden." Nijemac je u svakom slučaju bio hvale vrijedan i hrabar.

Axelrod također naglašava važnost predvidivosti i obrednog održavanja stabilnog obrasca uzajamnog povjerenja. Dobar primjer za to je redovita "večernja paljba" britanske artiljerije na nekom dijelu bojišta. Ovako ju je opisao njemački vojnik:

Ponavljala se svaki dan u sedam sati — toliko redovito da ste po njoj mogli namjestiti sat... Cilj je uvijek bio isti i uvijek precizno na nišanjen — nikad se nije dogodilo da je granata otišla u stranu ili pala predaleko ili preblizu... Neki su se znatiželjni momci čak iskradali uvečer iz rova... neposredno prije sedam, kako bi vidjeli bljesak.

Njemačka artiljerija je činila isto, što potvrđuje zapis vojnika s britanske strane:

Toliko su redoviti bili (Nijemci) u odabiranju ciljeva, vremenu ispaljivanja i broju ispaljenih granata da je... Pukovnik Jones... u minuti točno znao kad će sljedeća pasti. Njegovi su proračuni bili vrlo točni i često se odlučivao na ono što se neupućenim visokim časnicima činilo izuzetno opasnim, znajući da će paljba prestati prije negoli stigne na mjesto koje gadaju.

Axelrod ističe da takvi "obredi površnog i rutinskog otvaranja vatre šalju dvostruku poruku. Visokom zapovjedništvu oni objavljaju agresivnost, a neprijateljima objavljaju mir."

Sustav živi i pusti druge da žive mogao se razraditi i pregovorima vojnih stratega okupljenih za okruglim stolovima. To, međutim, nije uspijevalo. Sustav se razvijao kroz niz lokalnih dogovora među ljudima koji su reagirali na *ponašanje* druge strane. Pojedini vojnici vjerojatno nisu bili svjesni da se taj sustav razvija, ali to ne treba čuditi. Strategije u Axelroдовom računalu u svakom slučaju nisu imale svijest. Njihovo ih je ponašanje odredilo kao dobre ili zle, oprštajuće ili neoprštajuće. Programeri koji su ih stvorili mogli su posjedovati bilo koju od tih osobina, ali to nije važno. Vrlo zao čovjek lako može napisati program za dobru i oprštajuću strategiju. I obrnuto. Dobrota strategije očituje se u njenom ponašanju, a ne u njenim motivima (jer ih ona nema) ili osobinama njenog tvorca (koji se već stopio s pozadinom do trenutka kad je program pokrenut). Računalni program se može ponašati na strateški način bez da je svjestan svoje strategije ili, uostalom, bilo čega drugoga.

Zamisao o nesvjesnim stratezima ili barem stratezima čija je svijest nebitna, nama je posve poznata. Nesvjesni stratezi provlače se kroz sve stranice ove knjige. Axelrođovi programi su izvrstan model za način kako smo kroz ovu knjigu razmišljali o životinjama i biljkama, pa i samim genima. Prirodno je stoga pi-

tati se mogu li se njegovi optimistični zaključci — o uspjehu velikodušne dobrote sklone praštanju — primjeniti i na svijet prirode. Odgovor je: da, naravno da se mogu. Jedini uvjeti za to su da se u prirodi povremeno započne igra zatvoreničke dileme, da je sjena budućnosti dovoljno dugačka i da igre budu igre bez nultog zbroja. Ti se uvjeti ispunjavaju širom životnih carstava.

Bakteriju neće nitko proglašiti svjesnim strategom, no bakterijski nametnici igraju sa svojim domaćinima beskonačnu igru zatvoreničke dileme i nema razloga zašto njihovim strategijama ne bismo pripisali Axelrodove osobine - sklonost oprاشtanju, velikodušnost i tako dalje. Axelrod i Hamilton su istaknuli da inače dobroćudna ili čak korisna bakterija može u ozlijedenoj osobi postati zloćudna, izazivajući i smrtonosnu sepsu. Liječnik bi mogao reći da je "prirodna otpornost" te osobe smanjena zbog ozljede. Ali moguće je da pravo objašnjenje leži u igri zatvoreničke dileme. Mogu li bakterije ostvariti nešto u svoju korist, ali se inače u tome ograničavaju? U igri između čovjeka i bakterije "sjena budućnosti" je u pravilu dovoljno dugačka, jer se za čovjeka može očekivati da će od bilo kojeg zadalog trenutka živjeti još godinama. Teško ozlijedeni čovjek može svojim bakterijskim gostima potencijalno pružiti mnogo kraću sjenu. "Iskušenje za izdaju" odjednom postaje privlačnijim od "Nagrade za uzajamnu suradnju". Nepotrebno je naglašavati da ne tvrdim da bakterije sve to osmišljaju u svojim zlim malim glavama! Odabir na generacijama bakterija vjerojatno je u njima ugradio sposobnost nesvjesne procjene "od oka" koja se temelji isključivo na biokemiji.

Biljke se, prema Axelrodu i Hamiltonu, mogu čak i osvećivati, iako ponovno nesvjesno. Smokve i smokvine ose ostvaruju blisku suradnju. Smokva koju jedemo zapravo nije plod. Na jednom njenom kraju je sićušni otvor, a kad biste ušli kroz taj otvor (za to biste morali biti maleni poput smokvinskih osa, a one su zaista sitne: srećom dovoljno sitne da ih ne primijećujemo dok jedemo smokve), pronašli biste stotine malih cvjetića koji oblažu unutrašnje stijenke. Smokva je tamni staklenik za cvjetice, ili zatvorena prostorija za oprашivanje. Jedini oprashivači koji mogu doprijeti do tih cvjetova su smokvine ose. Ali što ose privlači unutra? One polažu jajašca u neke od malenih cvjetića kojima se ličinke kasnije hrane, a usput opršuju ostale cvjetice unutar iste smokve. "Izdaja" bi, što se 03e tiče, značila položiti

jajašca u previše cvjetića, a opašiti pre malo drugih. Ali kako joj smokva može vratiti milo za dragu? Prema Axelrodu i Hamiltonu, "pokazalo se da je u mnogim slučajevima kad je osa ušla u mladu smokvu i položila jaja u gotovo sve cvjetice umjesto da je neke opašila, smokvino stablo tu smokvu odbacilo u ranom stupnju razvitka. Na taj način osa ostaje bez potomstva."

Neobičan primjer strategije milo za dragu u prirodi otkrio je Eric Fischer kod dvospolne morske ribe lubina. Suprotno nama, kod tih riba se spol ne određuje kromosomima prilikom zčeća, već su u svakoj jedinki ujednjene osobine mužjaka i ženke. Prilikom svakog parenja pojedine ribe ispuštaju ili jaja ili spermu. Povezuju se u monogamne parove te u takvoj zajednici naizmjenice preuzimaju ulogu mužjaka, odnosno ženke. Možemo prepostaviti da bi svaka jedinka, kad bi mogla, "radije" čitavo vrijeme igrala ulogu mužjaka, jer je muška uloga jeftinija. Drugim riječima, jedinka koja uspije "nagovoriti" svojeg partnera da većinu vremena igra ulogu ženke iskoristit će sve prednosti "njenog" ekonomskog ulaganja u jaja, dok će "on" svoje sirovine moći potrošiti na druge stvari, primjerice na parenje s drugim ribama.

Fischer je primijetio da ribe primjenjuju sustav vrlo stroge izmjenične razmjene uloga. To je upravo ono što bismo trebali očekivati od strategije milo za dragu. Moguće je da i one to očekuju, jer čini se da se i ovdje radi o igri zatvoreničke dileme, iako je ona u ovom slučaju donekle složenija. Odigrati kartu **SU RADNJA** znači prihvati ulogu ženke kad na tebe za to dode red. Pokušaj preuzimanja uloge mužjaka kad bi trebao postati ženka odgovara odigravanju karte **IZDAJA**. Izdaja je podložna osveti: partner može odbiti ulogu ženke sljedeći put kad na nju (njega?) dode red, ili "ona" može jednostavno prekinuti odnos. Fischer je zaista uočio da su parovi koji neravnopravno dijele uloge mužjaka i ženke skloni razlazu.

Pitanje koje sociolozi i psiholozi ponekad postavljaju je zašto darovatelji krvi daju krvi. Teško mi je povjerovati da odgovor leži u reciprocitetu ili prikrivenoj sebičnosti u bilo kojem jednostavnom obliku. Redoviti darovatelji krvi ne dobivaju nikakve posebne povlastice kad im zatreba transfuzija krvi, a ne dobivaju čak ni male zlatne zvjezdice koje bi mogli nositi. Možda sam naivan, ali u iskušenju sam gledati na to kao na istinski slučaj

čiste, nepromišljene nesebičnosti. Bilo kako bilo, dijeljenje krvi kod šišmiša vampira dobro se uklapa u Axelrodov model. O tome doznajemo iz rada G. S. Wilkinsona.

Vampiri se, kao što znamo, krvlju hrane noću. Nije im lako pronaći obrok, ali kad ga pronađu, hrane obično ima u izobilju. U zoru će se pojedinci koji nisu imali sreće gladni vratiti u svoje sklonište, dok su oni koji su pronašli žrtvu vjerljatno popili i više krvi nego im je potrebno. Sljedeće noći sreća će se možda promijeniti. Recipročni altruizam se u ovom slučaju čini obećavajućim. Wilkinson je otkrio da pojedinci koji su imali sreće zainstala ponekad povrate dio krvi i daruju je svojim manje sretnim drugovima. Između 110 povraćanja koja je Wilkinson pratio, 77 ih se može protumačiti kao ubičajene slučajevе u kojima majke hrane djecu, a u mnogim drugim slučajevima krv se izmjenjivala između rođaka. Ostalo je, međutim, nekoliko slučajeva darovanja krvi između šišmiša koji nisu u srodstvu i za koje se objašnjenje da "krv nije voda" ne može primijeniti. Značajno je da su pojedinci o kojima se ovdje radi u skloništu često boravili jedan uz drugoga, čime se ispunio uvjet za ostvarenje ponovljene zatvoreničke dileme. Ali što je s ostalim uvjetima koje zahtijeva zatvorenička dilema? Na obrascu isplate na slici D prikazano je što u ovom slučaju očekivati.

|              | Što drugi čini  |   |
|--------------|---|---|
|              | Suraduje  | Izdaje me   |
| Suradujem    | <p>Prilično dobro<br/><b>NAGRADA</b><br/>Dobivam krv onih noći kad ne pronađem hranu, što me spašava od smrti od gladi. Moram poklanjati krv onih noći kad pronađem hranu, ali to me ne stoji mnogo.</p>  | <p>Prilično loše<br/><b>KAZNA ZA NAIVCA</b><br/>Podnjo sam žrtvu i spasio ti život kad sam pronašao hranu. Ali ti me ne hraniš kad ne pronađem hranu pa sam izložen stvarnoj opasnosti umiranja od gladi.</p> |
| Što ja činim |   |   |
| Izdajem ga   | <p>Prilično dobro<br/><b>ISKUŠENJE</b><br/>Spasio si mi život one noći kad nisam našao hranu. Ali ovako stječem dodatnu korist, jer ne moram plaćati malu cijenu tvojeg hranjenja kad pronađem hranu.</p> | <p>Prilično loše<br/><b>KAZNA</b><br/>Ne moram plaćati cijenu tvojeg hranjenja onih noći kad pronađem hranu. Međutim, izlažem se stvarnoj opasnosti umiranja od gladi kad ne pronađem hranu.</p>              |

SLIKA D. Obrazac za šišmiše vampire: isplata za različite ishode

Da li vampirsko raspolaganje hranom zaista odgovara toj tablici? Wilkinson je pratio brzinu kojom izgladnjeli vampiri gube na težini. Iz toga je izračunao vrijeme koje različito uhranjeni vampiri imaju na raspolaganju do mogućeg uginuća od gladi. Na taj je način mogao krv izraziti u satima produljenog života. Prijetio je da se odnos darovane krvi i trajanja produljenja života mijenjaju ovisno o tome koliko je šišmiš izgladnij. Jednaka količina darovane krvi više će produžiti život tako izgladnjelom šišmišu nego onome koji je manje izgladnij. Drugim riječima, iako darivanje krvi povećava mogućnost uginuća davatelja, to povećanje je vrlo malo u usporedbi s povećanjem mogućnosti preživljavanja primatelja. U tom se slučaju čini vjerojatnim da se vampirsko raspolaganje hranom zaista pokorava pravilima zatvoreničke dileme. Krv koju se davateljica odriče njoj je (zadružne skupine kod vampira čine isključivo ženke) manje vrijedna nego jednaka količina krvi onoj koja je prima. Kad ne pronade hranu imat će zaista veliku korist od darovane krvi. Kad pronade hranu, s druge strane, korist koju će dobiti izdajom, odnosno odbijanjem darivanja hrane (ako se uspije s time izvući), bit će neznatna. "Ako se uspije s time izvući" u ovom slučaju ima smisla samo ako kod šišmiša postoji neki oblik strategije milo za drago. Postoje li, dakle, drugi uvjeti koji su potrebni za odnos milo za drago?

Mogu li se šišmiši međusobno prepoznavati kao jedinke? Wilkinskon je proveo pokus sa zatočenim šišmišima te dokazao da mogu. Osnovna zamisao bila je izdvojiti jednog šišmiša i izgladniti ga dok se ostali hrane. Nesretnog izgladnjelog šišmiša je tada vratio među ostale i promatrao tko će mu dati hranu. Pokus je ponovio mnogo puta, izdvojivši svaki puta kao žrtvu gladovanja drugog pojedinca. Ključna pojedinost bila je da je zatočena populacija šišmiša bila sastavljena od dvije različite skupine, uzete iz špilja udaljenih mnogo kilometara. Ako šišmiši prepoznaju svoje prijatelje, pojedinačno izgladnjen u pokusu trebao bi se za pomoć obratiti omima koji potječu iz njegove špilje.

Upravo to se događalo. Primijećeno je trinaest slučajeva darivanja krvi. U dvanaest slučajeva darovatelj je bio "stari prijatelj" izgladnjelog šišmiša; samo u jednom slučaju je izgladnjelu žrtvu nahranio "novi prijatelj" koji nije potjecao iz iste špilje. Jasno je da se to moglo dogoditi slučajno, ali možemo izračunati

kakva je za to vjerojatnost. Šanse za to iznose manje od 1:500. Opravdano je zaključiti da će šišmiši zaista radije nahraniti stare prijatelje nego strance iz drugih špilja.

Vampiri su dali povod nastanku mnogih mitova. Poklonici ma viktorijanske gotike oni su utjelovljenje mračnih sila koje djeluju noću, isisavaju životne tekućine i žrtvaju nevine živote samo da bi utažili žed. Povežite to s drugim viktorijanskim mitom, prirodnom čiji su zubi i pandže crveni od krvi, i nisu li vampiri zapravo utjelovljenja naših najdubljih strahova o svijetu sebičnog gena. Što se mene tiče, skeptičan sam prema svim mitovima. Želimo li znati gdje u određenim slučajevima leži istina, moramo pogledati. Darwinova zbarka dokumenata nam ne nudi podrobna očekivanja o određenim organizmima, već nešto istančanje i vrijednije: razumijevanje načela. Ako baš moramo imati mitove, stvarne činjenice o vampirima mogu nam ispričati drukčiju moralnu pouku. Za šišmiše ne vrijedi samo uzrečica da krv nije voda. Oni se izdižu iznad rodbinskih veza i stvaraju vlastite dugotrajne odnose odanog krvnog bratstva. Vampiri bi mogli biti začetnici novoga mita, mita dijeljenja i uzajamne suradnje. Mogli bi postati navijesnici blagotvorne zamisli da, čak i pod paskom sebičnih gena, dobri momci mogu na cilj stići prvi.

# 13

## DUGA RUKA GENA

**S**RCE TEORIJE O SEBIČNOM genu uznemirava nelagodna proturječnost. Riječ je o proturječnosti između gena i pojedinog tijela kao temeljnog zastupnika života. S jedne strane imamo varljivu sliku nezavisnih DNK replikatora koji poput divokoza, slobodno i neometano, preskaču s generacije na generaciju. Privremeno se okupljajući u odbacivim strojevima za preživljavanje, besmrtnе zavojnice presvlače beskrajni uzastopni niz smrtnika dok krče sebi put prema vječnosti. S druge strane promatramo sama tijela i svako od njih nam se čini kao skladan, sastavljen, beskrajno složen stroj s očitom svrhom. Tijelo ne *izgleda* kao rezultat labavog i privremenog saveza genskih zastupnika, koji teško da su se imali vremena upoznati prije negoli su se ukrcali u spermij ili jajašće da bi prevalili novu etapu u golemoj genskoj dijaspori. Ono ima svrsishodan mozak koju upravlja suradnjom udova i osjetilnih organa kako bi postigli jedan cilj. Tijelo izgleda i poнаша se kao prilično dojmljiv zastupnik s vlastitim pravima.

U nekim poglavljima ove knjige zaista smo zasebne organizme promatrali kao zastupnike koji se trude postići što bolji uspjeh u prenošenju svih svojih gena. Zamišljali smo pojedine životinje kako izvode složenu gospodarsku procjenu "kad bi" o genetičkim koristima različitih smjerova djelovanja. U drugim je poglavljima temeljno načelo predstavljeno s gledišta gena. Bez promatranja života iz genske perspektive nema posebnog razloga zašto bi neki organizam umjesto, na primjer, o vlastitoj dugo-vječnosti, "brinuo" o uspjehu u razmnožavanju kojeg je sam postigao i kojeg su postigli njegovi srodnici.

Kako riješiti ovu proturječnost dvojnog načina gledanja na

život? Moj vlastiti pokušaj da to učinim iznosi se u *Producenom fenotipu*, knjizi koja je, više od svega što sam prošao u profesiji, moja radost i ponos. U ovom ču poglavljju ukratko iznijeti neke od tema iz te knjige, iako bih vas zapravo radije prekinuo u čitanju ove knjige i stavio vam u ruke *Produceni fenotip!*

Sa svakog razumnog stanovišta, jasno je da Darwinov odabir ne utječe izravno na gene. DNK je začahurena u proteinu, umotana u membranama, zaštićena od svijeta i nevidljiva prirodnom odabiru. Kad bi odabir pokušao izravno izabirati DNK molekule, teško da bi pronašao kriterij po kojem bi to učinio. Svi geni izgledaju jednako, kao što i sve kasete za snimanje izgledaju jednako. Važna razlika među genima očituje se tek u njihovom *djelovanju*. To obično podrazumijeva djelovanje na procese rasta embrija, a time i na oblik tijela te na ponašanje. Uspješni geni su geni koji, u okolini na koju utječu svi ostali geni u zajedničkom embriju, povoljno djeluju na embrij. Povoljno djelovanje znači da daju embriju osobine koje će mu vjerovatno pomoći da se razvije u uspješnu odraslu jedinku, koja će se vjerovatno razmnožiti i prenijeti te iste gene na buduće generacije. Izraz *fenotip* označava tjelesnu manifestaciju gena, odnosno učinak koji gen postiže na jedinku tijekom njenog razvoja u usporedbi sa svojim alelima. Fenotipski učinak nekog gena može, na primjer, biti zelena boja očiju. U praksi većina gena ostvaruje više od jednog fenotipskog učinka, primjerice zelenu boju očiju i krovčavu kosu. Prirodni odabir ne daje pojedinim genima prednost zbog same njihove prirode, već zbog njihovih posljedica — njihovih fenotipskih učinaka.

Pristaše Darwinove teorije obično su raspravljali o genima čiji fenotipski učinak pridonosi, ili odmaže, preživljavanju i razmnožavanju čitavih tijela. Izbjegavali su razmatrati koristi koje dobiva sam gen. To djelomično objasnjava razlog zašto se protuturječnost u srcu teorije obično ne zamjećuje. Na primjer, gen može biti uspješan zato što povećava brzinu kojom neki grabežljivac trči. Čitavo tijelo grabežljivca, uključujući i njegove gene, prolazi bolje jer može brže trčati. Njegova mu brzina pomaže da preživi i ima djecu te da prenese kopije svih svojih gena, uključujući i onog za brže trčanje, na sljedeću generaciju. Ovdje protuturječnost nestaje, jer je ono što je dobro za određeni gen ujedno dobro za sve.

Ali što ako gen izrazi fenotipski učinak koji je povoljan za njega, ali je nepovoljan za ostale gene u tijelu? Ne radi se o užetu mašte. Takvi su slučajevi poznati, primjerice zanimljivi fenomen poznat kao mejotički ispad. Mejzoza je, sjetit ćete se, posebni oblik stanične diobe kojom nastaju rasplodne stanice (jaja ili spermiji) s polovičnim brojem kromosoma. Normalna mejzoza je poštena igra na sreću. Iz svakog para alela samo se jednom može posreći da uđe u izvjesnu jajnu ili spermnu stanicu. Ali svaki alel ima jednaku vjerojatnost da se posreći baš njemu, a u prosječnim gubicima spermija (ili jajašaca) polovica njih će nositi jedan alel, a polovica drugi. Mejzoza je poštena koliko i bacanje novčića. Međutim, iako o bacanju novčića poslovično razmišljamo kao o nasumičnom, čak je i to fizički proces na koji utječu mnoge okolnosti — vjetar, snaga kojom je novčić bačen, i tako dalje. Mejzoza je također fizički proces i na nju mogu utjecati geni. Sto ako se pojavi mutantni gen čiji se učinak ne očituje na nečem očiglednom, poput boje očiju ili kvalitete kose, već na samu mejzozu? Pretpostavimo da on utječe na mejzozu na taj način da povećava vjerojatnost da će se u jajašcu naći on sam, a ne njegov par. Takvi geni postoje i zovemo ih genima koji izvrću diobu. U svom su djelovanju nevjerojatno jednostavnii. Kad se nakon mutacije pojavi gen koji izvrće diobu, on će se na štetu svojih alela nemilosrdno proširiti populacijom. To zovemo mejotičkim ispadom. Dogadat će se čak i ako su njegove posljedice pogubne za tijelo ili ostale gene u tijelu.

Tijekom čitave ove knjige upozoravali smo na mogućnost da pojedini organizmi na istančan način "varaju" svoje društvene sudruge. Ovdje govorimo o pojedinim genima koji varaju druge gene s kojima dijele tijelo. Genetičar James Crow nazvao ih je "genima koji potkopavaju sustav". Jeden od najpoznatijih gena koji izvrću diobu je takozvani *t* gen kod miševa. Miš koji nosi dva *t* gena ili ugiba mlad ili je neplodan. Zato kažemo da je gen *t* u homozigotnom stanju "letalan". Mužjak miša koji nosi samo jedan gen *t* bit će normalan zdravi miš koji će se od ostalih miševa razlikovati samo u jednoj značajnoj pojedinosti. Pregledom njegovih spermija utvrdili bismo da ih 95 posto nosi gen *t*, a samo ih 5 posto nosi normalni alel. Očito se radi o velikom odstupanju od očekivanog odnosa od 50 prema 50 posto. Kad god se u divljoj populaciji mutacijom pojavi gen *t*, on će se proširiti po-

put požara. Kako i ne bi, kad ima tako veliku i nepoštenu prednost u mejotskoj igri na sreću? Širi se takvom brzinom da će uskoro mnoge jedinke u populaciji naslijediti dva gena  $t$  (svaki od jednog roditelja). Takve jedinke ugibaju ili su neplodne, pa će čitava populacija vjerojatno uskoro iščeznuti. Postoje dokazi da su divlje populacije miševa u prošlosti izumirale zbog širenja gena  $t$ .

To ne znači da svi geni koji izvrću diobu imaju tako destruktivan popratni učinak kao gen  $t$ . Ipak, većina njih ostavlja barem neke nepovoljne posljedice. (Gotovo svi učinci mutacija su loši, pa će se nova mutacija u normalnim okolnostima proširiti samo ako su loši učinci slabiji od onih povoljnih. Ako se na tijelu očituju i dobri i loši učinci, ukupni učinak može ipak biti povoljan za tijelo. Ako se, međutim, loši učinci očituju na tijelu, a dobri ostanu samo na genu, ukupni učinak je sa stanovišta tijela vrlo loš.) Usprkos njegovom pogubnom djelovanju, ako se pojavi nakon mutacije, gen koji izvrće diobu će se sigurno proširiti populacijom. Prirodni odabir (koji, na poslijetku, djeluje na razini gena) podupire taj gen, iako je njegovo djelovanje na razini organizma vrlo nepovoljno.

Iako postoje, geni koji izvrću diobu nisu česti. Mogli bismo se zapitati zašto nisu česti, što je zapravo samo drugi pristup pitanju zašto je proces mejoze u pravilu pošten i nepristran koliko i bacanje novčića. Odgovor će se sam nametnuti čim shvatimo zašto organizmi uopće postoje.

Organizam je nešto čije postojanje većina biologa prihvaca zdravo za gotovo, vjerojatno zbog toga što se njegovi dijelovi zaista povezuju u vrlo složnu cjelinu. Pitanja o životu zapravo su pitanja o organizmima. Biolozi se pitaju zašto organizmi rade ovo, zašto organizmi rade ono. Često postavljaju pitanje zašto se organizmi okupljaju u družbe, ali ne pitaju se - iako bi trebali — zašto se živa tvar uopće okuplja u organizam. Zašto more više nije ono praiskonsko borilište slobodnih i nezavisnih umnoživača? Zašto su se davni umnoživači povezali i stvorili trome robe te u kojima su se zadržali, i zašto su ti roboti — pojedina tijela, pa i vaše i moje — tako veliki i tako složeni?

Mnogim je biolozima teško uopće spoznati ovo pitanje. To je zato što su pitanja navikli postavljati na razini organizma. Neki su čak otišli tako daleko da na DNK gledaju kao na uredaj ko-

jim se organizmi koriste za razmnožavanja, kao što je i oko uređaj kojim se koriste da bi vidjeli! Čitatelji ovo knjige će shvatiti da takav stav predstavlja veliku pogrešku. Istina je u ovom slučaju iskrenuta naglavačke. Shvatit će i to da promatranje života sa strane sebičnog gena također nailazi na neke probleme. Taj problem je zašto organizmi uopće postoje, a posebno u toliko velikom i prividno svrhovitom obliku da navode biologe na to da iskrenu istinu naglavačke. Kako bismo riješili ovaj problem, najprije moramo pročistiti našu svijest od starih stavova koji su organizme uzimali zdravo za gotovo. Instrument kojim ćemo pročistiti um je zamisao o onome što nazivam proširenim fenotipom.

Fenotipski učinci gena podrazumijevaju sve učinke gena na organizam u kojem se nalaze. To je prihvaćena definicija. Uskoro ćemo, međutim, vidjeti da o fenotipu treba razmišljati kao o *svim učincima koje gen ima na svijet*. Moguće je da se učinci gena očituju samo na uzastopnom nizu tijela u kojima taj gen boravi, ali takve su okolnosti samo iznimka. To nije nešto što mora postati dijelom naše definicije. Sjetite se da je fenotipski učinak gena zapravo oruđe kojim se taj gen prenosi u sljedeću generaciju. Svemu tome dodat će da oruđe može dosegnuti i područja izvan granica tijela. Što u praksi može značiti kad govorimo o tome da gen ima prošireni fenotipski učinak na svijet izvan tijela u kojem boravi? Primjeri koji mi padaju na um su trovine poput dabrove brane, ptičjih gnijezda ili kućica tulara.

Tulari su neugledni, sivkasto smeđi kukci koje najčešće ni ne primjećujemo dok prilično nespretno nadlijeću rijeke. Takvi su kad odrastu. Prije toga provode prilično dugo razdoblje u obliku ličinke koja živi na riječnom dnu. Ličinka tulara nipošto nije neugledna. Mogli bismo čak reći da spada među najzanimljivija stvorenja na Zemlji. Koristeći cement vlastite proizvodnje i sirovine koje pronadu na riječnome dnu, vješto grade cjevaste tulce u kojima žive. Ti tulci su pokretni dom kojeg tulari uvijek nose sa sobom, slično kao kućice puževa ili rakova samaca, samo što u ovom slučaju životinja sama gradi kućicu umjesto da je izluči ili pronade. Neke vrste tulara grade tulce od grančica, druge kao sirovину koriste djeliće mrtvog lišća ili pak sitnih puževih kućica. Vjerojatno najljepši tulci su oni sagrađeni od sitnih kamenčića. Tular pažljivo odabire kamenčiće, odbacujući one koji su presitni ili preveliki za popunjavanje sljedeće pukotine u zi-

du. Ponekad čak prevrće kamen kako bi ga što bolje namjestio na predviđeno mjesto.

Zašto nas to toliko iznenadjuje? Prisilimo li se nepristrano razmišljati, trebali bismo se više diviti složenosti tularova oka ili posljednjeg članka njegove sastavljenе nožice nego razmjerno skromnoj arhitekturi njegove kuće. Napokon, njegove oči i nožni članci su mnogo složeniji i "uređeniji" nego tulac. Pa ipak, možda zbog toga što njegove oči i nožni članci, jednako kao i naše oči i noge, nastaju procesom izgradnje u kojem sama jedinka ne sudjeluje, nelogično ostajemo više zadržani njegovim tulcem.

Kad sam se već toliko udaljio od teme, ne mogu se oduprijeti iskušenju da ne odem još malo dalje. Koliko god smo zadržani tulcem kojeg grade tulari, ipak mu se divimo manje nego bismo se divili jednakom postignuću neke životinje koja nam je bliža. Zamislite velike naslove u novinama kad bi neki morski biolog pronašao vrstu dupina koja plete velike ribarske mreže promjera dvadeset dupinovih dužina! Paukovu mrežu smo pak skloniji proglašiti smetnjom u kući nego jednim od svjetskih čuda. A zamislite tek ushićenje kad bi se Jane Goodall vratila s potoka Gombe s fotografijama divljih čimpanza koje grade vlastite kuće natkrivene krovom i s dobrom izolacijom, i to od kamena koje mukotrpno odabiru te uredno slažu i povezuju žbukom! Iako ličinka tulara radi upravo to, njen trud kod nas ne pobuđuje veliko zanimanje. Takav dvostruki standard često opravdavamo izjavama da pauci i tulari svoju arhitektonsku vještina duguju "instinktu". Pa što onda? Time njihova ostvarenja ne postaju manje čudesna.

Vratimo se glavnoj raspravi. Nema sumnje da je tulac priлагodba razvijena darvinovskim odabirom. Ta je osobina u odbiru imala jednaku prednost kao i, na primjer, kruti oklop hlapa. Kao zaštitni pokrov tijela donijela je korist čitavom organizmu i svim njegovim genima. Ali do sada smo naučili da korist za organizam, barem što se prirodnog odabira tiče, moramo smatrati slučajnošću. Korist koju ovdje uzimamo u obzir jest ona koju su stekli geni koji uvjetuju izgradnju zaštitne kućice. U slučaju hlapa radi se o uobičajenoj priči, jer je njegova ljska očito dio tijela. Ali što je s tulcem?

Prirodni odabir je dao prednost onim tularovim genima koji su poticali svoje nositelje da izgrade zaštitnu kućicu. Može-

mo prepostaviti da su geni ponašanje jedinke odredili utječući na razvoj njenog živčanog sustava tijekom embrionalnog rasta. Ali ono što će genetičare zapravo privući jest utjecaj gena na oblik i ostala svojstva tulca. Trebali bi priznati da geni "za" oblik tulca postoje jednako kao što postoje i geni za, na primjer, oblik noge. Istina je, doduše, da nitko nije istraživao genetsku podlogu tulaca. Za takvo nešto trebalo bi pažljivo bilježiti rodoslovje tulara izlegnutih u zatočeništvu, a njihovo je uzgajanje vrlo teško. Ali ne trebate proučavati genetiku kako biste se uvjerili da postoje, ili su barem postojali, geni koji uvjetuju razlike između tulaca. Jedino što vam je potrebno je dobar razlog za vjerovanje da su tulci oblik darvinovske prilagodbe. U tom slučaju moraju postojati geni koji upravljaju raznolikošću tularovih kućica, jer se odabirom ne mogu razviti prilagodbe ukoliko ne postoje sljedne osobine između kojih se može odabirati.

