

支点丛书

[英] 里查德·道金斯 著 卢允中 张岱云 王 兵 译

T自私的基因

he Selfish Gene



科学佳作
科学力作
科学妙作

吉林人民出版社

科学佳作 科学力作 科学妙作



责任编辑：范春萍

装帧设计：张亚历

本书在生物学界引起一阵风暴，从 70 年代畅销到 90 年代。

里查德·道金斯，正在崛起的新一代生物学家中最杰出的人物之一，他在本书中文雅而精湛地披露了关于社会生物学的利他主义进化论。然而这还不是全部，相反，它是关于自然选择的基因理论、社会生物学的核心问题的最精美的再现。超越这些之外，它是专业的、睿智的而且文笔优美的，……令人兴奋地优秀。

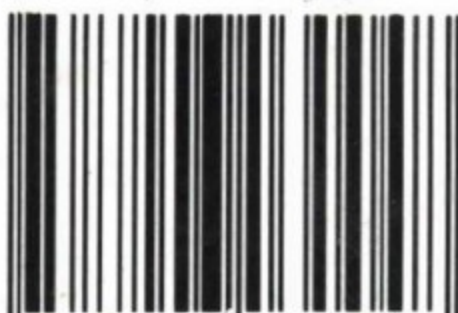
诺贝尔奖获得者彼得·梅达沃

……道金斯把这些基因比做成功的芝加哥歹徒。这些基因幸存了几百万年，是人体内唯一的永恒的部分，它们成功的秘密是“冷酷自私”。

数以万计的道金斯的读者给他写信说，《自私的基因》一书改变了他们的生活。他们第一次懂得了基因是生物赖以发展进化的基础，这本书使他们对动物的行为有了理解，对生命的本质有了了解。

托马斯·A·巴斯

ISBN 7-206-03004-1



9 787206 030048 >

ISBN7-206-03004-1

N·2 定价:24.00 元

▲ 支点丛书

[英] 理查德·道金斯 著 卢允中 张岱云 王 兵 译

T自私的基因

he Selfish Gene

吉林人民出版社

The Selfish Gene
by Richard Dawkins
由 OXFORD 1989 年版译出
吉林省版权局著作权合同登记
图字:07—1998—255

自私的基因

著者	[英]里查德·道金斯		
译者	卢允中 张岱云 王 兵		
责任编辑	范春萍	封面设计	张亚历
责任校对	陈余齐	版式设计	胡学军

出版者	吉林人民出版社 (长春市人民大街 124 号 邮编 130021)
发行者	吉林人民出版社
制版者	吉林人民出版社激光照排中心 0431—5637018
印刷者	长春新华印刷厂

开本	850×1168 1/32
印张	12.75
字数	310 千字
版次	1998 年 10 月第 1 版
印次	1999 年 7 月第 2 次印刷
印数	5 200—8 300 册

标准书号	ISBN 7-206-03004-1/N·2
定 价	24.00 元

如图书有印装质量问题,请与承印工厂联系。

这是一本所有的人都应该读，也能够读的好书。它以娴熟的技巧描述了进化理论的全新发展。它以独特的视角将公众毫无阻碍地带到全新的、有时却让人误解的生物学领域。我认为这是一个相当重大的成就。它在几个方面都是十分成功的。通过他的著述使人过去认为不可能的事情变成现实：即使用简单的、非技术性语言去表述玄妙的、半数学化主题的生物学技术尤其是进化理论的最新进展。通过阅读这本具有渊博知识背景的图书，就连很多生物学家们也感到在他们所从事的职业方面也有所收获。至少，它已经让评论家感到惊讶不已了。然而，再强调一下，这是一本对任何一个人都容易理解的关于科学主题的图书。

《泰晤士报·文学副刊》

一部杰出的、文笔简洁而优美的关于生物进化论最新发展的状况的好书。

戴维斯《百灵鸟》

这是一部重要的、能够激动人心的著作。

《经济学家》

这是一份对任何学校儿童都是简明、清晰和通俗的礼物，然而对于专家也是喜闻乐见的、不无探讨意义的作品。

彼得·克劳勃佛《美国科学家》

辉煌而智慧……将艰难的科学概念转化为每个人

都能理解的语言而且不产生困惑的一个多么成功的范例。

《纽约人》

里查德·道金斯是牛津大学的高级讲师，他坚持唯物的、非神秘论的生命观，并把达尔文理论打磨成一件可怖的武器，用以屠戮任何敢于向自己的生命观挑战的观点。在他看来，任何坚持神创论或其它反达尔文观点的主张，都是对他个人的侮辱。

……他是位英俊的、冰雕一般的男人，有一双犀利的眼睛，配上刀削般的鼻梁，使他那个红润的脸颊显得很不协调；穿一身定做的昂贵套装。当他举起青筋裸露的双手以强调自己的论点时，那双手总是轻轻地颤抖着，但这并不表明他是个神经质的人。事实上，在短兵相接的观念交锋过程中，他是个技巧圆熟、表现优异的对手，因而被称为达尔文的猎犬。

约翰·霍根《科学的终结》

一般而言，进化论方面的通俗读物都是平常的，而这方面的优秀图书则无疑是稀少的；道金斯的这本书则是精湛无比和优秀过人的。

埃利克·夏诺夫《生物学评论季刊》

序 自私是不是进化的动力

在达尔文以后进化论的发展中，进化的单元是什么，在生物学家中一直是个有争议的问题：进化的单元是个体，还是群体？1966年威廉姆斯（G.C. Williams）在他的《适应与自然选择》（Adaption and Natural Selection: A Critique of Some Current Evolutionary Thought. Princeton: Princeton University Press）一书中提出，基因是选择的单元。按照他的意见，有资格作为选择单元的实体必须能够精确地复制自己。基因和无性生殖的个体具有这种性质，而有性生殖的个体和群体则不具备这种性质。这就使基因成为比个体更基本的东西，而个体则与群体一样成为稍纵即逝甚至无关的东西。1976年里查德·道金斯发表他的《自私的基因》（The Selfish Gene. New York: Oxford University Press）一书，引起生物学界的轰动。他率先提出“自私的基因”这一新颖的、引起争论的概念，实际上是将 Williams 的概念放大和延伸，发展成为“自私基因理论”。在道金斯的语言中，个体（individuals）成为一堆被基因控制的机器人，而基因的惟一兴趣是复制它们自己。这样，这本书就在生物学界提

出了两个问题：其一，进化的单元在哪里？在基因，还是在个体或群体？其二，“自私”是否是进化的动力？

自私基因理论确实在生物学界被广泛视为反对群体选择的决定性论证。但是，自私基因理论在逻辑上似乎不一定导致反对个体或群体也可以成为进化的单元。道金斯本人在解释个体有机体层次的适应时使用了另一个概念：“选择的媒介”。他使用了这样一个隐喻：基因在行有性生殖的个体中好比在划船比赛中的船员。要赢得一场比赛的惟一办法是与其他船员充分合作。同理，基因与其他基因处于同样的个体中，通常只有使个体生存和生殖才能复制它们自己。正是这种共命运的性质才使得自私的基因与作为适应单元的有机个体联合起来。这一“媒介”概念使自私基因理论能够解释个体层次的适应，这也就为群体作为适应单元敞开了大门。如果个体可以成为选择的媒介，为什么群体不能成为选择的媒介呢？因此，自私基因理论似乎不能构成反对群体选择理论的决定性论据。但，自私基因理论的确突出了自然选择单元在哪里的问题：在个体，在群体，在种群，还是在基因？也许，可以将它们结合起来而形成一个多层次的选择理论，这一理论使我们能够用同样一组概念来考察在生物学等级体系所有层次的自然选择。自然选择发生在这样的时刻：基因在单个个体内有差别地生存和繁殖，个体在群体内有差别地生存和繁殖，而群体在种群内有差别地生存和繁殖。而在以前，人们很难想到自然选择发生在个体之内。这也许是自私基因理论的一个贡献，但不能因强调基因层次而排斥其他层次。多层次选择理论意味着在选择层次之间可能存在冲突，需要进一步考察各层次的相对强度，以判定什么在进化。例如，如果基因层次的选择比个体层次的选择力度更大，那么基因的进化将使个体适应更差。

人们可能反对道金斯将“自私”这样的伦理学术语用在生物学上。是的，“自私”、“利他”等是伦理学术语，但这并不妨碍作为一种隐喻将它们用于生物学而剥夺它们的伦理学意义。隐喻作为一种形成新概念的方法，使我们能够从似乎没有关联的学科中借用概念。这次，道金斯从伦理学借用了“自私”的术语，形成自私基因理论，以强调基因在进化中的重要性，而这一点正是人们过去所忽视的。但即使如此，恐怕也不能得出这样的结论：自私是进化的动力。如果承认群体进化，那么必须承认“利他”是群体或种群进化的动力。社会生物学的事实告诉我们，拥有若干“利他”个体的群体，将比没有“利他”个体的群体，更有利于该群体的适应、生存和繁殖（参阅 E. Sober 和 D. S. Wilson 的 *Unto Others: The Evolution and Psychology of Unselfish Behavior*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1998）。

我相信，读者会从阅读这本书中得到启发，也可能对作者的观点提出异议。我想，这也正是阅读一本书的乐趣所在。

邱仁宗

1998年7月21日于北京

1978 年初版序

亲爱的读者，您差不多可以将本书作为一部科幻小说来阅读，我的初衷本来就是为唤起读者的想象力而构思写作的。不过，它的本质却不是科幻而是实实在在的科学。尽管听起来有些陈辞滥调，然而，“事实比臆想更神奇”这句话却确实表达了我此时此刻的真实感受。

我们都是生存机器——为一种被称为基因的自私分子而被隐蔽地输入了程序的机器人载体。这是一个一直使我震惊不已的事实。虽然，我很久以前就清楚地知道了这一点，可是时至今日对此我还不能泰然处之。我希望这些事实也能使其他人同样感到震惊。

在写作本书的过程中，我似乎总感到有三位读者不时地越过我的肩头，偷偷地窥视着我的文稿，现在我也愿意将本书奉献给他们。

第一位是普通的读者，也就是所谓的外行人。为了让他读懂，我几乎完全避免使用专业性术语，即使在迫不得已使用时，我也要对它们作出通俗的界定和解释。有时，我也十分好奇地想：为什么我们的那些学术刊物不能把佶屈聱牙的“学术

术语”都删掉呢？我以为，虽然外行人可能缺乏专业知识，但他们并不都是傻瓜。只要我们能够做到充分的简化，任何科学都能做到通俗易懂。我竭力试图以非数理语言来描述那些玄妙复杂的思想观念而又不失其精髓。我不知道我的这一尝试是否成功，也不知道能否让这本书脍炙人口、引人入胜，而只有这样才能不辜负它的题材和内涵。我一向觉得，生物学就如同一个令人激动不已的神秘故事，迷人心魄；神秘的故事如同生物学一样包罗广泛，变幻莫测。但对此我所能做到的却是微乎其微的。

我的第二位假想的读者是一个行家。他是一位苛求的批评家，对我所使用的一些类比手段和数字比拟，大概会嗤之以鼻，不屑一顾。他所惯用的短语和行话是“除此之外……”，“但是，从另一方面看……等等”。当然也会有“哼”之类的言辞。诚然，我总是耐心地听取他的意见，甚至为了他的缘故完全重写了其中的一些章节；可是到头来，我常常还是得以我所热衷的方式来表达科学内容。尽管这样，这位专家恐怕也不会赞同我的做法，但是，我仍然热切地希望甚至连这位专家也能从本书中发现一些有意义的东西，产生一些对习以为常的观念认识的新视角及一点豁然而生的新顿悟。如果这样的愿望他仍然以为过高的话，我至少希望他能够把阅读本书作为旅途上的一个消遣。

我心目中的第三位读者是一位学生，即是指那些正在逐渐从外行转变为专家的读者。假如学生们还没有下定决心成为哪一行的专家的话，我倒想鼓励他们考虑一下是否可以选择动物学，这是我从事和喜爱的专业。我们之所以研究动物学，除了动物一般都很可爱而且具有“实用”价值之外，这里还有一个很充分的理由：包括我们在内的动物是已知宇宙中最复杂、设

计最完美的机器。为此，我真弄不明白一些人怎么会去选学别的什么专业？至于那些已献身动物学专业的学生，我希望本书能够具有一些教学参考书的价值。当然，专业学生还是要去研读我这部书所依据的原始文献和专业图书。如果他们发现原始文献过于难以理解的话，我的这部书中的非数理表达方式作为一种导言或注释，或许对他们的学习会有所助益。

显然，一部著作要想同时迎合上述三位读者的需要，是很冒风险的。对此，我一直很清醒。不过，与这种尝试所能够带来的挑战及其所能获得的益处相比，这种风险是微不足道的。

我是一个行为生态学家，动物行为是本书的主题。我曾经接受过行为生态学传统的教育，这是我无以回报的。特别是，在牛津大学工作的12年里，廷伯根教授对我的影响之深甚至连他自己可能都不知道。虽然，实际上“生存机器”这个词不是他自己所创，但其精神实质却差不多是非君莫属的。近年来，行为生态学因吸纳了一些新观念而显得生机盎然，尽管这些新观念并不是属于传统行为生态学的范畴。在很大的程度上，本书也正是基于这些新观念而展开铺陈的。对于这些新观念的创始人们，特别主要是威廉姆斯（G.C. Williams）、史密斯（J.M. Smith）和崔弗斯（K.L. Trivers）等人，我将在以后的有关章节中分别加以阐述和致谢。来自各方面的人士都曾经热心地为本书题名，我对此充满感激之情，并将这些名字作为书中有关章节的题目：克里布斯（J. Krebs）的“不朽的双螺旋”、莫瑞斯（D. Morris）的“基因机器”、布罗克（T.C. Brock）和J·道金斯（J. Dawkins）的“基因人”等等，这里特别对波特（S. Potter）建议的采纳竟告阙如表示抱歉。

虽然，假想的读者可以作为我激励写作和寄托愿望的根据，但这对于事实上的读者和批评家的反应来讲，其作用毕竟

是极其有限的。由于我总是醉心于反复校订书稿，从而使玛丽安·道金斯的誊写工作也就不胜其繁，她渊博的生物学知识和对理论的透彻理解力以及不断的鼓励和精神上的支持，对我来说都是必不可少的财富。

约翰·克里布斯也阅读了本书的全部手稿，对于本书的主题他甚至理解得比我还要深，并且毫无保留地提出他的全部忠告和建议；汤姆生（G. Thomson）和波德摩（W. Bodmer）对我关于遗传学论题的处理提出了友好而严肃的批评。而我所作的修订恐怕仍然不能使他们满意，但我希望他们能够发现修订后的书稿已有所改进。我对他们为此所耗费的大量时间和给予的无比耐心而感激不尽。约翰·道金斯则以其训练有素的准确眼光指出了可能发生误导的一些用语，并且提出了难能可贵的修改意见。我真想象不出有谁能比斯坦普（M. Stamp）更能称得起“睿智的外行”这个称号了。他慧眼独具地指出了书稿在文体上的一种普遍性缺陷，使我最后的修改定稿受益匪浅。还有一些在个别章节中给我以建设性批评和专业性忠告并且值得感谢的人们，他们是：史密斯（J. M. Smith）、莫瑞斯（D. Morris）、马斯凯勒（T. Maschler）、琼斯（N. B. Jones）、凯特维尔（S. Kettlewell）、汉佛莱（N. Humphrey）、布罗克（T. Clutton - Brock）、约翰森（L. Johnson）、格雷汉姆（C. Graham）、帕克（G. Parter）和崔弗斯（R. Trivers）等人。希罗（P. Searle）和沃霍文（S. Verhoeven）不但打字熟练，而且其天性愉悦也给我以鼓舞。

最后，我还要感谢牛津大学出版社的罗杰斯（M. Rodgers），他对于本书手稿给予了批评性的改进，并且对安排本书的出版等所有方面，做了大量分外的工作。

里查德·道金斯

1976 年

1989 年新版序

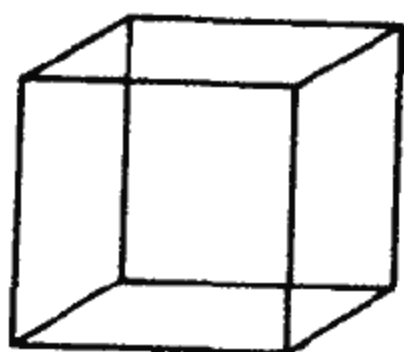
《自私的基因》出版 12 年以来，它所表达的许多主旨已成为教科书中的基本思想意识。这一切是一个十分有趣且充满了曲折的过程。出版之初，本书并没有被人们视为革命性的图书，后来却赢得了完全相反的看法，再后来又成为正统的思想。这些变化使得我们不禁感到疑惑，这究竟是怎么一回事？

出版伊始，所有对本书的批评就呈现出反差很大甚至完全相反的不同状态。起初书评界对本书很满意表现出欢迎的态度，而且也没有将它视为有争议的著作，结果几年过去了，却渐渐产生出许多争议，以至于本书竟被人们广泛地认为是一部偏激的异端式的作品。可是，随着本书获得异端式作品的“美誉”逐渐升温后，人们的批评又有所改变，几年过后，本书的内容似乎又不再令人感到那么极端和不能接受，后来又愈来愈为主流人士所接受了。

事实上，自私的基因这一认识隶属于达尔文理论，虽然达尔文不曾以这样的方式来表达它，但我相信他会完全赞同我的观点。实际上，这是新达尔文主义正统逻辑的延伸，并且是以一种新的形象出现的东西。新达尔文主义着眼于个体，却从基

因的角度来看待个体的本性。它不是另一个完全相异的理论，而只是一个视角不同的认识。

从前，我在我的另一部书《延伸的表现型》开头的几页里，曾经使用“奈克方块”（Necker cube）的比喻来解释这一现象。奈克方块在纸上是一个二维的平面图形，但总让人感觉到它是一个透明的三维立体方块。当你凝视它几秒钟时，它会换成另一不同的方向对着你，你会看到方块的顶面；再继续凝视几秒钟后，它又会转回原来的方块，你看到的是方块的底面。两种方块都与我们视网膜的线条影像相吻合，所以我们的



头脑也很喜欢在两种影像中进行转换，两者是等价的，哪一个都不比另一个更优越。在达尔文理论中，“自然选择”是一个至关重要的概念。我的观点是，人类对“自然选择”的认识也有两个方式：从基因的角度或是从个体的角度。假如我们正确地理解的话，它们是等价的，是一个真理的两个不同认识角度。你可以从一个角度转换到另一个角度，但它们仍然是新达尔文主义。

现在，我认为这样的比喻和解释有些太拘谨了。科学家所能做出的贡献与其说是提出新理论、发现新事实，不如说是经常发现那些用于观察旧理论和旧事实的新方式。奈克方块模型的阐释极易误导人们，因为它暗示了两种观察途径是一样好的。确切地说，这种比喻只是部分正确的，“角度”毕竟与理

论不同，它无法以实验事实来加以验证，亦即我们不能以我们熟悉的真伪标准来加以判断。不过，在最好的情况下，人们改变一下认识的视角，可以达到一种超乎理论之上的境界，它可以使你进入一种纯粹的思考状态。于是乎，许多令人兴奋而且可以实验的理论因而产生了，许多难以想象的事实也暴露出来了。奈克方块的比喻中却完全缺乏这种神韵，它只反映了视觉跳跃的概念，但却无从进行价值方面的判断。我的书中所谈论的并不是等价的视觉转换，其最终的目的是整体的改观。

在此，我急于申明，我并未为此做出什么重大的贡献。然而，正因为这样，我也就更不想对科学和“科普”作出明确的划分。人们要想解释清楚那些迄今仅仅在技术性文件上才出现的诸多概念，无疑是一门艰难的艺术。它需要明澈新颖的语言技巧和赋有启发性的比喻。如果你真地给出了比较优秀的语言和比喻，你也便确立了新的观察方式。正如我上述所阐明的那样，确立全新的观察方式本身就是对科学的开创性贡献。众所周知，爱因斯坦绝非是一个科学普及型的作家，可是我常常觉得他那些生动的比喻不仅哺育了我们这些人，而且也同样点燃了他自己的创造性火焰。

30年代早期，费雪（R.A.Fisher, 1890~1962）和其他新达尔文主义的伟大先驱们，就从基因角度阐述过达尔文主义的观点；60年代，汉密尔顿（W.D.Hamilton）和威廉姆斯（G.C.Williams）又有了更详细的说明。他们虽独具慧眼，但我觉得他们的表述过于简单而缺乏力度了。我坚信，一种详尽而又深刻的观点可以使生命的所有方面，不但为人们的理智而且为人们的感情所接受。我曾经想撰写一本系统阐述进化论的基因观点的著作。它将集中讨论那些社会行为方面的例子，以修正已悄悄地渗入达尔文主义的“群体选择主义”的倾向。

1972年的一天，由于英国产业工人罢工导致城市停电，使我在实验室的研究工作无法进行，我便开始撰写这部著作。仅仅写了两章之后，伴随着灯火管制的不幸结束，我的写作计划也就搁浅了；直到1975年在我有一年的休假时，我才再一次拿起笔来。那时，达尔文主义的基因理论，特别是由史密斯（M.J.Smith）和崔弗斯（R.Trivers）的贡献而得到了很大的发展。现在我才意识到，那时正是酝酿许多新概念的神秘时期，我在写作《自私的基因》时，也有如害了一场兴奋的热病。

当牛津大学出版社与我探讨再版问题时，他们坚持本书再版时不必做例行的、综合性的逐页校订。有些图书命中注定是要一版再版的，但是显然《自私的基因》不在此列。初版时，它乘着时代的东风——那时，到处都弥漫着阵阵改革的气息，如同著名诗人华兹华斯（W.Wordsworth, 1770~1850）所描述的那种充满着愉悦的黎明。遗憾的是，时代像一个婴孩在变化，新的事实使它充实，复杂和谨慎成了它的标记。所以，这本旧书还有存在的价值包括它有过的谬误及偏见等等。书末的注释载有勘误表、答复和新进展等内容。本书增添了新的内容，以更好地切中时弊并且使主题具有创意，以激发新革命的开端和黎明的气息。这些内容体现在第12、13章中。

关于这些新主题，我的灵感来自于两本书，它们刚好是发生在新旧版本之间的事情：爱克斯罗德（R.Axelrod）的《合作的进化》（The Evolution of Cooperation）为我们提供了某种对未来的期望；拙作《延伸的表现型》充实了我那几年的岁月，使我感到它是我所写过的东西中最值得夸耀的。

“善有善报”（Nice guys finish first）这个标题，来自于英国广播公司的电视节目“视野”（Horizon）。这是一部50分钟长的纪实性节目，其内容从游戏理论的方法到探讨合作的演化等

等。它和另一部电视节目“盲人钟表匠”(The Blind Watch-maker)一样,都是出自同一位制片人泰勒(J. Taylor)之手,对泰勒的专业才能我表示崇高的敬意。从这一节目的处理和内容中,我们可以看出“视野”的制作工作者们,已经转变成具有一定学术水平的专家了。在美国,也可以经常看到这些节目,不过它常常被在节目名称前冠之以“新”字。第12章的功劳不仅是借用了“视野”节目的名字,而且它还让我与泰勒及其同伴们一起分享了共同工作的乐趣和经验。

近来,我们经常可以发现一些人们无法苟同的现象:一些有影响力的科学家乐于在自己根本没有参与过的作品上署名。很显然,当一些资深的科学家为别人提供了实验室、研究经费或校阅了手稿时,他们便声称自己有署名的权利。借此,他们所有的科学声望可能就都是依靠学生和同事的工作堆垒而成的。我不知道应该怎样才能阻止这种不伦不类的做法。遵此做法,大概所有的期刊编辑们也都该有理由在每一位作者的成果上署名了,那可是太方便了。

我之所以在这里提起这件事,是想作一个鲜明的对比。科罗宁女士(H. Cronin)曾帮助我逐字逐句地修订过文稿,她应该但是她坚决拒绝在本书的新版本上署名。我深深地感激她,还怀有歉疚之情。我的所有的谢意也仅仅如此。我还要感谢瑞德利(Ridley), M. 道金斯和格拉芬(A. Grafen)的忠告和对某些段落的建设性批评,以及牛津大学出版社的韦伯斯特(T. Webster)、马克格林(H. McGlynn)及其他人对我唐突和拖延的宽容。

里查德·道金斯

第一章 为什么会是人类呢？

当我们这个行星上的生命具有领悟和理解自身存在的能力时，它才算真正成熟。假如有一些宇宙空间的高级生命莅临地球访问的话，为了评估我们的文明水准，他们可能提出的第一个问题就是：“这些人们是否发现了生物进化规律？”30多亿年来，地球上一直存在着各种生命有机体，但对生命之所以存在的道理，生物体自身始终一无所知。后来，有一位名叫达尔文的人终于发现了事实的真相。公正而论，其他人对事实真相也曾有过一些模糊的认识，但是达尔文第一个对生命之所以存在的道理进行了能够站得住脚的理论 and 逻辑阐述。达尔文使我们能够对于好奇的孩子提出的、像本文题目那样的问题，作一个比较切合实际的答复。生命有意义吗？人的生命目的何在？人是什么？面对这些深刻的问题时，我们无需再求助于迷信。在涉及到“人是什么？”的问题时，著名动物学家辛普森（G.G.Simpson）曾经指出：“现在我要申明的一点是，所有在1859年之前（达尔文的《物种起源》出版发行的那一年）试图回答这一问题的一切尝试都是徒劳无益的，如果我们将其全部置诸脑后的话，我们的境遇会更好些。”¹

今天，人们怀疑进化论，如同当年怀疑地球围绕太阳运转的“日心说”一样，但是，整个博大精深的达尔文进化论的内容和含义仍然有广阔的空间有待于人们去认识。在大学，动物学仍然是属于少数人研究的学科，甚至决定选修该科目的学生，往往也不是出于明白它的意义而抉择的。在哲学以及其他人文学科里迄今所讲授的内容，好像世界上未曾有过达尔文似的。毫无疑问，时间将会改变这一切。尽管如此，本书并无意去全面倡导达尔文主义，而是探讨进化论关于某一特殊问题及其后果的具体影响。我的研究目的是探讨“自私”与“利他”行为的生物学本质。

这里，我们姑且不论学术上的兴趣如何，“人类”这一主题的重要性是十分明显的。它涉及到人们社会生活的方方面面，从爱和恨、斗争与合作、施舍给与与巧取豪夺到贪婪与慷慨。这些都是在劳伦兹（K. Lorenz, 1903 ~ 1989，与廷伯根共享 1973 年诺贝尔生物与医学奖金）的《争斗论》、安德烈的《社会契约》和爱伯—艾伯斯菲尔德的《爱与恨》等著作中的主题。然而，这些著作误解了进化论的基本理论观点，引起了许多不必要的麻烦。他们进行了错误的猜测，人为地认为在进化过程中物种（或群体）的利益比个体（或基因）的利益更重要。蒙塔古就曾经讽刺过劳伦兹是一个“天生的红爪牙”般的 19 世纪思想家的嫡系子孙。然而，就我们所了解的劳伦兹在进化论的观点上，过于强调“丁尼生名言”（丁尼生是 19 世纪著名的英国诗人）所包含的隐喻了，这正是蒙塔古激烈反对他的原因。与两人观点相反，我认为“天生的红爪牙”这个词正好反映了我们对“自然选择”的理解。

我们在这本书里讨论的主题是，我们及其所有的动物，都是由基因制造的一部机器。在讨论这一主题之前，我要简要地

界定一下哪些是我们将要讨论的，哪些是我们不准备讨论的。

这里我先打个比方，假如有一个生活在芝加哥帮派里的人，既富有又长命百岁的话，我们一定会猜想他可能拥有以下几个特征：心黑手辣、枪法既快又准，且善于与忠贞不贰的人交朋友。这些都不是望风扑影的猜测，但是，如果你知道了一个人是在什么情况下发迹的，那你就有能力对他的性格做某些正确的推断。同理，我们的基因在一个高度竞争的世界上，有的已经存活了长达几百万年。这一事实使我们有理由认为我们能够发现基因的某些特性。我的观点是，成功的基因的一个最突出的特性，就是它的无情的自私性。这种基因的自私性常常会导致个体的自私性。然而，我们也会看到有些基因为了更有效地达到其自私的目的，在某些特殊的情况下，也会滋生出一种有限的利他主义。我们要在这里强调的是，“在特殊的情况下”和“有限的”的字眼。尽管我们在理性上感到这是难以置信的事情，但对整个物种来说，“普遍的爱”和“共同的利益”等在进化论上简直是毫无意义的概念。

现在，我再谈一谈本书不准备论证的内容。我并不提倡以进化论为基础的道德观，我们讨论的只是事物是如何进化的，而不是讲人类应该怎样做才符合道德规范和准则。²我之所以如此强调这一点，是因为我有被人误解的危险。有些人无法把阐述对事物的认识和倡导事物应该如何这两件事区分开来，这一类人尚不在少数。我自己也感到，一个人生活在纯粹以基因的这种普遍的和无情的自私性法则为主的社会里，肯定是令人厌恶之极的事情。然而，不论我们如何厌恶它和为它感到惋惜，事实毕竟是真的。本书十分注意怎样引起读者的兴趣，如果你希望从阅读过程中吸取某些教益的话，你完全可以将它们看成是一个警省。假如你和我一样也希望建立一个博爱、利益共享

和无私合作的社会，那么你就不会再指望从什么生物属性中得到帮助，因为我们的本性生来就是自私的。让我们设法通过教育把慷慨大度和克己利人的精神灌输到人们的头脑当中去吧。让我们深刻地了解我们的基因是如何自私的，这样我们至少可以找到打乱它们的计划的机会，而这是其他物种永远做不到的。

从教育的角度出发，论及这一问题时，常常会出现这样一个误解，即从遗传学角度看来，遗传继承下来的本性是稳固不变的。这是一个极为常见的误解。基因可以驱使我们的行为自私，但是我们也可以不做它的终身奴隶。假如我们的基因生来就是克己利他的话，那么我们学习利他主义就不再如此之难了。在所有的动物中，人类是唯一受文化即后天获得和遗传下来的事物影响的物种。有人可能会这样说文化无比重要，以至于即使基因是自私的，它和我们也是旁不相干的事情。也有人可能会那样说，这是不可能的。总之，不论赞成的还是反对的，在关于人类的本性与教养的关系的辩论中，这主要取决于你所采取的立场观点如何。我在本书中还不准备探讨的另外一点是，在自然属性与教养培育的论辩中，本书不打算参加任何一方或支持任何一方的观点。我们有自己的观点，这里就暂付阙如了。仅仅在最后一章，我把我的一些观点包含在关于文化的论述当中。如果事实确实证明基因同现代人类的行为没有关系，如果人类同动物相比确实是独一无二的，那么研究一下人类在这一点上成为例外的规律性原因，肯定是饶有风趣的事情。相反，如果我们人类也并不例外的话，那么研究这一规律就更加显得重要无比了。

本书并不打算在描述人类或动物行为的细节上花太大的气力。只是在举例说明时，才使用有具体事实根据的细节。我们

不会这样说：“假如你去看一看狒狒的行为，你就会发现它是极端自私的，所以人类的行为也可能完全是自私的。”这种论证方式与我提出的“芝加哥强盗”的逻辑分析是完全不同的。我们的逻辑推理是，人类和狒狒都是通过自然选择而进化出现的产物。如果你认真地研究了自然选择的方式，你就会得出结论，凡是经过自然选择进化而产生的任何东西，都应该是自私的。所以，我们可以这样预期：当我们观察狒狒、人类或者其他所有的生物行为时，这些行为应该都是自私的。

假如我们的这些预期被证明是错误的，也许我们观察到的人类行为确实是利他的话，那么我们就要面临着一些令人感到迷惑和需要阐明的事情了。

我们先要有一个定义，然后再进一步探讨有关内容。如果一个实体例如狒狒，其行为的结果确实是牺牲自己的利益，从而增进了另一部分的利益，这就是利他的行为。自私行为与利他行为是完全相反的两个概念。这里的所谓“利益”是指“生存的机会”。虽然，这一点对生与死的影响有时是微不足道的，有时也是可以忽略的。不过，在新达尔文主义理论里，有一个令人吃惊的结论：对生存几率影响很小的变化，也可能对生物进化产生重大的作用，因为在漫长的生物进化中，世界有足够的时间可以使这些变化发挥其影响。

我们定义利他或自私，主要是指行为上的意义，而不是指主观上的意义。弄清楚这一点是很重要的。我们研究的兴趣并不在于心理学的动机方面，当我们谈论人们在做利他行为时，我们对他的动机是真诚地发自内心还是真诚地出于自私的动机不感兴趣。也许这两种情况都对，也可能都错，或许我们永远不会确切地知道。不管怎样说，这些都不是我们探讨的重点内容。我们关于自私或利他的定义只是针对生物行为的效果而言

的。这些效果是否会提高或降低“利他者”或“受益者”的生存环境与条件，这些才是我们关心的。人们要用实际的例子来说明生物在长期的生存条件下的行为效应，是一件颇为复杂的事情。我们将利他或自私的定义用于实际行为时，必须注意它们的效应是明显的才行。我们若很肤浅地看待一种生物明显的利他行为时，我们就会直观地认为，利他者一定会牺牲自己，才能使受益者生存。其实，这种情况很少出现。一旦当我们以审视的眼光看待生物这些明显的利他行为时，我们就会发现在这些行为的背后隐藏着出于自私的伪装。我要再一次声明，我绝不是说它们的潜在的动机都是自私心理。我认为，它们的行为对生物生存的可能性所产生的实际效果，同我们原来设想的刚好相反。

现在，我列举一些明显自私和利他行为的例子。每当我们面对我们自己这一物种时，我们要避免思想上的主观性习惯是比较困难的。所以，我用其他动物的例子，来说明自私的行为。

黑头鸥是一种群居性的鸟类。它们的窝巢距离不过数英尺之遥。当雏鸥刚刚孵出时既弱小又没有防卫能力，极易被吃掉。经常发生这样的情况：一只黑头鸥等它的邻居转过身去或者出去捕鱼时，便扑过去一口吞掉邻居的雏鸥。这样，它既吃了营养丰富的一餐，又不必劳心费神地去捉鱼。再说，它还可以留在家保护保护自己的雏鸟不受伤害。

人们更为熟知的是，雌螳螂那种可怕的喜食同类的习性。螳螂是一种大型的食肉类的昆虫，它们一般吞食比自己小些的昆虫，如苍蝇等。但它们也会攻击任何会活动的东西。雌雄螳螂交配时，雄螳螂小心翼翼地爬到雌螳螂的背上，骑住进行交配。雌螳螂一有机会就会将雄螳螂吃掉，而且首先吃掉它的

头。这一切发生在雄螳螂接近时，或者刚爬上去之时，或者是交配之后。按照常规的道理，雌螳螂似乎应该在交配完之后再吃掉雄螳螂。但雄螳螂头的丢失并不意味着它身体其他部分丧失了性能力。的确，由于某些神经抑制中心在昆虫的头部，把头吃掉可能反而会改善雄螳螂的性活动。³假如这一点成立的话，那可真是额外的好处。当然，最主要的是：雌螳螂获得了一顿饱餐。

虽然这些同类相食的极端例子符合我们关于自私的定义，但“自私”一词用在这里难免有些轻描淡写了。也许我们对于南极洲上懦弱的帝企鹅的行为，会有比较一致的看法。由于有被海豹吃掉的危险，它们伫立在海岸边，在潜入水中之前踌躇犹疑。只要有一只帝企鹅先潜入水中，其余的就会知道水中是否有海豹。自然没有哪一个肯当试验品，所以大家都在等待迟疑。有时甚至还会相互往水里推。

更为常见的自私行为，只是拒绝与他人分享一些珍贵的东西，如食物、生存领域或配偶等。现在，再举一些明显利他性行为的例子。工蜂的蜇刺行为对于盗蜜者来说，是一种很有效的防御措施。但是，执行蜇刺行动的工蜂是一些敢死队队员。在蜇刺过程中，与生命攸关的一些内脏等，将要被拖出体外，而工蜂不久就会死去。它的这种自杀使命可能将使蜂群的重要食物保存下来，而它们自己却永远不能享受到了。按照我们的定义，这的确是一种利他性行为。读者请记住，我们并不是在议论有无“意识的动机”。在利他性行为以及自私行为的例子中，这种有意识的动机可能存在，也可能不存在，但这些同我们的定义毫不相干。

为朋友献身显然是一种利他行为，但为朋友冒点风险也是一种利他行为。许多小鸟看到食肉飞禽，如鹰，飞近时会发出

一种特有的“警告声”，鸟群听到后，就会采取适当的逃避行动。一些间接的证据表明，发出这种警告声的小鸟将使自己处于非常危险的境地，因为它把捕食者的注意力吸引到自己身上。这是一种额外的风险虽然它并不太大，然而按照我们的定义，乍一看来至少它是一种利他性行为。

动物中最普遍且明显的利他性行为的例子，是父母，尤其是母亲对待子女所表现的行为。它们或在巢内，或在体内孕育这些小动物，为此付出了巨大的代价去喂养它们，冒很大的风险保护它们免受捕食者之害。这里举一个具体的例子，有许多在地面筑巢的鸟类，当捕食者如狐狸等接近时，就会上演一出“声东击西”的戏剧。母鸟一瘸一拐地离开巢穴，同时把一侧翅膀展开，好像另一侧的翅膀已经折断。捕食者以为猎物可以轻易到手，便舍弃了那个雏鸟安卧其中的鸟巢。当狐狸的爪子就要抓住母鸟时，它才放弃所有的伪装，展翅腾空而起。这样，一窝雏鸟可能转危为安了，但母鸟自己却要冒一点风险。

我不想以说故事的方式来阐明一个论点。那些经过人为选择的例子从来就不是任何有价值的概括的重要证据。这些例子只是用来说明在生物个体的水平上，利他性行为与自私性行为的含义是什么。本书将阐明的是，怎样运用“基因的自私性”这一基本法则来解释生物个体的自私性与生物个体的利他性。我先要澄清一个错误，它是人们在解释利他性时常犯的一个特别错误。这个错误流传很广，甚至在学校里也广为传授。

这一错误的根源就在于前面提到的，生物会“因进化而去做有利于种族的事情”，这种错误的观念开始如何渗入生物学领域的是显而易见的。在动物的生命中，大量的时间是花在了繁殖上的。我们在自然界所能够看到的利他性行为，大部分是父母为后代所做出的自我牺牲。“种族的延续”通常是生殖

的委婉说法。物种永存无疑是繁殖的一个必然结果。人们只要在逻辑推理时稍微过一下头，就会推断出，繁殖是“为了”使种族永存。再往前走上一小步，就可以得出一个错误的结论：动物的行为方式一般情况下具有有利于其物种的永恒的特点，因而它们才会对同一物种的其他生物做出利他性行为。

这种错误的思维方式，同达尔文进化论似乎是相容的。进化是依赖于自然选择的，而自然选择又是“适者”与众不同的生存方式。然而，人们在这里谈论的“适者”是指个体、种群，还是指整个物种或者是其他什么，这一切并不重要，也没有多大关系。其实不然，在涉及利他行为时，“适者”是什么？显然是至关重要的。假如达尔文进化论所说的生物竞争是物种竞争的话，那么个体就是这种竞争的牺牲品和马前卒。为了整个物种的更大利益，个体就只能为其牺牲自己。用更恰当的比喻来说，就是一个物种或群体同另一个物种或群体相比，其灭绝的可能性的的大小，就在于它们之中的个体的自我牺牲精神的大小。因此，这个世界多半要由那些具有自我牺牲精神的群体所占据。这就是瓦恩·爱德华兹在他的一部名著中公诸于世的“群体选择理论”。后来，他的理论又在阿德雷的《社会契约》一书中得到了普及。另一个正統的理论通常叫做“个体选择理论”，我则更偏爱用“基因选择”一词来涵盖。

对于上述争论，“个体选择论者”大多可以不假思索地回答：即使在利他主义的群体中，几乎可以肯定也会有不同观点的人，它们拒绝做出任何牺牲。假如有一个自私的叛逆者准备利用其他人的利他主义的话，按照定义，它就会比其他群体成员更有机会生存下来并繁殖后代。这些后代都有继承其自私特性的倾向。这样的自然选择，经过几代之后，利他的群体将被其他自私的群体所包围湮没，利他的群体同自私的群体也就没

有办法分辨了。这里，我们假定一开始时存在有一个没有叛逆者的纯粹利他主义的群体，尽管这是不太可能的事情。我们从中很难看出会有什么东西能够阻止自私的个体的移入，通过相互婚配又会污染其他利他群体的纯洁性。

个体选择论者也许会承认，群体确实会消亡；不管群体是否消亡，它们都会受到个体行为的影响。个体选择论者甚至会认为，只要群体中有一些个体具有与生俱来的远见，它们就会察觉到自己的长远利益是克制自私和贪婪，从而避免整个群体的灭亡。与个体竞争的激烈搏杀的惨烈相比，整个群体灭亡是一个缓慢的过程。即使是在一个群体灭亡的过程中，也会有个别自私的个体在损害其他利他主义者的利益的情况下，获得暂时的繁荣。

今天，尽管大多数了解进化规律的专业生物学家已经不支持群体选择理论了，但是，它仍然具有很大的直观的感召力，影响很大。当一批又一批的动物学系学生从中学进入大学时，他们发现：

如果我使用归谬法来论证并指出群体选择理论的困难，并不是一件难事，但是对于那些明显存在着的生物个体的利他性，我仍然需要花力气去探索 and 解释。

例如，迄今为止，生物学家安德瑞一直认为只有群体选择理论才能够解释汤氏瞪羚（Thomson's gazelles）的跺脚行为。当食肉猛兽要扑食前，瞪羚的这种夸张行为，与鸟类的警告性鸣叫十分类似。这样的跺脚行为是在警告同类危险将至，但另一方面，似乎也会吸引扑食者对跺脚瞪羚的注意。我们有必要解释瞪羚跺脚以及其他类似的现象，这些将在以后的几章中展开

和讨论。

然而，在讨论之前我必须申明一下自己的想法。我认为，从自然选择的角度研究生物进化论，以从生物的最低层次的选择入手最为合适。在这一点上，我深受威廉姆斯的名著《适应与自然选择》的影响。我运用的主要思想则可以追溯到世纪之交，那时关于基因的学说还尚未建立，但魏斯曼的学说关于“种质的延续性”理论已经预兆出今日的辉煌。我认为，自然选择的基本生物单位，也就是自我利益的基本单位，即不是物种，也不是群体。从严格的意义来说，甚至也不是个体，而是基因这一基本的遗传单位。⁴对于一些生物学家来说，初听起来这是一种极端的观点。我期望，他们在深入了解了我的真正意思时，他们就会同意只有我的观点实际上才是正统的。虽然我的表达方式有些与众不同。进行论证需要时间，开了头就好了。我们就从生命的起点开始我们的探索吧。

第二章 复制基因

天地玄黄，日月洪荒。原初时，一切单一纯朴。即使是简单的宇宙，人们要说清楚它的起源谈何容易。对于复杂的生命，或者能够创造生命的事物是如何突然出现的，而且全副武装、设备齐全？我想，这无疑是一个更难解答的问题。根基于自然选择的达尔文生物进化论，是十分令人满意的，因为它说明了万物怎样由单一纯洁变成错综复杂的途径，说明了杂乱无章的原子如何能分类排列，形成越来越复杂的模板，直至最终创造出人类。迄今为止，人们一直试图揭开人类生存和进化的奥秘，只有达尔文提供的答案才是令人信服的。这里，我将用比一般通俗语言还要简明扼要的文字来阐述这一伟大的理论，并且首先从生物进化还尚未发生的以前的年代谈起。

伟大的生物学家达尔文所说的“适者生存”，其实就是稳定者生存（survival of the stable）这一宇宙普遍法则的一个特殊情况。整个宇宙为稳定的物质所占据。所谓稳定的物质，是指那些原子的聚合体，它们具有足够的稳定性或普遍性而被人们赋予一个确定的名称。它可能只是一个独特的原子聚合体，如同“马特霍恩峰（阿尔卑斯山中的一个山峰的名字，位于意

大利和瑞士的边境)”一样，它存在的时间之漫长足以值得人们为之命名。有时，稳定的物质也可能是属于某一个种类的实体，比如雨点，它们出现得如此频繁以至于应该有一个集合性名词作为它们的名称，虽然单个的雨点本身存在的时间是短暂的。我们周围那些看得见的物质，以及那些需要我们作出解释的物质，包括岩石、银河、海洋的波涛等等，在大小不同的程度上都是一种原子的模板。肥皂泡往往是球状的，因为这是薄膜充满气体时的稳定形状；在宇宙飞船上，水也是稳定成为球形的液滴状，但是在地球上，由于地球引力的关系，处于静止状态的水的稳定表面是水平的。盐的结晶体一般是立方体，因为这是钠离子和氯离子聚合在一起的稳定形式。在太阳里，最简单的原子即氢原子不断聚合成氦原子，因为在太阳那样高热的条件下，氦的结构比较稳定。在遍布宇宙的各个星球上，各种甚至更为复杂的原子还在形成。依照目前流行的宇宙大爆炸理论，早在开天辟地发出“宇宙大爆炸”巨响之时，这些比较复杂的原子就已经开始形成。我们地球上的各种元素也是来源于此的。

有时，原子相遇时，由于发生化学反应而结合成分子，这些分子具有程度不同的稳定性。有时可能它们是很大的。一块钻石那样的结晶体可以视为一个单一的分子，它的稳定程度是众所周知的，然而钻石同时又是一个十分简单的分子，因为它内部的原子结构只是无穷无尽地重复的。现在，在活的有机体中，还有其他高度复杂的大分子，它们的复杂性是在好几个水平层次上表现出来的。比如，我们血液中的血红蛋白，是典型的蛋白质分子，是由较小的氨基酸分子链所组成的，每个分子包含几十个排列精确的原子。在血红蛋白分子里有 574 个氨基酸分子。它们排列成四条互相缠绕在一起的长链，形成一个立

体球形，其结构之错综复杂实在使人眼花缭乱。一个血红蛋白分子的模型，看起来简直像一棵茂密的蒺藜树，和真正的蒺藜树又不一样，它并不是杂乱无章的近似模型，而是毫厘不爽的稳定结构。这种复杂的结构在一般人体内同样地重复 6 万亿亿亿次以上，其模板则完全一致。如血红蛋白这样的蛋白分子，其酷似蒺藜的形态是稳定的，就是说，它的两条由序列相同的氨基酸构成的链，像两条弹簧一样倾向于形成完全相同的立体盘绕模型。在人体内，血红蛋白的蒺藜树以每秒约 400 万亿个的速度表达成它们“喜爱”的形状，而同时另外一些血红蛋白又以同样的速度遭到破坏。

血红蛋白是属于现代意义的分子，人们通常用它来说明原子易趋向于形成某种稳定模板的原理。我们这里要说的是，远在地球还没有生命之前，通过一般的物理或化学过程，分子的某种形式的初步进化现象就已经存在了。进化时，它们没有必要考虑诸如预见性、目的性、方向性等问题。如果一组原子在受到能量的影响而形成某种稳定的模板时，它们往往倾向于保持这种模板。最初的自然选择形式，不过是选择那些稳定的形式并且不断抛弃那些不稳定的形式罢了。这里面并没有什么难以理解的地方。事物的发展就是这样。

可是，我们并不能因此就自然而然地认为，这些原理本身就足以解释一些结构复杂的实体，如人类的存在。在生命起源的奥巴林实验中，我们的科学家取出一定数量的原子放在一起，在某种外界能量的影响下，不停地摇动，希望有朝一日它们会碰巧落到正确的模板中，于是亚当就会降临世间了！这是绝对办不到的。你可以用这个方法把几十个原子变成一个分子，但是不要忘记了，一个人体中有多达 1 000 万亿亿个原子。如果要制造一个人，你就得摇动你那个生物化学的鸡尾酒

混合器，摇动的时间之长，恐怕连宇宙存在的漫长岁月与之相比，都好像只是一眨眼的工夫。即使真是到了那个时候，你也不会如愿以偿的。在这里，我们必须求助于达尔文生物进化论学说高度概括的理论。有关分子形成的缓慢过程的故事只能讲到这儿，其他事物应该由达尔文的学说去解释了。

关于生命的起源，我的叙述只能是纯理论的。事实上，当时并无任何人在场参与。这方面存在很多相互对立的观点和学说，然而，它们也有某些共同的特点。我这里进行的概括性叙述，大概与事实也不会相去甚远。¹

生命出现之前，地球上有哪些大量的化学原料，我们不得而知。但是，完全可能存在着水、二氧化碳、甲烷和氨等，它们都是一些简单的化合物。众所周知，在我们太阳系的其他一些行星上至少也存在着这些化合物。曾经有一些化学家如米勒、奥巴林等人，试图模仿在远古时代地球所具有的化学环境和条件。他们把这些简单的物质放入一个烧瓶中，并且提供如紫外线或电火花之类的能源，这是对于原始时代电闪雷鸣现象的模拟。几个星期之后，化学家们在烧瓶内通常可以找到一些有趣的东西，那是一种稀薄的褐色溶液，里面含有大量的分子，其结构比原来放入烧瓶内的分子复杂得多。特别引人注目的是，人们在里面还找到了氨基酸——用以制造蛋白质的基本构件。

蛋白质乃是两大类基础生物大分子之一。在科学家进行这种试验之前，人们原以为有无天然氨基酸是确定生命存在与否的依据。如果说有人在火星上发现氨基酸，那么火星上存在生命似乎就是肯定无疑了。但是，在今天，氨基酸的存在可能只是意味着在原始大气层中存在一些简单的气体，还有一些火

山、阳光和发生雷鸣的天气而已。近年来，在实验室里模拟生命起源前地球的化学条件时，科学家们获得了被称为“嘌呤”和“嘧啶”的有机物质。它们是组成遗传分子脱氧核糖核酸DNA的基本构件。

“原始营养汤”理论的形成也是与此类似实验过程的结果。生物学家和化学家认为，大约在30亿到40亿年前的海洋里富含营养物质，如同“原始营养汤”。当时，有机物质在某一些地方积聚起来，它们或许在海岸边逐渐干燥起来的浮垢上，或许悬浮在微小的水珠中。它们在受到诸如太阳的紫外线等能量的进一步影响后，相互结合成一些较大的分子。现今，有机大分子存在的时间一般不会太长，我们甚至觉察不到它们的存在，它们会很快地被细菌或其他生物所吞噬和破坏。需要指出的是，细菌以及我们人类都是晚近的事情。所以，在那些没有破坏者的日子里，有机大分子可以在日益稠浓的原始海洋——“营养汤”中平安无事地自由漂浮。

某一个关键的时刻到了，一个非凡的分子偶然地形成了。我们可以称之为“复制基因”（replicator）。它并不是那些分子当中最大的或最复杂的分子。但是它具有一种特殊的性质——就是能够复制自己的拷贝。看起来，自然界发生这种事情的偶然性非常之小，可是事情确是这样发生了。发生这种偶然情况的可能性简直微乎其微，在一个人的一生时间中，实际上人们可以把这种千年难得一遇的情况视为完全不可能。这就是为什么你买的足球彩票永远不会中头奖的道理。然而，我们人类在估计什么是可能或什么不可能发生的时候，还不习惯于将它放在几亿年这样长久的时间背景上去予以考虑。假如你在1亿年中每星期都购买一次足球彩票，说不定有几次会中上头奖呢。

事实上，一个能够复制自己拷贝的分子的出现，并不像我

们原来所想象的那样难得，这种情况只要发生一次就足够了。我们可以把复制基因看做是一个模板。我们可以将它想象为由一条复杂的长链所构成的大分子，长链本身则是由各种类型的分子构件所组成。在复制基因周围的原始营养汤里，这种小小的分子构件到处都是。现在，让我们假定每一块分子构件都具有吸引其他同类的亲和力。那些来自原始营养汤里的构件分子，一旦接触到另一部分对它有亲和力的复制基因时，它往往就附着在那儿不动了，直到成长起来。按照这种方式，附着在一起的分子构件会自动地仿照复制基因本身的序列排列起来。这时，我们不难设想，这些分子构件逐个地连接起来，形成一条稳定的链，和原来复制基因的形成过程一模一样。这个一层一层地逐步堆叠起来的过程可以继续下去。生物遗传的结晶体就是这样形成的。另一方面，两条链也有一分为二的可能，这样就产生两个复制基因，而每个复制基因还能继续复制自己的拷贝。

一个更为复杂的可能性是，每一块分子构件对其同类并无亲和力，而对另一类分子构件却有互相吸引的亲和力。如果情况是这样的话，复制基因作为模板的作用并不产生完全相似的拷贝，而是某种“负像”，这种“负像”反过来再产生和原来的正像完全相似的拷贝。对我们来说，不管原来复制的过程是从正像到负像或从正像到正像都是无足轻重的。但是，有必要指出的是，现代的第一个复制基因即 DNA 分子，它所使用的是从正像到负像的复制过程。

值得注意的是，突然间，一种全新的“稳定性”产生了。在以前，原始营养汤里，很可能并不存在非常大量的某种特殊类型的复杂分子，因为每一个分子都要依赖于那些碰巧产生特别稳定结构的分子构件。第一个复制基因一旦诞生了，它必然

会迅速地在海洋里到处扩散它的拷贝，直至较小的作为构件的分子日渐稀少，其他较大的分子也就越来越难得有机会形成了。

这样，我们到达了一个具有完全是一样的复制品的较大种群的阶段。现在，我们必须指出，任何复制过程都具有一个重要的特性：它不可能是完美无缺的。它肯定会发生差错。我倒希望这本书里没有印刷错误，可是如果你仔细看一下，你可能会发现一两个差错。这些差错也许不至于严重地歪曲书中句子的含义，因为它们只不过是“第一代”的错误。但我们可以想象一下，在印刷术尚未问世之前，那时候如福音书之类的各种书籍都是手抄的。以抄写书籍为业的人无论怎样小心谨慎，也不可避免地要发生一些差错，何况有些誊写员还会心血来潮，有意“改进”一下原文呢。如果所有的誊写员都以同一本原著为蓝本，那么原意还不至于受到太大的歪曲。可是，如果一个手抄本所依据的图书也是手抄本，而后者也是抄自其他手抄本的话，那么谬种就开始流传、积累，其性质也就更趋严重了。通常情况下，我们往往认为抄写错误是一桩坏事情，而且我们也难以想象，在人们抄写的文件中能有什么样的错误可以认为是胜于原文的。当犹太圣经的编纂人把希伯莱文的“年轻妇女”误译成希腊文的“处女”时，我想我们至少可以说，他们的误译产生了意想不到的后果。因为圣经中的预言变成了“看哪！一个处女将要受孕生子……”。²不管怎样，我们会看到，生物的复制基因在其复制过程中所造成的错误确实能产生改良的效果。对于生命进化的进程来说，产生一些差错是必不可少的。原始的复制基因在复制拷贝时其精确程度如何，我们不得而知。今天，它们的后代 DNA 分子和人类所拥有的最精密的复印术相比，却无疑是准确得惊人。然而，复制的差错最终使

生物进化成为可能。原始的复制基因大概产生过许多的差错，它们出过差错是肯定无疑的，而且这些差错还是积累性的。

随着复制错误的产生和扩散，原始营养汤中充满了由好几个品种的复制分子组成的种群，而不是清一色的复制品，但它们都是同一个祖先的“后裔”。它们当中会不会有些品种比其他品种拥有更多的成员呢？我们几乎可以肯定地说，是的。某些品种由于内在的因素会比其他品种来得更稳定。某些分子一旦形成后就会安于现状，不像其他分子那样易于分裂。在原始营养汤里，这种类型的分子将会相对地多起来，这不仅仅是“长寿”的直接的逻辑后果，而且是因为它们有充裕的时间去复制自己的拷贝。因此，长寿的复制基因往往会兴旺起来。假定其他条件都不变，那么在分子的种群中就会出现一个朝着寿命变得更长的“进化趋向”。

其他的条件可能是不相等的。对某一品种的复制基因来说，它具有另外一个甚至更为重要的特性，这些为了在种群中传播的特性就是自我复制的速度或“生育能力”。如果 A 型复制分子复制拷贝的平均速度是每星期一次，而 B 型复制分子的平均速度则是每小时一次。显而易见，用不了多久，A 型分子就要大为相形见绌。即使 A 型分子的“寿命”再长也无济于事。因此，原始营养汤里面的分子很可能出现一个朝着“生育力”变得更强的“进化趋向”。复制基因分子肯定会选择的第三个特性是复制过程的准确性。假定 X 型分子与 Y 型分子的寿命同样长，复制的速度也一样快，但 X 型分子平均在每 10 次复制过程中犯一次错误，而 Y 型只在每 100 次复制过程中犯一次错误，那末 Y 型分子肯定要变得多起来。种群中 X 型分子的队伍不但要失去它们因错误而养育出的“子孙”，而且还要失去它们所有现存或未来的后代。

如果你对生物进化论已有所了解，你可能会认为上面谈到的最后一点似有佯谬之嫌。我们既说复制错误是发生进化的必不可少的先决条件，为什么又说自然选择有利于高精确度的复制过程。人们如何才能把这两种说法统一起来？我们认为，总的说来，生物进化在某种含糊的意义上似乎是一件“好事”，尤其是因为人类是进化的产物。事实上，世界从来没有什么东西是“想要”进化的。生物进化纯粹是偶然发生的，不管你愿意不愿意，复制基因（以及当今的基因）都会不遗余力地防止这种情况的发生。法国生物学家雅克·莫诺（Jacques Monod）曾经在纪念斯宾塞（Herbert Spencer）的演讲中出色地阐明了这一点。他以幽默的口吻说：“生物进化论的另一个难以理解的方面是，每一个人都认为他理解生物进化论！”