Iako bi genetičari tu zamisao mogli smatrati čudnom, vjerujem da je razumno govoriti o genima "za" oblik kamenčića, veličinu kamenčića, tvrdoću kamenčića i tako dalje. Svatko tko se usprotivi takvoj terminologiji ujedno se suprotstavlja i poimanju gena za boju očiju, naboranost opne na zrnima graška i tako dalje. Jedan od razloga zašto se zamisao o genima za kamenčice može činiti čudnom je taj da kamenčić nije živa tvar. Štoviše, utjecaj gena na osobine kamena čini se naročito neizravnim. Genetičari će tvrditi da geni izravno utječu na živčani sustav koji određuje ponašanje pri izboru kamenčića, a ne na sam kamen. Ja, međutim, pozivam te genetičare da pažljivo razmisle o tome kako se uopće može govoriti o tome da geni utječu na živčani sustav. Sinteza proteina je jedino na što geni imaju izravan utjecaj. Utjecaj gena na živčani sustav, na boju očiju ili na naboranost graška *uvijek* je neizravan. Gen određuje proteinsku sekvencu koja utječe na X koji utječe na Y koji utječe na Z koji napokon uvjetuje naboranost sjemena ili stanično povezivanje živčanog sustava. Tularov tulac je samo produžetak jedne takve sekvence. Tvrdoća kamena je *produženi* fenotipski učinak tularovih gena. Ako je opravdano govoriti da geni određuju naboranost graška ili živčani sustav životinje (a svi genetičari smatraju da je tako), onda je opravdano govoriti i o genima koji određuju tvrdoću kamenčića u tulcu. Začuđujuća misao, zar ne? Pa ipak, takav je zaključak neizbjegjan.

Spremni smo za sljedeći korak u raspravi: geni u jednom organizmu mogu izraziti produženi fenotipski učinak na tijelo drugog organizma. U objašnjavanju prethodnog koraka pomogli su nam tularovi tulci, a sad ćemo se poslužiti primjerom puževih kućica. Puževa kućica ima jednaku ulogu kao i tulac kojeg gradi tularova ličinka. Izlučuju je puževe vlastite stanice pa će staromodni genetičari zadovoljno govoriti o genima "za" svojstva kućice, primjerice njene debljine. Pokazalo se, međutim, da puževi u kojima parazitiraju određene vrste metilja (plošnjaka) imaju izrazito debelu kućicu. Što takva zadebljanost kućice može značiti? Kad bi puževi napadnuti nametnicima imali izrazito tanku kućicu, to bismo objasnili oslabljenošću puževog organizma. Ali *deblja* kućica? Deblja kućica pruža pužu bolju zaštitu. Čini se, dakle, da nametnici pomažu svojem domaćinu poboljšavajući njegovu kućicu. No je li tako?

Moramo o tome pažljivije razmisliti. Ako je deblja kućica povoljnija za puža, zašto je puževi nemaju u normalnim okolnostima? Odgovor vjerojatno leži u ekonomičnom raspolažanju sredstvima. Puž plaća cijenu za izgradnju kućice. Ona zahtijeva energiju. Zahtijeva kalcij i druge kemijske sirovine koje puž uzima iz teško pribavljenih hrane. Kad ih ne bi trošio na izgradnju kućice, puž bi te sirovine mogao potrošiti na nešto drugo, primjerice na stvaranje potomstva. Puž koji je potrošio golema sredstva na izgradnju naročito debele kućice osigurao je svoje tijelo. Ali po koju cijenu? Možda će živjeti dulje, ali bit će manje uspješan u razmnožavanju i možda uopće neće prenijeti svoje gene. Među genima koje neće prenijeti bit će i ti za izgradnju deblje kućice. Drugim riječima, osim što može biti pretanka (što se čini očitom), kućica može biti i predebela. Dakle, kad metilj potakne puža na izlučivanje naročito debele kućice, on mu ne čini uslugu osim ako sam ne snosi povećane troškove izgradnje. Nema uopće sumnje da metilj nije tako velikodušan. Metilj kemijskim putem navodi puža da odstupi od svoje "idealne" debljine kućice. Time možda produljava njegov život, ali nipošto ne pomaže njegovim genima.

Što od toga ima metilj? Zašto to čini? Moja prepostavka je sljedeća. I puževi i metiljevi geni od preživljavanja puževog tijela očekuju dobit. Ali preživljavanje nije isto što i razmnožavanje, te će se ovdje njihovi interesi razići. Razmnožavanje puža koristit

će puževim genima, ali ne i metiljovim. Razlog tome je što metilj ne očekuje da će se njegovi geni udomaćiti u nekom od potomaka njegovog domaćina. Takvo nešto nije isključeno, ali moguće je i da će se u potomcima nastaniti geni metilja suparnika. S obzirom da se puževa dugovječnost može postići samo na štetu njegove reproduktivne sposobnosti, metiljovi geni "nemaju ništa protiv" da puž plati cijenu, jer nemaju nikakvog interesa u njegovom razmnožavanju. Puževi geni nisu zadovoljni što moraju platiti cijenu, jer njihova dugoročna budućnost ovisi o puževom razmnožavanju. Pretpostavljam, dakle, da metiljovi geni utječu na stanice za izgradnju kućice u pužu i time po cijenu puževih gena ostvaruju svoju korist. Teoriju je moguće iskušati, ali to još nije učinjeno.

Sad možemo proširiti ono što smo naučili na primjeru tulara. Ako je moje uvjerenje o metiljovim genima ispravno, slijedi da mogu opravdano govoriti o metiljovim genima koji utječu na tijelo puža na jednaki način kako na njega utječu puževi geni. Kao da su geni posegnuli izvan "vlastitog" tijela i prilagodili vanjski svijet svojim potrebama. Genetičari će ponovno osjetiti tjeskobu zbog rječnika kojeg koristim. Oni su navikli ograničavati djelovanje gena na tijelo u kojem se taj gen nalazi. Ali pažljivo razmatranje onoga što genetičari podrazumijevaju pod "djelovanjem" gena pokazat će da za takvu tjeskobu nema potrebe. Moramo prihvatići da je mijenjanje osobine puževe kućice prilagodba koja se putem darvinovskog odabiranja razvila kod metilja. Ovime smo pokazali da se fenotipski učinak gena osim na nepokretne objekte poput kamena može produžiti i na "druga" živa tijela.

Priča o puževima i metiljima je samo početak. Poznato je da nametnici različitih vrsta utječu na svoje domaćine na svakojake začujuđujuće podmukle načine. Vrsta mikroskopski male nog nametnika iz skupine praživotinja poznatog kao *Nosema* "otkrila" je tajnu proizvodnje kemijskog spoja svojstvenog ličinkama brašnara u kojima ona parazitira. Ličinke tih kornjaša, jednako kao i ličinke drugih kukaca, posjeduju juvenilni hormon koji ih održava u stadiju ličinke. Normalno presvlačenje ličinke u odraslu jedinku započinje kad ličinka smanji proizvodnju tog hormona. Nametnik *Nosema* uspio je sintetizirati vrlo sličan kemijski analog tog hormona. Milijuni *Nosema* okupljaju se u tije-

lu ličinke i zajedničkim snagama proizvode taj hormon, sprečavajući na taj način njenu pretvorbu u odraslog kukca. Jedinka neprekidno raste i nakraju ugiba kao divovska ličinka dvostruko teža od prosječnog odraslog kukca. To nije dobro za širenje kornjaševih gena, ali je rog obilja za nametnika. Gigantizam kornjaševih ličinki je jedan od primjera produženog fenotipskog učinka praživotinjskih gena.

Prijedimo na pojavu koja izaziva još više frojdovskog zanimanja nego kukci osuđeni na vječnu mladost — na parazitsku kastraciju! Na rakovima parazitira stvorene poznato kao *Sacculina*. *Sacculina* je rak vitičar, iako na prvi pogled više sliči nametničkoj biljci. Posebnim razgranjenim sustavom se uvlači duboko u tkivo nesretnog raka i usisava hranjive tvari iz njegovog tijela. Vjerljivo nije slučajno da se među prvim organima koje napada nalaze raki sjemenici ili jajnici; na taj način privremeno pošteđuje organe koji su raku neophodni da bi preživio. Nametnik kastrira domaćinu. Poput debelog uškopljenog bika, kastrirani rak ugrađuje u svoje tijelo energiju koju bi inače potrošio na razmnožavanje. Nametnik dobiva obilni izvor hrane po cijenu reproduktivne sposobnosti raka. I ovaj je primjer vrlo sličan onima s *Nosemom* u brašnarima i metiljom u pužu. U sva tri slučaja se promjene na domaćinu (ako prihvatimo da su one darvinovske adaptacije koje koriste nametniku) mogu smatrati produženim fenotipskim učinkom nametnikovih gena. Geni, dakle, sežu izvan "vlastitog" tijela i utječu na fenotip drugih tijela.

Interesi nametnikovih i domaćinovih gena mogu se znatno podudarati. S gledišta sebičnog gena možemo i metiljove i puževe gene smatrati "nametnicima" u puževom tijelu. Oboje imaju koristi što ih okružuje ista zaštitna kućica, iako se njihovo "poimanje" idealne debljine kućice međusobno razlikuje. Te razlike proizlaze iz razlika u načinu kako ti geni prelaze na druge generacije. Puževi geni napuštaju njegovo tijelo putem spermija ili jaja. Metiljevi geni koriste drugu metodu. Umjesto da ulazim u detalje (koji su nevjerojatno zamršeni), istaknut ću samo činjenicu da oni ne napuštaju puževo tijelo unutar spermija ili jaja.

Vjerujem da je najvažnije pitanje koje treba postaviti o bilo kojem nametniku sljedeće. Prenose li se njegovi geni na buduće generacije putem istog posrednika kao i domaćinovi geni? Ako se ne prenose, za očekivati je da će nametnik na neki način šte-

titi domaćinu. Ako se pak prenose, nametnik će učiniti sve što može kako bi pomogao domaćinu da preživi, a također i da se razmnoži. Tijekom evolucijskog vremena on će prestati živjeti nametnički, ostvarit će suradnju s domaćinom i napokon se čak možda stopiti s domaćinovim tkivom i postati neprepoznatljiv kao jedinka. Moguće je, kako sam naveo na stranici 210, da su naše stanice prošle takav evolucijski spektar: svi smo mi spomenici prikopčavanja pradavnih nametnika.

Pogledajmo što se može dogoditi kad nametnikovi i domadarovi geni dijele zajednički izlaz. Drvotočni kukci iz porodice potkornjaka (vrste *Xyloborus ferrugineus*) domaćini su nametničkoj bakteriji koja osim što živi u njihovom tijelu koristi i njihova jaja za svoje širenje na nove domaćine. Gene takvog nametnika zato očekuje gotovo jednak budućnost kao i gene njegovog domaćina. Može se očekivati da će dva skupa gena međusobno "surađivati" iz istih razloga iz kojih u normalnim okolnostima surađuju i svi geni jednog organizma. Nebitno je što dio njih čini "gene kukca", a dio "bakterijske gene". Oba skupa gena zainteresirana su za preživljavanje kukca i proizvodnju njegovih jaja, jer oba u tim jajima "vide" svoju propusnicu za budućnost. Bakterijski geni dijele zajedničku sudbinu s genima njihovog domaćina, pa po mojoj predviđanju možemo očekivati da će bakterije surađivati s kukcima u svim područjima života.

Izraz "suradnja" je u ovom slučaju čak preblag. Služba koju bakterije obavljaju za kukce posve je prisna. Ti kukci su haplodiploidi poput pčela i mrava (vidi 10. poglavlje). Iz jaja koje je opolidio mužjak uvjek se razvija ženka. Iz neoplođenog jaja razvija se mužjak. Mužjaci, dakle, nemaju oca. Jaja iz kojeg oni nastaju razvija se spontano, bez da u njih prodre spermij. Ali, za razliku od jaja pčela i mrava, jaja potkornjaka moraju se potaknuti na razvoj prodorom nečega. Tu u pomoć pristiže bakterija. One podbodu neoplođeno jaje i potaknu ga na razvoj u mušku jedinku. Te bakterije, naravno, pripadaju upravo onoj skupini nametnika za koje sam rekao da će izgubiti položaj nametnika i postati mutualisti, i to upravo zato što se prenose jajima domaćina zajedno s domaćinovim "vlastitim" genima. Na kraju će njihova tijela vjerojatno nestati i u potpunosti se stopiti s tijelom domaćina.

Potvrdu toj teoriji nalazimo među vrstama hidre — malene sedentarne životinje s lovskama koju bismo mogli proglašiti slat-

kovodnom moruzgrom. U njihovim tkivima parazitiraju alge. Kod vrsta *Hydra vulgaris* i *Hydra attenuata* alge su pravi nametnici koji su za hidru štetni. Kod vrste *Chlorohydra viridissima*, međutim, alge nikad ne izostaju iz hidrinog tkiva i pridonose njenoj dobrobiti opskribljujući je kisikom. Ono što je posebno zanimljivo u svemu tome je da se, upravo prema očekivanjima, alge u vrste *Chlorohydra* prenose na sljedeću generaciju putem hidrinih jaja. Kod druge dvije vrste to se ne događa. Interesi alginih gena i gena vrste *Chlorohydra* se podudaraju. I jedni i drugi imaju razloga činiti sve što je u njihovo moći da bi povećali proizvodnju hidrinih jaja. Geni drugih dviju vrsta hidri "ne slažu" se s genima njihovih alga. Barem ne u jednakoj mjeri. Oba skupa gena imaju interes u preživljavanju hidrinog tijela, ali od hidrinog razmnožavanja koristi imaju samo hidrini geni. Zato su alge zadržale ulogu štetnih nametnika, umjesto da su se razvile u dobroćudne suradnike. Ključni zaključak je, da ponovimo, da nametnici koji dijele istu sudbinu kao i geni domaćina imaju iste interese kao i njihov domaćin te će se vremenom prestati ponašati nametnički.

Sudbina u ovom slučaju podrazumijeva buduće generacije. Geni vrste *Chlorohydra* i algini geni, geni kukca i bakterijski geni, prenose se u budućnost putem domaćinovih jaja. Zato će se, bez obzira na "proračune" koje parazitski geni provode, optimalna politika tih gena u svim odjeljcima života stići s jednakom ili gotovo jednakom optimalnom politikom domaćinovih gena proizašlom iz sličnih "proračuna". U slučaju puža i njegovog nametnika metilja zaključili smo da se njihova poimanja idealne debljine kućice razlikuju. U slučaju potkornjaka i njegove bakterije, domaćin i nametnik će se složiti u tome koliko dugačka trebaju biti krila i kakva druga svojstva tijelo kukca mora imati. To možemo predvidjeti čak i ako ne znamo točno za što bi kukcu mogla poslužiti krila ili bilo koje drugo svojstvo. Za takvo je predviđanje dovoljno prihvatići činjenicu da će i geni kukca i bakterijski geni učiniti sve što je u njihovo moći da bi osigurali jednakake buduće događaje — događaje koji pogoduju stvaranju potkornjakovih jaja.

Ovu raspravu možemo dovesti do logičnog zaključka i primijeniti je na "naše" gene. Suradnja između naših gena ne ostvaruje se zbog toga što su *naši*, već zbog toga što dijele zajedni-

čku budućnost (spermij ili jaje). Kad bi neki geni nekog organizma poput čovjekovog pronašli načina da se prošire bez uobičajenih posrednika (jaja ili spermija), njihova spremnost za suradnju bi se smanjila, jer bi im u prilog išli skupovi budućih ishoda različiti od onih za druge gene u tijelu. Već smo naveli primjer gena koji mijenjaju mejozu u svoju korist. Možda postoje i geni koji su izbjegli "uobičajene putove" spermija i jaja i utrli nove zabilazne staze.

Postoje dijelovi DNK koji nisu ugrađeni u kromosome nego slobodno plutaju i umnožavaju se u tekućem dijelu stanica, načrtoći onih bakterijskih. Nazivaju se različitim imenima poput viroidi ili plazmidi. Plazmid je čak manji od virusa i obično se sastoji od samo nekoliko gena. Neki se plazmidi mogu ugraditi u kromosom. Ta je ugradnja tako istančana da se na kromosomu ne primjećuje šav: plazmid se nimalo ne razlikuje od drugih dijelova kromosoma. Isti se plazmid može ponovno izdvojiti iz kromosoma. Ta sposobnost DNK da se umeće i izrezuje, odnosno uskače u kromosom i kasnije iskače iz njega, jedna je od najzačudnijih činjenica koja su otkrivene nakon objavlјivanja prvog izdanja ove knjige. Nedavni dokazi o plazmidima mogu se smatrati prekrasnim dokazima koji će potkrijepiti pretpostavke iznesene na stranici 210 (koje su u ono vrijeme djelovale pomalo suludo). S nekih gledišta nije uopće bitno jesu li ti dijelovi po postanku nekadašnji nametnici ili kasnije otkinuti odmetnici. Njihovo će ponašanja biti isto. Govorit će o otkinutim odmetnicima kako bih naglasio svoje stajalište.

Zamislite odmetnuti dio ljudske DNK koji se može izdvojiti iz kromosoma, slobodno plutati po stanici, možda se čak umnožiti u mnogo kopija i napokon ugraditi u drugi kromosom. Kakve bi sve nepoznate zamjenske putove u budućnost takav odmetnuti umnoživač mogao koristiti? Neprestano gubimo stanice kože; velik dio prašine u našim kućama sastavljen je od odluštenih stanica, pa mi neprestano udišemo tuđe stanice. Povučete li noktom po unutrašnjosti usne šupljine na njemu će se zadržati stotine živilih stanica. Ljubljenjem i milovanjem ljubavnika prenose se u oba smjera bezbrojne stanice. Dio odmetnute DNA može za svoj prijenos iskoristiti bilo koju od tih stanica. Kad bi geni pronašli novi put za putovanje u drugo tijelo (osim ili umjesto standardnog putovanja putem jaja ili spremija), morali bi-

smo očekivati da će prirodni odabir podržati njihov oportunitet i poboljšati ga. Sto se pak tiče točnog načina koji bi mogli koristiti, nema razloga zašto bi se on morao razlikovati od spletki — itekako predvidljivih zastupnicima teorije sebičnog gena/produženog fenotipa — kojima se koriste virusi.

Kad smo prehladena ili kašljemo, o simptomima najčešće razmišljamo kao o neugodnim popratnim posljedicama virusne aktivnosti. U nekim slučajevima se čini vjerojatnjim da virusi namjerno izazivaju takav učinak kako bi olakšali svoje širenje s jednog domaćina na drugi. Ne zadovoljavajući se time da ih samo izdišemo u atmosferu, virusi nas tjeraju da ih oslobođamo eksplozivnim kihanjem ili kašljanjem. Virus bjesnoće se prenosi slinom kad zaražena životinja ugrize drugu. Kod pasa je jedan od znakova bolesti taj da inače mirne i prijateljski raspoložene životinje počnu žestoko gristi i obilnije lučiti slinu. Umjesto da se poput normalnih pasa zadržavaju u krugu od oko kilometar od doma, postaju nemirni latalice, šireći virus na velike udaljenosti. Moguće je čak da poznati simptom hidrofobije potiče pse da otresaju vlažnu pjenu s ustiju — a u njoj i virus. Nisu mi poznati dokazi da spolno prenosive bolesti podižu libido oboljelih, ali naslućujem da bi ih bilo vrijedno potražiti. U svakom slučaju, za navodni afrodizijak španjolsku muhu kaže se da djeluje izazivajući svrbež... a izazivanje svrbeža je jedna od stvari u kojima su virusi dobri.

Bit usporedbe odmetnute ljudske DNK s nametničkim virusima je da među njima zapravo ne postoji značajna razlika. Moguće je čak da su virusi po postanku zbirke otrgnutih gena. Želimo li postaviti razliku, ona bi trebala biti između gena koji prelaze s tijela na tijelo putem uobičajenih posrednika (jaja i spermija) i gena koji za prelazak s tijela na tijelo koriste "zaobilazne" putove. Obje skupine mogu uključivati gene koji su po porijeku "vlastiti" kromosomski geni, jednako kao i gene koji su po porijeku nametnički. Ili bismo, kako sam spomenuo na stranici 210, sve "vlastite" kromosomske gene trebali smatrati uzajamnim nametnicima. Važna razlika između ove dvije skupine gena leži u različitim okolnostima koje im donose korist po budućnost. Gen virusa prehlade i odmetnuti ljudski kromosomski gen složit će se jedan s drugime da "žele" da domaćin kihne. Bilo koji kromosomski gen i gen spolno prenosivog virusa složit će se da

"žele" da se domaćin spari. Zanimljiva je misao da će oba željeti da njihov domaćin bude seksualno privlačan. Bilo koji kromosomalni gen i virus koji se prenosi unutar domaćinovog jaja zajedničkim će se snagama truditi da njihov domaćin osim u parenju uspije i u svim drugim područjima života, te da između ostalog postane odan i požrtvovan roditelj.

Tularova ličinka živi u kućici, a nametnici o kojima sam dosad raspravljao žive unutar svojih domaćina. Geni su, dakle, fizički blizu svojem proširenom fenotipskom učinku — jednako blizu koliko i standardnom fenotipu. Ali geni mogu djelovati i na daljinu; prošireni fenotip može sezati zaista daleko. Jedan od najduljih kojeg se mogu sjetiti proteže se jezerom. Poput paukove mreže ili tularove kućice, dabrova brana je jedno od istinskih svjetskih čuda. Njena darvinovska svrha nije u potpunosti jasna, ali sigurno postoji, jer inače dabrovi ne bi na njenu izgradnju trošili toliko vremena i energije. Jezero koje nastaje iza brane vjerojatno služi zaštiti dabrovog skloništa od grabežljivaca, a također predstavlja i vrlo prikladan voden put za kretanje i za prijevoz balvana. Dabrovi koriste jezero jednako kao što kanadske drvene kompanije koriste rijeke ili kako su trgovci ugljenom u osamnaestom stoljeću koristili kanale. Kakva god da mu je svrha, dabrovo jezero je upadljivo i karakteristično svojstvo okoliša. To je fenotipska značajka, usporediva s dabrovim zubima ili repom, koja se razvila pod utjecajem darvinovskog odabira. Da bi darvinovski odabir mogao djelovati, morale su postojati genetske inačice. To se vjerojatno svodilo na izbor između dobrih jezera i loših jezera. Odabir je davao prednost dabrovim genima koji su upravljali izgradnjom dobrog jezera za prijevoz drva, jednako kao što je davao prednost genima za dobre zube kojima se drva mogu obarati. Dabrova brana je produženi fenotipski učinak dabrovih gena, koji se može rasprostirati duljinom od stotinjak metara. Pozamašan doseg!

Nametnici, također, ne moraju živjeti unutar svojih domaćina; njihovi geni se na domaćina mogu djelovati i na daljinu. Ptići kukavice ne žive unutar crvendača ili grmuša; oni ne sišu njihovu krv niti ne izjedaju njihovo tkivo, no bez oklijevanja ćemo ih proglašiti nametnicima. Kukavičju sposobnost da utječe na ponašanje skrbnika možemo smatrati produženim fenotipskim učinkom kukavičjih gena na daljinu.

Lako je razumjeti lakovjernost roditelj a-skrbnika koji sjede na kukavičjim jajima. Mnogi su se ljudski sakupljači jaja prevrili nevjerljivom sličnošću jaja kukavice i, na primjer, zviždaka ili grmuše (različite podvrste kukavica specijalizirale su se za različite domaćine). Teže je razumjeti kasnije ponašanje skrbnika, kad su mlade kukavice već gotovo u potpunosti opernatile. Kukavica je obično mnogo veća, a u nekim slučajevima i čudovito veća od svojih "roditelja". Zamišljam sliku sivog kopića, tako sićušnog u odnosu na čudovito dijete koje odgaja, kako sjeda na njegova leđa da bi ga nahranuo. Sad već teže razumijemo domaćina. Čudimo se njegovoj gluposti i lakovjernosti. Sigurno bi i budala vidjela da s takvim djitetom nešto ne valja.

Vjerujem da se ptići kukavice ne oslanjaju samo na "zavarivanje" domaćina, odnosno pretvaranje da su nešto što nisu. Čini se da oni utječu na živčani sustav domaćina slično kao droga koja izaziva ovisnost. To mogu razumijeti čak i oni koji nikad nisu kušali drogu. Muškarac se može uzbuditi, pa čak i doživjeti erekciju, promatrujući fotografiju ženskog tijela. On pritom ne misli da su tragovi otisnute boje zaista žena. Iako je svjestan da gleda samo boju na papiru, njegov mozak odgovara na isti način kako bi odgovorio na pravu ženu. Privlačnost određenog člana suprotnog spola možemo smatrati neodoljivom čak i kad nam procjena našeg boljega ja govori da ljubavni odnos s tom osobom ne pridonosi ničijoj dugoročnoj koristi. Isto vrijedi i za neodoljivu privlačnost nezdrave hrane. Sivi kopić nije svjestan što je za njega dugoročno najbolje, pa je još lakše razumijeti da njegov živčani sustav ne može odoljeti određenim podražajima.

Crvena dubina kukavičjeg kljuna toliko je zamamna da su ornitolozi često bilježili slučajeve da ptice ubacuju hranu u usta male kukavice smještene u gnijezdu druge ptice! Ptica je možda letjela kući, noseći hranu za svoje ptiće. Odjednom je krajičkom oka spazila crvenilo razjapljenog kljuna mlade kukavice u gnijezdu neke ptice potpuno druge vrste. Odlazi u tuđe gnijezdo i ispušta u kukavičja usta hranu koja je bila namijenjena njezinoj djeci. "Teorija neodoljivosti" uklapa se u gledište njemačkih ornitologa koji su za skrbnike tvrdili da se ponašaju kao "ovisni", dok je mlada kukavica njihov "porok". Pošteno je ipak dodati da ovakav rječnik baš nije omiljem među suvremenim ornitolozima. Ali činjenica je da, ako prihvativmo kukavičji razjapleni

kljun kao snažan stimulans ekvivalentan drogi, možemo mnogo lakše objasniti što se događa. Postaje lakše suošjećati sa sićušnim roditeljem koji stoji na ledima svojeg čudovišnog djeteta. Njegovo ponašanje nije glupo. "Prevaren" također nije odgovarajući izraz. Njegov živčani sustav se ponaša kao bespomoći ovisnik, ili kao da je kukavica znanstvenik koji mu gura elektrode u mozak.

Čak i ako sad osjećamo više naklonosti prema skrbcnicima, još uvijek se možemo pitati zašto prirodni odabir dopušta kukavici da se izvuče s time. Zašto domaćinov živčani sustav nije razvio otpornost prema drogi razjaplenog kljuna? Možda odabir još nije stigao djelovati. Možda su kukavice tek nedavno počele zaposjediti svoje sadašnje domaćine, te će za nekoliko stoljeća biti prisiljene za žrtvu odabrati neku drugu vrstu. Postoje neki dokazi u prilog ovoj teoriji. Ali ja se ne mogu riješiti osjećaja da u tome leži nešto više.

U evolucijskoj "utrci u naoružavanju" između kukavica i bilo koje domaćinske vrste postoji svojevrsna ugrađena nepravda proizašla iz nejednakе cijene neuspjeha. Svaka mlada kukavica potomak je dugačke loze kukavica koje su sve morale imati uspjeha u upravljanju svojim skrbcnicima. Svaka mlada kukavica koja samo na trenutak izgubi utjecaj na domaćina plaća to smrću. Svaki skrbnik je potomak dugačke loze predaka od kojih mnogi nikad u životu nisu susreli kukavicu. Oni koji su pak odgajali kukavicu u svome grijezdu pozivjeli su dovoljno dugo da sljedeće sezone odgoje drugo leglo. Bit je u tome da su cijene neuspjeha različite. Geni koji nisu uspjeli izbjegći ropstvo lako se mogu prenijeti drugim generacijama crvendača ili kopića. Geni koji nisu uspjeli nametnuti ropstvo skrbcnicima ne mogu se prenijeti na drugu generaciju kukavica. Na to sam mislio pod "upgrade-nom nepravdom" i "nejednakom cijenom neuspjeha". Bit toga je istaknuta u jednoj od Ezopovih basni: "Zec trči brže od lisice jer on trči za svoj život, dok lisica trči samo za svojim ručkom." Moj kolega John Krebs i ja smo to nazvali imenom "načelo života/ručka".

Zbog načela života/ručka životinje se ponekad mogu ponašati na način koji im nije u interesu, pokoravajući se drugoj životinji. Zapravo se na neki način čak i ponašaju na način koji im je u interesu: bit načela života/ručka je da se one teorijski mogu

oduprijeti tuđem utjecaju, ali to zbog prevelike cijene ne čine. Možda bi za izbjegavanje služenja kukavici trebale veće oči ili veći mozak, što bi imalo golemu cijenu. Suparnici s genetskom težnjom da se odupiru manipulaciji bili bi zapravo manje uspješni u širenju gena zbog cijene koju bi plaćali za to odupiranje.

Ponovno smo se vratili promatranju života s gledišta pojedinih organizma, a ne njegovih gena. Kad smo govorili o metljima i puževima privikli smo se na zamisao da nametnikovi geni mogu izraziti fenotipski učinak na domaćinovo tijelo na jednaki način kao što geni bilo koje životinje izražavaju fenotipske učinke na svoje "vlastito" tijelo. Pokazali smo da je sama zamisao o "vlastitom" tijelu opterećena pretpostavkama. U nekom smislu, svi geni u tijelu su "nametnički" geni, bez obzira želimo li ih zvati "vlastitim" genima ili ne. Kukavice smo uključili u raspravu kao primjer nametnika koji ne živi unutar tijela svojeg domaćina. Oni utječu na svojeg domaćina jednako kao i unutrašnji nametnici, a njihov utjecaj, vidjeli smo, može biti snažan i neodoljiv koliko i utjecaj droge ili hormona. Kao u slučaju unutrašnjih nametnika, sad ćemo sve to prepričati riječima gena i produženog fenotipa.

U evolucijskoj utrci u naoružanju između kukavica i domaćina, napredak je na obje strane uzeo oblik genetskih mutacija koje su se pojavljivale i stjecale prednost u prirodnom odabiru. Što god da u kukavičnom razjapljenom kljunu djeluje na domaćinov živčani sustav poput droge, to se pojавilo kao genetska mutacija. Ta je mutacija izrazila svoj učinak na, primjerice, oblik i boju kukavičjeg kljuna. Ali ta mutacija nije neposredno promjenila kljun, već je izravno djelovala samo na nevidljiva kemijskazbivanja unutar stanice. Učinak gena na boju i oblik kljuna je posredan. Sad slijedi ono glavno. Tek neznatno posredniji je utjecaj istih kukavičjih gena na ponašanje opijenog domaćina. U istom smislu u kojem govorimo da kukavičji geni imaju (fenotipski) učinak na boju i oblik kljuna, možemo reći i da kukavičji geni imaju (produženi fenotipski) učinak na ponašanje domaćina. Nametnički geni ne utječu na domaćina samo onda kad nametnik živi u njegovom tijelu, odakle na njega mogu utjecati izravni kemijskim putem, već i onda kad je nametnik odvojen od domaćina i na njega utječe iz daljina. Dapače, uskoro ćemo viđjeti da čak i kemijski utjecaji mogu djelovati izvan tijela.

Kukavice su zanimljiva i poučna stvorenja. Međutim, nijedno čudo među kralješnjacima ne može se usporediti s onima među kukcima. Njihova prednost leži u brojnosti. Moj kolega Robert May prikladno je napomenuo da "približno uzevši, sve vrste su kukci". "Kukavice" među kukcima ne mogu se ni popisati; vrlo su brojne i neprestano uvode nove navike. Neki od primjera koje ćemo razmotriti otišli su toliko dalje od poznatog "kukavičjeg" ponašanja da ispunjavaju najluđa maštanja koja je *Prodruženi fenotip* mogao potaknuti.

Ptica kukavica izliježe jaja i nestaje. Neke "kukavice" među mravima ostavljaju svoj trag na mnogo dramatičniji način. Rijetko iznosim latinska imena, no ipak ću reći da je sljedeća priča o vrstama *Bothriomyrmex regicidus* i *B. decapitans*. Obje ove vrste parazitiraju na drugim vrstama mrava. Kod svih mrava, naravno, ličinke ne hrane roditelji nego radnici, pa su oni ti koje potencijalna kukavica mora prevariti ili općiniti. Koristan prvi korak je riješiti se majke svih radnika i njene sposobnost da liježe suparničko leglo. Kod obje ove vrste matica se potpuno sama ušulja u gnijezdo druge vrste mrava. Ondje potraži domaćinsku maticu, popne joj se na leđa, i u tišini provodi, da citiram duhovito jezovit Wilsonov navod, "djelo za koje je jedinstveno specijalizirana: polako odsijeca glavu svojoj žrtvi". Napušteni radnici usvajaju ubojicu i ne sluteći zlo othranjuju njene ličinke. Neke se odgajaju u nove radnike koji postepeno zamjenjuju vrstu u gnijezdu, dok druge izrastaju u matice koje odlaze iz gnijezda u potrazi za novim i još neposluženim plemenitim glavama.

Ali odrubljivanje glave je pomalo neugodno. Nametnici nisu navikli truditi se, ako to mogu izbjjeći. Moj omiljeni lik u Wilsonovoj knjizi *The Insect Societies* je vrsta *Monomorium santschii*. Ta vrsta je tijekom evolucijskog vremena u potpunosti izgubila radnički stalež. Domaćinski radnici obavljaju sve za svoje nametnike, pa čak i najgori od svih zadataka. Na poticaj nametničke matice oni sami ubijaju vlastitu majku. Uljez se umjesto vlastitim čeljustima služi kontrolom uma. Kako to čini je tajna; vjerojatno osloboda neki kemijski spoj, jer je živčani sustav mrava općenito vrlo osjetljiv na njih. Ukoliko je to oružje zaista kemijsko, onda se radi o najpodmuklijoj drogi od svih koje su poznate znanosti. Razmislite o tome što ona postiže. Preplavljuje mozak mrava radnika, grabi uzde njegovih mišića, odvlači ga od

njegovih duboko usađenih dužnosti i okreće protiv vlastite majke. Za mrave je ubojstvo majke djelo posebne genetske ludosti, pa droga koja ih na to tjera mora biti zaista grozna. U svijetu produženog fenotipa, pitanje koje treba postaviti nije kako po-našanje životinje koristi njenim genima, nego čijim genima ono koristi.

Ne začduje da mrave iskorištavaju brojni nametnici, ne samo drugi mravi, već čitav zvjerinjak specijaliziranih prišipetlja. Mravi radnici prikupljaju obilje hrane na velikom lovnom području i donose je u spremište koje je privlačan cilj mnogih koji se žele najesti na tudi račun. Mravi su također dobri zaštitnici: dobro su naoružani i brojni. Ušenjci iz desetog poglavљa plaćaju ih nektarom kao tjelesne čuvare. Nekoliko vrsta leptira provodi gusjeničko razdoblje unutar mravlјeg gnijezda. Neke su pravi pljačkaši, dok druge nude protuuslugu za zaštitu koju dobivaju. Često su pune opreme kojom utječu na svoje zaštitnike. Gusjenica leptira *Thisbe irenea* ima na vrhu glave organ za proizvodnju zvuka kojim doziva mrave, te dva teleskopska žlijeba na stražnjem kraju kroz koja izlučuje zamamni nektar. Nedaleko od glave nalaze se još dva štrcalca koja ispuštaju vrlo lukave čini. Njihova izlučevina nije hrana, nego eterični pripravak koji snažno djeluje na mravlje ponašanje. Kad mrav dode pod njegov utjecaj, čeljusti mu se širom otvore i postane nasilan. Mnogo je spremniji za napadanje nego inače, te grize sve što se miče. Osim, značajno, gusjenice koja ga je drogirala. Štoviše, mrav pod utjecajem svoje "dilerske" gusjenice na kraju ulazi u stanje koje se naziva "vezanost", te se tijekom razdoblja od mnogo dana ne odvaja od nje. Poput lisnih uši, gusjenica upošljava mrave kao svoje zaštitnike, ali u tome ide korak dalje. Dok se ušenjci oslanjaju na normalnu agresivnost mrava prema grabežljivcima, gusjenica im prepisuje drogu koja u njima pobuđuje nasilnost i daje još nešto što izaziva ovisnost.

Izabrao sam krajnje primjere. Ali, na skromnije načine, priroda obiluje životinjama i biljkama koje upravljaju drugim jedinkama iste ili druge vrste. U svim slučajevima gdje je prirodni odabir dao prednost genima za podvale ispravno je tvrditi da ti geni imaju (produženi fenotipski) učinak na tijelo organizma kojem podvaljuju. Nije važno u čijem se tijelu gen nalazi. Objekt podvale može biti isto tijelo, ali i neko drugo. Prirodni odabir

daje prednost onim genima koji upravljaju okolinom da bi osigurali svoje širenje. To vodi do onoga što nazivam središnjim teoremom proširenog fenotipa: *Ponašanje životinje teži povećanju preživljavanja gena "za" to ponašanje, bez obzira na to jesu li ili nisu ti geni smješteni u tijelu životinje koja to ponašanje izražava.* Pisao sam u kontekstu ponašanja, iako se teorem, naravno, može primijeniti i na boju, veličinu, oblik ili bilo koje drugo svojstvo.

Napokon je vrijeme da se vratimo na problem s kojim smo započeli, na napetost između pojedinog organizma i gena kao suparničkih kandidata za središnju ulogu u prirodnom odabiru. U ranijim sam poglavljima iznio pretpostavku da to nije problem, jer razmnožavanje pojedinka ujedno znači i preživljavanju gena. Pod time sam mislio da nema razlike kažete li "Ogranizmi se trude proširiti sve svoje gene" ili "Geni se trude prisiliti slijed organizama da ih prošire". Činilo se da su to dva jednaka načina za izricanje iste stvari, a izbor riječi činio se samo pitanjem ukusa. Ali napetost je nekako ostala.

Jedan od načina da se to odijeli je upotreba riječi "umnoživač" i "sredstvo". Temeljne jedinice prirodnog odabira, ono osnovno što preživljava ili ne uspijeva preživjeti i što stvara lozu identičnih kopija s povremenim slučajnim mutacijama, zovemo umnoživačima. DNK molekule su umnoživači. One se, iz razloga kojima ćemo se kasnije vratiti, okupljaju u velike zajedničke strojeve za preživljavanje ili "sredstva". Sredstva koja su nam najbolje poznata su pojedina tijela poput našeg vlastitog. Tijelo, dakle, nije umnoživač; ono je sredstvo. Tu činjenicu moram nglasiti, jer se u njoj često griješi. Sredstva se ne umnožavaju; ona se trude proširiti svoje umnoživače. Umnoživači se ne poнаšaju, ne opažaju svijet, ne love plijen niti bježe od grabežljivaca; oni izgrađuju sredstva koja to čine. Biolozima je mnoge pojave zgodnije razmatrati na razini sredstva. Za razmatranje drugih pojava prikladniji je pristup na razini umnoživača. Geni i pojedini organizam nisu suparnici koji se bore za istu ulogu u darvinovskoj drami. Oni nastupaju u različitim ulogama koje se međusobno nadopunjaju i u mnogih su vidovima jednakovrijedne — ulozi umnoživača i ulozi sredstva.

Izrazi umnoživač/sredstvo pomažu nam na mnoge načine. Između ostalog rješavaju zamorni spor o razini na kojoj pri-

rodni odabir djeluje. Na svojevrsnoj ljestvici razina odabira moglo bi se činiti logičnim smjestiti "pojedinačni odabir" na pola puta između "genskog odabira" kojeg sa zastupao u trećem poglavljju i "skupnog odabira" kojeg sam kritizirao u sedmom poglavljju. Mnogi su biolozi i filozofi krenuli tim jednostavnim putem i prihvatali da je to tako. Ali sad vidimo da to nije tako. Sad vidimo da su organizmi i skupine organizama pravi suparnici za ulogu sredstva, ali nijedan od njih nije čak ni *kandidat* za ulogu umnoživača. Spor između "pojedinačnog odabira" i "skupnog odabira" je pravi spor između različitih sredstava. Spor između pojedinačnog odabira i genskog odabira uopće nije spor, jer su geni i organizam kandidati za različite uloge umnoživača i sredstva, uloge koje se međusobno nadopunjaju.

Suparništvo između pojedinog organizma i skupine organizama za ulogu sredstva se, kao pravo suparništvo, može riješiti. Ishod je, prema mojoj mišljenju, odlučna pobjeda pojedinog organizma. Skupina je previše razvodnjen entitet. Unutar krda jelena, čopora vukova, jata ptica ili plove riba sigurno postoje određeni elementarni sklad i jedinstvo svrhe. Ali, to nije ništa u usporedbi sa skladom i jedinstvom svrhe tijela pojedinog jelena, vuka, ptice ili ribe. U istinitost toga više ne sumnjamo, ali *zašto* je to tako? Ponovno će nam u pomoć priskočiti produženi fenotip i nametnici.

Kad geni nametnika međusobno surađuju, ali protivno genima domaćina (koji također međusobno surađuju), to se događa zato što ta dva skupa gena koriste različite načine napuštanja zajedničkog sredstva, odnosno domaćinovog tijela. Puževi geni napuštaju zajedničko sredstvo kroz puževe spermije i jaja. Budući da svi puževi geni imaju jednaki ulog li svakom spermiju i svakom jajašcu, jer svi sudjeluju u istoj pravednoj mejozi, oni se zajednički zalažu za opće dobro i trude se učiniti puževi tijelo skladnim i svrhovitim sredstvom. Pravi razlog zašto se metilj prepoznatljivo izdvaja iz tijela domaćina, razlog zašto ne stopi svoju svrhu i identitet sa svrhom i identitetom domaćina, je taj što metiljovi geni ne napuštaju zajedničko sredstvo na isti način kao i puževi geni — oni ne sudjeluju u puževoj mejotskoj igri na sreću, već imaju svoju vlastitu igru na sreću. Zato do te mjere i samo do te mjere dva sredstva postaju razlučena kao puž i prepoznatljivo različit metilj unutar njega. Kad bi se metiljovi geni

prenosili unutar puževih spermija i jaja, dva tijela bi vremenom postala jedno. Ne bismo čak ni znali da su to nekoć bila dva sredstva.

Svaki pojedini organizam, poput nas samih, konačno je utjelovljenje mnogih takvih povezivanja. Skupina organizama — jato ptica, čopor vukova — ne stupaju se u jedan organizam upravo zato što geni u jatu ili čoporu ne dijele zajednički put napuštanja trenutnog sredstva. Od čopora se može izdvojiti kćerinji čopor, ali geni iz trenutnog čopora na prelaze u kćerinji čopor u jednom sredstvu u kojem svi imaju jednak udio. Geni u čoporu vukova neće svi dobiti jednaku korist od jednakog spleta budućih događaja. Gen se može skrbiti za svoju dobrobit u budućnosti dajući prednost vlastitoj jedinki vuka na štetu ostalih jedinki vukova. Pojedini vuk je zato sredstvo koje je vrijedno imena. Čopor vukova to nije. Genetski govoreći, razlog tome je taj da sve stanice osim spolnih stanica u vukovom tijelu imaju iste gene, a svi geni imaju jednaku priliku da budu u svakoj od njih. Ali stanice u *čoporu* vukova nemaju iste gene, niti ti geni imaju jednaku priliku naći se u stanicama novih čopora koji će nastati. Oni mogu ostvariti svoju korist boreći se protiv suparnika u drugim vučjim tijelima (iako će činjenica da je vučji čopor obiteljska skupina umanjiti takve sukobe).

Nužna osobina koju entitet mora imati da bi postao učinkovito gensko sredstvo je sljedeća. Mora imati nepristrani izlazni kanal u budućnost za sve svoje gene. To vrijedi za pojedinog vuka, gdje taj kanal predstavljaju jajašca i spermiji koje proizvodi u mejozi. Čopor vukova nema tu osobinu. Geni mogu steći korist od sebičnog promicanja dobrobiti njihovog vlastitog pojedinog tijela na štetu drugih gena u vučjem čoporu. Pčelinjak se, u vrijeme kad se pčele roje, razmožava sličnim širenjem kao i vučji čopor. Pogledamo li pažljivije, geni u pčelinjaku uglavnom dijele istu sudbinu. Budućnost gena u roju je, barem do velike mjere, sadržana u jajniku jedne maticе. To je razlog zašto — to je samo još jedan način za izražavanje poruke iz prijašnjih poglavljja — pčelinja kolonija izgleda i ponaša se kao potpuno skladno jedno sredstvo.

Svugdje nalazimo da je život zapravo zatvoren unutar zasebnih, svrhovitih sredstava poput vukova ili pčelinjaka. Ali načelo produženog fenotipa naučilo nas je da to ne mora biti tako.

U osnovi, jedino što imamo pravo očekivati iz naše teorije je borilište umnoživača, gdje se oni guraju, nadmudruju i bore za odlazak u genetsku budućnost. Oružja kojima se bore su fenotipski učinak, koji započinje kao izravno kemijsko djelovanje unutar stanice, a završava perjem, zubima i drugim sličnim osobinama. Neosporno je da su se ti fenotipski učinci okupili u zasebnim sredstvima, unutar kojih se svi geni krote i dovode u red očekivanim dijeljenjem zajedničkog uskog grla spermija i jaja koje će ih sprovesti u budućnost. Ali to ne treba uzeti zdravo za gotovo. To je činjenica o kojoj treba razmišljati i pitati se. Zašto su se geni okupili u velikim sredstvima koja imaju samo jedan genski izlaz? Zašto su odabrali okupiti se i izgraditi velika tijela u kojima će živjeti? U *Producenom fenotipu* pokušao sam odgovoriti na ta teška pitanja. Ovdje mogu navesti samo dio odgovora — iako, što je za očekivati nakon sedam godina, raspravu mogu povesti i malo dalje.

Problem ču raščlaniti na tri pitanja. Zašto su se geni okupili u stanice? Zašto su se stanice okupile u višestanična tijela? Zašto su tijela usvojila ono što ču nazvati "uskogrim" životnim krugom?

Počnimo s time zašto su se geni okupili u stanice. Zašto su se pradavni umnoživači odrekli viteške slobode u iskonskoj juhi i povezali se u velike kolonije? Zašto međusobno surađuju? Dio odgovora nači ćemo promotrimo li suradnju suvremenih DNK molekula u kemijskim tvornicama živilih stanica. DNK molekule proizvode proteine. Proteini djeluju kao enzimi, katalizirajući određene kemijske reakcije. Jedna kemijska reakcija često nije dovoljna za sintezu djelotvornog konačnog proizvoda. U ljudskoj farmaceutskoj tvornici sinteza djelotvornih kemijskih spojeva teče po proizvodnoj traci. Ishodišne tvari ne mogu se izravno pretvoriti u željeni konačni spoj, već sinteza teče preko niza međuproizvoda koji nastaju strogim redoslijedom. Kemičari istraživači ulažu velik dio svoje dosjetljivosti u otkrivanje slijedova vjerovatnih međuproizvoda na putu između ishodišnih tvari i konačnog spoja. Za to je potreban čitav niz enzima, od kojih jedan katalizira pretvorbu sirovine u prvi međuproizvod, drugi katalizira pretvorbu prvog međuproizvoda u drugi i tako dalje.

Svaki enzim je proizvod jednog gena. Ukoliko je za određenu sintezu potrebno šest enzima, ona se može odvijati samo u

prisutnosti svih šest gena odgovornih za njihovu proizvodnju. Prilično je moguće da postoje dva različita puta za dolazak do istih konačnih proizvoda, od kojih je za svaki potrebno šest različitih enzima, i nema ničega po čemu bi se moglo među njima birati. Takve se stvari događaju u kemijskim tvornicama. Koji put je izabran može biti povijesna slučajnost ili stvar svjesne odluke kemičara. U prirodnoj kemiji, naravno, izbor ne može biti posljedica svjesne odluke. Do njega se dolazi putem prirodnog odabira. Ali kako prirodni odabir može znati da dva puta nisu isprepletena i da nastaju suradničke skupine gena? Na jednaki način kako sam predložio u primjeru o njemačkim i engleskim veslačima (peto poglavlje). Važno je da će gen za neki stupanj na putu 1 napredovati u prisutnosti gena za druge stupnjeve na putu 1, ali ne i u prisutnosti gena za put 2. Ako u populaciji već prevladavaju geni za put 1, odabir će dati prednost ostalim genima za put 1 i odbaciti gene za put 2. I obratno. Iako dovodi u iskušenje, krivo je reći da su geni za šest enzima na putu 1 održani kao "skupina". Svaki od njih izabran je kao zasebni sebični gen, ali uspijeva samo u prisutnosti odgovarajućeg skupa drugih gena.

Danas se ta suradnja među genima nastavlja unutar stanica. Vjerojatno je započela kao elementarna suradnja između molekula u iskonskoj juhi (ili bilo kojem iskonskom mediju) koje su stvarale vlastite kopije. Stanični zidovi su se vjerojatno pojavili kao pomagala koja su održavala korisne spojeve na okupu i sprečavala njihovo rasipanje. Mnoge kemijske reakcije u stanicama zapravo su se ulagale u izgradnju membrane; membrana je ujedno i tekuća vrpca i stalak za kušalice. Ali suradnja između gena nije ostala ograničena na staničnoj razini. Stanice su se povezale (ili se nisu uspjele razdvojiti nakon diobe) i stvorile višestanična tijela.

To nas dovodi do drugoga od tri postavljena pitanja. Zašto su se stanice okupile i stvorile trome robote? To je još jedno pitanje o suradnji. Područje razmatranja se u ovom slučaju pomiče sa svijeta molekula na veće razmjere. Višestanična tijela nadrastaju mikroskop. Mogu čak postati slonovi ili kitovi. Veličina ne mora nužno biti dobra osobina: većina organizama su bakterije, dok je slonova vrlo malo. Kad su načini života koji su otvoreni malim organizmima bili iskorišteni, ostali su još privlačni

načini života koje su mogli preuzeti veći organizmi. Veći organizmi mogu jesti manje organizirane, na primjer, a također mogu izbjegći da manji pojedu njih.

Prednosti udruženja stanica ne prestaju s veličinom. Stanice unutar udruženja mogu se specijalizirati i tako postati djelotvornije u obavljanju svojeg naročitog zadatka. Specijalizirane stanice služe drugim stanicama u udruženju, jednako kao što druge specijalizirane stanice služe njima. Kad je stanica mnogo, neke se mogu specijalizirati kao osjetilne za otkrivanje plijena, druge kao živčane za prenošenje poruka, a neke pak kao žarne stanice za paraliziranje plijena, mišićne za pokretanje lovki i hvatanje plijena, žljezdane za razgradnju plijena i neke druge koje će apsorbirati sokove. Ne smijemo zaboraviti da su, barem u suvremenim tijelima poput našeg, sve stanice klonovi. Sve sadrže iste gene, ali su ovisno o staničnoj namjeni u svakoj stanicici aktivni samo neki geni. Geni u svakoj vrsti stanica izravno pridonose dobrobiti svojih vlastitih kopija u manjini stanica koje su specijalizirane za reprodukciju, stanica besmrtnе zametne linije.

Prijedimo, dakle, na treće pitanje. Zašto tijela sudjeluju u "uskogrlom" životnom krugu?

Započnimo s time što podrazumijevam pod pojmom "usko grlo". Bez obzira na to koliko je stаницa u tijelu slona, slon svoj život započinje kao jedna stаницa, oplođeno jaje. Oplođeno jaje je usko grlo koje se, tijekom embrionalnog razvoja, širi u mnogo biljardi stanicica odraslog slona. I opet bez obzira na to koliko mnogo stanicica iz koliko specijaliziranih skupina međusobno surađuje u provođenju nevjerojatno složenog zadatka upravljanja odraslim slonom, sva nastojanja svih tih stanicica stupaju se u isti cilj ponovne proizvodnje zasebnih stanicica — jajašca ili spermija. Osim što započinje kao zasebna stаницa, odnosno oplođeno jaje, slon i završava (što podrazumijeva njegov cilj i konačni produkt) sa zasebnim stanicama, odnosno oplođenim jajima za sljedeću generaciju. Životni krug velikog i glomaznog slona započinje i završava uskim grlom. Takva uskogrlost je svojstvo životnih krugova svih mnogostaničnih životinja i većine biljaka. Zašto? Ne možemo odgovoriti na to pitanje ne uzmemmo li u obzir kako bi život izgledao kad to ne bi bilo tako.

Pomoći će nam zamislimo li dvije pretpostavljene vrste morskih alga koje ćemo nazvati pritajena alga i napadna alga. Na-

padna alga izrasta kao skup razvučenih, bezličnih ogranaka u moru. Povremeno se njeni ogranci otkidaju i otplove dalje. Lomovi se mogu dogoditi bilo gdje na algi, pa otkinuti dijelovi mogu biti veliki ili mali. Kao i reznice u vrtu, mogu rasti jednako kao i izvorna biljka. Takvo rasipanje dijelova je način kako se ta vrsta razmnožava. Primjetit ćete da se taj način ne razlikuje bitno od rasta, osim što su rastući dijelovi fizički odvojeni jedni od drugih.

Pritajena alga izgleda jednak i raste na isti razvučeni način. Međutim, postoji jedna ključna razlika. Ona se razmnožava oslobadajući jednostanične spore koje se otplavljaju morem i izrastaju u nove alge. Te spore su samo stanice jednakе kao i sve druge. Kao i u slučaju napadne alge, razmnožavanje nije spolno. Alge kćeri sastoje se od stanica koje su klonovi stanica u roditeljskoj algi. Jedina razlika između dvije vrste je ta da se napadna alga razmnožava odbacujući dijelove sebe koji se sastoje od nedređenog broja stanica, dok se pritajena alga razmnožava odbacujući dijelove sebe sastavljene redovito od jedne stanice.

Zamišljajući te dvije vrste alga usmjerili smo se na ključnu razliku između uskogrlog i ne-uskogrlog životnog kruga. Pritajena alga se razmnožava stisнуvši sebe, svaku generaciju, kroz jednostanično usko grlo. Napadna alga samo raste i dijeli se. Teško da se može reći da ona posjeduje odijeljene "generacije" ili da se uopće radi o zasebnom "organizmu". Sto je s pritajenom algom? Uskoro ću to razraditi, ali nagovještaj odgovora već sad možemo nazrijeti. Ne ostavlja li pritajena alga već sada zasebniji i "organizmičniji" dojam?

Napadna alga se, vidjeli smo, razmnožava jednakim procesom kojim i raste. Gotovo da se i ne razmnožava. Kod pritajene alge, s druge strane, postoji jasna razlika između rasta i razmnožavanja. Prepoznali smo razliku, ali što sad? Kakvo je njen značenje? Zar je to bitno? Dugo sam razmišljao o tome i mislim da sam pronašao odgovor. (Usput, teže je bilo pronaći pitanje nego na njega odgovoriti.) Odgovor se može podijeliti u tri dijela, od kojih su prva dva povezana s odnosom između evolucijskog i embrionskog razvoja.

Najprije razmislite o problemu razvoja složenih organa iz jednostavnijih. Ne moramo se zadržati na biljkama, a za ovaj stupanj rasprave moglo bi biti bolje da prijeđemo na životinje

jer one očito imaju složenije organe. Ne moramo razmišljati u terminima spolnosti; pitanje spolnog protiv nespolnog razmnožavanja u ovom slučaju samo odvlači pažnju. Možemo zamisliti da se naše životinje razmnožavaju oslobođanjem nespolnih spora, odnosno zasebnih stanica koje su, zanemarimo li mutacije, genetski jednake jedna drugoj, kao i svim drugim stanicama u tijelu.

Složeni organi naprednih životinja poput ljudi ili kopnenih babura, razvili su se postepeno od jednostavnijih organa predaka. Ali organi predaka nisu se doslovno mijenjali u organe potomaka kao što se sablja može prekovati u ralo. Ne samo da se *ni-su*. Ono što želim istaknuti je da se u većini slučajeva nisu *mogli*. Promjene koje se mogu postići na izravan način kao u primjeru sablje i rala vrlo su ograničene. Znatne promjene mogu se postići samo "povratkom za crtaču ploču", odbacivanjem prijašnje grade i ponovnim započinjanjem. Kad se inženjeri vrate crtačoj ploči da bi ostvorili neku novu zamisao, ne moraju nužno odbaciti zamisli s prethodnog ostvarenja. Ali ne mogu doslovce pretvoriti neki stari predmet u novi. Stari predmet je previše opterećen teretom povijesti. Sablju možda možete prekovati u ralo, ali pokušajte "prekovati" klipni motor u mlazni motor! To ne možete učiniti. Morat ćete odbaciti klipni motor i vratiti se crtačoj daski.

Jasno je da živa bića nisu nikad bila osmišljavana za crtaćom daskom. Međutim, vraćaju se novim počecima. Svaka se generacija stvara od samog početka. Svaki novi organizam započinje život kao jedna stanica i raste iznova. Od predaka nasleđuje *zamisli* za svoju gradu zapisane u obliku DNK programa, ali ne i organe. Ne nasleđuje srce svojih roditelja i *preinačuje* ga u novo (i možda naprednije) srce. On počinje od početka, kao jedna stanica, i izgrađuje novo srce, upotrebljavajući isti građevni nacrt kao i njegovi roditelji, kojem može dodati neka poboljšanja. Zaključak prema kojem vodim već se nazire. Jedna od značajki uskogrlog životnog kruga je da omogućuje "vraćanje crtačoj ploči".

Uskogrlost životnog kruga ima i drugu posljedicu. Ono nude "kalendar" koji se može upotrijebiti za podešavanje embrionskih procesa. U uskogrloj životnom krugu svaka nova generacija prolazi kroz približno jednake događaje. Organizam započinje život kao jedna stanica, raste diobom stanica, a razmnožava

se otpuštanjem stanica kćeri. Za očekivati je da konačno ugiba, ali to je manje važno negoli se čini nama smrtnicima; što se ove rasprave tiče, kraj kruga je dosegnut kad se trenutni organizam razmnoži i započne životni krug nove generacije. Iako se organizam teoretski može razmnožavati u bilo koje vrijeme tijekom svojeg razdoblja rasta, možemo očekivati da će se na kraju pojaviti optimalno vrijeme za razmnožavanje. Organizmi koji otpuštaju spore kad su premladi ili prestari završit će s manje potomaka od svojih suparnika koji su najprije prikupili snagu, a tada na vrhuncu života otpustili goleći broj spora.

Rasprava se kreće prema zamisli o ukalupljenom, pravilnom ponavljanju životnog kruga. Osim što sve započinju s jednostaničnim uskim grлом, svaka generacija prolazi i razdoblje rasta — "djetinjstvo" — prilično određenog trajanja. Određeno trajanje ili ukalupljenost razdoblja rasta omogućuju da se tijekom embrionalnog rasta određene stvari dogode u određeno vrijeme, kao da se pokoravaju nekom strogo poštivanom kalendaru. Kod različitih vrsta se do različite mjere diobe stanica tijekom razvoja javljaju u strogim slijedovima, slijedovima koji se ponavljaju u svakom ponavljanju životnog kruga. Svaka stanica ima vlastito mjesto i vrijeme pojavljivanja u rasporedu staničnih dioba. U nekim slučajevima to je toliko točno da embriolozi mogu dati ime svakoj stanci, a za određenu stanicu u jednom organizmu može se reći kako ima točnu kopiju u drugom organizmu.

Ukalupljenost razvojnog kruga nudi sat, ili kalendar, po kojem se neki embriološki događaji mogu potaknuti. Sjetite se kako spremno koristimo ciklus Zemljine dnevne vrtnje i njezinog godišnjeg kruženja oko Sunca za organiziranje i uređivanje naših života. Čini se neizbjegnjivo da se beskonačno ponavljanje ritma rasta koje nameće uskogrli životni krug na jednak način primjenjuje za organiziranje i uređivanje embrionskog razvoja. Određeni geni mogu se uključiti ili isključiti u određeno vrijeme, jer kalendar uskogrlog kruga života i kruga rasta osigurava *postojanje* nečega takvog kao što je određeno vremena. Takvo pravovremeno upravljanje genskom aktivnošću preduvjet je za embriogenezu, sposobnu suočiti se sa složenošću organa i tkiva. Podrobnost i složenost orlovnog oka ili lastavičjeg krila ne mogu se ostvariti bez strogih vremenskih pravila o tome što se kada gradi.

Treća posljedica uskogrle životne prošlosti je genska. Ponovno se možemo poslužiti primjerom pritajene i napadne alge. I dalje prepostavljajući da se obje vrste razmnožavaju nespolno, razmislimo kako su se one mogle evolucijski razviti. Evolucija zahtjeva gensku promjenu, mutaciju. Mutacija se može dogoditi za vrijeme bilo koje stanične diobe. Kod napadne alge staničnu lozu nastavlja skupina stanica, što je upravo suprotno uskogrlosti. Svaki ogranač koji se otkida i otplavljuje morem je višestaničan. Zato je lako moguće da će dvije stanice u kćeri biti jedna drugoj dalji srodnici nego stanicama roditeljske biljke. (Pod "srodnica-ma" doslovno mislim na bratiče, sestrične, unuke i slično. Stanice imaju jasne linije nasljeđivanja i te se linije granaju, pa se riječi poput rođaka u drugom koljenu mogu za tjelesnu stanicu upotrebljavati bez isprike.) Pritajena alga se ovdje bitno razlikuje od napadne. Kod nje sve stanice u biljci kćeri potječu od jedne stanice (spore), pa su sve stanice u toj biljci jedna drugoj bliži srodnici (ili što li već) nego bilo kojoj staniči u drugoj biljci.

Ove razlike između dvije vrste imaju važne genetske posljedice. Razmislite o sudbini nedavno mutiranog gena, najprije kod napadne alge, a zatim i kod pritajene. Kod napadne alge ova mutacija može nastati u bilo kojoj stanični u bilo kojem dijelu biljke. S obzirom da biljke kćeri nastaju otkidanjem višestaničnih dijelova, izravni potomci mutirane stanične vjerojatno će dijeliti biljke kćeri i biljke unuke s nemutiranim stanicama koje su njihovi relativno daleki srodnici. Kod pritajene alge, s druge strane, najbliži zajednički predak svih stanica u biljci nije stariji od spore koja je dala biljci uskogrli začetak. Ako ta spora sadrži mutirani gen, sadržavat će ga i sve stanice nove biljke. Ako ga ne sadrži, neće ga imati ni one. Stanice unutar pojedinačne pritajene alge bit će genetski ujednačenije nego stanice unutar pojedinačne napadne alge (ovisno o povremenim povratnim mutacijama). Kod pritajene alge će pojedinačna biljka biti jedinka s genetskim identitetom, te će zaslužiti naziv pojedinac. Jedinka napadne alge imat će manji genetski identitet i stoga će manje zasluživati naziv "pojedinac".