让我们再回到原始营养汤这个问题上来。现在，原始营养汤里已存在一些分子的稳定品种。所谓稳定的意思是，那些分子或是本身存在的时间较长，或是它们能迅速地进行自我复制，或是它们精确无误地进行复制。这三种稳定性发展的生物及其进化趋向是这样发生的，如果你在两个不同的时间分别从原始营养汤中取样测试，后一次的样品一定含有比前一次有更大比例的寿命长或生育力强或复制精确性高的品种的存在。生物学家谈到生物进化时，他所谓的进化实质上就是这个意思，而进化的机制是一样的——自然选择。

那么，我们是否应该把原始的复制基因分子称为“有生命的”呢？这是无关紧要的。我可以告诉你：“达尔文是世界上最伟大的人物！”而你可能会说：“不，牛顿才是最伟大人物的嘛。”我希望我们不要再争论下去了，应该看到，不管我们的争论结果如何，实质上结论是不受影响的。我们把牛顿或达尔文称为伟大的人物也好，不把他们称为伟大的人物也好，他们

两人的生平事迹和成就是客观存在的，不会发生任何变化。同样，复制基因分子的情况很可能就像我所讲的那样，不论我们是否要称它们为“有生命的”。我们有很多人理解字眼仅仅是供我们使用的工具，字典里面的“有生命的”一词，并不一定指世界上某一样具体的东西。不管我们把原始的复制基因称为有生命的或无生命的，它们的确是生命的祖先。它们是我们的缔造者。

我的第二个重要论点与环节是竞争。达尔文本人也强调过竞争的重要性，尽管达尔文那时所讲的是动物和植物，而不是分子。原始营养汤是不能维持无限量的复制基因分子的。其中一个原因是地球上的面积有限，其他一些限制性因素也是非常重要的。在我们的想象当中，那个起模板作用的复制基因浮游于原始营养汤中，周围存在大量复制拷贝所必需的构件小分子。当复制基因变得越来越多时，分子构件因消耗量亦随着增大而供不应求，成为珍贵的资源，不同品种或品系的复制基因必然为了争夺它们而互相搏斗。我们已经研究过，是什么因素促进那些条件优越的复制基因的繁殖。我们现在可以看到，条件差一些的品种事实上由于竞争的结果而变得日渐稀少，最后它们中间的一些品系难逃绝种的命运。各种复制基因的品种之间发生着你死我活的搏斗，它们不知道它们是在进行生存斗争，也不会因此而感到烦恼。复制基因在进行这种斗争时不动任何感情，更不用说会引起哪一方的厌恶感了。在某种意义上说，它们的确是在进行生死存亡的斗争，因为任何导致产生更高级稳定性的复制错误，或以新方法削弱对手的稳定性的复制错误，都会自动地得以延续下来并成倍地增长。生物的改良的过程是积累性的。加强自身的稳定性或削弱对手的稳定性的方法变得更巧妙，更富有成效。一些复制基因甚至“发现”了

一些方法，通过化学途径分解对方品种的分子，并利用分裂出来的构件来复制自己的拷贝。这些原始肉食动物在消灭竞争对手的时候，同时摄取食物。其他的复制基因也许发现了如何用化学方法，或把自己裹在一层蛋白质之中来保卫自己。这也许就是第一批生命细胞的成长过程。复制基因的出现不仅仅是为了生存，而且是为它们自己制造容器，即赖以生存的运载工具。能够生存下来的复制基因都是那些为自己构造了生存机器以安居其中者。最原始的生存机器也许仅仅是一层保护衣。后来，新竞争对手陆续出现，它们拥有更优良、更有效的生存机器，因此生存斗争随之逐渐激化。生存机器的体积越来越大，其结构也渐臻复杂。这是一个积累和渐进的过程。

伴随着时间的推移，为了保证自己在世界上得以存在下去，复制基因采用的技巧和计谋也逐渐改进，这种改进有没有止境呢？用于复制基因改良的时间是无穷无尽的。1 000 年的变化会产生什么样怪诞的自我保存机器呢？40 亿年长河流淌过去了，古代的复制基因又会有什么样的命运呢？它们并没有消失，因为它们是掌握了生存艺术的行家老手。在今天，人们别再以为它们还会浮游于海洋之中了。还是很久很久以前，它们已经放弃了这种自由自在的生活方式了。在今天，它们群集相处，安稳地寄居在庞大笨重、步履蹒跚的“生存机器”——人的体内，³与外界分隔开来，通过迂回曲折的间接途径与外部世界联系，并通过遥控来操纵外部世界。它们存在于你和我的躯体内，它们创造了我们，创造了我们的肉体 and 心灵。保存它们或许正是我们存在的终极理由。这些复制基因源远流长。今天，我们称它们为“基因”，其实我们就是它们的“生存机器”。

第三章 不朽的双螺旋

我们每一个人都是生物竞争遗存下的求生的机器，但这里的“我们”并非单单指人，它还包括一切动物、植物、细菌和病毒等。地球上的这些“生存机器”的总数难以计算，甚至物种的总数也不得而知。仅就昆虫来说，据估计，现存的昆虫种类大约有 300 万种，而昆虫总数可能有 100 亿亿之巨。

大千世界，不同种类的“生存机器”千变万化、纷繁复杂，其外部形状和内脏器官等各异。章鱼同小老鼠毫无共同之处，而它们又和橡树迥然相异。可是，它们的基本化学结构却具有相当的一致性，尤其是它们所拥有的“复制器”——基因，同我们——从大象到细菌——体内的分子基本上同属于一种类型。我们和所有的生物都是同一种复制基因——人们称之为 DNA 大分子——的生存机器。尽管各种生物的生存方式大相径庭，复制基因却总是复制各种各样的生存机器供其开发和利用。猴子不过是维持生物基因在树上生活的机器，鱼类则是保证生物基因在水中生活的机器，甚至还有一种小虫子，它则是能使基因在德国啤酒杯草垫中生存下来的机器。

DNA 的活动方式真是神秘莫测。

为简单方便起见，我将由 DNA 构成的现代基因看成是，几乎和模拟原初生命产生时的“原始营养汤”中的最早的第一批复制基因一样。我的这一处理方式虽然对论证关系甚大，但事实可能远非如此。原始的复制基因也可能是一种同 DNA 相似的分子，也可能不完全相同。假如后一种情况属实，我们则认为，原始的复制基因及其生存机器是在一个较晚近的阶段为 DNA 所僭取。倘若上述情况属实，那么原始的基因已被彻底消灭，因为在现代生存机器中已根本找不到它们的踪迹了。通过这样的推理，卡瑞斯—史密斯（A.G.Cairns - Smith）提出了一个令人惊奇的的观点。他认为我们的祖先，即第一批复制基因可能根本就不是什么有机分子，而是一些无机的结晶体——某些矿物和小块粘土结合体等。不管 DNA 是不是僭夺者，今日的生命主体是 DNA，这是毋庸置疑的，除非像我在第 11 章中所试图阐述的见解那样，一种新的篡夺力量正在兴起。

任何一个生物 DNA 分子都是一条由核苷酸小分子片段组成的长链。DNA 分子太小很难为肉眼所看见，然而，人类已经能够用间接的方法将 DNA 的确切形状巧妙地显示出来了。它是由双股核苷酸链组成的，两条链相互缠绕，呈现为漂亮的螺旋形的生物大分子。这就是 DNA 的“双螺旋”结构或称做“不朽的双螺旋”。DNA 中的核苷酸共有四种类型，我们可以简称其为 A、T、C 和 G。在所有动物和植物中，构成 DNA 的四种核苷酸都是一样的，其主要区别就在于它们缠绕交织在一起的顺序不同。人类的 G 核苷酸片段同蜗牛的 G 片段完全相同。但是人类核苷酸片段的整个序列不仅同蜗牛的不同，而且人类各个个体之间的序列也不尽相同，虽然它们在差别和程度上可能略小一些。同卵双胞胎的特殊情况纯属一个例外。

我们的 DNA 就寄居在我们的体内。它并不是集中在生物

体内的某一特定的部分，而是广泛地分布在所有的细胞之中。人体平均是由大约 1 000 万亿个细胞组成的。除了某些特殊情况可以不予以考虑之外，每个细胞都保存有该人体的 DNA 的一套完整的拷贝。对于这些 DNA，人们可以将其看成是一组有关如何制造一个人体的密码指令，它们以核苷酸的 A、T、C 和 G 的字母顺序来表示。这种情况如果形象地比喻的话，就如同在一幢巨大的建筑物中，每一间房间里都有一个“书橱”，里边长期存放着建筑师们建造整幢建筑物的设计蓝图。在每个生物细胞中，这种“书橱”常常称为细胞核。建筑师们的这种设计蓝图，在人类这一物种中共有 46 “卷”，我们称之为染色体。在不同的物种中，其数量也不同。在显微镜下，染色体是可见的，形状像一条一条的长线。基因就沿着这些染色体有次序地排列着。我们想要判断基因之间是在哪里首尾相接的却是很困难的事情，或许也未必有什么意义。还好，本章的其他内容还要表明，是否揭示这一点同我们的论题关系不大。

我首先将用“建筑师的设计”这一比喻方式，将比喻式的语言同专业的语言自由地混在一起来进行论述。“卷”的比喻将同染色体这两个词交替使用；“页”的比喻则同基因暂且互换使用，尽管基因之间的彼此界线并不像图书页码那样泾渭分明。我们将在很长的篇幅里使用这些比喻。待到这些比喻不能再解决问题时，我们将再引入其他的比喻。这里顺便说一下，当然自然界是没有什么“建筑师”这回事的，DNA 的遗传指令是由自然选择安排的。

DNA 分子一直在做两件重要的事情。第一，它们能够进行自我复制。自从生命诞生以来，这样的自我复制活动就从未有一天中断过。现代的 DNA 分子对于自我复制的确已经相当精湛了。一个成年人，全身由 1 000 万亿个细胞所组成的，然

而它们却是由最初的一个包含了那个建筑师蓝图的原版拷贝的单细胞孕育而成的。这个单细胞开始时一分为二，其中任何一个细胞各自拥有一套建筑蓝图的拷贝。接着，成功地连续分裂，使细胞依次再按 4、8、16、32 等倍数分裂，直到几十亿。在每次分裂的过程中，DNA 的建筑蓝图都能够被准确地拷贝到下一个细胞中去，其中极少发生任何的差错。

DNA 的自我复制只是一个方面。如果 DNA 真是建造一个人体的一套设计蓝图的话，它又是如何使蓝图开始启动的呢？它们将如何转变成人体的组织呢？这就是我要讲的 DNA 所做的第二件重要事情。DNA 间接地监督制造另一种不同种类的分子——蛋白质。在第二章中，我们提到过的血红蛋白，就是一个种类极为繁多的蛋白质分子的典型例子。核苷酸以四个字母序列表示的 DNA 的密码信息，再通过机械的简单形式翻译成另外一种字母序列。这样就是拼写出的蛋白质分子的氨基酸字母序列。

尽管，生物能够制造出蛋白质似乎距离制造出人体还相差很远，但它却是朝着制造人体的正确方向迈进了一步。蛋白质不仅是能够构成人体组织的主要成分，而且它们还能够对细胞内一切化学过程进行灵敏的控制，在准确的时间和准确的地点，有选择地命令某一种化学过程继续或停止。不过，最后这一过程到底是如何产生出一个婴儿的，胚胎学家们可能还要花费几十年，也许几世纪的时间，才能研究清楚。不过，最终出现的结果是一个婴儿，却是一个确凿无疑的事实。基因确实间接地控制着人体的制造，其影响和作用全然是单向的，后天获得的特性是不能遗传的。不论你一生中获得的聪明才智有多少，绝不会有点滴经由遗传的途径传递给你的子女。新的一代的智慧都是从零开始。人体只不过是基因保持自身不变的一种

手段。

基因控制胚胎发育的事实在生物进化理论中具有重要的意义，它意味着，基因对于自身的未来生存至少要负有部分的责任，因为它们的生存要取决于寄居的环境以及怎样帮助构造人体的效能。许久以前，自然选择是由自由漂浮在原始营养汤中的复制基因的不同的生存所构成的。事到如今，自然选择则是有利于能够熟练地制造生存机器的复制基因，即能够娴熟地控制胚胎发育的基因的过程。在这方面，复制基因和过去一样是没有自觉性和目的性的。相互竞争的分子之间那种凭借各自的长寿、生殖力以及精确复制的能力来进行的自动选择，像在遥远的时代一样，仍在盲目地、不可避免地继续着。基因并没有什么先见之明，事先并不会进行什么筹划。基因就是这样的，有些基因比其他一些基因更是有过之而无不及。但是，决定基因是否长存和生殖力的特性并不像原来想象的那样简单。不过事情也不会复杂到没边没沿的程度。

在过去大约 6 亿年左右，复制基因在建造生存机器的工艺技术上取得了一些显著的成就，如制成了肌肉、心脏和眼睛等，它们也都经历几次单独的生物进化过程。在完成这些成就之前，作为复制基因的基本生活方式及特点已经有了根本性质的改变。关于这一点，我们如果要想将我们的论证继续下去的话，我们就需要对此预先有所了解。

人们要了解现代复制基因的第一件事，就是它的高度的群居性。生存机器只是承载基因的一种运载工具，它包含的不只是一个基因，而是成千上万个基因。制造人体是一项相互默契配合的、十分错综复杂的冒险事业。为了共同的事业，某一个基因所做出的贡献和另一个同伴所做出的贡献几乎是难分伯仲的。¹一个特种基因对人体的各个不同的特定部分会产生许多不

同的影响。人体的某一特定部分则会受到许多特种基因的影响，而任何一个基因所起的作用又都依赖于许多其它基因之间的相互作用。某一些基因充当主基因，控制一组其它基因的运作活动。如果用比拟的说法，就是任何一页蓝图对建筑物的各个部分都具有参考价值，而其中的每一页都要和其它页的资料相互参照才有意义。

基因的这种错综复杂的相互依赖作用，可能会使读者感到十分困惑不解。我们为什么要用“基因”这个词呢？为什么我们不用一个像“基因复合体”（gene complex）之类的集合名词呢？从许多方面来讲，这一做法确实是一个相当好的主意。当我们将另一个角度去考虑问题时，把基因复合体看做是分成若干相互分离的复制基因，也未尝不可。我们之所以不使用这一集合名词，是由于“性现象”的存在在作怪。生物的有性生殖具有混和基因的作用，就是说任何一个生物个体只不过是寿命不长的基因组合体的临时性运载工具。任何一个生物个体的基因组合，其生存的时间可能是极其短暂的，但是基因的本体却几乎能够地久天长。基因的演化道路相互交叉又再交叉，在延续不断的世代发展中，一个基因可以被人们视为一个基本单位，它可以通过一系列生物个体的延续而生存下去。这就是我们在本章将要展开讨论的中心论题，也是我所非常尊重的同事们中一些人不太愿意苟同的问题。因此，如果我在论证时好像有点唠叨一些的话，那还得请你们原谅。

首先，我必须就论述中所涉及到“性”的一些事实，扼要地加以阐明。

我曾讲过，建造一个人体的蓝图有 46 卷之多。事实上，这些比喻有些过于简单化了。真实情况却是相当离奇的。46 条染色体是由 23 对染色体构成。我们可以这样说，每个细胞

核内部都存放着两套 23 卷本的、可相互替换的设计蓝图。我们姑且称它们为卷 1a、卷 1b，卷 2 a、卷 2b……直至卷 23a 和卷 23b。当然我们用以识别每一卷以及每一卷的每一页的数字是任意选定的。

我们从双亲那里接受了每一条完整的染色体，它们分别在精巢和卵巢内装配而成。比方说卷 1a，卷 2a，卷 3a……，来自父亲，卷 1b，卷 2b，卷 3b……，来自母亲。尽管实际上这是很难办到的，但在理论上你能够用一架显微镜观察你的任何一个细胞内的 46 条染色体，并区别哪 23 条是来自父亲的，哪 23 条是来自母亲的。

其实，成对的染色体并不是终生近贴在一起，甚至相互也不很接近，那么人们是在什么意义上说它们是“成对”的呢？说它们是成对的意思是，人们可以认为原先来自父亲的每一卷设计蓝图都能够逐页地直接代替原先来自母亲的对应的某一卷。举例说，卷 13a 的第 6 页和卷 13b 的第 6 页可能都是“管”眼睛的颜色的，也许其中一页说的是“蓝色”，而另外一页说的是“棕色”。

有时可供替换的两页设计蓝图是完全相似的，但在其他情况下，如在我们列举的眼睛颜色的例子中，它们又互相不同。如果它们做出了相互矛盾的“推荐”，人体应该怎么办呢？答案有各种不同的结果。有时这一页的影响大于另一页。在刚才所列举的眼睛颜色的例子中，这个人实际上可能是生就了一双棕色的眼睛，因为负责制造蓝色眼睛的指令可能在建造人体的过程中被置之不理。尽管如此，这并不会阻止制造蓝眼睛的指令继续传递到后代。在生物中，一个这样被生物遗传过程置之不理的基因，我们称它为“隐性基因”。与隐性基因相对的是“显性基因”。负责制造棕色眼睛的基因与负责制造蓝色眼睛的

基因相比，前者处于优势。只有制造人体相关页码的两个拷贝都一致推荐蓝眼睛，一个人才会得到一双蓝眼睛。更为常见的情况是，两个可供替换的基因不完全相似时，结果是达成某种类型的妥协——把人体建成一个居中间的模样的，或另一种完全不同的模样。

当两个基因，如管棕色眼睛的基因和管蓝色眼睛的基因，争夺染色体上的同一个位置时，我们把其中一个称为另一个的“等位基因”。为了实现通俗易懂的目的，可以将等位基因同竞争对手看成是同义词。请试着把建筑师一卷一卷的蓝图想象成一本本的活页夹，其中的每一个活页能够抽出并能互相交换。每一本卷 13 都会有一张第 6 页，但好几张第 6 页都能进入活页夹，夹在第 5 页同第 7 页之间。一个版本写着“蓝色眼睛”，另一个版本可能写着“棕色眼睛”，整个生物种群中还可能有其它一些版本写着其它的颜色，如绿色。也许有六个可供替换的等位基因占据着分散于整个生物种群里的第 13 条染色体的第 6 页的位置。每人只有两卷为单位的卷 13 染色体。因此，在第 6 页的位置上最多只能有两个等位基因。如果一个有蓝眼睛的人，他可能只有同一个等位基因的两个拷贝，或者他可以在整个生物种群里的六个可供替换的等位基因当中任选两个。

当然，让你走进整个生物种群的基因库里去选择制造自己的基因，并不可能是真的。任何情况下，全部基因都在生物个体生存机器内紧密地结合在一起。我们每人在胚胎时期就接受了双亲的全部基因，对此我们无能为力。从长远来讲，我们把整个生物种群的基因统称为“基因库”还是意义重大的。事实上，这是遗传学家们所使用的一个专门术语。基因库是一个相当有用的抽象概念，因为生物通过性活动通过一个经过仔细安排的过程会把基因混合起来，它特别类似于从活页中把一页

页、一叠叠抽出并相互交换的情况。一切确实是这样进行，我们很快就会看到这一情形。

这里，我已叙述了一个细胞分裂为两个新细胞的正常分裂情况。每个新分裂出来的细胞都接受了所有 46 条染色体的一份完整的拷贝。这种正常的细胞分裂称为“有丝分裂”。还有一种细胞分裂叫作“减数分裂”。减数分裂一般只发生在性细胞即精子和卵子的产生过程中。在我们的细胞中精子和卵子是很独特的，它们只有 23 条，而不是 46 条染色体。当然，这个数字恰巧是 46 的一半。这对它们受精后细胞融合在一起以便制造一个新生物个体是何等的方便！减数分裂是一种特殊类型的生物细胞分裂，只能发生在精巢和卵巢中。在这个过程中，一个具有完整的双倍共 46 条染色体的细胞，分裂成只有单倍共 23 条染色体的性细胞。我们这里所论述的都是以人体的染色体数目及其繁殖为例进行的分析。

精子有 23 条染色体，是精巢内具有 46 条染色体的一个普通细胞通过减数分裂所产生的。到底是由哪 23 条染色体进入一个精子细胞呢？一个精子绝不应该随便挑选任何的 23 条染色体，这点显然很重要的，它不可能只有两个拷贝的卷 13，而卷 17 却一个拷贝也没有。从理论上讲一个生物个体的精子可以全部来自其母亲的染色体（即卷 1b，卷 2b，卷 3b……卷 23b）。但在实际中这种情况不太可能发生。因为一个以这种方式实现精子受孕的儿童，就将出现其一半基因是祖母的，另一半却没有继承其祖父的情况。事实上，这种整组的染色体分布是不会发生的。实际情况更要复杂得多。请不要忘记，我们的一卷卷的蓝图（染色体）是作为活页夹来看待的。在制造精子的过程中，某一卷蓝图的许多单页或者说一个个的单页被抽出并和相应的另一卷对应的单页相互交换。因此，某一具体精子

细胞的卷 1 的构成方式可能是，前面 65 页取自卷 1a，第 66 页直到最后一页取自卷 1b。这一精子细胞的其它 22 卷以相似的方式组成。因此，即使一个人的所有精子的 23 条染色体都是由同一组的 46 条染色体的片段所构成，他所制造的每一个精子细胞也都是独一无二的。

卵子也是以类似的方式在卵巢内制造的，而且它们也各具特色。

在实际生活当中，生物的这种混合构成法已为人们所熟知。在精子（或卵子）的制造过程中，每一条父系染色体的一些片段分离出来，同完全相应的母系染色体的一些片段相互交换位置。请记住，我们在讲的是最初来自制造这个精子的某生物个体的父母的染色体，也即由这一精子受精最终所生的儿童的祖父母的染色体。我们将这种染色体片段的交换过程，称为“交换”。这是对本书全部论证至关重要的一点。如果你用显微镜观察一下你的一个精子（或卵子）的染色体，并试图去辨认哪些染色体本来是父亲的，哪些本来是母亲的，那简直是在浪费时间。这些同一般的体细胞形成鲜明的对照，详见以后的论述。任何一个精子中的染色体都是一种混合物，都是母系基因与父系基因的嵌合体。

从现在开始，我们以书页比做基因的方法就不再用了。因为，在一个活页夹中，可以将完整的一页插进去、拿走或交换，但在不足一页的碎片中这一点却做不到。基因复合体只是一长串核苷酸字母，并不是明显地分为一些独立的书页。当然，蛋白质信息链的开头和蛋白质信息链的结尾都有专门符号，即同蛋白质信息本身一样，皆以特定的四个字母表示。在每两个标点符号之间就是制造一个蛋白质的密码指令。我们可以把一个基因理解为头和尾符号之间的核苷酸字母序列和对应

的一条蛋白质链的编码。我们引入“顺反子”(cistron)的概念表示这一现象的单位。有些人曾经将基因和顺反子相互通用。但生物的交流过程却不遵守顺反子之间的界限。不仅顺反子之间可以发生分裂，顺反子内也可发生分裂。这就如同建筑师的蓝图是画在一条长46卷自动收报机的纸条上，而不是分开的一页一页的纸上一样。顺反子没有固定的长度，只有看纸条上的符号寻找信息头和信息尾的符号才能找到前一个顺反子到何处为止，下一个顺反子在何处开始。交换就是取出相对应的父系与母系的纸条，剪下并交接其相匹配的部分的过程。这一过程并不管纸条上面画的是什麼内容。

我的书名中的基因这个概念并不是指单个的顺反子，而是某种更细致复杂的东西。我的定义可能不会适合每个人的口味。对于基因直到今天也没有一个人们普遍认同和接受的定义。即使有，任何定义也不是神圣不可侵犯的东西。如果我们的定义既明确而又避免了模棱两可，按我们喜欢的方式和适用于我们自己的目的给一个词下定义，也是未尝不可的事情。我这里所使用的基因定义来自于威廉姆斯。²他的基因定义是，染色体物质的任何一部分，它能够作为一个自然选择的单位连续若干代发挥其作用。用上一章的话来说，基因就是能够进行高度精确复制的东西。生物的精确定制的能力是通过拷贝形式取得物种长寿的另一种说法，我将把它简称为“长寿”。这一定义的正确性还有待于进一步证明。

无论如何定义，基因必须是生物染色体中的一部分。问题是它应该有多大，即它是有多长的自动收报机用的那个纸条？让我们设想纸条上任何一个相邻密码字母的序列，我们称这一序列为遗传单位。它也许是一个顺反子内部一个只有十个字母的序列，它也许是一个有八个顺反子的序列，也可能它的头和

尾都在顺反子的中段。它一定会同其他遗传单位相互重叠。它会包括更小的遗传单位，而且也是构成更大遗传单位的一部分。且不论其长短如何，为了便于进行现在的论证起见，我们就称之为遗传单位。它只不过是染色体的一段，同染色体的其余部分无任何实质的差别。

现在，理解好下面的这一点是很重要的，遗传单位越短，它生存的时间——以世代计——可能就会越长，特别是它被一次次交换所分裂的可能性就越小。假定按平均数计算，减数分裂每产生一个精子或卵子，整条染色体就有可能经历一次交换，而且这种交换可能发生在染色体的任何一段上；假设这是一个很大的遗传单位，比如说是正常染色体的一半长，那么每次发生减数分裂时，这一遗传单位分裂的机会是 50%。如果我们所设想的这一遗传单位只有染色体的 1% 那么长，我们可以认为，在任何一次减数分裂中，它分裂的机会只有 1%。这就是说，这一遗传单位能够在该生物个体的后代中生存许多代。一个顺反子很可能比一条正常的染色体的 1% 还要短得多，甚至一组相邻的几个顺反子在被交换所分解之前能够活上很多代。

人们可以很方便地用世代来表示遗传单位的预期平均寿命，而世代也可转换为年数。如果我们把整个一条染色体作为假定的遗传单位，它的生活史也只不过延续一代而已。现在假定 8A 是你的染色体，是从你父亲那里继承下来的，那么它是在你受孕之前不久，在你父亲的一个精巢内制造出来的。从世界有史以来，它从未存在过，这个遗传单位是减数分裂混合过程的产物，也是将你祖父和祖母的一些染色体片段撮合在一起的产物。这一遗传单位被置于某一具体精子内，因而它是独特的。这个精子是几百万个精子中的一个，它随这支庞大的微型

船队扬帆航行，驶向你的母亲。这个精子（除非你是非同卵的双胞胎）是庞大的船队中在你母亲的一个卵子中找到停泊港口的惟一的一条船。这就是你所以存在的理由。我们所设想的这一遗传单位，即你的 8A 染色体，开始同你的遗传物质的其它部分一起进行自身复制。现在它以复制品的形式存在于你的全身。轮到你要生一个小孩时，就在你制造卵子（或精子）时，这条染色体也随之被破坏。这条染色体的一些片段将同你母亲的 8B 染色体的一些片段相互交换。在任何一个性细胞中将要产生一条新生的染色体例如 8，它比老的染色体可能“好些”，也可能“坏些”。除非是一个非常难得的巧合，否则它肯定是与众不同的，也是独一无二的。染色体生存的寿命只是一个世代。

一个比较小的遗传单位，比方说只有你的染色体 8A 的 1% 那么长，它的寿命将有多长呢？这个遗传单位也是来自你的父亲，完全可能原来不是在他的体内装配而成的。根据前面的推理，99% 的可能来自你的祖父母双方的一方。现在假设是从你的祖母那里继承来的。同样，99% 的可能她也是从她的父亲或母亲那里完整无缺地接受来的。如果我们追根寻迹地查考一个遗传小单位的祖先，我们最终会找到它的最初创造者。在某一个阶段，这一遗传单位肯定是在你的一个祖先的精巢或卵巢内首次创造出来的。

让我再重复讲一遍我使用的“创造”一词的颇为特殊的意义。我们设想的那些构成遗传单位的更小的亚级单位，很可能很久以前就已经存在了。我们所说的遗传单位是在以前的某一特定时刻创造的，意思就是说，那个构成遗传单位的亚级单位的特殊排列方式在此之前一直存在。也许这一创造的时间间隔相当近，例如它就是在你祖父或祖母体内发生的事情。但是，

如果我们设想的是一个非常小的遗传单位，它就有可能是由一个非常遥远的祖先第一次装配成功的，它也许是人类之前的一个类人猿。而且你体内的这个很小的遗传单位今后同样也可以延续很久，完整无缺地一代接一代地传递下去。

我们同样不应该忘记的是，一个生物个体的后代并不是单线的，而是有许多分支的。不论“创造”你的这一特定染色体8A的是你的哪一位祖先，他或她，除你之外，很可能还有许多其他后代。你的一个遗传单位也可能存在于你的第二代堂（表）兄弟姐妹体内。它也可能存在于我体内，存在于内阁总理的体内，也可能存在于你的狗的体内。因为，如果我们上溯得足够久远的话，我们都有着一个共同的祖先。这个很小的遗传单位也可能是碰巧经过几次独立的装配而成的。如果这一遗传单位是小的，这种巧合是十分可能出现的。但是即使是一个近亲，也不太可能同你共有一整条染色体。遗传单位越小，同另外一个生物个体共有一整条染色体的可能性就越大，即以拷贝的形式在世界出现许多次的可能性就越大。

一些先前存在的亚级遗传单位，一个新的遗传单位通过交换偶然聚合在一起是其组成的通常方式。另一个方式可以称之为基因的“点突变”（point mutation）。虽然这种方式很少见，但在生物进化上却具有重大的意义。一个基因点突变就相当于本书中某一个单独字母的印刷错误。这种情况尽管不多，但是显而易见，遗传单位越长，它在某一点上被突变所改变的可能性就越大。

另外一种生物遗传单位，是具有不常见的、但却具有重要长远后果的错误或突变，叫做“倒位”。这就是染色体把自身的一段在两端分离出来，头尾颠倒后，再按这种颠倒的位置重新连接上去。按照我们先前的类比方法，有必要对某些页码重

新进行编号。有时染色体的某些部分不单单是倒位，而是连接到染色体完全不同的部位上，或者甚至和一条完全不同的染色体结合在一起。这种情形如同将一本活页夹中的一叠活页纸换到了另一个活页本中去。虽然生物的这种类型的错误通常是灾难性的，但它有时能使一些碰巧在一起工作得很好的遗传物质的片段紧密地“连锁”，这就是其重要性之所在。也许以倒位方式可以把两个顺反子紧密地结合在一起。它们只有在一起的时候才能产生有益的效果，即以某种方式互相补充或互相加强。然后，自然选择往往有利于以这种方式构成的新“遗传单位”，因此这种遗传单位将会在今后的生物种群中扩散开来。基因复合体在过去悠久的年代中可能就是以这种方式全面地进行再排列或“编辑”的。

这一方面有一个最恰当的例子，就是我们称为生物的“拟态”（mimicry）的现象。某些蝴蝶具有一种令人厌恶的怪味。它们的色彩通常是鲜艳夺目，华丽异常的。鸟类就是借助蝴蝶的这种“警戒性”的标志，学会躲避它们的。于是，一些并无这种令人厌恶怪味的其它种类的蝴蝶就乘机利用这种现象。它们模拟那些味道怪异的蝴蝶。于是，它们生下来就具有和那些味道怪异的蝴蝶差不多的颜色和形态，但它们的味道却不同。它们时常使人类的博物学家上当，也时常使鸟类上当。一只鸟如果吃过真正有怪异味道的蝴蝶，通常就要避开所有看上去一样的蝴蝶，模拟假冒者也包括在内。因此自然选择有利于能促进拟态行为的基因。生物的拟态就是这样逐步进化而来的。

有许多不同种类的“味道怪异”的蝴蝶，看上去它们并不都是一样的。一个蝴蝶模拟者也不可能模拟所有的“味道怪异”的蝴蝶。因此，它们必须模拟某一特定种类的味道怪异的蝴蝶。任何一个种类具体的蝴蝶模拟者一般都专门善于模仿某

一具体的味道怪异的蝴蝶种类。另一些种类的蝴蝶模拟者却有一种非常奇特的行为，这些种类中的某一些蝴蝶个体模仿某一味道怪异的蝴蝶种类，而其它另一些蝴蝶个体则模仿另外一个蝴蝶种类。任何个体，如果它是中间型的或者试图对两个蝴蝶种类都予以模仿的，它很快就会被吃掉。我们相信，蝴蝶不会生来就是这样的。一个生物个体要么肯定是雄性，要么肯定是雌性，同样，一个蝴蝶的个体要么模仿这一味道怪异的种类，要么模仿另外一种。一个蝴蝶可能模仿种类 A，而其“兄弟们”可能模仿种类 B。

一个生物个体是模仿种类 A 还是模仿种类 B，看起来似乎只能取决于一个基因。但是，一个基因怎么能决定模拟的各个方面——颜色、形态、花纹的样式，还有飞行的节奏呢？我们的回答是，一个被人们理解为顺反子的基因大概是不可能具有如此多的功能的。通过倒位和遗传物质的其他偶然性的重新排列所完成的无意识的和自动的“编辑工作”，一大群过去分开的旧基因得以在一条染色体上结合成一个紧密的连锁群。整个连锁群像一个基因一样行动。若根据我们的定义，它现在的确也是一个单一的基因。它也有一个“等位基因”，这个等位基因其实就是另外一个连锁群。一个连锁群含有模仿种类 A 的顺反子，而另一个连锁群则含有模仿种类 B 的顺反子。每一连锁群很少被交换所分裂，因此在自然界中从未见到中间型的蝴蝶。可是，如果在实验室内大量喂养蝴蝶，这种中间型偶尔也会出现。

我以基因这个词作为一个遗传单位，其单位之小足以延续许多代，且能以诸多拷贝的形式在周围散布。这不是一种机械呆板僵化的定义，而是像“大”、“小”、“多”、“少”、“老”、“幼”的定义一样，是一种含意比较模糊的定义。如果某一段

染色体很容易被交换所分裂，或被各种类型的突变所改变，它同我所谓的基因概念在理论意义上就越不相符合。一个顺反子大概可以称得上是基因，但比顺反子大些的单位也应算做基因。一打的顺反子若在同一条染色体上相互结合得很紧密，我们便可以将其视为一个能长久存在的遗传单位。蝴蝶里的拟态群就是一个很好的例子。大顺反子离开一个生物个体进入下一代，在它们乘着精子或卵子进入下一代的生物时，可能发现这只小船上还载有它们以前航行时的近邻。这些近邻也是从远祖体内开始漫长航行并曾与之同船的伙伴。同一条染色体上相邻的顺反子组成一队患难与共的旅行伙伴，一旦出现减数分裂时，它们经常能够登上同一条船，分开的情况很少。

严格地说，对于生物遗传的基本单位，本书既不应叫做自私的顺反子，也不应叫做自私的染色体，而应该命名为有些自私的染色体长段和甚至更加自私的染色体短段。可是，这样的书名至少是不那么吸引人。我是把基因描绘成能延续许多世代的一小段染色体，因此，我以《自私的基因》作为本书的书名。

我们现在暂且再回到第一章结尾的观点。在那里我们已经看到，在任何自然选择的遗传的基本单位的实体中，都会发现自私性。我们也已经看到，有人认为物种是自然选择单位，而另一些人则认为物种中的种群是自然选择单位，还有人认为生物个体是自然选择单位。我曾经讲过，我宁可把基因看做是自然选择的基本单位，也是保护自我利益的基本单位。我刚才所做的就是给基因下一个定义，以便令人信服地证明我的论点是正确的。

自然选择的最普遍形式就是指生物体的有差别性的生存。某些生物体生存下去了，而另一些则面对死亡。但是，为了使

这种有选择性的死亡能够对世界产生影响，必须满足一个附加条件，即每个生物体必须以进行多重拷贝的形式存在，而且至少某些生物体必须具有一种潜在的能力，能以拷贝的形式生存一段相当长的进化时间。我们认为比较小的生物遗传单位具有这种特性，而生物个体、群体和物种却没有。孟德尔（Gregor Mendel, 1822 ~ 1884, 奥国著名的生物学家）曾经证明，遗传单位实际上可以认为是一种不可分割和独立的微粒，这是他的一项伟大的发现和成就。现在我们知道，这种讲法未免有点过分简单。甚至顺反子偶然也是可分的，而且在同一条染色体上的任何两个基因都不是完全独立的。我刚才所做的就是要将基因描绘为一个这样的遗传单位，它在相当大的程度上接近不可分的颗粒性这一典型的特征。基因并不是不可分的，只是它们很少发生罢了。基因在任何具体生物个体中要么肯定存在，要么肯定不存在。一个基因完整无损地从祖父母遗传到孙子女，径直通过中间世代而不同其他基因混合。否则，如果基因不断地发生相互混和，我们现在所理解的自然选择就成为不可能的了。顺便提一句，在达尔文时代这一点就已被证实，而且着实使达尔文感到莫大的忧虑。因为那时人们认为遗传是一个混和过程。那时，孟德尔已经公开发表了他的科学发现，这些发现本来可以解除达尔文的焦虑，但是天晓得，他却一直不知道这件事。在达尔文和孟德尔相继去世之后的 1900 年，似乎才有人读到孟德尔的这篇文章。或许孟德尔也没有认识到他的科学发现的重要意义，否则他可能会直接写信告诉达尔文的。

基因表现为颗粒性的另一个方面是，它不会衰老，即使是活了 100 万年的基因，也不会比它仅仅活了 100 年的同伴，更有可能死去。它一代一代地从一个生物个体转到另一个生物个体，用它自己的生活方式和为了它自己生存的目的，操纵着它

们；又在一代接一代的生物个体进入衰老死亡之前，就抛弃它们。

基因是永垂不朽的，或者更确切地说，它们之所以被定义为遗传的实体，就是为了符合那不朽的称号。我们每一个人作为在这个世界上的生物个体的生存机器，无不期望能够多活上几十年，但是世界上的基因可望生存的时间，不是以几十年计算，而是以千百万年来计算的。

在通过有性生殖的物种中，作为遗传单位的生物个体因其体积太大而且寿命也太短，不能成为真正意义的自然选择单位。由生物个体所组成的生物群体甚至是更大的单位，也不适合成为生物遗传的基本单位。在遗传学的意义上，生物的个体和群体像天空中的云彩，或者更像沙漠中的尘暴，转瞬即逝。³它们都是一些临时的聚合体或联合体。在生物进化的过程中是很不稳定的。虽然生物种群可以延续一个相当长的时期，但是由于它们不断地同其他生物种群混合，从而也就失去它们的生物特性。而且，它们也受到生物内部演化的影响。一个生物种群还不足以成为一个自然选择的单位，因为它不是一个有足够独立性的实体。它的稳定性和一致性也不足，不能优先于其他种群而被“选择”。

一个生物个体在其持续存在的时间里看起来是相当独立的，但是很可惜，这种状态能维持多久呢？每一个生物的个体都是独特的。在每个生物体仅有一个拷贝的情况下，在生物体之间进行选择是不可能实现进化的！有性生殖不等于复制。就像一个生物种群被其他生物种群所玷污的情况一样，一个生物个体的后代也会被其配偶的后代所玷污，你的子女只有一半是你的，而你的孙子孙女只是你的四分之一。经过几代之后，你所能够指望的，最多是一大批后代，即使他们有些还姓你的

姓，他们之中每个人只具有你的极小一部分——几个基因而已，情况就是如此而已。

生物个体也是不稳定的，它们在不停地消失。染色体也像打出去不久的一副牌一样，不断地混和以致最后被湮没。可是纸牌本身虽经反复的洗牌而仍然存在。这里，纸牌就是基因。基因不会被不断地交换所破坏，它只是调换了伙伴再继续前进。它们继续前进是理所当然的，这就是它们的本性。它们是复制基因，而我们每一个人则是它们的生存机器。我们在完成了我们传输的职责后就被它弃之如敝履。但是，基因却是远古地质时代的居民：基因是永存的。

基因像钻石一样恒久长存，却与钻石恒久长存的方式又不尽相同。一块块的宝贵的钻石水晶体，它们以不变的原子模型而长期存在。DNA 分子就不具备这种永恒性。任何一个具体的 DNA 分子的生命都相当短促，也许只有几个月时间，肯定不会超过一个人的一生。但是，一个 DNA 分子在理论上能够以自己的拷贝形式生存 1 亿年。此外，一个具体基因的拷贝就像原始营养汤中的古代复制基因一样，可以分布到整个世界。不同的是，这些基因拷贝的现代版本都有条不紊地装入了生存机器的体内。

这里，我所说的一切都是为了强调，基因通过拷贝形式的存在几乎是永恒的，这种永恒性表明了基因的特性。我们将基因解释为一个顺反子，可能适用于某些论题，如果运用于生物进化论，其定义就需要进一步扩大。扩大的程度则取决于定义的用途。我们需要找到一个切合自然选择实际的单位。这样，首先要鉴别出一个成功的自然选择单位必须具备的那些特性。用前面一章的话说，这些特性是：长存、生殖力以及精确的复制。我们只需直截了当地把“基因”解释为一个至少有可能拥

有上述三种特性的最大的实体。基因是一个长久生存的复制基因，它以许多重复拷贝的形式存在着。它并非无限期地生存下去。严格地说，甚至钻石也不能永恒，顺反子甚至也能被交换一分为二。按照定义，基因是染色体的一个片段，它要短到能够延续足够长的时间，以便它作为一个有意义的自然选择单位而发挥作用。

确切地说，到底多长时间才算“足够长的时间”呢？这一点并没有严格的规定。问题直接取决于自然选择的“压力”可能达到多严峻的程度。就是说，要取决于一个“坏的”遗传单位死亡的可能性比它的“好的”等位基因大到多大的程度。当然，这一问题牵涉到因具体情况而各异的生物进化问题的定量方面的细节。自然选择最大的切合实际的单位——基因，一般界于顺反子同染色体之间。

基因作为一个合适的自然选择的基本单位，就在于它的潜在的永恒性。我们需要强调一下“潜在的”这个词的含义。一个基因或许能够生存 100 万年，可是许多新的基因甚至连第一代都熬不过去。少数新基因成功地生存了一代，一部分原因是因为它们的运气好，更主要的是由于它们具有一套看家本领，就是说它们善于制造生存机器。这些基因对它寄居其中的一个个连续不断的生物个体的胚胎发育都会产生一定的影响。这样，就使得这些生物个体生存和繁殖的可能性要比其处在竞争基因或等位基因影响下的可能性增大一些。举个例子来说，一个“好的”基因往往赋予它所寄居其中的生物个体以长腿，从而保证自己的生存。因为长腿有助于这些生物个体逃避捕食者。这只是一个极特殊的例子，并不具有普遍意义。因为长腿毕竟不是对谁都有好处的。对鼯鼠来说，长腿反而是一种累赘。我们能不能在所有好的（即生存时间长的）基因中找出一

些共同的特性，而不是使我们自己纠缠在繁琐的细节中呢？相反，什么是能够立即显示出“坏的”即生存短暂的基因的特性呢？这样的共同特性也许有一些，但是有一种特性却同本书论题特别有关，即从基因的水平上讲，利他行为必然是坏的，而自私行为必定是好的。这是从我们对利他行为和自私行为的定义中得出的无情的结论。基因为了争取生存，需要直接同它们的等位基因进行竞争，因为在基因库中，它们的等位基因是争夺它们在后代染色体上的位置的对手。这种在基因库中牺牲其等位基因而增加自己生存机会的任何基因，请容许我再啰唆一句，按照我们的定义，往往都会生存下去。因此基因是自私行为的基本单位。

我们已经叙述完本章的主要内容，我一笔带过了许多复杂的问题以及一些潜在的假设。第一个比较复杂的问题，我已扼要地阐释过：不论基因在世世代代的旅程中多么独立和自由，它们的行为在控制胚胎发育方面并不是那么非常自由和独立。它们以极其错综复杂的方式相互配合和相互作用，同时又和外部环境相互配合和相互作用。诸如“长腿基因”或者“利他行为基因”这类表达方式只是一种简便的形象化说法，理解它们的含义才是十分重要的。一个基因，不可能单枪匹马地建造一条腿，不论是长腿或是短腿。一个生物构造一条腿是多个基因的一种联合行动。外部环境的影响也是不可或缺的。因为实际上腿毕竟是由食物铸造出来的！但是，很可能有这样的一个主导基因，它在其他条件不变的情况下，往往使腿生得比在它的等位基因的影响下生长的腿长一些。

作为一种类比，请你想象一下比如硝酸氨等肥料对小麦生长状况的影响。施过硝酸氨的小麦要比不施硝酸氨的小麦长得粗壮茂密，这是尽人皆知的事实。但是，恐怕还没有一个这样

的傻瓜会宣称，单靠硝酸氨就能增产大量的小麦。种子、土壤、阳光、水分以及各种矿物质显然同样是不可缺少的。如果上述其他几种因素都是稳定不变的，或仅仅是在一定范围内有某些微小的变化，硝酸氨这一附加因素就能够使小麦长得更大一些。在胚胎发育中，单个基因的作用也是如此。各种控制胚胎发育的关系如同蜘蛛网一样交织在一起，错综复杂，我们还没有弄得很清楚。任何一个因素，不论是遗传上的或是环境上的，都不能成为导致婴儿某部分形成的惟一“原因”。所有婴儿各个部分的发育都受到几乎是无限数量的“前置因素”（*antecedent causes*）的影响。一个婴儿同另一个婴儿之间的差别，如腿的长短差别，可以很容易地在环境或基因方面追溯到一个或几个“前置的差别”（*antecedent differences*）。正是这些差别才真正关系到生存竞争和斗争；对进化而言，真正起作用的是受遗传基因控制的种种差别。

仅从一个基因而言，它的许多等位基因是它的不共戴天的竞争者，其余的基因只是它的环境的一个组成部分，如同温度、食物、捕食者或伙伴是它的环境一样。基因如何发挥其作用取决于它的环境，而所谓环境也包括其余的基因。有时，在另一组特定基因存在的情况下，一个基因所发挥的是一种作用，而在另一组伙伴基因存在的情况下它所发挥的又是一种截然不同的作用。一个生物个体的全部基因构成一种遗传气候或背景，它调整和影响任何一个具体基因的作用。

现在，我们似乎遇到了一种佯谬现象。如果孕育和建造一个婴儿是这样的一种复杂的相互配合的冒险事业，如果每一个基因都需要几千个伙伴基因配合共同完成它的任务，那么我们又怎么能把这种情况同我刚才对不可分的基因的描述统一起来呢？我曾经说过，这些不可分的基因像永生的小羚羊一样年复

一年、日复一日地从一个生物个体跳跃到另一个生物个体：它们是自由自在，不受约束地追求生命的自私行为者，难道这都是一派胡言吗？丝毫也不是。也许我为了追求词藻绚丽的章句而有点神魂颠倒，但我绝不是在胡言乱语。事实上，并不存在真正的佯谬。我可以用另外一个类比的方法来加以说明。

牛津大学与剑桥大学经常举行著名的校际划艇比赛。在比赛当中，单单依靠一个划桨能手在牛津和剑桥的划艇竞赛中是绝对赢不了对方的。他需要有八个能干的伙伴。每个划手都是一个专家，他们总是分别坐在特定的位置上。有的是前桨手，有的是尾桨手，或是艇长等。划艇是一项相互配合的冒险性竞赛，然而总有一些人划得比另一些人好。假使有一位教练需要从一群候选人中挑选他心目中理想的船员参加竞赛，这些船员中有的人必须是优秀的前桨手，其他人要善于执行尾桨手、艇长的职务等等。现在，我们假设这位教练是这样挑选运动员的：他把应试的船员集合在一起，随意分成三队，每一队的成员也是随意地安排到各个位置上，然后让这三条船展开对抗赛。每天都是如此，每天都有新的阵容。几周之后将会出现这样的情况：赢得胜利的赛艇，往往载有相同的那几个人。他们被认为是划桨能手。其他一些人似乎总是在划行较慢的船队里，他们最终将被淘汰。此时，即使有一两个出色的划桨手有时也可能落入划得慢的船队中。这种情况或是由于其他成员技术较差，或是由于运气不好，比如说老是碰上强劲的逆风等。所谓最好的划桨手往往出现在得胜的船上，不过是一种平均的说法。

我们把划桨手看成是基因。争夺赛艇上每一位置的对手看成是等位基因，它们有可能占据染色体上同一个位置。赛艇划行得快就相当于建造一个能成功地生存下来的个体。自然风则

相当于外部环境。整个候选人的群体就是基因库。对于任何生物个体的生存而言，该生物个体的全部基因都属于同舟共济的伙伴。许多好的基因发现自己与一群坏的基因为伍，或正在同一个致死基因共同拥有一个个体。这些致死基因会把这个尚在幼年时期的个体扼杀，这样，好的基因也只好和其余基因一块同归于尽。这里仅仅是死掉了一个生物个体，而许多好基因的复本却在其他没有致死基因的生物个体中生存下来。许多好基因的拷贝由于碰巧与坏基因共同拥有一个个体而遭受拖累。还有许多好基因由于遭受其他形式的厄运而消亡，如它们所寄居的个体恰巧被雷电击中，等等。可是，按照我们的定义，不论运气好坏并无规律可循，一个基因总是处于劣势，就不能责怪它的运气不好，它应当就是一个坏的基因。

一个优秀的桨手的特点之一，就是能够很好地与其他人相互配合，即具有同其他伙伴队友默契合作的能力和团队精神。对于划艇竞赛来讲，这种相互配合的团队精神的重要性，不亚于强健有力的肌肉。我们在有关蝴蝶的例子中已经看到，自然选择可能以倒位的方式或染色体片段的其他活动方式无意识地对一个基因复合体进行“编辑”。这样，自然选择就把相互配合得很好的一些基因组成紧密地连接在一起的群体。另外一些实际上并不相互接触的基因，也能够通过自然选择的过程来充分发挥其相容性。一个基因可以在后来历代的生物个体中与其他基因，即基因库里的其他基因相遇，如果它能和这些基因中的大多数配合得很好，它自己也能够从中得到好处而生存繁殖下来。

例如，一个成功的肉食动物个体要具备几个基本的特征，其中包括锋利的撕咬型牙齿，适合消化肉类的肠胃，以及其他许多特征等。另一方面，一个成功的草食动物却需要偏平的磨

嚼型牙齿，以及更长得多的肠道，其消化的化学过程也不同于食肉动物。在草食动物的基因库中，任何一种基因，如果它能够赋予其“主人”以锋利的食肉牙齿，则是不大可能取得成功的。这并不是说食肉是一种坏习惯，而是因为除非你有合适的肠胃，以及一切食肉生活方式的其他特征，否则，你就无法有效地享用肉类。因此，那些能够形成锋利的食肉牙齿的基因并非一开始就是坏基因，只是它们在草食动物特征形成的基因所主宰的基因库中，它们才算是坏的基因。

这是一个复杂微妙的概念。其复杂就在于，一个基因的“环境”主要是由其他基因构成的。每一个这样的基因本身又依赖于它和环境中的其他基因的协同能力而受到自然的选择。我们有合适的类比来说明这种微妙的概念，但这种类比并非来自日常生活的经验，它同人们的“博弈论”相类似。关于这种类比我将在论述动物个体间进行的彼此攻击竞争时加以介绍。因此，我把这些内容放到第五章的结尾处再进一步讨论。现在我们还是继续探讨本章的中心思想——人们最好不要将自然选择的基本单位看做是物种，或者是种群，甚至是个体；而最好是把它看做是遗传物质的某种更小的单位，为便利起见，我们简称之为基因。前面我们已经讲过，这一论点基于这样一种假设：基因能够永垂不朽，而个体以及其他更高级的单位的寿命都是短暂的。这一假设以两个基本事实为依据：（1）生物的有性生殖及染色体的交换；（2）生物个体的死亡。这是两个不容置疑的事实。但是，这些并不能阻止我们进一步追问：为什么它们是不容置疑的事实，我们以及大多数的其他生存机器为什么要进行有性生殖，为什么我们的染色体要进行交换，而我们又为什么不能万寿无疆？

我们为什么老了要死？这是一个复杂的问题，其具体细节

已经超出了本书的探讨范围。除了各种特殊原因之外，还有人提出了一些比较普遍的原因。例如，有一种理论认为，一个生物个体的衰老是标志着其一生中发生的有害的基因复制的错误以及其他种类基因损伤的长期积累的结果。另一种理论为梅达沃（Peter Medawar, 1915 ~ 1987, 1960 年诺贝尔生物与医学奖获得者）爵士所首创，它是按照基因生物选择的思路考虑生物进化问题的一个典范。⁴梅达沃首先抛弃了传统的论点：“老年个体的死亡是对其他成员的一种利他主义行为。因为假如他们衰老得无法生殖时，他们就会充塞世界，对整体都无好处。”梅达沃指出，这是一种循环论证的狡辩。因为这种论点，以它必须证实的情况作为假定，即年老的动物衰老得不能再生殖。这也是一种类似群体选择或物种选择的天真的解释方法，尽管我们可以把有关部分重新讲得更好听一些。梅达沃的理论具有极其精彩的逻辑性，我们可以将其大意叙述如下：

我们已经提出了这样的问题，即哪些是“好”基因的最普遍的特性。我们认为“自私”是其中最普遍的特性之一。成功的基因还具有另一个普遍特征，就是它们通常能够将生存机器的死亡至少推迟到生殖之后。毫无疑问，你可能有些堂兄弟或伯祖父是早年夭折的，但你的祖先中一个也没有是幼年夭折的。祖先是不会早夭的。否则就不有你了。

我们将能够促使生物个体死亡的基因，称为“致死基因”。而“半致死基因”则具有某种使生物个体衰弱的作用，这种作用增加了生物个体因其他因素而死亡的可能性。任何一种基因都在生命的某一特定阶段对生物个体施加其最大的影响，致死和半致死基因

也不例外。绝大部分基因是在生命的胚胎期间发生作用的。有些基因是在童年，有些是在青年，有些是在中年，还有一些则是在老年发挥其作用的。请注意一下这样的一个事实：一条毛虫和由它变成的蝴蝶具有完全相同的一组基因。显然，生物的致死基因往往被从基因库中清除掉。但更明显的是，基因库中的晚期活动的致死基因的稳定性要大于早期活动的致死基因的稳定性。假如一个年纪较大的生物个体有足够长的时间至少进行过若干次生殖之后，致死基因的作用才表现出来，那么这一致死基因在基因库中将仍旧是成功的。例如，促使老年个体致癌的基因可以遗传给无数的后代，因为这些生物个体早在生癌之前就已出生。另一方面，使青年个体致癌的基因就不会遗传给很多的后代；使幼儿致癌的基因就不会遗传给任何后代。根据这一理论，生物的年老体衰只是基因库中晚期活动的致死基因同半致死基因的一种积累的副产品。这些晚期活动的致死和半致死基因所以能够有机会逃过了自然选择的网眼，就是因为它们是在晚期活动的。

梅达沃着重地指出，自然选择有利于这样的两类基因：(1) 它们具有推迟其他的致死基因的活动的的作用；(2) 它们能够促进优秀的基因发挥其影响。很可能基因开始活动时受遗传控制的种种变化，构成了生物进化内容的许多方面。

值得人们重视的是，梅达沃的理论不需要事先做出任何的假设，即生物个体必须到达一定的年龄才能生殖。如果我们以假设一切个体都同样能够在任何年龄生一个小孩作为出发点，

那么梅达沃的理论立刻就能预测推断出晚期活动的有害基因在基因库中的积累，以及由此而导致的年生殖活动的减少的倾向。

说来话长。这一理论有一个很好的特点，它能够启发我们去做某些相当有趣的推测。譬如根据这一理论，如果我们想要延长人类的寿命，一般可以通过两条道路来实现这一目的：

第一，我们可以禁止在一定的年龄之前生殖，如40岁之前。经过几个世纪之后，最低年龄限制可提高到50岁，以后照此办理。可以想见，这样的方法，人类的长寿可提高到好几百岁。但是，我很难想象会有任何人去认真严肃地制定这样一种政策。

第二，我们可以想办法“愚弄”一下基因，使它认为它是处在年轻的个体中。这一设想如果付诸实践的话，就意味着需要鉴定出一个人年老时，其生物个体内部化学环境里发生的种种变化。其中，任何变化都可能是促使晚期活动的致死基因开始活动的“信号”（cues）。通过模拟青年个体的表面化学特性的方法，有可能防止晚期活动的有害基因接受开始活动的信号。非常有趣的是，老年的化学信号本身，在任何正常意义上讲，不一定是有害的。比如，我们假设偶然出现了这种情况：一种S物质在老年个体中的浓度比在青年个体中来得高，这种S物质本身可能完全无害，也许是长期以来体内积累起来的食物中的某种物质。如果有这样一个基因，它在S物质存在的情况下碰巧产生了有害的影响，而在没有S物质存在的情况下却是一个好基因，这样的基因肯定在基因库中自动

地被选择，而且实际上它成为一种“导致”年老死亡的基因。补救的办法是，只要把 S 物质从体内清除掉就行了。

这一种新观点的重大变革性就在于，S 物质本身只是一种老年的“标志”。任何一个医生，如果注意到 S 物质的高度集中会导致死亡，可能就会认为 S 物质是一种有毒物质，然后他竭力去寻找 S 物质同人体机能失常之间的直接的、偶然的关系。他的这些活动要是按照我们假定的例子来讲，可能纯粹是在浪费时间！

生物体中也可能存在一种 Y 物质，这种物质出现在青年个体中要比在老年个体中更集中。因此，Y 物质是青春的一种“标志”。同理，那些只有 Y 物质存在的情况下产生好的效果，而在没有 Y 物质存在的情况下却是有害的基因会被自然选择。由于人类还不知道 S 物质或 Y 物质究竟是什么东西——有可能存在许多这一类物质——我们只能作这样的一般性的推测：你在一个老年个体中越能模仿或模拟青年个体的特点，不论这些看来是多么表面化的特点，那个老年个体就应该生存得越久。

我必须强调指出，上述的这些说法只是根据梅达沃理论进行的一些推测。虽然梅达沃理论在逻辑上是能够自洽的，但我们并不需要把它看成是对任何年老体衰实例的正确解释。与我们现在讨论的主题密切相关的是，基因选择的生物进化观点对于个体年老时死亡的趋势，也能毫无困难地加以解释。对于个体必然要死亡的假设是本章论证的核心，它是可以在基因自然选择理论的范围内得到圆满解释的。

我轻描淡写地叙述的另一个假设，是针对存在着的有性生

殖和染色体的交换，它们更加难以解释清楚。交换并不一定总是要发生。雄果蝇就不会发生交换，雌果蝇体内也存在一种能够压抑交换作用的基因。倘若我们要饲养一个果蝇种群，而压抑交换作用的基因在该种群中普遍存在的话，那么“染色体库”中的染色体就会成为不可分割的自然选择的基本单位。其实，如果我们遵循我们的定义直到得出其逻辑结论，就须将整条染色体作为一个“基因”。

然而，生物的性以外的其他选择方式亦是存在的。雌绿苍蝇能繁殖出无父亲的、活的雌性后代。每个后代都具有它母亲的全部基因。这里，顺便说一下，一个在母亲“子宫”内的胎儿甚至可能预先藏了一个更小的胎儿在它自己的子宫内。因此，一个雌绿苍蝇可以同时生一个女儿和一个外孙女，它们相当于这个雌绿苍蝇自己的双胞胎。许多植物的繁殖就是以另外生长出营养体，比如形成长长的吸收营养的根须的方式进行的。这种情况下，我们称其为生长倒不如叫它是生殖。如果你仔细考虑一下，生长同无性生殖之间几乎无任何差别，因为二者在生理上都是细胞简单的有丝分裂。有时，一些以营养体方式生长出来的植物同“母体”分离开来以后，也能够很好地成长。在其他情况下，如以榆树为例，它们相连接的根保持完整无损。事实上，整个一片榆树林，都可以认为是一个单一的个体。

因此，现在的问题是，如果蚜虫和榆树都不进行有性生殖，为什么我们人类需要花费这样大的气力，通过将我们的基因同其他人的基因混合起来，才能生育一个婴儿呢？简单地看上去，这样做的确有点古怪。性活动，这种把简单的复制变得反常的复杂的行为，当初为什么要出现呢？生物性的活动到底有什么益处？⁵

这是许多生物进化论者极难回答的一个问题。为了认真地回答这一问题，大多数的生物进化论者都尝试要利用到复杂的数学推理。坦白地说，我将避开这个问题，其中一个问题除外。我要说明的这一点是，理论家们在解释性的进化方面所遇到的困难，至少在某些方面是由于他们习惯于认为，生物个体总是想最大限度地增加其生存下来的基因的数目这一想法在作怪。根据这样的说法，性活动似乎是一种自相矛盾的现象，因为生物个体要繁殖自己的基因，性是一种“效率低”的方式：每个胎儿只有这个生物个体的基因的 50%，另外 50% 由配偶提供。要是它能够像绿苍蝇那样，直接发育出（bud off）自己的孩子，它们是它自己的丝毫不差的复制品，它就会将自己 100% 的基因传给下一代的每一个小孩，这一明显的佯谬促使某些理论家接受群体选择理论，因为其比较容易解释在群体水平上生物性活动的好处。生物学家博德默（W F. Bodmer）简单明了地回答说，性“促进了单个生物个体内部的积累，那些积累是以往分别出现于不同个体内有利的突变的积累”。

但是，如果人们遵循本书的论证方式，并且把个体看做是由长寿基因组成的临时同盟所建造的生存机器，上述佯谬就不再那么自相矛盾了。从整个生物个体的观点来看，“有效性”就无关紧要了。有性生殖对于无性生殖来说被认为是在单基因控制下的一种特性，就同蓝眼睛对棕色眼睛一样。一个“负责”有性生殖的基因为了它自私的目的而操纵其他全部基因。负责交换的基因也是如此。甚至有一种叫做“突变子”的基因，它们操纵着其他基因中进行拷贝的错误率。按照我们的定义，拷贝错误对于那些被错误地拷贝出来的基因是不利的，但如果这种拷贝错误对诱致这种错误的自私的突变基因有利的话，那么这种突变基因就会在基因库里扩散开。同样，如果交

换对负责进行交换的基因有好处，这就是存在交换现象的充分理由；如果同无性生殖相对的有性生殖有利于进行有性生殖的基因，这也就是存在有性生殖现象的充分理由。有性生殖对个体的其余基因是否有好处，比较而言也就无关紧要了。从自私基因的观点来看，每个基因都是自私的，性活动也就不再是那么异乎寻常的了。

这种情况非常接近于一种循环论证的危险，因为生物性别的存在是整个一系列推论的先决条件。而这一系列推论的最后结果认为基因是生物自然选择的单位。我认为我们是有办法摆脱这一逻辑困境的。但是，本书旨趣并不在于探索这一问题。“性”毫无疑问是存在的现实，它也是真实的。基因之所以能够成为最小的遗传单位，或被看做是最接近于基本的和独立的生物进化因素，正是由于“性”和交换的结果。

只要人们学会了按照自私基因的理论考虑问题，关于“性”的明显佯谬就会变得不再那么令人迷惑不解了。例如在生物体内的 DNA 的数量似乎要超过生成这些有机体所必需的数量，因为有相当一部分 DNA 从未转译出蛋白质。仅仅从单个有机体的观点来看，这似乎又是一个相当自相矛盾的问题。如果 DNA 的“存在目的”是监造有机体，那么，有一大批的 DNA 并不这样做，这不是令人奇怪的吗？生物学家一直在苦思冥想地研究，这些显然是多余的 DNA 正在做些什么样的有益工作呢？但是，从基因是自私的角度上看，这里的自相矛盾之处就迎刃而解了。DNA 的真正“目的”仅仅是为了生存。当我们解释那些多余的 DNA 时，最简单的方法是把它们看做是一个个寄生虫，或者最多是一群无害但也无用的乘客，它们仅仅是在其他 DNA 所创造的生存机器中搭上一段顺风车而已。⁶

有许多人反对这种观点，他们认为以基因为中心的生物进化论的观点是过分的。他们争辩说，实际上生存或死亡的基因毕竟是包括全部基因在内的那些完整的个体。我希望我在本章的论述足以说明，在这点上人们其实并不存在什么分歧。这就如同在划船比赛中整条船赢或输一样，生存或死亡的确是个体，自然选择的直接形式几乎也总是在生物个体水平上表现出来。然而，个体的死亡及成功的生殖并非是随机的，它表现为基因库中变化着的基因频率的结果。对于现代复制的基因，基因库有保留地发挥着原始营养汤对于原始复制基因所起的同样的作用。生物性的活动和染色体交换，则发挥着保持原始营养汤的现代等价物的那种流动性的作用。由于生物性的活动和染色体的交换，持续不断地搅乱了基因库，使其中部分基因发生混和。所谓进化，就是基因库中的某些基因变多而另一些基因则变少的过程。当我们希望解释生物的某种特性，如利他性行为的演化现象时，最好简单地问我们自己：“这种特性在我们的基因库里，对基因频率的变化会有什么影响？”有些时候，基因式语言的确有点枯燥乏味，为简洁和生动起见，我们免不了要借助于一些比喻。不过，这时我们要以怀疑的态度看待我们的比喻，以便能够在必要的时刻将它们还原为基因式的语言。

仅就基因而论，生物基因库只是基因生活于其中的一种新的营养汤。其区别在于，现代基因的基本生存方式是，它在不断地制造一个个必将消亡的生存机器的过程中，同来自基因库的一批批络绎不绝的伙伴进行合作。在第四章，我们将要论述生存机器以及在某一意义上，基因控制生存机器的行为。

第四章 基因发动机

我们和生物一生存机器，最初都是作为基因的贮存器而存在的。这些贮存器的作用是极其消极的，它们仅仅是作为一个保护的屏蔽，使基因能够抵御其竞争对手所发动的化学战以及意外的分子轰炸。

在远古时代，“原始营养汤”里存在着的大量有机分子是它们赖以生存的“食料”。千百年来，这些有机食物在太阳光的有力作用下，孳生繁殖、异常繁荣。但是，随着这些天然食物的减少，生存机器们一度逍遥自在的生活也宣告结束。这时，它们的一个庞大的分支，即现在人们所说的植物，开始学会利用阳光直接把简单的小分子建构成复杂的大分子，并以更快的速度重新进行了发生在原始营养汤里的合成过程。另外一个庞大的分支，即现在人们所说的动物，“发现了”如何利用植物通过消化作用取得其劳动果实而成长起来。动物或将植物吃掉，或将其他的动物吃掉。

随着时间的推移，生存机器的这两大分支逐步发展了日益奇妙的技能，加强了其生活方式的效能。与此同时，新的生活方式层出不穷，小分支以及小小分支逐渐形成，每一个小分支

都在某一特殊方面，如在海洋里、陆地上、天空中、地下、树上或其他生物体内，取得超人一等的谋生技能。这种小分支不断形成的过程，终于带来了今日给人类以如此深刻印象的丰富多彩的动植物世界。

动物和植物经过生物进化都发展成为一种多细胞的生物体，每一个细胞都获得全套基因的完整拷贝。然而，这个生物进化过程开始于何时，它们为什么会发生，整个过程需要经过几个独立的阶段才能够完成？这一切的奥秘现在我们还都无从知道。有人用“殖民地”来比喻动植物的躯体，把它们说成是细胞的“殖民地”。我倒宁愿把生物的躯体视为基因的殖民地，把细胞视为便于基因进行化学活动的工厂和作坊。

尽管我们可以把躯体称为基因的殖民地，但就它们的行为而言，各种躯体确实又无可否认地具有它们自己的自主特性。一只动物是作为一个能够进行内部协调的整体，即一个生物的基本单位而进行活动的。至少我们在主观意识上觉得它是一个单位而不是一个群体在活动。这是可以感觉到的事情。生物的自然选择过程有利于那些能同其他基因合作的基因，为争夺稀有资源，为吞食其他生存机器并避免让对方吃掉，生存机器必须投身于激烈无情的竞争和斗争中去。为了更好地进行这一竞争和斗争，在共有的躯体内存在一个中央协调的系统必然比存在无政府状态有利得多。时至今日，发生于基因之间的交错的共同进化过程已经发展到这个地步，以致个体生存机器所表现的“集体性”（communal nature），实质上已经不可辨认，事实上，很多生物学家并不承认存在这种集体性，因此也不同意我的观点。

很幸运的是，尽管有些报纸杂志的记者就本书在后面章节中提到的种种论点的“可靠性”（新闻工作者用语）进行了批

评，但争论的分歧在很大程度上是学术性的。如果我们在谈论生存机器的行为时屡屡提到基因，那未免会使人感到厌烦，事实上也没有必要这样做。正如我们谈论汽车的性能时，非得提到量子和基本粒子反觉不便一样。实际上，把个体视为一个行为者，它“致力”于在未来的世代中增加基因的总量，这种近似的提法在一般情况下自有其方便之处。而我使用的亦将是最简便的语言。除非另作说明，“利他行为”与“自私行为”都是指某一个动物个体对另一个动物个体的行为。

本章论述生物的行为，即生存机器的动物分支广泛利用的那种快速动作，动物已经变成活跃而有进取心的基因运载工具——基因机器。在生物学家们的词汇里面，行为具有快速的特性。植物也会动，但动得异常缓慢。在电影快镜头里，攀缘植物看起来像是活动的动物，但大多数植物的活动其实只限于不可逆转的生长。而另一方面，动物则发展了种种的活动方式，其速度超过植物数十万倍。此外，动物的动作是可逆转的，可以无数次重复。

动物演化出进行快速动作能力的关键是肌肉。肌肉就是引擎，它是蒸汽机或内燃机，以其贮藏的化学燃料为能量产生动物的机械运动。区别之处在于，肌肉以张力的形式产生直接的机械力，不像蒸汽机或内燃机那样以产生气压推动运动。另外肌肉与引擎相类似的一点是，它们通常凭借绳索和带有铰链的杠杆来发挥其力量。在人体内，杠杆就是骨骼，绳索就是肌腱，铰链就是关节。关于肌肉如何通过分子进行活动的方式，人们知之甚多，但我却感到下面的问题更有趣，我们是如何控制肌肉收缩的时间和速度的？

你有没有观察过构造复杂的人造机器？譬如说，针织机或缝纫机、纺织机、自动装瓶机或干草打包机。这些机械利用各

式各样的原动力，如电动马达或拖拉机，但这些机械在运转时如何控制时间和速度却是一个更其复杂的问题。阀门会依次开启或关闭，捆扎干草的钢抓手会灵巧地找到并在最恰当的时刻伸出割刀来切断细绳。许多人造机器的定时操作是依靠凸轮来完成的。凸轮的发明的确是个辉煌的成就。它利用偏心轮或异形轮把简单的运转变复为复杂的、带节奏性的运转。自动演奏乐器的机理与此相仿。其他乐器，如蒸汽风琴，或自动钢琴等则利用经过按一定模式打孔的纸制卷轴或卡片按时发出音调。近年来，这些简单的机械定时装置有被电子定时装置取代的趋向。数字计算机就是个例子。它们是大型的多功能电子装置，能够用以产生复杂的定时动作。像计算机这样的现代电子仪器，其主要元件是半导体，我们所熟悉的晶体管便是半导体的一种形式。

生存机器看来是绕过了凸轮和打孔卡片的阶段，它使用的定时装置和电子计算机有更多的相同之处，尽管严格说来，两者的基本操作方式是不同的。生物计算机的基本单位是神经细胞或称做神经元，其内部的工作情况是完全不同于晶体管的。神经元用以在彼此之间通讯的密码确实有点像计算机的脉冲码，但是神经元作为一个数据处理的基本单位却比晶体管复杂得多。一个神经元可以通过数以万计的接线与其他单位联系，而不仅仅是三个。虽然神经元工作的速度比起晶体管来慢些，但从微型化的角度而言，晶体管却大为逊色。因此，过去 20 年来电器元件的微型化是主宰电子工业的一种倾向。关于这一点，下面这个事实很能说明问题，在我们的大脑里大约有 100 亿个神经元，而在一个电器的芯片的脑壳中最多也只能塞进几百个晶体管。

植物并不需要神经元，因为它们不必移动就能生存下去。

大多数的动物类群都具有神经元。在动物的进化过程中，它们可能老早就“发现”了神经元，后来又为所有的动物类群继承了下来；也有可能是分别几次重新进化和发现的。

从根本上说，神经元不过是一种细胞。和其他细胞一样，也有细胞核和染色体。但它的细胞壁却形成拉长了的、薄的线状突出部分。通常一个神经元有一条特别长的“线”，我们称之为“神经轴突”。一个轴突的宽度狭小到只有在显微镜下才能辨认，其长度却可能有好几英尺。在长颈鹿身上，有些轴突甚至和长颈鹿的颈部一样长。许多轴突通常由多股单位集中在一起，构成较粗的多心导线，我们称之为“神经”。这些轴突从躯体的一部分通向其他部分，像电话干线一样传递消息，其他种类的神经元具有较短的轴突，它们只见于我们称之为神经节的密集神经组织中。如果是很大的神经元，它们也存在于大脑里，其功能，我们可以认为大脑和计算机是相类似的¹，因为这两种类型的机器都能在分析了复杂模式的输入信号，并参考了存贮的数据之后，发出复杂模式的输出信号。大脑对生存机器做出的主要实际贡献就在于控制和协调肌肉的收缩。为了达到这个目的，它们需要有通向各个肌肉的连线，也就是运动神经。但对有效保存基因来说，只有在肌肉的收缩时间和外界事件发生的时间具有某种关系时才能实现。上下颌的肌肉必须等到嘴巴里有值得咀嚼的东西时收缩才有实际意义。同样，腿部肌肉要在出现有值得为之奔跑或必须躲避的东西时，按跑步模式收缩才有实际意义。这此，自然选择有利于这样一些动物，它们具备感觉器官，将外界发生的各种形式的有形事件转化为神经元的脉冲码。大脑通过称为感觉神经的连线与感觉器官——眼、耳、味蕾——相连。感觉系统如何发生作用尤其使人感到费解，因为它们识别影像的高度复杂技巧远胜于最优良

的、最昂贵的人造机器。如果不是这样的话，打字员都要成为冗员，因为她们的工作完全可以由识别言语或字迹的机器代劳。在未来的数十年中，打字员还是不会失业的。

从前，感觉器官可能在某种程度上直接与肌肉联系，实际上，今日的海葵还未完全脱离这种状态，因为对它们的生活方式来说，这样的联系是最有效的。为了在各种外界事件发生时与肌肉收缩时，两者之间建立更复杂的和间接的联系，就需要有某种形式的大脑作为媒介物。在生物进化过程中，一个显著的进展是记忆力的“发明”。借助这种记忆力，肌肉收缩的定时不仅受不久以前而且也受很久以前的种种事件的影响。记忆装置，或贮存器，也是数字计算机的主要部件。计算机的记忆装置比我们的记忆力更为可靠，但它们的容量较小，而且在信息检索的技巧方面远逊于我们的记忆力。

生存机器的行为有一个最突出的特征，这就是明显的目的性。我在这样说的时侯，不仅指的是生存机器似乎能够深思熟虑地去帮助动物的基因生存下去，事实也的确是这样，我指的还是生存机器的行为和人类的有目的的行为更为类似这一事实。我们看到动物在“寻找”食物、配偶或迷途的孩子时，总是情不自禁地认为这些动物在此时的感受和我们自己在寻找时所体验到的某些感受一样，这些感受可能包括对某个对象的“欲望”，对这个向往的对象形成的“表象”以及存在于心目中的“目的”。我们每一个人出于自身的体验都了解这一事实：现代生存机器之中至少有一种已经通过进化的历程，使这个目的性逐渐取得我们称之为“意识”的特性。我不通晓哲理，因此无法深入探讨这个事实的含义。但就目前我们所讨论的课题而言，幸而这是无关紧要的。因为我们把机器的运转说成好像由某种目的性所驱使，而不论其是否真的具有意识，这样做更

方便一些。这些机器基本上是非常简单的、而且有目的的无意识的行为状态的原理，在工程科学中也经常应用。

瓦特蒸汽调速器便是其中一个典型例子。

瓦特蒸汽调速器所牵涉到的基本原理就是我们现在称之为“负反馈”的原理，而负反馈又有多种多样的形式。一般地说，它所发挥的作用是，机器运转起来好像带有自觉目的的一种“目的机器”，它配有某种度量装置，能随时测量出事物的现存状态和“要求达到的”状态之间的差距。机器的这种结构方式使它能在差距越大时运转得越快。这样，机器能够自动地减少差距，这就是负反馈的道理。在“要求达到的”状态实现时，机器能自动停止运转。瓦特蒸气机调速器上装有一对重球，它们借助蒸汽机的动力而旋转。这两只球分别安装在两条活动连杆臂的顶端。随着球的转速增大，离心力逐渐抵消引力的结果，使杆臂越来越接近水平。由于杆臂连接在为机器提供蒸汽的阀门上，当杆臂接近水平时，提供的蒸汽就逐渐减少。因此，如果机器运转得过快，蒸汽的供给量就会减少，从而机器运转的速度也就慢下来；反过来，如果机器运转得过慢，阀门会自动地增加蒸汽供给量，从而机器运转的速度也随着增快。但由于过调量或时滞的关系，这类目的机常常发生振荡现象。为了弥补这种缺陷，工程师总是设法添加某种设备以减少这种振荡的幅度。

瓦特调速器的“期望状态”是恒定的旋转速度。显然，机器本身并不会有意地要求达到这个速度。任何一台机器的所谓“目的”不过是指它趋向于恢复到某种特定的状态。近代的大多“目的机器”都是利用诸如负反馈这样的基本原理加以扩大其运行能力，从而能够进行复杂得多的“逼真的”动作。比如，导弹好像能主动地搜索目标，并且在目标进入射程之后进

行追踪，与此同时，它还要考虑到目标具有的规避追击的各种迂回曲折的动作，有时甚至能“事先估计”到这些动作或“先发制人”。这些细节这里不拟详谈。简单地说，它牵涉到各式各样的负反馈、“前馈”以及工程师们熟知的其他一些原理。就我们所知，这些原理现在已广泛地应用于生产和生活实际当中。我们没必要以为，导弹具有任何近似于意识的东西，但在一个普通人眼中，导弹那种显然是深思熟虑的、目的性很强的动作，简直让人难以相信，特别是这枚导弹又不是由一名飞行员直接控制的。

人们常见的误解是，认为导弹之类的机器是有意识的人所设计和制造的，那么它必然是处在有意识的人的直接控制下。这种误解还有另外一个变种，“计算机并不能真的下棋，因为它们只能听命于设计和操纵计算机的人”。我们必须了解这一误解的根源，因为它直接影响到我们对所谓基因如何“控制”行为的含义的理解。计算机下棋是一个很能说明问题的实际例子，因此这里我想扼要地谈一下。

计算机下棋今天还未能达到象棋大师那样的水平（1997年IBM公司的“深蓝”计算机已经战胜了世界超级象棋大师卡尔希波夫——译者注），但它足以与一个优秀的业余棋手相媲美。更准确地说，计算机程序足以与一个优秀的业余棋手相媲美，因为计算机程序本身对使用哪一台具体的计算机来表演其技巧是从不苛求的。那么，程序编制员的任务是什么呢？第一，他肯定不会像一个演木偶戏的牵线人那样每时每刻操纵计算机。这好像是在欺诈。他先编好程序，放入计算机内，接着计算机便独立操作。除了让竞赛对手将他的每一着输入计算机内，没有任何人对计算机进行干预。程序编制员是否预先估计到一切可能出现的棋步，从而编好一份长长的清单，列出针对

每一种情况的妙着？当然不是这样。因为棋局中可能出现的棋步，以及所有可能的应着，以寻求克敌制胜的战略，在不同的棋局中的变化比银河里的原子还要多。这些仅仅是琐碎的小问题，就说明为计算机下棋编制程序时面临的难题，事实上这是一个极难解决的难题。即使是最周密的程序也不能和象棋大师匹敌，这是不足为奇的。

事实上，程序编制员的作用和一个指导儿子怎样下棋的父亲差不多。他把主要的下棋步法规则提纲挈领地告诉计算机，而不是把适用于每一种开局的各种步法都告诉它。他并不是用我们日常语言逐字逐句地说，“象走对角线”，而是用数学语言说：“象的新坐标来自老坐标，程序是在老坐标 X 以及老坐标 Y 上加上同一个常数，但符号不必相同。”实际上计算机使用的语言当然更简洁。接着，他可以再把一些“忠告”编入程序，同样使用数学或逻辑语言，其大意用我们日常语言来表达时，不外是什么“不要把你的王暴露在敌前”，或是些实用的诀窍，如“一马可以两用”，同时进攻对方两子。这些具体的棋步是耐人寻味的，但继续讲下去未免离题太远。重要的是，计算机在走了第一步棋之后，它就需要独立操作，不能指望它的主人再做任何指点。程序编制员所能做的一切只是在事先竭尽所能把计算机下棋的做法部署好，并在提供具体知识以及提示战略战术两者之间取得适当的平衡。

基因也同样控制它们所在生存机器的行为，但不像直接用手指牵动木偶那样，而是像计算机的程序编制员那样通过间接的途径来控制它们。基因所能做到的也只限于事先的部署，以后在生存机器独立操作时它们就只能袖手旁观了。为什么基因如此缺乏主动精神呢？为什么它们不把缰绳紧握在手，随时随地指挥生存机器的行为呢？这是因为生物发展和运动的“时

滞”所造成的困难。有一本科学幻想小说通过比拟的手法非常巧妙地说明了这个问题。这本扣人心弦的小说是霍伊尔（Fred Hoyle, 1915 ~ , 英国天文学家）和埃利奥特（John Elliot）合著的《安德洛墨达（Andromeda）的 A》。像一切有价值的科学幻想小说一样，它以一些有趣的科学论点作为小说创作的依据。可是，说也奇怪，这本小说对其中一个最重要的科学论点似乎有意避而不谈，而是让读者自己去想象。如果我在这里把它和盘托出，我想两位作者不会见怪吧。

故事发生在一个离开我们有 200 光年之遥的仙女座，这里有一个文明世界。²那里的人们希望把他们的文明传播到一些远方的世界去。怎样做最好呢？直接派人走一趟，是不可能的。在宇宙中，你从一个地方到另外一个地方的最大速度，理论上不能超过光速这个上限，何况实际上由于机械功率的限制，最高速度要比光速低得多。此外，在宇宙中，可能并没有那么多的世界值得你去走一趟，你知道朝哪一方向进发才会不虚此行呢？无线电是和宇宙其余部分联系的比较理想的手段，因为，如果你有足够的能量把你的无线电信号向四面八方播送而不是定向发射的话，能收到你的电波的世界就非常多，其数目与电波传播的距离的平方成正比。无线电波以光速传播，也就是说，从仙女座发出的信号要经过 200 年才能到达地球。这样遥远的距离使两地之间无法进行通话。即使从地球上发出的每一个信息都会被 200 年间的 12 代人一代一代地传递下去的话，试图和如此遥远的人进行通话无论如何也是劳民伤财的事情。

这是一个我们不久将来就要面临的实际问题。地球与火星之间，无线电波要走四分钟左右。毫无疑问，今后，宇航员必须改变他们的谈话习惯，说话时不能再是你一句我一句那样交流，而必须使用长长的独白，自言自语。这种通话方式不再是

对话，而是在通信。正如佩恩（Roger Payne）所提到的另一个例子指出的那样，海洋的音响效果具有某些奇特的性质，它意味着弓背鲸发出的异常响亮的“歌声”在理论上可以传到世界各处，这一现象尤其发生在它们游在海水中的某个特定的深度时。弓背鲸是否真的彼此进行远距离通话，我们不得而知。如果确有其事的话，它们的困境一定像火星上的宇航员一样。按照声音在水中传播的速度，弓背鲸的歌声传到大西洋彼岸，然后，再等待对方的歌声回传过来，前后需要两小时左右。我认为，弓背鲸的独唱往往持续八分钟，其间并无重复之处，然后又一再从头唱起，这样周而复始地唱上好多遍，每一循环历时八分钟左右，其奥秘就在于此。

霍伊尔的小说中的仙女座人也是这样做的。他们知道，等候对方的回音是没有实际意义的，因此他们把要讲的话集中在一起，编写成一份完整的长篇电文，然后向空间播送，每次历时数月，以后又不断复重。不过，他们发出的信息和鲸鱼的却大相径庭。仙女座人的信息是用电码写成的，它指导别人如何建造一台巨型计算机并为它编制程序。这份电文使用的当然不是人类的语言。但对熟练的密码员来说，几乎一切密码都是可以破译的，尤其是密码设计者本来的意图就是让它便于破译。这份电文首先为班克（Jodrell Bank）的无线电望远镜所截获，电文最后也被译出。按照仙女座人的指导，计算机终于建成，其程序亦得以付诸实施。结果却几乎为人类带来灾难，因为仙女座人并非对一切人都怀有利他主义的意图。这台计算机几乎把整个人类世界置于它的独裁统治之下。最后，主人公在千钧一发之际用利斧砸碎了这台计算机。

在我们看来，有趣的问题是，在哪一个意义上我们可以说仙女座人是在操纵地球上的事务。他们对计算机的所作所为无

法随时随地地直接控制。事实上，他们甚至连计算机已经建成这一事实也无从知道，因为这些情况要经过 200 年才能传到他们耳中。计算机完全独立地作出决定和采取行动。它甚至不能再向它的主人请教一般的策略性问题。由于 200 年的障碍难以逾越，一切指示必须事先纳入程序。原则上，这和计算机下棋所要求的程序大致相同，但对当地情况应该具有更大的灵活性以及适应能力。这是因为这样的程序不仅要针对地球上的情况，而且要针对具有先进技术的形形色色的世界，这些世界的具体情况仙女座人是心中无数的。

正像仙女座人必须在地球上有一台计算机来为他们逐日作出决定一样，我们的基因也必须建立一个智慧的大脑。基因不仅是发出电码指示的仙女座人，它们也是全部指示本身，它们不能直接指挥我们这些木偶的理由也是一样的：“时滞”。基因是通过控制蛋白质的合成来发挥作用的。这本来是操纵世界的一种强有力的手段，但必须假以时日才能见到成效。培养一个胚胎就需要花上几个月的时间，同时还要耐心地操纵蛋白质。另一方面，关于生物行为最重要的一点是行为的快速性。用以测定行为的时间单位不是几个月而是几秒或几分之一秒。在外部世界中常常发生这样的情况：一只猫头鹰掠过头顶，沙沙作响的草丛暴露了猎物，接着在顷刻之间神经系统猛然行动，肌肉跃起；随即猎物得以死里逃生或成为牺牲品。基因并不能在事先部署这里的一切，为它们自己建造一台快速的执行计算机，使之掌握基因能够“预料”到的尽可能多的各种情况的规律，并为此提出“忠告”。但生命和棋局一样也是变幻莫测的，事先预见到一切是不现实的。像棋局的程序编制员一样，基因对生存机器的“指令”不可能是具体而细微的，它只能是提出一般性的战略以及适用于生存的各种技巧。³

正如扬格（Young）所指出，基因必须完成类似对未来作出预测那样的任务。当一个胚胎生存机器处于建造阶段时，它未来一生中可能遇到的种种危险和问题都还是未知数。谁能预言有什么肉食动物会蹲伏在哪一个树丛里正在伺机袭击它，或者有什么腿快的活点心会在它面前突然出现，蜿蜒而过？对这些问题不仅人类不能预言，基因也无能为力。可是对于某一些普遍性的情况是可以预见的。北极熊基因可以有把握地预先知道，它们的尚未出生的生存机器将会生活在一个寒冷的环境。这种预测并不是基因进行思维的结果。它们从不会思维，它们只不过是预先准备好一身厚厚的皮毛，因为在此前的一些生物躯体内，它们一直是这样做的。这也是为什么它们仍然能存在于基因库的原因。它们也预见到大地将为积雪所覆盖，这种预见性体现在皮毛的色泽上。基因使皮毛呈白色，从而取得伪装。如果北极的气候急剧变化以至小北极熊发现它们出生在热带的沙漠里，基因的预测就错了。它们将要为此付出代价。小熊会夭折，它们体内的基因也随之死亡。

在一个复杂的世界里，对未来作出预测是有一定风险的。生存机器的每一决定都是赌博行为，基因有责任事先为他的大脑编好程序，以便生存机器的大脑作出的决定大多数能够取得积极成果。在生物进化的赌场中，赌徒们使用的筹码是生存，严格说来，是基因的生存。一般地说来，作为更合乎情理的一种近似的说法，也可以说是生物个体的生存。如果你走向水坑边去喝水，守候在水坑边的食肉兽把你吃掉的风险就会增加。如果你不去的话，最后免不了要渴死。去不去，风险都是存在的。你必须作出决定，以便让基因获得最大的能生存下去的机会。也许最好的办法是忍着不喝，直到你非喝不可的时候才走下去喝个痛快，以便可以长时间不需要再喝水。这样，你减少

了到水坑边去的次数，但是到了最后不得不喝的时候，你还得低下头去长时间地喝水。另一个冒险的办法，是少喝多跑，即奔过去喝上一两口，马上就奔回来，这样多跑几次也能解决问题。到底哪一种冒险的策略最好，要取决于各种复杂的情况，其中食肉兽的猎食习惯也是一个重要的因素。食肉兽为了取得最大的效果，它们也在不断改进其猎食习惯。因此，有必要对各种可能性的得失进行某种形式的权衡，我们当然不会一定认为这些动物是在有意识地权衡得失。但是，如此却使它们在为生存发展打赌时往往成为赢家；那么，作为直接的后果，这些动物生存下去的可能性就更大，这些基因从而得到繁殖。

我们可以把赌博这个隐喻稍加引申。一个赌徒必须认真地考虑三个主要的数量因素：赌注、机会、赢款。如果赢款额巨大的话，赌徒是愿意下大赌注的。一个孤注一掷的赌徒准是有机会博取大量赢款的。他当然也有输掉一切的可能，但平均说来，下大赌注的人和其他下小赌注以博取小额赢款的人比起来占不到什么便宜，也不见得吃亏。交易所里买空卖空的投机商和稳扎稳打的投资者之间也有类似之处。在某些方面，交易所这个比喻比赌博更贴切，因为赌场里的输赢是受到操纵的，庄家到头来总归是赢家（严格说来，这意味着下大赌注的人比下小赌注的人输得多些，而下小赌注的人要比不打赌的人来得穷些。但在某种意义上对目前的论题来说，不打赌的例子是不怎样合适的）。撇开这个不谈，下大赌注和下小赌注似乎都各有理由。动物中有没有敢下大赌注的，或者有比较保守的动物？我们将在第九章中看到，人们通常可以把雄性的动物视为下大赌注、冒大风险的赌徒，而把雌性动物视为稳扎稳打的投资者，尤其是在雄性动物为配偶而相互争夺的一雄多雌的物种中，这种比喻更有意义。阅读本书的博物学家可以想到一些能

称为下大赌注、冒大风险的物种，以及其他一些比较保守的物种。这里我要言归正传，谈谈基因如何对未来作预测这个带有更大普遍意义的主题。

在一些难以预见的环境中，基因如何预测未来一直是一个难题，解决这个难题的一个办法就是预先赋予生存机器以一种学习能力。为此，基因可以通过对其生存机器发出如下指令的形式来编制程序。“下面这些会带来好处：口中的甜味道、情欲充沛、适中的温度、微笑的小孩等。下面这些会带来不快，各种痛苦、恶心、空空的肚皮、哭叫着的小孩等。如果你碰巧做了某件事情之后便出现了不愉快的情况，切勿再做这种事情；在另一方面，重复做为你带来好处的任何事情。”这样编制的程序有一个好处，就是可以大大削减必须纳入原来程序的那些详尽的规则，同时可以应付事先未能预见到其细节的环境变化。在另一方面，仍然有必要作出某些预测。在我们所举的例子中，基因估计吃糖和交配可能对基因的生存有利，在这一意义上，口中的甜味感以及情欲充沛是“有益的”。根据这个例子，它们不能预见到糖精和自渎也可能为它们带来满足。它们也不能预见到，在我们这个糖多得有点反常的环境里，糖吃得过多的危险性。

学习式战略已应用于计算机下棋的某些程序中。计算机和人对弈或和其他的计算机对弈时，这些程序确实在不断得到改善。它们装备有一个规则和战术的储存库，它们的决定程序里还带有一个预先纳入的小小的随机趋向。它们把以往的种种决策记录下来，每当赢得一局时，它们就稍微增加为这局棋带来胜利的战术权重，以便计算机下次再度采用同样战术的胜利的可能性增加一些。

模拟是预测未来的一个最有趣的方法。如果一位将军想知

道某一项军事计划是否比其他计划更优越，他也就面临作出预测的问题。天气状况、部队的士气以及敌人可能采取的反措施都是未知数。如果想知道这个计划是否切实可行，一个办法就是把该计划试行一下，看看它的效果如何。然而，一个将军想把所有想象得出的计划都试行一下是不可能的，因为愿意“为祖国”献身的青年毕竟有限，而各种可能的计划又实在多得很。所以进行与假想敌人交锋的演习也可以考验各种计划的实践性，这要比真刀真枪地干一下好些。演习可以采取“北国”与“南国”全面交战的方式，使用的是空炮弹，但即使是这样也要耗费大量时间和物资。比较节约一些的办法是用玩具士兵和坦克在大地图上移来移去进行演习。

近年来，计算机已肩负起大部分模拟的职能，除了在军事战略方面，而且在诸如经济学、生态学、社会学等必须对未来作出预测的一切研究领域，也是如此。计算机使用这样的技术，先在计算机内部建立一个关于世界上某种事物的模型。这些并不意味着，如果你揭开计算机的盖子时，就可以看到一个和模拟对象相同的微型模仿物。在能够下棋的计算机里，记忆装置内没有任何看得出是棋盘以及马和卒各就各位的“形象”性的东西。计算机所有的只是代表棋盘以及各种棋子位置的一行行的电子编码。对我们来说，地图是世界某一部分的平面缩影。在计算机里面，地图通常是以一系列城镇和其他地点的名字来代表的。每个地点都必须附有两个数字——它的经度和纬度。实际上，计算机的大脑如何容纳这个世界的模型是无关紧要的，重要的是它所容纳的形式允许它操纵这个模型，进行操作和试验，并以计算机操作员能够理解的语言汇报运算的结果。通过计算机模拟技术，用模型进行演习的战役可以得出胜负，模拟的班机可以飞行或坠毁，经济政策可以带来繁荣或崩

溃。无论模拟什么，计算机的整个运算过程只需实际生活中极小的一部分时间。当然，这些反映世界的模型也有好坏之分，而且即使是优秀的模型也只能是近似的。不管计算机模拟得如何逼真，也不能预测到全部将要发生的实际情况，但好的模拟肯定远胜于盲目的试验和误差。我们本来可以把模拟称为代替性的“试验和误差”，不幸的是，这个术语早为研究老鼠心理的心理学家所优先占用了。

如果模拟是这样一个好办法，我们可以设想生存机器本该是首先发现这个办法的，早在地球上出现人类以前，生存机器毕竟已经发明了许多人类工程学的其他方面的技术：聚焦透镜和抛物面反射镜、声波的频谱分析、伺服控制系统、声纳、输入信息的缓冲存储器以及其他不胜枚举的东西，它们都有长长的名字，其具体细节这里说不胜说。模拟到底是怎么回事呢？我认为，如果你自己要作出一个困难的决定，而这个决定牵涉到一些将来的未知数，你也会进行某种形式的模拟。你设想在你采取各种可供选择的步骤之后将出现的情况。你在脑子里树立一个模型，这个模型并不是世上万物的缩影，它不仅仅反映出在你看来是与此相关的范围有限的一组实体。你可以在想象中看到这些事物的生动形象，或者你可以看到并操纵它们这些已经概念化了的形象。无论怎样，这一过程并不会在你的脑子里出现一个实际上占据空间、反映你设想的事物的模型。和计算机一样，你的脑子怎样表现这个模型的细节并不太重要，重要的是你的脑子可以利用这个模型来预测可能发生的事物。那些能够模拟未来事物的生存机器，比只会在明显的试验和误差的基础上积累经验的生存机器要棋高一着。问题是明显的试验既费时又费力，明显的误差常常带来致命的后果。

模拟则既安全又迅速。

模拟能力的演化似乎终于导致了主观意识的产生。为什么会是如此，在我看来，这是当代生物学所面临的最不可思议的奥秘之一。没有理由认为电子计算机在模拟时是具有意识的，尽管我们必须承认，有朝一日它们可能具有意识。意识之产生也许是由于大脑对世界事物的模拟已达到如此完美无缺的程度，以至把它自己的模型也包括在内。⁴显然，一个生存机器的肢体必然是构成它所模拟的世界的一个重要部分。我们可以假定，为了同样理由，模拟本身也可以视为是被模拟的世界的一个组成部分。事实上，“自我意识”可能是另外一种说法，但我总觉得这种说法用以解释意识的演化是不能十分令人满意的，部分原因是它牵涉到一个无穷尽的反推问题——如果一个模型可以有一个模型，那么为什么一个模型不可以有一个模型的模型呢……？

不管意识引起了哪些哲学问题，就本书的论题而言，我们可以把意识视为一个生物进化趋向的终点，也就是说，生存机器最终从主宰它们的主人即基因那里解放出来，变成有执行能力的决策者。脑子不仅负责管理生存机器的日常事务，它也取得了预测未来并做出相应安排的能力。它甚至有能力和拒绝服从基因的命令，例如拒绝生育它们的生育能力所容许的全部后代。仅就这一点而言，人类的情况是非常特殊的，我们在下面将谈到这个问题。

然而，上述的这一切与利他行为和自私行为有什么关系呢？我力图阐明的观点是，动物的行为，不管是利他的或自私的，都是在基因的控制之下。这种控制尽管只是间接的，但仍然是十分强有力的。基因通过支配生存机器和它的神经系统的建造方式而对其行为施加最终的影响。以后怎么办，一切则由生物的神经系统随时作出决定。基因是主要的策略制定者，大

脑则是执行者。随着大脑的日趋高度发达，它实际上接管了越来越多的决策机能，而在过程中它运用诸如学习和模拟的技巧。这个趋势在逻辑上的必然结果将会是，基因给予生存机器一个全面的策略性指示，请采取任何你认为是最适当的行动以保证我们基因的存在。但迄今为止还没有一个物种能够达到这样的水平。

用计算机模拟进行类比，并且和人类决策机制进行类比，确实是很意思的事情。但是，我们必须回到现实中来，而且要记住，事实上生物进化是一步一步通过基因库中的基因的差别性生存而实现的。因此，为使某种行为模式——利他的或自私的——能够演化，基因库内“操纵”那种行为的基因必须比“操纵”另外某种行为的、与之匹敌的基因或等位基因有更大的生存可能性。我们所谓的一个操纵利他行为的基因，指的就是对神经系统的发展施加影响，使之有可能表现出利他行为的任何基因。我们有通过实验取得的、表明利他行为可遗传的证据吗？没有。这也是不足为奇的事情。到目前为止，很少有人对生物的任何一种行为进行遗传学方面的研究。但是我要告诉你们一个研究生物行为模式的遗传学方面的实例。这个模式虽然并不带有很明显的利他性，但它相当复杂，足以引起人们的兴趣，这是一个说明如何继承利他行为的典型例子。⁵

蜜蜂有一种叫**衰蛹症**（Foul brood）的传染病。得了这种传染病的蜜蜂会侵袭蜂巢室内的幼虫。养蜂人驯养的蜜蜂品种中，有些蜜蜂比其他的蜜蜂更易于感染衰蛹症，在某些例子的情况下发现，各品系之间的染病的几率差异是由于它们行为上的不同。有一些俗称“卫生型”的蜜蜂能够找到受感染的幼虫，把它们从巢室里拉出来并丢出蜂房，从而迅速地扑灭流行病。那些易感染的蜜蜂之所以易于染病，正是因它们没有这种

杀害病婴的“卫生”习惯。实际上蜜蜂的这种卫生行为是相当复杂的。工蜂必须找到每一患病幼虫所居住的巢室，把上面的蜡盖揭开，拉出幼虫，把它拖出蜂房门，并弃之于垃圾堆上。

工蜂本身并不繁殖，因此你必须以一个品系的蜂后和另外一个品系的雄蜂杂交，然后观察养育出来的子代工蜂的行为。因此，用蜜蜂做遗传学实验可以说是一件相当复杂的事情。罗森比勒（W.C. Rothenbuhler）做了这个不好做的实验。他发现第一代子代杂交种的所有蜂群都是不“卫生”的，它们亲代的“卫生”行为似乎也已经消失了，尽管事实上蜜蜂的“卫生”的基因仍然存在，但它们已变成隐性基因了，像人类的遗传蓝眼睛的基因一样。后来，罗森比勒以第一代的杂交种蜜蜂和纯粹的“卫生型”蜜蜂的蜂后和雄蜂进行“回交”，这一次他得到了绝妙的结果。子代蜂群分成三类：第一类表现出彻底的“卫生”行为，第二类完全没有“卫生”行为，而第三类则是打半折的。这一类蜜蜂，它们能够找到染病的幼虫，揭开它们的蜡蜂巢的盖子，但只到此为止，它们并不扔掉幼虫。据罗森比勒猜测，可能存在两种基因，一种是进行揭盖的，另一种是扔幼虫的。正常的“卫生型”两者兼备，而易受感染的蜜蜂则具有这两种基因的等位基因——它们的竞争对手。那些在卫生行为方面表现为打半折的杂交种蜜蜂，大概仅仅具有揭盖的基因（其数量是原来的两倍）而不具有扔幼虫的基因。罗森比勒推断，他在实验中所培育出来的，显然完全是不卫生的蜂群里可能隐藏着一个具有扔幼虫的基因的亚群，只是由于缺乏揭盖子基因而无能为力罢了。他以实验方式非常巧妙地证实了他的推断。当他自己动手把蜂巢的盖子揭开时，果然，那些看起来是不卫生的蜜蜂一旦发现蜡盖揭开之后，其中有一半马上表现出完全正常的把幼虫扔掉的行为。⁶

这一段描述成功地解释了前面一章提到的若干重要论点：

首先，它表明，即使我们对各种生物胚胎因素中的化学因素一无所知，正是它们将基因和生物行为连接起来的，我们也照样可以恰如其分地说“存在着操纵某种行为的基因”。事实上，这一系列化学因素可以证明生物行为甚至可以包括学习的过程。例如，揭开蜡盖的基因之所以能发挥作用，可能是因为它首先让蜜蜂尝到受感染的蜂蜡的味道。即蜂群会发觉把遮盖病蛹的蜡盖吃掉是有好处的，因此往往一遍又一遍地这样做。即使基因果真是这样发挥作用的，只要具有这种基因的蜜蜂在其他条件不变的情况下终于进行揭盖活动，而不具有这种基因的蜜蜂不这样做，那么，我们还是可以把这种基因称为“揭蜡盖”的基因。

第二，这一段描述也说明了一个事实，就是基因在对它们共同拥有的生存机器施加影响时是相互“合作的”。扔幼虫的基因如果没有揭盖基因的配合是无能为力的，反之亦然。不过遗传学的实验同样清楚地表明，在贯串世世代代的旅程中，这两种基因基本上是相互独立的。就它们的有益工作而言，你尽可以把它们视为一个单一的合作单位；但作为复制基因，它们是两个自由的、独立的行为者。

为了进行论证，我们还有必要设想一下“操纵”各种不大可能的行为的基因。譬如，我说有一种假设的“操纵向溺水的同伴伸出援手的行为”的基因，你可能认为这是一种荒诞的概

念，那就请你回忆一下上面提到的“卫生蜜蜂”的情况吧。要记住，在援救溺水者所涉及的动作中，如一切复杂的肌肉收缩，感觉整合，甚至有意识的决定等等，我们认为基因并不是此事的惟一一个前提因素。关于学习、经验以及环境影响等等是否与行为的形成有关，这个问题我们还没有表达意见的能力。你只要承认这一点就行了。在其他条件不变的情况下，同时在许多其他的主要基因在场的情况下，以及各种环境因素发挥作用的情况下，一个基因凭其本身的力量比它的等位基因有更大的可能促使一个生物个体援救一个溺水者。这两种基因的差别归根结底可能只是某种数量变数的差异。有关胚胎发育过程的一些细节尽管饶有风趣，但它们与进化的种种因素无关。洛伦茨曾经明确地阐明了这一点。

基因是一位优秀的程序编制者，它们为本身的存在而编制程序。生活为它们的生存机器带来种种艰难险阻，在对付这一切艰难险阻时，这一程序能够取得多大的成功就是判定这些基因优劣的根据。这种判断是冷酷无情的，它关系到基因的生死存亡。下面我们将要谈到以表面的利他行为促进基因生存的方式。生存机器最感关切的事情，显然就是个体的生存和繁殖，为生存机器作出各种决策的大脑也是如此。那些属于同一“群体”的所有基因，都会同意将生存和繁殖放在首位。因此各种动物总是竭尽全力去寻找并捕获食物，设法避免自己被抓住或吃掉；避免罹病或遭受意外伤害；在不利的天气条件下保护自己；寻找异性伴侣并说服它们同意交配并以一些和自己所享受的相似的优越条件赋予后代。我不打算举出很多例子——如果你需要一个例证，那就请你下次仔细观察一下你看到的野兽吧。我却希望在这里提一下一种特殊的生物行为，因为我们在下面谈到利他行为与自私行为时必须再次涉及这种行为。我们

可以把这种行为笼统地称为“沟通”(communication)。⁷

我们可以这样说，一个生存机器对另一个生存机器的行为或其神经系统的状态施加影响的时候，前者就是在和后者进行沟通。这是一个我并不打算坚持为之辩护的定义，但对于我们目前正在探讨的一些问题来说，这个定义是能够说明一些问题的。我所讲的影响是指直接的、偶然的影响。沟通的例子很多：鸟、蛙和蟋蟀的鸣唱，狗的摇动尾巴和竖起长颈毛，黑猩猩的“露齿而笑”，人类的手势和语言等。许多生存机器的行为，通过影响其他生存机器的行为的间接途径，来促进其自身基因的利益。各种动物千方百计地使这种沟通方式取得成效。鸟儿的鸣唱使人们世代感到陶醉和迷惘。我上面讲过的弓背鲸的歌声表达出其更高超的意境，同时也更迷人。它的音量宏大无比，可以传到极其遥远的地方，音域广阔，从人类听觉能够听到的亚音速的低沉的隆隆声直到超音速的、短促的刺耳声。蝼蛄之所以能发出宏亮的歌声，这是因为它们在泥土中精心挖成羊角状或扩音器状的土穴，在里面歌唱，唱出的歌声自然得到扩大。在黑暗中翩翩起舞的蜂群，能够为其觅食的蜂群准确地指出前进的方向以及食物在多远的地方可以找到的信息，这种巧妙的沟通方法只有人类的语言可以与之媲美。

动物行为学家的传统说法是，旨在沟通的联络信号之逐步完善对发出信号者和接收信号者都是大有裨益的。譬如说，雏鸡在迷途或受冻时发出的尖叫声，会影响母鸡的行为。母鸡听到这种叫声后通常会应声而来，把小鸡领回鸡群。我们可以说，这种行为的形成是由于它为双方都带来好处。自然选择有利于迷途后会吱吱唧唧叫的雏鸡，也有利于听到这种叫声后随即作出适当反应的母鸡。

如果我们愿意的话，其实完全没有必要，我们可以认为雏

鸡叫声之类的信号，具有某种意义或想要传达某种信息。在这个例子里，这种呼唤声相当于“我迷路了！”在第一章中，我提到的小鸟发出的报警声就传递了“老鹰来了！”这一信息。那些收到这种信息并随即作出反应的动物，无疑会得到相应的好处。因此，这个信息可以说是真实的。

可是，动物会发出假的信息吗？它们会说谎吗？

我们说动物会说谎，这种概念可能会引起人们发生误解，因而我必须设法防止这种误解的产生。我记得，一次出席比阿特丽斯（Beatrice）和加德纳（Alan Gardner）夫妇主讲的讲座，内容是关于他们所训练的遐迩闻名的“会说话的”黑猩猩华舒，它以美国手势语表达思想。对学习语言的学者来说，它的成就可能引起广泛的兴趣。听众中有一些哲学家，在讲座结束后举行的讨论会上，对于华舒是否会说谎这个问题，他们费了一番脑筋。我猜想，加德纳夫妇一定有些纳闷，为什么不谈谈其他更有趣的问题呢？我也有同感。在本书中，我所使用的“欺骗”、“说谎”等字眼，只有直截了当的含义，远不如哲学家们使用的那么复杂。他们感兴趣的是有意识的欺骗，而我所讲的，仅仅是功能效果上相当于欺骗的行为。如果一只小鸟在没有老鹰出现的情况下，使用“鹰来了”这个信号，从而把它的同伴都吓跑，让它有机会留下来把食物全都吃掉，我们可以说它是说了谎的。我们并不是说它有意识地去欺骗，我们所指的只不过是，说谎者在牺牲其同伴的利益的情况下取得食物。其他的小鸟之所以飞走，这是因为它们在听到说谎者报警时作出在真的有鹰出现的情况——那种正常反应而已。

许多可供动物食用的昆虫，如前一章提到过的蝴蝶，为了保护自己而模拟其他味道恶劣的或带刺的昆虫的外貌。我们自己也经常受骗，以为有黄黑条纹相间的食蚜蝇，就是胡蜂。有

些苍蝇在模拟蜜蜂时更是惟妙惟肖，肉食动物也会说谎。琵琶鱼在海底耐着性子等待，将自己隐蔽在周围环境中，惟一触目的部分是一块像虫一样蠕动着肌肉，它挂在鱼头上突出的一条长长的“钓鱼竿”的末端，小鱼游近时，琵琶鱼会在小鱼面前抖动它那虫一样的钓饵，把小鱼引到自己的隐而不见的嘴巴旁，然后，大嘴突然张开，小鱼被囫圇吞下。琵琶鱼也在说谎，它利用小鱼喜欢游近像虫一样蠕动着的东西这种习性。它在说“这里有一只虫子”，任何“受骗上当”的小鱼都难逃被吞掉的命运。

有些生存机器会利用其他生存机器的性需求。一种蜜蜂兰会引诱蜜蜂去和它的花朵交配，因为这种兰花花朵活像一只雌蜜蜂。兰花肯定会从这种欺骗行为中得到好处，那就是传播花粉，因为一只分别受到两朵兰花欺骗的蜜蜂必然会把其中一朵兰花的花粉带给另一朵兰花。萤火虫（其实就是一种甲虫）会向它们的配偶发出闪光来吸引它们。每一物种之间都有其独特的莫尔斯电码一样的闪光方式，这样，不同物种之间就不会发生混淆不清的现象了，从而避免不良的混血。正像海员期待发现某些灯塔发出的独特的闪光模式一样，萤火虫也会通过寻找其密码闪光模式，来辨认自己的同类物种。费特瑞氏萤火虫的雌虫“发现”，如果它们模拟费丁纳氏萤火虫雌虫的闪光密码，它们就能把费丁纳氏萤火虫的雄虫引入壳中吃掉。

费特瑞氏萤火虫雌虫的确这样做了。当一只费丁纳氏萤火虫雄虫受骗接近时，费特瑞氏雌虫就不客气地把它吃掉。说到这里，我们自然想起与此相似的有关古希腊西伦斯（Sirens）女妖和德国洛勒莱（Lorelei）女妖的故事。她们以甜美的歌声迷惑过往船只上的水手和船夫，使之船毁人亡。但是，英国南部的康瓦耳（Cornwall）人却会因此而想起昔日那些为行劫而

使船只失事的海盗们，他们用岸上的灯笼引诱船只触礁撞毁，然后劫掠从沉船中散落出来的货物。

每当一个生物联络系统逐渐形成时，总会出现这样的风险：即某些生物利用这个联络系统来为自己谋私利。由于我们一直受到“物种利益”这个生物进化观点的影响，因此我们自然首先认为说谎者和欺骗者是属于不同的物种的：捕食的动物，被捕食的动物，寄生虫等等。然而，每当不同个体的基因之间发生利害冲突时，不可避免地会出现说谎、欺骗行为以及将沟通手段用于自私的目的的情况。这些也包括属于同一物种的不同个体。我们将会看到，甚至子女也要欺骗父母，丈夫也要欺骗妻子，兄弟俩也要相互欺骗。

有些人相信，动物之间的联络信号原来是为了促进彼此之间的相互利益而发展起来的，只是后来为恶意的一方所利用。这种想法毕竟是过于简单了。实际的情况很可能是这样的：因为所有的动物在相互交往时至少要牵涉到某种利害冲突，所以，从一开始，一切动物的沟通行为就含有某种欺诈的成分。

在下面的一章，我将引入一个强有力的方式，这一方式是从生物进化的角度来看待各种生物的利害冲突的。

第五章 攻击行为： 稳定性和自私的机器

本章我们所要讨论的主要问题，是关于生物攻击行为。这是一个在很大程度上屡屡被人们误解了的论题。我们仍将继续把生物个体看成是一种自私的机器，这种机器的程序编制的目的，就是为了完成对作为一个整体的全部基因来说最有益的事情。我们的这种认识完全是为了叙述的简便。本章结尾时我们将再回到以单个基因为对象的论述上去。

对某一个生存机器来说，另一个生存机器（即不是前者自己的子女，也不是它的另外的近亲）是它的环境的一部分，就像一块岩石、一条河流或一块面包是它的环境一样。对于前者来讲，这一个生存机器即可以制造麻烦，但也能够被它加以利用。它同一块岩石或一条河流的一个重要区别就在于，它往往要具有某种程度的攻击性。因为它也是生存机器，拥有寄托着其美好未来的不朽基因，而且为了保存这些基因，它也会不惜赴汤蹈火。自然选择有利于那些能够控制其生存机器，从而充分利用环境的基因，其中包括充分利用相同物种和不同物种的其他生存机器的基因。

有时，生存机器似乎对对方的生活相互影响并不大。例如，鼯鼠同乌鸦并不相互吞食、相互交配，也不争夺对方的居住地盘。即使如此，我们也不能认为它们老死不相往来。它们可能为某种东西而竞争，也许是争夺蚯蚓。这样说，并不等于你能够看到鼯鼠和乌鸦为一条蚯蚓而你争我夺。事实上，一只乌鸦也许一生中也可能见不到一只鼯鼠。但是，如果你把鼯鼠种群消灭干净，那么对乌鸦可能产生明显的影响，尽管我们对于将要发生什么样的影响及其细节，或通过什么曲折迂回的间接途径发生其影响，不敢妄加猜测。