Ovo nije samo pitanje terminologije. Okružene mutacijama, stanice unutar napadne alge neće imati jednak genetički interes. Gen u stanicama napadne alge steći će korist podupirući razmnožavanje svoje stanične. On se ne mora nužno okoristiti razm-

nožavanjem svoje "jedinke" alge. Uslijed mutacija će vjerojatno da su stanice unutar jedne biljke identične postati mala, pa stanice više neće svesrdno surađivati kako bi proizvele organe ili nove biljke. Prirodni odabir izabirat će između stanica, a na "biljaka". Kod pritajene alge pak sve stanice unutar biljke vjerojatno dijele iste gene, jer razlike među njima mogu nastati samo uslijed nedavnih mutacija. Zbog toga one zadovoljno surađuju u stvaranju djelotvornog stroja za preživljavanje. Stanice u različitim biljkama vjerojatno sadrže drukčije gene. Napokon, stanice koje su prošle kroz različita uska grla mogu se razlikovati po svemu osim po nedavnim mutacijama. I zato će odabir odlučivati o suparničkim biljkama, a ne o suparničkim stanicama kao kod napadne alge. Zato u ovom slučaju očekujemo da će se razviti organi i uređaji koji će služiti čitavoj biljci.

Usput, samo za one s posebnim zanimanjem, ovdje postoji analogija s raspravom o skupnom odabiru. O pojedinačnom organizmu možemo razmišljati kao o "skupini" stanica. Oblik skupnog odabiranja se može ostvariti, ali uz uvjet da se pronađu sredstva za povećavanje omjera raznolikosti između skupina i raznolikosti unutar skupina. Način razmnožavanja pritajene alge ima upravo taj učinak povećavanja omjera; načinom razmnožavanja napadne alge postiže se suprotno djelovanje. Postoje također sličnosti između "uskogrlosti" i druge dvije zamisli koje su prevladavale u ovom poglavljju, ali ja te sličnosti neću istraživati iako bi mogle biti poučne. Prva je zamisao bila da nametnići surađuju sa svojim domaćinom ako se njihovi geni prenose na drugu generaciju u istim rasplodnim stanicama kao i geni domaćina — provlačeći se kroz isto usko grlo. Druga je zamisao da stanice tijela koje se spolno razmnožava surađuju jedna s drugom samo zato što je mejoza potpuno poštena.

Sažeto, vidjeli smo tri razloga zašto se prošlost uskogrlog kruga života skrbi za evoluciju organizma kao zasebnih i jedinstvenih sredstava. Ta bi se trojka mogla redom označiti kao "vraćanje crtaćoj ploči", "vremenska usklađenost" i "stanična jednoličnost". Što se pojавilo prvo, uskogrlost životnog ciklusa ili pojedinačni organizam? Volio bih vjerovati da su se razvili zajedno. U svakom slučaju, pretpostavljam da je bitno opisno svojstvo pojedinačnog organizma činjenica da je to jedinka koja započinje i završava jednostaničnim uskim grlom. Kad životni

krug postane uskogrli, čini se da je živoj tvari suđeno da postane zatvorena u zasebnim organizmima. A što je živa tvar više zatvorena unutar zasebnih strojeva za preživljavanje, to će stanice tih strojeva za preživljavanje više usmjeriti svoj trud na posebnu vrstu stanica kojima je određeno da prenose njihove zajedničke gene kroz usko grlo u sljedeću generaciju. Dvije pojave, uskogrli životni krug i zasebni organizmi, idu ruku pod ruku. Razvoj jedne učvršćuje drugu. Uzajamno se nadahnjuju, putem uskovitlanih osjećaja žene i muškarca u ljubavnom zanosu.

*Prošireni fenotip* je dugačka knjiga i njene se teme ne mogu zbiti u jedno poglavlje. Bio sam primoran primjeniti ovdje sažeti, više intuitivan, pa čak i impresionistički stil. Nadam se, ipak, da sam vam uspio prenijeti okus njegovih tema.

Dopustite mi da završim s kratkim proglašom, sažetkom čitavog pogleda na život sa stajališta sebičnog gena/produženog fenotipa. To se gledište može primijeniti na živa bića svugdje u svemiru. Temeljna jedinica, prvobitni pokretač čitavog života, je umnoživač. Umnoživač je bilo što na svijetu što stvara vlastite kopije. Prvobitni je umnoživač nastao slučajnim povezivanjem manjih čestica. Kad je jednom počeo postojati, umnoživač je mogao stvarati neograničeno veliki broj svojih kopija. Međutim, nijedan proces kopiranja nije savršen, pa su se u populaciji umnoživača pojavile inačice koje su se međusobno razlikovale. Neke od tih inačica izgubile su sposobnost samoumnožavanja, te je njihova vrsta nestala s njihovim nestankom. Drugi su se i dalje umnožavali, ali manje djelotvorno. Treće su inačice usvojile nove vještine: postali su čak bolji samoumnoživači nego njihovi predhodnici i suvremenici. Njihovi su potomci zavladali populacijom. Kako je vrijeme prolazilo, svijet se popunjavao sa sve snažnijim i dovitljivijim umnoživačima.

Postepeno su otkrivani sve složeniji i složeniji načini ponašanja dobrih umnoživača. Za preživljavanje umnoživača nisu dovoljne njihove unutrašnje osobine, već i vrline njihovog djelovanja na svijet. To djelovanje može biti prilično neizravno. Ono što se od njega očekuje, ma koliko krvudavo i posredno bilo, jest da djeluje povratnom vezom i utječe na uspjeh kojim se umnoživači umnožavaju.

Uspjeh koji umnoživač postiže u svijetu ovisit će o tome kakav je taj svijet — o preduvjetima koji u njemu vladaju. Jedan od

najvažnijih preduvjeta čine drugi umnoživači i njihovo djelovanje. Poput engleskih i njemačkih veslača, umnoživači koji su uzajamno korisni počet će u prisutnosti jedan drugoga prevladavati. U jednom trenutku evolucije života na Zemlji ovo okupljanje umnoživača koji se međusobno upotpunjaju počelo se ustaljivati u stvaranju zasebnih sredstava — stanica, a kasnije i mnogostaničnih tijela. Sredstva koja su razvila uskogrli životni krug su napredovala i postajala sve zasebnija i sredstvima sve sličnija.

Ovo zatvaranje žive tvari u zasebna sredstva postalo je tako istaknuto i prevladavajuće svojstvo da su pitanja biologa, kad su oni napokon stupili na scenu i počeli postavljati pitanja o životu, uglavnom bila usmjerena na sredstva — pojedinačne organizme. Pojedinačni organizmi su prvi stigli do svijesti biologa, dok su umnoživači — danas poznati kao geni — za biologe bili samo dio ustroja što ga pojedinačni organizmi koriste. Potreban je promišljeni umni napor da se biologija postavi na noge i da se podsjetimo kako na prvoj mjestu dolaze umnoživači, i to jednak po važnosti kao i povijesno.

Jedan od načina za to je prisjećati se da fenotipski učinci gena, čak ni danas, nisu ograničeni na tijelo unutar kojeg se gen nalazi. Pogotovo u načelima, a također i u praksi, gen poseže izvan pojedinog tijela i upravlja predmetima u vanjskome svijetu, od kojih su neki beživotni, neki živa bića, a neki vrlo udaljeni. Dovoljno je malo mašte da zamislimo gen kako sjedi u središtu zrakaste mreže proširenog fenotipskog učinka. A neki predmet u vanjskome svijetu nalazi se u stjecištu mrežnih utjecaja mnogih gena smještenih u mnogim organizmima. Daleki doseg gena ne poznae granice. Cijeli je svijet iskrižan strelicama koje spajaju gene s njihovim fenotipskim učincima, dalekim i bližim.

Dodatna je činjenica, previše važna u praksi da bismo je nazvali slučajnom, ali nedovoljno nužna u teoriji da bismo je nazvali neizbjegnom, da su se te strelice okupile. Umnoživači više nisu raštrkani po moru; okupljeni su u golemim kolonijama — tijelima. A fenotipske posljedice, umjesto da su jednoliko rasprostranjene po svijetu, u mnogim su se slučajevima stisnule u tim istim tijelima. Ali pojedinačno tijelo, toliko uobičajeno na našem planetu, ne mora postojati. Jedini entitet koji mora postojati da bi život nastao, bilo gdje u svemiru, je besmrtni umnoživač.

# DOPUNSKE NAPOMENE

(Na svaku napomenu upućuje zvjezdica u glavnom tekstu.)

## Poglavlje 1 Zašto postojimo?

*str. 11.*

Za neke je ljude, čak i ateiste, uvredljiv citat Simpsona. Slažem se da se doista doima i licemjerno i nespretno i netrpeljivo kad ga počnete čitati, nešto poput Henry Fordove "Povijest je više manje bedastoća". No, na stranu religijski odgovori (dobro ih pozajem, uštědite poštarinu), ali kad ste primorani razmišljati o preddarvinističkim odgovorima na pitanja kao što su: "Što je čovjek?", "Ima li život smisla?", "Zašto postojimo?" možete li se prisjetiti ikojeg koji danas ima drugu vrijednost osim povjesne? Ima odgovora koji su, jednostavno, posve pogrešni i to vrijedi za sve odgovore na takva pitanja do 1859. godine.

*str. 13*

Kritičari su, prigodice, krivo tumačili da *Sebični gen* zagovara sebičnost kao načelo prema kojemu bismo morali živjeti! Neki su, možda zato što su pročitali samo naslov i nisu odmakli dalje od prvi dviju stranica, mislili da želim reći kako su, htjeli mi to ili ne, sebičnost i druge zloče neizbjježan dio naše prirode. Lako je upasti u takvu zabludu ako mislite, kao začudo i mnogi, da je genetičko "određenje" konačno — apsolutno i neizmjennivo. Ustvari, geni "određuju" ponašanje samo u statističkom smislu. Dobra je usporedba s općepriznatom poslovicom "Rumenilo večernjeg neba pastiru je na veselje." Statistički može biti točno da je crvenilo sunčevog zalaza predznak lijepog vremena za sutradan, no zacijelo se ne bismo u to kladili za veliki iznos. Savršeno nam je znano da na vrijeme utječu brojni činitelji na vrlo zamršene načine. Svaka je vremenska prognoza podložna pogreški. Na djelu je samo statističko prognoziranje. Crveni zalaz ne držimo nesumnjivim znakom sutrašnjeg lijepog vremena, kao što ni gene ne bismo smjeli gledati kao na neizbjježivu odrednicu za bilo što.

*str. 16.*

Prvi put sam se susreo s tom neobičnom pojmom kod mužjaka kukaca na predavanju jednog kolege o tularima. Rekao je kako želi uzgojiti tulare, ali ih ni-

kako ne uspijeva privoljeti da se pare izvan prirodnog okoliša. Na ovo se iz prednjeg reda oglasio profesor entomologije kao da je riječ o previđanju bjelodane činjenice: "Jeste li im pokušali otkinuti glave?"

*str. 22.*

Otkako pišem svoj manifest genskog odabiranja u dvojbi sam postoji li možda i *neka vrsta* više razine odabiranja koja je na djelu kroz dugi tijek evolucije. Žurno dodajem da pod pojmom "viša razina" nipošto-ne mislim na "skupno odabiranje". Mislim na nešto mnogo profinjenije i mnogo zanimljivije. Sklon sam misliti da ne samo da pojedini organizmi bolje preživljavaju od drugih, nego da će se i cijeli razredi organizama bolje *razviti* od drugih. Naravno, kad ovdje govorimo o razvoju i dalje mislimo na istu staru evoluciju koja se odvija odabiranjem gena. Mutacije i dalje imaju prednost zbog njihovog utjecaja na opstanak i reproduktivnu uspješnost jedinke. No, neka veća mutacija u osnovnom embrionskom planu mogla bi otvoriti nove mogućnosti širenja evolucije tijekom milijuna godina. Možda neka viša razina odabiranja prati embrionsku evoluciju: neko odabiranje u korist razvojnosti (evolutivnosti). Možda je takvo odabiranje čak i kumulativno pa stoga i napredno za razliku od skupnog odabiranja. Ove sam zamisli iznio u svom radu "Evolucija razvojnosti", za koji sam nadahnut u velikoj mjeri igrajući se "Sljepog urara" što je ime jednog kompjuterskog programa za simulaciju oblika evolucije.

## Poglavlje 2 Umnoživači

*str. 25.*

Brojne su teorije postanka života. Umjesto da ih sve obradujem u *Sebičnom genu* odabrao sam samo jednu radi rasvjetljavanja osnovne zamisli. No, ne bih želio da se stekne dojam da je držim jedinom ozbiljnom teorijom ili čak najboljom. Tako sam u knjizi *Sljepi urar* u istu svrhu namjerno odabrao jednu drugu teoriju, teoriju gline A. G. Cairns-Smitha. Ni u prvoj ni drugoj knjizi nisam ostao vjeran odabranoj pretpostavci. Kad bih napisao novu knjigu vjerojatno bih pokušao objasniti još jedno stajalište, i to njemačkog matematičara i kemičara Manfreda Eigena i suradnika. Stalno nastojim proniknuti u bit okosnice svake dobre teorije o postanku života na bilo kojem planetu, kao što je zamisao o genskom samoumnožavanju.

*str. 28.*

Nekolicina uznenirenh pismopisaca traži objašnjenje za netočan prijevod biblijskog proročanstva u kojem umjesto "mlada žena" stoji "djevica". Spreman sam objasniti, jer danas je opasno vrijedati vjerske osjećaje. Sa zadovoljstvom, u stvari, jer se znanstvenicima ne pruža baš često prilika da uživaju u pravoj akademskoj dopunskoj napomeni. Tumači biblije dobro poznaju ovu temu i ne spore se oko nje. Hebrejska riječ u Isajiji je HD<sup>y</sup> (*almah*) koja nedvojbeno znači "mlada žena", a ne podrazumijeva i djevičanstvo. Da je bila namjera napisati "djevica" upotrijebilo bi se riječ n'Pins (*bethulah*) (dvosmislena engleska riječ "maiden" — djeva — pokazuje kako je neodredena granica

između dva značenja). "Mutacija" se zbila kad je predkršćanski grčki prijevod, znan kao Septuagint, promijenio *almah* u *JtaQOEvg* (*parthenos*), što doista redovito označava djevcu. Matej (naravno ne apostol i Isusov suvremenik, nego pisac evanđelja koji je živio mnogo kasnije) citira Isajiju u verziji izvedenoj iz Septuaginta (od petnaest grčkih riječi samo dvije su drukčije) koji kaže: ".... djevica će nositi dijete i roditi će sina i nazvat će ga Emanuelom". Tumači biblije uglavnom se slažu da su vjerojatno Grci naknadno umetnuli priču o Isusovom djevičanskom rođenju kako bi se (netočno prevedeno) proročanstvo vidjelo ispunjenim. Suvremene verzije kao što je "Nova engleska biblija" koriste točan pojam "mlada žena" u knjizi Isajija. Isto se tako ispravno ostavlja "djevica" u navodu Mateja, jer se radi o prijevodu s grčkog.

*str. 31.*

Ovaj slikoviti odlomak neprestano se radosno navodi kao dokaz mog bjesomučnog "genetičkog determinizma". Dijelom je stvar u raširenim, ali netočnim asocijacijama vezanim za riječ "robot". U zlatnom smo dobu elektronike i roboti nisu više kruti i ograničeni glupani, nego inteligentne naprave sposobne da uče i stvaraju. Već davne 1920. godine, kad je Karei Čapek skovao tu novu riječ "roboti" su bili mehanička stvorenja s ljudskim osjećajima, primjerice, zaljubljivali su se. U zabludi je svatko (osim vjernika koji je duboko uvjeren da čovjek posjeduje božanski dar slobodne volje, a kojeg stroj nema) tko misli da su roboti po definiciji "deterministični" od ljudskih bića. Ako niste vjernik, kao ni većina kritičara mog odlomka o "nezgrapnom robotu", suočite se sa sljedećim pitanjem. Zaboga, pa ne mislite valjda da niste robot, premda, vrlo složen? O svemu tome govorim više u svojoj knjizi *Prošireni fenotip*.

Pogreška se proteže na još jednu govornu "mutaciju". Baš kao što je teološki bilo nužno da Isusa rodi djevica, tako je i demonološki nužno da svaki "genetički determinist", koji iole vrijedi, mora vjerovati da geni "nadziru" svaki oblik našeg ponašanja. O genskim umnoživačima napisao sam: "stvorili su nas, naše tijelo i duh" (str. 31). Ovo se je revno navodilo krivo (primjerice, u knjizi *Ne u našim genima* autora Rosea, Kamina i Lewontina, str. 287, a prije toga i u jednom Lewontinovom znanstvenom radu) kao: "nadziru nas, naše tijelo i razum" (moj kurziv). Vjerujem da je, u okviru poglavlja, bjelodano što sam mislio pod "stvaraju" a to se bitno razlikuje od "nadziru". Svatko se može uvjeriti da geni, ustvari, ne nadziru ono što stvaraju, a što se u strogom smislu prosuduje kao "determinizam". Bez napora (ili bolje, bez većeg napora) prkosimo genima svaki puta kad rabimo sredstva protiv zaćeća.

### Poglavlje 3 Besmrtnе zavojnice

*str. 36.*

Na ovom mjestu, kao i na stranicama 102-106, odgovaram kritičarima genskog "atomizma". Točnije, ovo je prethodnica, a ne odgovor, jer stiže prije kritike! Žao mi je što će morati navoditi samog sebe tako opširno, no čini se da se određeni odlomci *Sebičnog gena* zabrinjavajuće olako previđaju! Primjerice u poglavlju "Brižne skupine i sebični geni" (iz *Pandinog palca*) S. J. Gould kaže:

"Ne postoji gen 'za' tako nedvojbeno djeliće morfologije kao što je iver ili nokat. Tijelo se ne može razbiti u toliko dijelova da bi svaki od njih bio proizvod samo jednog gena. Stotine gena doprinose izgradnji većine dijelova tijela..."

Gould tako piše u prosudbi *Sebičnog gena*. A pogledaje što pišem ja (str. 36):

Proizvodnja tijela je suradnički poduhvat tolike složenosti da je gotovo nemoguće razmrsiti doprinos jednog gena od doprinosa drugog. Neki gen će na različite dijelove tijela imati mnoga i sasvim različita djelovanja. Na neki dio tijela utjecat će mnogi geni. Učinak bilo kojega gena ovisi o međudjelovanju s mnogim drugim genima.

I dalje (str. 50)

Koliko god geni bili nezavisni i slobodni na svom putovanju kroz generacije, oni nisu nezavisni i slobodni pri upravljanju razvojem embrija. Oni suraduju i djeluju na nezamislivo složene načine i to kako međusobno tako i s vanjskim svijetom. Izrazi kao što su "gen za dug? noge" ili "gen za nesebično ponašanje" zgodni su govorni izrazi, ali važno je shvatiti što oni znače. Ne postoji gen koji stvara samo nogu, dugu ili kratku. Stvaranje noge zajednički je pothvat više gena. Potrebni su još i utjecaji iz vanjske sredine: noge su, uostalom, stvarno napravljene iz hrane! Ali ipak može postojati i jedan jedini gen koji, *ako je sve ostalo podjednako*, teži noge učiniti dužima nego što bi to one bile pod utjecajem alela toga gena.

U sljedećem sam odlomku proširio ovu temu usporedbom s djelovanjem gnojiva na uzgoj pšenice. Gotovo kao da je Gould unaprijed bio tako uvjeren da sam ja naivni atomist da je previdio ove opširne odlomke u kojima sam razradio temu udruženog djelovanja gena, na čemu je on kasnije ustrajao.

Gould nastavlja:

"Dawkinsu će trebati još jedna metafora: geni strančare, sklapaju saveze, pokorno paktiraju kad god su u prilici, procjenjuju mogući okoliš."

U mojoj usporedbi s veslačima (str. 103-105) već sam bio potanko razradio ono što je Gould kasnije preporučio. Pogledajte taj veslački odlomak da biste vidjeli zašto Gould, iako se nas dvojica u mnogo čemu slažemo, pogrešno tvrdi da prirodno odabiranje "prihvata ili odbacuje cijele organizme jer čitav.niz dijelova prenosi prednosti, u zamršenim međusobnim odnosima". Pravo tu mačenje "kooperativnosti" gena je sljedeće:

Geni su izabrani ne kao izdvojeni "dobri geni" već kao dobri prema projektu gena u zalihi. Dobar gen mora biti usuglašen i dopunjavati se s ostalim genima s kojima sudjeluje u gradi tijela.

Potpuniji odgovor na kritiku genskog atomizma dao sam u *Proširenom fenotipu*, osobito na str. 116-117 i 239-247.

str. 47.

Po uzoru na Williamsa posvetio sam veliku pozornost učincima mehotiče dijobe, želeći dokazati da jedinka ne može imati ulogu umnoživača u prirodnom odabiranju. Sad shvaćam da je to samo polovica priče. Druga polovica prika-

zana je u *Proširenom fenotipu* i u mom radu "Umnoživači i sredstva". Da su učinci mejotičke diobe cijela priča, onda bi jedinka koja se razmnožava nespolno, poput ženke paličnjaka (*Diapheromera femorata*), bila istinski umnoživač, neka vrsta divovskog gena. No, promijeni li se nešto kod paličnjaka — recimo da izgubi nogu — ta se promjena neće prenijeti na buduće naraštaje. Samo se geni prenose s naraštaja na naraštaj bez obzira je li razmnožavanje spolno ili nespolno. Geni su, dakle, doista umnoživači. U slučaju nespolnog paličnjaka čitav je genom (svi geni jedinke) umnoživač. Međutim, paličnjak to nije. Tijelo paličnjaka nije oblikovano kao kopija tijela iz prethodnog naraštaja. U svakom se naraštaju tijelo razvija nanovo iz jajašca pod upravom svog genoma, koji je kopija genoma iz prethodnog naraštaja.

Svi će tiskani primjerici ove knjige biti istovjetni. Bit će to kopije, a ne umnoživači. To su kopije koje ne nastaju kopiranjem jedne kopije od druge, nego zato što su kopirane s istih tiskarskih sloganova. One ne čine lozu kopija u kojoj neke knjige potječe od drugih. Govorili bismo o lozi kopija onda kad bi se fotokopirala najprije jedna stranica knjige, a zatim njena fotokopija, pa fotokopija te fotokopije itd. U toj bi se lozi stranica odista moglo govoriti o odnosu predak/potomak. Neki novi nedostatak, koji bi se pojavio duž tog niza, bio bi svojstven potomcima, ali ne i precima. Ovakav niz predak/potomak ima mogućnost evolucije.

Površno gledajući, uzastopni naraštaji paličnjaka naizgled čine lozu kopija. No, promijenite li pokusno jednog pripadnika te loze (primjerice, uklonite li nogu), ta se promjena neće prenijeti niz lozu. Naprotiv, promijenite li pokusno jednog pripadnika loze genoma (primjerice, X-zrakama), ta će se promjena prenijeti niz lozu. U tome je, prije nego u učinku mejotičke diobe, osnovni razlog što kažemo da jedinka nije "jedinica odabiranja" — da nije istinski umnoživač. To je najvažnija posljedica općenito prihvaćene činjenice da je "lamarkistička" teorija nasljedivanja netočna.

#### *str. 58.*

Moje tumačenje, da bi suvišna, neprenesena DNK, mogla biti sebični nametnik, prihvatali su i razvili molekulni biolozi (vidjeti radeve Orgela i Cricka, te Doolittlea i Sapienze) pod natuknicom "Sebična DNK". U knjizi *Zubi kokoši i prsti konja* S. J. Gould, usprkos povjesnom porijeklu zamisli o sebičnoj DNK, iznosi (meni!) izazovnu tvrdnju: "Teorije o sebičnim genima i sebičnoj DNK krajnje se razlikuju po tumačenju koje ih podupire." Njegovo razmišljanje mi se čini neispravnim ali zanimljivim, a usput rečeno, i on je bio ljubazan na isti način ocijeniti i moje. Poslije uvoda o "redukcionizmu" i "hijerarhiji" (što obično ne držim pogrešnim a ni zanimljivim) on nastavlja:

"Dawkinsovi sebični geni sve su učestaliji, jer utječu na tijelo pomažući mu u borbi za preživljavanje. Sebična DNK sve je učestalija zbog upravo suprotnog razloga — jer nema utjecaja na tijelo...."

Shvaćam razlikovanje koje ističe Gould, ali ga ne smatram bitnim. Naprotiv, i dalje mislim da je sebična DNK osobit slučaj cjelovite teorije o sebičnom genu, a upravo je tako i nastala izvorna teorija o sebičnoj DNK. (Da je sebična DNK osobit slučaj možda je još jasnije na stranici 210 ove knjige, nego u odlomku na stranici 58 kojeg navode Doolittle i Sapienza, te Orgel i Crick. Usput, Doo-

little i Sapienza radije koriste izraz "sebični geni" nego "sebična DNK" u svom naslovu.) Dopustite mi da odgovorim Gouldu sljedećom usporedbom. Geni koji osama daju žute i crne pruge sve su učestaliji jer taj ("upozoravajući") uzorak boja snažno pobuduje mozak drugih životinja. Geni koji tigrovima daju žute i crne pruge sve su učestaliji zbog "upravo suprotnog razloga" — jer, zamislite, taj (mimikrijski) uzorak boja uopće ne pobuduje mozak drugih životinja. Ovdje se doista radi o razlikovanju, vrlo sličnom (samo na drugoj hijerarhijskoj razine!) Gouldovom razlikovanju, no uz samo majušnu razlikovnu pojedinost. Teško bismo u ovom slučaju poželjeli ustvrditi da se ova dva slučaja "krajnje razlikuju po tumačenju koje ih podupire". Orgel i Crick pogadaju u "sridu" svojom usporedbom sebične DNK i kukavičjih jaja: kukavičja se jaja ne mogu otkriti, jer izgledaju istovjetno jajima domaćina.

Usput, najnovije izdanje rječnika *Oxford English Dictionary* donosi još jedno novo značenje pojma "sebičan" kao "za gen ili genetički materijal koji je sklon neprekidnom obnavljanju ili širenju, premda bez djelovanja na fenotip". To je zadržalo sažetu definiciju, koja vrijedi za "sebičnu DNK", jer se drugi dio ovog navoda, ustvari, odnosi na sebičnu DNK. Međutim, moje je mišljenje da izraz "premda bez djelovanja na fenotip" nije najsretnije odabran. Sebični geni ne moraju djelovati na fenotip, ali mnogi ipak na nj djeluju. Jezikoslovci slobodno mogu tvrditi da su namjeravali ograničiti dato značenje na "sebičnu DNK" koja doista ne djeluje na fenotip. No, početak njihovog navoda, uzet iz *Sebičnog gena*, odnosi se na sebične gene, koji uistinu djeluju na fenotip. Daleko od toga da mi je namjera zanovijetati zbog časti što me navodi *Oxford English Dictionary*!

0 sebičnoj DNK govorim i u knjizi *Prošireni fenotip*.

#### Poglavlje 4 Genski stroj

str. 64.

Slične izjave zabrinjavaju kritičare koji ih tumače doslovce. Svakako su u pravu kad kažu da se mozak u mnogome razlikuje od računala. Primjerice, unutarnji rad mozga vrlo se razlikuje od onog kojeg je tehnologija razvila u računalima. To nimalo ne umanjuje istinitost moje tvrdnje o sukladnosti njihove djelatnosti. U tom pogledu mozak obavlja potpuno iste poslove kao računalo — obradu i prepoznavanje podataka, kratkotrajno i dugotrajno čuvanje podataka, uskladištanje postupaka i slično.

Kad smo kod računala moja su zapažanja o njima, nasreću, - ili nažalost, ovino kako na to gledate — obilježena datumom. Tranzistori su danas minijaturni i povezani u integrirane krugove, odnosno čipove. Rekoh i da su računala dostigla razinu dobrog amatera u šahu. Danas je uobičajeno da su programi za šah na jeftinom kućnom računalu tako dobri, da pobijeduju sve osim ozbiljnih igrača, a trenutno najbolji programi za igru šaha ozbiljan su izazov i velemajstorima. Primjerice, *Spectatorov* šahovski izvjestitelj Raymond Keene piše:

"Veliku pozornost još uvijek izaziva vijest da je računalo pobijedilo nekog šahista s naslovom, ali možda ne i zadugo. Do sada najopasnije metalno čudovište, izazov ljudskom umu, dobilo je čudno ime 'Duboka misao', ne-

sumnjivo u počast Douglasu Adamsu. Najnoviji pothvat Duboke misli bio je zastrašivanje ljudskih protivnika na Američkom prvenstvu održanom u Bostonu u kolovozu. Još uvijek nemam sve rezultate mečeva Duboke misli, koji će biti mjerilo postignuća na švicarskom natjecanju, no video sam vrlo dojmljivu pobjedu nad jakim Kanadanim Igorom Ivanovim, koji je nekoć pobijedio Karpova! Pozorno pratite natjecanje; mogla bi to biti budućnost šaha."

Slijedi tijek igre iz poteza u potez. Evo kako je Keene doživio 22. potez:

"Prekrasan potez... Zamisao je kraljicu dovesti u sredinu... što se ubrzo pokazalo uspješnim... Zapanjujući ishod... Krilo crne kraljice potpuno je razbijeno prodom bijele kraljice."

Opis Ivanovljevog odgovora:

"Očajanički potez kojeg računalo prezirivo zanemaruje... Posljednje poženje. Duboka misao odustaje od povratka kraljice i umjesto toga grabi ususret šah-matu.... Crne se figure predaju."

Nije stvar samo u tome što je Duboka misao u vrhu svjetske šahovske elite. Još mi je dojmljiviji izvjestiteljev izbor izraza pri prijenosu. Duboka misao "prezirivo zanemaruje". Ivanovljev "očajnički potez". Duboka misao "napada". Za Ivana Keene kaže da se "nada" nekom rezultatu, ali taj jezik pokazuje da bi izvjestitelj s podjednakom radošću rabio "nadu" i za Duboku misao. Osobno se veselim takvom programu kojim će računalo osvojiti svjetsko prvenstvo. Čovječanstvo treba lekciju iz poniznosti. (Prim, prev.: Dawkins je ispravno predviđio. Godine 1997. računalo je pobijedilo i svjetskog (ljudskog) prvaka u šahu.)

str. 67.

Kao što je rečeno u prethodnoj napomeni, danas, (godina 1997.) već jesu.

str. 68.

Knjiga *A kao Andromeda* i njezin nastavak *Andromedin prodor* ne slažu se u tome jesu li svemirci došli iz silno udaljene galaktike Andromeda ili s jedne bliže zvijezde u zviježđu Andromede, kao što sam ja rekao. U prvom je romanu planet udaljen 200 svjetlosnih godina, unutar naše galaktike. U drugom isti se svemirci nalaze u galaktici Andromeda, udaljenoj oko 2 milijuna svjetlosnih godina. Čitatelji mogu, ako žele, na stranici 68 moje knjige promijeniti "200" u "2 milijuna". Što se mene tiče to nije bitno za sadržaj.

Fred Hoyle, pisac oba romana, cijenjeni je astronom, matematičar i autor mnogi najdražeg romana znanstvene fantastike *Crni oblak*. Izvanredna znanstvena pronicljivost, kojom zrače njegovi romani, u oštrot je suprotnosti s poplavom novijih knjiga koje je napisao zajedno sa C. Wickramasingheom. Njihovo pogrešno tumačenje darvinizma (kao neodržive teorije) i njihovi zajedljivi napadi na samog Darwina ni u kom slučaju ne pridonose njihovim, inače zanimljivim (premda nevjerodstojnim) razmatranjima međuzvjezdanih porijeklo života. Izdavači bi morali ispraviti svoju zabludu da je odličan znanstvenik na jednom području isto tako stručan i na nekom drugom. Dok je takve zablude, uvaženi znanstvenici morali bi odoljeti iskušenju da je zlorabe.

*str. 70.*

Jezični izrazi kad se radi o životinjama, biljkama ili genima, koji tim bićima pridaju svijest o volji u svom djelovanju — primjerice, prikazivanje "mužjaka kao odvažnih kockara na visoke uloge a ženki kao ulagača na sigurno" (str. 72) — već su uobičajeni među aktivnim biologozima. To je praktičan način izražavanja i nikome ne šteti sve dok ne naiđe na one koji su nesposobni da ga razumiju. Možda su samo previše sposobni da ga pogrešno razumiju? Nikako drukčije ne mogu shvatiti primjerice, jedan članak u časopisu *Filozofija*, u kojem neka Mary Midgley kudi *Sebični gen*, a koji sve kaže o sebi već prvom rečenicom: "Geni ne mogu biti sebični ili nesebični, ništa više nego što atomi mogu biti ljubomorni, slonovi apstraktne, a keksi svrhoviti." Moj članak "U obranu sebičnih gena" u sljedećem broju istog časopisa temeljit je odgovor na tako slučajno gorljivo i pakosno pisanje. Neki ljudi, koje je obrazovanje previše obdarilo sklonošću filozofiranju, ne mogu odoljeti nametanju svog znanstveničkog naoružanja i tamo gdje nije od koristi. Sjećam se P. B. Medawarove primjedbe o privlačnosti "filozofije-fantastike" za "veliku skupinu ljudi koje često kralji književni i znanstvenički ukus, ali čije se obrazovanje izdiže daleko iznad njihove sposobnosti za analitičko promišljanje".

*str. 75.*

U svom predavanju "Svjetovi mikrokozmosa" iz 1988. godine razmatram zapisao o mozgu koji simulira svu pojavnost oko sebe. Još uvijek nisam na čistu može li nam takvo shvaćanje značajnije pomoći u razumijevanju same svijesti, no ne krijem zadovoljstvo što je ono privuklo pozornost Sir Karla Poperra, te ga on iznosi u svom predavanju o Darvinu. Filozof Daniel Dennett nudi teoriju svijesti koja dalje razvija metaforu kompjutorske simulacije. Da bismo razumjeli njegovu teoriju najprije moramo shvatiti dva tehnička pojma iz svijeta računala: pojam virtualnog stroja i razlikovanje serijskog od paralelnog procesora. Najprije moram objasniti te pojmove, premda preko reda.

Računalo je stvarni stroj, to je hardver u kućištu. No, kad god se izvodi neki program čini se kao da radi neki drugi, virtualni stroj. To je nekada vrijedilo za sva računala, no suvremena, "prema korisniku okrenuta", računala osobito jasno predočuju to svojstvo. Dok ovo pišem, računala tvrtke "Apple Macintosh", po općem mišljenju, na tržištu prednjače po usmjerenosti prema korisniku. Svoj uspjeh duguju nizu programa koji od stvarnog metalnog stroja — čiji su mehanizmi, kao i kod svih drugih računala, odbojno zamršeni i ne baš u skladu s ljudskom intuicijom — čine da *izgleda* kao da se radi o nekoj drukčjoj vrsti stroja, virtualnom stroju, s isključivom zadaćom da bude u doticaju s mozgom i rukom čovjeka. Virtualni stroj pod nazivom Macintosh korisničko sučelje vidljivo je stroj. Ima tipke i sličice-ikone kao hi-fi uređaj. No, to je *virtualni* stroj. Tipke i sličice-ikone nisu od kovine ili plastike nego slike na zaslonu, a pritišćete ih i kližete pomicanjem virtualnog prsta po zaslonu. Kao ljudsko biće osjećate da sve imate pod nadzorom jer ste naviknuti prstima pomicati stvari oko sebe. Dvadesetipet godina sam se intenzivno bavio programiranjem, radeći na najrazličitijim digitalnim računalima pa mogu posvjedočiti da je rad na računalu Macintosh (i epigonima) bitno drukčije iskustvo od rada na ranijim računalima. Na takvom se računalu radi bez napora i prirodno, kao da

je virtualni stroj produžetak tijela. Virtualni stroj u znatnoj mjeri pobuđuje vašu intuiciju tako da i ne morate listati po priručniku.

Sada se moram osvrnuti na drugi temeljni pojam, koji treba posuditi iz računalne znanosti, a to je serijski i paralelni procesor. Današnja su digitalna računala pretežno serijski procesori. Imaju jednu središnju računsku jedinicu koja je jedno jedino grlo kroz koje moraju proći svi podaci za obradu. Serijski procesori, zbog brzine rada, obavljaju mnoge zadatke prividno istovremeno. Serijsko računalo nalikuje šahovskom majstoru koji "istovremeno" igra s dvadeset protivnika, ali ustvari kruži od jednog do drugog. Za razliku od šahovskog majstora, računalo kruži tako brzo i tiho od zadatka do zadatka da svaki korisnik ima privid uživanja isključive pažnje računala. Osnovno je, međutim, da računalo serijski poslužuje svoje korisnike.

Nedavno su, zbog zahtjeva za sve vrtoglavijim brzinama izvođenja, stvoreni strojevi sa stvarno paralelnom obradom podataka. Jedan je takav i edimburško superračunalo, koje sam i sam nedavno imao priliku vidjeti. Sastoji se od paralelnog niza nekoliko stotina "transračunala", od kojih je svako po snazi jednak suvremenom stolnom računalu. Superračunalo radi tako da postavljenu zadaću podijeli na manje zadaće, koje se mogu zasebno rješavati, i upućuje ih prema skupinama transračunala. Transračunala preuzimaju zadatak, riješe ga, pošalju odgovor i prijave se za novu zadaću. U međuvremenu i ostale skupine transračunala šalju svoja rješenja, tako da superračunalo završi zadaću neusporedivo brže od normalnog serijskog računala.

Rekoh da obično serijsko računalo može stvoriti privid rada paralelnog procesora "susretljivo" kružeći dovoljno brzo po zadaćama. Mogli bismo reći da se tu radi o *virtualnom* paralelnom procesoru koji se smjestio na serijskom hardveru. Dennett misli da ljudski mozak radi na točno suprotan način. Hardver mozga je u osnovi paralelan, kao u slučaju edimburškog stroja. Softver mu je zamišljen tako da stvara privid serijske obrade: virtualni stroj za serijsku obradu zasjeo je na paralelno ustrojstvo. Bitno svojstvo subjektivnog iskustva mišljenja, prema Dennetu, je serijski ("jedna-stvar-poslije-druge"), "joyceovski" tijek svijesti. On vjeruje da većina životinja nema to serijsko iskustvo pa mozak koristi izravno na urođen način paralelne obrade. Nesumnjivo je da i ljudski mozak izravno koristi svoje paralelno ustrojstvo za mnogo zadataka koji se moraju redovito obavljati radi održavanja zamršenog životnog stroja. No, ljudski je mozak razvio i virtualni softver da simulira privid serijskog procesora. Um je, sa svojim serijskim tijekom svijesti, virtualni stroj, "korisniku-naklonjen" način doživljavanja mozga, isto kao što je "Macintosh User Interface" korisniku-naklonjen način doživljavanja fizičkog računala unutar sivog kućišta.

Nije jasno zašto ljudima treba serijski virtualni stroj kad su druge vrste, čini se, posve zadovoljne svojim jednostavnim paralelnim strojevima. Možda ima nečeg bitno serijskog u težim zadacima koje nepomišljeni ljudski stvor mora obaviti, a možda je Dennett u krivu kad nas izdvaja od ostalih stvorenja. On, osim toga, vjeruje da je razvitak serijskog softvera uvelike kulturološka pojava, premda mi nije jasno zašto bi i to baš tako bilo. No, moram dodati i to, kako u vrijeme kad o tome pišem Dennettov rad još nije objavljen, da se moj zaključak temelji na sjećanju na njegovo predavanje o Jacobsenu održano u Lon-

doru 1988. godine. Čitatelju savjetujem da se ne osloni na moj, nedvojbeno, nesavršeni, impresionistički, možda čak i uljepšani prikaz, već da se posluži Dennettovim.

Psiholog Nicholas Humphrey, također, razvija primamljivu pretpostavku da je možda razvoj sposobnosti simuliranja doveo do svijesti. U svojoj knjizi *Unutarnje oko*, Humphrey uvjerava da vrlo društvene životinje, poput nas i čimpanza, moraju postati izvanredni psiholozi. Mozak mora nadmudrivati i opornašati svijet oko sebe. No, taj je svijet mnogo jednostavniji u usporedbi sa samim mozgom. Društvena životinja živi u svijetu drugih, u svijetu mogućih spolnih partnera, protivnika, prijatelja i neprijatelja. Da bi se preživjelo i napredovalo u takvom svijetu, treba se izvještiti u predviđanju sljedećeg koraka tih pojedincara. Prozrijeti što će se dogoditi u beživotnom svijetu neizmjerno je lakše u odnosu na predviđanje u društvenom svijetu. Diplomirani psiholozi baš i nisu tako vješti u predviđanju ljudskog ponašanja, jer to rade po znanstvenim načelima. Društvene jedinke služe se finim pomicanjem mišića lica i drugim profinjenim znakovima, te često zapanjujuće uspješno čitaju misli i naslućuju ponašanje. Humphrey vjeruje da se "prirodna psihološka" sposobnost vrlo razvila kod društvenih životinja, skoro kao posebno oko ili neki drugi složeni organ. "Unutarnje oko" je razvijeni društveno psihološki organ isto kao što je oko organ vida.

Do sada mi se Humphreyev umovanje čini uvjerljivim. On, nadalje, tvrdi da unutarnje oko radi pomoću samoispitivanja. Svaka životinja upućuje pogled unutra, prema svojim osjećajima i osjetima koji joj pomažu shvatiti osjećaje i osjete drugih bića. Psihološki organ radi pomoću samoispitivanja. Nisam baš siguran da se mogu složiti da nam to pomaže razumjeti svijest, no Humphrey je otmjen pisac, a knjiga mu je uvjerljiva.

## Poglavlje 5 Agresija: stabilnost i sebični stroj

*str. 86*

Sada ču se u najkraćem osvrnuti na bit pojma ESS (evolucijsko stabilna strategija). ESS je načelo kojim se jedinka uspješno bori protiv kopija same sebe. Objasnjava se na sljedeći način. Uspješna strategija prevladava u populaciji; zato teži suzbici kopije same sebe; zato će biti uspješna samo ako sretno izbjegne kopije same sebe. Ovo tumačenje nije matematički točno kao definicija Maynarda Smitha i ne može je nadomjestiti jer je manjkavo. Ipak, prikladno je jer sadrži spoznajnu bit pojma ESS.

Danas je razmišljanje prema ESS načelno raširenije među biologima nego u vrijeme kad sam pisao ovo poglavlje. Sam je Maynard Smith sažeo sve spoznaje do 1982. godine u svojoj knjizi *Evolucija i teorija igara*. Geoffrey Parker, još jedan među vodećim istraživačima na tom polju, ima nešto noviji izvještaj. Robert Axelrod u djelu *Evolucija kooperacije* koristi teoriju ESS, no sada neću o tome, jer je moje novo poglavlje "Dobri momci stižu na cilj prvi" velikim dijelom posvećeno objašnjenju Axelrođova djela. Poslije prvog izdanja ove knjige sam sam pisao o teoriji ESS u članku pod naslovom "Dobra strategija ili evolucijsko dobra strategija" i dodatnim radovima na temu osa, koje ubodom pa-

raliziraju svoj pljen i spremaju ga u gnijedo iskopano u zemlji ili drvetu, o čemu i ovdje raspravljam nešto kasnije.

*str. 92.*

Ova je tvrdnja, na nesreću, pogrešna. U ovom sam poglavljtu bio ponovio pogrešku iz izvornika Maynarda Smitha i Pricea koju sam još produbio dosta glupom tvrdnjom da je odnos ponašanja istraživačko-osvetničko "blizu" načelu ESS (ako je neka strategija "blizu" načelu ESS onda ona nije ESS, pa će biti ugrožena). Površno gledajući, čini se da osvetnik utjelovljuje načelo ESS, jer u populaciji osvetnika najbolje prolazi takva strategija. No, i golub će u okviru populacije osvetnika isto tako dobro proći, jer se ne razlikuje po ponašanju od osvetnika. Golub se, dakle, može uvući u takvu populaciju. Problem se javlja nešto kasnije. J. S. Gale i velečasni L. J. Eaves izveli su dinamičku simulaciju na računalu, kojom su pratili evoluciju populacije odabranih životinja kroz velik broj naraštaja. Pokazali su da je stvarno načelo ESS u toj igri, zapravo, uravnotežena mješavina jastrebova i nasilnika. To nije jedina pogreška u ranim radovima o ESS, koja je isplivala na površinu ovakvom dinamičkom obradom. Još jedan lijep primjer za to moja je osobna pogreška o kojoj govorim u primjedbama iz poglavljja 9.

*str. 100.*

Još jedan slučaj, koji bi se mogao protumačiti proturječnim načelu ESS, zabilježen je u pismima čitatelja londonskih novina *The Times* gdje izvjesni James Dawson piše: "Nekoliko godina gledam kako galeb, koji zauzima povoljan položaj na koplju zastave, uvijek dozvoljava drugom galebu da sleti na tu motku bez obzira na veličinu dviju ptica."

Najbolji primjer proturječne strategije, koji znam, su domaće svinje u Skinnerovom pregratku. Ta je strategija jednako stabilna kao i ESS, ali bi joj bolje pristajao naziv RSS ("razvojno stabilna strategija"), jer izbija tijekom životnog vijeka životinje a ne kroz evoluciju. U Skinnerovom pregratku životinja se sama hrani tako da nauči kako pritiskom na polugu automatski izbaciti hranu. Psiholozi rabe male Skinnerove pregratke za pokuse s golubovima ili štakorima koji brzo nauče pritiskati sitne poluge kako bi za nagradu dobili hranu. Svinje mogu naučiti istu stvar u razmјerno većem Skinnerovom pregratku s vrlo nezgrapnom polugom koju pomiču rilom (prije mnogo godina vidio sam dokumentarni film o tome i dobro se sjećam da sam umirao od smijeha). B. A. Baldwin i G. B. Meese uvježbavali su svinje u Skinnerovom svinjcu ali su dodali jedan novi moment. Poluga je bila na jednom kraju svinjca a hrana je dolazila na drugi kraj. Svinja je morala pokrenuti polugu, zatim odjuriti po hrani na drugi kraj svinjca a zatim se žurno vratiti do poluge i tako dalje. Ništa posebno u ovome, ali Baldwin i Meese su izvodili pokus s *parovima* svinja. U tom slučaju moguće je da jedna svinja izrabljuje drugu. Svinja "rob" jurila bi naprijed natrag i pomicala polugu. Svinja "gospodar" sjedila bi kod valova i stalno jela. Parovi svinja su se, odista, ponašali po ovakvom stabilnom modelu "gospodar/rob", jedna je svinja radila i jurila, a druga je pretežno jela.

Sada o nečemu proturječnom. Pokazalo se da se podjela uloga "gospodar" i "rob" nije dogodila po očekivanom načelu. Kad god je neki par svinja ustalio

svoje ponašanje uvijek je uloga "gospodara" ili "izrabiljivača" pripala onoj jedinki koja je sa svih ostalih stajališta bila podredena. Takozvani "rob", odnosno svinja koja je sve radila, bila je, inače, nadmoćna. Onaj tko poznaje svinje očekivao bi, naprotiv, da će nadmoćna svinja zagospodariti situacijom i pojesti najviše hrane, a da će podredena svinja raditi kao rob i jedva nešto pojesti.

Kako je došlo do tako proturječnog obrata? Sve je jasno kad počnete razmišljati u okvirima stabilnih strategija. Prestanimo taj slučaj promatrati kroz evoluciju, ostanimo u okviru životnog vijeka jedinke u kojem se i razvija odnos između dvije jedinke. Strategija "nadmoćna sjedi pokraj hrane, podredena radi s polugom" zvuči razumno, ali je nestabilna. Podredena svinja bi, pošto je pokrenula polugu, dojurila do valova, no tu bi zatekla nadmoćnu svinju u tlo ukopanih prednjih nogu i ne bi je nikako mogla istisnuti s tog mesta. Podredena bi svinja uskoro odustala od upravljanja polugom, jer izostaje nagrada za taj rad. Sada pogledajte obrnutu strategiju "nadmoćna radi s polugom, podredena sjedi pokraj hrane". Tako bi se postigla ravnoteža s proturječnim ishodom da podredena svinja dobije više hrane. Nužno je jedino da preostane nešto hrane za nadmoćnu svinju kad ona dođe s drugog kraja svinjca. Čim stigne, neće joj biti teško odgurnuti podređenu svinju s valova. Dokle god preostane i mrvica hrane, kao nagrada za rad, nadmoćna svinja neće odustati od rada s polugom i tako će nehotično toviti podređenu svinju. Podredena svinja, također, dobiva nagradu kad se lijeno naslanja na valov. Tako cijela "strategija" — "nadmoćna se ponaša kao 'rob', podredena kao 'gospodar'" — biva nagradena i zato je stabilna.

*str. 102.*

Ovom se rečenicom malo pretjeruje. Vjerljatno sam reagirao na prevladvajuće zanemarivanje ESS u radovima na području biologije, osobito u Americi, u vrijeme kad sam pisao prvo izdanje ove knjige. Primjerice, opširna *Sociobiologija* E.O.Wilsona uopće ne sadrži taj pojam. ESS više nije zapostavljen pojam pa mogu zauzeti razumnije, a manje evandeosko, stajalište. Ustvari, *ne morate* rabiti jezik ESS ukoliko dovoljno bistro razmišljate. No, on je od velike pomoći za jasno sagledavanje, osobito u onim slučajevima — u stvarnosti to i jesu najčešći slučajevi — kad nedostaje iscrpljivo znanje genetike. Ponekad se kaže kako modeli ESS prepostavljaju nespolno razmnožavanje, no takva tvrdnja stvara zabluđu ako se sumnji da je, nasuprot spolnom razmnožavanju, uespolno razmnožavanje potvrđena prepostavka. Istina, modeli ESS ne zamaraju se pojedinostima genetičkog sustava. Umjesto toga, na neki neodređeni način predmijevaju da slično rada slično. Takva je prepostavka često primjerena. Njezina je neodređenost dobrodošla, jer usredotočuje misao na bitno, daleko od pojedinosti, kao što je genetska nadmoć, koje su obično nepoznate u nekim slučajevima. Razmišljanje po načelu ESS najkorisnije je u negativnoj ulozi; može nam izbjegći teorijske pogreške koje bi nas mogle staviti na kušnju.

## Poglavlje 6

### Genstvo

*str. 109.*

Da bi se lakše objasnilo mjerjenje srodnštva poslužila je mala prijevara, odnosno pretpostavka da se govori o genu koji je rijedak u populaciji kao cjelini. Jedna je od glavnih Hamiltonovih zasluga što je pokazao da njegovi zaključci vrijede *neovisno* o tome radi li se o rijetkom ili uobičajenom genu. Pokazalo se da je takvo tumačenje teorije teško shvatiti.

Mjerjenje srodnštva izvodi se na sljedeći način. Dva pripadnika iste vrste, pripadali oni istoj porodici ili ne, imaju više od 90 posto zajedničkih gena. O čemu, onda, govorimo kad kažemo da se srodnštvo braće izražava omjerom  $1/2$  a između rođaka u prvom koljenu taj je omjer  $1/8$ ? To znači da braća imaju  $1/2$  zajedničkih gena *iznad* onih 90 posto (ili koliko je već točan postotak) koji su, ionako, zajednički svim jedinkama iste vrste. Svim pripadnicima iste vrste svojstveno je neko osnovno srodnštvo koje postoji, ali u nešto manjem opsegu, i među pripadnicima različitih vrsta. Ljubav prema bližnjem očekuje se među jedinkama više razine srodstva od osnovnog, bez obzira na stupanj osnovnog srodstva.

*str. 113.*

0 pasancu ništa nova, međutim svjetlo dana ugledale su neke neobične, nove činjenice o još jednoj skupini "klonirajućih" životinja — ušenjaka. Odavno je znano da se ušenjaci razmnožavaju nespolno i spolno. Spazite li roj ušenjaka na nekoj biljci vrlo je vjerojatno da su to pripadnici kiona iste ženke, dok su na susjednoj biljci članovi drugog klona. Eto teorijski savršenih uvjeta za razvoj srodničke ljubavi prema bližnjem. Među ušenjacima nisu nadjeni primjeri takve ljubavi sve do 1977. godine kada je Shigeyuki Aoki otkrio neplodne "vojnike" u jednoj japanskoj vrsti ušenjaka. Međutim, dogodilo se to malo prekasno da bi se bilo moglo uvrstiti u prvo izdanje ove knjige. Otada je Aoki nailazio na tu pojavu u brojnim vrstama i ima čvrste dokaze da se to svojstvo u najmanje četiri slučaja razvilo neovisno u nekoliko različitih skupina ušenjaka.

Ukratko o Aokijevoj priči. Ušenjaci "vojnici" anatomske su različita kasta, isto kao kaste u običnih društvenih kukaca, primjerice, mrava. To su ličinke koje ne sazrijevaju do kraja i zato su neplodne. Ne izgledaju niti se ponašaju kao njihove suvremenice ličinke nevojnici, ali su im genetski istovjetne. Vojnici su značajno veći od nevojnika; iz prednjeg dijela glave izbjiju im oštra ticala — oružje za borbu i ubijanje napadača. U toj borbi često pogibaju, ali ako i ostaju živi ipak ih je ispravno opisati kao genetski "dobročiniteljske", jer su neplodni.

Što se ovdje dogada sa stajališta sebičnih gena? Aoki ne iznosi izričito što određuje koje će jedinke postati neplodni vojnici, a koje će se razviti u normalne rasplodne zrele organizme, no sa sigurnošću možemo reći da se radi o razlici u okolišu, a ne u genetici — bjelodano je to, jer se na bilo kojoj biljci nalaze genetski istovjetni neplodni vojnici i normalni ušenjaci. Ipak, mora biti gena za sposobnost da pod utjecajem okoliša razvoj kreće jednom od dvije staze. Zašto je prirodno odabiranje dalo prednost tim genima iako neki od njih završe u

tijelu neplodnih vojnika pa se dalje niti ne prenose? Zato što su, zahvaljujući vojnicima, kopije tih istih gena očuvane u tijelu rasplodnih nevojnika. Načelo je isto kao i u svih društvenih kukaca (vidjeti poglavlje 10), samo što kod drugih društvenih kukaca, poput mrava ili termita, geni neplodnih "dobročinatelja" imaju samo statistički priliku pomoći kopijama sebe samih u rasplodnim jedinkama. Dobročiniteljski geni ušenjaka će sigurno, a ne samo statistički vjerojatno, imati tu mogućnost, jer su njihovi vojnici kloni rasplodnih sestara kojima služe. Aokijevi ušenjaci, na neki su način, najjasniji primjer iz živog svijeta koji govori o veličini Hamiltonovih pretpostavki.

Smiju li se, onda, ušenjaci uvrstiti u zatvoreni klub istinski društvenih kukaca kojemu pripadaju mravi, pčele, ose i termiti? Entomolozi zastarjelih nazora glasovali bi protiv toga iz više razloga. Primjerice, ušenjaci nemaju dugovjeku maticu. Štoviše, one nisu ništa "društvenje" od stanica vašeg tijela jer su pravi klon. Može se reći da se zapravo jedna jedincata životinja hrani na biljci. Ona, samo slučajno, ima tijelo podijeljeno na fizički odvojene ušenjake, od kojih neke igraju obrambenu ulogu poput bijelih krvnih tjelešaca u ljudskom organizmu. "Istinski" društveni kukci, prema tim entomolozima, surađuju iako nisu dio istog organizma, dok Aokijevi ušenjaci to čine jer upravo pripadaju istom "organizmu". Ne oduševljava me baš ovo semantičko objašnjenje. Izgleda mi, da dokle god razumijete što se zbiva u svjetu mrava, ušenjaka i ljudskih stаницa, možete prisvojiti pravo nazvati ih kako vam drago, društvenim ili ne. Što se tiče mog mišljenja, imam razloga Aokijeve ušenjake radije nazvati društvenim bićima nego dijelovima jednog organizma. Klon ušenjaka ne posjeduje neka bitna svojstva jedinke koja biljna uš posjeduje. O tome govorim u *Proširenom fenotipu* u poglavlju pod naslovom "Ponovno otkrivanje organizma", kao i u novonapisanom poglavlju ove knjige "Duga ruka gena".

str. 119.

Letalni gen je onaj koji ubija svog nositelja. Recesivni letalni gen, poput svakog recesivnog gena, ne izražava taj učinak sve dok nije u dvostrukom broju. Recesivni letalni geni ne dolaze do izražaja, jer većina jedinki imaju samo jednu kopiju tog gena i nikad ne stradavaju od njegove štetnosti. Svaki je letalni gen rijedak, jer, dogodi li se da sretne kopiju sebe samog, ubija njezinog nositelja i tako se gubi. Ipak, postoji mnogo raznih tipova letalnih gena koji se mogu poigrati sa svakim od nas. Različite su procjene o broju takvih gena koji vrebaju iz pričuve ljudskih gena. U nekim se knjigama daje podatak o prosječno dva letalna gena po čovjeku. U nasumičnom spoju muškarca i žene njihovi letalni geni najvjerojatnije neće naći svoj par pa su njihova djeca izvan opasnosti. Sudbonosno je drukčiji slučaj spari li se brat sa sestrom ili otac sa kćeri. Koliko god da su moji i sestrini letalni recesivni geni rijetka pojавa u širokoj populaciji, zabrinjavajuće je velika vjerojatnost da su to *isti* geni. Ukratko, svaki će od mojih letalnih recesivnih gena uzrokovati rađanje mrtvog ili ranu smrt djeteta koje bih imao sa svojom sestrom, i to u vjerojatnosti jedan prema osam. Usput govoreći jezikom genetike, umiranje u odrastanju je čak "smrtonosnije" nego pri radanju; mrtvorodenče ne potroši uzaludno toliko mnogo životnog vremena i snage svojih roditelja. S koje god ga strane promatrali, blisko rodoskrnuće je više no pogubno. U sebi krije mogućnost propasti. Moguće je da je prirodno odabiranje glede izbjegavanja ro-

doskvrnuća isto toliko snažno kao i svako drugo odabiranje ustanovljeno u prirodi.

Antropolozi, koji prigovaraju darvinističkim tumačenjima izbjegavanja rodoskvrnuća, možda i ne shvaćaju da se suprotstavljaju izrazito darvinističkom primjeru. Njihovi su razlozi ponekad tako slabašni da ih moraju očajnički braniti. Obično govore, primjerice: "Da je darvinističko odabiranje stvarno u nas ugradilo nagonsku odbojnost prema rodoskrvnuću, ne bismo ga morali zabranjivati. Ono je još neprihvatljivo, jer rodoskvrna požuda postoji u ljudi. Zato protivljenje rodoskvrnuću ne može biti 'biološkog', nego je izrazito 'društvenog' porijekla." Ovaj prigovor vrijedi koliko i sljedeći: "Automobil ne treba imati bravu na prekidaču za paljenje, jer je ima na vratima. Iz toga proizlazi da brava na upaljaču ne služi protiv provale nego ima, valjda, obredno značenje!" Antropolozi vole i naglašavati da različite kulture imaju različite zabrane, odnosno različito određivanje pojma srodnštva. Oni drže da i to umanjuje vrijednost darvinističke težnje da objasni izbjegavanje rodoskvrnuća. No, može se isto tako reći da spolna želja ne može biti darvinistička prilagodba, jer se kulture razlikuju i po omiljenim položajima pri sparivanju. Meni se čini vrlo vjerodstojnjim da se izbjegavanje rodoskvrnuća u ljudi, u ništa slabijoj mjeri nego u životinja, pojavilo kao posljedica snažnog darvinističkog odabiranja.

Nije samo štetno sparivanje genetski bliskih rođaka. Prevelika udaljenost u srodstvu može, također, biti loša zbog genetske nepodudarnosti među pasminama. Nije lako predvidjeti gdje je zlatna sredina. Smije li se sparavati s rođakom u prvom, drugom ili trećem koljenu? Patrick Bateson je potražio odgovor na primjeru japanske prepelice. U pokusu izvedenom u takozvanom "amsterdamskom sklopu" ptice su mogle birati pripadnike suprotnog spola poredane u majušnim izlozima. Prvi su im se rođaci više svidali i od braće i od nesrodnih ptica. Daljni su pokusi pokazali da će mlada prepelica zapamtiti osobine svojih prijatelja iz ranih dana, pa će kasnije u životu birati za spolne partnere njima slične, no ne previše.

Izgleda da prepelica izbjegava rodoskvrnuće zbog unutarnje odsutnosti želje prema onima s kojima je odrasla. Druge životinje to čine jer poštuju zakone zajednice, odnosno nametnuta pravila udaljavanja od čopora. Mladi mužjaci lavova bježe iz roditeljskog čopora, u kojem ih privlače mlade rođakinje, i razmnožavaju se samo ako uspiju prodrijeti u drugi čopor. Mlade ženke iz zajednica čimpanza i gorila odlaze u druge čopore tražiti mužjake. Oba primjera ponašanja, kao i običaji u prepelica, znani su u raznim kulturama i naše vrste.

*str. 126.*

Opće je poznato da su jednojajčani blizanci teorijski jedan drugom genetski vrijedni isto koliko i svaki od njih sam sebi. To vrijedi isključivo za dokazano jednojajčane blizance. Isto vrijedi i za dokazano monogamnu majku, što i nije tako dobro poznato. Ako zasigurno znate da će vaša majka i dalje rađati djecu samo s vašim ocem, ona će za vas biti genetski vrijedna isto kao i blizanac, ili vi sami sebi. Zamislite da ste stroj za proizvodnju potomstva. Vaša monogamna majka je, u tom slučaju, stroj za proizvodnju vaše braće, a braća su za vas genetski vrijedna isto toliko koliko i vaše osobno potomstvo. Naravno, pri tome zanemarujemo niz svršishodnih promišljanja. Primjerice, vaša je majka

starija od vas, a daje li joj to prednost — u odnosu na vas u vezi s budućim razmnožavanjem — ne može se procijeniti po nekom općem pravilu.

Bitna je pretpostavka da vaša majka nastavi rađati djecu samo s vašim ocem, a ne i s nekim drugim muškarcem. Sustav sparivanja u našoj vrsti odreduje do koje mjere se u vašu majku može pouzdati da se ispuni ta pretpostavka. Pripadate li vrsti u kojoj je uobičajeno mijenjanje partnera, očito da ne možete biti sigurni da će svo majčino potomstvo biti vaša prava braća. Čak i u savršeno monogamnim uvjetima ima jedan bjelodano nezaobilazan razlog koji vašoj majci oduzima prednost u odnosu na vas. Može se dogoditi da vaš otac umre. Ako vam je otac mrtav, vaša majka, i uz najbolju volju, ne može nastaviti rađati njegovu djecu, zar ne?