不同物种的生存机器之间往往以各种各样的方式相互影响。它们可能是肉食动物或被捕食的动物，是寄生虫或宿主，也可能是争夺某些稀有资源的手。它们可以通过各种特殊方式相互利用，例如，花利用蜜蜂作为其花粉的传播者。

属于同一物种的生存机器往往更加直接地相互影响对方的生活。产生这种情况有许多原因，其中之一就是，自己所在的物种的一半成员可能是潜在的配偶，而且对其子女来说，它们有可能是勤奋和可以依赖的双亲。另一个原因是，同一物种的成员之间彼此非常相似，由于都是在同一地方的保存基因的机器，生活方式又完全相同，因此它们彼此之间是一切生活必需资源的更直接的竞争者。对乌鸦来说，鼯鼠可能是它的竞争对手，但是它的重要性却远不及另一只乌鸦。鼯鼠同乌鸦可能为蚯蚓而进行竞争，其中道理我们以后将会论述。这种情况说明，如果雄性动物对与之竞争的另一只雄性动物造成损害的话，也许会给它自己的基因带来好处。

因此，对生存机器来说，合乎逻辑的策略似乎首先是将竞争对手杀死，然后最好是把它们吃掉。自然界往往会发生相互屠杀和同类相食的现象，但是人们要是认为这种现象是很普遍

存在的，则是对自私基因的理论的一种幼稚的理解。事实上，洛伦茨在《论攻击行为》一书中就强调指出，动物间的搏斗往往具有克制和绅士风度的性质。他认为，动物间的搏斗有一点是值得人们注意的，它们的搏斗是一种正常的竞赛活动，像拳击或击剑一样，是按规则进行的。动物间的搏斗是一种手持钝剑或戴着手套进行的搏斗。威胁和虚张声势代替了真刀真枪。当胜利者看到对手有投降的表示时，它不会像我们幼稚的理论所能断言的那样，会给投降者以致命的打击或撕咬。

把动物的攻击行为解释成是有克制能力的而且是有一定规则的行为，可能会引起人们的争论和反驳。尤其当有人把可怜的、历史悠久的人类说成是屠杀自己同类的惟一物种，指责他们是具有该隐（Cain，亚当的长子，杀害了自己的弟弟）印记的惟一继承人以及创造了种种耸人听闻的劣迹时，往往会受到许多人的指责，显然这些认识也是错误的。一个博物学家不论是强调动物攻击行为具有暴力的一面，还是克制的一面，其一部分是取决于他通常所观察的动物的种类，另一部分则取决于他对生物进化论方面的见解。洛伦茨尽管是一个主张“物种利益”的人，但是，对动物搏斗方式的描述还是有些言过其实。不过，他有关动物文明搏斗的观点却是有些道理的。表面上看，这种现象似乎是一种利他主义的形式。自私基因的理论必须承担对这种现象作出合理解释这一艰巨任务。

为什么动物不利用每一个可能的机会竭尽全力将自己同一物种的竞争对手杀死呢？

这一问题的一般性的答案是，那种破釜沉舟式的好斗精神不仅能够带来某些好处，也能够造成许多损失，而且不仅仅是时间和精力方面的明显损失。

例如，这里我们假设一个动物的自白：

如果 B 和 C 都是我的竞争对手，而我又正好同 B 相遇。我作为一个自私的个体，按常规的道理讲，我应想方设法将 B 杀死。但是先别忙，请听我继续说下去。C 既是我的对手，也是 B 的对手。如果我将 B 杀掉，就意味着也为 C 除掉了一个对手，我就无形中为 C 做了一件好事。假使我让 B 活着也许更好些，因为这样 B 就可能同 C 进行竞争或搏斗，我也就可以坐收渔翁之利了。很明显，不分青红皂白地去杀死对手并无什么好处。这个假设的简单例子的寓意即在于此。在一个庞大而复杂的竞争体系内，除掉一个对手并不见得就是一件好事，其他的竞争对手很可能比你从中得到更多的好处。官员们在他们负责控制虫害的过程中的所得到的，就是这一类严重的教训。你遇到了一场严重的农业虫害，你发现了一种扑灭这场虫害的好办法，于是你高高兴兴地按这个办法去做了。殊不知，消灭了这种害虫反而使另外一种害虫受益，其程度甚至超过对人类农业的好处。结果是，你的境遇比以前还要糟。

另一方面，有所区别地把某些特定的竞争对手杀死，或至少与其进行搏斗，似乎是一个好主意。如果 B 是一只象形海豹 (elephant seal)，拥有一大群“妻妾” (harem)，而我也是一只象形海豹，把它杀死我就能够把它的“妻妾”弄到手，那我这样做可能是明智的。但是，即使在有选择性的搏斗中也会有损失，也是要冒风险的。对 B 最有利的东西是进行还击以保卫其宝贵的财产。如果是我挑起一场搏斗的话，我

的下场同它一样，很可能以死亡而告终。说不定我死掉它活着的可能性甚至更大。我之所以想同它进行搏斗，是因为它掌握着一种宝贵的资源。为什么它会拥有这种资源呢？它也许是在战斗中赢来的。B和我交手以前，也许已经击退过许多其他的挑战者。它可能是一个骁勇善战的斗士。即使我赢了这场搏斗而且得到了这群“妻妾”，我也很可能在搏斗的过程中严重受伤，以致不能够享用得来的好处。而且，搏斗需要耗费大量的时间和精力。把时间和精力暂时积蓄起来说不定更好。如果我一心一意进食，并且在一段时间内不去惹事生非，我会长得更大和更强壮。最终，我是会为争夺这群“妻妾”而同它进行搏斗的，但是，如果我忍耐一下而不是现在就匆促上阵，我获胜的机会可能更大。

上面这段自我的独白完全是为了说明：在生物决定是否进行搏斗之前，最好是对“得失”进行一番权衡。如果说这些权衡是无意识的，它也是很复杂的。生物虽然通过搏斗无疑会得到某些好处，但并非只有百利而无一害。同样，在一场搏斗的过程中，牵涉到让搏斗升级还是缓和下来的每一个策略上的决定也都各有其利弊，而这些利弊在原则上都是可以进行分析的。个体生态学家对这种情况早已有所了解，尽管这种了解还不太清晰明确。后来，通常人们认为并不是一位生态学家的史密斯同普赖斯（G.R.Price）和帕克（G.A.Parker）合作，成功地运用数学的一个分支——博弈论（Game Theory），才有力地 and 明确地表明了这些观点，他们的独到见解能够用语言而并非数学符号表达出来，当然其中的精确程度会有某些损失。

后来，史密斯提出了一个“生物进化的稳定策略 (evolutionarily stable strategy, 以下简称为 ESS)”的基本概念。他向历史进行追根溯源，发现最早产生这种想法的是汉密尔顿 (W.D.Hamilton) 和麦克阿瑟 (R.H.MacArthur)。“ESS 策略”，就是一种程序预先编制好的行为对策。例如，“向对手进攻；如果它逃就追；如果它还击就逃”，就是一种对策。我们所说的行为策略并不是哪一个个体有意识地制订出来的，清楚这一点是十分重要的。切记，我们是把动物描绘成机器人一样的生存机器，它的肌肉由一架程序编制好的计算机控制。我们利用文字将“策略”表达为一组简单的指令，只是为了思考方便起见。动物行为是依靠着某种现在我们还难以具体讲清楚的机制作用所产生的，这些行为就好像是以这样的指令为根据似的。

凡是生物种群的大部分成员都采用某一策略，而这种策略又优于其他策略，这种策略就是生物进化的稳定策略或 ESS。¹这一概念既微妙又很重要。换言之，对于大多数生物个体来说，最好的策略就是随着生物种群的大多数成员在做什么就做什么。由于生物种群的其它成员也是由个体组成的，它们也在力图最大限度地扩大其自身的利益和成就，因而生物能够持续存在的一种策略，就是它一旦形成，任何行为异常的生物个体的策略都不可能与之比拟。在生存环境发生一次大变动之后，生物种群内可能出现一个短暂的生物进化上的紊乱阶段，甚至可能出现大的波动。一种 ESS 一旦确立，就会稳定下来，成为整个生物群体的行为模式，任何生物偏离 ESS 的行为将要受到自然选择的惩罚。

为了将这些观点用于解释生物的攻击行为，我们研究一下史密斯所假设的一个最简单的例子。假定有两个特定的物种叫做鹰和鸽子，这两个名称纯粹是按人类的传统用法称呼的，它

们同这两种鸟的习性无关，其实在许多情况下鸽子也是一种攻击性相当强的鸟类。在这两个物种的某个种群中只存在两种搏斗策略。在我们假定的这个种群中，所有的生物个体不是鹰就是鸽子。鹰在搏斗起来时总是全力以赴，孤注一掷地进行，除非身负重伤，否则绝不退却；而鸽子却只是以风度高雅的惯常方式进行威胁恫吓，从不伤害其他动物。如果鹰同鸽子搏斗，鸽子迅速逃跑，因此鸽子不会受伤。如果是鹰同鹰进行搏斗，它们会一直打到其中一只受重伤或死亡才罢休。如果是鸽子同鸽子相遇，那就谁也不会受伤；它们长时间地摆开对峙的架式，直到它们中的一只感到疲劳了，或者感到厌烦而决定不再对峙下去，从而做出让步为止。我们暂且假定一个生物个体事先无法知道它的对手是鹰还是鸽子，只有在与之进行搏斗时才弄清楚对手的身份，而且它也记不起过去同哪些生物个体进行过搏斗，因此没有经验可资借鉴。

现在，作为一种纯粹是随意规定的比赛规则，我们规定竞赛者“得分”标准如下：每赢一场 50 分，每输一场 0 分，重伤者负 100 分，使竞赛拖长浪费时间负 10 分。我们可以把这些分数看成是能够直接转化为基因生存的金融通货。得分高而平均“盈利”也高的生物个体，就会在基因库中遗留下许多基因，反之亦然。在更加广泛的意义上，这里的实际数值对分析并无多大价值，但是却可以帮助我们去进一步思考这一问题。

当鹰在同鸽子搏斗时，鹰是否有击败鸽子的能力，对此我们并不感兴趣，这一点是重要的。我们已经知道这个问题的答案，就是鹰永远会取胜。我们想要知道的是，究竟是鹰还是鸽子是生物进化的稳定策略型。如果其中一种是 ESS 型而另一种不是，那么我们认为属于 ESS 型的那种生物个体才会进化。从理论上讲，存在两种 ESS 型是可能的。不论生物种群的大多数

成员所采取的碰巧是什么样的策略，鹰策略也好，鸽子策略也好，对任何生物个体来说，如果最好的策略是随大流的话，那么，存在两种 ESS 型是可能的。在这种情况下，种群一般总是保持在自己的两种稳定状态中它首先达到的那一种状态。然而，我们将会看到，这两种策略，不论是鹰的策略还是鸽子的策略，事实上单凭其自身是不可能实现在生物进化上保持稳定性的，因此我们不应该指望它们任何一方会得以进化。为了说明这一点，我们还必须计算一下生物们的平均盈利。

假设有一个全部由鸽子组成的种群。不论它们在什么时候进行搏斗，谁也不会受伤。这种比赛都是一些时间拖得很长、仪式型的竞赛，也许只是相互虎视眈眈地对峙，只有当一个对手让步，这种竞赛才宣告结束。于是得胜者因能够获取有利的资源而得 50 分，但因其长时间地拖延而浪费时间被罚 - 10 分，因此净得 40 分。失败的一方也因浪费时间而被罚 - 10 分。每只鸽子平均搏斗的输赢各半。因此每场竞赛的平均盈利是 + 40 分和 - 10 分的平均数，即 + 15 分。所以，鸽子种群中每只鸽子平均看来成绩都是不错的。

但是，现在假设在这一种群中出现了一个突变型的鹰。由于它是周围惟一的一只鹰，因此它的每一次搏斗都是同鸽子进行的。鹰对鸽子总是保持不败记录，因此它每场搏斗净得 + 50 分，这个数值也就是它的平均盈利。由于鸽子的盈利只有 + 15 分，因此，鹰就会享有巨大的优势。结果鹰的基因在种群内得以迅速扩散分布。从此，鹰却再也不能指望它以后遇到的对手都是鸽子了。再举一个极端的例子。如果鹰基因的成功扩散使整个种群都变成了鹰的天下，那么所有的搏斗都变成鹰同鹰之间的搏斗。这时情况就完全变了。当鹰同鹰相遇时，其中一个受重伤，得 - 100 分，而胜者则得 + 50 分。鹰的种群中每只鹰

在搏斗中也是胜负各半。因此，它在每场搏斗中平均可望得到的盈利是 +50 分和 -100 分的对半，即 -25 分。现在再让我们设想一下生活在鹰种群中的惟一的一只鸽子的情景吧。毫无疑问，鸽子每次搏斗都要输掉。但另一方面它却绝不会受伤。因此，它在鹰种群中的平均盈利为 0，而鹰种群中的鹰平均盈利却是 -25 分。因此，鸽子的基因就有在这一种群中散布开来的趋势。

按照我们的这种叙述方式，生物种群中好像存在一种持续不断的摆动状态。首先，鹰的基因扶摇直上迅速占据整个优势；鹰在数量上占据大多数的结果是，鸽子的基因必然受益，继而数量急剧地增加，直到鹰的基因再一次开始繁衍，如此等等。然而，实际情况并非是这样的摇摆和动荡。鹰同鸽子之间有一个稳定的比率。你只要按照我们使用的任意规定的评分制度计算一下，其结果一定是鸽子同鹰的稳定比率为 5/12: 7/12。在它们数量之间达到这一稳定比率时，鹰同鸽子的平均盈利完全相等。因此，自然选择不会偏袒甲而亏待乙，而是一视同仁。如果种群中鹰的数目开始上升，比率不再是 7/12，鸽子就会开始获得额外的优势，比率会再回复到稳定状态。如同我们将要看到的动物性别的稳定比率是 50: 50 一样，在这一假定的例子中，鹰同鸽子的稳定比率是 7: 5。在上述的两种比率中，如果发生偏离稳定点的波动，这种波动的幅度一定不会很大。

乍一听起来，这种情况有点像群体选择的味道，实际上它们同群体选择是风牛马不相及的。因为这里的情况使我们想到生物常常是处于一种稳定平衡状态的种群，每当这种平衡被破坏时，该种群往往能够逐渐恢复这种平衡。但 ESS 同群体选择相比，则是一种更为精确细致的概念。它同某些群体比另外一

些群体获得更大成功这种情况毫无关系。这只要应用我们假定的例子中的任意评分制度就能很好地加以说明。在由 7/12 的鹰和 5/12 的鸽子组成的稳定种群中，个体的平均盈利证明为 6.25 分。不论该个体是鹰还是鸽子都是如此。6.25 分比鸽子种群中每只鸽子的平均盈利（15 分）少很多。只要大家都同意成为鸽子，每个个体都会受益。根据单纯的群体选择，任何群体，如其所有个体都一致同意成为鸽子，它所取得的成就比停留在 ESS 比率上的竞争群体要大得多。（事实上，纯粹由鸽子组成的集团并不一定是最能够获得成功的群体。由 $\frac{1}{6}$ 的鹰和 $\frac{5}{6}$ 的鸽子所组成的群体中，每场竞赛的平均盈利 $16\frac{2}{3}$ 分。按这个比例组成的才是最有可能获得成功的集团。但就目前的论题而言，我们可以不必考虑这种情况。对每一个体来说，比较单纯的全部由鸽子组成集团，由于每一个体的平均盈利为 15 分，它要比 ESS 优越得多。）因此，群体选择理论认为向全部由鸽子组成的集团进化是发展的趋势，因为鹰占 7/12 的群体取得成功的可能性要小些。但问题是，即使是那些从长远来讲能为其每一成员带来好处的集团，仍免不了会出现害群之马。清一色的鸽子群体中每一只鸽子的境遇都比 ESS 群体中的鸽子好些，这是事实。然而遗憾的是，在鸽子集团中，一只鹰单枪匹马就可干出无与伦比的业绩，任何力量也不能阻止鹰的进化。因此这个集团会因出现内部的背叛行为而难逃瓦解的厄运。ESS 种群的稳定倒不是由于它特别有利于其中的个体，而仅仅是由于它无内部背叛行为之隐患。

人类能够结成各种同盟或集团，即使这些同盟或集团在 ESS 的意义上并不稳定，但对每个个体来说却是有利的。这种情况之所以可能，仅仅是由于每一个体都能有意识地运用其预

见能力，从而懂得遵守盟约的各项规定是符合其本身的长远利益的。某些个体为了有可能在短期内获得大量好处而违犯盟约，这种做法的诱惑力会变得难以抗拒。这种危险甚至在人类所缔结的盟约中也是始终存在的。垄断价格也许是最能说明问题的一个例子。将汽油的统一价格定在某种人为的高水平，符合所有加油站老板的长远利益的。那些操纵价格的集团，由于对最高的长远利益进行有意识的估计判断，因此能够存在相当长的时期。但时常有个别的人会受到牟取暴利的诱惑而降低价格。这种人附近的同行立刻就会步其后尘，于是降低价格的浪潮就会波及全国。使我们感到遗憾的是，那些加油站老板的有意识的预见能力，这时重新发挥其作用，并缔结垄断价格的新盟约。所以，甚至在人类这一具有天赋的自觉预见能力的物种中，以最高的长远利益为基础的盟约或集团，也由于出现内部的叛逆而摇摇欲坠，经常有土崩瓦解的可能。在野生动物中，由于它们为竞争的基因所控制，群体利益或集团策略能够得以发展的情形就更少见。我们所能见到的情况必然是：进化上的稳定策略无处不在。

在上面的例子中，我们简单地假定每一个体不是鹰就是鸽子。我们得到的最终结果是，鹰同鸽子达到了进化上的稳定比率。事实上，就是说鹰的基因同鸽子的基因在基因库中实现了稳定的比率。这种现象在遗传学的术语里被称为稳定的多态性 (polymorphism)。就数学而言，可以通过下面这个途径实现没有多态性的完全相等的 ESS。如果在每次具体竞赛中每一个体都能够表现得不是像鹰就是像鸽子的话，这样一种 ESS 就能实现：所有的个体表现得像鹰一样的概率完全相等。在我们的具体例子中这个概率就是 $7/12$ 。实际上这种情况说明，每一个体在参加每次竞赛时，对于在这次竞赛中究竟要像鹰还是像

鸽子那样行动，事先已随意作出了决定；尽管决定是随意作出的，但总是考虑到鹰 7 鸽 5 的比例。虽然这些决定偏向于鹰，但必须是任意的，所谓任意是指一个对手无法事先猜出对方在任何具体的竞赛中将采取何种行动，这一点是至关重要的。例如，在连续七次搏斗中充当鹰的角色，然后在连续五次搏斗中充当鸽子的角色如此等等是绝对不可取的。如果任何个体采用如此简单的搏斗序列，它的对手很快就会识破这种策略并加以利用。要对付这种采用简单搏斗序列的策略者，只有在知道它在搏斗中充分当鸽子的角色时，你以鹰的行动去应战才能处于有利地位。

当然，鹰同鸽子的故事简单得有点幼稚。这是一种“模式”，虽然这种情况在自然界实际上不会发生，但它可以帮助我们理解自然界实际发生的情况。模式可以非常简单，如我们所假设的模式，但对理解一种论点或得出一种概念仍旧是有助益的。简单的模式能够加以丰富扩展，使之逐渐形成更加复杂的模式。如果一切顺利的话，随着模式渐趋复杂，它们也会变得更像实际世界。要发展鹰同鸽子的模式，一个办法是引进更多的策略。鹰同鸽子并不是惟一的可能性。史密斯和普赖斯所介绍的一种更复杂的策略称为还击者（Retaliator）策略。

还击策略者在每次搏斗开始时表现得像鸽子，就是说它不像鹰那样，开始进攻就孤注一掷，凶猛异常，而是摆开通常那种威胁恫吓的对峙姿态。但是对方一旦向它进攻，它即还击。换句话说，还击策略者当受到鹰的攻击时，它的行为像鹰；当同鸽子相遇时，它的行为却像鸽子。还击策略者是一种以条件为转移的策略者。它的行为取决于对方的行为。

另一种有条件的策略者称为恃强欺弱的策略者（Bully）。它的行为处处像鹰，但一旦受到还击，它立刻就逃之夭夭。还

有一种有条件的策略者是试探还击策略者 (prober - retaliator)。它基本上像还击策略者，但有时像鹰一样行动；另一方面，如果对方还击，它就回复到鸽子的那种通常的威胁恫吓姿态。如果受到攻击，它就像普通的还击策略者一样进行还击。

如果将我提到的五种策略都放进一个模拟计算机中去，使之相互较量，结果其中只有一种，即还击策略，在进化上是稳定的。²试探性还击策略近乎稳定。鸽子策略不稳定，因为鹰和恃强欺弱者会侵犯鸽子种群。由于鹰种群会受到鸽子和恃强欺弱者的进犯，因此鹰策略也是不稳定的。由于恃强欺弱者种群会受到鹰的侵犯，恃强欺弱者策略也是不稳定的。然而在由还击策略者组成的种群中，由于反抗其他任何策略的侵犯能力较强，鸽子策略在纯由还击策略者组成的种群中也能取得相等的好成绩。这就是说，如果其他条件不变，鸽子的数目会缓慢地逐渐上升。如果鸽子的数目上升到相当大的程度，试探性还击策略（而且连同鹰和恃强欺弱者）就开始取得优势，因为在同鸽子的对抗中它们要比还击策略取得更好的成绩。试探性还击策略本身，不同于鹰策略和恃强欺弱策略，在试探性还击策略的种群中，只有一种策略，即还击策略，比它取得的成绩好些，而且也只是稍微好一些。在这一意义上讲，它几乎是一种ESS。因此我们可以设想，还击策略和试探性还击策略的混合策略可能趋向于占绝对优势，在这两种策略之间也许甚至有幅度不大的摇摆，同时占比例极小的鸽子在数量上也有所增减。我们不必再根据多态性去思考问题，因为根据多态性，每一群体永远是不是采用这种策略，就是采用另一种策略。每一群体事实上可以采用一种还击策略、试探性还击策略以及鸽子策略三者相混的复杂策略。

这一理论的结论同大部分野生动物的实际情况相去不远。

在某种意义上说，我们已经阐述了动物进犯行为中“棉里藏针”的一面。至于细节，当然取决于赢、受伤和浪费时间等等的实际“得分”。对于象形海豹来说，得胜的奖赏可能是让它几乎独占一大群“妻妾”的权利。因此这种取胜的盈利应该说是很高的。这就难怪搏斗起来是那样的穷凶极恶，而造成重伤的可能性又是如此之高。把在搏斗中受伤所付出的代价与赢得胜利所得到的好处相比，浪费时间所付出的代价应该说是小的。但另一方面，对一只生活在寒冷的气候中的小鸟来说，浪费时间的代价可能是极大的。喂养雏鸟的大山雀平均每 30 秒钟就需要捕到一件猎获物。白天的每一秒钟都是珍贵的。在鹰同鹰的搏斗中，浪费的时间相对来说是短促的，但比起它们受伤的风险，时间的浪费也许应该看做是一件更为严重的事情。遗憾的是，在自然界中各种活动所造成的损失以及带来的利益，目前我们知之甚少，不能够提出实际数字。³我们不能单纯从我们自己任意选定的数字中轻易地得出结论。ESS 型往往能够得以进化；ESS 型同任何群体性的集团所能实现的最佳条件不是一回事；常识会使人误入歧途，上述这些总的结论是重要的。

史密斯所思考的另一类战争游戏叫做“消耗战”。可以认为，这种“消耗战”发生在从不参加危险战斗的物种中，也许是盔甲齐全的一个物种，它的受伤可能性很小。这类物种中的一切争端都是按传统的方式摆摆架势来求得解决。竞赛总是以参加竞赛的一方让步而告终。你要是想赢得胜利，那只要虎视眈眈地注视着对方，坚持到底毫不动摇，直到对方最终逃走。显然任何动物都不能够无限期地进行威胁恫吓，因为其他地方还有重要的事情要做。它为之竞争的资源诚可宝贵，但其价值也并非无限。它的价值只值得花这么多时间，而且正如在拍卖

时一样，每一个人只准付出那么多钱。时间就是这种只有两个出价人参加的拍卖中使用的通货。

我们假定所有这些个体都精确估计某一种具体资源（如雌性动物）值得花多长时间，那么一个打算为此稍微多花一点时间的突变性个体就永远是胜利者。因此，出价极限固定不变的策略是不稳定的。即使资源的价值能够非常精确地估计出来，而且所有个体的出价也都恰如其分，这种策略也是不稳定的。任何两个个体按照极限策略出价，它们会在同一瞬间停止喊价，结果谁也没有得到这一资源！在这种情况下与其在竞赛中浪费时间倒不如干脆一开始就弃权来得上算。消耗战同实际拍卖之间的重要区别在于，在消耗战中参加竞赛的双方毕竟都要付出代价，但只有一方得到这件货色。所以，在极限出价者的种群中，竞赛一开头就弃权的策略会获得成功，从而也就在种群中扩散开来。其结果必然是，对于那些没有立刻弃权而是在弃权之前稍等那么几秒钟的个体来说，它们可能得到的某些好处开始增长起来。这是一种用以对付已经在种群中占绝对优势的那些不战而退的个体的有利策略。这样，自然选择有利于在弃权之前坚持一段时间，使这段时间逐渐延长，直至再次延长到有争议的资源实际经济价值所容许的极限。

谈论之际，我们不知不觉又对种群中的摇摆现象进行了描述。然而数学上的分析再次表明，这种摇摆现象并非不可避免。进化上的稳定策略是存在的，它不仅能够以数学公式表达出来，而且能用语言这样来说明：每一个个体在一段不能预先估计的时间内进行对峙，就是说，在任何具体场合难以预先估计，但按照资源的实际价值可以得出一个平均数。举例说，假如该资源的实际价值是五分钟的对峙。在进化上的稳定策略中，任何个体都可能持续五分钟以上，或者少于五分钟或者恰

好五分钟。重要的是，对方无法知道在这一具体场合它到底准备坚持多长时间。

在消耗战中，个体对于它准备坚持多久不能有任何暗示，这点显然是极为重要的。对任何个体来说，认输的念头一旦流露，那怕只是一根胡须抖动了一下，都会立刻使它处于不利地位。如果说胡须抖动一下就是预示在一分钟内就要退却的可靠征兆，赢得胜利的一个非常简单的策略是：“如果你的对手的胡须抖动了一下，不论你事先准备坚持多久，你都要再多等一分钟。如果你的对手胡须尚未抖动，而这时离你准备认输的时刻已不到一分钟，那你就立刻弃权，不要再浪费任何时间。绝不要抖动你自己的胡须。”因此，抖动胡须或预示未来行为的任何类似暴露都会很快受到自然选择的惩罚。不动声色的面部表情会得到发展。

为什么要面部表情不动声色，而不是公开说谎呢？其理由还是因为说谎行为是不稳定的。假定情况是这样：在消耗战中，大部分个体只有在确实想长时期战斗下去时才把颈背毛竖起来，那么，能够发展的将是明显的相反策略，在对手竖起颈背毛时立刻认输。但这时说谎者的队伍有可能开始逐渐形成。那些确实无意长时间战斗下去的个体在每次对峙中都将其颈背毛竖起，于是胜利的果实唾手可得。说谎者基因因此扩散开来。在说谎者成为多数时，自然选择又会有利于那些能够迫使说谎者摊牌的个体。因而说谎者的数目会再次减少。在消耗战中，说谎和说实话同样都不是进化上的稳定策略。不动声色的面部表情方是在进化上的稳定策略。即使最终认输，也是突如其来和难以预料的。

以上我们仅就史密斯称之为“对称性”（symmetric）竞赛的现象进行探讨。意思是说，我们所作的假定是，竞赛参加者

除搏斗策略之外，其余一切方面的条件都是相等的。我们把鹰和鸽子假定为力量强弱相同，具有的武器和防护器官相同，而且可能赢得的胜利果实也相同。对于假设一种模式来说，这是简便的，但并不太真实。帕克和史密斯也曾对“不对称”的竞赛进行了探讨。举例说，如果个体在身材大小和搏斗能力方面各不相同，而每一个体也能够对自己的和对手的身材大小进行比较并作出估计的话，这对形成的 ESS 是否有影响？肯定是有影响的。

不对称现象似乎主要有三类。第一类就是我们刚才提到的那种情况：个体在身材大小或搏斗装备方面可能不同；第二类是，个体可能因胜利果实的多寡而有所区别。比如说，衰老的雄性动物，由于其余生不会很长，如果受伤，它的损失较之来日方长的、精力充沛的年轻雄性动物可能要少。

第三类，纯属随意假定而且明显互不相干的不对称现象能够产生一种 ESS，因为这种不对称现象能够使竞赛很快见分晓，这是这种理论的一种异乎寻常的推论。比如说，通常会发生这样的情况，即两个竞争者中的一个比另一个早到达竞赛地点。我们就分别称它们为“留驻者”（resident）和“闯入者”（intruder）。为了便于论证起见，我是这样进行假定的，不论是留驻者还是闯入者都不因此而具有任何附加的有利条件。我们将会看到，这一假定在实际生活中可能与事实不符，但这点并不是问题的关键。问题的关键在于，纵令留驻者具有优于闯入者的有利条件这种假定无理可据，基于不对称现象本身的 ESS 也很可能会得以形成。简单地讲，这和人类抛掷钱币，并根据钱币的正反面来迅速而毫不用争执地解决争论的情况有类似之处。

“如果你是留驻者，进攻；如果你是闯入者，退却”这种

有条件的策略能够成为 ESS。由于不对称现象是任意假定的，因此，“如果是留驻者，退却；如果是闯入者，进攻”这种相反的策略也有可能是稳定的。具体种群中到底采取这两种 ESS 中的哪一种，这要取决于其中的哪一种 ESS 首先达到多数。个体的大多数一旦运用这两种有条件的策略的某一种，所有脱离群众的行为皆受到惩罚，这种策略就因之称为 ESS。

譬如说，假定所有个体都实行“留驻者赢，闯入者逃”的策略。就是说它们所进行的搏斗将会是输赢各半。它们绝不会受伤，也绝不会浪费时间，因为一切争端都按任意作出的惯例迅速得到解决。现在让我们设想出现一个新的突变型叛逆者。假定它实行的是纯粹的鹰的策略，永远进攻，从不退却，那么它的对手是闯入者时，它就会赢；而当它的对手是留驻者时，它就要冒受伤的很大风险。平均来说，它比那些按 ESS 的任意规定的准则进行比赛的个体，得分要低些。如果叛逆者不顾惯常的策略而试图反其道而行之，采取“如身为留驻者就逃；如身为闯入者就进攻”的策略，那么它的下场会更糟。它不仅时常受伤，而且也极少有机会赢得一场竞赛。然而，假定由于某些偶然的变化，采用同惯例相反的策略的个体竟然成了多数，这样它们的这种策略就会成为一种准则，偏离它就要受到惩罚。可以想见，我们如果连续观察一个种群好几代，我们就能看到一系列偶然发生的从一种稳定状态跳到另一种稳定状态的现象。

但是，在实际生活中可能并不存在真正意义的任意不对称的现象。实际上，留住者可能比入侵者享有更加有利的条件，因为它们对当地的地形比对手更熟悉。入侵者也许可能是气喘吁吁的，因为它必须赶到战斗现场，而留住者却是一直以逸待劳地等待在那里的。两种稳定状态中，“留住者赢，入侵者退”

这种状态存在于自然界的可能性更大，其所以如此的理由是比较深奥的。这是因为“入侵者赢，留住者退”那种相反的策略有一种固有的自我毁灭倾向，史密斯称其为自相矛盾的策略。任何种群若处于这种自相矛盾的 ESS 状态中，它的所有个体总是极力设法避免处于居住者的地位，无论何时何地对手相遇，它们总是千方百计地充当闯入者。为了达到这一点，它们只有不停地毫无意义地四处流窜，没有固定的居所。生物的这种进化趋势，除了无疑会招致时间和精力上的损失之外，其本身往往导致“留住者”这一生物类型的消亡。反之，处于另一种稳定状态，即“留住者赢，入侵者退”的种群中，自然选择有利于努力成为留驻者的生物个体。对每一个生物个体来说，所谓生存就是坚守一块具体的地盘，并尽可能很少地离开，而且摆出“保卫”它的架势。这种行为如大家所知，在自然界中到处可见，大家把这种行为称为“领域性防卫”。

我们所知道的十分精彩地展示了动物这种行为上的不对称性的是来自伟大的动物生态学家廷伯根所做的一个异常巧妙和一目了然的试验。⁴他的实验中有一只鱼缸，其中放了两条雄棘鱼。它们分别在鱼缸的两端各自做了鱼巢，并各自“保卫”其巢穴附近的水域。廷伯根将这两条雄棘鱼分别放入两个较大的玻璃试管中，再把两个试管并排放在一起，只见它们隔着玻璃管还试图相互搏斗，于是，产生了十分有趣的结果。当他将两个试管移到雄棘鱼 A 的巢穴附近时，A 就摆出进攻的架势，而棘鱼 B 就试图退却；当他将两个试管移到雄棘鱼 B 的水域时，因其主客变易而形势发生逆转。廷伯根只要将两个试管从鱼缸的一端移至另一端，他就能指挥哪一条棘鱼进攻，哪一条棘鱼退却。很显然，两条雄棘鱼实行的都是简单的有条件的策略：“凡是留住者，进攻；凡是入侵者，退却。”

动物的这种领域性行为有什么生物学上的“好处”？这是生物学家时常要问的问题，生物学家提出了许多论点，其中有些论点稍后我们将会提及。但是，我们现在就可看出，提出这样的问题可能根本就是不必要的。这种领土“守卫”行为可能仅仅是由于抵达时间先后的不对称性而形成的一种 ESS，而抵达时间的不对称性通常又是两个生物个体，同一块地盘之间关系的一种典型特点。

据专家学者们认为，生物的体积大小和一般搏斗能力，是非任意性不对称现象中最重要的形式。体积大的生物不一定是赢得搏斗不可或缺的最重要特征，但是或许可能是其特性之一。如果两个生物个体搏斗时比较大的一个总是赢的话，如果每一个生物体都能确切知道自己比对手大还是小，只有一种策略是明智的：“如果你的对手比你体积大，赶快逃跑。尽量同比你体积小者进行搏斗。”假使生物体积的重要性并不那么肯定，情况也就随之更加复杂些。如果体积大还是具有一点优越性的话，我们刚才所讲的策略，仍然是稳定的。如果动物受伤的风险很大的话，还可能有一种“似非而是的策略”，即“专挑比你大者进行挑衅，见到比你小的就逃”！我们所以称它为似非而是的原因是不言而喻的。因为这种策略似乎完全违背常识。它能够稳定，其原因在于全部由似非而是的策略者组成的种群中，绝不会有受伤者，因为每场比赛中，逃走的总是参加比赛的较大的一个。一个大小适中的突变体如实行的是“合理”的策略，即专挑比自己体积小的对手，他就要同他所遇见的个体中的一半进行逐步加剧的严重搏斗。因为，如果他遇到比自己小的个体，他就进攻；而较小的个体拚命还击，因为后者实行的是似非而是策略；尽管合理策略的实行者比似非而是策略的实行者赢得胜利的可能性更大一些，但他仍旧冒着失败

和严重受伤的实际风险。由于种群中的大部分个体实行似非而是的策略，因而一个合理策略的实行者比任何一个似非而是策略的实行者受伤的可能性都大。

即使矛盾的策略可能在生物发展上是稳定的，但它大概也只具有学术上的意义。只有矛盾策略的搏斗者在数量上大大超过合理策略的搏斗者的情况下才能获得较高的平均盈利。首先，这种状况如何能够出现实属难以想象。即使出现这种情况，合理策略者对矛盾策略者的比率只要略微向合理策略者一边移动一点，也便会达到另一种 ESS 即合理的策略的“吸引域” (sone of attraction)。所谓吸引域即一种生物种群不同策略的一组比率。在这个例子里，合理策略者处于这组比率的范围内时是有利的，生物种群一旦到达这一区域，就不可避免地被引向合理的稳定点。要是在自然界能够找到一个矛盾的 ESS 实例真是一件令人兴奋的事情，但是我怀疑我们能否怀有这样的奢望。我话说得太早了。

在我写完了上面这些内容之后，史密斯教授提醒我注意柏吉斯 (Burgess) 关于一种墨西哥群居蜘蛛的行为所作的描绘：“如果一只蜘蛛被惊动并被赶出其隐蔽的地方，它就急冲冲地爬过岩石，如岩石上面无隙缝可藏身，它就可能到其他蜘蛛的隐蔽地点去避难。如果这个入侵者进来时，那个蜘蛛正在家里，它并不进攻，而是急冲冲爬出去再为自己去另寻新的避难所。因此，一旦第一个蜘蛛被惊动，从一个蜘蛛网到另一个蜘蛛网的一系列替换过程要持续几秒钟，这种情况往往会使聚居区的大部分蜘蛛从它们本来的隐蔽所迁徙到另一蜘蛛的隐蔽所” (群居蜘蛛, 《科学美国人》, 1976 年 3 月号)。这就是矛盾策略占上峰的好例子。⁵

假如每个生物个体对以往搏斗经验与结果保留某些记忆，

情况又会是怎样呢？这时就要看一看这种记忆是具体的还是一般的。蟋蟀对以往搏斗的情况具有一般的记忆。一只蟋蟀如果在最近多次搏斗中获胜，它就会变得更具有鹰的特点。一只最近连遭败绩的蟋蟀，其特点会更接近鸽子。亚历山大（R.D. Alexander）很巧妙地证实了这种情况，他利用一个模型蟋蟀痛击真正的蟋蟀。吃过这种苦头的蟋蟀再同其他真正的蟋蟀搏斗时多数要失败。我们可以说，每个蟋蟀在同其种群中有平均搏斗能力的成员作比较的同时，对自己的搏斗能力不断作出新的估计。如果把对以往的搏斗情况具有一般记忆的动物，如蟋蟀，集中在一起组成一个与外界不相往来的群体，过一段时间之后，很可能会形成某种类型的统治阶级。⁶观察者能够把这些个体按级别高低的顺序排列。在这一顺序中级别低的生物个体通常要屈从于级别高的个体。这倒没有必要认为这些生物个体相互能够辨认。习惯于赢的个体就越是会赢，习惯于失败的个体就越是要失败。实际情况就是如此。即使开始时生物个体的胜利或失败完全是偶然的，它们也会自动归类形成等级。这种情况附带产生了一个效果，即群体中激烈的搏斗逐渐减少。

我们必须用“某种类型的统治阶级”这样一个名称，因为许多人只把“统治阶级”（dominance hierarchy）这个术语用于生物个体具有相互辨认能力的情况。在这一类例子中，对于以往进行过搏斗的记忆是具体的而不是一般的。作为个体来说，蟋蟀相互辨认不出对方，但是母鸡和猴子却都能相互辨认对方。如果你是一个猴子的话，一个过去曾经打败过你的猴子，今后还可能要打败你。对生物个体来说，最好的策略就是对待曾经打败过你的个体应采取相对的带有怀柔态度的态度。如果我们把一群过去相互完全生疏的母鸡放在一起，通常会引起许

多搏斗。一段时间过后，搏斗越来越少，这里的原因同蟋蟀的情况不同。对母鸡们来说，搏斗减少是因为在个体的相互关系中，每一个体都能够“安分守己”。这样对于整个群体来说也会带来好处。有人注意到下面的情况，在已确立次序的母鸡群体中，很少发生凶猛搏斗的情况，鸡蛋的产量较高；相比之下，在母鸡成员不断更换因而搏斗更加频繁的母鸡群体中，鸡蛋产量较低。生物学家常常把这种“统治阶级”在生物学上的优越性或“功能”，看成是由于它们的存在而减少群体中明显的攻击行为。然而，它们的这种讲法是错误的。不能说统治阶级本身在生物进化的意义上具有什么“功能”，因为它是生物群体的而不是个体的一种特性。通过统治阶级的形式表现出来的生物个体行为模式，从群体水平的观点看，可以说是具有功能的。然而，如果我们根本不提“功能”这个词，而是按照存在有生物个体辨认能力和记忆的不对称竞赛中的各种 ESS 来考虑这个问题，这样甚至会更好些。

迄今，我们所研究的生物竞争都是指同一物种成员之间的竞争。不同物种之间的生物竞争情况又是如何的呢？我们上面已经谈过，不同物种成员之间的生物竞争，不像同一物种成员之间生物竞争那样的直接和简单。根据这一理由，我们应该设想它们有关资源方面的争端是比较少见的，我们的预料已得到事实的证实。例如，知更鸟为了保卫地盘而不准其他知更鸟侵犯，但是对大山雀却一点也不戒备。我们可以画一幅不同个体知更鸟在树林中分别占有领地的地图，然后上面叠上一幅个体大山雀领地地图，可以看到两个物种的领地部分重叠，完全不相互排斥，它们简直像生活在不同的星球上。

不过，不同物种的个体之间也会发生尖锐的利害冲突，只是其表现形式往往不同而已。例如，狮子想吃掉羚羊的躯体，

羚羊却不想被狮子吃掉。虽然，这种情况不是通常人们所认为的那种争夺资源的生物竞争，但从逻辑上说，这不算是竞争资源，道理上难以讲得通。在这里，有争议的资源是羚羊肉。狮子的基因“想要”羚羊肉供给其生存机器食用，而羚羊的基因是想把自己的肉作为其生存机器进行工作的肌肉和器官。羚羊肉的这两种用途是互不相容的，因此就发生了利害冲突。

相同的物种的成员也是肉做的，为什么同类相食的情况相对来说很少呢？我们在黑头鸥中见到过这种情况，成年鸥有时要吃自己物种的幼鸥。但是，我们却从未见到过成年的肉食动物为吞食自己物种的其他成年动物而主动去追逐它们。为什么没有这种现象发生呢？我们仍旧习惯于按照“物种利益”的进化观点去思考问题，以致我们时常忘记提出这样完全不无道理的问题：“为什么狮子不去追捕其他狮子？”还有一个人们很少提及的其实是很好的问题：“羚羊为什么见到狮子就逃，而不进行回击呢？”

狮子之所以不追捕狮子，是因为如果它们那样做的话，对它们来说就不是一种 ESS。同类相食的策略是不稳定的，其原因和前面所举例子中的鹰策略相同。遭到反击的危险性太大了。在不同物种的成员之间的竞争中，这种反击的可能性要小些，这也就是为什么那么多的被捕食的动物要逃走而不反击的道理。这种现象可能源出于这样的事实，在不同物种的两只动物的相互作用中存在一种固有的不对称现象，而且其不对称的程度要比同一物种的成员之间大。生物竞争中的不对称现象凡是强烈的，ESS 一般是以不对称现象为依据的有条件的策略。“如果你比对手小，就逃走；如果你比对手大，就进攻”，这种类型的策略很可能在不同物种成员之间的竞争中逐步得到发展和完善，因为生物可以利用的不对称现象非常之多。狮子和羚

羊通过生物进化上的趋异过程而形成一种稳定性，而在竞争中本来就有的不对称现象也因此变得日益加强。追逐和逃跑分别变成它们各自的高超技巧。如果有一只突变型的羚羊采取了“对峙与搏斗”的策略来对付狮子，它的命运同那些消失在地平线上的其他羚羊相比，可能要不妙得多。

我们总是有一种预感，人们可能最终会承认 ESS 概念的发明，它是自达尔文生物进化理论建立以来的最重要的发展之一。⁷凡是有利害冲突的地方，它都适用，这也就是说它几乎适用于一切地方。有一些研究动物行为的学者们经常有喜欢谈论“社会结构”问题的习惯。他们认为，一个物种的社会组织可以看做是一个具备作为实体条件的单位，而享有生物学上的“有利条件”的优势。我所举的“统治阶级”就是一例。我们相信，在生物学家有关社会结构的大量论述中，那些隐蔽的群体选择主义的各种假定，是能够被人们辨认出来的。史密斯的 ESS 概念使我们第一次能够清楚地看到，一个由许多独立的自私实体所构成的集合体，如何最终变得像一个有组织整体。我们认为，这不仅对物种内的社会组织是正确的，而且对于由许多物种所构成的“生态系统”以及“群落”也是正确的。从长远观点来看，我们预测 ESS 概念将会使生态学发生彻底的变革。

我们也可以将 ESS 概念运用于在第三章尚未解决的一个问题，即赛艇上的桨手（它们代表生物体内的基因）需要有很好的团队精神的这一类比。基因被选择，不是因为它在孤立状态下的“优秀”，而是由于它们在基因库中的其他基因这一背景下能够工作得很好。优秀的基因应能够和它必须与之长期共同生活于一系列个体内的其余基因和谐共存，相互补充。动物的磨嚼植物的牙齿的基因存在于草食物种的基因库中便是优秀基

因，但它们存在于肉食物种的基因库中就是不好的基因。

我们可以假设一个并不相互矛盾的基因组合，它们是作为一个单位而被选择在一起的。第三章蝴蝶拟态的例子，情况似乎就是如此。现在 ESS 概念使我们能够认识到，纯粹是在独立基因的水平上进行自然选择，同样也可能得到相同的结果，而这些基因并不一定非得是在同一条染色体上相连接在一起的，这就是 ESS 概念的力量所在。

其实，前面的划船类比还没有能够达到说明这一概念的程度。它最多只能说明一个近似的概念。我们假定，一个赛艇的全体船员要能真正获得成功，重要的是划桨手必须用言语协调其动作。我们再进一步假定，在备选的划桨手群体中，教练能够选用的桨手，有些只会讲英语，有些只会讲德语。会讲英语的划桨手并不一定始终比会讲德语的划桨手好一些，也不见得总是比会讲德语的划桨手差一些。但是，由于相互沟通的重要性，语言混合组成的桨手队得胜的机会肯定要少一些，相反，纯粹讲英语的或纯粹讲德语的人所组成的桨手队得胜的机会更多些。

教练如果没有认识到这点，只是任意地调配他的桨手，认为得胜的船上的个体都是好的，认为失败的船上的个体都是差的。若在该教练的划桨手群体中，英国人碰巧占压倒的优势，那么，船上只要有一个德国人，很可能就会使这条船输掉，因为无法进行沟通；反之，如果在划桨手群体中凑巧德国人占绝对优势，船上只要有一个英国人，也会使这条船失败。因此，最理想的一个船队应处于两种稳定状态中的任何一种，即要么全部是英国人，要么全部是德国人，而绝不是英德混合阵容。表面上看起来，教练似乎选择清一色的语言小组作为单位，其实不然，他是根据单个桨手赢得竞赛的明显能力来进行选择

的。单个人是否能够赢得竞赛的趋向则要取决于候选桨手群体中现有的其他个人桨手的水平和能力。那些属于少数的候选桨手往往会自动受到惩罚，这倒不是因为他们是不好的桨手，而仅仅是由于他们是少数人而已。同样，基因由于它们能相互和谐共存而被选择在一起，这并不一定说明我们必须像看待蝴蝶的情况那样，把基因群体也看成是作为单位来进行选择的。在单个基因低水平上的选择能给人以在某种更高水平上选择的印象。

在这个例子中，自然选择有利于生物的简单的行为的一致性。更为有趣的是，基因之被选择可能由于它们相辅相成的行为。我们以类比方法来说明这一问题，我们可以假定由四个右桨手和四个左桨手组成的赛艇队是一个力量匀称的理想的赛艇队。我们再假定教练不懂得这个道理，他是根据“业绩”盲目进行挑选的。那么如果在候选桨手群体中碰巧右桨手占压倒优势的话，任何个别的左桨手往往会成为一种有利因素：他有可能使他所在的任何一条船取得胜利，他因此就显得是一个好桨手。反之，在左桨手占绝对多数的桨手群体中，右桨手就是一个有利因素。这种情况就同一只鹰在鸽子种群中取得良好成绩，以及一只鸽子在鹰种群中取得良好成绩的情况相似。所不同的是，在那里我们讲的是关于生物个体即自私的机器之间的相互作用，而这里我们用类比法谈论的是关于生物体内的基因之间的相互作用。

教练盲目挑选“优秀”桨手的最终结果，必然是由四个左桨手和四个右桨手组成的一个理想的赛艇队。表面上看来，他好像是把这些桨手作为一个完整的、力量匀称的单位选在一起的。我们倒觉得，他在较低的水平上，即在单独的候选桨手水平上进行选择更加简便省事。四个左桨手和四个右桨手加在一

起的这种进化上稳定的状态（如果使用“策略”一词在这里恐怕会引起误解）的形成，也只不过是表面业绩为基础在低水平上进行选择的必然结果。

基因库是基因演化的长期环境。“优秀”基因是从在基因库中存活下来的基因中盲目地选择出来的。这并不是一种理论，甚至也不是一种观察到的事实，它不过是一个概念无数次的简单重复。是什么东西使基因成为优秀基因，这才是人们真正感兴趣的问题。我们曾说过，能够建造高效能的生存机器的躯体的能力，是一个基因成为优秀基因的标准，这是一种初步的近似认识。现在，我们需要对这种说法加以修正。基因库是由一组生物进化上稳定的基因所形成，它们形成了一个不受任何外界新基因侵犯的基因库。绝大部分的基因突变、重新组合或来自外部出现的新基因，很快就受到了自然选择的惩罚，这组生物进化上稳定的基因则重新得以恢复。有些新基因侵入一组稳定的基因偶尔也会获得成功，即它们能够成功地在这个基因库中分布开来。然后，又出现一个不太稳定的过渡阶段，最终又形成了一组新的进化稳定的基因，生物也就发生了某种细微程度上的进化。按照生物攻击策略推理，一个生物种群可能有不止一个可供选择的稳定点，偶尔还可能从一个稳定点跳向另一个稳定点。有人认为，生物渐进的进化过程不是一个稳步向上的进程，而是一系列的从一个稳定台阶走上另一个稳定台阶的时断时续的脚步。⁸作为一个整体，生物种群的行为如同是一个能够自动进行调节的单位。这种错觉是由于生物是在单个基因水平上进行的選擇所造成的。每一个基因是根据其“成绩”被选择出来的，但是，对待成绩的判断则是以这个基因在一组生物进化上稳定的基因即现存基因库的背景下的表现为基础的。

史密斯集中论述的焦点在于所有生物个体之间的攻击性的相互作用上，从而将问题阐述得清清楚楚。鹰的躯体和鸽子躯体之间的稳定比率易于想象，因为躯体是我们能够看得见的大物体。可是，寄居于不同生物躯体中的基因之间的相互作用，却犹如冰山的尖顶，暴露得很少。在一组生物进化上稳定的基因或基因库中，基因之间绝大部分的重要的相互作用，是在生物个体的躯体内进行的。这些相互作用很难看得见，因为它们发生在生物的细胞内部，主要是在发育中的胚胎细胞内表现出来的。最后，整个一体化的躯体之所以生存下来，正是因为它们是一组生物进化上比较稳定的自私基因的产物。

我们必须回到这里本书的主题即动物之间的相互作用的层次上来。因为，只有将个体动物视为独立的自私机器，才便于理解生物的攻击行为。如果我们叙述的有关生物个体是近亲的话，比如兄弟姐妹，堂兄弟姐妹，双亲和子女，等等。这一理论模式也就失去它的效用。这是因为生物近亲的体内有很大一部分基因是相同的，因此，每一个自私的基因对不同个体的忠诚是不同的。这一问题留待下一章再加阐明。

第六章 基因种族

自私的基因是什么？它不仅仅是一个单个 DNA 的有形片段。正像在原始营养汤里的情况一样，它是 DNA 的某个具体片段的全部复制品，在整个世界上这些复制品到处分布。如果我们可以把基因理解为似乎具有自觉的目的，同时我们又有把握在必要时把我们使用的过分通俗的语言还原为正规的术语，那么我们就可以提出这样一个问题：一个自私基因的目的究竟是什么？答：它的目的就是试图在基因库中扩大自己的队伍。从根本上说，它采用的办法就是帮助那些它所寄居的生物个体编制程序，这些程序使它们能够赖以生存下去并进行繁殖。不过，我们需要强调的是，“它”是一个分布广泛的代理机构，同时存在于许多不同的生物个体之内。本章的主要内容是，一个基因有可能帮助存在于其他一些生物个体内的其自身的复制品。如果实际真是这样，这种情况看起来倒像是生物个体的利他主义，但是这样的利他主义仍然是出于基因的自私性。

我们假定有这样一个基因，它是人体内的一个白化基因 (albino)。事实上，生物中有好几种基因可能引起白化，这里只是其中一个。它是隐性的基因，就是说，必须有两个白化基

因同时存在才能使生物个体患白化病。大约在每 2 万人中有一个人会发生这种情况。但是在我们当中，每 70 个人就有一个体内存在单个的白化基因。这些人并不患白化病。由于白化基因分布于许多生物个体之中，在理论上说，它能为这些生物个体编制程序，使之对其他含有白化基因的生物个体表现出利他行为，以此来促进其自身在基因库的存在，因为其他的白化体含有同样的基因。如果白化基因寄居的一些生物个体死去，而它们的死亡使含有同样基因的一些其他生物个体得以存活下去，那么，这个白化基因理应感到相当高兴。如果一个白化基因能够使它的一个生物个体拯救 10 个白化体的生命，那么，即使这个利他主义者因此死去，它的死亡也由于基因库中白化基因的数目得以增加而得到充分的补偿。

我们是否因此可以指望白化体相互特别友好？事实上，情况大概不会是这样。为了搞清楚这个问题，我们有必要暂时放弃把基因视为有自觉意识的行为者这个比喻。因为在这里，这种比喻肯定会引起误会，我们必须再度使用正规的、即使是有点冗长的术语。白化基因并不真的“想”生存下去或帮助其他白化基因。但是，如果这个白化基因碰巧使它的一些生物个体对其他的一些白化体表现出利他行为，那么不管它情愿与否，这个白化基因往往因此自然地在基因库中自然而然地兴旺起来。但为了促使这种情况的发生，这个基因必须对它的一些生物个体产生两种相互独立的影响。它不但要对它的一些生物个体赋予通常能产生非常苍白的肤色的影响，它还要赋予生物个体这样一种倾向，使它们对其他具有非常苍白肤色的生物个体表现出有选择的利他行为。具有这两种影响力的基因如果存在的话，它肯定会在种群中取得很大的成功。

我们在第三章中曾强调指出，基因确实能产生多种影响，

这是一个事实。从纯理论的角度上说，这样的基因出现是可能的，它能赋予其生物个体以一种明显可见的外部“标志”，如苍白的皮肤，绿色的胡须，或其他引人注目的东西，以及对其他带有这些标志的生物个体特别友好的倾向。这样的情况可能发生，尽管可能性不大。绿胡须同样可能与足趾甲往肉里长或其他特征的倾向有关，而对绿胡须的爱好同样可能与嗅不出小苍兰的生理缺陷同时存在。同一基因既产生正确的标志又产生正确的利他行为，这种可能性不大。可是，这种我们可以称之为绿胡须利他行为效果的现象，在理论上却是可能的。

像绿胡须这种任意选择标志，不过是基因借以在其他生物个体中“识别”其自身拷贝的一种方法。还有没有其他方法呢？下面可能是一个非常直接的方法。单凭生物个体的利他行为就可以识别出拥有利他基因的个体。如果一个基因能“说”相当于这样的话，“喂！如果A试图援救溺水者而自己快要没顶，跳下去把A救起来”，这个基因在基因库中就会兴旺起来，因为A体内多半含有同样的救死扶伤的利他基因。A试图援救其他个体的事实本身就是一个相当于绿胡须的标志，尽管这个标志不像绿胡须那样荒诞不经，但它仍然有点令人难以置信。基因有没有一些比较合情理的办法“识别”存在于其他个体中的其自身的拷贝呢？

回答是肯定的。我们很容易证明，近亲多半共有同样的基因，人们一直认为，这显然是亲代对子代的利他行为如此普遍存在的理由。菲希尔、霍尔丹（J.B.S.Haldane），尤其是汉密尔顿认为，这种情况同样也适用于其他近亲——兄弟、姐妹、侄子、侄女和血缘近的堂（表）兄弟或姐妹。如果一个生物个体为了拯救10个近亲而牺牲，操纵生物个体对亲属表现利他行为的基因，可能因此失去一个拷贝，但同一基因的大量拷贝

却得到保存。

“大量”这种说法很不明确，“近亲”也是如此。其实我们可以讲得更确切一些，如汉密尔顿所表明的那样。他在1964年发表的两篇有关社会个体生态学的论文，是属于迄今为止最重要的文献之一。我一直难以理解，为什么一些个体生态学家如此粗心，竟忽略了这两篇论文（两本1970年版的有关个体生态学的主要教科书甚至没有把汉密尔顿的名字列入索引）。¹幸而近几年来有迹象表明，人们对他的观点又重新感兴趣。他的论文具有相当深奥的数理，但人们不难凭直觉而不必通过精确的演算去掌握其基本原则，尽管这样做会把一些问题过度简单化。我们需要计算的是概率，亦即两个生物个体，譬如两姐妹共有—个特定基因的机会。