Ipak, činjenica je da može. Teorija o rodbinskom odabiranju bavi se okolnostima pod kojima se to događa. Kao sisavci, navikli smo da iza sparivanja slijedi rađanje poslije odredenog, razmjerno kratkog, vremenskog razmaka. Muškarac može postati otac i poslije smrti, ali ne nakon više od devet mjeseci (ako izuzmemu duboko smrznute sperme iz banke sperme). Međutim, kod nekih skupina kukaca ženke čitav život čuvaju u svom tijelu spermu kojom oplođuju jajašca još dugi niz godina poslije smrti mužjaka. Ako ste pripadnik takve vrste možete stvarno biti vrlo sigurni da će vaša majka za vas biti i dalje genetski isto tako vrijedna kao i vi sami sebi. Ženka mrava pari se samo za vrijeme jednog jedinog svadbenog leta na početku života. Tada izgubi krila i više se nikad ne pari. U mnogih mravljih vrsta ženke se pare nekoliko puta za tog svadbenog leta. No, ako slučajno pripadate onoj vrsti čije su ženke uvijek monogamne, zacijelo možete svoju majku smatrati, u najmanju ruku, isto genetski vrijednom za vas kao što ste sami sebi. Ako ste mladi mrav, a ne mladi sisavac, u velikoj ste prednosti, jer nije važno je li vam otac mrtav (gotovo redovito jest!). Tada možete biti dosta sigurni da je očeva sperma živa i da vam majka i dalje može rađati pravu braću.

Iz svega proizlazi da je vrijedno obratiti osobitu pozornost na vrste čije ženke čuvaju spermu cijeli život, zanima li nas evolucijsko porijeklo bratske ljubavi i pojave kao što su kukci vojnici. U poglavlju 10 govorim o iznimnoj genetskoj osebujnosti — haplodiploidnosti - koja je odgovorna za visok stupanj društvenosti u mrava, pčela i osa. Pretpostavljam da haplodiploiditet nije jedini preduvjet za takvo ponašanje. Čuvanje sperme cijelog života mogao bi biti bar podjednako važan činitelj. Zahvaljujući tome, u savršenim uvjetima bi majka mogla biti genetski vrijedna i biti od "dobročinitelske" pomoći kao i pravi blizanac.

str. 127

Zarumenio sam se od stida radi ove primjedbe. Tek sam kasnije saznao da antropolozi, ne samo što imaju što reći o "ujak-ucinku" nego već godinama samo o tome i govore! Antropolozi već desetljećima znaju da u mnogim kultura ma postoji učinak, koji sam ja "predskazao", kao iskustvena činjenica. Štoviše, kad sam iznosio hipotezu da "u društvu s visokim stupnjem bračne nevjere ujak može djetetu biti pouzdaniji srodnik nego "otac", onda sam, nažalost, previdio činjenicu da je Richard Alexander već bio objavio istu pretpostavku (napomena o tome uvrštena je u kasnije tiskano prvo izdanie ove knjige). Ovu hipotezu je s uspješnim rezultatom, uz ostale, provjeravao i sam Alexander, rabeći brojčane podatke iz antropološke literature.

## Poglavlje 8

### Borba generacija

*str. 146.*

Robert Trivers, čiji su me radovi iz ranih sedamdesetih najviše nadahnuli za pisanje prvog izdanja ove knjige i čijim zamislima obiluje poglavlje 8, napokon je objavio vlastitu knjigu *Društvena evolucija*. Preporučujem je, ne samo zbog sadržaja nego i radi stila pisanja koji zrači jasnim promišljanjem, akademskom točnošću s upravo toliko antropološke neodgovornosti koliko dostaje za zadir-kivanje razmetljivaca i duhovito skretanje u vlastiti život. Ne mogu odoljeti da navedem nešto od toga, a vrlo je karakteristično. Trivers opisuje svoje uzbudjenje dok je u Keniji promatrao odnos između dva suparnički raspoložena mužjaka pavijana: "Još je jedan razlog za moje uzbudjenje — moje poistovjećivanje s Arthurom. Arthur je krasan mladi mužjak u najboljoj dobi..." Temu o sukobu roditelji-potomstvo Trivers je dopunio u novom poglavlju. Njegov rad iz 1974. godine gotovo da i ne iziskuje dopuna, izuzev primjera za neke nove činjenice. Teorija je izdržala provjeru vremena. Iscrpniji matematički i genetički modeli potvrđuju da Triversovi, pretežno verbalni, dokazi proizlaze iz suvremene darvinističke teorije.

*str. 159*

U svojoj knjizi *Darvinizam i ljudski poslovi* (1980.) Alexander velikodušno priznaje da je bio u krivu kad je tvrdio da činjenica što u sukobu roditelji-potomstvo pobjeđuju roditelji, proizlazi nesumnjivo iz osnovnih darvinističkih prepostavki. Meni se čini da bi se njegova teza, da roditelji uživaju nerazmjernu prednost prema svom potomstvu u borbi generacija, mogla potkrijepiti jednim drukčijim dokazom, kojeg sam našao kod Erica Charnova.

Charnov piše o društvenim kukcima i porijeklu neplodnih kasta, no njegova se tvrdnja može proširiti i na druge vrste, pa ču to sada i učiniti. Pogledajte mlađu ženku neke monogamne vrste, ne nužno kukaca, na pragu zrelosti. Ona dvoji treba li otici i pokušati stvoriti svoj porod ili ostati u roditeljskom gniazeudu i pomoći u podizanju mlade braće i sestara. Zbog pravila razmnožavanja u njenoj vrsti, ona je sigurna da će joj njezina majka radati pravu braću i sestre još mnogo godina. Po Hamiltonovom razmatranju ta su braća za nju općenito "vrijedna" kao što bi bilo i njezino vlastito potomstvo. Što se tiče genetske, srodnosti mladoj će ženki biti svejedno koji put izabrati, njoj je posve isto, odlazi li ili ostaje. No, njezinim roditeljima nikako nije svejedno što će ona učiniti. Njezina bi stara majka morala birati između unuka i djece. Genetski govoreći, nova su djeca dvostruko vrednija od novih unuka. Kad govorimo o sukobu između roditelja i djece oko toga trebaju li djeca otici ili ostati i pomagati u roditeljskom gniazeudu, Charnovljevo je mišljenje da je taj sukob utrka jednog trkača iz jednostavnog razloga što samo roditelji vide u tome neki sukob!

Taj sukob možemo usporediti i s utrkom dva trkača, od kojih jedan dobiva 1000 funti ako pobijedi, a njegov protivnik isto toliko bez obzira tko pobijedi. Očekivali bismo da će se prvi trkač više truditi i da će, ako su obojica u po-djednakoj formi, vjerojatno pobijediti. Charnovljevo mišljenje je uvjerljivije ne-

go potonja usporedba, jer cijena iscrpljivanja u utrci nije tako velika da bi obešhrabrla mnoge ljude, bili oni novčano nagradeni ili ne. Ovakvi olimpijski ideali prevelika su raskoš za darvinističke igre: napor u jednom smjeru uvijek znači i gubitak u drugom. Sto se više truda ulaže u bilo koju utrku kao da je, zbog iscrpljenosti, manje nade za pobjedu u budućim utrkama.

Ne možemo uvijek predskazati ishod darvinističkih igara, jer se uvjeti mijenjaju od vrste do vrste. No, promotrimo li samo bliskost genetskog srodnštva uz pretpostavku monogamnog sustava parenja (u kojem je sigurno da kći ima pravu braću), za očekivati je da će stara majka uspjeti nagovoriti "mladu odaršu kćer da ostane i pomaže. Za majku je to čist dobitak a kći se neće odupirati majčinoj želji, jer joj je genetski svejedno koju će mogućnost odabrat.

Nužno je još jedanput naglasiti da su "ostali uvjeti jednaki". Pa i kad nisu, a obično je tako, Charnovljevo promišljanje koristi Alexanderu i svima, koji zagovaraju teoriju o roditeljskom nagovaranju. U svakom slučaju, Alexanderovi praktični dokazi u prilog pobjede roditelja — roditelji su veći, jači i slično — dobro su prihvaćeni.

## Poglavlje 9 Borba spolova

str. 167

Isticanje razlike u veličini spermija i jajača, kao polazišta za različite uloge spolova, navodi na pogrešan zaključak. Iako je samo jedan spermij malen i ne vrijedi mnogo, nikako se ne može potcijeniti važnost proizvodnje milijuna spermija koje onda treba uspješno umjeti u ženku nakon pobjede u borbi s drugim mužjacima. Draži mi je sljedeći pristup u tumačenju temeljne različitosti mužjaka i ženke.

Za početak, uzmimo dva spola koji nemaju razlikovne osobine mužjaka i ženki. Nazovimo ih neodređenim imenima *A* i *B* i odredimo da u svakom parenju sudjeluje jedna *A* i jedna *B* jedinka. Svaka će se životinja, bila ona *A* ili *B*, naći pred izborom. Ako vrijeme i snagu troši u borbi sa suparnicima, nedostajat će joj za zbrinjavanje djece i obrnuto. Svaka će životinja morati podijeliti svoje napore kako bi zadovoljila obje potrebe. Želim reći da će *A* jedinke možda drukčije raspodijeliti svoje snage nego *B* jedinke, a kad se to dogodi može doći do produbljivanja međusobnih razlika.

Prepostavimo sada da se od samog početka dva spola *A* i *B* međusobno razlikuju po tome isplati li im se više uložiti u djecu ili u borbu ("borba" označava najrazličitije oblike natjecanja u okviru jednog spola). U početku će ta razlika biti neznatna, jer moja je pretpostavka da mora rasti. Recimo da u početku *A* jedinke daju veći doprinos u razmnožavanju nego u roditeljskoj ulozi: s druge strane, *B* jedinke nešto više pridonose kao roditelji nego u borbi za raznolikost svoje uspješnosti u razmnožavanju. To znači da iako neka *A* jedinka ima koristi u ulozi skrbnog roditelja, razlika između uspješnog i neuspješnog brižnog roditelja u *A* jedinki manja je nego razlika između njihovog uspješnog i neuspješnog borca. Obrnuto je u slučaju *B* jedinki. Tako će uz zadani trud *A* jedinke biti zadovoljnije boreći se, dok će *B* jedinke vjerojatno više usrećiti povlačenje iz borbe i priklanjanje roditeljskoj brizi.

U kasnjim će se naraštajima  $A$  jedinke boriti malo više od svojih roditelja, a  $B$  jedinke nešto manje, ali će zato biti brižniji roditelji. Sada se povećava razlika u borbenosti između najboljih i najlošijih  $A$  jedinki, a razlika u roditeljskoj briži smanjuje. Tako  $A$  jedinka sve više dobiva borbom, a sve manje u roditeljskoj ulozi. Upravo obrnuto vrijedi za  $B$  jedinke u nadolazećim naraštajima. Ključna je misao u svemu ovome da će se mala početna razlika među spolovima sama po sebi nastaviti povećavati: odabiranje počinje s neznatnom prvotnom razlikom, koja se sve više produbljuje, da bi na kraju  $A$  jedinke postale mužjaci, a  $B$  jedinke ženke. Prvotna razlika je dovoljno mala da se može pojaviti slučajno. Najvjerojatnije ni prvotni uvjeti, u kojima su nastajali spolovi, nisu bili istovjetni.

Primjećujete da je ovo u skladu s teorijom o ranom razdvajaju primitivnih gameta u spermija i jajača, koja potječe od Parkera, Bakera i Smitha, a razmotrena je na stranici 167. Netom iznesena rasprava je općenitija. Razdvajanje u spermije i jajača samo je jedno gledanje na temeljno razdvajanje uloga spolova. Umjesto da krenemo od razdvajanja na spermije i jajača kao prvočnog događaja i raščlanjujemo svako svojstvo mužjaka i ženke unatrag do prapočetka, imamo raspravu koja na isti način može protumačiti razdvajanje u spermije i jajača i sve ostale pojave. Treba samo prepostaviti postojanje dva spola koja se međusobno pare; ništa više ne moramo znati o tim spolovima. Krećući od tako oskudne prepostavke očekujemo da će dva spola, koliko god bili prvotno jednaki, razvijati suprotne, ali upotpunjajuće vještine u održavanju vrste. Razdvajanje spermija i jajačaca je samo znak jednog općeg razdvajanja, a ne i uzrok.

#### *str. 181*

Diplomski rad Tamsina Carlslea o ribama provjerio je Mark Ridley u okviru jednog iscrpnog izvještaja na temu brižnog roditeljstva u cijelom životinjskom carstvu. Njegov je rad zadivljujući *tour de force*, čiji su počeci, poput Carlsleove postavke, u njegovoj studentskoj zadaći koju je pisao za mene. Nažalost, njegovi nalazi nisu išli u prilog ove prepostavke.

#### *str. 184*

R. A. Fisher je svoju teoriju bijega u spolnom odabiranju iznio vrlo sažeto, a R. Lande i ostali su je matematički obradili. To je vrlo težak zadatak, no može se objasniti i nematematičkim izrazima ako mu se pokloni dovoljno prostora. Potrebno je cijelo poglavljje i ja sam mu ga posvetio u *Slijepom uraru* (poglavlje 8) i zato ništa više o tome na ovom mjestu.

Umjesto toga pozabavite ću se jednim problemom u spolnom odabiranju, kojeg nikad nisam dovoljno naglašavao u svojim knjigama. Kako se održava potrebna raznolikost? Darwinističko odabiranje počiva na obilju genetske raznolikosti. Recimo da želite uzgojiti kuniće sa sve duljim ušima. U početku ćete uspjeti. Prosječni divlji kunić ima uši srednje duljine (naravno, u svijetu kunića; one će za naša mjerila biti vrlo duge). Nekoliko će kunića imati uši kraće od prosječnih, a nekoliko njih dulje. Uzgajanjem samo onih kunića koji imaju najdulje uši uspijet će vam povećati prosječnu duljinu ušiju u kasnjim naraštajima. No, ne zadugo. *Nastavite li* uzgajati samo kuniće s najduljim ušima doći će vrijeme kad nema više nužne različitosti. Svi će kunići imati "najdulje" uši i evolucija

će se zaustaviti. U prirodnoj evoluciji to se ne događa jer okoliš pretežno neće ustrajati na odabiranju u jednom smjeru.

"Najbolja" duljina svakog pojedinog dijela tijela životinje neće biti "malo veća od sadašnjeg prosjeka, koliki god on bio". Najvjerojatnije će najbolja duljina biti odredene veličine od otprilike osam centimetara. No, spolno odabiranje može imati zbumujuće svojstvo da stalno povećava "optimum". Ženkama bi se mogli svidati mužjaci sa sve većim ušima, bez obzira na njihovu sadašnju dosta veliku duljinu. Tako bi se raznolikost mogla ozbiljno ugroziti. Znamo, međutim, da se spolno odabiranje uspješno odvija; vidimo da ima i pretjerano velikih ukrasa mužjaka. Javlja se, dakle, proturječnost koju bismo mogli nazvati paradoksom nestajanja raznolikosti.

Landeovo objašnjenje za tu proturječnost je mutacija. Po njegovom će mišljenju uvijek biti dovoljno mutacija za podgrijavanje odabiranja. Prije se u to sumnjalo zato što se promišljalo u okviru jednog po jednog gena: brzina mutacije u jednoj genetskoj jedinici je premašena da bi se njome mogao objasniti paradoks nestajanja raznolikosti. Lande podsjeća da na "repove" i druge dijelove, na kojima se temelji spolno odabiranje, djeluje beskrajno velik broj različitih gena - "poligena" — čiji se učinci zbrajaju. Štoviše, napredovanjem evolucije najhitniji će biti promjenljivi skup poligena: novi getu ulazit će u pojedini skup, istisnut će stare gene i tako djelovati na različitost "duljine repa". Mutacija zahvaća taj veliki promjenjivi skup gena i tako paradoks nestajanja raznolikosti i sam nestaje.

W.D.Hamilton ima drugačije tumačenje. Za njega se sve može objasniti "nametnicima". Vratimo se ušima kunića. Za pretpostaviti je da najbolja duljina ušiju ovisi o raznim zvučnim činiteljima. Nema osobitog razloga očekivati da će nove naraštaje pratiti stalna promjena zvučnih činitelja u bilo kojem smjeru. Najbolja duljina ušiju kunića možda neće biti bezuvjetno postojana, ali nije vjerojatno da bi odabiranje moglo napredovati u jednom smjeru toliko da bi odlutalo izvan dosega djelovanja sustava gena koji održavaju raznolikost. Zato nema paradoksa nestajanja raznolikosti.

Promotrimo, sada, okoliš koji se snažno mijenja po utjecajem nametnika. U okolišu, koji obiluje nametnicima, odabiranje napreduje u smjeru razvijanja otpornosti prema njima. U prirodnom odabiranju prednost će imati jedinke kunića koje su najmanje osjetljive na nametnike iz okoliša. Najhitnije je što to neće biti uvijek isti nametnici. Kuga dolazi i prolazi. Danas je tu miksomatoza, iduće godine crna kuga u kunića, iza toga AIDS u kunića i tako dalje. Za otprilike deset godina ponavlja se novi krug bolesti počevši s miksomatozom i tako u nedogled. Dogada se i da se sam virus miksomatoze mijenja tako da prkosí svakoj prilagodbi kunića. Hamilton opisuje krug protuprilagodbe i protu-prutuprilagodbe do beskraja, iživljavajući se u usavršavanju definicije "najboljeg" kunića.

Konačni rezultat pokazuje da postoji bitna razlika između prilagodbe za otpornost prema bolestima i prilagodbe na fizički okoliš. "Najbolja" duljina nogu kunića može biti stalna veličina, ali nema takve određenosti kad se radi o "najboljem" kuniću u pogledu otpornosti prema bolestima. S promjenom sada najopasnije bolesti mijenjat će se i sada "najbolji" kunić. Jesu li nametnici jedina sila odabiranja koja djeluje na taj način? Što je, primjerice, s odnosom grabežljivac-pljen? Po Hamiltonu u osnovi nema razlike, osim što se taj od-

nos ne mijenja tako brzo kao većina nametnika. U nametnika, češće no u gra-bežljivaca ili plijena, protuprilagodbama upravlja stalna mijena skupova gena. Na cikličkim promjenama, koje izazivaju nametnici, Hamilton temelji svoju veliku teoriju o razlogu postojanja spolova. No, ovdje nas nametnici zanimaju samo radi rješenja paradoxa nestajanja raznolikosti u spolnom odabiranju. Hamilton vjeruje da je naslijedna otpornost prema bolestima u mužjaka odlučujuće mjerilo po kojem ih ženke biraju. Bolest je tako snažna pokora da će ženka ma vrlo koristiti sposobnost da je otkriju kod mužjaka. Ženka, koja se ponaša kao dobar dijagnostičar, izabire samo najzdravijeg mužjaka i tako osigurava zdrave gene za svoju djecu. Kako se pojmom "najboljeg kunića" stalno mijenja, ženka će uvijek morati po nečemu birati mužjaka. Uvijek će biti "dobrih" i "loših" mužjaka. Neće se dogoditi da svi postanu "dobri" nakon više naraštaja odabiranja, jer će se do tada i nametnici promijeniti pa se pojmom "dobrog" kunića opet mijenja. Geni za otpornost prema jednom soju virusa miksomatoze neće pomoći obraniti od novoga, mutiranog soja. Sve se to ponavlja u nedogled. Nametnici nikad ne popuštaju, pa ni ženke ne smiju popustiti u nemilosrdnoj potrazi za zdravim mužjacima.

Kako mužjaci odgovaraju na liječničko pretraživanje koje provode ženke? Mogu li geni, koji će lažno prikazati dobro zdravlje, dobiti prednost? U početku možda da, no odabiranje će onda na ženke djelovati tako da izoštari njihove dijagnostičke sposobnosti kojima će prepoznavati uistinu zdrave mužjake. Hamilton vjeruje da ženke postaju tako dobri liječnici koji prisiljavaju mužjake da ne kriju svoje slabosti, ako ih uopće kriju. Pretjerano spolno isticanje u mužjaka istinski je znak zdravlja. Evolucija kod mužjaka teče tako da ženke mogu lakše uočiti da su zdravi — ako jesu. Istinski zdravi mužjaci sa zadovoljstvom izražavaju tu činjenicu. Oni, koji nisu zdravi, naravno, to ne mogu, no što im je činiti? Ako ne pokušaju pokazati svjedodžbu o zdravlju, ženke će zaključiti najgore moguće. Usput, cijela analogija s liječnicima mogla bi odvesti na krivi zaključak da ženke zanima liječenje mužjaka. Njih jedino zanima dijagnoza, a to nije dobročinitelska pobuda. Zato nije više nužno ispričavati se za metafore kao što su "poštenje" i "zaključivanje".

No, vratimo se temi isticanja. Ženke kao da prisiljavaju mužjake da razviju kliničke toplojmere koji će im stalno viriti iz usta, kako bi ih ženke mogle očitati. Što bi mogli biti ti "toplomjeri"? Sjetite se napadno dugog repa u mužjaka rajske ptice. Već smo upoznali Fisherovo otmjeno objašnjenje za otmjeni mužjakov ukras. Hamiltonovo tumačenje u cijelosti stoji čvrsto na zemlji. Najobičniji znak bolesti u ptica je proljev. Dugi rep će se vjerojatno zamazati kad imaju proljev. Žele li sakriti činjenicu da imaju proljev najbolje bi bilo izbjegći imati dugi rep. Isto tako ako žele objaviti činjenicu da ne pate od proljeva najuvjernijiji će biti vrlo dugi rep. Tako će biti upadljivije da je rep čist. Ako je rep skromne duljine, ženke neće moći vidjeti je li čist i zaključit će najgore. Hamilton se ne bi želio sramotiti *ovakvim* objašnjenjem o repu rajske ptice, no to je dobar primjer za *onakvo* objašnjenje kakvo se njemu svida.

Usporedio sam ženke s liječnicima-dijagnostičarima, a mužjacima dao lak zadatak da zbijaju šale s "toplomjerima". Razmišljajući o drugim dijagnostičkim pomagalima, kao što je tlakomjer i stetoskop, nehotično sam počeo umovati o spolnom odabiranju u ljudi. Ukratko ću iznijeti neka promišljanja, koja su više ugodna **nego** vjerodostojna. Najprije o tome **Zašto je čovjek izgubio kost** u spo-

lovilu. Ukrćeni ud može biti tako tvrd i ukočen da se u šali izražava nevjerica da u njemu nema kosti. Ustvari, mnogi sisavci zaista imaju baculum ili udnu kost, koja potpomaže ukrućivanje. Štoviše, nalazimo je i u naših rodaka majmuna, a ima je i naš najblizi rodak čimpanza, ali je ona u njega slabašna kao da napušta svoj razvojni put. Primjetna je težnja k smanjenju kosti u majmuna: potpuno ju je izgubila samo naša i nekoliko majmunskih vrsta. Tako smo se riješili kosti, koja je našim životinjskim precima olakšavala postići lijepi kruti ud. Umjesto toga, moramo se pouzdati u hidraulički sustav, koji se pokazao kao skup i zaobilazan put. Znano je da ukrućivanje može i zakazati, što je loše, najblaže rečeno, po genetski uspjeh mužjaka u divljini. Što je najbolji lijek? Naravno, kost u udu. Zašto se onda nije razvila u nas? Napokon jedanput biolozi iz stroja "uskogrudnih" neće moći policijski kliknuti: "Nužna promjena se jednostavno nije mogla dogoditi." Donedavna naši su preci imali baš tu kost, a mi smo je izgubili, jer je netragom nestala. Zašto?

Ukrućivanje kod ljudi postiže se isključivo navadom krvi. Nažalost, ne možemo čvrstoču ukrućivanja uspoređivati s "tlakomjerom" kojim ženke procjenjuju zdravlje mužjaka. Nismo obvezni upotrijebiti samo tu metaforu. Ako je, iz bilo kojeg razloga, izostanak ukrućivanja rano upozorenje na loše tjelesno ili duševno zdravlje, onda se ovaj prikaz uklapa u teoriju. Rekli smo da ženke trebaju neki pouzdani oslonac za dijagnozu. Pri redovitom liječničkom pregledu ne provjerava se ukrućivanje, liječnici više vole da im isplazite jezik. No, izostanak ukrućivanja jedan je od prvih znakova šećerne bolesti i nekih živčanih bolesti. Daleko češće je to posljedica psiholoških činitelja — depresije, tjeskobnosti, stresa, pretjeranog rada, nesigurnosti i svega toga zajedno. (Možda se i u prirodi mužjacima dogada da budu potišteni zbog nedovoljno "snage". Kod nekih je majmuna ukrućeni ud čak znak prijetnje.) Nije nemoguće da se prirodnim odabiranjem unapređuje vještina dijagnosticiranja tako da ženke mogu, iz napetosti i izgleda uda, mnogo doznati, o zdravlju mužjaka i njegovoj snazi da prevlada stres. No, ima jedna prepreka! To je kost u udu, koju imaju i ne pretjerano zdravi i snažni. Tijekom odabiranja ženke su prisilile mužjake da izgube kost, kako bi bez teškoća mogle procijeniti njihovo zdravlje, jer će se samo istinski zdravi i jaki mužjaci odlikovati snažnim ukrućenjem.

Nešto je možda ipak prijeporno. Prigovor bi mogao biti, kako su ženke razlike ukrustost kosti od hidrauličkog tlaka, kad su usmjeravale odabiranje? Na početku smo rekli da je ukrućeni ud u ljudi čvrst kao kost. Sumnjam da se ženke moglo lako prevariti. One su, također, bile izložene odabiranju, ali u smjeru uspješnijeg procjenjivanja, a ne gubitka kosti. Ne zaboravite da ženke znaju kako izgleda neukrućeni ud, a razlika je napadna. Kosti ne mogu izgubiti napetost. Dojmljiva dvojaka pojavnost uda, možda jamči vjerodostojnost hidrauličkog sustava kao znaka zdravlja.

Na redu je "stetoskop". Promotrimo još jednu čuvenu nepriliku iz bračnog kredeta, hrkanje. Danas je to samo jedna društveno neugodna pojava, a nekoć pitanje života ili smrti. Usred mirne noći hrkanje može biti osobito glasno. Moglo je privući razbojниke iz daljine. Zašto onda mnogi ljudi hrču? Zamislite skupinu naših predaka iz pleistocena zaspalih u špilji. Muškarci hrču, svaki svojim tonom, a žene budne i samo slušaju (mislim da je istina da muškarci češće hrču). Otkrivate li to muškarci ženama pojačane stetoskopske signale o svom zdravlju? Može li način i boja zvuka hrkanja otkriti stanje zdravlja diš-

nog sustava? Ne želim reći da ljudi hrču samo kad su bolesni. Hrkanje je po-put slobodne radio-frekvencije koja jednolično zuji; ono je jasan signal *moduliran* na dijagnostički osjetljiv način stanjem nosa i grla. Možda stoji mišljenje da se ženama više svida jasna svirka trube iz prohodnih bronhija od virusom zahuktalog hrkanja, no priznajem, teško mi je povjerovati da ga dobro prihváćaju. Znano je da ni osobna intuicija nije pouzdana. Možda bi neka liječnica, koja pati od nesanice, mogla provesti istraživanje o tome, a bilo bi zgodno da, usput, provjerava i onu drugu teoriju.

Ne treba preozbiljno shvatiti ova dva razmišljanja, potkrijepljena Hamiltonovom teorijom, o tome kako ženke odabiru zdrave mužjake. Najzanimljivije je što ova razmišljanja ukazuju na povezanost Hamiltonove teorije s Amotz Zahavijevom teorijom "opterećenja". Ako ste pratili moje razmatranje o muškom udu vidjeli ste da je muškarac ugrožen gubitkom udne kosti, što se nije dogodilo slučajno. Hidraulički sustav je učinkovit za pružanje dokaza upravo *zato* što ukrućivanje ponekad ne uspijeva.

#### Poglavlje 10

#### Ti češkaj moja leđa, ja ču na tvoja zajahati

str. 201.

Svi smo tako mislili, jer nismo uzeli u obzir golu slijepu kučad. To je vrsta go- tovo slijepih malih glodavaca bez dlake, koji žive u velikim podzemnim kolonijama u suhim predjelima Kenije, Somalije i Etiopije. Izgleda da su oni istinski "društveni kukci" među sisavcima. Prva istraživanja na zarobljenim kolonijama ovih životinja provela je Jennifer Jarvis sa Sveučilišta u Capetownu. Robert Brett proširio je istraživanje na terenu u Keniji, a u Americi Richard Alexander i Paul Sherman nastavljaju istraživati ponovno na zarobljenim kolonijama. Ova četvorica znanstvenika obećali su napisati zajedničku knjigu, koju očekujem s nestrpljenjem. U međuvremenu, ovaj prikaz nastao je na temelju nešto malo objavljenih radova i predavanja Paula Shermana i Roberta Bretta. Vidio sam koloniju slijepih kučeta u zoološkom vrtu u Londonu, gdje sam bio gost Briana Bertrama, tadašnjeg upravitelja odjela za sisavce.

Slijepa kučad obitava u rasprostranjenoj mreži podzemnih jazbina. U koloniji živi 70 do 80 životinja, ali taj broj može narasti na stotine. Mreža podzemnih jazbina jedne kolonije može biti ukupne duljine 4 do 5 kilometara. Godišnje jedna kolonija slijepih kučeta iskopa tri do četiri tone zemlje. Prokopavanje tunela je društvena djelatnost. Radilica na čelu probija tlo Zubima i prebacuje zemlju na živu transportnu vrpcu od pola tuceta malih, zahuktalih, ružičastih životinja. Čelnu radilicu povremeno zamjenjuje jedna od radilica iza nje. Samo jedna ženka u koloniji rada mlade tijekom nekoliko godina. Mislim da Jarvis ispravno primjenjuje pojmove koji se rabe za društvene kukce i naziva je maticom. Matica se pari samo s dva ili tri mužjaka. Sve ostale jedinke oba spola ne razmnožavaju se kao radilice u kukaca. Kao i kod mnogih vrsta društvenih kukaca, kad se ukloni matica, nekoliko dotada neplodnih ženki postaje plodno i započinje borbu za položaj matice.

Neplodne jedinke nazivaju se s pravom "radilicama". Radilice su oba spola kao i u termita (ali ne u mrava, pčela i osa kod kojih su to samo ženke). Posao koji

obavlja radilica slijepog kučeta ovisi o njezinoj veličini. Najmanje radilice, koje Jarvis naziva "čestim radilicama" kopaju i prenose zemlju, hrane mladunčad i vjerojatno oslobađaju maticu rada da bi se ona mogla posvetiti rađanju. Matica ima veće leglo nego glodavci njezine veličine što, također, podsjeća na maticu u društvenih kukaca. Najveće jedinke, nerotkinje, ne rade ništa, samo spavaju i jedu, dok sljepa kučad srednje veličine pokazuje neku sredinu u ponašanju, koju odlikuje više neprekinutost djelovanja kao u pčela, a ne sustav kasta kao kod većine mrvava.

Jarvis je u početku nazvala najveće neplodne životinje neradnicima. Zar one uistinu ništa ne rade? Već su opaženi neki znakovi, i u laboratoriju i na terenu, da su to vojnici koji brane koloniju kad je ugrožena. Zmije su im najveći neprijatelji. Također je moguće da djeluju kao "bačve hrane" slično "mednim čupovima" kod mrvava. Slijepa kučad su homokoprofagi, što je uljudan izraz koji znači da se hrane svojim izmetinama (ne isključivo, jer to bi proturječilo prirodnim zakonima). Možda je važna uloga velikih jedinki u tome da zadržavaju izmet u sebi dok ima hrane u izobilju tako da, kad ponestane hrane, postaju smočnica za nuždu — neka vrsta zatvorenog ureda za opskrbu hranom. Najviše me muči što slijepa kučad, čini se, nemaju kastu kao što su mlade krilate rasplodne jedinke u mrvava i termita, iako vrlo nalikuju društvenim kukcima. Naravno da imaju rasplodne jedinke, ali one nemaju krila da uzlete i raznesu svoje gene na udaljena područja. Koliko se zna, kolonije slijepih kučeta rastu šireći podzemni sustav jazbina. Očito da njihove prinove ne zauzimaju udaljene prostore kao u krilatih rasplodnih životinja. Ta je pojava toliko strana mojoj darvinističkoj spoznaji da moram malo nagadati. Slutim da ćemo jednog dana otkriti stadij rasprostiranja kojeg smo, iz nekog razloga, do sada previdjeli. Previše bi bilo nadati se da iznenada, doslovce, dobiju krila! No, možda će se na različite načine bolje prilagoditi životu na zemlji nego pod zemljom. Primjerice, možda će obrasti dlakama. Tjelesna temperatura u golih slijepih kučeta ne održava se na isti način kao u običnih sisavaca: oni više nalikuju "hladnokrvnim" gmazovima. Možda temperaturu održavaju zahvaljujući životu u zajednici, kao termiti i pčele, ili koriste stalnu temperaturu koju, kako znamo, ima svaki bolji podrum. Bilo kako bilo, moje bi hipotetske jedinke, koje bi se širile na udaljenije prostore, za razliku od podzemnih radilica mogle biti obične "toplokrvne" životinje. Posve je moguće da je neki već poznati dlakavi glodavac, do sada uvršten u drugu vrstu, pripadnik izgubljene kaste golih slijepih kučeta. Već se slično događalo! Primjer je jedna preobražena vrsta skakavaca koji živi osamljenički, skrovito i povučeno, uobičajeno za skakavce. No, u posebnim se okolnostima stubokom, štoviše zastrašujuće, mijenjaju. Raskrinkavaju se i postaju vidljivo prugasti, gotovo kao da svračaju pažnju na sebe. No, mijenja se i njihovo ponašanje. Napuštaju osamljenički život, udružuju se i postaju prijetnja. Od vremena legendarne biblijske kuge do danas niti jedna životinja nije toliko ugrožavala blagostanje ljudi. Roje se na milijarde. Krčeći žitna polja poput divovske žetelice, ostavljajući za sobom opustošenu stazu širine na desetke kilometara, prevaljujući i stotine kilometara dnevno, proždrigu 2000 tona usjeva na dan i odlaze sijući glad i propast. Možda je slično sa slijepim kučetima. Razlika između osamljeničke jedinke i njezinog društveničkog utjelovljenja velika je koliko i razlika između dviju kasta. Štoviše, isto kao što sada prepostavljamo da postoji "izgubljena kasta" slijepih kučeta, tako su

do 1921. godine skakavci Jekyll i skakavci Hydei svrstavani u pripadnike različitih vrsta.

Nažalost, malo je vjerojatno da su stručnjaci za sisavce bili na krivom putu sve do danas. Prije bih rekao da obična, nepromijenjena slijepa kučad, koja se ponекад može vidjeti nad zemljom, možda putuje dalje no što se misli. No, prije nego što posve napustimo umovanje o "promijenjenoj rasplodnoj jedinki", usporedba sa skakavcima pruža još jednu mogućnost. Možda slijepa kučad, uistinu, rađa promijenjene rasplodne jedinke, ali u okolnostima kakve se nisu pojatile zadnjih desetljeća. U Africi i na Srednjem Istoku još uvijek prijete pošasti skakavaca kakve su bile u biblijska vremena. U Sjevernoj Americi je, međutim, drukčije. Neke tamošnje vrste skakavaca imaju sposobnost prelaska u društveni oblik. Tako u Sjevernoj Americi nije bilo te pošasti tijekom ovog stoljeća, što bjelodano pokazuje da nije bilo odgovarajućih uvjeta za to (iako redovito izbijaju navale cvrčaka, jedne potpuno različite vrste napasnih kukaca, koje Amerikanci, u govornom jeziku, pogrešno nazivaju skakavcima). Ne bi bilo osobito iznenadenje da se i u Americi danas pojavi najezda skakavaca, jer vulkan nije ugašen, samo se pritajio. Da se prethodno nisu bilježili i skupljali podaci iz cijelog svijeta, pojava ovakve pošasti *bila bi* grdnno iznenađenje, jer se takvo što ne bi moglo očekivati od tako običnih, samotnjačkih i bezopasnih životinja kao što su skakavci. Što ako su slijepa kučad, slično američkim skakavcima, spremna za stvaranje drukčije kaste, namijenjene rasprostranjuvanju, no samo pod uvjetima, koji iz tko zna kojeg razloga nisu postojali u ovom stoljeću? Isto je tako moglo ostati nezabilježeno da je istočna Afrika u prošlom stoljeću pretrpjela najezdu dlakavih slijepih kučeta, koji su se kao lemuri širili po zemlji. A možda i *jest* sačuvano u legendama i sagama tamošnjih plemena.

### Poglavlje 11 Memi: novi umnoživači

str. 220.

Riječ mem pokazala se kao dobar mem. Danas ima široku uporabu, a 1988. godine dospjela je na službenu listu riječi, koje se predlažu za buduća izdanja rječnika *Oxford English Dictionaries*. Zato zabrinuto ponavljam da su moje predodžbe o ljudskoj kulturi toliko skromne da su gotovo ništavne. Moje težnje, a ima ih poprilično, streme u posve drugom smjeru. Pridajem skoro bezgraničnu moć pojavi samoumnajućih entiteta s malom pogreškom bilo gdje u svemiru, zbog toga što se sve više približavaju mogućnosti da postanu temelj darvinističkog odabiranja, koje tijekom dovoljnog broja naraštaja gradi vrlo zamršene sustave. Uvјeren sam da se, u odgovarajućim uvjetima, umnoživači sami od sebe povezuju i stvaraju sustave ili ustroje koji ih raznose i rade u korist njihovog stalnog umnožavanja. U prvih deset poglavlja *Sebičnog gena* pozornost se usmjerava na jednu vrstu replikatora, na gen. Govoreći o memima u zadnjem sam ih poglavljtu pokušao svesti na opći slučaj replikatora i pokazati da geni nisu jedini pripadnici te važne skupine. Nisam siguran posjeduje li okružje ljudskog roda sve ono što je potrebno za darvinistički razvoj. U svakom slučaju to je sporedno pitanje, što se mene tiče. Poglavlje 11 postići će svoju svrhu ako čitatelj zatvori knjigu s osjećajem da molekule DNK nisu jedini enti-

teti koji čine temelj darvinističke evolucije. Namjera mi je bila umanjiti gen a ne toliko predstaviti veliku teoriju o ljudskom rodu.

*str. 221.*

DNK je samoumnožavajući komadić hardvera. Svaki komadić ima određenu strukturu po kojoj se razlikuje od ostalih komadića DNK. Ako su memi u mozgu analogni genima, onda su i oni samoumnožavajuće moždane strukture, odnosno uzorci neuronskih niti, koji se stalno ponavljaju iz mozga u mozak. Iznosio sam to uvijek s nelagodom, jer o mozgu znamo daleko manje nego o genima pa nužno proizlazi da nam je nejasno kako bi, zapravo, mogla izgledati njegova struktura. Nedavno sam s olakšanjem primio vrlo zanimljiv rad Juana Deliusa sa Sveučilišta u Konstanzi, u Njemačkoj. Za razliku od mene Delius se ne mora ispričavati, jer on je istaknuti istraživač mozga, a ja se uopće ne bavim mozgom. Oduševljen sam, stoga, što je imao hrabrosti objaviti iscrpljivi prikaz mogućeg izgleda živčanog hardvera mema. Uz druge zanimljivosti, kojima se bavi, daleko temeljitije od mene istražuje usporedbu mema s nametnicima; ili još točnije, s čitavim spektrom nametnika na čijem su jednom kraju zločudni nametnici a na drugom njihovi bezopasni "simbionti". Njegov pristup osobito mi se sviđa upravo zbog mog osobnog zanimanja za djelovanje "proširenog fenotipa" u genima nametnika na ponašanje domaćina (pogledati poglavlje 13 ove knjige i, posebice, poglavlje 13 *Proširenog fenotipa*). Usput, Delius naglašava jasnú odvojenost mema od njihovih ("fenotipskih") učinaka. On neprestano ponavlja važnost kompleksa međusobno prilagođenih mema, u koje memi ulaze prema uzajamnoj podudarnosti.

*str. 225.*

Lako je bilo predvidjeti da će i elektronička računala jednom postati domaćinom samoumnožavajućih uzoraka podataka, odnosno mema. Računala se sve više međusobno povezuju u složenu mrežu zajedničkih podataka. Mnogi su od njih doslovno isprepleteni u razmjeni elektroničke pošte. Drugi dobivaju podatke na disketama koje se razmjenjuju. Računala su savršeno okružje za proučavat i širenje samoumnožavajućih programa. Pišući prvo izdanje knjige naivno sam pretpostavio da se mora pojavit neželjeni kompjutorski mem uslijed nehotične pogreške pri kopiranju ispravnog programa, te da to nije vjerojatno. Nažalost, bilo je to vrijeme bezazlenosti. Epidemija "virusa" i "crva", koje pakosni programeri namjerno šire, ubičajena je pošast za korisnike računala diljem svijeta. Koliko znam, moj je osobni disk bio zaražen tijekom dviju epidemija virusa protekle godine i takvo je redovito iskustvo korisnika koji često rabe svoje računalo. Neću spominjati imena tih virusa da ne bih priredio malu ogavnu zadovoljštinu malim ogavnim zločiniteljima. Rabim riječ "ogavan", jer se njihovo ponašanje u etičkom pogledu ne razlikuje od tehničara u laboratoriju za mikrobiologiju, koji namjerno zarazi pitku vodu i izazove epidemije, da bi se potom iz prikrajka cerekao oboljelim ljudima. Kažem "mali" jer se, radi o duhovnim ništarijama. Nije nikakva mudrost proizvesti virus za računalo. Svaki je nedoučeni programer u stanju programirati virus, a nedoučenih programera ima kao pljeve. Sam sam jedan od njih i neću se gnjaviti objašnjavanjem djelovanja virusa. Oviše je bjelodano.

Nešto je teže boriti se protiv virusa. Nesreća je u tome što izvrsni programeri

moraju gubiti dragocjeno vrijeme pišući programe za otkrivanje virusa, cijepljenje protiv virusa i slično (usporedba s liječničkim cijepljenjem je izvanredno pogodena i ide čak do pojma ubrizgavanja "oslabljenog soja" virusa). Opasnost je utrka u naoružanju, jer će iza svakog napredovanja u zaštiti od virusa ubrzo uslijediti protunapredovanje novih programa-virusa. Dosada su dobroćinatelji napisali većinu antivirusnih programa i oni su se besplatno dijelili korisnicima. Predviđam razvoj novog zanimanja, koje će se razgranati na unosne specijalizacije. "Liječnici za softver" po pozivu će obilaziti korisnike noseći crne torbe pune disketa za otkrivanje i liječenje virusnih bolesti. Rabim riječ "liječnici", no stvarni liječnici rješavaju prirodne nedaće, neizazvane ljudskom pakošću. Moji liječnici za softver slični su odvjetnicima. Oni rješavaju bespotrebne probleme koje je stvorio čovjek. Može li se, uopće, razaznati druga pojava proizvodača virusa, osim što se predstavljaju kao ljubitelji nereda. Obraćam im se: želite li, doista, utrti put zanimanju pametnih glupana? Ako ne, prestanite s igrom besmislenih memova i nadite bolju primjenu svojih skromnih programerskih sposobnosti.

str. 227.

Kako sam i očekivao, zapljasnula me je poplava pisama od žrtava vjere, koji se bune protiv moje osude vjere. Religija je uspješan ispiratelj mozga u svoju korist, osobito kod djece, i teško ju je zaustaviti. Sto je religija, zapravo? To je stanje duha koje navodi ljude da bez ikakvog dokaza vjeruju u nešto, bez obzira što. Kad postoje čvrsti dokazi, vjera je suvišna. Tim je gluplje papagajsko ponavljanje "evolucija je stvar vjerovanja". Ljudi vjeruju u evoluciju ne zato što to žele po svom uvjerenju, nego zato što postoji golema množina javno dostupnih dokaza.

Rekoh "bez obzira što" vjernici vjeruju, što podrazumijeva i vjeru u kojekakve gluposti, primjerice, električnog redovnika u zabavnom krimiću Douglasa Adamsa *Holistički detektivski ured Dirka Gentlyja*. On je stvoren da vjeruje umjesto vas i to mu odlično uspijeva. Srećemo ga na dan kad, usprkos svim dokazima, uporno vjeruje da je sve na svijetu ružičasto. Ne želim se svadati oko toga da ono što ljudi vjeruju mora nužno biti glupost. Može i ne mora.

Nema načina da se to utvrdi, kao niti u što se više vjeruje, jer se dokazi izričito izbjegavaju. Činjenica da iskrena vjera ne treba dokaze drži se njezinom najvećom vrlinom. To me je navelo da uvrstim priču o nevjernom Tomi, jedinom od dvanaestorice apostola, koji je, doista, vrijedan divljenja.

Vjera ne može pomicati planine (iako se naraštaji djece odgajaju da u to vjeruju). To vodi opasnom ludilu pa vjeru doživljavam kao opasnu duševnu bolest. Ljude se može navesti da tako snažno vjeruju u bilo što da su, u krajnjim slučajevima, za vjeru spremni ubiti i umrijeti bez razloga. Keith Henson je smislio naziv "memoidi" za "žrtve, koje su se zanijele memom do te mjere da im se njihov osobni opstanak čini bezznačajnim... U večernjim vijestima vidite mnogo takvih ljudi na mjestima kao što su Belfast i Bejrut." Vjera je dovoljno jaka da ljude učini neosjetljivim prema pozivima na milosrđe, oprštanje i osjećaje dostojeće čovjeka. Čini ih čak otpornim na strah, jer iskreno vjeruju da će ih mučenička smrt odvesti ravno u nebo. Kakvo oružje! Religijski osjećaji zaslizuju posebno poglavje u analima ratne tehnologije ravnopravno uz luk i strijelu, ratnog konja, tenk i hidrogensku bombu.

*str. 229.*

Optimistički ton mog zaključka pobudio je nevjericu kritičara koji misle da to nije u skladu sa sadržajem knjige. S jedne strane stižu zamjerke od društvenih biologa koji teoretiziraju ljubomorno zagovarajući važnost utjecaja gena. S druge strane, prigovori dolaze iz potpuno suprotnog tabora, od velikih propovjednika ljevice, koji ljubomorno čuvaju omiljenu demonološku ikonu! "Redukcionizam" je osobni zloduh Rosea, Kamina i Lewontina u njihovoj knjizi *Ne u nasim genima*; svi najbolji pristalice redukcionizma su ujedno i "deterministi" ili još bolje "genetički deterministi".

Za redukcioniste je mozak određen biološki predmet, čija su svojstva odgovorna za ponašanje koje opažamo, kao i za misli ili namjere o kojima po njemu zaključujemo... Tako bi stanje stvari trebalo u cijelosti biti sukladno načelima društvene biologije koja nude Wilson i Dawkins. Prihvatimo li ga, međutim, dovodimo ih pred dvojbu da najprije dokazuju pretežnu urodenost ljudskog ponašanja, što im, kao slobodoljubivim ljudima, nije privlačno (prkos, indoktrinacija i drugo), pa da se, potom, zapletu u slobodoljubive moralne brige o odgovornosti za kažniva djela ako su ona, poput svih ostalih djela, biološki određena. Da bi izbjegli to pitanje, Wilson i Dawkins prizivaju slobodnu volju, koja nam omogućuje da ne slušamo naredbe svojih gena ako to želimo... Ovo je, u biti, povratak drskom kartezijanstvu, dvojakom *deus ex machina*.

*Muslim* da Rose i njegovi suradnici prigovaraju da nam je vuk sit i koza cijela. Ne možemo biti "genetički deterministi" i vjerovati u "slobodnu volju". Muslim da govorim u ime profesora Wilsona, kao i u svoje, kad kažem da smo mi "genetički deterministi" samo u njihovim očima. Oni ne razumiju (očito, iako je teško povjerovati) da je savršeno moguće da geni statistički utječu na ljudsko ponašanje ali da se, istovremeno, taj utjecaj može mijenjati, poništiti ili obrnuti pod nekim drugim djelovanjem. Statistički geni moraju djelovati na svaki uzorak ponašanja koji se razvio prirodnim odabiranjem, na isti način kao i sve ostalo podložno prirodnom odabiranju. Zato se oni moraju složiti s tim da ima gena koji djeluju na spolnu želju — na isti način kao što geni utječu na sve ostalo. Pretpostavljam da nemaju teškoća obuzdati spolne želje kad je to društveno nužno. Što je u tome dvojako? Bjelodano ništa. Nije ni dvojako od mene što zagovaram pobunu "protiv samovolje sebičnih umnoživača". Naši su mozgovi dovoljno odvojeni i neovisni o genima da se mogu protiv njih pobuniti. Kao što je već rečeno, donekle to činimo svaki puta kad rabimo sredstva protiv začeća. Nema razloga da se još više ne pobunimo.

# IZVORI

Neka od sljedećih djela se ne navode u tekstu, a na ostale se pozivam u kazalu na kraju knjige.

1. ALEXANDER, R. D. (1961.) Aggressiveness, territoriality, and sexual behavior in field crickets. *Behaviour* 17, 130-223.
2. ALEXANDER, R. D. (1974.) The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5, 325-383.
3. ALEXANDER, R. D. (1980.) *Darwinism and Human Affairs*. London: Pitman.
4. ALEXANDER, R. D. (1987.) *The Biology of Moral Systems*. New York: Aldine de Gruyter.
5. ALEXANDER, R. D. i SHERMAN, P. W. (1977.) Local mate competition and parental investment in social insects. *Science* 96, 494-500.
6. ALLEE, W. C. (1938.) *The Social Life of Animals*. London: Heinemann.
7. ALTMANN, S. A. (1979.) Altruistic behaviour: the fallacy of kin deployment. *Animal Behaviour* 27, 958-959.
8. ALVAREZ, F., DE REYNA, A., i SEGURA, H. (1976.) Experimental brood-parasitism of the magpie (*Pica pica*). *Animal Behaviour* 24, 907-916.
9. ANON. (1989.) Hormones and brain structure explain behaviour. *New Scientist* 121 (1649.), 35.
10. AOKI, S. (1987.) Evolution of sterile soldiers in aphids. U *Animal Societies: Theories and facts* (izd. Y. Ito, J. L. Brown, and J. Kikkawa.). Tokyo: Japan Scientific Societies Press, str. 53-65.
11. ARDREY, R. (1970.) *The Social Contract*. London: Collins.
12. AXELROD, R. (1984.) *The Evolution of Cooperation*. New York: Basic Books.
13. AXELROD, R. i HAMILTON, W. D. (1981.) The evolution of cooperation. *Science* 21 1, 1390-1396.
14. BALDWIN, B. A. i MEESE, G. B. (1979.) Social behaviour in pigs studied by means of operant conditioning. *Animal Behaviour* 27, 947-957.

15. BARTZ, S. H. (1979.) *Evolution of eusociality in termites*. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 76 (II), 5764-5768.
16. BASTOCK, M. (1967.) *Courtship: A Zoological Study*. London: Heinemann.
17. BATESON, P. (1983.) Optimal outbreeding. U *Mate Choice* (izd. P. Bateson.). Cambridge: Cambridge University Press, str. 257-277.
18. BELL, G. (1982.) *The Masterpiece of Nature*. London: Croom Helm.
19. BERTRAM, B. C. R. (1976.) Kin selection in lions and in evolution. U *Growing Points in Ethology* (izd. P. P. G. Bateson and R. A. Hinde.). Cambridge: Cambridge University Press, str. 281-301 .
20. BONNER, J. T. (1980.) *The Evolution of Culture in Animals*. Princeton: Princeton University Press.
21. BOYD, R. i LORBERBAUM, J. P. (1987.) No pure strategy is evolutionarily stable in the repeated Prisoner's Dilemma game. *Nature* 327, 58-59.
22. BRETT, R. A. (1986.) The ecology and behaviour of the naked mole rat (*Heterocephalus glaber*). Ph. D. thesis, University of London.
23. BROADBENT, D. E. (1961.) *Behaviour*. London: Eyre and Spottiswoode.
24. BROCKMANN, H. J. i DAWKINS, R. (1979.) Joint nesting in a digger wasp as an evolutionarily stable preadaptation to social life. *Behaviour* 71, 203-245.
25. BROCKMANN, H. J., GRAFEN, A., i DAWKINS, R. (1979.) Evolutionarily stable nesting strategy in a digger wasp. *Journal of Theoretical Biology* 77, 473-496.
26. BROOKE, M. De L. i DA VIES, N. B. (1988.) Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. *Nature* 335, 630-632.
27. BURGESS, J. W. (1976.) Social spiders. *Scientific American* 234 (3), 101-106.
28. BURK, T. E. (1980.) An analysis of social behaviour in crickets. D. Phil, thesis, University of Oxford.
29. CAIRNS-SMITH, A. G. (1971.) *The Life Puzzle*. Edinburgh: Oliver and Boyd.
30. CAIRNS-SMITH, A. G. (1982.) *Genetic Takeover*. Cambridge: Cambridge University Press.
31. CAIRNS-SMITH, A. G. (1985.) *Seven Clues to the Origin of Life*. Cambridge: Cambridge University Press.
32. CAVALLI-SFORZA, L. L. (1971.) Similarities and dissimilarities of sociocultural and biological evolution. U *Mathematics in the Archaeological and Historical Sciences* (izd. F. R. Hodson, D. G. Kendall, and P. Tautu.). Edinburgh: Edinburgh University Press, str. 535-541.
33. CAVALLI-SFORZA, L. L. i FELDMAN, M. W. (1981.) *Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach*. Princeton: Princeton University Press.
34. CHARNOV, E. L. (1978.) Evolution of eusocial behavior: offspring choice or parental parasitism? *Journal of Theoretical Biology* 75, 451-465.

35. CHARNOV, E. L. i KREBS, J. R. (1975.) The evolution of alarm calls: altruism or manipulation? *American Naturalist* 109, 107-112.
36. CHERFAS, J. i GRIBBIN, J. (1985.) *The Redundant Male*. London: Bodley Head.
37. CLOAK, F. T. (1975.) Is a cultural ethology possible? *Human Ecology* 3, 161-182.
38. CROW, J. F. (1979.) Genes that violate Mendel's rules. *Scientific American* 240 (2), 104-113.
39. CULLEN, J. M. (1972.) Some principles of animal communication. U *Non-verbal Communication* (izd. R. A. Hinde). Cambridge: Cambridge University Press, str. 101-122.
40. DALY, M. i WILSON, M. (1982.) *Sex, Evolution and Behavior*. 2nd edition. Boston: Willard Grant.
41. DARWIN, C. R. (1859.) *The Origin of Species*. London: John Murray.
42. DA VIES, N. B. (1978.) Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. *Animal Behaviour* 26, 138-147.
43. DAWKINS,M.S. (1986.) *Unraveling Animal Behaviour*. Harlow: Longman.
44. DAWKINS, R. (1979.) In defence of selfish genes. *Philosophy* 56, 556-573.
45. DAWKINS, R. (1979.) Twelve misunderstandings of kin selection. *Zeitschrift für Tierpsychologie* 51, 184-200.
46. DAWKINS, R. (1980.) Good strategy or evolutionarily stable strategy? U *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture* (izd. G. W. Barlow and J. Silverberg.). Boulder, Colorado: Westview Press, str. 331-367.
47. DAWKINS, R. (1982.) *The Extended Phenotype*. Oxford: W. H. Freeman.
48. DAWKINS, R. (1982.) Replicators and vehicles. U *Current Problems in Sociobiology* (izd. King's College Sociobiology Group). Cambridge: Cambridge University Press, str. 45-64.
49. DAWKINS, R. (1983.) Universal Darwinism. U *Evolution from Molecules to Men* (izd. D. S. Bendall). Cambridge: Cambridge University Press, str. 403-425.
50. DAWKINS, R. (1986.) *The Blind Watchmaker*. Harlow: Longman.
51. DAWKINS, R. (1986.) Sociobiology: the new storm in a teacup. U *Science and Beyond* (izd. S. Rose and L. Appignanesi). Oxford: Basil Blackwell, str. 61-78.
52. DAWKINS, R. (1989.) The evolution of evolvability. U *Artificial Life* (izd. C. Langton). Santa Fe: Addison-Wesley, str. 201-220.
53. DAWKINS, R. (1991.) Worlds in microcosm. U *Man, Environment and God* (izd. N. Spurway.). Oxford: Basil Blackwell.
54. DAWKINS, R. i CARLISLE, T. R. (1976.) Parental investment, mate desertion and a fallacy. *Nature* 262, 131-132.
55. DAWKINS, R. i KREBS, J. R. (1978.) Animal signals: information or manipulation? U *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (izd. J. R. Krebs and N. B. Davies). Oxford: Blackwell Scientific Publications, str. 282-309.

56. DAWKINS R. i KREBS, J. R. (1979.) Arms races between and within species. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* 205, 489-511.
57. DE VRIES, P. J. (1988.) The larval ant-organs of *Thisbe irenea* (Lepidoptera: Riodinidae) and their effects upon attending ants. *Zoological Journal of the Linnean Society* 94, 379-393.
58. DELIUS, J. D. (1990.) Of mind memes and brain bugs: a natural history of culture. U *The Nature of Culture* (izd. W. A. Koch). Bochum: Studienlag Brockmeyer.
59. DENNETT, D. C. (1989.) The evolution of consciousness. U *Reality Club* 3 (izd. J. Brockman). New York: Lynx Publications.
60. DEWSBURY, D. A. (1982.) Ejaculate cost and male choice. *American Naturalist* 119, 601-610.
61. DIXSON, A. F. (1987.) Baculum length and copulatory behavior in primates. *American Journal of Primatology* 13, 51-60.
62. DOBZHANSKY, T. (1962.) *Mankind Evolving*. New Haven: Yale University Press.
63. DOOLITTLE, W. F. and SAPIENZA, C. (1980.) Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution. *Nature* 284, 601-603.
64. EHRLICH, P. R., EHRLICH, A. H., i HOLDREN, J. P. (1973.) *Human Ecology*. San Francisco: Freeman.
65. EIBL-EIBESFELDT, I. (1971.) *Love and Hate*. London: Methuen.
66. EIGEN, M., GARDINER, W., SCHUSTER, P., i WINKLER-OSWATITSCH, R. (1981.) The origin of genetic information. *Scientific American* 244 (4), 88-118.
67. ELDREDGE, N. i GOULD, S. J. (1972.) Punctuated equilibrium: an alternative to phyletic gradualism. U *Models in Paleobiology* (izd. J. M. Schopf). San Francisco: Freeman Cooper, str. 82-115.
68. FISCHER, E. A. (1980.) The relationship between mating system and simultaneous hermaphroditism in the coral reef fish, *Hypoplectrus nigricans* (Serranidae). *Animal Behaviour* 28, 620-633.
69. FISHER, R. A. (1930.) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.
70. FLETCHER, D. J. C. i MICHENER, C. D. (1987.) *Kin Recognition in Humans*. New York: Wiley.
71. FOX, R. (1980.) *The Red Lamp of Incest*. London: Hutchinson.
72. GALE, J. S. i EAVES, L. J. (1975.) Logic of animal conflict. *Nature* 254, 463-464.
73. GAMLIN, L. (1987.) Rodents join the commune. *New Scientist* 115 (1571), 40-47.
74. GARDNER, B. T. i GARDNER, R. A. (1971.) Two-way communication with an infant chimpanzee. U *Behavior of Non-human Primates* 4 (izd. A. M. Schrier and F. Stollnitz). New York: Academic Press, str. 117-184.
75. GHISELIN, M. T. (1974.) *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*. Berkeley: University of California Press.

76. GOUID, S. J. (1980.) *The Panda's Thumb*. New York: W. W. Norton.
77. GOULD, S. J. (1983.) *Hen's Teeth and Horse's Toes*. New York: W. W. Norton.
78. GRAFEN, A. (1984.) Natural selection, kin selection and group selection. U *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (izd. J. R. Krebs and N. B. Davies). Oxford: Blackwell Scientific Publications, str. 62-84.
79. GRAFEN, A. (1985.) A geometric view of relatedness. U *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* (izd. R. Dawkins and M. Ridley), 2, str. 28-89.
80. GRAFEN, A. (forthcoming.). Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. Rukopis u pripremi.
81. GRAFEN, A. and SIBLY, R. M. (1978.) A model of mate desertion. *Animal Behaviour* 26, 645-652.
82. HALDANE, J. B. S. (1955.) Population genetics. *New Biology* 18, 34-51.
83. HAMILTON, W. D. (1964.) The genetical evolution of social behaviour (I i II). *Journal of Theoretical Biology* 7, 1-16; 17-52.
84. HAMILTON, W. D. (1966.) The moulding of senescence by natural selection. *Journal of Theoretical Biology* 12, 12-45.
85. HAMILTON, W. D. (1967.) Extraordinary sex ratios. *Science* 156, 477-488.
86. HAMILTON, W. D. (1971.) Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31, 295-311.
87. HAMILTON, W. D. (1972.) Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3, 193-232.
88. HAMILTON, W. D. (1975.) Gamblers since life began: barnacles, aphids, elms. *Quarterly Review of Biology* 50, 175-180.
89. HAMILTON, W. D. (1980.) Sex versus non-sex versus parasite. *Oikos* 35, 282-290.
90. HAMILTON, W. D. i ZUK, M. (1982.) Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218, 384-387.
91. HAMPE, M. i MORGAN, S. R. (1987.) Two consequences of Richard Dawkins' view of genes and organisms. *Studies in the History and Philosophy of Science* 19, 119-138.
92. HANSELL, M. H. (1984.) *Animal Architecture and Building Behaviour*. Harlow: Longman.
93. HARDIN, G. (1978.) Nice guys finish last. U *Sociobiology and Human Nature* (izd. M. S. Gregory, A. Silvers and D. Sutch). San Francisco: Jossey Bass. str. 183-194.
94. HENSON, H. K. (1985.) Memes, L5 and the religion of the space colonies. *L5 News*, rujan 1985, str. 5-8.
95. HINDE, R. A. (1974.) *Biological Bases of Human Social Behaviour*. New York: McGraw-Hill.
96. HOYLE, F. i ELLIOT, J. (1962.) *A for Andromeda*. London: Souvenir Press.
97. HULL, D. L. (1980.) Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11, 311-332.