为了简便起见，我们假定所讲的是整个基因库中一些稀有的基因。²大多数人都共有“不形成白化体的基因”，不管这些人有没有亲缘关系。这一类基因普遍存在的原因是，自然界里白化体比非白化体更易于死亡。这是由于，譬如说，阳光使它们目眩，以致有更大的可能看不清逐渐接近的捕食者。我们没有必要解释基因库中不形成白化体的原因这类显然是“优秀”基因所以取得优势的理由，我们感兴趣的是，基因为什么因为表现了利他行为而取得成功。因此，我们可以假定，至少在这个生物进化过程的早期，这些基因是稀有的。值得注意的是，在整个种群中是稀有的基因，在一个家族中却是常见的。我的体内有一些对整个种群来说是稀有的基因，你的体内也有一些对整个种群来说是稀有的基因。我们两个共有这些同样的稀有基因的机会却是微乎其微的，但是，我的姐妹和我共有某一具体的稀有基因的机会是很大的。同样，你的姐妹和你共有同一稀有基因的机会也是很大的。在这个例子里，机会刚好是

50%。其所以如此是不难解释的。

假定你体内有基因 G 的一个拷贝，这一拷贝必然是从你的父亲或母亲那里继承过来的。为了讨论方便起见，我们不考虑各种不常见的可能性，比如 G 是一个新变种，或你的双亲都有这一基因，或你的父亲或母亲体内有两个拷贝等等。假如说是你的父亲把这个基因传给你，那么他体内每一个正常的体细胞都含有 G 的一个拷贝。现在你要记住，一个男人产生一条精子时，他把他的半数的基因给了这一个精子。因此，培育你的姐姐或妹妹的那条精子获得基因 G 的机会是 50%。在另一方面，如果你的基因 G 是来自你的母亲，按照同样的推理，她的卵子中有一半含有 G。同样，你的姐姐妹妹获得基因 G 的机会也是 50%。这意味着如果你有 100 个兄弟姐妹，那么其中大约 50 个会有你体内的任何一个具体的稀有基因。这也意味着如果你有 100 个稀有基因，你的兄弟或姐妹中任何一个体内都可能含有大约 50 个这样的基因。

你可以通过这样的演算方法计算出任何亲缘关系的等次。亲代与子代之间的亲缘关系是重要的。如果你有基因 H 的一个拷贝，你的某一个子女体内含有这个基因拷贝的可能性是 50%，因为你一半的性细胞含有 H，而任何一个子女都是由一个这样的性细胞培育出来的。如果你有基因 J 的一个拷贝，那么你父亲体内含有这个基因拷贝的可能性是 50%，因为你的基因有一半是来自他的，另一半是来自你母亲的。为了计算的方便，我们采用一个亲缘关系（relatedness）的指数，用来表征两个亲属之间共有一个基因有多大的机会。两兄弟之间的亲缘关系指数是 $1/2$ ，因为他们之间任何一个的基因有一半为另一个所共有。这是一个平均数：由于减数分裂的机遇，有些兄弟所共有的基因可能大于一半或少于一半。但亲代与子代之间

的亲缘关系永远是 $1/2$ ，也不少。

不过，每次计算都要从头算起就未免太麻烦了。这里有一个简便的方法供你运用，以算出任何两个生物个体 A 和 B 的亲缘亲系。如果你要立遗嘱或需要解释家族中某些成员之间为何如此相像，你就可能发觉这个方法很有用。在一般情况下，这个方法是行之有效的，但在发生血族相互交配的情况下就不适用。这个方法对某些种类的昆虫也不适用，我们在下面要谈到这个问题。

首先，查明 A 和 B 所有的共同祖先是谁。譬如说，一对第一代堂兄弟的共同祖先是他们共有的祖父和祖母。找到一个共同的祖先以后，他所有的祖先当然也就是 A 和 B 的共同祖先，这当然是合乎逻辑的。不过，对我们来说，查明最近一代的共同祖先就足够了。在这个意义上说，第一代堂兄弟只有两个共同的祖先。如果 B 是 A 的直系亲属，譬如说，是他的曾孙，那么我们要找的“共同祖先”就是 A 本人。找到 A 和 B 的共同祖先之后，再按下列方法计算其世代差距 (generation distance)。从 A 开始，沿其家谱上溯其历代祖先，直到你找到他和 B 所共有的那个祖先为止，然后再从这个共同祖先往下一代一代数到 B。这样，从 A 到 B 在家谱上的世代总数就是代距。譬如说，A 是 B 的叔父，那么代距是 3，共同的祖先是 A 的父亲，亦即 B 的祖父。从 A 开始，你只要往上追溯一代就找到共同的祖先，然后从这个共同的祖先往下数两代便是 B。因此，代距是 $1 + 2 = 3$ 。

通过某一共同祖先找到 A 和 B 之间的代距后，再分别计算 A 和 B 与这个共同祖先相关的那部分亲缘关系。方法是这样的，每一代距是 $1/2$ ，有几个代距就把几个 $1/2$ 自乘。所得乘积就是亲缘关系指数。如果代距是 3，那么指数是 $1/2 \times 1/2$

$\times 1/2$ 或 $(1/2)$ 的 3 次方；如果通过某一个共同祖先算出来的代距是 9，同该祖先的那部分的亲缘关系指数就是 $(1/2)$ 的九次方。

但这仅仅是 A 和 B 之间亲缘关系的部分数值。如果他们的共同祖先不只一个，我们就要把通过每一个祖先的亲缘关系的全部数值加起来。在一般情况下，对一对个体的所有共同祖先来说，代距都是一样的。因此，在算出 A 和 B 同任何一共同祖先的亲缘关系后，事实上你只要乘以祖先的个数就行了。譬如说，第一代堂兄弟有两个共同的祖先，他们同每一个祖先的代距是 4，因此他的亲缘关系指数是 $2 \times (1/2)$ 的四次方 $= 1/8$ 。如果 A 是 B 的曾孙，代距是 3，共同“祖先”的数目是 1（即 B 本身），因此，指数是 $1 \times (1/2)$ 的三次方 $= 1/8$ 。就遗传学而言，你的第一代堂兄弟相当于一个曾孙。同样，你“像”你叔父的程度 [亲缘关系是 $2 \times (1/2)$ 的三次方 $= 1/4$] 和你“像”你祖父的程度 [亲缘关系是 $1 \times (1/2)$ 的二次方 $= 1/4$] 相等。

至于，远如第三代堂兄弟姐妹的亲缘关系是： $2 \times (1/2)$ 的八次方 $= 1/128$ 。那就要接近于最低的概率，即相当于种群中任何一个个体拥有 A 体内某个基因的可能性。就一个利他基因而言，一个第三代的堂兄弟姐妹的亲缘关系和一个素昧平生的人差不多。一个第二代的堂兄弟姐妹（亲缘关系 $1/32$ ）稍微特殊一点，第一代堂兄弟姐妹更为特殊一点（ $1/8$ ），同胞兄弟姐妹、父母和子女十分特殊（ $1/2$ ），同卵孪生兄弟（1）就和自己完全一样。叔伯父和叔伯母、侄子或外甥和侄女或外甥女、祖父母和孙子孙女，异父或异母兄弟和异父或异母姐妹的亲缘关系是 $1/4$ 。

现在，我们能够以准确得多的语言谈论那些表现近亲利他

行为的基因。一个操纵其生物个体拯救五个堂兄弟姐妹，但自己因而牺牲的基因在种群中是不会兴旺起来的，但是拯救了五个兄弟姐妹或十个第一代堂兄弟姐妹的基因却会兴旺起来。一个准备自我牺牲的利他基因如果要取得成功，它至少要拯救两个以上的兄弟姐妹（子女或父母），或四个以上的异父异母兄弟姐妹（叔伯父，叔伯母，侄子，侄女，祖父母，孙子孙女）或八个以上的第一代堂兄弟姐妹，等等。按平均计算，这样的基因才有可能在利他主义者所拯救的生物个体内存在下去，同时这些生物个体的数目足以补偿利他主义基因自身死亡所带来的损失。

如果一个生物个体能够肯定某一个人是他的同卵孪生兄弟或姐妹，他关心这个孪生兄弟或姐妹的福利应当像关心自己的福利完全一样。任何操纵孪生兄弟或姐妹利他行为的基因，都同时存在于这一对孪生兄弟或姐妹的体内。因此，如果其中一个为援救另外一个的生命而英勇牺牲，这个基因是能够存活下去的。九带犰狳（nine-banded armadillos）是一胎四只的。我们从未听说过小犰狳英勇献身的事迹。但是，有人指出它们肯定有某种强烈的利他行为。如果有人能到南美去一趟，观察一下它们的生活，我认为是值得的。³

我们现在意识到，父母之爱只不过是近亲利他行为的一种特殊情况。从遗传学的观点看，一个成年的生物个体在关心自己父母双亡的幼弟时，应和关心自己的子女一样。对它来说，小弟弟和子女的亲缘关系指数是完全一样的，即 $1/2$ 。按照基因选择的说法，种群中操纵生物个体表现大姐姐利他行为的基因和操纵生物个体表现父母利他行为的基因，应有同等繁殖机会。事实上，从几个方面来看，这种说法未免过分简单化。我们在下面将要谈到，在自然界里，兄弟姐妹之爱远不及父母之

爱更普遍。我们需要在这里阐明的是，从遗传学的观点看，父母/子女的关系并没有比兄弟/姐妹关系更特殊的地方。实际上，父母把基因遗传给子女，姐妹之间并未发生这种情况。姐妹两个都是从同一个父亲和同一个母亲那里继承相同基因的全似复制品。

有些人使用“近亲选择 (kin selection)”的概念，来区别自然选择、群体选择（群体的差别性生存）和个体选择（个体的差别性生存）。近亲选择是家族内部利他行为的起因。关系越密切，选择越强烈。这个概念名词本身并无什么不妥之处。不幸的是，我们可能不得不抛弃它，因为近年来它的滥用已产生许多流弊，这会给生物学家在今后的许多年代里带来混乱。威尔逊 (E.O. Wilson) 的《社会生物学：新的综合》一书，在各方面都堪称一本杰出的作品，但它却把近亲选择说成是群体选择的一种特殊表现形式。书中一张图表清楚地表明，他是在传统意义上——即我在第一章里所使用的意义上——把近亲选择理解为是“个体选择”与“群体选择”之间的中间形式。群体选择，我们即使按威尔逊自己所下的定义，是指由生物个体组成的不同群体之间的差别性生存。诚然，在某种意义上说，一个家族是一种特殊类型的群体。威尔逊的论点的全部含义是，家族与非家族之间的分界线不是一成不变的，而是属于数学概率的问题。汉密尔顿的理论并没有认为动物应对其所有“家族成员”都表现出利他行为，而对其他动物则表现出自私行为。家族与非家族之间并不存在明确的分界线。我们没有必要确定，譬如说，第二代堂兄弟应否列入家族范围之内。我们只是认为第二代的堂兄弟可以接受的利他行为，相当于子女或兄弟的 $1/16$ 。近亲选择肯定不是群体选择的一个特殊表现形式，它是基因选择所产生的一个特殊后果。⁴

威尔逊关于近亲选择的定义有一个甚至更为严重的缺陷。他有意识地把子女排除在外，他们竟然不算近亲！⁵他当然十分清楚，子女是他们双亲的骨肉，但他不想引用近亲选择的理论来解释亲代对子代的利他性关怀。当然，他有权利按照自己的想法为一个概念下定义，但是这个定义非常容易把人弄糊涂。希望威尔逊在他那本立论精辟的、具有深远影响的著作再版时把定义修订一下。从遗传学的观点看，父母之爱和兄弟/姐妹的利他行为的形成，都可以用完全相同的原因来解释，即在受益者体内存在这个利他性基因的可能性很大。

希望读者谅解上面这些有点出言不逊的评论。目前为止，我们在一定程度上把问题过分简单化了，现在开始，需要把问题说得更具体一些。在前面我们曾用浅显易懂的语言，谈到了为援救具有一定亲缘关系的一定数目的近亲而准备自我牺牲的基因。显然，在实际生活中我们不能认为动物真的会数一下它们正在援救的亲属到底有几个。即使它们有办法确切知道谁是它们的兄弟或堂兄弟，我们也不能认为动物在脑子里进行过汉密尔顿式的演算。在实际生活中，必须以自身以及其他个体的死亡的统计学上的风险（statistical risks），来取代肯定的自杀行为和确定的“拯救”行为。如果你自己所冒的风险非常微小，即使是第三代的堂兄弟也是值得拯救的。再说，你和你打算拯救的那个亲属有朝一日总归都是要死的，每一个生物个体都有一个可以由保险统计师估算得出的“估计寿命”，尽管这个估计可能有误差。如果你有两个血缘关系同样接近的亲属，其中一个已届风烛残年，而另一个却是血气方刚的青年，那么对未来的基因库而言，挽救后者的生命所产生的影响要比挽救前者来得大。

我们在计算亲缘关系指数时，那些简洁的对称演算还需要

进一步加以调整。就遗传学而言，祖父母和孙子孙女出于同样的理由——以利他行为彼此相等，因此他们体内的基因有 $1/4$ 是共同的。如果孙子辈的估计寿命较长，那么操纵祖父母对孙子辈的利他行为的基因，比起操纵孙子辈对祖父母的利他行为的基因，具有更优越的选择条件。由于援助一个年轻的远亲而得到的纯利益，很可能超过由于援助一个年老的近亲而得到的纯利益（顺便说一句，祖父母的估计寿命当然并不一定比孙辈短。在婴儿死亡率高的物种中，情况可能恰恰相反）。

若把保险统计的类比稍加引申，我们可以把生物个体看做是人寿保险的保险人。一个生物个体可以把自己拥有的部分财产作为资金对另一个生物个体的生命进行投资。它考虑了自己和那个生物个体之间的亲缘关系，以及从估计寿命的角度来看这生物个体同自己相比是不是一个“好的保险对象”。严格地说，我们应该用“预期生殖能力”这个词，而不是“估计寿命”，或者更严格一些，用“预期未来有益自身基因的一般能力”。那么，为了使利他行为得以发展，利他行为者所承担的风险必须小于受益者得到的净收益和亲缘关系指数的乘积。风险和利益必须采取我们所讲的复杂的保险统计方式来计算。

可是对于可怜的生存机器来说，进行计算真是太复杂了啊！⁶尤其是在匆忙间。甚至伟大的数学生物学家霍尔丹（他在1955年发表的论文里，在汉密尔顿之前就作出了基因由于援救溺水的近亲而得以繁殖的假设）也曾说：“……我曾两次把可能要淹死的人救起而自己所冒的风险几乎是微乎其微的。在这样做的时候，我根本没有时间去进行演算。”不过，霍尔丹也清楚地知道，幸而我们不需要假定生存机器在自己的头脑里有意识地进行这些演算。正像我们使用计算尺时没有意识到我们实际上是在运用对数一样。动物可能生来就是如此，以致行

动起来好像是进行过一番复杂的演算似的。

这种情况其实是不难想象的。一个人把球抛入高空，然后再把球接住，他在完成这一系列动作时，好像事先求解计算了一组预测球运动轨道的微分方程。可能他对微分方程一窍不通，也并不知道微分方程是什么玩意儿，但这种情况不影响他抛球与接球的技术。在下意识的情况下，他进行了某种在功能上相当于数学演算的活动。同样，一个人要作出某一项困难的决定，他首先要权衡各种得失利弊，并考虑这个决定可能引起的一切后果。他的决定在功能上相当于一系列加权演算过程，有如计算机进行的那种演算一样。

如果有人要为一台计算机编制程序，使它能够模拟一个典型的生存机器怎样如何作出是否表现利他行为的决定，他的工作程序大概是这样的：首先开列出一份清单，排列出这只动物可能做的一切行为，然后为这些行为的每一种模式分别编制一个加权演算的程序。各种收益都给以正号，各种风险都给以负号。接着进行加权（weighted）计算，即把各项收益和风险分别乘以适当的表示亲缘关系的指数。然后再把得出的数字加起来。为了计算方便，在开始时，不必考虑其他方面的因素如年龄、健康状况之类的权重。由于一个生物个体对自己的亲缘关系指数是1（也就是说，他具有他自己的100%的基因——这是不言而喻的），对他的一切风险和利益都不需要打折扣，即在演算时给以全部权重。这样，每一种可能行为模式的总和大体上是这样的：行为模式的净收益 = 对自己的利益 - 对自己的风险 + $1/2$ 对兄弟的利益 - $1/2$ 对兄弟的风险 + $1/2$ 对另一个兄弟的利益 - $1/2$ 对另一个兄弟的风险 + $1/8$ 对堂兄弟的利益 - $1/8$ 对堂兄的风险 + $1/2$ 对子女的利益 - $1/2$ 对子女的风险 +

这个计算的总和就是那个动物行为模式的净收益得分。接着，这个模式动物算出清单上每一种可供选择的行为模式的得分。最后，它决定按净收益最大的行为模式采取行动。即使是所有的得分都是负数，它还是应该按这个原则进行选择，即择其害处最小的一种行为模式。应当记住，任何实际行动必然牵涉到精力和时间的消耗，这些精力和时间原本是可以用于做其他事情。如果演算的结果表明不做任何事情的净益最大，那么，这个模式动物就什么也不做。

下面是一个十分简单的例子，这里以自我独白的形式而不是以计算机模拟的形式来说明问题：

我是一只动物，发现了 8 只长在一起的蘑菇。首先，我心中盘算一下它们的营养价值，同时考虑到它们可能有毒的这个不很大的风险，我估计每个蘑菇约值 +6 单位（像前一章一样，这些单位是任意选定的）。由于蘑菇很大，我最多只能吃 3 个。我要不要发出“有食物”的喊声，把我的发现告诉其他动物呢？谁能听到我的喊声？兄弟 B（它和我的亲缘关系是 $1/2$ ），堂兄弟 C（亲缘关系是 $1/8$ ）和 D（并不算亲戚，因此它和我的亲缘关系指数是如此之小，以致事实上可以作为 0）。如果我不声张，我能吃掉的每个蘑菇都为我带来净收益 +6，全部吃掉是 +18。如果发出“有食物”的喊声，那么我还会有多少净收益，这可要盘算一下了。8 个蘑菇四份平分，对我而言，我自己吃的一份折合净收益 +12，但我的兄弟和堂兄弟各吃掉的两个蘑菇也会给我带来好处，因为它们体内有和我一样的基因。事实上的总分是 (1×12)

$+ (1/2 \times 12) + (1/8 \times 12) + (0 \times 12) = 19.5$ ，而自私行为带来的净收益是 + 18。尽管差别不大，但得失是分明的。因此，我将发出“有食物”的喊声。在这种情况下，我的利他行为给我的自私基因带来好处。

在上面这个简化的例子里，我们假设一个动物能够盘算它的基因的最大利益是什么。实际的情况是，基因库中充满对生物个体施加影响的各种基因，由于这种影响，生物个体在采取行动时好像事先进行过这种演算。

无论如何，这种演算的结果仅是一种初步的第一近似值，它离理想的答案还有一段距离。这种演算方式忽略了许多东西，其中包括生物个体的年龄等因素。而且，如果我刚饱餐了一顿，现在最多只能吃一个蘑菇，这时发出“有食物”的喊声为我所带来的净收益将比我在饥肠辘辘时大得多。针对各种可能出现的理想情况，这种演算的质量可以无止境地逐步提高。但动物并非生活在理想的环境里，我们不能指望真正的动物在作出最适宜的决定时考虑到每一个具体的细节。我们必须在自然界里通过观察和试验去发现，真正的动物在进行有关得失的分析时，能够在多大的程度上接近理想的境界。

为了不至于因为列举了一些主观想象的例子而离题太远，让我们暂且再使用一下基因语言，生物个体是由存活下来的基因为之编制程序的机器，这些存活下来的基因是在一定的条件下这样做的。这些条件，一般说来，往往构成这个物种以前的环境所具有的特征。因此，有关得失的“估计”是以过去的“经验”为依据，正像人类作出决定时一样。不过，这里所说的经验具有基因经验的特殊意义，或进一步说得更具体一些，

就是以前的基因生存的条件（由于基因也赋予生存机器以学习能力，我们可以说，某些得失的估计也可能是以生物个体经验为基础的）。只要条件不发生急剧变化，这些估计是可靠的，生存机器一般说来往往能作出正确的决定。如果条件发生急剧变化，生存机器往往作出错误的决定，它的基因要为此付出代价。人类也是一样，他根据过时的资料作出一个决定多半是错误的。

对亲缘关系的估计也会出现差错及其它扭曲的情况。在上面一些简化的计算中，我们的生存机器被说成是知道谁跟它们有亲缘关系，而且知道这种关系的密切程度。在实际生活中，确切知道这方面的情况有时是可能的，但是一般地说，亲缘关系只能作为一个平均数来估计。譬如说，我们假定 A 和 B 可能是异父或异母兄弟，也可能是同胞兄弟。它们之间的亲缘关系指数是 $1/4$ 或 $1/2$ ，由于我们不能肯定它的确切关系，可供运用的有效指数是其平均数，即 $3/8$ 。如能肯定它们都为同一母所生，但为同一父所生的可能性只是 $1/10$ ，那么它们的异父兄弟的可能性是 90% ，而同胞兄弟的可能性是 10% ，因而有效指数是 $1/10 \times 1/2 + 9/10 \times 1/4 = 0.275$ 。

当我们说某种可能性是 90% 时，是谁作出这个估计的？我们指的是一位长期从事实地研究的人类博物学家呢，还是指动物本身？如果碰巧的话，两者所作估计的结果可能出入不大。要了解这一点，我们必须考虑一下，动物在实际生活中是怎样估计谁是它们的近亲的。

我们知道谁是我们的亲属，这是因为别人会告诉我们，因为我们为他们取了名字，因为我们有正式结婚的习惯，同时也因为我们有档案和良好的记忆力。很多社会人类学家对于他们所研究的社会里的“亲缘关系”感到关切。他所指的不是遗传

学上的真正的亲缘关系，而是主观上的、教养上的亲属概念。人类的风俗和部落的仪式通常都很强调亲缘关系；尊重祖先的习惯流传很广，家族的义务和忠诚在人类生活中占有主导地位。根据汉密尔顿的遗传学说，我们很容易解释氏族之间的仇杀和家族之间的争斗。人类乱伦的禁忌表明，人类具有深刻的亲缘关系意识，尽管乱伦禁忌在遗传上的好处与利他主义无关，它大概与近亲繁殖能产生隐性基因的有害影响有关（出于某种原因，很多人类学家喜欢这个解释）。⁷

野兽怎么能够“知道”谁是它们的亲属呢？换言之，它们遵循什么样的行为准则以便间接地获得有关亲缘关系的知识呢？提出“对亲属友好”这条准则，意味着以未经证明的假定作为论据，因为事实上如何辨认亲属这个问题尚未解决。野兽必须从它们的基因那里取得一条简明的行动准则，这条准则不牵涉到对行动的终极目标的全面认识，但它却是切实可行的，至少在一般条件下是如此。我们人类对准则是不会感到陌生的，准则具有的约束力是如此之大，以致如果我们目光短浅的话，我们就盲目服从这些准则，即使我们清楚地看到它们对我们或其他任何人都无好处。

如果动物倾向于对外貌和它们相像的生物个体表现出利他行为，它们就可能间接地为其它亲属做一点好事。当然这在很大程度上要取决于有关物种的具体情况。不管怎样，这样一条准则会导致仅仅是统计学上的“正确的”决定。如果外界条件发生变化，譬如说，如果一个物种开始在一个大得多的类群中生活，这样的准则就可能导致错误的决定。可以想象，人们有可能把种族偏见理解为是对亲属选择倾向不合理地推而广之的结果：即把外貌和自己相像的生物个体视为自己人并歧视外貌和自己不同的个体的倾向。

在一个动物成员很少迁居或仅在小群体中迁居的物种中，你偶然遇到的任何一个生物个体很可能是你的相当接近的近亲。在这样的情况下，“对你所遇见的这个物种的任何成员，一律以礼相待”。这条准则可能具有积极的生存价值的，因为凡是能够使其生物个体倾向于遵循这条准则的基因，可能会在基因库中兴旺起来。经常有人提到猴群和鲸群中的利他行为，道理即在于此。鲸鱼和海豚如果呼吸不到空气是要被淹死的。幼鲸以及受伤的鲸鱼有时无力游上水面，为了援救它们，鲸群中的一些同伴就会把它们驮出水面。有人曾经目睹过这种感人的情景。鲸鱼是否有办法识别它们的近亲，我们无从知道，这也许无关紧要，情况可能是，鲸群中随便哪一条都可能是你的近亲。由于总的概率是如此之大，使利他行为成为一种合算的行为。顺便提一下，曾经发生过这样一件事：一条野生海豚把一个在游泳时的快要淹死的人救了起来，这个传闻据说非常可靠。这种情况，我们可以看做是海豚错误地运用了援救快要淹死的成员的准则，可能是这样的：“挣扎在接近水面处一条长长的快要窒息的东西。”

据说，成年狒狒为了保护它的伙伴免受豹子等食肉动物的袭击而甘冒生命的危险。一般说来，一只成年的雄狒狒大概有相当多的基因储存在其他狒狒体内。一个基因如果这样“说”：“喂，如果你碰巧是一个成年的雄狒狒，你就得保卫群体，打退豹子的进攻”，它在基因库中会兴旺起来。许多人喜欢引用这个例子。但在这里，我认为有必要补充一句，至少有一个深受人们尊敬的权威人士所提供的事实同上述例子完全相反。据她说，一旦豹子出现，成年雄狒狒总是第一个逃之夭夭。

有一窝小鸡雏喜欢跟着母鸡在鸡群中觅食。它们的叫声主要分两种：除了我们前面提到过的那种尖锐的吱吱声外，它们

在啄食时还会发出一种悦耳的噉噉声。吱吱声可以唤来母鸡的帮助，但其他雏鸡对这种吱吱声却毫无反应。另一方面，噉噉声能引起其他小鸡的注意。就是说，一只雏鸡找到食物后就会发出噉噉声把其他的雏鸡唤来分享食物。按照前面假设的例子，噉噉声就等于是“有食物”的叫声。像那个例子一样，雏鸡所表现的明显的利他行为可以很容易地在近亲选择的理论里找到答案。在自然界里，这些雏鸡都是同胞兄弟姐妹。操纵雏鸡在发现食物时发出噉噉声的基因会扩散开来，只要这只雏鸡由于发出叫声后承担的风险少于其他雏鸡所得净收益的一半就行了。由于这种净收益由整个鸡群所共享，而鸡群的成员在一般情况下不会少于两只，不难想见，其中一只在发现食物时发出叫声总是合算的。当然，在家里或农场里，养鸡的人可以让一只母鸡孵其他母鸡的蛋，甚至火鸡蛋和鸭蛋。这时，这条准则就不灵了。母鸡和它的雏鸡们都是不可能发觉其中奥秘的。它们的行为是在自然界的正常条件影响下形成的，在自然界里，陌生的生物个体通常是不会出现在你的窝里的。

不过，在神奇的自然界里，这种错误有时也会发生。在那些群居的物种中，一只父母双亡的幼兽可能被一只陌生的雌兽收养，这只雌兽很可能是一只失去孩子的母兽。猴子研究家们往往把收养小猴子的母猴称为“阿姨”。在大多数情况下，我们无法证明它真的是小猴子的阿姨或其他家属。如果猴子研究家们有一定基本常识的话，他们就不会乱用像阿姨之类的重要称呼。收养幼兽的行为尽管让人感动，但是，在大多数情况下，我们或许应该把这种行为视为一条固有准则的失灵。这是因为这只慷慨收养孤儿的母兽并不给自己的基因带来任何好处。它在浪费时间和精力，而这些时间和精力本来是可以花在它自己的亲属

身上,尤其是它自己未来的儿女身上。这种错误大概是比较罕见的,因此自然选择也认为不必“操心”去修订一下这条准则,使母性具有更大的选择能力。再说,这种收养行为在大多数情况下并不常见,孤儿往往因得不到照顾而死去。

有一个关于这种错误的极端的例子,也许你可能认为与其他把它视为违反常情的例子,倒不如把它视为否定自私基因理论的证据。有人看见过一只失去孩子的母猴偷走另外一只母猴的孩子,它不但浪费自己的时间,还使一只与之竞争的母猴得以卸掉抚养孩子的重担,从而能更快地生育另一只小猴子。我认为,这个极端的例子值得我们彻底探究。我们需要知道这样的情况具有多大的普遍性,被收养小猴的亲生母亲的态度怎样——它们的孩子竟会被收养毕竟对它有好处;母猴是不是故意欺蒙经验不多的年轻雌猴,使它更乐于抚养它们的孩子?(也有人认为收养或诱拐小猴子的雌猴可以从中获得可贵的抚养小孩的经验。)

另外一个蓄意背离母性的例子,是由布谷鸟及其他“寄生鸟”——在其他鸟窝生蛋的鸟——提供的。布谷鸟利用鸟类亲代本能地遵守的一条准则:“对在你窝里的任何小鸟以礼相待。”不要说布谷鸟,这条准则在一般情况下是能够产生预期效果的,即把利他行为的受益者局限在近亲的范围之内;这是因为每个鸟窝事实上都是孤立的,彼此之间总有一段距离,在你自己窝里的几乎可以肯定是你生育的小鸟。成年的鲭鱼鸥不会识别自己所生的蛋,它会愉快地伏在其他海鸥的蛋上,有些做试验的人甚至以粗糙的土制假蛋代替真蛋,它也分辨不出,照样坐在上面。在自然界,蛋的识别对海鸥而言并不重要,因为蛋不会滚到几码以外的邻居的鸟窝附近。不过,海鸥还是识别得出它所孵的小海鸥。和蛋不一样,小海鸥会外出蹒跚,弄

得不好，可能会走到大海鸥的窝附近，常常因此断送了性命。这种情况在第一章里已经述及。

另一方面，海鸬能够根据蛋上小斑点的式样识别自己的蛋。在孵卵时，它们对其他鸟类的蛋绝不肯一视同仁。大概这是由于它们筑巢于平坦的岩石之上，滚动的蛋有混在一起的危险。有人可能要问，它们孵蛋时为什么要区别对待呢？如果每一只鸟都不计较这是谁家的蛋，只要有蛋就孵，结果还不是一样吗？这其实就是群体选择论者的论点。试设想一下，如果一个把照管小鸟作为集体事业的集团得到发展，结果会怎样呢？海鸬平均每次孵一卵，这意味着一个集体照管小鸟的集团如果要顺利发展，每一只成年的海鸬都必须平均孵一只蛋。假使其中一只弄虚作假，不肯孵它那只蛋，它可以把原来花在孵蛋上的时间用于生更多的蛋。这种办法的好处在于，其他比较倾向于利他行为的海鸬自然会代它照管它的蛋。利他行为者会忠实地继续遵循这条准则：“如果在你的鸟窝附近发现其他鸟蛋，把它拖回来并坐在上面。”这样，那些欺骗基因得以在种群中兴旺起来，而那些助人为乐的小鸟的集团最终将要解体。

有人会说：“如果是这样的话，诚实的鸟可以采取报复行动，拒绝这种敲诈行为，坚决每次只孵一蛋，绝不通融。这样做应该足以挫败骗子的阴谋，因为它们可以看到自己的蛋依然在岩石上，其他的鸟都不肯代劳孵化。它们很快就会接受教训，以后要老实一些。”可惜的是，事情并不是这样。因为根据我们所作的假设，孵蛋的母鸟并不计较蛋是谁家生的，如果诚实的鸟把这个旨在抵制骗子的计划付诸实施的话，那些无人照管的蛋既可能是骗子的蛋，但同样也可能是它们自己的蛋。在这种情况下，骗子还是合算的，因为它们能生更多的蛋从而使更多的后代存活下来。诚实的海鸬要打败骗子的惟一办法就

是：认真区分自己的蛋和其他的鸟蛋，只孵自己的蛋。也就是说，不再做一个利他主义者，仅仅照管自己的利益。

用史密斯的话说，动物利他性收养“策略”并不是一种生物进化上的稳定策略。这种策略不稳定，是因为它比不上那种自私策略。这种自私策略就是生下比其他鸟来得多的蛋，然后拒绝孵化它们。但这种自私的策略本身也是不稳定的，因为它所利用的利他策略是不稳定的，因而最终必将消失。对一只海鸠来说，惟一具有生物进化意义的稳定策略是识别自己的蛋，只孵自己的蛋。事实正是这样。

那些经常受到布谷鸟的寄生行为侵害的鸟类做出了反击。它们不是学会了从外形上识别自己的蛋，而是本能地照顾那些带有其物种特殊斑纹的蛋，由于它们不会受到同一物种其他成员的寄生行为侵害，因此这种行为是非常有效的。⁸但是，布谷鸟反过来也采取了报复措施，它们所生的蛋在色泽上、体积上和斑纹各方面都越来越和寄生物种的蛋相像。这是一个欺诈行为的例子，这种行径经常取得成效。布谷鸟蛋形式进化上的竞争导致了鸟类拟态的完美无缺。我们可以假定，这些布谷鸟的蛋和小布谷鸟当中肯定会有一部分被“识破”，而未被识破的那部分毕竟能存活并生下第二代的布谷鸟蛋。因此，那些操纵更有效的欺诈行为的基因在布谷鸟的基因库中兴旺起来。同样，敏锐的、怀疑的目光就得以传给下一代。这是个很好的例子，它说明自然选择促进了针对这种蒙蔽行为的识别力。

现在，我们回过头来对两种估计进行一下比较：第一种是一只动物对自己与群体其他成员之间的亲缘关系的“估算”。第二种是一位从事实地研究的博物学家对这种亲缘关系的估计。伯特伦（B. Bertram）在非洲瑟伦盖惕国家公园里研究狮子生态行为许多年。通过以他在狮子生殖习惯方面的知识为基

础，他对一个典型狮群中每一个体之间的平均亲缘关系进行了估计。他是根据如下的事实进行估计的：一个典型的狮群由七只成年母狮和两只成年雄狮组成。母狮是狮群中比较稳定的成员，母狮中约有一半同时产仔并共同抚育出生的幼狮。因此，很难分清哪一只幼狮是哪一只母狮生的。一窝幼狮通常有三只，狮群中的成年雄狮平均分担做父亲的义务。年轻的母狮留在狮群中，代替死去的或出走的老母狮。年轻的雄狮一到青春期的就被逐出狮群转到另外一个狮群，不大可能再回老家。

以这些事实以及其他假设为依据，你可以看到我们有可能算出一个典型狮群中两个个体之间的亲缘关系的平均指数。伯特伦演算的结果表明，任意挑选的一对雄狮的亲缘关系指数是0.22，一对母狮是0.15。换句话说，属于同一狮群的雄狮平均比异父或异母兄弟的关系稍为疏远一些，母狮则比第一代堂姐妹接近一些。

当然，任何一对生物个体都可能是同胞兄弟，伯特伦不知道这一点，狮子自己大概也不会知道。另一方面，伯特伦估计的平均指数，在某种意义上说，狮子是有办法知道的。如果这些指数对一个普通的狮群来说真的具有代表性，那么，任何基因如能使雄狮自然倾向于以近乎对待其异父或异母兄弟的友好方式对待其他雄狮，它就具有积极的生存价值。任何做得过分的基因，即以更适合于对待其同胞兄弟那样的友好方式对待其他雄狮的话，在一般情况下是要吃亏的，正如那些不够友好的，把其他雄狮当做第二代堂兄弟那样对待的雄狮到头来也要吃亏一样。如果狮子确实像伯特伦所讲的那样生活，而且——这一点也同样重要——它们世世代代一直是这样生活的，那么，我们可以认为，自然选择将有利于适应典型狮群的平均亲缘关系那种水平的利他行为。⁹上面讲过，动物对亲缘关系的估

计和内行的博物学家的估计到头来是差不多的。

因此，我们可以得出这样的结论：就利他行为的进化而言，“真正的”亲缘关系的重要性可能还不如动物对亲缘关系作出的“估算”能力。人们懂得这个事实，就懂得了在自然界中，为什么父母之爱比兄弟/姐妹之间的利他行为普遍得多而且真诚得多，也就懂得了为什么对动物而言其自身利益甚至比几个兄弟更为重要。简单地说，我们认为，除了亲缘关系指数以外，我们还要考虑“肯定性”的指数。父母/子女的关系在遗传学的意义上说，并不比兄弟/姐妹的关系更显得密切，但它的肯定性却大得多。在一般情况下，人们要肯定谁是你的兄弟，就不如肯定谁是你的子女那么容易。你自己是谁，那就更容易肯定了。

我们已经谈论过作弊的海鸥，在以后的几章里，我们将要谈到作弊者、骗子和剥削者。在这个世界上，许多生物个体为了自身的利益总是伺机利用其他生物个体的近亲选择的利他行为，因此，一个生存机器必须考虑谁可以信赖，谁确实是可靠的。如果 B 确实是我的小弟弟，我照顾它时付出的代价，就应该相当于我照顾自己时付出的代价的一半，或者相当于照顾我自己孩子时付出的代价。但是，我能像了解我的儿子是谁那样肯定它是我的小弟弟吗？我怎样知道它是我的小弟弟呢？

如果 C 是我的同卵双胞胎，那么，我照顾它时付出的代价，应该相当于我照顾自己的任何一个儿女的两倍。¹⁰事实上，我该把它的生命看做和我自己的生命一样重要。但是，我能肯定它就一定是我的双胞胎吗？当然，它的确是有点像我，然而，那很可能是我们碰巧共同拥有同样的容貌基因。不，我可不愿为他赴汤蹈火，因为它的基因有可能完全和我的相同，我却肯定知道我体内的基因全都是我的。因此，对我来说，我比

它重要。我是自己体内任何一个基因所能肯定的惟一的一个生物个体。再说，在理论上，一个操纵生物个体自私行为的基因可以由一个操纵个体利他行为，援救至少一个同卵孪生兄弟或两个儿女或兄弟或至少四个孙子孙女等的等位基因所代替，但操纵个体自私行为的基因具有一个巨大的优越条件，那就是识别生物个体的肯定性。与其比较的是以亲属为对象的利他基因，却可能搞错对象，这种错误可能纯粹是偶然的，也可能是由骗子或寄生者蓄意制造的。因此，我们必须把自然界中的生物个体自私行为视为是不足为奇的，这些自私行为不能单纯用遗传学上的亲缘关系来解释。

在许多物种中，做母亲的比做父亲的更能够识别谁是它们的后代。动物母亲生产下可以鉴别的蛋或胎生出孩子。它有很多的机会确认自己的基因传给了谁。可怜的爸爸受骗上当的机会就大得多。因此可以预料，父亲不像母亲那样乐于抚养下一代。在第九章《性别战争》中，我们将会看到造成这种情况的还有其它一些原因。同样，外祖母比祖母更能识别谁是它的外孙或外孙女，因此，外祖母对外孙子女表现更多的利他行为是合乎情理的。因为它能识别它的女儿的儿女。外祖父识别其外孙子女的能力相当于祖母，因为两者都是只对其中一代有把握而对另一代没有把握。同样，舅舅对外甥或外甥女的利益应比叔父或伯父更感关切。在一般情况下，舅舅应该和舅母一样表现出同样程度的利他行为。确实，在婚姻普遍存在不贞行为的社会里，舅舅应该比“父亲”表现出更多的利他行为，因为它有更大理由信赖与这个孩子的亲缘关系。它知道孩子的母亲至少是它的异父或异母姐妹。“合法的”父亲却不明真相。我们不知道是否存在任何证据，足以证明这里提出的种种臆测。我们希望，这些臆测可以引起其他人的注意，其他的人可以提供

或致力于搜集这方面的证据。特别是，社会人类学家或许能够发表一些有趣的议论吧。¹¹

现在回过头来再谈谈父母的利他行为比兄弟之间的利他行为更普遍这个事实。看来我们从“识别问题”的角度来解释这种现象的确是合理的，但对存于父母/子女关系本身的根本的不对称性却无法解释。父母爱护子女的程度超过子女爱护父母的程度，尽管双方的遗传关系是对称的，而亲缘关系的肯定性对双方来说也是一样的。一个原因是父母年龄较大，生活能力较强，事实上处于为其下一代提供帮助的更有利的地位。一个婴孩即使愿意饲养其父母，事实上也没有条件这样做。

在父母/子女关系中还存在着另一种不对称性，这种不对称性并不适用于兄弟/姐妹的关系，那就是子女永远比父母年轻。这种情况常常意味着子女的寿命较长。正如我们在前面曾经强调指出的那样，预期寿命是个重要的变量。在各种环境里，一只动物在“决定”是否需要表现出利他行为时，在考虑自己利益得失时应考虑这个变量。在儿童的平均预期寿命比父母长的物种里，任何操纵儿童利他行为的基因会处于不利地位，因为这些基因所操纵的利他性自我牺牲行为的受益者都是比利他主义者自己的年龄大的人。在另一方面，就方程式中平均寿命这一项而言，操纵父母利他行为的基因则处于相对的有利地位。

我们有时听到人们的这种说法：近亲选择作为一种理论是证据充分的，但在实际生活中，这样的例子却不多见。坚持这种批评意见的人大概是对何谓近亲选择一无所知。事实上，诸如保护儿童、父母之爱以及有关的身体组织器官、分泌乳汁的腺体、袋鼠的袋子等等，都是自然界奉行近亲选择这条原则在发挥作用的例子。批评家们当然十分清楚父母之爱是普遍存在的现

象,但他们不懂得父母之爱和兄弟/姐妹之间的利他行为,同样是近亲选择的例子。当他们说他们需要例证的时候,他们所要的不是父母之爱的例证,而是另外的例证。应该承认,这样的例子是父母之爱的例证,而不是另外的例证。也应该承认,这样的例子是不那么普遍的。我也曾提出过发生这种情况的原因。我本来可以把话题转到兄弟/姐妹之间的利他行为上——事实上这种例子并不少。但我不想这样做。因为这可能加深一个错误的概念(我们在上面已经看到,这是威尔逊赞成的概念)——即近亲选择具体地是指父母/子女关系以外的亲缘关系。

人们所以形成这个错误概念是有历史的根源的。父母之爱有利于进化是十分明显的。事实上,我们不必等待汉密尔顿指出这一点。从达尔文时代开始,人们就开始理解这一道理了。当汉密尔顿证明其他的亲缘关系也具有同样的遗传学上的意义时,他当然要把研究重点放在这些其他的关系上。特别是他以蚂蚁、蜜蜂之类的群居昆虫为例,进行了比较深入的研究。在这些昆虫里,姐妹之间的关系特别重要,我们以后还要谈到这个问题。我甚至听到有些人说,汉密尔顿的学说仅仅适用于昆虫!

如果有人不愿承认父母照顾子女之爱,是近亲选择行为的一个活生生的例子,那就应该让他自己建构一个完善的自然选择学说,看一看这个学说能否在承认存在父母的利他行为的同时,又能解释旁系亲属之间不存在的利他行为。我们认为,他是注定要失败的。

第七章 家庭规划

有些人主张，应该将父母的关怀同其他类型近亲选择的利他行为区别开来，这种主张的道理是不难理解的。父母的养育似乎是生物繁殖的不可或缺的组成部分，然而诸如对待甥侄们的利他行为却不是这样的。我们认为，这里确实隐含着一种重要的差别，不过人们把这种差别给弄错了。他们将繁殖和父母的关怀归在一起，而把其他种类的利他行为另外归在一起。我们希望将这些分为两类：一类为生育新的个体的利他，另一类为抚养现存的个体的利他。我们把这两种活动分别简称为生孩子和养孩子。生物的个体生存机器必须做两类完全不同的决定，即抚养决定和生育决定。用“决定”这个词是指无意识的策略上的行动。抚养决定是这样一种形式的决定：“有一个幼儿；它同我在亲缘关系上的接近程度如此这般；如果我不喂养它，它死亡的机会将如何如何；我要不要喂养它？”另一方面，生育决定是这样的：“我要不要采取一切必要的步骤以便生育一个新的个体？我要不要繁殖？”在一定程度上，抚养和生育必然为占用某个生物个体的时间和其他资源而相互竞争：这个生物个体可能不得不做出这样的选择：“我抚养这个孩子好呢，

还是新生一个孩子好呢？”

根据物种的生态细则，各种抚养和生育的混合策略，在生物进化上都是能够稳定的。单纯的抚养策略在进化上是不可能稳定的。如果所有的生物个体都以全副精力去抚养现有的幼儿，不再生一个新的个体，这样的种群很快就会受到精于生育的突变个体的入侵。抚养只有作为混合策略的一部分，才能取得进化上的稳定——至少需要进行某种数量的生育活动。

我们所非常熟悉的物种：哺乳动物和鸟类，往往都是抚养的能手。随着所作出的生育幼儿决定之后的通常是抚养它的决定。因为生育与抚养两种活动实际上时常相继发生，因此人们常把这两件事情混为一谈。但是，从自私基因的观点看来，所抚养的婴儿是兄弟或者是儿子，原则上是没有区别的。这一点我们在上面已提到过。两个婴儿同你的亲缘关系，其亲疏程度是相等的。如果你必须在两个需要喂养的幼儿之间作出选择的话，没有任何遗传上的理由非要你选择自己的儿子不可。另一方面，根据定义，你不可能生育一个弟弟。你只能够在其他人生出之后抚养他。关于个体生存机器对其他已经存在的个体要不要采取利他性行为，怎样才能做出理想的决定，我们在前面一章中已有论述。我们在本章要探讨一下，个体生存机器对于要不要生育新的个体应如何做出决定。

在第一章中，我们提到过关于“群体选择”问题的争论。激烈的争论主要是围绕这样一个问题进行，那就是由于瓦恩—爱德华兹根据“种群调节”（Population regulation）理论提出其群体选择的观点，他是这种群体选择论的主要鼓吹者¹。他认为，动物个体为了群体的整体利益，有意降低其出生率。

这是一个非常具有吸引力的假设，因为它十分符合人类个体应该做出的行动。人类的孩子太多了。人口的多少取决于四

种情况：出生，死亡，入境移民和出境移民。如果我们把世界人口作为一个整体，那就无所谓入境移民和出境移民，只有出生和死亡。只要每一对夫妻平均有两个以上的小孩存活下来并进行繁殖，以后新生婴儿的数目就会以持续的加速度直线上升。每一代的人口不是按固定数量上升，而是在不断增长的人口所已达到的基础上按一个固定比率递增。由于人口本身也在增大，因此人口的递增量也越来越大。如果让这样的增长速度继续下去而不加以制止的话，人口的增加会达到天文数字，速度之快令人惊讶。

人口的增长不但取决于人们有多少个小孩，而且也取决于何时生小孩，甚至关心人口问题的人，有时也没有认识到这一点。因为每代人口往往按某种比率增长，因此，如果你把一代和一代之间的间距拉长，人口每年的增长率就低些。我们完全可以把写在横幅上的口号“只生两个”改为“以 30 岁为起点”！但无论如何，人口加速度地增长会招致严重的问题。

我们大家也许都看到过这些计算出来的触目惊心的数字的例子，这些数字能够清楚地说明问题。例如，目前拉丁美洲人口大约有 3 亿，其中尚且有许多人营养不良。如果世界人口仍按目前的速度继续增长，用不了 500 年时间，人口增长的结果就会出现这样一种悲惨的情况：人们站着挤在一起，可以形成一条遮盖整个大陆全部地区的由人体构成的地毯。即使我们假定他们都是瘦骨嶙峋，这肯定是一个真实的假定，情况必然如此。从现在算起，1 000 年之后，他们相互立在别人的肩膀上，其高度要超出 100 万人。待到 2 000 年以后，这座由人堆起的山将会以光的速度向上伸展，一直达到已知宇宙的边缘。

无疑，你可能已经注意到，这是一个根据假设计算出来的数字！事实上，由于某些非常实际的原因，这种情况绝对不会

发生。因为会有饥荒、瘟疫和战争；或者，如果我们幸运的话，还有计划生育，这些就是它不会发生的一些主要原因。我们即使乞灵于农业科学的进展——“绿色革命”之类的东西，也是无济于事的。粮食的生产增加可以暂时使问题缓和一下，但是按照数学上的计算，肯定不可能成为长远之计；实际上，如同已使人口危机加剧的医药学技术上的进步一样，粮食增产很可能由于加快人口膨胀的速度，而使这一问题更加恶化。如果不用火箭以每秒运载几百万人的速度向空间大规模移民，不加控制的出生率必然导致死亡率的可怕上升，这是一个简单的逻辑事实。那些禁止其追随者使用有效避孕方法的领导人竟然连这样一个简单的事实也不理解，实属令人难以置信。他们表示宁愿采用“自然的”方法限制人口，他们将要得到的也正是这种自然的方法：饥饿。

但是，这种出自从长远观点而计算得出的结果所引起的不安，当然是我们对整个物种未来福利的关心的结果。人类（其中有些人）具有有意识的预见能力，能够预见到人口过剩所带来的灾难性后果。生存机器一般为自私的基因所操纵，完全可以肯定，自私的基因是不能够预见未来的，也不可能把整个物种的未来福利放在心上，这就是本书的基本假定。然而，瓦恩—爱德华兹也正是在这一点上同正统的生物进化理论家们分道扬镳的。他认为，生物界存在着真正的利他性生育控制行为的形成方式和过程。

人们对大部分事实的认识是一致的，不存在分歧，但是，在瓦恩—爱德华兹的著作中，或在阿德雷普及瓦恩—爱德华兹的观点的文章中，这一点却没有得到任何的强调。一个明显的事实是，野生动物的数目并不以天文数字的速度增长，本来它们在理论上是可以达到这种速度的。有时野生动物的数目相当

稳定，出生率和死亡率大体相抵。在许多情况下，它们的数目波动很大，旅鼠（Lemmings）就是一个很好的例子，它们时而大量激增，时而濒于灭绝。有时波动的结果是造成整个种群的彻底灭绝，至少在局部地区是如此。加拿大的山猫也是如此，其数目的摇摆波动似乎是有节奏的，这一点，人们从赫德森海湾公司连续几年所出售的皮毛数量就可看得出。有一点可以肯定，即野生动物的数目是不会无限制地持续增长的。

野生动物几乎永远不会因衰老而死亡，不等到它们衰老，饥饿、疾病，或者捕食者都可以使它们丧生。直到不久以前，人类的情况也是如此的。大部分动物在幼年时期就死亡，还有许多动物尚在卵子阶段就结束了生命。饥饿以及其他的死亡因素是野生动物不可能无限制增长的根本原因，正如我们现在所看到的人类人口增长的情况，我们人类没有什么理由一定要弄到那步田地。瓦恩—爱德华兹认为，只要动物能调节其出生率，就永远不会发生饥饿，动物也正是这样做的。在这点上，人们存在的分歧可能并没有像你在读他的书时所想象的那样大。拥护自私基因理论的人会欣然同意，动物的确是在调节自己的出生率的。任何具体物种的每窝孵卵数或每胎所生数都是相当固定的，任何动物都不会是无限制地生育后代的。分歧不在于出生率是否得到调节，而在于怎样得到调节？计划生育是通过什么样的自然选择过程形成的呢？概括地说，分歧在于，动物的控制生育是否是利他性的，为了群体的整体利益而控制生育；还是自私性的，为了进行繁殖的个体的利益而控制生育。下面将对这两种理论逐一进行论述和分析。

瓦恩—爱德华兹认为，生物个体为了群体的整体利益而限制自己生育小孩的数量。他承认，正常的自然选择不大可能使这种利他主义行为得到进化，对于低于平均数的生殖率的自然

选择，在表面上看来，是一种自相矛盾的说法。因此，像我们在第一章所见到的那样，他乞灵于群体选择的理论。根据他的说法，凡是生物个体成员能够约束自己出生率的群体，比生物个体成员繁殖迅速以致危及食物供应的群体的灭绝的可能性要小些。因此，世界就会为能约束自己出生率的生物的群体所占据。瓦恩—爱德华兹所说的自我约束行为大体上就相当于生育控制，他讲得更加具体，事实上他提出了一个极为重要的概念，认为整个社会生活就是一种人口调节的机制。例如，许多动物物种的群居生活具有两个主要的特征，即地域性 (territoriality) 和统治阶级集团 (dominance hierarchies)，我们在第五章已提到过。

显然，许多动物把很多时间和精力花在“保卫”工作上，它们致力于“保卫”博物学家称之为地盘的一块地域。这种现象在动物界十分普遍，不但鸟类、哺乳动物和鱼类有这种现象，而且昆虫类，甚至海葵也是如此。这块地盘可能是森林间的一大片地方，它主要是进行繁殖的一对动物觅食的天然场地，如知更鸟就是这样。或者，如鲱鸥 (herring gulls)，这样的地盘可能是一小块没有食物的地方，但是地的中间却有一个窝。瓦恩—爱德华兹认为，为争夺地盘进行搏斗的动物是为了争夺象征性的目的物，而不是为了像一点食物这样的实物。在许多情况下，雌性动物因雄性动物不拥有一块地盘，而拒绝同其交配。有时，雌性动物由于其配偶被击败，地盘被占领，而很快就委身于胜利者，这种情况的确时常会发生。甚至在明显是忠诚的一夫一妻的物种中，雌性动物许配的可能是雄性动物的地盘，而不是雄性动物本身。

如果生物种群的成员过多，有些生物个体得不到地盘，它们就不能进行繁殖。因此，按照瓦恩—爱德华兹的观点，赢得

一块地盘就像是赢得了一张繁殖许可证。由于能够得到的地盘数量有限，就好像颁发的繁殖许可证有限一样。生物个体可能为取得这些许可证而进行搏斗，但整个种群所能生育的幼儿总数受到所能得到的地盘的数量限制。有时，一些生物个体初看上去好像表现出自我约束力，例如红松鸡就是如此，因为那些不能赢得地盘的个体不仅不繁殖，而且似乎放弃斗争，不想再去赢得地盘。它们好像都接受这样的比赛规则，要是竞争季节结束时，你还没有得到一张进行生育的正式许可证，你就要自觉地克制生育，在繁殖季节期间不去惊扰那些幸运的生物个体，以便让它们能够为物种传宗接代。

瓦恩—爱德华兹也是以类似的方式阐明统治阶级集团形成的过程。在许多动物群体中，尤其是豢养的动物，有时也包括野生动物，生物个体能够记住对方的特征，而且它们也知道在搏斗中它们能够击败谁，以及通常谁能够打败它们。我们在第五章中曾讲到，它们“知道”哪些生物个体大概能击败它们，因此遇到这些生物个体时往往不战而表示降服。结果，博物学家就能够把统治阶级集团或“啄食次序”（peck order）（因其当初用以描绘母鸡的情况而得名）——在这种等级分明的社会里，每一生物个体都清楚自己的地位，因此没有超越自己身份的想法——形象地描绘出来。当然，有时也发生真正的全力以赴的搏斗，而且有时有些生物个体能够赢得升级，取得超过其顶头上司的地位。正如我们在第五章中所讲的那样，总的说来，等级低的生物个体自动让步的后果是，真正持久的搏斗很少发生，重伤情况也很少见。

许多以某种模糊的群体选择观点来看问题的人，认为这是一件“好事”。瓦恩—爱德华兹的解释就更加大胆。比起等级低的生物个体，等级高的生物个体有更多的机会去繁殖，这种

情况不是由于它们为雌性个体所偏爱，就是因为它们以暴力阻止等级低的雄性个体接近雌性个体。瓦恩—爱德华兹认为社会地位高是表示有权繁殖的另一种证明。因此，生物个体为社会地位而奋斗，而不是直接去争夺雌性个体，如果最终取得的社会等级不高，它们就接受它们无权生育这个事实。凡直接涉及雌性个体时，它们总是自我克制，但这些生物个体能不时地试图赢得较高的社会地位，因此可以说是间接地争夺雌性个体。但和涉及地盘的行为一样，“自觉接受”这条规定，即只有地位高的雄性个体才能生育。根据瓦恩—爱德华兹的观点，其结果是，生物种群的成员数字不会增长太快。生物种群不会先是生育了过多的后代，然后在吃过苦头以后才发现这样做是错误的。它们鼓励正式的竞赛，让其成员去争夺地位和地盘，以此作为限制生物种群规模的手段，以便把生物种群的规模保持在略低于饥饿本身实际造成死亡的水平之下。

炫耀性行为 (epideictic behaviour) 也许是瓦恩—爱德华兹的一个最令人惊讶的观点，炫耀性这个词是他自己杜撰的。许多动物的群居生活占据了它们的很多时间，它们集结成群，在陆地、空中或水里活动。自然选择为什么会有利于这种集体生活，人们对此提出了各种理由，而这些理由或多或少都属于常识范围。我们在第十章会谈到其中的一些。瓦恩—爱德华兹的观点却迥然不同。他认为大批的八哥鸟在晚间集聚，或大群的蚊虫在门柱周围飞舞时，它们是在对自己的种群进行“人口”普查。因为他提出的观点是，生物个体为了群体的整体利益而约束自己的出生率，即当动物个体的密度高时就少生育一些，所以它们理所当然地应该有某种方法去估计动物个体的密度。恒温器需要有温度计作为其机械装置的一个组成部分，上述的情况也正是如此。在瓦恩—爱德华兹看来，炫耀性行为就是经

过周密安排的群体聚集，以便于对动物的数量作出估计。他并不认为动物对其自身数量的估计是一种有意识的行为，但他认为这是一种把个体对于其种群的个体密度的直觉同它们的繁殖系统联系起来的神经或内分泌的自动机制。