98. HULL, D. L. (1981.) *Units of evolution: a metaphysical essay*. U *The Philosophy of Evolution* (izd. U. L. Jensen and R. Harre). Brighton: Harvester, str. 23-44.
99. HUMPHREY, N. (1986.) *The Inner Eye*. London: Faber and Faber.
100. JARVIS, J. U. M. (1981.) Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. *Science* 212, 571-573.
101. JENKINS, P. F. (1978.) Cultural transmission of song patterns and dialect development in a free-living bird population. *Animal Behaviour* 26, 50-78.
102. KALMUS, H. (1969.) Animal behaviour and theories of games and of language. *Animal Behaviour* 17, 607-617.
103. KREBS, J. R. (1977.) The significance of song repertoires - the Beau Geste hypothesis. *Animal Behaviour* 25, 475-478.
104. KREBS, J. R. i DAWKINS, R. (1984.) Animal signals: mind-reading and manipulation. U *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (izd. J. R. Krebs and N. B. Davies), 2nd edition. Oxford: Blackwell Scientific Publications, str. 380-402.
105. KRUUK, H. (1972.) *The Spotted Hyena: A Study of Predation and Social Behavior*. Chicago: Chicago University Press.
106. LACK, D. (1954.) *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford: Clarendon Press.
107. LACK, D. (1966.) *Population Studies of Birds*. Oxford: Clarendon Press.
108. LE BOEUF, B. J. (1974.) Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American Zoologist* 14, 163-176.
109. LEWIN, B. (1974.) *Gene Expression*, volume 2. London: Wiley.
110. LEWONTIN, R. C. (1983.) The organism as the subject and object of evolution. *Scientia* 118, 65-82.
111. LIDICKER, W. Z. (1965.) Comparative study of density regulation in confined populations of four species of rodents. *Researches on Population Ecology* 7 (27), 57-72.
112. LOMBARDO, M. P. (1985.) Mutual restraint in tree swallows: a test of the Tit for Tat model of reciprocity. *Science* 227, 1363-1365.
113. LORENZ, K. Z. (1966.) *Evolution and Modification of Behavior*. London: Methuen.
114. LORENZ, K. Z. (1966.) *On Aggression*. London: Methuen.
115. LURIA, S. E. (1973.) *Life - the Unfinished Experiment*. London: Souvenir Press.
116. MACARTHUR, R. H. (1965.) Ecological consequences of natural selection. U *Theoretical and Mathematical Biology* (izd. T. H. Waterman and H. J. Morowitz.). New York: Blaisdell. str. 388-397.
117. MACKIE, J. L. (1978.) The law of the jungle: moral alternatives and principles of evolution. *Philosophy* 53, 455-464. Reprint u *Persons and Values* (izd. J. Mackie and P. Mackie, 1985.). Oxford: Oxford University Press, str. 120-131.

118. MARGULIS, L. (1981.) *Symbiosis in Cell Evolution*. San Francisco: W. H. Freeman.
119. MARLER, P. R. (1959.) Developments in the study of animal communication. U *Darwin's Biological Work* (izd. P. R. Bell). Cambridge: Cambridge University Press, str. 150-206.
120. MAYNARD SMITH, J. (1972.) ~~Game theory and the evolution of fighting~~. U J. Maynard Smith, *On Evolution*. Edinburgh: Edinburgh University Press, str. 8-28.
- 191 MAYNARD SMITH, J. (1974.) The theory of games and the evolution of animal conflict.** *Journal of Theoretical Biology* 47, 209-221.
122. MAYNARD SMITH, J. (1976.) Group selection. *Quarterly Review of Biology* 51, 277-283.
123. MAYNARD SMITH, J. (1976.) Evolution and the theory of games. *American Scientist* 64, 41-45.
124. MAYNARD SMITH, J. (1976.) Sexual selection and the handicap principle. *Journal of Theoretical Biology* 57, 239-242.
125. MAYNARD SMITH, J. (1977.) Parental investment: a prospective analysis. *Animal Behaviour* 25, 1-9.
126. MAYNARD SMITH, J. (1978.) *The Evolution of Sex*. Cambridge: Cambridge University Press.
127. MAYNARD SMITH, J. (1982.) *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge University Press.
128. MAYNARD SMITH, J. (1988.) *Games, Sex and Evolution*. New York: Harvester Wheatsheaf.
129. MAYNARD SMITH, J. (1989.) *Evolutionary Genetics*. Oxford: Oxford University Press.
130. MAYNARD SMITH, J. i PARKER, G. A. (1976.) The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* 24, 159-175.
131. MAYNARD SMITH, J. i PRICE, G. R. (1973.) The logic of animal conflicts. *Nature* 246, 15-18.
132. MCFARLAND, D. J. (1971.) *Feedback Mechanisms in Animal Behaviour*. London: Academic Press.
133. MEAD, M. (1950.) *Male and Female*. London: Gollancz.
134. MEDAWAR, P. B. (1952.) *An Unsolved Problem in Biology*. London: H. K. Lewis.
135. MEDAWAR, P. B. (1957.) *The Uniqueness of the Individual*. London: Methuen.
136. MEDAWAR, P. B. (1961.) Review of P. Teilhard de Chardin, *The Phenomenon of Man*. Reprint u P. B. Medawar (1982.) *Pluto's Republic*. Oxford: Oxford University Press.
137. MICHOD, R. E. i LEVIN, B. R. (1988.) *The Evolution of Sex*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
138. MIDGLEY, M. (1979.) Gene-juggling. *Philosophy* 54, 439-458.

139. MONOD, J. L. (1974.) *On the molecular theory of evolution.* U *Problems of Scientific Revolution* (izd. R. Harre). Oxford: Clarendon Press, str. 11-24.
140. MONTAGU, A. (1976.) *The Nature of Human Aggression.* New York: Oxford University Press.
141. MORAVEC, H. (1988.) *Mind Children.* Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
142. MORRIS, D. (1957.) "Typical Intensity" and its relation to the problem of ritualization. *Behaviour II*, 1-21.
143. Nuffield *Biology Teachers Guide IV* (1966.) London: Longmans, str. 96.
144. ORGEL, L. E. (1973.) *The Origins of Life.* London: Chapman and Hall.
145. ORGEL, L. E. i CRICK, F. H. C. (1980.) Selfish DNA: the ultimate parasite. *Nature* 284, 604-607.
146. PACKER, C. and PUSEY, A. E. (1982.) Cooperation and competition within coalitions of male lions: kin-selection or game theory? *Nature* 296, 740-742.
147. PARKER, G. A. (1984.) Evolutionary stable strategies. U *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (izd. J. R. Krebs and N. B. DAVIES), 2nd edition. Oxford: Blackwell Scientific Publications, str. 62-84.
148. PARKER, G. A., BAKER, R. R., i SMITH, V. G. F. (1972.) The origin and evolution of gametic dimorphism and the male-female phenomenon. *Journal of Theoretical Biology* 36, 529-553.
149. PAYNE, R. S. i MCVAY, S. (1971.) Songs of humpback whales. *Science* 173, 583-597.
150. POPPER, K. (1974.) The rationality of scientific revolutions. U *Problems of Scientific Revolution* (izd. R. Harre). Oxford: Clarendon Press, str. 72-101.
151. POPPER, K. (1978.) Natural selection and the emergence of mind. *Dialectica* 32, 339-355.
152. RIDLEY, M. (1978.) Paternal care. *Animal Behaviour* 26, 904-932.
153. RIDLEY, M. (1985.) *The Problems of Evolution.* Oxford: Oxford University Press.
154. ROSE, S., KAMIN, L. J., i LEWONTIN, R. C. (1984.) *Not In Our Genes.* London: Penguin.
155. ROTHENBUHLER, W. C. (1964.) Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. IV. Responses of F<sub>1</sub> and backcross generations to disease-killed brood. *American Zoologist* 4, 111-123.
156. RYDER, R. (1975.) *Victims of Science.* London: Davis-Poynter.
157. SAGAN, L. (1967.) On the origin of mitosing cells. *Journal of Theoretical Biology* 14, 225-274.
158. SAHLINS, M. (1977.) *The Use and Abuse of Biology.* Ann Arbor: University of Michigan Press.
159. SCHUSTER, P. i SIGMUND, K. (1981.) Coyness, philandering and stable strategies. *Animal Behaviour* 29, 186-192.

160. SEGER, J. i HAMILTON, W. D. (1988.) *Parasites and sex*. U *The Evolution of Sex* (izd. R. E. Michod and B. R. Levin). Sunderland, Massachusetts: Sinauer. str.176-93.
161. SEGER, J. i HARVEY, P. (1980.) The evolution of the genetical theory of social behaviour. *New Scientist* 87 (1208), 50-51.
162. SHEPPARD, P. M. (1958.) *Natural Selection and Heredity*. London: Hutchinson.
163. SIMPSON, G. G. (1966.) The biological nature of man. *Science* 152, 472-478.
164. SINGER, P. (1976.) *Animal Liberation*. London: Jonathan Cape.
165. SMYTHE, N. (1970.) On the existence of "pursuit invitation" signals in mammals. *American Naturalist* 104, 491-494.
166. STERELNY, K. i KITCHER, P. (1988.) The return of the gene. *Journal of Philosophy* 85, 339-361.
167. SYMONS, D. (1979.) *The Evolution of Human Sexuality*. New York: Oxford University Press.
168. TINBERGEN, N. (1953.) *Social Behaviour in Animals*. London: Methuen.
169. TREISMAN, M. i DAWKINS, R. (1976.) The cost of meiosis - is there any? *Journal of Theoretical Biology* 63, 479-484.
170. TRIVERS, R. L. (1971.) The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* 46, 35-57.
171. TRIVERS, R. L. (1972.) Parental investment and sexual selection. U *Sexual Selection and the Descent of Man* (izd. B. Campbell). Chicago: Aldine. str. 136-179.
172. TRIVERS, R. L. (1974.) Parent - offspring conflict. *American Zoologist* 14, 249-264.
173. TRIVERS, R. L. (1985.) *Social Evolution*. Menlo Park: Benjamin/Cummings.
174. TRIVERS, R. L. i HARE, H. (1976.) Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191, 249-263.
175. TURNBULL, C. (1972.) *The Mountain People*. London: Jonathan Cape.
176. WASHBURN, S. L. (1978.) Human behavior and the behavior of other animals. *American Psychologist* 33, 405-418.
177. WELLS, P. A. (1987.) Kin recognition in humans. U *Kin Recognition in Animals* (izd. D. J. C. Fletcher and C. D. Michener). New York: Wiley, str. 395-415.
178. WICKLER, W. (1968.) *Mimicry*. London: World University Library.
179. WILKINSON, G. S. (1984.) Reciprocal food-sharing in the vampire bat. *Nature* 308, 181-184.
180. WILLIAMS, G. C. (1957.) Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution II*, 398-411.
181. WILLIAMS, G. C. (1966.) *Adaptation and Natural Selection*. Princeton: Princeton University Press.

182. WILLIAMS, G. C. (1975.) *Sex and Evolution*. Princeton: Princeton University Press.
183. WILLIAMS, G. C. (1985.) A defense of reductionism in evolutionary biology. U *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* (izd. R. Dawkins i M. Ridley), 2, str. 1-27.
184. WILSON, E. O (1971.) *The Insect Societies*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
185. WILSON, E. O. (1975.) *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
186. WILSON, E. O. (1978.) *On Human Nature*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
187. WRIGHT, S. (1980.) Genie and organismic selection. *Evolution* 34, 825-843.
188. WYNNE-EDWARDS, V. C. (1962.) *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Edinburgh: Oliver and Boyd.
189. WYNNE-EDWARDS, V. C. (1978.) Intrinsic population control: an introduction. U *Population Control by Social Behaviour* (izd. F. J. Ebling and D. M. Stoddart). London: Institute of Biology, str. 1-22.
190. WYNNE-EDWARDS, V. C. (1986.) *Evolution Through Group Selection*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
191. YOM-TOV, Y. (1980.) Intraspecific nest parasitism in birds. *Biological Reviews* 55, 93-108.
192. YOUNG, J. Z. (1975.) *The Life of Mammals*. 2nd edition. Oxford: Clarendon Press.
193. ZAHAVI, A. (1975.) Mate selection — a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53, 205-214.
194. ZAHAVI, A. (1977.) Reliability in communication systems and the evolution of altruism. U *Evolutionary Ecology* (izd. B. Stonehouse and C. M. Perrins). London: Macmillan. str. 253-259.
195. ZAHAVI, A. (1978.) Decorative patterns and the evolution of art. *New Scientist* 80 (1125), 182-184.
196. ZAHAVI, A. (1987.) The theory of signal selection and some of its implications. U *International Symposium on Biological Evolution*, Bari, 9. - 14. travnja 1985. (izd. V. P. Delfino). Bari: Adriatici Editrici. str. 305-327.
197. ZAHAVI, A. Personal communication, quoted by permission.

#### RAČUNALNI PROGRAM

198. DAWKINS, R. (1987.) Blind Watchmaker: an application for the Apple Macintosh computer. New York i London: W. W. Norton.

# KAZALO I KLJUČ ZA IZVORE

Odlučio sam ne prekidati tekst navodima literature. Kazalo bi čitateljima trebalо omogućiti traženje literature o određenim temama. Brojevi u zagradama označavaju broj pod kojim se neki naslov navodi u izvorima. Ostali brojevi označavaju stranice knjige, kao u svim kazalima. Uz izraze koji se često upotrebljavaju nisu navedene sve stranice na kojima se pojavljuju, već samo one na kojima su objašnjeni.

- A
- Adams, D. 302-303, 323  
agresija 83-103  
albino 107  
aleli 38, (129)  
Alexander, R. D.  
roditeljsko manipuliranje 158-163,  
201, 313-314 (2, 3)  
slijepo kuće 319-320, (22, 73,  
100)  
šturak 100-101  
"ujak-učinak" 314, (2)  
altruizam *vidi* nesebičnost  
Alvarez, F. et al. 157, (8)  
aminokiseline 24-25, 34-35 (115,  
129)  
Andromeda, analogija 68-69, 239,  
305, (96)  
Arapesi 219, (133)  
Ardrey, R. 12, 18, 19, 132, 173,  
198, (11)  
Arias de Reyna, L. 157 (8)  
Ashworth, T. 254  
atomska bomba 256  
Axelrod, R. 232-262, 306, (12, 13)
- B
- Baker, R. R. 317, (148)
- bakterije  
i potkornjaci 273  
osvetničke, 258  
Bateson, P. 313, (17)  
Bertram, B. C. R. 124-125, 319, (19)  
Bodmer, W. F. 57  
bogomoljka 15-16, 180  
*Bothriomyrmex regicidus* i *B.*  
*decapitans* **281-282**  
Boyd, R. 246, (21)  
brašnari 271-272  
bratoubojstvo, 158-159  
Brett, R. A. 319, (22)  
Bruceov učinak 173  
Burgess, J. W. 99,(27)
- C
- Cairns-Smith, A. G. 34, 298, (29, 30,  
31, 50)  
Carlisle, T. R. 181, 315, (54)  
Cavalli-Sforza, L. L. 219 (32, 33)  
cave teorija 196  
celibat 227  
Charnov, E. L.  
poziv na uzbunu 197, (35)  
sukob roditelji/potomstvo 313, (34)
- cistron 40  
Cloak, F. T. 219, (37)

- Crick, F. H. C. 301, (144)  
 crossing-over 21, 56, (129)  
 Crow, J. 265, (38)  
 Cullen, J. M. 219
- Č**  
 čikaški gangsteri, analogija 12, 14, (138)  
 čimpanze, komuniciranje 20-21, 80, (74)
- D**  
 dabrova brana 277 (47, 92)  
 Darwin, C. R. 11, 23, 25, 29, 46-47, 184-185, 224, (41)  
 davatelji krvi 259-260  
 Delius, J. D. 324, (58)  
 Dennett, D. C. 304-306, (59)  
 determinizam 297, 324, (47, 51, 154)  
 DNK 26, 33-35, 48,(115, 129)  
 "sebična" 58, 210, 301-302, (63, 145)  
 dominantni gen 38, (129)  
 društveni kukci 199-209, 309-310, (5, 88, 174, 184)
- E**  
 Eaves, L. J. 309, (72)  
 Eibl-Eibesfeldt, I. 12, (65)  
 Eigen, M. 298, (66)  
 ekologija 103  
 elektronski uredaji 63  
 Elliot, J. 68, (96)  
 enzimi 286-287  
 epideiktičko ponašanje 135, 140-142, (188)  
 erekcija, 278  
 ESS 86-105, (46, 127, 131, 147)  
 definicija 86-87, 308, (121, 127)  
 napuštanje partnera 172-180, (54, 171)  
 određivanje spola 169-170  
 recipročna nesebičnost 211-214, 243  
 usvajanje 124  
 evolucijsko stabilna strategija *vidi EES*  
 evolucijsko stabilni skup 105, 226, 228
- F**  
 fenotip 264  
 Fischer, E. 259, (13, 68)  
 Fisher, R. A.  
 odnos spolova 168, 203, 205  
 roditeljski troškovi 146  
 spolno odabiranje 184-185, 317  
 srodstvo 109
- G**  
 Gale, J. S. 307, (72)  
 galebovi 15, 122-123  
 gamete 166  
 Gardner, B. T. i R. A. 80, (74)  
 gazele 21, 198  
 geni  
 besmrtni 44-49  
 cistron 40 skup 37, 225  
 definicija 40, 45 (181)  
 dugovječnost 28, 36, 41-43, 47-48, 222  
 i drugi umnoživači 321-322  
 i memi 222-224, 323-324  
 jedinica odabiranja 18, 22, 44-49, (47, 181, 183)  
 koji ometaju razdvajanje 265, (38)  
 mutatori 58  
 porijeklo 23-31  
 rijetki 311  
 višak 58-59, 210, 301-302, (63, 145)  
 "za" nesebičnost 76  
 genska zaliha 38, 59, 105  
 Goodall, J. 268  
 Gould, S. J. 299-300, 301, (76, 77)  
 grdobina 80, (178)  
 grgeći 98, (168)
- H**  
 Haldane, J. B. S. 109, 116, (82)  
 Hamilton, W. D.  
 društveni kukci 201-203  
 ESS i odnos spolova 86, (85)  
 odnos spolova kod pčela 207, (88)  
 rodačko odabiranje 109-128 (83, 87)  
 sebično krdo 194-195, (186)  
 spolno odabiranje i nametnici 316-317, (90)  
 suradnja 231, 143, (13)

- Hardin, G. 231, (93)  
Hare, H. 201, 203-207, (174)  
hemoglobin 24  
Henson, H. K. 325, (94)  
hibridizacija 189  
hidra 273-274, (12)  
hijena 193, (105)  
hijerarhija nadmoći 100-101, 134  
Hoyle, F. 68, 303, (96)  
hrkanje 318-319  
Humphrey, N. K. 221, 306, (99)
- I  
Ik, pleme 219, (175)  
incest 111, 119, 310-311, (71)  
indeks sigurnosti 125  
inverzija 44, (129)  
izogamija 166  
izrabljivanje žena 167, 171-172
- J  
Jarvis, J. U. M. 319, (100)  
Jenkins, P. F. 217-218, (101)
- K  
Kamin, L. J. 299, 324, (154)  
kanibalizam 15-16, 84, 102  
kastracija, parazitska 272  
kihanje 276  
kitovi 69, 79, 120, (149)  
kolektivno stabilna strategija 246,(12)  
kompeticija *vidi* natjecanje  
kompjutor *vidi* računalo  
komuniciranje 79, (39, 55, 104, 119, 194)  
kontracepcija 130-131, 138, 324  
Krebs, J. R.  
    poziv na uzbunu 197, (35)  
    "princip života/ručka" 279-280, (56)  
        učinak dobrog poteza 142, (103)  
krijesnice 80-81, (178)  
kromosomi 34, 37-43, (115, 129)  
krpelji i ptice 211-214, 229, 234  
kukavica 122-124, 155-158, 162, 277-281, (26, 47, 178)  
kultura 190-191, 217  
kulturna evolucija 217-219, (20, 32, 33, 37, 62, 128)  
kulturne mutacije 218
- L  
Lack, D. 136-143, 147, 158, (106, 107)  
lavovi 124-125, 173, (19, 146)  
leminzi 132, 140  
leptiri  
    i mravi tjelohranitelji 282, (57)  
    mimikrija 44-45, (162)  
letalni geni 310  
Lewontin, R. C. 299, 324, (110, 154)  
Lorberbaum, J. 246, (21)  
Lorenz, K. Z.  
    agresija 12, 19, 84  
    razvoj i evolucija 78, (113)
- M  
MacArthur, R. H. 86, (116)  
Marler, P. R. 195, (119)  
May, R. 281  
Maynard Smith, J.  
    ESS 86-105, 124, 176-177, 211-214, 237, (120, 121, 123, 125, 127, 130, 131)  
Mead, M. 219, (133)  
Medawar, P. B.  
    starenje 53-56, 149, (134, 135)  
mejoza 39, (126)  
memi 220-229, 321-324, (20)  
    definicija 220  
    povezivanje 226-228  
Mendel, G. 46-47, (69, 153)  
menopauza 148-149, (2, 4)  
metilj 270-271, (47)  
Midgley, M. 304, (44, 138)  
miješano nasljeđivanje 46-47  
mimikrija 44-45, (162)  
miševi  
    Bruceov učinak 173  
    pokus prenaseljavanja 119, (111)  
    lizanje 214-215  
        gen 1265-266, (181)  
mitochondriji, simbiotska teorija 210, (118, 157)  
mitoza 39, (126)  
Monod, J. L. 29, (139)  
*Monomorium santachii* 281, (47, 184)  
Montagu, M. F. A. 12, (140)  
mozak 64, 70  
mravi 199, 204-209, (124, 184)  
    nametnici 281, (184)

- mutacije 43-44, 316, (129, 153)  
mutator gen 58
- N  
načelo opterećenja 185-186, 319, (80, 124, 193, 194, 195, 196)  
nametnici 271, 316-317, 322, (47, 89, 90, 160)  
nametnička DNK 58, 210, 301, (47, 63, 145)  
napuštanje partnera 172-180, (54, 171)  
natjecanje 30, 84, 101, 151-152, 225-226 •  
kompjutersko 237, (12)  
negativna povratna veza 66, (132)  
nesobičnost 7, 13-15, 49, 229  
neuron 63-64  
nogomet 252  
*Nosema* 271-272, (47)  
nukleotidi 34, (115)  
njorke 123-124
- 0  
odbijanje od sise 148, 150-151, (95, 172)  
odnos spolova 169-170, (69, 85)  
kod društvenih kukaca 202-207, (5, 88, 174)  
"okrutna vezanost" 174, (54, 171)  
okupljanje sličnih jedinki 247  
opnokrilci 201, (184)  
oponašanje 220, 222  
organizam 263, 266, 283, (47)  
Orgel, L. 301, (144)  
osnovna vrijednost 238  
osvetnik 92, 307, (21, 72, 131)  
ovisnost 278
- P  
paličnjak 301, (47)  
paradoksalna strategija 99-100, 307-308, (14, 27, 46, 130)  
paraziti, *vidi* nametnici  
Parker, G. A.  
asimetrično natjecanje 86, 96, (130)  
ESS 306, (147)  
porijeklo spolnih razlika 167, 315, (148)  
pasanac 113
- pavijani 120-121  
Payne, R. S. 69, (149)  
pčele  
kamikaze 16, 199  
komuniciranje, 79  
odnos spolova 207, (88)  
zagđeno leglo, 76, (155)  
pingvini 16, 193-194  
plazmidi 275-276  
plodnost 28, 36, 222  
područje opasnosti 194, (86)  
pojedinačno odabiranje 18  
pokusni osvetnik 92, (131)  
polimorfizam 91, (130, 162)  
poljubac 275  
ponašanje 62  
ne-subjektivan pristup 14  
Popper, K. 21, 304, (150, 151)  
porijeklo života 25 (29, 30, 31, 66, 144)  
posvojenje 121-122  
poziv na uzbunu 16, 79, 195-198 (35, 119)  
prajuha 25, 59, 220, 225, (144)  
prepelica 313, (17)  
Price, G. R. 86, 92, 307, (131)  
"princip života/ručka" 279-280, (56)  
prirodna psihologija, 306, (99)  
produženi fenotip 267-282, (47)
- središnji teorem 283  
proteini 24, 35, 70, (115)  
Prvi svjetski rat 254-257, (12)  
puž, raspolaganje sredstvima 270, (47)  
puževa kućica 270-271
- R  
računalo  
andromedansko 69-70  
Apple Macintosh 304  
edimburško super- 305  
memi 225  
mozak kao analog 64, 302-303  
program *Slijepi urar* 288, (50, 198)  
serijsko i paralelno 305, (59)  
simulacija 73-74  
šah 67-68, 73, 302-303  
rajske ptice 172, 183-186, 317  
rakovi 272, (47)  
Rapoport, A. 237, 242

- rasizam 20, 120  
rat 232, 254-257, (12)  
rat iscrpljivanjem 94, (130)  
razvojnost, evolucija 298, (52, 198)  
recesivni gen 38, (129)  
recipročni altruizam 211-216,  
    231-262, (12, 112, 146, 170,  
        173, 181)  
religija 211, 226-227, 325, (94)  
riba čistač 215-216  
ribe  
    dvospolci 259  
    očinska briga 181-182  
    okupljanje u plove 194  
Ridley, M. 315, (152, 153)  
robovi 205-207, (184, 174)  
roditeljsko manipuliranje 158-163,  
    201, 313-314 (2, 3)  
roditeljsko ulaganje 146, (171, 172,  
    173)  
rodačko odabiranje 107-128, (78, 83,  
    87)  
    i roditeljska briga 122-123  
    posljedica darvinizma 127-128  
Rose, S. 297, 324, (154)  
Rothenbuhler, W. C. 76-77, (155)  
RSS (razvojno stabilna strategija)  
    307, (46)  
Ryder, R. 21, (156)
- S  
*Sacculina* 272  
samoubojstvo 16, 153, 199  
Sapienza, C. 301, (63)  
savezi 90-91, 176, 229  
"sebična DNK" 58, 210, 301, (47, 63,  
    145)  
"sebično krdo" 194-195, (86)  
sebičnost 14-15, 49, 299  
Segura, H. 157, (8)  
signali, komunikacijski 79, (39, 55,  
    104, 119, 194)  
simbioza 208-210, (118, 157)  
Simpson, G. G. 11, 327, (163)  
skupno odabiranje 18-21, 89-90,  
    123, 130, 292-293 (78, 122,  
        188, 189, 190)  
Smith, V. G. F. 317, (148)  
smokva i smokvine ose 258-259,  
    (12, 13)
- Smythe, N. 198, (165)  
spolna privlačnost 184-186,  
    188-189, 191-192  
spolno odabiranje 184-185,  
    315-319, (50, 69, 80, 124, 171,  
        173, 193)  
spolovi  
    posljedice 37  
    razlike 165-168, 188-192, (148)  
sredstvo 283, 300-301, (47, 48)  
stanica (115)  
genetska uniformnost 292  
jezgra 34  
kolonije 61, 287-288  
porijeklo 30-31  
starenje 53-56, (4, 84, 134, 135, 180)  
stečene osobine 36, (139)  
strategije  
    čednosti 176, 188-189, (54)  
    dobra 241, (12)  
    domaće sreće 175, 179-181  
    goluba 87, (130)  
    milo za draga 239, (12, 173)  
    milo za dvostruko draga 241  
    oprštajuća 241-242, (12)  
    pravog mužjaka 175, 183-188  
    uvjetna 92, (131)  
    zla 241, (12)  
svijest 65, 75, 304, (53)  
Dunnett o 304-306, (50)  
Humphrey o 306, (99)  
Popper o 304, (151)
- Š  
šah 67-68, 73, 250, 302-303  
šišmiši vampiri 260-262  
šturak 79, 100-101 (1, 28)
- T  
teorija igre 52, 86-106, 212-215,  
    232-262, (102, 123)  
teritorij 98, 101, 133-134, (168)  
termiti 199, 208, (15, 87, 184)  
Thisbe irenea 282  
*Thisbe irenea* 282, (57)  
Tinbergen, N. 99, (168)  
Trivers, R. L.  
    *Društvena evolucija* 313, (173)  
    društveni kukci 201, 203-207, (174)  
    poziv na uzbunu 196, (170)

- recipročni altruizam 211-216,  
231, (170)  
roditeljsko ulaganje 146, (171, 172)  
sukob roditelj/potomak 150-154,  
161, (172)  
tulari 267, 297-298, (47, 92)  
Turnbull, C. 219, (175)
- U**  
ucjena 154-156 (194, 197)  
učenje 73  
udvaranje 165, (16)  
hranjenje pri 175, 180  
umnoživač (47, 48)  
i sredstvo 283, 302-303  
porijeklo 26-31  
uskogrlost 288-294  
ušenjaci 208-209, 309-310  
uši, klempave 248
- V**  
vampiri, šišmiši 260-262  
varalice 212-216  
veličina legla 132-133, 136, 153,  
158, (106, 107)  
veslači, analogija 51, 103-104, 287,  
300  
vezanje 44, (129)  
virusi 210, 276-277  
kompjutorski 322-323  
viskoznost 248  
višak DNA, paradoksalan 58-59,  
210, 301-302, (63, 109, 145)  
vjera 226-227, 325, (94)  
vjernost kopiranja 29, 36, 41, 222
- W**  
Weisman, A. 22, (153)  
Wilkinson, G. S. 261-262, (179)  
Williams, G. C.  
definicija gena 41, (181)  
gensko odabiranje 21-22, 41, 228,  
(181, 183)  
recipročni altruizam 211, (181)  
Wilson, E. O. 324  
rođačko odabiranje 113-114, 128,  
(186)  
*Sociobiologija* 113, (185)  
*The Insect Societies* 281, (184)  
Wynne-Edwards 130-143, (188,  
189, 190)
- X**  
*Xyloborus ferrugineus* 273
- Y**  
Young, J. Z. 70, (192)
- Z**  
zagadeno leglo 76, (155)  
Zahavi, A.  
"lisice, lisice" 154, (197)  
opterećenje 185-186, 319, (80,  
193, 194, 195, 196)  
skakanje gazela 198, (194, 197)  
zatvorenička dilema 212, 232, (12,  
170, 173)  
zavist 251, (12)  
zlopamtila 212-216, 231, 241  
Ž  
životna sposobnost, 136-137

# O AUTORU

Richard Dawkins je rođen 1941. godine u Nairobiju. Obrazovao se na Sveučilištu u Oxfordu, gdje je nakon završenog studija nastavio raditi na doktorskoj tezi zajedno s dobitnikom Nobelove nagrade, etologom Nikom Tinbergenom. Od 1967. do 1969. bio je docent na katedri za zoologiju na Kalifornijskom Sveučilištu u Berkeleyu. Godine 1970. postao je profesor zoologije na Sveučilištu u Oxfordu i član nastavničkog zbora na New Colledgeu, a 1995. i prvi predavač kolegija javno razumijevanje znanosti na Sveučilištu u Oxfordu.

Njegova prva knjiga, *Sebični gen* (1976; drugo prošireno izdanje 1990) odmah je postala međunarodnom uspješnicom i prevedena je na sve veće svjetske jezike. Slijedio ju je *Proširen fenotip* objavljen 1982. Među njegovim ostalim uspješnicama su i *Slijepi urar* (1986), *Rijeka izvan Raja* (1995), *Penjanje na Planinu Nevjerojatno* (1996).

Godine 1987. je za djelo *Slijepi urar* primio nagradu Kraljevskog društva za književnost i nagradu za književnost *Los Angeles Timesa*. Televizijski film snimljen na temelju knjige prikazan u sklopu BBC-ovog programa *Horizon* nagrađen je Nagradom za znanost i tehnologiju i Nagradom za najbolji znanstveni program u 1987. godini. Richard Dawkins je 1989. godine primio srebrnu medalju Zoološkog društva u Londonu, a 1990. nagradu Kraljevskog društva Michael Faraday za promicanje javnog razumijevanja znanosti. Godine 1994. nagrađen je Nakayama nagradom za ljudske znanosti, a Sveučilište St. Andrews i Australsko narodno sveučilište dodijelili su mu počasni naslov doktora književnosti.