我们对介绍瓦恩—爱德华兹的理论，尽管只有三言两语，但却尽力做到公正。如果我们做到了这一点，现在你应该感到心悦诚服，这一理论表面看来至少是言之成理的。你以犹疑的口吻说，尽管瓦恩—爱德华兹的理论听起来好像很有道理，它的根据最好再充分一些，否则……。你所持的这种怀疑态度，是阅读了本书前面几章的结果。遗憾的是，根据并不充分。构成这一理论的大量例子，既能够用他的方式去解释，但也完全可以以更加正统的“自私的基因”规律加以阐明。

虽然，拉克（David Lack）从未用过“自私的基因”这一名称，他却是动物计划生育的自私基因理论的主要创始人，是一位伟大的生态学家。他对野生鸟类每窝孵卵的数量曾进行过专门研究，他的学说和结论具有普遍适用的价值。每一种鸟往往都有典型的每窝孵卵数。例如，塘鹅和海鸠每次孵 1 只卵，东亚雨燕每次孵 3 只，而大山雀每次孵 6 只或更多。每次孵卵数并非一成不变，有些东亚雨燕每次只生两只蛋，大山雀也可能生 12 只。我们有理由设想，雌鸟下蛋孵卵的数目，像其他特性一样，至少是部分受遗传的控制。这就是说，可能存在使母鸟下 2 个蛋的基因，下 3 只的与之竞争的等位基因，还有下 4 只的等位基因，等等。尽管实际情况可能并不如此简单。现在，自私基因的理论要求我们去探究，这些基因中究竟哪一种会在基因库中越来越多。表面看上去，使母鸟下 4 只蛋的基因毫无疑问会胜过下 3 只或 2 只的基因。然而稍加思索就会发现，“越多越好”的论点绝非事实。类推的结果是，5 只比 4

只好，10只更加好，100只还要好，数量无限最好。换句话说，这样类推，逻辑上就要陷入荒谬。显然，大量生蛋不仅有所得，也有所失。增加生育必然要以抚养欠佳为代价。

拉克的基本论点是，任何一定的物种在任何一定的环境条件下，每窝肯定都有最适度的孵卵数。他同瓦恩—爱德华兹的分歧就在于他如何回答这个问题：“从谁的观点来说是最适度的？”瓦恩—爱德华兹认为，这种重要的最适度也就是对群体作为一个整体的最适度，也就是一切个体应该力图实现的最适度。拉克却认为，每一自私个体对每窝孵卵数的抉择以其能最大限度地抚养的数量为准。如果东亚雨燕每窝最适度的孵卵数是3只的话，照拉克的观点来看，意思就是，凡是试图生育4个子女的个体，较之更加谨慎、只试图生育3个子女的竞争对手，结果子女可能反而更少。这种情况很明显是由于4个幼儿平均得到的食物太少，以致很少能够活到成年。最初对4只蛋的卵黄配给，以及幼儿孵化后食物的配给，都同样是造成这种情况的原因。因此，拉克认为，生物个体调节每窝的孵卵数，绝非出自利他性的动机。它们不会为了避免过多地消耗群体的资源而实行节制生育。它们节制生育是为了最大限度地增加它们现有子女的存活数，它们的目标同我们提倡节制生育的本来目标恰好背道而驰。

养育雏鸟是一件代价高昂的事情。母鸟孵蛋的过程中必须投入大量的食物和精力。为了保护所产的蛋，它要付出大量的劳动用于筑巢，这也可能是在其配偶的协助下完成的。母鸟要花几个星期的工夫耐心地去孵化这些蛋。雏鸟出壳后，母鸟就要累死累活地为它们弄食物，几乎得不到喘息的时间。我们已经知道，大山雀母鸟在白天平均每30秒钟就要往鸟巢衔一次食物。哺乳动物，如我们人类本身，进行的方式稍有不同，但

是，繁殖作为一件代价高昂的事情——对母亲来说尤其如此——其基本概念是相同的。显然，如果母亲将有限的食物和精力资源分给太多的子女，结果育养的子女反而更少，倒不如一开始就谨慎一些不要贪多为好。她必须在生育和抚养之间进行合理的平衡。每个雌性个体或一对配偶所能搜集到的食物和其他资源的总量，是决定它们能够抚养多少子女的限制因素。按照拉克的理论，自然选择对每窝的最初孵卵数（每胎产仔量等）进行调节，以便最大限度地利用这些有限的资源。

生育太多子女的生物个体要受到惩罚，不是由于整个种群要走向灭绝，而是仅仅由于它们自己的子女能存活下来的越来越少。生育太多子女基因根本不会大量地传递给下一代，因为带有这种基因的幼儿极少能活到成年。

但是，今天文明人类的家庭大小，已不再受制于双亲提供的有限资源了。如果丈夫和妻子超生了。政府就会插手抚养那些多余孩子的生命和健康。

社会福利国家其实是一个非常不自然的事情。那些插手接管小孩子的政府，实际上也是人类种群中的个体，也带有与我们竞争的基因。在自然界里。双亲若拥有过多的孩子数，就不会有许多孙儿，它们的“超生”基因，也不会传播到下一代。因为自然界没有福利国家，所以没有必要在出生率上作利他的抑制，任何放纵的基因会立刻受到惩罚，含有那样基因的孩子就会挨饿。

有一段时间，我们人类因为不希望返古，让人口超载的家庭的孩子自然饿死，所以不得不摒弃自给自足的经济单位，即抛弃家庭，而以政府来代替家庭。但是，对小孩子的人权关怀也不能乱用，否则就会面临人口危机。

避孕有时被人们批评为“不自然的”，它的确是不自然的，

但是福利国家同样也是不自然的。

我们都高度地希冀全世界成为一个福利国家，但是你不能拥有一个不自然的福利国家，除非你也拥有一个不自然的生育控制方法，否则最终的结果比自然演化还要惨。福利国家也许是动物界已知最大的利他系统，但是任何利他系统都有先天的不稳定性，因为它的开放性给自私的个体以滥用的可能，而自私的个体也随时准备利用和剥削它。

拥有孩子超过自己抚养能力的人，通常被人们冠之以愚昧无知的罪名，但没有人抨击他们是蓄意违反法律的。制定出福利条款，鼓励别人多生的政府领袖和有势力的团体，在很多人看来，似乎都难逃帮凶的嫌疑。

现在，我们再回到野生动物。拉克关于每窝孵卵数的论点可以推广，用于瓦恩—爱德华兹所举的其他例子，比如占地盘的行为，统治阶级集团，等等。以他和同事们对红松鸡所进行的研究为例。这种鸟类食石南属植物，它们把石南丛生的荒原，分成一块块的地盘，这些地盘显然能为其主人提供超过实际需要量的食物。在发情期的早期，它们就开始为争地盘而搏斗，不久，失败者似乎已认输，不再进行搏斗了。它们变成了流浪者，永远得不到一块地盘，在发情期结束时，它们大部分都要饿死。只有拥有地盘的动物才能得到繁殖的机会。如果一个拥有地盘的动物被射杀，它的位置很快就会为先前的一个流浪者所填补，新生的主人就能进行繁殖。这一事实说明，不拥有地盘的动物生理上是有繁殖能力的。我们已经看到，瓦恩—爱德华兹对这种涉及占地盘的极端行为的解释是，这些流浪者“承认”自己失败，不能得到繁殖的证明书或许可证，它们也就不想再繁殖。

表面上看，用自私基因的理论似乎很难解释这个例子。这

些流浪者为什么不一而再，再而三地想法把地盘占有者撵走，直到它们筋疲力尽为止呢？看来它们这样做不会有任何损失。且慢，也许它们的确会有所失。我们已经看到，如果地盘占有者一旦死亡，流浪者就有取而代之的机会，从而也就有了繁殖的机会。如果流浪者用这样的方式承继一块地盘，比用搏斗的方式取得这块地盘的可能性还要大，那么，作为自私的个体，它宁愿等待，以期某一个体死亡，而不愿在无益的搏斗中浪费那怕是一点点精力。对瓦恩—爱德华兹来说，为了群体的福利，流浪者的任务就是充当替角，在舞台两侧等待，随时准备接替在群体繁殖舞台上死亡的地盘占有者的位置。现在我们可以看到，作为纯粹的自私个体来说，这种办法也许是它们的最佳策略。就像我们在第四章中所说的情况那样，我们可以把动物看做赌徒。对一个赌徒来说，有时最好的策略不是穷凶极恶地主动出击，而是坐等良机。

同样，凡是动物显示出逆来顺受地“接受”不繁殖地位的例子，都可以用自私基因的理论加以解释而毫无困难。总的解释形式却永远相同。生物个体的最好赌注是，暂时自我克制，期待更好的时机。海豹不去惊动那些“妻妾”占有者们的美梦，并非出自群体的利益，而是在等待时机，期待着更加适宜的时刻。即使这个时刻永远也不会到来，最终落得身无后代。在这场赌博中，动物成为赢家的可能性本来还是有的，尽管事后我们知道，对这一海豹而言，这是一场成功的赌博。在数以百万计的旅鼠潮水般地逃离旅鼠泛滥的中心地带时，它们的不是为了减少那一地区旅鼠的密度！它们是在寻求一个不太拥挤的安身之处，每个自私的旅鼠都是如此。如果它们当中哪一只可能因找不到这样一个安身之处而死去，这是一个事后才可以看到的事实。它改变不了这样一种可能性，留下不走甚至

要冒更大的风险。

有大量文献充分证明，过分拥挤有时会降低出生率。有时这种现象被认为是瓦恩—爱德华兹理论的依据。情况完全相反。这种现象不仅符合瓦恩—爱德华兹的理论，而且和自私基因的理论也完全一致。例如，在一次实验中，把老鼠放在一个露天的围场里，同时放进许多食物，让它们自由地繁殖。鼠群的数量增长到某一水平，然后就稳定下来。这种稳定原来是由于老鼠太多而使雌鼠生育能力减退，它们的幼鼠少了。这种结果时常有所报道。人们常把造成这种现象的直接原因，称为“压力”（stress）。一个名称对解释这种现象并无多大的助益。总之，不论这里的直接原因可能是什么，我们还是需要深究生物进化上根本的原因。鼠群生活在过分拥挤的环境内，为什么自然选择有利于降低自己出生率的雌鼠？

瓦恩—爱德华兹的回答清楚明了。在生物群体中，凡是雌性个体能估量自己群体的个体数量并且调节其出生率，以避免食物供应的负担过重，那么，群体选择便有利于这样的群体。在上述那次实验的条件下，碰巧绝不会出现食物缺乏的情况，我们认为老鼠不可能认识到这一点。它们的程序编制就是为了适应野外生活的，在自然条件下，过分拥挤可能就是一种将要发生饥荒的可靠的预兆。

自私基因理论又是怎样认识的呢？几乎完全相同，但有一个非常重要的差别。你可能还记得，按照拉克的理论，动物往往从其自私的观点出发繁殖最适量的幼兽。假如它们生育得太少或太多，它们最后抚养的幼兽，会比它们应该生育的最适量来得少。“最适量”在这个物种的过分拥挤的年份中可能是个较小的数目。我们都一致认为，动物的数量过剩可能预示着饥荒就要临头，那么，降低其出生率是符合它的自私利益的。凡

是那些不以这种方式并根据预兆相应行事的对手，即使它们实际生育的幼兽比较多，结果存活下来的还是比较少。因此，我们最终得出的结论几乎同瓦恩—爱德华兹的完全一致，我们却是通过一种完全不同的生物进化上的推理得出这一结论的。

甚至，自私基因的理论对于动物的“炫耀性展示” (epideictic displays) 也能够解释清楚。你应还记得，瓦恩—爱德华兹曾作过这样的假设，一些动物故意成群地聚集在一起，为所有的个体进行“人口普查”提供方便，从而相应地调节它们的出生率。没有任何证据证明，任何这样的聚集事实上是炫耀性的。假设我们可以找到了这类证据，这会不会使自私基因的理论处于窘境？丝毫也不会。

八哥鸟大批群栖在一起。人们不妨这样假定，它们在冬季数量过剩，明年春季繁殖能力就会降低；而且，八哥鸟倾听相互的鸣叫声也是导致降低生殖能力的直接原因。这种情况可以用这样的实验加以证明。给一些八哥鸟个体分别放送两种录音，一种再现八哥鸟的稠密的栖息地而鸣叫声又非常宏亮的情况，另一种再现八哥鸟不太稠密的栖息地而鸣叫声又比较小的情况。两相比较，前面一种八哥鸟的下蛋量要少些。这说明，八哥鸟的鸣叫构成一种炫耀性展示。自私基因的理论对这种现象的解释，同它关于老鼠的例子解释，是基本一致的。

而且，我们是以这样的假定为出发点的，即如果那些基因促使你生育你无法抚养的子女，这样的基因会自动受到惩罚，在基因库中的数量会越来越少。一个效率高的生蛋动物，作为自私的个体，它的任务是预见在即将来临的繁殖季节里每窝的最适量是多少。你可能还记得，我们在第四章中使用“预见”一词所具有的特殊含义。那么，母鸟又是如何预见每窝的最适量的呢？哪些变量会影响它的预见？许多物种作出的预见也可

能是固定的，年复一年地从不变化。因此，塘鹅平均每窝的最适量是一个蛋。在鱼儿特别多的年月，一个生物个体的真正最适量也许会暂时提高到两个蛋，这种可能性是存在的，如果塘鹅无法事先知道某一年是否将是一个丰收年的话，我们就不能指望雌塘鹅甘冒风险，生两只蛋而浪费它们的资源，因为这有可能损害到它们在一般年景中的正常的繁殖成果。

一般来说，可能还有其他物种——八哥鸟或许就是其中之一——能在冬季预言，某种具体食物资源在明年春天是否会获得丰收。农村的庄稼人有许多古老的谚语，例如，冬青果的丰产可能就是明年春季气候好的吉兆。不管这些说法有没有正确的地方，从逻辑上说，预兆是可能存在的。从理论上说，一个好的动物预言者可以根据年复一年地按照其自身的利益，调节其每窝的生蛋量。冬青果可能是可靠的预兆，也可能不是。另外，像在老鼠的例子一样，动物个体的密度很可能是一个正确的预报信号。一般地说，雌八哥鸟知道，它在明年春季要喂养自己的雏鸟时，将要和同一物种的其他对手竞争食物。如果它能够在冬季以某种方式估计出自己物种在当地的密度的话，那么它就具备了有力的手段，能够预言明年春天为雏鸟搜集食物的困难程度。假如它发现冬天的生物个体密度特别高，出于自私的观点，它很可能采取慎审的生育，它对自己每窝最适量的估计将会随之降低。

如果动物个体真会根据对生物个体密度的估计，而降低其每窝的生蛋数量的话，那么，每一个自私的生物个体都会立即向对手装出生物个体密度很高的样子，不管事实是不是这样，这样做对一自私的生物个体都是有好处的。如果八哥鸟是根据冬天鸟群栖息地声音的大小来判断生物个体密度的话，每一只鸟都会尽可能地大声叫，以便听起来像是两只鸟而不是一只鸟

在鸣叫，这样做对它们是有利的。一只动物假装同时有几个个体的做法，克雷布斯（J.R.Krebs）在另一个观点中提到过。这种现象叫作“伪善效应”（Beau Geste Effect），是从一本小说的书名得名的，书中讲到法国一支外籍军团的部队曾采用过类似的战术。在我们所举的例子中，这种方法是用来诱使周围的八哥鸟降低它们每窝的生蛋量，降低到比实际的最适量还要低。如果你是一个八哥鸟而且成功地做到了这一点，那是符合你的自私的利益的，因为你使不含有你的基因的生物个体减少了。因此，我们的结论是，瓦恩—爱德华兹有关炫耀性行为的看法，实际上也许是一个很正确的看法，除了理由不对之外，他所讲的始终是正确的。从广义上说，拉克的那种类型的理论假设，若能够以自私的基因的语言来表述，就足以说明所有支持群体选择理论的任何现象。

我们根据本章得出的结论是，亲代个体实行计划生育，为的是使它们的出生率保持在最适度的状况，而不是为了他人的福祉的自我抑制。亲代试图使存活的后代达到数量最大，即它们拥有既不太多也不太少的孩子。使生物有太多孩子的基因，是不易存在于基因库里的，因为有这样基因的小孩子很难活到成年。

我们从数量上对家庭规模进行的探讨就到这里。现在，我们开始研究家庭内部的利害冲突。母亲对所有子女一视同仁是否总是有利的？还是偏爱某一个子女更有利？家庭是否应该作为一个单一的共同体发挥作用，还是我们必须直面甚至家庭内部也存在自私和欺骗的现实？一个家庭的所有成员是否都为创造相同的最适条件而共同努力，还是在什么是最适条件这个问题上“发生分歧”？这些就是下一章试图回答的问题。关于配偶之间是否可能有利害冲突的问题，我们在第九章讨论。

第八章 代际之战

首先，让我们从讨论第七章结束时提出的第一个问题开始。做母亲的是否应该有宠儿？她对待子女应该不应该一视同仁，厚此薄彼是否有道理？这里，有必要再强调一下，“宠儿”这个词并不带有任何主观上的涵义，“应该”这个词也丝毫不含道德的意义。我们同样把母亲当做一架生存机器看待，其程序的编制就是为了竭尽所能繁殖存在于体内的基因的拷贝。我们都是人类的一部分，都知道具有自觉的目的是怎么一回事，因此，我们在解释生存机器的行为时使用带有目的性质的语言，作为一种隐喻，对我们来说有方便之处。

我们说母亲有偏心，这句话实际上是什么意思呢？它意味着母亲在子女身上投资时，其资源分配往往是不均等的。母亲能够用来投入在子女身上的资源包括许多东西，食物是最显而易见的一种，其他还包括为取得食物而消耗的精力，任何母亲必须付出一定的代价才能把食物弄到手。为保护子女免受捕食之害而承担的风险也属资源投入的一种，它可以使用也可以拒绝使用这种资源。整理“内务”及防备暴风雨侵袭所消耗的能量和时间，以及一些物种为教养子女而耗费的时间，都是一种

宝贵的资源。母亲可以“随意”地决定如何在其子女间分配这些资源，或均等，或不均等。

人们希望用一种通用的单位作为亲代一切资源投资的计量单位是十分困难的。正像人类社会使用货币来作为可以随时转换为食物、土地或劳动时间的通用单位一样，我们也需要一种通货单位来衡量这些投资资源，即生物个体生存机器用以在另一个生物个体，尤其是自己孩子身上的资源投资。某种能量的度量单位，比如卡路里作为衡量单位，固然有其可取之处，一些生态学家也已经在根据它从事于核算自然界里生物能量消耗的成本。但是这种方式并不是很全面的，它还不能精确地转换成具有实际意义的通用单位，亦即我们关注的生物进化的“金本位”——基因生存。1972年，崔弗斯提出“亲代投资”的概念 (parental investment)，从而巧妙地解决了这个难题。¹ (尽管在阅读他的言简意赅的论文时，我们从字里行间能够获得的印象是，他的这个提法与20世纪最伟大的生物学家费希尔爵士在1930年提出的“亲代支出” (parental expenditure) 概念在科学含义上是很相近的。

“亲代投资”的定义是：“亲代对子代个体进行任何形式的投资，从而增加了该生物个体生存的机会，因而它们得以成功地繁殖，但是，这些以牺牲亲代对子代其他个体进行投资的能力为代价。”崔弗斯的亲代投资概念的优点就在于，其计量单位非常接近于具有实际意义。一个幼儿消耗一定数量的母体的乳汁，其数量不能以卡路里或品脱计算，而应该以同一母体所哺育的其他幼儿因而受到的损害为计量单位。例如，如果一个母体有两个幼儿X和Y，X吃掉一品脱母乳，这一品脱母乳所体现的是亲代投资中的主要部分，那么亲代投资的计量单位就是Y因为没有吃到这一品脱母乳而增加了其死亡的可能性。

亲代投资是以缩短其他幼儿预期寿命的程度为其计量单位的，这里包括已出生的或尚未出生的幼儿。

亲代投资及其单位还不是一个尽善尽美的计算方式，因为它过度强调亲代的重要性而相对地贬低其他的遗传关系，最理想的方式应该是“利他行为投资” (altruism investment) 这个概念化的计量单位。我们说生物个体 A 对个体 B 进行投资，其意思就是个体 A 增加了个体 B 的生存机会，以牺牲个体 A 对包括其自身在内的其他生物个体的投资能力为代价，而所付出的一切代价均需按适当的亲缘关系指数进行加权计算。这样，在计算一个母体对任何一个幼儿的投资额时，最好还能以对其他生物个体的预期寿命所造成的损害为计量单位。这里所谓其他生物个体不仅指这个母体的其他子女，而且指侄子、外甥、侄女、甥女以及母体自身等等。不过，就许多方面而言，这一方法过于繁琐，还不能很快地解决实际问题。因此，崔弗斯的计算方法还是具有很重要的实用价值的。

任何一个母体一生中能够对子女（以及其他亲属、她自己等等，为了方便论证起见，我们在这里仅仅考虑她的子女）的亲代投资，总是有一个确定的数量界限。我们提出的“亲代投资总额”的概念，包括她在一生中所能够搜集或制造的食物、她准备承担的一切风险以及她为了儿女的福利所能够耗费的一切能量与精力。一个年轻的雌性个体在它成年后应该怎样利用它的生命资源进行投资？它应该遵循什么样的投资策略才是上策？拉克的理论已经告诉我们，它不能把投资资源分摊给太多的子女，致使每个子女得到的份额过于微薄。否则，它就会丧失太多的基因，不会有足够的下一代。另一方面，它也不应该把投资资源集中在少数几个被宠坏了的儿女身上。事实上，它可以确保具有一定数量的后代，它的一些对手由于对最适量的

子女进行投资，结果养育出更多的孙子孙女。有关平均主义的投资策略就讲到这里。我们现在感到兴趣的是，对一个母亲来说，在对子女进行投资时如果不是一视同仁，是否会有好处，也就是说，它是否应该有所偏爱。

我们认为，母亲对待子女不一视同仁，在遗传学上是毫无根据的。因为，它同每个子女的亲缘关系指数都是 $1/2$ 。对母亲而言，最理想的投资策略就是，能够抚养多少子女就抚养多少，然而要对它们进行平均投资，直至它们自己开始生男育女时为止。但是，正像我们在前面已经看到的那样，有些生物个体与其他生物个体相比，成活率总是更高一些。在一窝幼畜中，不论是个子矮小，发育不良的，还是同窝其他发育正常的幼畜，它们的体内都有同等数量的来自母体的基因。但前者的预期寿命可能要更短一些。换句话说，如果要它和它的兄弟们一样长寿，就必需额外地对它进行亲代投资。母亲可以根据具体情况的不同作出决定，它可能发现，拒绝饲养一个个子矮小、发育不良的幼畜，将它应得的一份食物全部分给它的兄弟姐妹更划算。事实上，母亲有时干脆把瘦弱的幼畜丢给其他幼畜作为食料，或自己吃掉它作为制造乳汁的原料，这样也许更上算。母猪有时的确吞食小猪，但是它是否专挑小个子的吃，我们却不得而知。

在这里，瘦弱的小牲畜是一个特殊的例子。对幼畜年龄如何影响母体的投资倾向，我们可以作出一些更普遍的猜测。如果在两个幼儿中间，母亲只能拯救其中一个，而另一个最终会死去的话，那么它应该拯救其中年龄较大的一个。因为，如果是年龄较大的死亡而不是较小的弟弟死亡了，那么，母亲一生付出较大的亲代投资的部分就将要付诸东流。也许，这样的说法更能说明这一问题，如果母亲救了小的弟弟，它还需要耗费

一些代价昂贵的资源才能把它抚养到大的哥哥的年龄。

从另一方面说，如果母亲的这种抉择并不涉及生与死的主题，那么对母亲来说，其选择的上策也许是将选择年幼的。例如，假如做母亲的因为不知道把一些食物给小的吃还是给大的吃而感到左右为难的话，较大的更有可能凭自己的能力去寻找食物。因此，即使妈妈不喂养它，它也不一定会因此而死掉。反之，小的因为年龄尚幼，没有能力自己去觅食，如果母亲把食物给了大的哥哥，小的弟弟可能就会饿死。在这样的情况下，母亲还是尽可能地把食物喂给小的弟弟，因为大的哥哥毕竟不太可能会饿死。这正是哺乳动物使它们的幼儿断乳，而不是喂养它们终生的原因。抚养到一定的年龄，做母亲的就会停止喂养一个幼儿，而将其资源留给未来的子女，这样做是十分明智的。这一时刻到来时，做母亲的就要给这个幼儿断乳，如果有时母畜能够知道它生下的幼仔是最后一个幼畜，它可能会把自己有生之年的全部资源花费在这最小的幼儿身上，也许把这个幼儿喂到成年。即使是这样，它也会“权衡一下”，将资源花费在孙辈或侄甥之辈身上是否更合算，因为尽管后者同它的亲缘关系只及子女的一半，但它们从投资中获益的能力可能比它自己这个幼儿获益大两倍以上。

这里，我们似乎有必要议论一下“停经”这个令人们颇感费解的现象，即人类中年妇女的生殖能力突然消失的现象。在我们尚未开化的祖先中，这种情况可能比较少见，因为那时很多的妇女们很难活到那么大的年龄。可是，妇女的生理突变与男子生殖力的逐渐消失显然不同，这种不同说明“停经现象”大概具有某种遗传学上的“目的性”，也就是说，停经是一种生物进化的“适应”。彻底弄清楚这一问题是很困难的。我们很可能认为妇女在倒毙之前应该不停地生男育女，即使是随着

年龄的增长，她生养下的婴儿的存活率越来越低，也在所不惜。毕竟，她们不断尝试是值得的。但是，我们更应该记得，她的子孙们也是她的后代，尽管亲缘关系只有子女的一半。

也许还有其它原因，也许像梅达沃的衰老学说分析的那样，处于自然状态的妇女随着年龄的增长而逐渐丧失抚养子女的能力。因此，老年母亲所生产的幼儿的预期寿命短于青年母亲所生产的幼儿。这就意味着，如果一位妇女和她的女儿同一天生产后代，她的外孙子的预期寿命大概要比她的儿子的预期寿命更长一些。妇女达到一定年龄后，即她所生育的孩子活到成年的平均机会比同年龄的下一代活到成年的平均机会的一半还要小时，她选择孙子而不是选择子女作为投资对象的基因，往往会兴旺起来。虽然，她的基因在四个孙子之中才有一个，而两个子女就有一个体内有她的等位基因。但是，孙子享有较长的预期寿命，这个有利的因素胜过数量上的不利因素。因此，“孙子利他行为”基因在基因库中就占了上风。一个妇女如果自己继续生育子女就不能集中精力对孙子进行投资。因此，使母体中年丧失生殖能力的基因就会越来越多。这是因为孙子体内有这些基因，而祖母的利他行为又促进了孙子的生存。

这些可能就是妇女停经现象形成的基本原因。男性生殖力之所以是逐渐地衰退而不是突然地消失，其原因可能就是，父亲对每个儿女的投资额不及母亲那么多。一个年迈的男人，只要他还能使年轻妇女生育孩子，抚养孩子，那么，对子女而不是对孙子进行投资还是合算的。

到目前为止，我们都是从亲代的角度，主要是从母亲的立场来看待一切问题的。我们提出的问题，即做父母的是否应该有宠儿？一般说来，就父亲或母亲而言，最理想的投资策略是什么？然而，在亲代对子代进行投资时，每一个小孩儿也可能

对父母施加影响，从而获得额外的照顾。即使父母不“想”在子女之间显得厚此薄彼，难道做子女的就不能先下手为强，攫取更多的东西吗？他们这样做对自己有好处吗？更严格地说，在基因库中，那些促使子女为自私目的的基因是否会越来越多，比那些不贪心的等位基因还要多？崔弗斯在1974年一篇题为“亲代与子代间的冲突”（Parent - offspring Conflict）她的论文里，比较精辟地分析了这个问题。

一个母亲同其子女，不管是已出生的还是尚未出生的，其亲缘关系都是一样的。我们已经看到，从纯粹的遗传学的观点来看，它不应该有任何的宠儿。如果它事实上有所偏爱，那也是出于因年龄或其他不同条件所造成的预期寿命的差异。仅就亲缘关系而言，和任何生物个体一样，做母亲的对自身的“关系程度”是它对子女中任何一个的关系程度的两倍，不偏不倚。在其他条件不变的情况下，应该意味着它理应自私地独享其资源的大部分，这是不符合事实的。因此，如果它能将其资源的相当一部分花费在子女身上，那将为它的基因带来更大的好处。这是因为子女较它年轻，更需要帮助，因而它们从每个单位投资额中所能获得的好处，必然要比它自己从中获得的好处大。这样，促使对更需要帮助的生物个体而不是对自身进行投资的基因，能够在基因库中取得优势，哪怕受益者体内只有这个生物个体的部分基因。动物之所以表现出亲代利他行为，而且事实上它们之所以表现出各种形式的近亲选择行为，其原因就在于此。

现在，让我们再改从一个动物幼儿的观点讨论这个问题。就亲缘关系而言，它同它的任何一个兄弟姐妹之间的密切程度，和它母亲同其子女之间的密切程度是完全一样的。亲缘关系指数都是 $1/2$ 。从基因上讲，它会“希望”母亲以其资源的

一部分对它的兄弟姐妹进行平均投资。从遗传学的角度上看，它和母亲一样都希望为它的兄弟姐妹的利益出力，而且它们这种愿望的程度相等。但是上面已经讲过，它对自己的关系比它对兄弟姐妹当中任何一个的关系密切了两倍，因此，如果其他条件不变，它会希望它的母亲在它身上的投资要多一些。事实上，在这种情况下，其他条件的确是不变的。如果你和你的兄弟同年，又同样能从一品脱母乳中获得相等的好处，那你就“应该”设法夺取一份大于应得份额的母乳，而你的兄弟也应该设法夺取一份大于应得份额的母乳。当一个母猪躺下准备喂奶时，它的一窝小猪崽尖声叫喊着，争先恐后地赶到母猪身旁的情景，你一定见过吧。一群小男孩为争夺最后一块糕饼而搏斗的场面，你也见过吧。自私贪婪似乎是幼儿行为的一个特征。

问题并不是这样简单。如果我和我的弟弟争一口食物，他却又比我年轻多得多，这一口食物对他的好处肯定比对我的大，因此把这口食物让给他吃，对于我的基因来说可能是合算的。做哥哥的和做父母的利他行为可以具有完全相同的基因基础。前面我们已经讲过，两者的亲缘关系指数都是 $1/2$ ，而且同年长的相比，年纪较轻的生物个体总是能够更好地利用这种资源。如果我的体内具有谦谦君子礼让食物的基因，我的弟弟体内具有这种基因的可能性是 50%。尽管，这种基因在我体内的机会比在我弟弟体内大一倍为 100%，因为这个基因确实已经存在于我的体内，我需要这份食物的迫切性可能不到它的一半。一般说来，一个幼儿“应该”攫取大于其应得份额的亲代投资，必须具有适当的限度。怎样才算是适度呢？即它的已有的及尚未出生的兄弟姐妹因它攫取食物而蒙受的净损失，不能大于它从其中所得利益的两倍。

让我们考虑一下动物什么时候断乳最适宜的这个问题。一般情况下，做母亲的为了准备生育下一胎而准备让正在吃奶的幼儿断乳。相反，这个幼儿却不希望这样快断乳，因为母乳是一种方便的、不费力气的食物来源，而且它还不想为了生活而外出奔波觅食。更确切地说，它是想等到有一天，对它的基因来说，让母亲得以脱身抚养它的弟妹，从而比为它的基因带来更大的好处时，才断奶。因为，随着年龄的增大，一个幼儿从每一品脱母乳中得到的相对利益，就会越来越小。这是因为它越长越大，一品脱母乳按它的发育需要而言，其比例相对地越来越小，在必要时它也有更大的能力去独立生活。因此，当一个年龄较大的幼儿吃掉本来可以让给另一个年龄较小的幼儿的一品脱母乳时，它消耗的亲代投资，相对地说，要大于一个年龄较小的幼儿吃掉这一品脱母乳所消耗的亲代投资。在每个幼儿成长的过程中，这样的时刻必将来临，即它的母亲停止喂养它，而把一个新生的幼儿作为投资对象是有利的。不然的话，再过一些时候，当年龄较大的幼儿在母乳给自己的基因带来的最大的好处，小于对自己弟妹时，断奶的时间就到了。

在断奶的问题上，母子之间是存在矛盾的，它们不是绝对的而是相对的。在我们上述的这个例子里，矛盾只涉及到确定时间的问题。母亲准备继续喂养幼儿，直至为它支出的投资总额达到它“应得”的份额。这个“应得”份额取决于这个幼儿的预期寿命及已经支出的亲代投资额。到此为止，矛盾尚未产生。同样，幼儿吃奶的日子也不宜过长，一旦到了它尚未出生的弟妹因为它继续吃奶而蒙受的损失超过它从中得到的好处的两倍时，它就不应该继续地吃下去了；在这一点上，母子双方的看法是一致的。矛盾是发生在两者之间的一段时期，就是在母亲眼中，这个幼儿正在取得多于其应得份额，而其弟妹因此

蒙受的损失还没有到达两倍于它的利益的时候。

断乳的时间只不过是母子之间引起争执的一个例子。我们也可以把这种情况视为一个生物个体和它所有的尚未出生的、受到母亲袒护的弟妹之间的争执。为了争夺亲代的投资，更直接的争执可能发生在同代的对手之间，或同巢的伙伴之间。因此，做母亲的通常总是力图持公平的态度。

很多鸟类是在鸟窝里哺育幼儿的。雏鸟嗷嗷待哺，母鸟就把小虫或其他食物丢入一张张嘴里。按理说，雏鸟叫声的大小应该和它饥饿的程度成正比。如果母鸟总是对谁叫得最响就先喂谁的话，那么，每只雏鸟早晚都会得到它应得的份额，因为吃饱了的雏鸟是不会再大叫大喊的。至少，这种情况在最理想的环境里是会出现的。在这种环境里，大家都循规蹈矩，避免弄虚作假。但是，根据我们提出的自私基因的概念，我们必须预计到生物个体是会弄虚作假的，是会装出一副饥不可耐的样子的。这种欺骗行为逐步升级，显然不会得到预期的效果，因为如果所有的雏鸟都大叫大喊，装出快要饿死的模样，这种大叫大喊就要变成一种常规行为，因而不会达到说谎的效果。不过，叫声升级容易而降级难，不管哪一只雏鸟带头降低了嗓门，它得到的食物就会逐步减少，很可能最后真的被饿死。不过，小鸟也不会漫无止境地提高嗓门大叫，它们也要受到一些限制。比如，过高的喊声要消耗体力，还会引来捕食者。

我们知道，一窝幼兽中有时会出现一个瘦小的小不点，它的个子比其他的幼兽小得多。在争夺食物时，它不像其他的幼兽那样力量充沛凶猛，因而通常也活不了多久。我们已经探讨过，在什么条件下母亲应该让这个不点死掉比较好。如果单凭直觉判断，我们大概总是认为小不点本身是会挣扎到最后一刻的，这种推断在理论上却未必能站得住脚。一旦小个子瘦弱

得使其预期寿命缩短，而且缩短到它从同样数量的亲代投资中获得的利益还不到其他幼儿的一半的程度，这时它也就该体面而心甘情愿地死去。这样，它的基因反而能够有所获益。就是说，一个基因库会发出了这样的指令：“身体啊，如果你个子比你的骨肉兄弟瘦小得多的话，那你还是不要挣扎，干脆死了吧！”这种基因在基因库中将是成功的基因，因为它在小不点体内活下去的机会本来就很很小，而它却有 50% 的机会存在于得救的每个兄弟姐妹体内。小不点的生命航程中有一个至关重要的临界点，在那之前，它还可以挣扎，在那之后，它应停止挣扎，宁可让自己被它的骨肉兄弟或父母吃掉。

在讨论拉克的有关每窝孵卵数量的理论时，我们没有谈到上面的情况。如果母鸟拿不准今年该孵几个卵才是最合适时，可以采取明智的战略，即在孵卵时比它事实上“认为”可能是最适宜的数目再多孵一个卵。这样，如果今年食物的丰收程度比原来估计得好些，它就额外多抚养了一个幼儿。否则，它就放弃这个幼儿以减少损失。母鸟喂养它的一窝幼雏时，总是有意识地按同一次序进行，例如，按雏鸟个子的大小依次喂食。这样，它可以让其中一只也许就是那个小不点，很快就死掉，而不致于在它身上除了损失蛋黄等东西外，再浪费过多的食物。从母鸟的观点来看，这说明了小不点现象存在的理由。小不点的生命就是母鸟打赌的赌注，母鸟的这种赌博行为在许多鸟类中很普遍，其性质和交易所里那种买卖期货的策略一样。

我们把动物比做生存的机器，它们的行为好像有“目的”地保存它们自己的基因。这样，我们可以谈论亲代与子代之间的矛盾，亦即两代之间的竞争。这是一种微妙的争斗，双方全力以赴，不受任何清规戒律的约束。幼儿利用一切机会进行欺骗。它会装成比实际更饥饿的样子，也许装得比实际更年幼或

面临比实际更大的危难的模样。尽管小动物幼小羸弱，无力欺负其父母，但它却不惜使用一切可能使用的心理战术武器：说谎、哄骗、欺瞒、利用，甚至滥用亲缘关系做出不利于其亲属的行为。相反，做父母的必须对这种欺骗行为保持警觉，尽力避免受骗上当。做到这点似乎也并不难。如果母鸟知道雏鸟可能装成很饿的样子，它就采取定量喂食的策略，即使这只雏鸟继续大叫大喊也不予以理睬。问题是这只雏鸟很可能并没有说谎，而是真的很饿。如果它因为得不到食物而死去，这只母鸟就要失去它的一些宝贵的基因。野生鸟类只要饿上几个小时就会死掉。

扎哈维 (A. Zahavi) 指出，有一种幼儿讹诈母亲的手段特别可怕，它放声大叫，故意要把捕食者引来。它在“说”：“狐狸，狐狸，快来吃我！”父母只好用食物塞住它的嘴巴。这样，它就获得了额外的食物，当然自己也要冒一定的风险。这种不择手段的战术和劫持班机的人如出一辙。劫机者威胁说，除非付给他赎金，否则就要炸毁飞机，自己也准备同归于尽。人们怀疑这种策略是否有利于进化，并不是因为它过于冷酷无情，而是人们认为这种策略最后会使进行讹诈的雏鸟得不偿失。如果真的引来了捕食者，它的损失可就大了。如果它碰巧是个独生子，那就更不用说了。扎哈维所讲的就是这种独子的情况。不管母亲在它的身上投资已经有多大，它还是应该比母亲更珍视自己的生命，因为母亲只有它的一半基因。即使讹诈者不是独生子，而且跟它生活在一起的兄弟姐妹都是脆弱的幼儿，这种策略亦未必是有利的，因为讹诈者在每个受到威胁的兄弟或姐妹身上都有 50% 的遗传“赌注”，同时在自己身上有 100% 的赌注。假如捕食者仅仅惯于把最大的一只雏鸟从巢里抓走，这种策略或许能够取得成效。在这样的情况下，个子较小的雏

鸟耍些无赖的手段，威胁要把捕食者唤来，可能是合算的，因为它自己所冒的风险不会太大。

如果初生的布谷鸟运用这种讹诈策略得到了实惠，也许更加合情合理。众所周知，雌布谷鸟将卵蛋分别生在几个鸟的巢里，每窝一个，让不同物种的被蒙在鼓里的养父母们把小布谷鸟养大。因此，一只小布谷鸟与它同奶兄弟或姐妹没有遗传关系。有些种类的小布谷鸟出于某种阴险的动机，要把它的同奶兄弟或姐妹全部干掉。我们在下面将要谈到这种情况。我们先假定我们议论的是那些能够和同奶兄弟或姐妹和平共处共同生活的布谷鸟。如果小布谷鸟大声鸣叫，引来了捕食者，它自己可能也要送掉小性命，养母的损失就更大了，也许是四个亲生儿女。因此，养母以多于其份额的食物喂它还是合算的，小布谷鸟获得的好处可能会超过它所冒的风险。

在这种情况下，我们应该重新使用正规的基因语言，以避免用过度的主观隐喻把我们自己弄糊涂。这样做是明智的。我们说，小布谷鸟为了“讹诈”其养父母而大叫大喊：“捕食者，捕食者，快来吃我和我所有的小兄弟姐妹吧！”这种尖叫的真正意义究竟说明什么问题？现在，我们使用正规的基因语言来进行论述。

在基因库中，促使布谷鸟喊叫的基因数量越来越多，这是因为高声叫喊提高了养父母喂养小布谷鸟的概率。养父母之所以对高声叫喊作了这种积极反应，是因为促使对大叫大喊作出反应的基因在养子的物种基因库中已经扩散开来。这种基因得以扩散，是因为个别的养父母没有把额外的食物喂给小布谷鸟而失去越来越多的亲生子女，那些情愿用额外食物喂给小布谷鸟的养父母失去亲生子女的机会却少得多。因为小布谷鸟的叫声的确引来了捕食者。尽管，使布谷鸟不叫喊的基因，被捕食

者吃掉的可能性比促使布谷鸟叫喊的基因小一些，但是不高声叫喊的布谷鸟因为得不到额外的食物而受到更大的损失。因此，促使布谷鸟叫喊的基因得以在动物基因库中扩散开来。

按照上面这个比较主观的说法，我们可以从另一个相似的遗传学角度进行分析推理。这种分析推理表明，尽管我们可以想象这样一个“讹诈的基因”也许能够在布谷鸟基因库中扩散开来，但是在一个普通物种的基因库中它却未必能够扩散，至少不会因为它引来了捕食者而扩散开来。当然，在一个普通的物种中，促使大叫大喊的基因可能由于其他的原因而扩散开来，这一点我们在上面已经谈过，而且这种基因有时也会偶然地产生引来捕食者的后果。不过，仅此而言捕食者行为的这种选择性影响，如果它真正能够产生任何影响的话，往往会有减轻布谷鸟的这种叫喊声的倾向。在我们假设的布谷鸟的例子中，捕食者所产生的实际影响最终使布谷鸟叫得更响。听起来，这种说法似乎有点自相矛盾，但是事实的确是这样的。

实际上，还没有任何确切的证据表明布谷鸟及其他有类似寄生习性的鸟类，是否运用这种叫喊讹诈的策略，但它们的凶狠无情确是肯定无疑的。例如，有些寻蜜鸟（honey guides）和布谷鸟一样，会在其他种类的鸟巢里生蛋。初生的寻蜜鸟天生一副尖锐的钩喙，它一出壳时两眼还没有睁开，身上光秃无毛，无依无靠的，却能把所有的同奶兄弟姐妹都活生生地啄死。因为兄弟姐妹死掉就不会和它争食了！虽然，人们熟悉的英国布谷鸟采用的方法不同，却殊途同归，结果是一样的：它的孵化期较短，总是比它的同奶兄弟姐妹早些出壳，它一出壳便把其他的蛋都摔到巢外，这是一种盲目的、机械的动作，其毁灭性的后果是毋庸置疑的。它首先蹲到一只蛋的下面，以背部凹下部分托住这只蛋，然后一步一步往巢的边缘后退，同时

用两边翅翼使这只蛋保持平衡，直至把蛋顶翻到巢外，摔碎在地上。接着，它把剩下的蛋全部如法处置掉，从此它得以独占鸟巢，它的养父母也可以专心照顾它了。

我们所了解到的事情中，最值得注意的事实之一，就是阿尔瓦雷斯（F. Alvarez）、雷纳（L. Arias de Reyna）和塞古拉（H. Segura）等三人从西班牙发来的报导。他们研究那些有可能成为养父母的鸟类——可能受到布谷鸟愚弄的受害者——是如何识破布谷鸟蛋或初生布谷鸟之类入侵者的。在实验研究过程中，他们曾将布谷鸟的蛋和幼鸟放入喜鹊巢中，同时为了进行比较，他们也将其他物种如燕子的蛋和幼鸟放入喜鹊巢中。有一次，他们把一只乳燕放入喜鹊巢里。第二天，他们发现喜鹊巢下面的地上有一只喜鹊蛋。蛋没有被跌破，于是他们把它捡起，重新放入巢中再进行观察。他们看到的景象奇妙无比。那只乳燕的行为简直和布谷鸟一模一样，它再次把喜鹊蛋丢到巢外。他们再一次把蛋捡起放入巢里，结果完全一样，乳燕又把它摔到外面。和布谷鸟一样，它用两翼使喜鹊蛋保持平衡，驮在背上，然后向后倒退，把蛋顶上鸟巢边缘，让它滚翻到外面。

阿尔瓦雷斯及其合作者们并没有试图说明这种令人惊异不已的现象，可能这是明智的。这种行为在燕子的基因库中是如何形成的？它必定同燕子日常生活中的某种东西相一致。乳燕通常是不会出现在喜鹊巢里的。在正常情况下，除自己的巢之外，它们从不光顾其他的鸟巢。这种行为是不是体现了一种经过生物进化而形成的对抗布谷鸟的适应能力？自然选择是不是有利于燕子基因库中的一种反击策略，亦即以其人之道还治其人之身的基因？燕子巢里通常不会出现寄生的布谷鸟，这也是事实。也许道理就在这里。根据这个理论，喜鹊蛋在试验时之

所以意外地受到同样的待遇，也许正是因为它们和布谷鸟蛋一样都比燕子蛋大。如果乳燕能够辨别大一点的蛋和正常的燕子蛋，它的母亲无疑也具有这种辨别力。在这种情况下，为什么把布谷鸟蛋摔掉的不是乳燕的母亲而是体力差得多的乳燕自己呢？有一种理论认为乳燕具有把臭蛋或其他碎壳从鸟巢里消除掉的正常活动能力，但是，这种理论同样是站不住脚的。因为老燕子能更好地完成这些任务，事实上也正是如此。既然有人曾经目睹孤弱的乳燕熟练地完成这种复杂的摔蛋动作，而同时成年燕子肯定能毫不费力地完成同样的任务，因此这种情况迫使我们得出如下的结论：从老燕子的观点来看，乳燕是存心不良的胡闹。

真正的答案可能与布谷鸟的行为完全无关，这是可以想象到的。乳燕是否也这样对待它的同胞兄弟姐妹的？这种景象确实令人毛骨悚然。由于最先出壳的乳燕必须和它的尚未出生的弟妹争夺亲代投资。因此，它一出生就摔掉其他蛋是比较有益的。

拉克关于鸟类每窝孵卵数量多少的理论，从亲代的观点来考虑是最适当的。如果在一只燕子“妈妈”看来，每窝孵蛋最适量比如说是孵五只蛋；但在一只乳燕看来，就会认为小于五的数目才是最合适的。只要我是其中一个就行了。母燕子拥有一定数量的亲代投资，它“希望”在五只乳燕中平均分配。每一只乳燕都希望得到超过 $1/5$ 的份额。和布谷鸟不一样，它并不想独吞全部投资。因为它和其他的四只乳燕都有亲缘关系，但它确实很想分到多于 $1/5$ 的份额。它只要能摔掉一只蛋，它就能分到 $1/4$ 。再摔掉一只就能分到 $1/3$ 。用基因语言来说，操纵兄弟姐妹行为的基因在基因库中是会扩散开来的。因为它有 100% 的机会存在于表现这种行为的个体内，存在于它的受

害者体内的机会却只有 50%。

人们反对这个理论的主要理由,就是如果情况果真是这样的话,那么很难让人相信的是迄今还没有人见过这种穷凶极恶的行为。对此没人能够提出一个令人信服的解释。世界上不同的地方有不同种类的燕子。我们知道,比如,西班牙的燕子在某些方面不同于英国的燕子,不过人们对西班牙的燕子还没有像对英国的燕子那样,进行过非常仔细的观察。我们认为,这种同胞互弑式的行为是可能发生的,不过没有受到人们的注意罢了。

我们提出燕子同胞互弑这种罕见行为的假设,是因为想说明一个带有普遍意义的问题。事实说明,任何一只鸟巢里都会发生这种情况,小布谷鸟的残酷只不过是一个极端例子。同胞兄弟之间的关系比一只小布谷鸟同它的同奶兄弟的关系密切得多,但是这种区别仅仅是程度的问题。即使我们觉得动物之间的关系竟然会发展到不惜同胞互弑这种程度有点难以置信,情况没有如此严重的自私行为的例子却是很多很多的。这些例子说明,一个幼儿从自私行为中得到的好处,可以超过它因损害兄弟姐妹的利益而使其蒙受损失的两倍有余。在这种情况下,正如断乳时间的例子一样,亲代与子代之间便会发生真正的冲突。

谁将是世代竞争中的胜利者呢?

亚历山大(R.D.Alexander)撰写过一篇有趣的论文。他认为,这个问题只能有一个概括的答案。按他的说法,亲代总归要占上风。²如果情况果真是这样,那你阅读我们的这一章就算是白费时间了。如果亚历山大是正确的,那就要引起很多更有趣的问题。例如,利他行为之所以能进化,并不是因为有利于个体本身的基因,而仅仅是有利于亲代的基因。用亚历山大的

话来说，亲代操纵变成了利他行为的另外一个生物进化的因素，它和生物直接的近亲选择无关。为此，我们有必要研究一下亚历山大的思维方式，使我们自己相信他究竟错在哪儿。为了证明他的谬误，我们的确应该使用数学演算的方法，但是在本书中，我们一直避免明显地使用数学推理。事实上，通过直觉的理解也能看出亚历山大这篇论文的破绽。

亚历山大的遗传理论的基本论点主要包括在下面这段经过删节的引语里：“假定一个幼小的生物个体……能使得亲代利益的分配对自己有利，从而减少了它母亲自身的全面繁殖能力。通过这一方式提高幼小个体的健康状况的基因，肯定会在该生物个体成年时更大程度地降低其健康状况，因为这种突变型基因将越来越多地存在于这个突变型个体的后代体内。”亚历山大所说的是一个新近发生突变的基因，这个事实并不是这个论点的关键所在，我们最好还是设想一个从双亲一方继承的稀有基因。在这里，“健康状况”具有一种特殊的学术意义——成功地繁殖后代的能力。亚历山大的基本论点可以归纳如下：一个基因在促使其幼年个体攫取额外食物时确实能增加该个体的存活机会，尽管其亲代养育后代的总能力会因此受到影响，但当这个生物个体自己成为父母时却要付出代价。因为其子女往往继承了同样的自私基因，从而影响这个个体养育后代的总能力。这可以说是一种既损人又不利己的行为。这样的基因只能以失败告终，因此亲代必定永远在这种冲突中取胜。

这个论点理应立即引起我们的怀疑，因为作为论据的假设，即遗传学上的非对称性，事实上并不存在。亚历山大使用“亲代”与“子代”时，好像它们之间存在根本的遗传学上的差别。我们在上面已经谈过，尽管亲代与子代之间存在实际上的一些差异，如父母的年龄总比子女大、子女为父母所生等，

但两代之间并不存在遗传学上的根本性不对称现象。不管你从哪一个角度看，亲缘关系都是 50%。为了阐明我们的论点，我们想重复一下亚历山大的原话，但把“亲代”、“青少年”以及其他有关字眼颠倒过来使用。“假定一个亲代个体有这样一个基因，它使亲代利益得以平均分配。通过这种方式提高作为亲代个体的健康水平的基因，肯定在这个个体还处于青少年时代时更大程度地降低过它的健康水平。”这样，我们就得出和亚历山大完全相反的结论，即在任何亲代/子代的竞争中，子女必然会获胜！

这里，显然存在着某种误解。两种论点的提法也过于简单。我们之所以要把亚历山大的说法颠倒过来，并不是为了证明和亚历山大相反的论点是正确的，我们的目的在于表明，我们不能仅以这种人为的非对称性作为论据。亚历山大的论点以及颠倒过来的说法都是由于站在食物个体的观点上看问题而背离了真理。亚历山大是从亲代的角度与观点看问题，我们则是从子代的角度与观点看问题。必须认识到，当我们使用“健康状况”这个技术性的字眼时，很容易造成错误。

我们在本书中一直避免使用这个字眼，就是为了这个缘故。只有站在一个实体的观点上，研究生物进化现象才可能是正确的，这个实体就是自私的基因。幼年生物个体的基因如具有超过亲代个体的性能就被自然选择；反之，亲代个体的基因如具有胜过幼年个体的性能就被自然选择。同样一些基因，它们先后存在于幼年个体与亲代个体之内，并无自相矛盾之处。基因所以被自然选择是因为它们能够发挥它们具有的潜力，它们将利用一切可以利用的机会。因此，同一个基因，当它存在于幼年生物个体之内时，它可以利用的机会将不同于它存在于亲代个体之内的时候。因此，在它的个体生命史中，贯穿于两

个阶段的最优策略是不同的。亚历山大认为，后一阶段的策略必然胜过前一阶段的策略，这样的看法是毫无根据的。

我们可以以另一个方式来反驳亚历山大的观点。他巧妙地在亲代/子代关系与兄弟/姐妹关系之间假定一种虚妄的非对称性。读者一定还记得，根据崔弗斯的说法，一个自私的幼雏在攫取额外的食物时，必须承担丧失其兄弟或姐妹的风险，这些兄弟或姐妹体内却都有它一半的基因。因此，它在攫取食物时总会适可而止。兄弟、姐妹是亲缘关系指数 50% 的各种亲缘中的一类亲属。对一个自私幼儿来说，它自己未来的子女和它自己的兄弟或姐妹同样“可贵”。因此，它在攫取额外资源时总是估算一下为此必须付出的全部代价，它的行为不能漫无节制地胡来；绝对的自私行为不仅使它丧失现存的兄弟或姐妹，而且要使它丧失未来的子女，因为这些子女必然也会以自私行为彼此相待。亚历山大认为，幼雏时期的自私性遗传到子女一代，从而减少它自己的长期繁殖能力是一种不利的因素，这一点是言之有理的。但是，这仅仅意味着，我们必须将这种不利因素作为一项代价加权在生物遗传的方程式里。对一个幼雏个体来说，只要它从自私行为中得到的净利益至少不小于它的近亲因此受到的净损失的一半，那么，这种自私行为还是合算的。这里的“近亲”应该不仅仅包括它的兄弟或姐妹，而且应该包括它未来的子女。一个生物个体应该把自己的利益看做是比它的兄弟的利益可贵一倍，这就是崔弗斯所作的基本假设。同时，它应该把自己看做是比自己的未来子女中的一个更可贵一倍。

亚历山大认为，在生物的利益冲突中亲代享有先天的有利条件。他的这一结论是经不起推敲的。

除了遗传理论的一些基本论点错误外，亚历山大也还有一些比较切合实际的论点。这些论点大多源于亲代/子代关系中

不可否认的非对称性。亲代个体是能够采取积极行动的一方，实际上它从事寻找食物等工作，因此能够发号施令。如果父母决定不再供养子女，子女是没有什么办法的，因为它们幼小孱弱，无力作为。因此，父母能够无视子女的愿望而要求子女绝对地服从。显然，这一论点是正确的，因为在这种情况下，它所假设的非对称性是真实的存在。当然，父母比子女大一些，强壮有力一些，而且更比较世故一些。

看起来，好牌都在父母手里。可是，子女们手中也有一两张王牌。比如，父母应该知道每个子女到底饿到什么程度，以便在分配食物时有所轻重缓急，这一点很重要。当然，它们可以搞平均主义，以完全相等的食物分给每一个子女。最理想的状况是，亲代能够把略多一些的食物分给事实上最能充分利用这份食物的孩子，能够收到最大的效果。如果每个孩子能够自己告诉父母它真的有多么饿，对父母来说倒是一个理想的制度。我们在上面已经说过，这样的制度似乎已经形成了。但是，子女说谎的可能性也很大，因为它们确切知道它们自己有多饿，而它们的父母最多只能猜测它们是否老实。父母虽然能够识别一些弥天大谎，却很难拆穿一些小小的谎言，

此外，父母最好能够了解和知道孩子在什么时候高兴，如果孩子高兴时能够告诉父母也将是十分有益的事情。生物的某些信号，如动物的叫唤声和人类的微笑所以被自然选择并进化发展，是因为这种信号能够使父母知道，它们怎样做才能为子女带来最大的好处。看见子女眉开眼笑或听见子女发出得意的叫唤声是对父母的最大安慰，正像迷宫里的老鼠找到了食物一样。可是，由于甜蜜的笑脸和满意的叫唤声总会带来相应的好处，孩子也能够利用笑脸或叫唤声来操纵父母，使自己获取额外的亲代投资。

如此看来，世代之间的竞争中到底哪一方更有可能取胜，是没有一个统一的答案的。最终的结局往往是在子代与亲代两者都希冀的理想条件之间达成某种妥协。这种世代之间的竞争同布谷鸟与养父母之间的争斗十分相似，尽管实际上的争斗并不至于那么激烈和可怕，因为双方身体里都具有某些共同的遗传利益，只是在某种程度内或一些敏感的季节里，双方才成为敌人。不管怎样，布谷鸟惯用的策略，如欺骗、利用等，有许多也可能为其他鸟类如它的同奶兄弟或姐妹使用，不过它们还不至于走得那么远，做出布谷鸟那种极端自私的行为。

我们所讨论过的内容似乎具有一点可怕的讽刺意味。那些身为人类父母的人们，彼此真诚地相待，无微不至地关怀子女，因此这两章内容甚至可能为天下父母们带来一些难言的苦衷。这里，必须再次声明，我们所说的一切并非涉及到生物的有意识的动机。没有一个人会认为，子女体内含有自私的基因而会故意地、有意识地欺骗他们的父母。同时，也必须重申，当我们说“一个幼儿应该利用一切机会进行哄骗……说谎、欺诈、利用……”的时候，所谓“应该”具有特殊的含义。我们并不认为这种行为是符合人类道德标准的，是可取的。

我们想说明的是，自然选择往往有利于表现具有欺诈行为的幼雏。因此，当我们观察野生动物种群时，我们不要因为看到动物亲属间的欺骗和自私行为而感到意外。“幼雏应该会欺骗”这样的提法意味着，促使幼雏进行欺骗的基因在基因库里处于有利地位。如果其中有什么深刻的寓意的地方可供人类借鉴的话，那就是我们必须把利他主义美德认真地灌输到我们孩子的头脑中去，因为我们不能指望他们及其本性里先天就存在着利他主义的成分。

第九章 性别战争^①

如果说体内 50% 基因相同的亲代同子代之间还有利害冲突的话，那么相互毫无血缘关系的配偶之间，其利害冲突该会激烈到何种程度呢？¹他们惟一共同拥有的东西就是在他们子女身上的 50% 的遗传投资。鉴于父亲和母亲都关心他们子女身上各自一半的福利，因此，相互合作共同抚养这些孩子可能对双方都有好处。假如，双亲的一方在对每一子女进行昂贵的资源投资时，其付出的份额比对方少，他或她的景况就会好一些；这是由于他或她有更多的资源用于同其他性配偶所生的其他子女身上，从而他或她的基因有更多的繁殖机会。因此，我们可以说，每个配偶都设法利用对方，试图迫使对方多投资一些。对生物个体来说，称心如意的算盘是，“希望”同尽可能多的异性成员进行交配（我不是指为了生理上的享乐，尽管该生物个体可能乐于这样做），而让那个与之交配的配偶把孩子

① 为了在性别讨论比较集中的此一章中区别不同性别的需要，此章在“他、她、它”几个字的使用上采取了与英文原文一致的拟人用法，而在其它章节，则遵循汉语的语言习惯——“他、她”仅在指人时使用。——编者注

抚养大。我们将会看到，有一些物种的雄性个体已经是这样做了，但还有一些物种的雄性个体，在抚养子女方面，承担着同配偶相等的义务。崔弗斯特别强调指出，性配偶之间的关系是一种相互不信任和相互利用的关系。这种关于性配偶之间的相互关系的观点，对个体生态学家来说，是一种比较新的观点。我们过去通常认为，性行为、交配以及在此之前的追求行为，主要是为了共同的利益，或者甚至是为了物种的利益而相互合作共同进行的冒险事业！

让我们在基本原理基础上，深入地探讨一下雄性和雌性的根本性质。我们在第三章讨论过性的特性，但是没有强调其不对称的现象。我们只是简单地承认，有些动物是雄的，另有一些是雌的，但并没有进一步追究雄和雌这两个字眼的含义到底是什么意思。雄性的本质是什么？雌性的根本定义又是什么？我们作为哺乳动物看到大自然以各种各样的特征为性别下定义，诸如拥有阴茎、生育子女、特殊的乳腺哺乳方式、某些染色体方面的特性，等等。对于哺乳动物来说，这些判断生物个体性别的标准是无可厚非的，但对于一般的动物和植物，这样的判断标准并不比把穿不穿长裤子作为判断人类性别的标准更加可靠。例如青蛙，不论雄性还是雌性都没有阴茎。这样说来，也许雄性和雌性这两个概念就不具备一般概括的意义。它们不过是两个普通词而已。如果我们觉得它们对于说明青蛙的性别没有用处，我们完全可以不去使用它们。如果我们高兴的话，我们可以任意将青蛙分成性 1 和性 2。然而，性别有一个基本特性，可以据以标明一切动物和植物的雄性和雌性。这就是雄性的性细胞小，数量也多得多；雌性配子要大得多。不论我们讨论的是动物还是植物，情况都是如此。如果某个生物群体的个体拥有较大的性细胞，为了方便起见，我们可以称之为

雌性；如果另一个生物群体的个体拥有较小的性细胞，为了方便起见，我们可称之为雄性。这种差别在爬行类动物以及鸟类中尤为显著。它们的一个卵细胞，其大小程度和含有的营养成分，足以喂养一个正在发育成长的幼儿长达数周。即使是人类，尽管卵子小得在显微镜下才能看见，但仍比精子大许多倍。我们将会看到，根据这一基本差别，我们就能够解释两性之间的所有其他差别。

某些原始的有机体，例如真菌类，并不存在雄性和雌性的问题，尽管它们也发生某种类型的有性生殖。在所谓同配生殖（isogamy）的系统中，个体并不能区分为两种性别。任何个体都能相互交配。并不存在两种不同的配子——精子和卵子——而所有的性细胞都一样，都称为同形配子（isogametes）。两个同形配子融合在一起产生新的个体，而每一个同形配子都是由减数分裂所产生的。如果有三个同形配子 A、B 和 C，那么 A 可以和 B 或 C 融合，而 B 可以同 A 或 C 融合。正常的性系统绝不会发生这种情况。如果 A 是精子，它能够同 B 或 C 融合，那么 B 和 C 肯定是卵子，而 B 也就不能和 C 融合。

两个同形配子相互融合时，各为新的生物个体提供数目相等的基因，而贡献的食物储存量也相等。通常，精子同卵子为新的个体贡献的基因数目虽然也相等，但卵子在提供食物储存方面却远远超过精子。实际上，精子并不提供任何食物储存，只是致力于把自己的基因尽快输送给卵子而已。因此，在受孕的时刻，做父亲的对子代的投资，比他应支付的资源份额 50% 少。由于每个精子都非常微小，一个雄性个体每天能够制造千百万个。这意味着他具有很强的潜在能力，能够在很短的一段时间内，利用不同的雌性个体使一大批幼儿出生。因为每个受孕的母体都能为新胎儿提供足够的食物，使上述情况成为

可能。因此，每一雌性个体能够生育的幼儿数量就有了限制，但雄性个体可以繁殖幼儿的数量实际上是无限的。²这就为雌性个体带来了利用这种条件的机会。

帕克等人都曾经证明，生物生殖的这种不对称现象可能是由原来的同形配子的状态进化而来的。在所有的性细胞可以相互交换而且体积也大致相同的时候，其中很可能有一些碰巧比其他的略大一点的配子，这些略大一点的同形配子可能在某些方面比普通的同形配子占据优势，因为它一开始就为胎儿提供大量的食物，使其有一个良好的开端。因此，那时就可能出现了一个形成较大的配子的进化趋势。然而，道路是不平坦的。体积大于实际需要的同形配子，在开始进化以后就会为生物的自私性的利用行为打开方便之门。那些制造小一些的配子的生物个体，如果它们有把握使自己的小配子同特大配子融合的话，它们就会从中获得好处。只要使小的配子更加机动灵活，能够积极主动地去寻找大的配子，就能实现这一目的。凡是能够制造体积小、运动速度快的配子的个体享有一个有利条件，它能够大量制造配子，因此具有繁殖更多幼儿的潜力。自然选择有利于制造小的、但能主动追求大配子并与之融合的性细胞。因此，我们可以想象，有两种截然相反的性“策略”正在进化中。一种是大量投资或“诚实”策略。这种策略自然而然地为小量投资、具有剥削性质的或“狡猾”的策略开辟了道路。这两种策略的相互背驰现象一旦开始，便势将继续下去，犹如脱缰之马。介于这两种体积之间的中间体就要受到惩罚，因为它们不具有这两种极端策略中任何一种的有利条件。狡猾的配子变得越来越小，越来越灵活机动。诚实的配子却进化得越来越大，以补偿狡猾的配子日趋缩小的投资额，并变得不灵活起来，反正狡猾的配子总是会积极主动去追逐它们的。每一

诚实的配子“宁愿”同另一个诚实的配子进行融合。但是，排斥狡猾配子的自然选择压力同驱使它们钻空子的压力相比，前者较弱：因为狡猾的配子在这场进化的战斗中必须取胜，否则损失很大。于是诚实的配子变成了卵子，而狡猾的配子则演变成了精子。

如此看来，雄性个体是微不足道的家伙，而且根据简单的“物种利益”理论，我们可以预料，雄性个体的数量较之雌性个体会越来越少。因为从理论上讲，一个雄性个体所产生的精子足以满足 100 个雌性个体的需要，因此，我们可假定，在动物种群中雌雄两性个体的比例应该是 100:1。换言之，雄性个体更具有“低值易耗”的性质，而雌性个体对物种来说，其“价值”就较大。当然，从物种的整体观点来看，这种情况完全正确。举一个极端的例子，在象形海豹的研究中，据观察，4% 的雄性象形海豹所进行的交配占有所有交配的 88%。在这一例子以及许多其他例子中，有大批剩余的从未交配过的单身雄性个体，它们可能终生得不到机会进行交配。在其他方面，这些多余的雄性个体过的是正常生活，它们不遗余力地将生物种群的食物资源吃光，同其他成熟个体相比，毫不逊色。从“物种利益”的角度来看，这种情况是一种极大的浪费；可以说，这些多余的雄性个体就是社会的寄生虫。这种现象只不过是群体选择理论所遇到的难题中的又一个例子而已。另一方面，自私基因的理论能够毫无困难地解释这种现象，即雌性个体和雄性个体的数量趋于相等，即使实际进行繁殖的雄性个体可能只占总数的一小部分。第一次作出这种解释的是费希尔。

雄性个体和雌性个体各出生多少的问题，是亲代策略中的一个特殊问题。我们曾经对试图最大限度地增加其基因存活量的亲代个体的最适宜的家庭规模进行过讨论。同样，我们也可

以对最适宜的性别比率进行探讨。是把你的宝贵基因信托给儿子好呢还是信托给女儿好？假定一个母亲将自己的所有资源全部投资在儿子身上，因而没有任何剩余用于女儿的投资，一般来说，她对未来基因库的贡献，同另一位将其全部资源用于女儿身上的母亲相比，会不会更大一些？偏向儿子的基因是不是会比偏向女儿的基因变得多起来，还是越来越少？费希尔证明，在正常情况下，最适宜的性别比率是 50:50。为了弄清这个问题，首先我们必须谈一谈有关决定动物性别机理的知识。

在哺乳类动物中，生物遗传的决定性别的机制是，所有的卵子都既能发育成雄性个体，也能发育成雌性个体。精子携带决定性别的染色体。男性所制造的精子，其中一半生育女性，或称为 X 精子；一半生育男性，或称为 Y 精子。两种精子表面看上去没有区别。它们只有一条染色体不同。基因如要一个父亲只生女儿，该基因只要他制造 X 精子就行了；而基因如要一个母亲只生女儿，该基因只要让她分泌一种选择性的杀精子剂，或者使男性胎儿流产即可。我们所要寻求的是一种同进化上的稳定策略（ESS）相等的东西，尽管在这里，生殖策略在更大的程度上说只是一种比喻的讲法（在论攻击行为一章中我们已使用过这种比喻）。实际上，生物个体是不能够随意选择自己子女的性别的。但基因倾向于使生物个体生育某一种性别的子女还是可能的。如果我们假定这样的基因，即倾向于不平均比率的基因存在的话，它们在基因库中会不会在数量上超过其等位基因，即倾向于平均性别比率的基因？

假定，一个象形海豹中出现了一个突变基因，该基因存在着使父母生育的大部分是女儿这样一种趋势。由于生物种群内不缺少雄性个体，因此不存在女儿寻找配偶的困难，制造女儿

的基因从而能够散布开来。这样，生物种群内的性别比率开始向雌性个体过剩的方向转变。从物种利益的观点出发，这种情况是不会发生的问题。我们已经讲过，因为只要有几个雄性个体就足以提供甚至一大批过剩的雌性个体所需要的精子。因此，从表面上看来，我们可以认为，制造女儿的基因不断地扩散，直到性比率到了一种不平衡的程度，即剩下的少数几个雄性个体搞得精疲力尽才能勉强应付。但是，试想那些生儿子的为数不多的父母，它们要享有多么巨大的遗传优势！凡是生育一个儿子的个体，就会有极大的机会成为几百个海豹的祖父或祖母。只生女儿的个体能确保几个外孙与孙女是无疑的，但同那些专事生儿子的个体所拥有的那种遗传上蔚为壮观的前景相比，就要大为相形见绌了。因此，生儿子的基因往往会变得多起来，而性别比率的钟摆就又要摆回来。

为简便起见，我们以钟摆的摆动来说明问题。实际上，钟摆绝不会向雌性占绝对优势的方向摆动那样大的幅度。因为性别比率一旦出现不平衡时，生儿子的这股自然选择压力就会开始把钟摆推回去。生育同等数目的儿女的策略，是一种进化上的稳定策略，就是说，凡偏离这一生殖策略的基因就要遭到损失。

我们的论述是以儿子的数目对女儿的数目为根据的，目的是为了使其简单易懂。严格说来，应该根据亲代投资理论进行解释，就是说以前面一章我们曾讨论过的方法，按亲代一方必须提供的所有食物和其他资源来进行计算。亲代对儿子和女儿的投资应该是均等的。在一般情况下，这意味着他们所生的儿子和女儿数目应该相等。但是，假如对儿子和女儿的资源投资额相应地不均等的话，那么性别比率出现同样程度的不均衡，在生物进化上也可以是稳定的。以象形海豹为例，生女儿同生

儿子的比例是三比一，而对每个儿子投资的食物和其他资源却是三倍于每一个女儿，以便使每个儿子成为超群的雄性，这种策略可能是稳定的。把更多的食物投资在儿子身上，使他既大又强壮，亲代就可能使之有更多的机会赢得“妻妾”这个最高的奖赏。但是这是一个特殊的例子。通常的情况是，在每个儿子身上的投资同在每个女儿身上的投资，数量大致相等，性别比率从数量上说一般是一比一。

因此，一个普通的基因在世代更迭的漫长旅程中，它大约要花一半的时间寄居于雄性个体中，另一半时间则寄居于雌性个体中。基因的某些影响只在一种性别的个体中表现出来。这些影响可以称为“性限制基因影响”(sex-limited gene effects)。控制阴茎长度的基因仅在雄性个体中表现出它的影响，但它也存在于雌性个体中，而且可能对雌性个体产生完全不同的影响。认为男性不能从其母体继承形成长阴茎的趋势是毫无道理的。

不论基因存在于两种个体的哪一种中，我们可以认为它会充分利用该物种个体所提供的一切机会。由于生物个体的性别有所不同，这些机会可能是很不相同的。作为一种简便的近似说法，我们可以再次假定，每一个体都是一架自私的机器，都竭尽全力维护自己的全部基因。对这样一架自私的机器来说，其最佳策略往往因其性别的不同而完全不同，即“因性而宜”。为了简洁起见，我们还是用老办法，把生物个体的行为当做是有目的的。和以前一样，我们要记住这不过是一种比喻的说法。实际上，生物个体是一架其程序由它自己的自私基因所盲目编制出来的机器。

让我们回过头来再来探讨一下，那一对在本章开始时我们提到的配偶。作为自私的机器，配偶双方都“希望”儿子和女

儿数目均等。在这一点上，他们没有任何争议。其分歧就在于，谁将承担抚养这些子女的主要责任？每一生物个体都希望存活的子女越多越好。在任何一个子女身上，他或她投资得越少，他或她能够生育的子女就会越多。显而易见，实现这种愿望的方法是诱使你的性配偶在对每一子女进行投资时付出比他或她理应承担的更多的资源，以便你自己脱身同另外的配偶再生子女。这种策略是一种两性都十分向往的策略，不过对雌性来讲，更难如愿以偿。由于她一开始就以其大而食物丰富的卵子，付出比雄性多的投资额。因此做母亲的从怀孕的时刻起，就对每个幼儿承担了比做父亲的更大的“义务”。如果幼儿一旦死亡，她比做父亲的要蒙受更大的损失。更确切的讲，为了把另一个新的幼儿抚养到同死去的幼儿同样大小，她今后必须比做父亲的进行更多的投资。如果她要花招，让做父亲的照料幼儿，而她却同另一个雄性个体私奔，父亲也可以将幼儿抛弃作为报复手段，而其所蒙受的损失，相对来说要小。因此，至少在幼儿发育的早期，如果有这种抛弃行为发生的话，一般是父亲抛弃母亲，而不是相反。同样，我们可以期望雌性个体对子女的投资多于雄性个体，从一开始直到整个发育期间都是如此。例如，在哺乳类动物中，在自己体内孕育胎儿的是雌性个体，幼儿降生之后，制造乳汁喂养幼儿的是雌性个体，抚养并保护幼儿的主要责任也落在雌性个体肩上。雌性个体受剥削，而这种剥削行为在生物进化上的主要基础是，卵子比精子大。

当然，在许多物种中，做父亲的确实也得非常勤奋，而且忠实地照料幼儿。即使如此，我们也必须估计到，在正常情况下，一定会有某种生物进化上的压力，迫使雄性个体略微减少一点对每个幼儿的投资，而设法同其他配偶生更多的子女。我们认为，基因如果说：“喂，身体呀，如果你是雄性的个体，

那就早一点离开你的配偶，去另外找一个雌性的个体吧，不必等到我的等位基因要你离开时才离开。”这样的基因往往在基因库中获得成功。这种生物进化上的压力在实际生活中随着物种的不同而产生大小悬殊的影响。在许多物种中，例如极乐鸟，雌性个体得不到雄性个体的任何帮助，抚养子女完全靠自己。还有一些物种，诸如三趾鸥，结成一雌一雄的配对，是相互忠诚的楷模，它们相互配合共同承担抚养子女的任务。这里，我们必须设想，某种生物进化上的对抗压力发挥了作用，对配偶的自私剥削，不仅能得到好处，一定也会受到什么惩罚。在三趾鸥中，这种惩罚超过了所得利益，不管怎样，只有在妻子有条件不依赖他人抚养幼儿的前提下，父亲抛弃妻子和幼儿才会有好处。崔弗斯对被配偶抛弃的母亲可能采取的各种行动方针进行了探讨。对她来说，最好的策略莫过于欺骗另一个雄性个体，使之收养她的幼儿，“以为”这就是他自己的幼儿。如果幼儿还是个尚未出生的胎儿，要做到这点恐怕并不太困难。当然，幼儿体内有她的一半基因，而上当受骗的父亲的基因一个也没有。自然选择会对雄性个体的这种上当受骗的行为进行严厉的惩戒，而且事实上，自然选择有利于那些雄性个体，他们一旦同新妻子结为配偶时就采取积极行动杀死任何潜在的继子或继女。这种现象很可能说明了所谓“布鲁斯效应”（Bruce effect）：雄鼠分泌一种化学物质，怀孕的雌鼠一闻到这种化学物质，就能够自行流产且只有在这种味道同其先前配偶的不同步时，它才流产。雄鼠就是用这种方式把潜在的继子或继女杀死，并使它的新妻子可以接受它的性追求的。顺便提一句，阿德雷竟把布鲁斯效应当成一种控制种群密度的途径！雄狮中也有同样的情况发生，它们新到达一个狮群时，有时会残杀既存的幼狮，可能因为这些幼狮不是它们自己生的。

雄性个体不需要杀死继子继女也能达到同样的目的。他在同雌性个体交配之前，可以把追求的时间拖长，在这期间驱走一切向她接近的雄性个体，并防止她逃跑。用这样的方法，他可以看到，在她子宫里有没有藏着任何小的继子或继女，如果有，就抛弃她。在后面我们将会讲到，雌性个体在交配之前为什么可能希望“订婚”期要长一些。这里我们谈一下雄性个体为什么也希望“订婚”期长一些。假定他能够使她同其他雄性个体脱离一切接触，这样有助于避免不知不觉地成为其他雄性个体所生子女的保护人。

假如被遗弃的雌性个体不能够欺骗新的雄性个体，使之领养她的幼儿，她还有其他的办法吗？这在很大程度上要取决于这个幼儿有多大。如果是刚受孕，事实上她已投资了整个卵子，可能还要多些，但将这个胎儿流产并尽快找一个新的配偶，对她仍旧是有利的。在这种情况下，流产对她未来的新丈夫也是有利的，因为我们已经假定她没有希望使他受骗。这点可以说明，从雌性个体的角度来看，布鲁斯效应是起作用的。

惨遭遗弃的雌性个体还有一种选择，即坚持到底，尽力设法自己抚养幼儿。如果幼儿已经相当大，这样做对她尤其有利。幼儿越大，在他身上已经进行的投资也就越多，她为了完成抚养幼儿这项任务所要付出的代价就越少。即使幼儿仍旧很幼小，但试图从她初期的投资中保存一些东西，对她可能仍是有利的，尽管她必须以加倍的努力才能喂养这个幼儿，因为雄性个体已经离去。幼儿体内也有雄性个体的一半基因，她可以在幼儿身上发泄怨恨而把幼儿抛弃，但这样做对她来讲并不是一件愉快的事情。在幼儿身上泄怨是毫无道理的。幼儿的基因有一半是她的，而且只有她自己面对目前的困境。

这样的事实似乎自相矛盾，对有被遗弃危险的雌性个体来

说，恰当的策略是，不等雄性个体抛弃她，她先离开他。即使她在幼儿身上的投资已经多于雄性个体，这样做对她仍可能是有利的。在某种情况下，谁首先遗弃对方谁就占便宜，不论是父亲还是母亲，这是一个令人不愉快的事实。正如崔弗斯所说，被抛弃的配偶往往陷入无情的约束。这是一种相当可怕但又是非常微妙的论点。父母的一方可能会这样讲：“孩子现在已经长得相当大，完全可以由我们当中一个抚养就可以了。因此，假定我能肯定我的配偶不会也离开的话，我现在离开对我是有好处的。假使我现在就离开，我的配偶就可以为他或她的基因的最大利益而努力工作。他或她将要被迫做出比我现在正在做出的还要激烈得多的决定，因为我已经离开。我的配偶‘懂得’，如果他或她也离开的话，幼儿肯定要死亡。所以，假定我的配偶要做的决定，对他或她的自私基因将是最有利的话，我断定，我自己的行动方针是，最好我先离开。因为我的配偶可能也正在‘考虑’采取和我完全相同的方针，而且可能来一个先下手为强，随时抛弃我！因此，我尤其应该先离开。”这样的父母是会主动抛弃对方的。这种自我独白，和以前一样，仅仅是为了说明问题。问题的关键是，自然选择有利于首先抛弃对方的基因，这仅仅是因为自然选择对随后抛弃对方的基因不利而已。

我们已经讲了雌性个体一旦被遗弃，她可能采取的一些行动。但所有这些行动总有一点亡羊补牢，犹未为晚之感。到底有什么办法让雌性个体减轻由于其配偶首先对她进行剥削而造成损失的程度呢？她手中握有一张王牌，她可以拒绝交配。在交易市场中，她是被追求的对象，她是有销路的卖方。这是因为她的嫁妆是一个既大又富营养的卵子，凡是成功地与之交配的雄性个体，都可为其后代获得一份丰富的食物储藏。雌性个

体在交配之前，能够据此进行激烈的讨价还价，而一旦进行交配，她就失去了手中的王牌——她把自己的卵子信托给了与之交配的雄性个体。激烈的讨价还价可能是一种很好的比喻。我们都很清楚，实际情况并非如此。有没有任何相当于激烈讨价还价的某种实际形式，能够借自然选择得以进化呢？我们认为主要有两种可能性，一种为“家庭幸福策略”（the domestic-strategy），一种为“大丈夫策略”（the he-man strategy）。

家庭幸福策略的最简单形式就是，雌性个体对雄性个体先审视一番，试图事先发现其忠诚和眷恋家庭生活程度的迹象。在雄性个体的种群中，成为忠诚的丈夫的倾向必然存在程度上的差异。雌性个体如能预先辨别这种特征，她们可以选择具有这种品质的雄性个体，从而使自己受益。雌性个体要做到这点。方式之一是，长时间地摆架子，要矜持一些。凡是没有耐心，等不及雌性个体最终答应与之交配的雄性个体大概不能成为忠诚的丈夫。雌性个体以坚持订婚期要长的方式，剔除了不诚心的求婚者，最后只同预先证明具有忠诚和耐久的品质的雄性个体交配。雌性矜持与忸怩作态是动物中一种常见的现象，求爱或订婚时间拉得长也很普遍。我们讲过，订婚期长对雄性个体也有利，因为雄性个体有受骗上当、抚养其他雄性个体所生幼儿的危险。

追求的仪式时常包括雄性个体在交配前所进行的重要投资。雌性个体可以等到雄性个体为其筑巢之后再答应与之交配，或者雄性个体必须喂养雌性个体以相当大量的食物。当然，从雌性个体的角度来讲，这是很好的事，但它同时也使人联想到家庭幸福策略的另一种可能形式。雌性个体先迫使雄性个体对它们的后代进行昂贵的投资，然后再交配，这样雄性个体在交配之后再抛弃对方，也就不会有好处了。会不会是这种

情况呢？这种观点颇具说服力。雄性个体等待一个矜持的雌性个体最终与之交配，是要付出一定代价的：它放弃了同其他雌性个体交配的机会，而且向该雌性个体求爱时要消耗它许多时间和精力。到它终于得以同某一具体雌性个体交配时，他和这个雌性个体的关系已经非常“密切”。假使他知道今后他要接近的任何其他雌性个体，也会以同样的方式进行拖延，然后才肯交配，那么，对他来说，遗弃该雌性个体的念头也就没有多大诱惑力了。

我们在一篇论文中曾指出，崔弗斯在这里的推理方面有一个错误。他认为，预先投资本身会使该生物个体对未来的投资承担义务。这是一种荒谬的经济学。商人永远不会说：“我在协和式客机上已经投资太多，现在把它丢弃实在不合算。”相反，他总是要问，即使他在这项生意中的投资数目已经很大，但为了减少损失，现在就放弃这项生意，这样做对他的未来是否有好处。同样，雌性个体迫使雄性个体在她身上进行大量投资，指望单单以此来阻止今后雄性个体最终抛弃她，这样做也是徒劳的。这种形式的家庭幸福策略还要取决于一种进一步的重要假定：即雌性个体的大多数都愿意采取同样的做法。如果种群中有些雌性个体是放荡的，随时准备欢迎那些遗弃自己妻子的雄性个体，那么对抛弃自己妻子的雄性个体就会有利，不论他对她的子女的投资已经有多大。

因此，在很大程度上取决于大多数雌性个体的行为。如果我们可以根据雌性个体组成集团的方式来考虑问题的话，就不会存在问题了。但雌性个体组成的集团，同我们在第五章中讲到的鸽子集团相比较，其生物进化的可能性也不会更大些。我们必须寻找生物进化上的稳定策略。让我们将史密斯分析攻击性对抗赛的方法运用于性别的问题上。³这种情况要比鹰和鸽子

的例子稍微复杂一点。因为我们将区分两种雌性策略和两种雄性策略。

同史密斯的分析一样，“策略”一词是指一种盲目的和无意识的行为程序。我们把雌性的两种策略分别称为矜持高傲（coy）和放荡淫乱（fast），而雄性的两种策略分别称为忠诚不贰（faithful）和薄情寡意（philanderer）。这四种策略在行为上的准则分别是：矜持的雌性个体在雄性个体经过长达数周而且代价昂贵的追求阶段之后，才肯与之交配；放荡的雌性个体毫不迟疑地同任何雄性个体进行交配。忠诚的雄性个体准备进行长时间的追求，而且交配之后，仍同雌性个体生活在一起，并帮助她抚养后代；薄情的雄性个体采取的行动原则是，如果雌性个体不立即同其进行交配，很快就会失去耐心，他们走开并另寻雌性个体；即使交配之后，他们也不会留下承担起做父亲的责任，而是去另寻新欢。情况同我们分析鹰和鸽的例子一样，并不是事实上只有这几种策略，而是通过对实行这几种策略会带来什么样的命运进行一番研究，是富于启发性的。

同史密斯一样，我们将采用一些任意假定的数值，表示各种损失的利益。为了更加带有普遍性，也可以用代数符号来表示，但数字更容易理解。我们假定亲代个体每成功地抚养一个幼儿可得+15个单位的遗传盈利。每抚养一个幼儿所付出的代价，包括所有食物、所有照料幼儿花去的时间以及为幼儿所承担的风险，是-20个单位。代价用负数表示，因为它们属于双亲的“支出”。旷日持久的追求中所花费的时间也是负数，就以-3个单位来代表这种代价。

现在，我们设想有一个生物种群，其中所有的雌性个体都属于矜持与羞怯忸怩型的，而所有的雄性个体都属于忠诚不贰型的。这是一个一雌一雄配偶制的理想社会。在每一对配偶

中，雄性个体和雌性个体所得的平均盈利都相等。每抚养一个幼儿，它们各获得 + 15 分，并共同承担所付出的代价 - 20 分，平均分摊，每方各为 - 10。它们共同支付拖长求爱时间的代价（罚 - 3 分）。因此，每抚养一个幼儿的平均盈利是： $+ 15 - 10 - 3 = + 2$ 。

现在我们假设有一个放荡的雌性个体溜进了这个生物种群。她干得很出色。她不必支付因拖延时间而花费的代价，因为她不沉湎于那种旷日持久的卿卿我我的爱情。由于生物种群内的所有雄性个体都是忠诚的，她不论跟哪一个结合都可以为她的子女找到一个好父亲。因此，她每抚养一个幼儿的盈利是 $+ 15 - 10 = + 5$ 。同她那些矜持的对手相比较，她要多收益 3 个单位。于是，放荡的基因开始散布开来。

如果放荡的雌性个体竟然获得如此巨大的成功，致使她们在种群内占据了统治地位，那么，雄性个体的营垒中，情况也会随之开始发生变化。截至目前为止，生物种群内忠诚的雄性个体占有垄断地位。如果现在生物种群中出现了一个薄情的雄性个体，他的景况会比其他的忠诚的竞争对手好过一些。在一个雌性个体都放荡不羁的种群内，对一个薄情的雄性个体来讲，这类货色比比皆是，唾手可得。如果能顺利地抚养一个幼儿，它净得盈利 + 15 分，而对另两种代价却分文不付。对雄性个体来说，这种不付任何代价指的主要是，它可以不受约束地离开并同其他雌性个体进行交配。他的每一个不幸的妻子都得独自和幼儿挣扎着生活下去，承担起 - 20 的全部代价，尽管她并没因在求爱期间浪费时间而付出代价。一个放荡的雌性个体结交一个薄情的雄性个体，其净收益即为 $+ 15 - 20 = - 5$ ；而薄情的雄性个体的收益却是 + 15。在一个雌性个体都放荡不羁的生物种群中，薄情的雄性基因就会像野火一样蔓延开来。

如果薄情的雄性个体得以大量地迅速增长，以至于在种群的雄性成员中占了绝对的优势，放荡的雌性个体将陷于可怕的困难处境。任何矜持的雌性个体都会享有很大的有利条件。如果矜持的雌性个体同薄情的雄性个体相遇，它们之间绝不会有什么结果。她坚持要把求爱的时间拉长；而他却断然拒绝并去寻找另外的雌性个体。双方都没有因浪费时间而付出代价。双方也各无所得，因为没有幼儿出生。在所有雄性个体都是薄情郎的种群中，矜持的雌性个体的净收益是零。零看上去是微不足道的，但比放荡不羁的雌性个体的平均得分 -5 要好得多。即使放荡的雌性个体在被薄情郎遗弃之后，决定抛弃她的幼儿，但她的一颗卵子仍旧是她所付出的一笔相当大的代价。因此，矜持的基因开始在种群内再次散布开来。

现在，我们谈谈这一循环性假设的最后一部分。当矜持的雌性个体大量增加并占据统治地位时，那些和放荡的雌性个体本来过着纵欲生活的薄情雄性个体，开始感到处境很难。一个个的雌性个体都坚持求爱时间要长，要长期考验对方的忠诚。薄情的雄性个体时而找这个雌性个体，时而又找那个雌性个体，但结果总是到处碰壁。因此，在一切雌性个体都很矜持的情况下，薄情雄性个体的净收益是零。如果一旦有一个忠诚的雄性个体出现，它就会成为同矜持的雌性个体交配的惟一雄性个体。那么他的净收益是 $+2$ ，比薄情的雄性个体要好一些。所以，忠诚的基因就开始增长，至此，我们就完成了这一周而复始的循环。

像分析攻击行为时的情况一样，按我们的说法，这似乎是一种无止境的震荡现象。实际上，并不存在任何震荡现象，这是能够加以证明的。⁴整个体系能够归到一种稳定状态上。如果你运算一下，就会证明，凡是矜持的雌性个体占全部雌性个体

的 $5/6$ ，忠诚的雄性个体占全部雄性的 $5/8$ 的生物种群在遗传上是稳定的。当然，这仅仅是根据我们开始时任意假定的那些特定数值计算出来的，但对其他任何随意假定的数值，我们同样可以轻而易举地算出新的稳定比率。

同史密斯的分析一样，我们没有必要认为存在两种不同种类的雄性个体以及两种不同种类的雌性个体。如果每一雄性个体能在 $5/8$ 的时间里保持忠诚，其余的时间去寻花问柳；而每一雌性个体有 $5/6$ 的时间矜持， $1/6$ 的时间纵情放荡，那同样可以实现进化上的稳定状态。不管你怎样看待 ESS，它的含义是凡是一种性别的成员偏离其适中的稳定比率时，这种倾向必然受到另一种性别在策略比率方面相应变化的惩罚，这种变化对原来的偏离行为发生不利的影响。生物进化上的稳定策略 ESS 因此得以长期保持。

我们可以得出这样的结论，主要由矜持的雌性个体和忠诚的雄性个体组成的种群，能够进化是肯定无疑的。在这样的情况下，家庭幸福策略对于雌性个体来说，实际上看来是行之有效的。我们就不必再考虑什么由矜持的雌性个体组成的集团了，其实矜持对雌性个体的自私基因是有利的。

雌性个体能够以各种各样的方式将这种矜持形式的策略付诸实践。我们已经提到过，雌性个体可能拒绝同还没有为它筑好巢、至少还没有帮助它筑造一个巢的雄性个体交配。在许多一夫一妻制的鸟类中，情况的确如此，巢不筑好不交配。这样做的效果是，在受孕的时刻，雄性个体对幼儿已经付出的投资要远较其一些廉价的精子为多。未来的配偶必须为它筑造一个巢，这种要求是雌性个体约束雄性个体的一种有效手段。我们不妨说，只要能够使雄性个体付出昂贵的代价，不论是什么，在理论上几乎都能奏效，即使付出的这种代价，对尚未出生的

幼儿并没有直接的益处。如果一个种群的所有雌性个体都强迫雄性个体去完成某种艰难而代价昂贵的任务，如杀死一条龙或爬过一座山然后才同意交配，在理论上讲，它们能够降低雄性个体在交配后不辞而别的可能性。企图遗弃自己的配偶，并要和另外的雌性个体交配以更多地散布自己基因的任何雄性个体，一想到必须还要杀死一条龙，就会打消这种念头。然而，事实上雌性个体是不会将杀死一条龙或“寻求圣杯”这样专横的任务硬派给她们的求婚者的。因为如果有一个雌性个体对手，她指派的任务尽管困难程度相同，但对她以及她的子女却有更大的实用价值，那么她肯定会优越于那些充满浪漫情调、要求对方为爱情付出毫无意义的劳动的雌性个体。杀死一条龙或在爱河中游泳，也许比筑造一个巢穴更具浪漫色彩，但却远远没有后者实用。

我们前面提到过的，雄性个体做出的具有求爱性质的喂食行动对于雌性个体也是有用的。人们通常认为鸟类的这种行为是雌性个体的某种退化现象，它们恢复了雏鸟时代的幼稚行为。雌鸟向雄鸟要食物，讨食的姿态像雏鸟一样。有人认为，这种行为对雄鸟具有自然的诱惑力，这时雌鸟不管能得到什么额外的食物，她都需要，因为雌鸟正在建立储存，以便致力于制造很大的卵子。雄鸟的这种具有求爱性质的喂食行为，也许是一种对卵子本身的直接投资。因此，这种喂食行为能够缩小双亲在对幼儿的初期投资方面存在的差别的悬殊程度。

其他几种昆虫和蜘蛛也存在这种求爱性质的喂食现象。很显然，有时这种现象完全可以作另外的解释。我们提到过的螳螂的例子，雄螳螂可能有被体型较大的雌螳螂吃掉的危险，因此能够减少雌螳螂的食欲，可能是对他最有利的东西。不幸的雄螳螂是通过这种令人毛骨悚然的行动，对其子女进行投资

的。雄螳螂被作为食物吃掉，是为了帮助制造卵子，而且储存在雄螳螂尸体内的精子随之使吃掉它的雌螳螂的卵子受精。

采取家庭幸福策略的雌性个体如果仅仅是从表面上观察雄性个体，试图辨别它的忠诚品质，这样的雌性个体容易受骗。雄性个体只要能够冒充成忠诚的爱好家庭生活的类型，而事实上是把遗弃和不忠诚的强烈倾向掩盖起来，他就具有一种很大的有利条件，只要过去被他遗弃的那些妻子能有机会将一些幼儿抚养大，这个薄情的雄性个体比起一个既是忠诚的丈夫又是忠诚的父亲的雄性对手，能把更多的基因传给后代，使雄性个体进行有效欺骗的基因在基因库中处于有利地位。

相反，自然选择却往往有利于善于识破这种欺骗行为的雌性个体。欲做到这一点，雌性个体在有新的雄性个体追求时，要显得特别可望而不可及，在以后的一些繁殖季节中，一旦去年的配偶有所表示，就要毫不犹豫，立刻接受。这样对那些刚开始第一个繁殖季节的年轻的雄性个体来说，不论它们是否是骗子，都会自动受到惩罚。天真无知的雌性个体在第一年所生的一窝小动物中，体内往往有比例相当高的来自不忠诚的父亲的基因。忠诚的父亲在第二年及后几年中却具有优势，因为它有了一个可靠的配偶，不必每年都要重复那种浪费时间、消耗精力、旷日持久的求爱仪式。在一个生物种群中，如果大部分的个体都是经验丰富而不是天真幼稚的母亲的女儿——在任何生存时间长的物种中，这是一个合乎情理的假设——忠诚而又模范父亲性格的基因在基因库中将会取得优势。

为简便起见，我们把雄性个体的性格讲得似乎不是纯粹的忠诚就是彻头彻尾的欺诈。事实上，更有可能的是，所有的雄性个体多少都有点不老实，他们的程序编制就是为了利用机会去占他们配偶的便宜，所有的生物个体都有这样的特征。由于

自然选择增强了每一个配偶发现对方不忠诚行为的能力，因此使重大的欺骗行为降到了相当低的水平。雄性个体比雌性个体更能从不忠诚的行为降到相当低的水平，雄性个体比雌性个体更能从不忠诚的行为中得到好处。即使在一些物种中，雄性个体表现出很大程度的亲代利他主义行为，但我们必须看到，他们付出的劳动往往比雌性个体要少些，而且随时潜逃的可能性更大些。鸟类和哺乳类动物中，通常存在这种情况是肯定无疑的。

但是，也存在着一一些物种，其雄性个体在抚养幼儿方面付出的劳动实际上比雌性个体还多。鸟类和哺乳类动物中，这种父方的献身精神是极少有的，但在鱼类中却很常见。什么原因呢？⁵这种现象是对自私基因理论的挑战，为此我们长时间以来也感到迷惑不解。最近，卡利色（T.R. Carlisle）小姐在一个研究班上提出了一个很有独创性的解释，由此，我深受启发。她以上面我们提及的崔弗斯的“无情的约束”概念去阐明下面这种现象。

许多种类的鱼是不交尾的，它们只是把性细胞射到水里。受精就在广阔的水域里进行，而不是在一方配偶的体内。有性生殖也许就是这样开始的。另一方面，生活在陆地上的动物如鸟类、哺乳动物和爬虫等却无法进行这种体外受精，因为它们的性细胞容易干燥致死。一种性别的配子——雄性个体的，因为其精子是可以流动的——被引入另一种性别个体——雌性个体——的湿润的内部。上面所说的只是事实，而下面的却是概念的东西。居住在陆地上的雌性动物交配后就承受胎儿的实体。胎儿存在于她体内。即使她把已受精的卵子立即生下来，做父亲的还是有充裕的时间不辞而别，从而把崔弗斯所谓的“无情的约束”强加在这个雌性个体身上。不管怎样，雄性个

体总是有机会事先决定遗弃配偶，从而迫使做母亲的作出抉择，要么抛弃这个新生幼儿，让它死去；要么把它带在身边并抚养它。因此，在陆地上的动物当中，照料后代的大多数是母亲。

但是，对鱼类及生活在水中的其他动物而言，情况有了很大的差别。如果雄性动物并不直接把精子送进雌性体内，我们就不一定可以说，做母亲的受骗上当，被迫“照管幼儿”。配偶的任何一方都可以有机会逃之夭夭，让对方照管刚受精的卵子。说起来还存在这样一个可能性：倒是雄性个体常常更易于被遗弃。对谁先排出性细胞的问题，看来可能展开一场生物进化上的争斗。首先排出性细胞的一方享有这样一个有利条件——它能把照管新生胎儿的责任推给对方。另一方面，首先放精或排卵的一方必然要冒一定的风险，因为它的未来的配偶不一定跟着就排卵或放精。在这种情况下，雄性个体处于不利地位，因为精子较轻，比卵子更易散失。如果雌性个体排卵过早，就是说，在雄性个体还未准备好放精就产卵子，这关系不大。因为卵子体积较大，也比较重，很可能集结成一团，一时不易散失。所以说，雌性鱼可以冒首先排卵的“风险”。雄性鱼就不敢冒这样的风险，因为它过早放精，精子可能在雌性鱼准备排卵之前就散失殆尽，那时雌性鱼即使再排卵也没有实际意义。鉴于精子易于散失，雄性鱼必须等待一雌性鱼排卵后才在卵子上放精。但这样，雌性鱼就有了难得的几秒钟时间可以趁机溜走，把受精卵丢给雄性鱼照管，使之陷入崔弗斯所说的进退两难的境地。这个理论很好地说明，为什么水中的雄性动物照料后代的现象很普遍而在陆上的动物中却很少见。

现在，我谈谈鱼类以外的另一种雌性动物采取的策略，即大丈夫策略。在采取这种策略的物种中，事实上，雌性动物对

得不到孩子们的爸爸的帮助已不再计较，而把全部精力用于培育优质基因。于是它们再次把拒绝交配作为武器。它们不轻易和任何雄性个体交配。总是慎之又慎，精心挑选，然后才同意和选中的雄性个体交配。某些雄性个体确实比其他个体拥有更多的优质基因，这些基因有利于提高子女的生育机会。如果雌性动物能够根据各种外在的迹象判断哪些雄性动物拥有优质基因，她就能够使自己的基因和它们的优质基因相结合而从中获益。以赛艇桨手的例子来类比，一个雌性个体可以最大限度地减少她的基因由于与蹩脚的桨手搭档而受到连累的可能性。她可以为自己的基因精心挑选优秀的桨手作为合作者。

一般地说，大多数雌性动物对哪些才是最理想的雄性动物不会发生意见分歧，因为她们用以作为判断的依据都是一样的。结果，和雌性个体的大多数交配是由少数这几个幸运的雄性个体进行的。他们是能够愉快胜任的，因为他们给予每一雌性个体的仅仅是一些廉价的精子而已。象形海豹和极乐鸟大概也是这种情况。雌性动物只允许少数几只雄性动物坐享所有雄性动物都梦寐以求的特权，一种追求私利的策略所产生的特权，雌性生物个体总是毫不含糊，成竹在胸，只允许最够格的雄性个体享有这种特权。

雌性动物试图挑选优质基因并使之和自己的基因相结合，按照她的观点，她孜孜以求的是哪些优秀条件呢？其中之一就是具有较强的生存能力的迹象。任何向她求爱的生物个体已经证明，他至少有能力活到成年，但她不一定就能够证明，他能够活得更久些。凡是选择年老雄性个体的雌性个体，同挑选在其他方面表明拥有优质基因的年轻个体的雌性个体相比，前者生的后代并不见得就多些。

其他方面指的是什么？可能性很多。也许是表明能够捕获

食物的强韧的肌肉，也许是表明能够逃避捕食者的长腿。雌性个体如能将其基因和这些特性结合起来可能是有好处的，因为这些特性在她的儿女身上或许能发挥很好的作用。因此，我们首先必须设想存在这样的雌性动物，她们选择雄性个体是根据表明拥有优质基因的万无一失的可靠迹象。不过，这里牵涉到达尔文曾经发现的一个非常有趣的问题，费希尔对此也进行过有条理的阐述。即在雄性生物相互竞争，希望成为雌性个体心目中的大丈夫的社会里，一个做母亲的能为其基因所做的最大的一件好事是，生一个日后会成为令人刮目相看的大丈夫的儿子。如果做母亲的能保证她的儿子将成为少数几个走运的雄性个体中的一个，在他长大之后会赢得社会里的大多数交配机会，那么，这个做母亲的将会有许多孙子孙女。这样说来，一个雄性个体所能拥有的最可贵的特性之一，在雌性个体看来只不过是性感而已。一个雌性个体和一个诱人非凡并具有大丈夫气概的雄性个体交配，很可能养育出对第二代雌性个体具有吸引力的儿子。这些儿子将为其母亲生育许多孙子孙女。这样，我们原来认为雌性个体选择雄性个体是着眼于如发达的肌肉那种显然是有实用价值的特性，这种特性一旦在某一物种的雌性个体中普遍被认为是一种具有吸引力的东西时，自然选择就会仅仅因为具有吸引力而继续有利于这种特性。

雄极乐鸟的尾巴作为一种过分奢侈的装饰，可能是通过某种不稳定的、失去控制的过程进化而来的。⁶在开始的时候，雌性个体选中尾巴稍许长一些的雄性个体，在她心目中这是雄性个体的一种可取的特性，也许因为它象征着健壮的体魄。雄性个体身上的短尾巴很可能是缺乏某种维生素的征象——说明该个体觅食能力差。或许短尾巴的雄性动物不善于逃避捕食者，因此尾巴被咬掉一截。请注意，我们不必假定短尾巴本身是能

够遗传的，我们只需假定短尾巴可以说明某种遗传上的缺陷。不管怎样，我们可以假定，早期的极乐鸟物种中，雌鸟偏爱尾巴稍微长一些的雄鸟。只要存在某种促进雄鸟尾巴长度发生自然变化的遗传因素，随着时间的推移，这个因素就会促使种群中雄鸟尾巴的平均长度增加。雌鸟遵循的一条简单的准则是：把所有的雄鸟都打量一番，并挑选尾巴最长的一只，如此而已。背离这条准则的雌鸟准会受到惩罚，即使尾巴已经变得如此之长，实际上成了雄鸟的累赘。因为一个雌鸟如果生出儿子尾巴不长，她的儿子就不可能被视为是有吸引力的。只有在尾巴确实已长到可笑的程度，因而它们的明显缺点开始抵消性感这方面的优点时，这个趋向才得以终止。

这是一个令人难以接受的论点；自达尔文初次提出这个论点并把这个现象称为“性选择”以来，已有不少人对此表示怀疑。扎哈维就是其中之一，他的“狐狸，狐狸”论点我们已经看到过。作为一个对立面，他提出截然相反的“累赘原理”（handicap principle）。⁷他指出，正是因为雌性生物个体着眼于选择雄性个体的优质基因，才使雄性弄虚作假有了市场。雌性个体所选择的发达肌肉可能真的是一个优点，但有什么东西阻止雄性个体卖弄假肌肉呢？这些假肌肉并不比我们人类的棉花垫肩更具实质内容。如果雄性个体卖弄假肌肉反而比长出真肌肉省事，性选择应有利于促使个体长出假肌肉的基因。可是，要不了多久，逆向选择（counter-selection）将促使能够看穿这种欺骗的雌性个体进化。扎哈维的基本前提是，雌性个体终将识破虚假的性卖弄。因此他得出的结论是，真正能够成功的是那些从不故弄玄虚的雄性个体。他们掷地有声地表明他们是老老实实的。如果我们讲的是肌肉，那么，装出肌肉丰满的样子的雄性个体很快就要为雌性个体所识破。反之，以相当于举重等

动作显示其肌肉真正发达的雄性个体是能够获得雌性依赖的。换句话说，扎哈维认为，一个大丈夫不仅看上去要像一个健全的雄性个体，而且要真的是一个健全的雄性个体，否则不易轻信的雌性个体是会嗤之以鼻的。所以，只有是货真价实的大丈夫，他的炫耀行为才能进化。

迄今为止，扎哈维的理论还没有什么问题。下面，我们要谈的是他的理论中使人难以接受的那一部分。他认为，尽管极乐鸟和孔雀的长尾巴，鹿的巨角以及其他的性选择的特性，看起来是这些生物个体的累赘，因而始终是不合理的现象，这些特征之所以进化正是因为它们构成的累赘。一只雄鸟长了一条长长的、笨重的尾巴，为的就是要向雌鸟夸耀，说明尽管他有这样一条长尾巴，像他这样一个健壮的大丈夫还是能够活下去。试想，如果有一个妇女看到两个男人赛跑，最后两人同时到达终点，但其中一个还背着重物，这个女人自然会得出一个结论，那个身负重担的男人才是真正的优胜者。

这个理论很难使人信服。尽管现在我所持的怀疑态度已经不像我当初听到这个论点时那么坚决了。当时我们就指出，根据这种理论可以得出这样的逻辑结论：生物进化的结果应该使雄性个体只有一条腿和一只眼睛。扎哈维是以色列人，他立即反驳我们说：“我们最好的将军中有些是独眼的！”不过问题还是存在的，动物累赘的论点似乎带有很本性的矛盾。如果动物累赘是真实的，这种论点的实质就是要求累赘必须是真实的，累赘本身正如它可能吸引雌性个体一样，同样对该个体的后代肯定是一种惩罚。因此，不管怎样，至关重要的是这个累赘不能传给女儿。

如果我们以基因语言来表达动物产生累赘的理论，我们大概可以这样说：使雄性个体长出如长尾巴之类的累赘的基因在

基因库里变得多起来，因为雌性个体选择身上有累赘物的雄性个体。这种情况的产生是因为，使雌性个体作出这种选择的基因在基因库里也变得多起来的缘故。这是因为对身上长着累赘物的雄性个体有特殊感情的雌性个体，往往会自动地选择在其他方面拥有优质基因的雄性个体。理由是，尽管身负这种累赘物，这些雄性个体已成功地活到成年。这些拥有“其他”方面优点的基因将使其后代具有健壮的体格。因此这些具有健壮体格的后代得以存活并繁殖使个体生长累赘物的基因，以及使雌性个体选择身负累赘物的雄性个体的基因。倘若促使生长累赘物的基因仅仅在儿子身上发挥作用，就像促使对累赘物产生性偏爱的基因仅仅影响女儿那样，这个理论也许可以成立。如果我们只是以文字对这个理论去进行论证，我们就无从知道这个理论是否正确。如果我们能以数理模式来再现这种理论，我们就能更清楚地看到它的正确程度。到目前为止，那些试图以模型来表现累赘原理的数理遗传学家都失败了。这可能是因为这个原理本身不能成立，也可能是因为这些数理遗传学家不够水平。其中有一位便是史密斯。但我总感觉到前者的可能性较大。

如果一只雄性动物能以某种方式证明他比其它雄性动物更优越，而这种方式又无需故意使自己身负累赘，那么他无疑会以这种方式增加他在遗传方面取得成功的可能性。因此，象形海豹赢得并确保他的“妻妾”们的爱情，靠的不是他对雌性个体具有吸引力的堂堂仪表，而是简单地靠暴力把那些妄图接近其“妻妾”的任何雄性象形海豹撵走。海豹“妻妾”的主人大都能够击败这种潜在的掠夺者。他们所以拥用大量“妻妾”，显然是因为他们有这样的能力。掠夺者很少能够取胜，因为他们如果能够取胜，他们早就应该成为“妻妾”的主人了！因

此，凡是只同“妻妾”的主人交配的雌性象形海豹，就使她的基因和健壮的雄性象形海豹相结合，而这只雄性象形海豹有足够的力量击退一大群过剩的、不顾死活的单身雄性象形海豹所发动的一次又一次的挑衅。这只雌性象形海豹的儿子如果走运的话，他就能继承其父亲的能力，也拥有一群“妻妾”。事实上，一只雌性象形海豹没有很大的选择余地，因为如果她有外遇，她就要遭到“妻妾”主人的痛打。不过，跟能在搏斗中取胜的雄性个体结合的雌性个体，能够为她的基因带来好处，这条原理是站得住脚的。我们已经看到这样一些例子，即一些雌性个体宁愿和拥有地盘雄性个体交配，另外一些宁愿和在统治集团里地位高的雄性个体交配。

到这里，我们的内容可以归结为如下，我们看到在动物界中各种不同的繁殖制度——“一雌一雄”、“雌雄乱交”和“妻妾”等等——都可以理解为雌雄两性间利害冲突所造成的现象。雌雄两性的个体都“想要”在其一生中最大限度地增加它们的全部的繁殖成果。由于精子和卵子之间在大小和数量方面存在根本性的差别。雄性个体一般地说大多倾向于雌雄乱交，从而缺乏对后代的关注。雌性个体有两种可供利用的对抗策略。在上面我们曾经称之为大丈夫策略和家庭幸福策略。一个物种的生态环境将决定其雌性个体倾向于采取其中的哪一种策略，同时也决定雄性个体如何作出反应。事实上，在大丈夫策略和家庭幸福策略之间还有许多居中的策略。我们已经看到，有时候，做父亲的甚至比做母亲的更关心孩子们的生活。本书不打算描述某些具体动物物种的生活细节。因此这里不准备讨论是什么促使一个物种倾向于某种繁殖制度而不倾向于另一种繁殖制度。我们要探讨的是普遍存在于雌雄两性之间的差异，并说明如何解释这些差异。因此我们不想强调两性间差异

不大的那些物种；一般地说，这些物种的雌性个体喜欢采取家庭幸福策略。

首先，动物的雄性个体往往是通过鲜艳的色彩以吸引异性，而雌性个体往往满足于单调的色彩。两性个体都力图避免被捕食者吃掉，因此两性个体都会经受某种生物进化上的压力，使它们的色彩单调化。鲜艳的色彩也会吸引捕食者，犹如吸引异性伴侣一样。用基因语言来说，这意味着使个体色彩变得鲜艳的基因，比使个体色彩单调的基因，更可能被捕食者吃掉而结束生命。另一方面，促使生物个体具有单调色彩的基因不像促使个体具有鲜艳色彩的基因那么容易进入下一代的体内，因为色彩单调的生物个体不会吸引异性配偶。这样就存在两种相对矛盾的选择压力：捕食者倾向于消灭基因库里色彩鲜艳的基因，而性配偶则倾向于消灭色彩单调的基因。和其他许多情况下一样，有效的生存机器可以认为是两种相对矛盾的选择压力之间折衷的产物。我们感兴趣的是，雄性个体的最适当的折衷方式似乎不同于雌性个体的最适当的折衷方式。这种情况当然和我们把雄性个体视为下大赌注以博取巨额赢款的赌徒完全一致。因为雌性个体每产生一个卵子，雄性个体就可以生产数以百计的精子，因此种群中的精子在数量上远远超过卵子。所以任何一个卵子比任何一个精子实现性融合（sexual fusion）的机会要大得多。相对而言，卵子是有价值的资源。因此，雌性个体不必像雄性个体那样具有性吸引力就能保证它的卵子有受精的机会。一个雄性个体的生殖能力完全可以使一大群雌性个体受孕，生育出一大批子女。即使一只雄性个体因为有了美丽的长尾巴而引来了捕食者或缠结在丛林中而过早死亡，他在死前可能已经繁殖了一大群子女。一只没有吸引力或色彩单调的雄性个体，甚至可能和雌性个体同样长寿，他的子

女却很少，因而他的基因不能世代相传。一个雄性个体如果失传了他的不朽的基因，那他即使占有了整个世界又将怎么样呢？

另一个普遍性的性区别是，雌性个体在和谁交配的问题上比雄性个体更爱挑剔。不管雌性个体还是雄性个体，为了避免和其他物种的成员交配，这种挑剔还是必要的。从各个方面来看，杂交行为是不好的。有时，像人和羊交配一样，这种行为并不产生胚胎，因此损失不大。然而，当比较接近的物种如马和驴杂交时，这种损失，至少对雌性配偶来说，可能是相当大的。一个骡子胚胎可能由此形成，并在她的子宫里呆上十一个月。骡子消耗母体全部亲代投资的很大一部分，不仅包括通过胎盘摄取的食物，以及后来吃掉的母乳，而且最重要的是时间，这些时间本来可用于抚养其他子女的。骡子成年以后，它却是没有繁殖力的。这可能是因为，尽管马和驴的染色体很相像，使它们合作建造一个健壮的骡子躯体，但它们又不尽相像，以致不能在减数分裂方面进行适当的合作。不管确切的原因是什么，从母体基因的观点来看，母体为抚育这只骡子而花掉的非常大量的资源全部浪费了。雌驴子应当十分谨慎，和她交配的必须是一只驴子，而不是一匹马。任何一个驴子基因如果说，“喂，如果你是雌驴，那就不管他是马还是驴，只要他是盛年的雄性个体，你都可以和他交配”，这一基因下次就可能跑到骡子的体内，结果将是死路一条。母体花在这只幼骡身上的亲代投资将大大降低她养育有生殖力的驴子的能力。另一方面，如果雄性个体和其他不同物种的成员交配，他的损失不会太大，尽管他从中也得不到什么好处。但我们却可以认为，在选择配偶的问题上，雄性个体不必过分苛求。凡是对这种情况进行过研究的人都会发现情况确实是如此。

即使在同一物种中，挑剔的情况还是会有的。同一血统之间的交配，和杂交一样，可能产生不利于遗传的后果，因为在这种情况下，致命的或半致命的隐性基因会获得公然活动的机会。这种情况再次使雌性个体的损失比雄性个体大，因为母体花在某一幼儿身上的资源总是要大些。凡是存在乱伦禁忌的地方，我们可以认为雌性个体会比雄性个体更严格地遵守这种禁忌。如果我们假定在乱伦关系中，年龄较大的一方相对来说更有可能是主动者的话，那么我们应该看到，雄性个体年龄比雌性个体年龄大的乱伦行为一定较雌性个体年龄比雄性个体年龄大的乱伦行为普遍。譬如，父/女乱伦应该比母/子乱伦更普遍。兄弟/姐妹乱伦行为的普遍性介乎两者之间。

一般地说来，雄性个体比雌性个体往往有更大的乱交倾向。雌性个体只能以比较慢的速度生产有限的卵子，因此，她和不同的雄性个体进行频繁的交配不会有什么好处。另一方面，雄性个体每天能生产数以百万计的精子，如果他利用一切机会和尽量多的雌性个体交配，他只会从中得到好处而不会有任何损失。事实上，过于频繁的交配行为对雌性个体的害处并不是绝对的大，但是好处肯定也是没有的。雄性个体却能乐此不疲，不管他和多少个不同的雌性个体交配，从来也没有过量的时候。“过量”这个字眼对雄性个体来说没有实际意义。

我们没有明确地提到人类，当我们思考有关生物进化的论点时，我们总是避免联想到我们自己的物种和我们自己的经验。生物雌性个体只有在对方在一定程度上表明能够长期忠贞不渝时才肯与之交配，这种做法对我们来说并不陌生。这可能说明，人类的妇女采取的是家庭幸福策略，而不是大丈夫策略。事实上，人类社会大多数实行一夫一妻制。在我们自己的社会里，父母双方对子女的亲代投资都是巨额的，而且没有明

显的不平衡现象。母亲直接为孩子们操劳，所做的工作比父亲多。父亲常以间接的方式辛勤地工作，为孩子们提供源源不断的物质资源。另一方面，有些人类社会则有杂交的习俗，有些则实行妻妾制度。这种令人惊讶的多样性说明，人的生活方式在很大程度上取决于文化而不是基因。然而，更可能的是，男人大多倾向于杂交，女人大多倾向于一夫一妻。根据生物进化的理论，我们也可以预见到这两种倾向。在一些具体的社会里，哪一种倾向占上风取决于具体的文化环境，正如在不同的动物物种中，要取决于具体的生态环境一样。

我们人类社会有一个肯定与众不同的特点。这就是性别的炫耀行为。我们已经看到，根据生物进化的理论，凡有不同性别个体存在的地方，喜欢炫耀的应该是男人，而女人则喜欢朴实无华。在这一点上，现代的西方男人无疑是一个例外。当然，有些男人衣饰鲜艳，有些女人衣饰朴素，这也是事实。大多数的情况下，在我们的社会里，像孔雀展示尾巴一样炫耀自己的毫无疑问是妇女，而不是男人。女人们在不停地勾画她们的脸和粘上假睫毛。除了特殊情况下，比如在演戏时，男人是不干这些事情的。女人们似乎十分在意她们的外表，连女性杂志和刊物也在鼓励她们这样做。男性杂志却较少地关注性方面的吸引力问题。如果有一个男人出乎意料地刻意打扮的话，那么他在男人和女人中间就会引起许多的猜疑。人们在谈话中提及女人时，不免议论她们如何有性魅力；一旦提及男人时，内容就和性别关系不大了。无论谈话的人是男人还是女人，都是如此。

面对这些客观事实，生物学家也感到疑惑，他们观察到的社会是一个女人争夺男人而不是男人争夺女人的社会。在极乐鸟的例子中，我们认为雌鸟的色彩之所以朴素是因为它们不需要争夺雄鸟。雄鸟色彩鲜艳华丽，因为雌鸟供不应求，对雄鸟

可以百般挑剔。雌极乐鸟之所以供不应求是因为卵子这种资源比精子稀少。现代的西方男性到底发生了什么变化？男人果真成为被追求的性对象了吗？他们真的因供不应求而能百般挑剔吗？如果情况果真如此，那又是为什么呢？

第十章 欺软怕硬

我们已经研究了相同物种的生存机器之间的相互作用——亲代的、两性的以及攻击性的等等之间的相互作用。不过，在动物的相互作用中，似乎还有另一些值得人们注意的方面，它们显然并未包括在上述三种范围内。许多动物具有的群居习性即是其中的一个方面。鸟、昆虫、鱼、鲸鱼乃至生活在平原上的哺乳动物，活动时总是集群而出，觅食时一般也成群结队，浩浩荡荡。这些动物集体中的成员通常属于同一物种，也有例外情况。斑马和角马就经常混在一起活动，人们有时也可以看到不同物种的鸟类聚集成群。动物的群居生活可以为一个自私个体带来许多的好处。这里，我们不准备逐一罗列，只讨论几个带有启发性的例子。其中我们还要重新讨论以前那些明显的利他行为的例子。其中必然要涉及到对群居昆虫的讨论；事实上，如果避而不谈群居昆虫，对动物利他行为的论述就不可能全面。最后，本章诸多内容中，将涉及相互利他行为这个重要概念，即“于人方便，自己方便”的原则。

动物聚居在一起，肯定是因为它们的基因从群居生活的交往中得到的好处多一些，而付出的代价少一些。鬣狗成群猎食

时能够捕捉到比它们单独活动时大得多的野兽，虽然捉到野兽后要分食，但是对于参加集体狩猎的每一个自私个体来说还是值得的。某些蜘蛛齐心协力织造一张巨大的公共的蜘蛛网，大概也是出于类似的原因。为了取暖，帝企鹅紧紧地拥挤在一起。相互挤在一起后，每一只帝企鹅暴露在外的身体要比自己独处时小得多。鱼群在水中游弋时，如果一条跟在另一条后面，同时保持一定的倾斜度，可以从前一条鱼所激起的湍流中获得流体力学方面的好处。这可能就是鱼类成群结队一起游的一方面的理由。怎样利用空气的湍流来减轻空气阻力，也是自行车运动员所必须熟悉的一种窍门。鸟类在飞翔时组成 V 字形，可能也是为了这个缘故。由于飞在最前头的一只鸟处于不利地位，因此这些鸟类大概都要尽量避免担任这个角色。很可能，它们轮流担任这个非自愿的领航员。这是一种延迟的相互利他行为，这种形式的利他行为以后再加以论述。

群居生活可能带来的好处，很多情况下与避免被捕食吃掉有关。汉密尔顿在一篇题为《自私兽群的几何学》论文里精辟地提出一个理论。为了不致引起误会，我们要强调的是，所谓的“自私兽群”是指由“自私个体组成的兽群”。

我们再从一个简单的“模式”说起。模式虽然是抽象的，但它能够帮助我们理解真实的客观世界。设想有一群动物正受到一只捕食者的追捕。最靠近捕食者的那只动物往往最先受到攻击。对捕食者来说，这种策略是合理的，因为这样可以节约精力。但是，对成为猎物的动物而言，这种策略却出现了一种有趣的后果。即这一群争相逃命的动物每一只都力图避免处于最靠近捕食者的位置。如果动物们老远就发现了捕食者，它们只要逃走就行了。即使捕食者悄悄地突然出现，如隐藏在茂密草丛中的猛兽那样时，每一只动物还是随机应变，尽量避免处

于最接近捕食者的位置。我们可以这样想象，每一只被追捕的动物周围都有一个“危险区域”。在此区域里，从任意一点到这只动物的距离都短于从该点到其他任何一只动物的距离。譬如说，如果一群被追逐的动物在移动时形成一个规则的几何图形，彼此之间有一定的间隔，那么，每一只动物（除非它正好处在边缘上）的危险区域大体上是个六边形。如果捕食者正好潜伏在生物个体 A 的六角形危险区域内，个体 A 就随时有被吃掉的危险。处于兽群边缘上的生物个体特别容易受到攻击，因为它们的危险区相对地说不是一个小小的六角形，而是有一个开口端，开口端外一片广阔地域都是它们的危险地带。

显然，一个头脑清醒的生物个体总会尽量缩小其危险区域。尤其是尽力避免处于兽群的边缘位置。如果它发觉自己已处于边缘位置，它会立即采取行动，向中心地区移动。遗憾的是，群体边缘上总得有“人”，每一生物个体都希望这个“人”最好不是自己！因此，一群动物在前进时，处于边缘的生物个体不停地往中心移动。假如这是一群松散杂乱的动物，这种向群体中心移动的倾向，很快就会使动物们挤成一团。即使我们的动物模式开始时没有任何聚拢的倾向，被追捕的动物们开始时也是随意分散的，但自私的动机将会促使每一个生物个体试图把自己挤进其他个体中间以缩小自己的危险区域。这样，动物拥挤的集群迅即形成，而且会变得越来越稠密不堪。

在实际生活中，动物的这种聚拢倾向显然受到各种阻力的限制，否则的话，这些动物就要乱作一团，彼此弄得精疲力尽。可是，这个模式还是很有意思的，因为它说明了即使是一些极其简单的假说也可以导致动物倾向于聚拢的结论。有人提出一些比较复杂的模式。这些模式虽然具有更大的实际意义，但是汉密尔顿提出的这个比较简单的模式并没有因此而降低其

价值。后者有助于我们研究动物为什么聚拢在一起的现象。

在自私的兽群模式中，动物本身并不容许存在合作性的相互作用。这里没有任何利他的行为，有的只是每一个生物个体为了私利而相互利用。在实际生活中，常常出现这样的情况，生物个体似乎积极地为了保护群体里的伙伴们免遭捕食者袭击而努力。这里，让人们不禁想起鸟类的警叫声。这种警叫声能够使其他生物个体听到后逃命，确实发挥了警告的作用。没有一个人会认为鸟类发出警报是想“引火烧身”，它的行动仅仅是让伙伴们知道出现了敌人——也就是向它们报警。初看起来，动物的这种行为本身似乎是纯粹利他性的，因为它的客观效果是把敌人的注意力引到了报警者的身上。我们可以根据马勒(P. R. Marler)发现的一个事实作出间接的推论。鸟类的这种警叫声似乎具有某种理想的物理特性，即捕食者往往难以发现叫声来自何方。如果让一位声学工程师设计一种捕食者难以追踪的声音，这种声音很可能和许多会唱歌的小鸟的天然警叫声相似。在自然界里，这种警叫声的形成肯定是自然选择的结果。我们知道这意味着很多生物个体因为它们的警叫声不够完美而丧失了性命。因此，动物发出警叫声似乎总是有危险。自私基因的理论需要说明动物为什么发出警叫声，一定具有一种令人信服的好处，足以抵消随之而来的危险。

事实上，这个说明并不是十分困难的。在过去，不断有人指出在达尔文学说里，鸟类的警叫声是“难以理解的”。结果人们为了解释这一现象而挖空心思，虚构各种理由几乎成为人们的一种游戏。结果，我们今天不得不面对如此众多的言之成理的解释却莫衷一是。很明显，如果鸟群中有些生物个体是近亲，促使鸟发出警叫声的基因在基因库中准能兴旺起来，因为得救的一些鸟类拥有这个基因的可能性很大。即使鸟类发出警

叫声后，由于引来了捕食者而为此付出高昂的代价，这样做还是值得的。

如果你认为这种近亲选择的概念不能令人信服，那么，还有其他理论可供你选择。一个为伙伴报警的生物个体，可以通过各种途径获得私利，崔弗斯为此提出五种颇有见地的想法。我们倒觉得我们自己的两种想法，更能使人心悦诚服。

其中，第一个想法可以称之为“开维”（Cave）理论。cave源自拉丁文，“当心”的意思。在今天，小学生们看见老师走近时还常用这个暗号来警告其他吵闹的同学。这一理论十分适用于采取伪装策略的鸟类，这些鸟在面临危险时一动不动地蹲伏在矮树丛里。假设，有一群这样的鸟类在田野上觅食。这时一只老鹰在远处飞过。老鹰还没有发现鸟群，若发现时它就会俯冲而下，发动攻击。如果鸟群中一只小鸟首先发现这只老鹰，而其余的鸟都还没有发现。这只眼尖的小鸟本来可以马上蹲下来不动，躲在草丛中。但这样做对它并无好处，因为它的伙伴还在周围活动，既触目，又喧闹。它们当中任何一只都可能引起老鹰的注意，那时整个鸟群都要陷入危险的境地。从纯粹自私的动机出发，这只发现老鹰的小鸟应当立即对它的伙伴发出吱哑的警告声，让它们马上安静下来，以减少它们无意中把老鹰引到它自己附近的可能性。对这只小鸟而言，这是它能够采取的最好的策略。

第二个想法可称之为“绝对不要离群”的理论。这个理论适用于那些看见捕食者走近时马上飞到树上的鸟类。设想，一群正在觅食的鸟群中有一只小鸟首先发现一只捕食者。它应该怎样行动呢？它可以只顾自己飞走，并不警告它的伙伴。如果是这样的话，它就要成为一只不合群的动物，成为鸟群中一个那么惹人注目的独特的一员。老鹰喜欢攻击离群的鸽子，这

是很多人皆知的事实。即使老鹰没有这样做，我们根据推理可以提出很多理由说明，动物脱离队伍可能是一种自杀性的策略。如果它的伙伴最终还是跟它飞走了，但是第一个飞离地面的小鸟免不了暂时地扩大了它自己的危险区。不管汉密尔顿的有关理论是否正确，生活在鸟群的集体中总是有一些重要的有利条件，否则鸟类是不会过集体生活的。不论这些有利条件是什么，第一个飞出鸟群的小鸟至少要部分地丧失这些有利条件。如果这只遵纪守法的小鸟不擅离队伍，那它又该怎样呢？或许，它应该依靠鸟类集体力量所能提供的掩护，可以若无其事地继续进行活动，这样风险毕竟还是太大。没有任何遮盖是很容易遭受其他动物袭击的，总不比在树上会安全得多。飞到树上确实是上上策，但是，这个小鸟感到务必使伙伴们采取一致的行动。只有这样它才不致成为一只脱离鸟群的孤单的小鸟，不致因此丧失集体为它提供的有利条件，同时又能够得到飞到树上躲起来的好处。我们在这里再次看到，鸟类面临危险时发出警叫声所得到的纯粹是自私利益。查诺夫和克雷布斯提出过相似的理论，他们直截了当地使用了“操纵”一词来描绘这只发出叫声的小鸟对其他小鸟施加的影响。这种行为已经远远不是纯粹的、无私的利他行为了。

从表面上看，以上种种解释好像与事实有矛盾。小鸟发出警叫声会把自己置于危险的境地。事实上，这里并无矛盾的地方。如果一只小鸟发现捕食者不报警，反而会使它自己面临更大的危险。有些生物个体因发出警叫声而死掉了，尤其是容易暴露声源所在地的那些小鸟。其他一些小鸟个体也会因为没有报警而死去。为什么鸟类在面临危险时会发出警叫声？人们提出了很多解释，“开维理论”和“绝对不要离群”的理论，不过是其中的两个而已。

人们或许要问，那些跳跃的“汤姆森瞪羚”又应该作何解释呢？我们在第一章里曾经提到这种现象，瞪羚的这种显然是利他性的自杀行为让人感动，为此，阿德雷断言，只有运用“群体选择理论”才能解释。这一问题向生物的自私基因理论，提出了更为严峻的挑战。如果说鸟类的警告声是有效的，且它们发出信号时总是小心翼翼，尽力避免暴露自己的意图的话，那么瞪羚的跳跃却不是这样。它们故作姿态甚至达到惹“人”恼怒的程度。看起来，瞪羚是成心想吸引捕食者的注意，有时它简直像是在戏弄这只捕食者。瞪羚跳跃的这种现象导致一个既是饶有兴趣的又是十分大胆的理论。斯迈思（N.Smythe）最初提出这个理论的框架，最后予以逻辑化并作出发现的则无疑是扎哈维。

我们应该阐明扎哈维理论。这一理论的关键就在于，瞪羚的跳跃行为绝不是发给其他瞪羚的信号，其实它是在做给捕食者看的。当然，其他的瞪羚也看到了这种跳跃，而且它也影响了群体的行为，这是应该附加发生的后果。瞪羚的这种跳跃行为之所以被自然选择，主要是作为发给捕食者的信号。这个信号的意思是：“你看！我能跳得多么高！显然，我是一只健壮有力的瞪羚，你是抓不到我的。还是放聪明一点吧，去抓我的伙伴们吧！它们有的没有我跳得那么高。”用并非拟人化的语言来讲，就是促使个体瞪羚跳得高而又惹人注目的基因，不大可能被捕食者吃掉，因为捕食者往往挑选那些看来容易捕获的动物。很多哺乳类的捕食者尤其喜欢追捕年老体弱的动物。一个猛劲儿跃起的动物就是在以夸耀的方式显示它的年轻力壮。借助这个理论，完全可以看到瞪羚的这种夸耀行为，绝非是利他性的。我们只能说这种行为也是自私性的，因为它的目的在于告诉捕食者，它应该去追逐其他动物。在某种意义上说，这

就如同是一场跳高比赛，看谁跳得最高，失败者就是捕食者选中的目标。

还需要进一步探讨的另一个例子，就是蜜蜂的自杀行为。它们在螫刺偷蜜者时，几乎可以肯定要为此献出生命。蜜蜂是一种群居性很高的昆虫。其他还有黄蜂、蚂蚁和白蚁。我们要探讨的对象是一般的群居昆虫，不仅仅是蜜蜂的敢死队。对于群居昆虫的业绩人们是有口皆碑的，尤其是它们那些令人惊讶的相互密切配合的行动以及明显的利他行为，更让人吃惊。那种完全属于自杀性的螫刺使命，充分体现了它们自我克制的奇迹。在一种人称“蜂蚁”（honey-pot ants）的蚁群中，有一种工蚁不做其他工作，整天吊在巢顶上，一动也不动。它们的腹部隆起，大得惊人，像个电灯泡，里边塞满食物，它们的胃就是别人的粮仓，其它工蚁则把它们当做食品库。在我们人类看来，这种工蚁不再是作为生物个体而存在；它们的个性显然是为了集体利益而受到抑制。蚂蚁，蜜蜂或白蚁的群居生活体现了一种更高水平的生物个性。所有的食物都是按照极其严格的标准分配的，我们甚至可以说它们共有一个集体的胃。它们通过化学信号，如果是蜜蜂，就通过人们所共知的“舞蹈”，来互通情报。这些手段十分有效，以致整个集体行动时好像是一个基本的生物单位，具有自己的神经和感觉器官。它们好像能够通过身体的免疫反应系统所产生的选择性那样，识别并驱逐外来的人侵者。虽然，蜜蜂不是“温血”动物，但是蜂房内相当高的温度几乎像人体那样可以得到精确的调节。最后，同时也是非常重要的一点，就是这种类比可以引申到蜜蜂的生殖方面。在群居昆虫的生物群落里，大多数的生物个体是终身不育的职业昆虫。“种系”（germ line）——不朽基因的延续线——贯穿在少数个体，即有生殖能力的生物个体体内。它们和我们

精巢和卵巢里的生殖细胞类似，而那些不生育的职业昆虫，就和我们的肝脏、肌肉和神经细胞类似。

只要我们接受了职业昆虫都是不能生育的这个事实，我们就不会对昆虫的自杀性行为以及其他形式的利他或合作性行为，感到那么令人惊讶了。一只正常动物的躯体之所以受到基因的操纵，就是为了要生育后代以及抚养拥有同样基因的其他个体，以保证其基因得以生存下去。为了其他个体的利益而自杀和在今后生育自己的后代两者是不能一致的。因此，自杀性的自我牺牲行为很少进化。工蜂从不生育自己的后代。它们的全部精力都用于照顾不属于自己后代的亲属，从而保存了自己的基因。一只不育工蜂的死亡，对其它基因的影响，如同秋天一棵树落下的一片树叶所产生的对树干基因的影响一样。

群居昆虫的行为常使人情不自禁地感到万分神秘，因而都要故弄玄虚一番，其实并无此必要。但是，研究一下自私基因的理论怎样应用于群居昆虫还是值得的，尤其是怎样用这一理论解释职业昆虫不育性这个不平凡现象的进化起源。这一现象似乎引起了一系列的问题。

一个群居昆虫的群落就是一个大家庭，其所有成员通常为一母所生。职业昆虫很少或从来不繁殖，一般分成若干明显的等级，其中包括小虫、大虫、兵虫以及一些高度专业化的等级如前述的“蜜罐”蚁等。有生殖力的雌性昆虫叫女王，她不干其他任何事情，在繁殖后代这方面，她却是干得异常出色的。女王们依靠职业昆虫为它们提供食物和保护，职业昆虫也负责照管幼虫。在某些蚂蚁或白蚁的物种中，女王简直成了一座庞大的产卵工厂，其躯体经常比普通的职业昆虫大几百倍，自己几乎不能动弹，其外形简直不像一只昆虫。女王经常受到职业昆虫的照料，它们满足女王在日常生活中所有的需要，包括提

供食粮并把女王所产的卵子源源不断地运到集体托儿所中去。这样一只大得异常的女王如果需要离开内室，它就得趴骑在好几队工蚁背上，让它们庄严堂皇地扛着出去。

在第七章，我们谈论过生物的生育和抚养之间的区别。在一般情况下，任何把生育和抚养结合在一起的策略都能够得以进化。在第五章，我们看到在进化上稳定的混合的策略可以分成两大类型，一是生物种群中每一个个体都采取混合策略，这样生物个体往往能够明智地把生育与抚养结合在一起；二是生物种群分成两种不同类型的个体，亦即我们最初设想的鹰与鸽之间取得平衡的情况。按照第二种方式取得生育与抚养两者在进化上的稳定平衡，在理论上是说得通的。即生物种群可以分为生育者和抚养者两大部分。只有在这样的条件下，生物才能保持进化上的稳定状态：即生物被抚养者必须是抚养者的近亲，其亲近程度至少要像抚养者自己的后代——假设它有的话——那样亲。尽管在理论上说，进化可以沿着这个方向进行，实际上似乎只有在群居昆虫中才可以看到这种现象。¹

群居昆虫的个体也分为两大类：生育者和抚养者。生育者是有生殖力的雄性昆虫及雌性昆虫。抚养者是职业昆虫——白蚁中的不育雄蚁及雌蚁，其他群居昆虫中的不育雌虫。两大类昆虫互不干扰，因此能更有效地完成自己的任务。人们要问，这里所谓的“有效”是指对谁有效呢？“职业昆虫究竟从中可以得到什么好处？”这个人们熟悉的问题是对达尔文进化论学说提出的挑战。

有人可能回答说：“什么也没有。”他们认为，昆虫女王至高无上，平日颐指气使，通过化学过程操纵职业昆虫来满足其私欲，驱使它们抚养其众多的子女。我们已在第八章看到过亚历山大的“亲代操纵”理论，上面讲的其实就是这种理论的另一

一个提法。一个与此相反的提法是，职业昆虫“耕耘”有生殖力的母体，驱使母体提高其繁殖力，以复制职业昆虫的基因。女王制造出来的生存机器肯定不是职业昆虫的后代，但它们都是职业昆虫的近亲。汉密尔顿有一个独到的见解，他认为至少在蚂蚁、蜜蜂和黄蜂的群体中，职业昆虫同幼虫的亲缘关系事实上可能比女王同幼虫的关系更密切！汉密尔顿和后来的崔弗斯和黑尔等，以这种观点为指导继续前进，终于在自私基因理论方面取得了一项最辉煌的成就。

他们的推理过程是这样的：

包括蚂蚁、蜜蜂和黄蜂在内的名为“膜翅目”的昆虫群体，具有一种十分奇特的决定性别的体系。（白蚁不属于这种群体，因而并没有这种特性。）在一个典型的膜翅目昆虫的巢穴里只有一个成熟的女王。她在年轻时飞出去交配一次，然后，将精子储存在体内，以备在漫长的余生中——十年或者更长——随时取用。它年复一年地将精子分配给卵子，使卵子在通过输卵管时受精。并不是所有的卵子都能够受精。没有受精的卵子最后变成雄虫。因此，雄虫是没有父亲的昆虫，它体内的每一个细胞只有一组全部来自母体的染色体，人体内则有两组染色体，一组来自父体，一组来自母体。按照我们在第三章里的类比说法，一只雄性膜翅目昆虫在它的每个细胞里都只有一“卷”的一份拷贝，而不是通常的两份拷贝。

另一方面，膜翅目雌性昆虫却是正常的，因为它有父亲，而且在它的每个体细胞里有通常的两组染色体。一只雌性昆虫是成长为职业昆虫还是女王并不取

决于它的基因，而是取决于它的成长过程。换句话说，每一只雌性昆虫都有一组完整的成为女王的基因和一组完整的成为职业昆虫的基因（或者说，也有几组分别使之成为各种专职等级的职虫、兵虫等的基因）。到底哪一组基因起决定性作用，取决于它的生活方式，尤其是取决于它摄取的食物。

尽管实际情况复杂得很，但是基本情况大致如此。我们不知道这种奇特的有性生殖系统是怎么进化的。毫无疑问，这种生物进化现象必然事出有因。我们只能暂时把它作为一种膜翅目昆虫的难以理解的现象，不管原来的理由是什么，这种奇特的现象扰乱了我们计算亲缘关系指数的那一套简捷办法。这说明雄性昆虫的精子不像我们人类的精子那样每一条都不相同，而是完全一样的。雄性昆虫的每一个体细胞仅有一组基因，而不是两组。因此，每一条精子必须接受完整的一组基因，而不是部分比如 50%，所以就一只具体的雄性昆虫来说，它的全部精子都是完全一样的。现在，让我们计算一下这种昆虫的母子之间的亲缘关系指数，如果已知一只雄性昆虫体内有基因 A，那么它母亲体内也有这个基因的可能性是多少呢？答案肯定是 100%，因为雄性昆虫没有父亲，它的全部基因都来自其母亲。现在，假定已知一只雌性昆虫体内有基因 B，它儿子也有这个基因的可能性是 50%，因为它只接受了它母亲的一半的基因。听起来这种说法好像自相矛盾，事实上并不矛盾。雄性昆虫的所有基因都是来自母亲的，而母亲仅把自己的一半基因传给儿子。这个佯谬的答案在于雄性昆虫体内基因的数量仅有通常的一半。那么它们之间的“真正的”亲缘关系指数是 $1/2$ 呢还是 1？我认为，没有必要为这个问题去伤脑筋。指数

不过是人们为解决问题而设想的一个计量单位。如果在特殊情况下它的运用为我们带来困难，我们就干脆放弃它而重新采用新的基本原则。从雌性昆虫体内基因 A 的观点来看，它儿子也有这个基因的可能性是 $1/2$ 。数量和它女儿一样，因此，从雌性昆虫的观点来看，它同其子女的亲缘关系，如同我们人类的子女同母亲的亲缘关系一样密切。

但是，当我们谈论到姐妹关系时，情况就变得十分复杂了。同胞姐妹不仅出自同一个父亲，而且使它们的母体受孕的两条精子的每一个基因都是完全相同的。因此，就那个来自父体的基因而言，姐妹和同卵孪生姐妹一样。如果一只雌性昆虫体内有基因 A，这个基因必然来自父体或母体。如果这个基因来自母体，那么它的姐妹也有这个基因的机会是 50%。但如果这个基因来自父体，那么它的姐妹也有这个基因的机会是 100%。因此，膜翅目昆虫的同胞姐妹之间的亲缘关系指数不是 $1/2$ （正常的有性生殖动物都是 $1/2$ ），而是 $3/4$ 。

因此，膜翅目雌性昆虫同它的同胞姐妹的亲缘关系比它同自己的子女更加密切²——汉密尔顿认识到了这一点——尽管它那时并没有完全可能促使雌性昆虫把它的母亲当做一架有效的为它生育姐妹的机器而加以利用。这种为雌性昆虫生育姐妹的基因比直接生育自己子女基因能更迅速地复制自己的拷贝。职业昆虫的不育性由此形成。膜翅目昆虫的真正的群居性以及随之出现的职业昆虫的不育性似乎独立地进化了许多次以上，而在动物界的其余部分中只有在白蚁身上进化过一次。想一想这也并不是什么偶然的。

不过，这里面还有奥妙和蹊跷。如果职业昆虫要成功地把它们的母亲当做生育姐妹的机器而加以利用，它们就必须遏制其母亲为其生育相同数量的小弟弟的自然倾向。从职业昆虫的

观点来看，它任何一个兄弟的体内有它的某个基因的机会只有 $1/4$ 。因此，如果雌性昆虫得以生育同等数量的有生育力的子女，这样未必对职业昆虫有利，因为这样它们就不可能最大限度地繁殖它们的宝贵的基因。

崔弗斯和黑尔认为，职业昆虫必然会努力影响性别比例程度，使之有利于雌性昆虫。他们把费希尔的有关最适当的性比率的计算方法（我们在前一章里谈到过这个方法）运用到膜翅目昆虫的特殊情况中，重新进行了计算。结果表明，就母体而言，最适合的投资比率跟通常一样是 $1:1$ ，但就姐妹而言，最适合的比率则是 $3:1$ ，有利于姐妹而不利于兄弟，如果你是一只膜翅目雌性昆虫，你繁殖自己基因的最有效方法，就是自己不繁殖，而是让你母亲为你生育有生殖能力的姐妹和兄弟，两者的比例是 $3:1$ 。但是，如果你一定要繁殖自己的后代，那么你就生育数目相同的有生育能力的儿子和女儿，这样对你的基因最有利。

在上面我们已经看到，女王和职业昆虫之间的区别不在于遗传因素。对一只雌性昆虫胚胎的基因而言，它既可以成为职业昆虫也可以成为女王，前者“希望”的性比率是 $3:1$ ，而后者“希望”性比率是 $1:1$ 。“希望”到底意味着什么？它意味着如果女王生育同等比例的有生育能力的儿子和女儿，那么它体内的基因就能够最好地繁殖自己。但是对于存在于职业昆虫体内的同一个基因来说，如果能够影响这个职业昆虫的母亲，使之多生育一些女儿，这个基因就能最好地繁殖自己。要知道这种说法并无矛盾之处。因为基因必须充分利用可供其利用的一切力量。这里主要有两种方式：其一是如果这个基因能够影响一个日后肯定要变成女王的个体成长过程，它利用这种控制力量的最佳策略；另外一种情况是如果它能够影响一个职

业昆虫个体成长的过程，它将是利用那种力量的最佳策略。

这就意味着如何利用这架生育机器的方式，引起了双方的利害冲突。女王“努力”生育同等比例的雄性昆虫和雌性昆虫。职业昆虫则努力影响这些有生育能力的后代的性别比率，使之形成3雌1雄的比例。如果我们这个有关职业昆虫利用女王作为生育机器的设想正确的话，职业昆虫应该能够使昆虫雌雄比例达到3:1。否则，如果女王果真拥有至高无上的权力，而职业昆虫不过是女王的奴隶和性命是从的王室托儿所的“保姆”，那么我们看到雌雄比例应该是1:1，因为这是女王“很想”实现的一个比率。在这样一场世代之间的特殊争斗中，哪一方能取胜呢？这个问题可以用实验来证明。崔弗斯和黑尔两个就曾利用大量的蚂蚁物种进行过这种实验。

我们真正感兴趣的性比率是有生殖能力的雄性昆虫同雌性昆虫的比率。在崔弗斯和黑尔的实验中这是一些体型大、有翅膀的蚂蚁。每隔一段时间，它们就成群结队从蚁穴飞出去进行交配。随后，年轻的女王可能还要另外组织新的蚁群。为了估计性别比率，有必要对这些带翅膀的生物个体进行计数。要知道，在许多物种中，有生殖能力的雄性昆虫和雌性昆虫大小个头十分悬殊。这种情况使问题更加复杂。因为我们在上一章里已经看到，费希尔有关最适合性别比率的计算方法，只能严格地应用于对雄雌昆虫进行的投资额，而不能用来计算雄雌昆虫的数目。崔弗斯和黑尔考虑到了这种情况，因此在实验时对蚂蚁进行过磅。他们使用了20个不同的蚂蚁物种，并按对有生殖能力的雄虫和雌虫的投资额计算性比率。他们发现雌雄比例令人信服地接近于3:1，从而证实了职业昆虫为其自身利益而实际上操纵一切的理论。³

这样，在作为研究对象的那几种蚂蚁中，工蚁好像是在这

种利害冲突中“取胜”了。这种情况原不是不足为奇的，因为职业昆虫个体作为幼虫的守护者，自然比女王享有更多的实权。试图通过女王来操纵整个群体的基因，敌挡不过那些通过职业昆虫个体操纵整个群体的基因。有趣的是，在哪些特殊情况下女王可以享有比职业昆虫更大的实权呢？崔弗斯和黑尔发现可以在某种特殊情况下严格地验证一下这个理论。

我们知道，某些物种的蚂蚁会豢养奴隶。这些役使奴隶的蚂蚁，要么不干任何日常工作，要么就是干起活来也是笨手笨脚的。它们却善于为捕捉奴隶而四处出击。这种两军对垒，相互厮杀的情况只见于人类和群居昆虫。在许多蚂蚁物种中，有所谓的兵蚁这一特殊等级。它们具有特别坚硬发达的上下颚，是进行搏斗的利器。它们专门为自己群体的利益而进攻其他蚁群。这种旨在捕捉奴隶的袭击，只不过是它们战争努力中一种特殊的形式。它们向另一个物种的蚁穴发动攻击，试图杀死对方进行自卫的工蚁或兵蚁，最后掳走对方的尚未孵化的幼虫。这些幼虫在掠夺者的蚁穴中孵化。它们并不“知道”自己已变成奴隶。它们按照固有的神经程序开始工作，完全像在自己的穴里一样执行职责。这些奴隶呆在蚁穴里包办了管理蚁穴、清洁卫生、搜集粮食、照顾幼虫等各种日常工作，而那些专门捕捉奴隶的工蚁或兵蚁则继续出征以掳掠更多的奴隶。

当然，这些奴隶并不知道它们同女王以及它们照料的幼虫完全没有亲缘关系。这是一件好事。它们不知不觉地抚养着一批又批新的捕捉来的奴隶兵蚁。自然选择在影响奴隶物种的基因时，无疑有利于各种反奴隶制度的适应能力。不过，这些适应能力显然并不十分有效，因为奴隶制度是一种普遍现象。

从我们目前论题的观点来看，奴隶制度产生了一种有趣的后果。在捕捉奴隶的物种中，女王现在可以使性别比率朝着它

“喜欢”的方向发展。这是因为它自己所生的子女，即那些专门捕捉奴隶的蚂蚁不再享有管理托儿所的实权。这种实权现在操在奴隶的手中。这些奴隶“以为”它们在照顾自己的骨肉兄弟或姐妹。它们所做的大抵无异于它们本来在自己穴里也同样要做的一切，以实现它们希望达到的有利于姐妹的 3:1 比例。但是，专门掳掠奴隶物种的女王能够采取种种相反的措施，成功地扭转这种趋势。对奴隶起作用的自然选择不能抵消这些相反的措施，因为这些奴隶同幼虫并无亲缘关系。

让我们举个例子来说明这种情况吧。假定在任何一个蚂蚁物种中，女王“试图”把雄性卵子加以伪装，使其闻起来像雌性的卵子。在正常情况下，自然选择对工蚁“识破”这种伪装的任何倾向都是有利的。我们可以设想一场生物进化上的斗争的情景，女王为实现其目的不断“改变其密码”，而工蚁不断进行“破译”。在这场斗争中，谁能通过有生殖能力的个体把自己的基因传递到后代体内的数量越多，谁就能取胜。我们上面已经看到，在正常情况下，工蚁总是取胜的一方。但在一个豢养奴隶的物种中，女王可以改变其密码，而奴隶工蚁却不能发展任何破译密码的能力。这是因为奴隶工蚁体内的任何一个“有破译能力”的基因并不存在于任何有生殖能力的生物个体的体内，因此不能遗传下去。有生殖能力的生物个体全都是属于豢养奴隶的物种，它们同女王而不是同奴隶有亲缘关系。即使奴隶的基因有可能进入任何有生殖能力的个体体内，这些个体也是来自那些被掳掠的奴隶的老家。因此，这些奴隶最多只能忙于对另一套密码进行破译！由于这个缘故，在一个豢养奴隶的物种中，女王因为可以随心所欲地变更其密码而稳操胜券，绝对没有让任何有破译能力的基因进入下一代的风险。

从上面这段比较复杂的论证可以得出的结论是，我们应该

估计到在豢养奴隶的物种中，繁殖有生殖能力的雌虫和雄虫的比率是1：1而不是3：1。只有在这种特殊情况下女王能够如愿以偿。这就是崔弗斯和黑尔在仅仅观察过两个豢养奴隶的物种后得出的结论。

我们必须强调指出，在上面的一切都是按照理想方式进行叙述的，实际生活并非如此简单。例如，最为人所熟知的群居昆虫物种——蜜蜂——似乎是完全违反“常情”的。雄蜂的数量大大超过雌蜂，无论从工蜂或从蜂后的观点来看，这种现象都是难以解释的。为了揭开这个迷，汉密尔顿提出了一个可能正确的答案。他指出，当一只女王飞离蜂房时，它总要带走一大群随从的工蜂，它们将帮助这只女王建立一个新的蜜蜂群体。这些工蜂从此不再返回老家，因此抚养这些工蜂的代价应该算是繁殖成本的一部分。这也就是说，从蜂房每飞走一只女王就必须培育许多额外的工蜂来补缺。对这些额外工蜂所进行的投资应算做对有生殖能力的雌蜂的投资额的一部分。在计算性别比率的时候，这些额外的工蜂也应在天平上称分量，以求出雌蜂对雄蜂的比例。如果我们这样理解问题的话，这个理论毕竟还是能够站得住脚的。

还有另外一个更加棘手的问题需要这个精巧的理论加以解决。在一些蜜蜂物种中，年轻的女王飞出去交配时，与之交配的雄蜂可能不止一只。这就意味着女王所生育的儿女之间的亲缘关系平均指数小于 $3/4$ ，在一些极端的例子里，甚至可能接近 $1/4$ 。有人把这种现象解释为女王借以打击工蜂的一种巧妙的手段！不过，这种看法似乎不太合乎逻辑。顺便说一句，这似乎意味着女王飞出去交配时，工蜂应该伴随左右，只是让女王与雄蜂交配一次。这样做对这些工蜂本身的基因并没有任何好处——只是对下一代工蜂的基因有好处。每一只工蜂“念念

不忘”的是它自己的基因。有些工蜂本来是“愿意”伴随其母亲的，但它们没有这样的机会，因为它们当时还没有出生。一只飞出去交配的年轻女王是这一代工蜂的姐妹，不是它们的母亲。因此，这一代工蜂是站在女王这一边而不是站在下一代工蜂那一边的。下一代工蜂是她们的侄女辈。好了，说到这里，你我都开始感到有点晕头转向，是该结束这个话题的时候了。

在描述膜翅目职业昆虫对其母亲的行为时，我们使用了“耕耘”这个比喻。这里的一块田地就是基因田。职业昆虫利用它们的母亲生产它们自身的基因的拷贝，因为这样比职业昆虫自己从事这项工作更富有成效。源源不断的基因从这条生产流水线上生产出来，包装这些基因的，就是称为有生殖能力的生物个体。这个“耕耘”的比喻不应该与群居昆虫的另外一种可以称为耕耘的行为混为一谈。群居昆虫发现，在固定的地方耕种粮食作物比狩猎或搜集粮食有效得多。人类却是在很久之后才发现这个真理。

例如，在南美洲有好几个蚂蚁物种以及与这些物种完全无关的非洲白蚁都能够培植“菌类种植园”。其中，最有名的是南美洲的“阳伞蚁”。这种蚂蚁的繁殖能力特别强。有人发现，有的蚂蚁群体其个体竟超过 200 万个之多。它们筑穴于地下，复杂的甬道和长廊四通八达，深达 10 英尺以上，挖出的泥土多达 40 多吨。地下室内设有菌类种植园地。这种蚂蚁有意识地播种一种特殊品种的菌类。它们把树叶嚼碎，作为特殊的混合肥料进行施肥。这样，它们的工蚁就不必直接搜寻粮食，只要搜集制肥用的树叶就行了。这种群体的阳伞蚁吃树叶的胃口大得惊人。这样它们就成为一种主要的经济作物的害虫。但是树叶并不是它们的食粮，而是它们的菌类的食粮。菌类成熟后它们收获食用，并用以饲养幼虫。菌类比蚂蚁的胃更能有效地

消化吸收树叶里的物质，因此蚂蚁就是通过这样的过程而受益。虽然菌类最后被吃掉，但它们本身也得到了好处，因为蚂蚁促使它们增殖，比它们自己的孢子分散机制更有效。而这些蚂蚁也为种植园“除草”，悉心照料，不让其他品种的菌类混迹其间。由于没有其他种类与之竞争，蚂蚁自己培植的菌类得以繁殖。我们可以说，在蚂蚁和菌类之间存在某种利他行为的相互关系。值得注意的是，在与这些蚂蚁完全无关的一些白蚁物种中，也独立地形成了一种非常相似的培植菌类的制度。

蚂蚁还有自己的家畜和自己的农作物。蚜虫——绿蚜虫和类似的昆虫——善于吮吸植物中的汁液。它们非常灵巧地把叶脉上的汁液吮吸干净，但是消化吸收这种汁液的效率，却远没有吸吮时的效率高，因此它们排泄出仍含有部分营养价值的液体。一滴一滴含量丰富的“蜜汁”从蚜虫的后分泌出来，速度非常之快，有时每一个蚜虫在一小时内就能分泌出超过其自身体重的蜜汁。在一般情况下，蜜汁像雨点一样洒落在地面上，简直和《旧约全书》里提到的天赐“灵粮”一样。这时，有好几个物种的蚂蚁会等在那里，准备截获蚜虫排出的食粮。有些蚂蚁还会用触角或腿抚摩蚜虫的臀部来“挤奶”。蚜虫也作出积极的反应，有时故意不排出汁液，等到蚂蚁抚摩时才让汁液滴下。如果那只蚂蚁还没有准备好接受它，蚜虫有时甚至会把一滴汁液缩回体内。有人认为，一些蚜虫为了更好地吸引蚂蚁，其臀部经过演化已取得与蚂蚁脸部相像的外形，抚摩起来的感觉也和抚摩蚂蚁的脸部一样。蚜虫从这种相互关系中得到的了好处。显然，这些相互合作保证了蚜虫的安全，不受其天然敌人的攻击。像我们牧场里的乳牛一样，它们过着一种受到庇护的生活。由于蚜虫经常受到蚁群的照料，它已丧失其正常的自卫手段。有的蚂蚁把蚜虫的卵子带回地下蚁穴，妥为照

顾，并饲养蚜虫的幼虫。最后幼虫长大后又轻轻地把它们送到地上受到蚁群保护的放牧场地。

不同物种成员之间的互惠关系叫做互利共生现象。不同物种的成员往往能相互提供许多帮助，因为它们可以利用各自不同的“技能”为合作关系做出贡献。这种基本上的不同技能，能够导致相互合作的进化上的稳定策略。蚜虫天生一副适宜于吮吸植物汁液的口器结构，但这种口器结构不利于自卫。蚂蚁不善于吮吸植物的汁液，但它们却善于战斗。照料和庇护蚜虫的蚂蚁基因在基因库中一贯处于有利地位。在蚜虫的基因库中，促进蚜虫与蚂蚁合作的基因也一贯处于有利地位。

在动物界，互利共生关系是一种普遍的现象。表面上看起来，地衣同任何其他植物个体是一样的。事实上，它却是菌类和绿海藻之间相互关系密切的共生体。两者相依为命，分开就不能生存。要是它们之间的共生关系再稍微密切那么一点，我们就不能再说地衣是由两种机体组成的了。也许世界上存在一些我们还没有辨认出来的，由两个或多个有机体组成的共生体。说不定我们自己就是一个吧！

我们体内的每一个细胞里存在着许多可以称为“线粒”的微粒，这些线粒体就是化学工厂，负责提供我们所需要的大部分能量。如果离开线粒体，要不了几秒钟我们就要死亡。最近有人甚至提出这样的观点，认为细胞中线粒体原来是共生微生物，是在生物进化的早期同我们这种类型的细胞结合在一起的。对我们体内细胞中的其他一些生物微粒，有人也提出了类似的看法。对诸如此类的革命性论点人们需要有一段认识的过程，但是现在已到了认真考虑这种论点的时候了。估计我们最终将接受这样一个更加激进的论点，即我们的每一个基因都是一个共生的单位，我们自己就是庞大的共生基因的群体。当

然，现在还谈不上有无证实这种论点的“证据”，正如我们在上几章中已试图说明的那样，我们对两性物种中基因如何运作的看法，其实有许多相同之处，它本身可能就是脱离了我们这种“群体”的基因。病毒纯粹由 DNA（或与之相似的自我复制分子）所组成，外面包裹着一层蛋白质，它们是寄生的。最新的说法认为，病毒是从生物体中逃离群体的“叛逆”基因演化而来，它们在今天通过空气直接从一个生物个体转到另一个生物个体，而不是借助于更寻常的载运工具——精子和卵子从一个生物个体转到另一个生物个体。一些是普通的基因，其他一些是寄生，它们通过一切可能的途径从一个生物个体转到另一个生物个体。如果寄生的 DNA 通过精子和卵子转到另一个生物个体，它也许就是我们在第三章里提到的那种属于“佯谬”性质的多余的 DNA。如果寄生的 DNA 通过空气或其他直接途径转到另一个生物个体，它就是我们通常所说的“病毒”。

但是，这些都是我们在以后要思考的问题。目前，我们正在探讨的问题是发生在更高一级关系上的共生现象，即多细胞有机体之间的而并非是它们内部的共生现象。按照传统看法，共生现象就是隶属不同物种的个体之间的联盟关系（associations）。不过，我们既然已经避开了“物种利益”的进化观点，我们就没有理由再认为，隶属不同物种的个体之间的联系和隶属同一物种的个体之间的联系有什么不同。一般地说，如果各方从联盟关系中获得的东西比付出的东西多，这种互利的联盟关系是能够进化的。不管我们说的是同一群鬣狗中的个体，或者是完全不同的生物如蚂蚁和蚜虫，或者是蜜蜂和花朵，这一原则都普遍适用。事实上，要把确实是双向的互利关系和纯粹是单方面的利用区别开来可能是困难的。

如果相互联盟的双方，如同结合成“地衣”的两方那样，

在提供了有利于对方的东西的同时接受对方提供的有利于自身的东西，那我们对于这种互利的联盟关系的生物进化理论就很容易理解和想象了。如果一方施惠于对方后，对方却迟迟不报答，那就要发生问题。这是因为对方在接受恩惠之后可能会变卦，到时候拒不报答，这个问题的解决办法是耐人寻味的，值得我们详细探讨。我们认为，用一个假设的例子来说明这一问题，是最好的办法。

假设有一种非常令人厌恶的扁虱寄生在某一种小鸟身上，而这种扁虱又带有某种危险的病菌。必须尽早消灭这些扁虱。一般情况下，小鸟只要用嘴梳理自己的羽毛，就能够把扁虱剔除掉。可是，有一个地方鸟嘴达不到，即它的头顶。对人类来说，这个问题是很容易解决的。一个生物个体可能接触不到自己的头顶，请朋友代劳一下是毫不费事的。如果这个朋友以后也受到寄生虫的折磨，这时它也可以回报一下。事实上，在鸟类和哺乳类动物中，相互梳理整饰羽毛的行为是十分普遍的。

这种情况在直觉上看来是很有道理的事。生物个体之间做出互惠方便的行动是一种明智的办法。任何具有自觉预见能力的人都能看到这一点。但是我们已经学会，应该对那些凭直觉看起来是明智和有道理的现象，保持高度的警觉。基因并没有预见能力，对于相互帮助行为，或“相互利他行为”中，做些好事与等待报答之间相隔一段时间这种现象，自私基因的理论怎么能够解释呢？威廉斯在他 1966 年出版的图书中扼要地讨论了这个问题，这些在前面已经涉及过。他得出的结论和达尔文理论的一样，即延迟的相互利他行为在其生物个体能够相互识别并记忆的物种中是可以进化的。崔弗斯在 1971 年对这一问题作了进一步的探讨。当他进行有关方面的写作时，还没有看到史密斯提出的有关生物进化上关于稳定策略的概念。如果

他那时已经看到的话，估计他是会加以利用的，因为这个概念很自然地表达了他的思想。他提到“囚犯的困境”——博弈论中一个人们特别喜爱的难题，这就说明他当时的思路和史密斯的已经有很多不谋而合之处了。

假设 B 头上有一只寄生虫，A 为它剔除掉。不久以后，A 头上也有了寄生虫，A 当然去找 B，希望 B 也为它剔除掉，作为报答。结果，B 嗤之以鼻，掉头就走。B 是个骗子。这种骗子接受了别人的恩惠，并不感恩图报，或者即使有所报答，做得也相当不够。与那些不分青红皂白的利他行为者相比，骗子们的收获要大，因为它不需花费任何代价就得到实惠。当然，别人为我剔除掉危险的寄生虫是一件大好事，我为别人梳理整饰一下头部也不过是小事一桩，但是做这些事毕竟也要付出一些代价，还是要花费一些宝贵的精力和时间。

假设一个生物种群中的个体采取两种策略中的任何一种。与史密斯所作的分析一样，我们这里所说的策略不是指有意识的策略，而是指基因安排的无意识的行为程序。我们姑且把这两种策略分别称为傻瓜策略和骗子策略。傻瓜可以为任何人梳理整饰头部，而不问对象是谁，只要对方有需要。骗子只接受傻瓜的利他行为，但却不为别人服务，即使其他人以前为它整饰过头部也不予报答。像鹰和鸽的例子那样，我们随意决定一些计算得失的分数。至于准确的价值是多少，那是无关紧要的，只要被整饰者得到的好处大于整饰者花费的代价就可以了。在寄生虫猖獗的情况下，一个傻瓜种群中的任何一个傻瓜都可以指望别人为它整饰的次数与它为别人整饰的次数大约相等。因此，在傻瓜种群中，任何一个傻瓜的平均得分是正数。事实上，这些傻瓜都干得很出色，傻瓜这个称号看起来似乎对它们不太适合。现在，假设种群中出现了一个骗子。由于它只

是惟一的一个骗子手，它可以指望别人都为它效劳，而它从不报答别人给它的好处。它的平均得分因而比任何一个傻瓜都高，骗子基因就会在生物种群中开始扩散开来。傻瓜基因很快就要被挤掉。这是因为骗子总归胜过傻瓜，不管它们在种群中的比例如何。假如说，生物种群里傻瓜和骗子各占一半，在这样的种群里，傻瓜和骗子的平均得分都低于全部是傻瓜组成的其他种群的好处，因为骗子只管捞好处而从不付出任何代价，所不同的只是这些好处有时多些，有时少些而已。当生物种群中骗子所占的比例达到 90% 时，所有生物个体的平均得分已经变得很低，不管骗子也好，傻瓜也好，它们很多因患扁虱所带来的传染病而死亡。即使是这样，骗子还是比傻瓜合算。哪怕整个生物种群都濒于灭绝，傻瓜的情况永远不会比骗子好。因此，如果我们考虑的只限于这两种策略，没有什么东西能够阻止傻瓜的灭绝，而且整个生物种群大概也难逃覆灭的厄运。

现在让我们假设还有第三种称为小气鬼的策略。小气鬼愿意为没有打过交道的个体整理装饰，而且为它整饰过的个体，它更不忘记报答。可是，哪一个骗了它，它就要牢记在心，以后再也不肯为这个骗子服务。在由一个小气鬼和傻瓜组成的生物种群中，前者和后者混在一起，难以分辨。两者都为别人做好事，两者的平均得分都同样高。在一个骗子占多数的种群中，一个孤单的小气鬼不能取得多大的成功。它会花掉很大的精力去为它遇到的大多数生物个体整饰一番——由于它愿意为从未打过交道的个体服务。它要等到它为每一个生物个体都服务过一次才能罢休。因为除它以外都是骗子，因此没有谁愿意为它服务，它也不会上第二次当。如果小气鬼一旦能够使自己的队伍扩大到一定的比例，它们遇到自己人的机会就越来越大，甚至足以抵消它们为骗子效劳而浪费掉的精力。在达到这个临界

比例之后，它们的平均得分就比骗子高，从而加速骗子的灭亡。当骗子尚未全部灭绝之前，它们灭亡的速度会缓慢下来，在一个相当长的时期内成为少数派。因为对已经为数很少的骗子来说，它们再度碰上同一个小气鬼的机会很小。因此，这个物种中对某一个骗子怀恨在心的个体是不多的。

我们在描述动物的几种策略时，好像给人以这样的印象：只凭直觉就可以预期到情况如何发展。其实，这一切并不是显而易见的，为了避免出差错，我在计算机上模拟了整个事物发展的过程，证实这种直觉是正确的。我们可以证明小气鬼的策略是一种生物进化上稳定的策略，小气鬼优越于骗子或傻瓜，因为在小气鬼占多数的种群中，骗子或傻瓜都难以逞强。不过，骗子也是 ESS，因为在骗子占大多数的生物种群中，小气鬼或傻瓜也难以逞强。一个生物种群可以处于这两个 ESS 中的任何一个状态。在较长的一个时期内，生物种群中的这两个 ESS 可能交替取得优势。按照计算得分的确切价值——用于模拟的假定计算价值当然是随意决定的——这两种稳定状态中的一种具有一个较大的“引力区”，因此这种稳定状态因而易于实现。值得注意的是，尽管一个骗子的种群可能比一个小气鬼的种群更易于灭绝，但这并不影响前者 ESS 所处的地位。如果一个生物种群所处的 ESS 地位，最终还是驱使它走上灭绝的道路，那么遗憾得很，它舍此别无它途。⁴

观看计算机进行模拟是很有意思的。开始模拟时，傻瓜占大多数，小气鬼占少数，但是正好在临界频率之上；骗子也属于少数，与小气鬼的比例相仿。骗子对傻瓜进行无情剥削首先在傻瓜种群中触发了剧烈的崩溃。骗子的激增，随着最后一个傻瓜的死去而达到高峰。这时，骗子还要应付小气鬼。在傻瓜急剧减少时，小气鬼在日益取得优势的骗子的打击下也缓慢地

减少，但仍能勉强地维持下去。在最后一个傻瓜死去之后，骗子不再能够跟以前一样那么随心所欲地进行自私的剥削。小气鬼在抗拒骗子剥削的情况下开始缓慢地增加，并逐渐取得稳步上升的势头。接着小气鬼突然激增，骗子从此处于劣势并逐渐接近灭绝的边缘。由于处于少数派的有利地位同时因受到小气鬼怀恨的机会相对地减少，骗子这时得以苟延残喘。不过，骗子的覆灭是不可挽回的。它们最终慢慢地相继死去，留下小气鬼独占整个种群。说起来，似乎有点自相矛盾，在最初的阶段，傻瓜的存在实际上威胁到小气鬼的生存，因为傻瓜的存在带来了骗子的短暂繁荣。

附带地说一句，在我假设的关于动物不进行相互整饰的例子中提到的危险性，并不是虚构的。老鼠在处于隔离状态时，往往在舌头舔不到的头部长出脓疮。有一些试验表明，群居的老鼠则没有这种毛病，因为它们可以相互舔对方的头部。为了证实相互利他行为的理论是正确的，我们可以进行有趣的试验，而老鼠似乎又是适合于这种试验的对象。

崔弗斯讨论过清扫鱼（cleaner fish）奇怪的共生现象。已知有 50 种清扫鱼，其中包括小鱼和小虾，依靠为其他物种的大鱼清除身上的寄生虫来维持生活。大鱼显然因为有人代劳、为它们做清洁工作而得到好处，而清扫鱼同时也可从中获得大量食物。这样的关系就是共生关系。在许多情况下，大鱼张大嘴巴，让清扫鱼游入其中，为它们剔牙，然后通过鱼鳃游出，顺便把鱼鳃也打扫干净。有人认为，狡猾的大鱼完全可以等清扫鱼打扫完毕之后把它吞掉。不过在一般情况下，大鱼总是让清扫鱼游出，碰都不碰它们一下。显然，这是一种难能可贵的利他行为。因为大鱼平日吞食的小鱼小虾和清扫鱼一样大小。

清扫鱼具有特殊的条纹和特殊的舞姿，以作为清扫鱼的标

记。大鱼往往不吃具有这种条纹特征的小鱼，也不吃以这样的舞姿接近它们的小鱼。相反，它们一动不动，就像进入了昏睡状态一样，让清扫鱼无拘无束地打扫它们的外部 and 内部。也有一些出于自私基因的禀性，不择手段的骗子，它们总是乘虚而入。还有一些其他小鱼活像清扫鱼，也学会了清扫鱼的舞姿以便安全地接近大鱼。当大鱼进入它们预期的昏睡状态之后，这些骗子不是为大鱼清除寄生虫，而是狠狠地咬掉一大块鱼鳍便掉头溜之大吉。但是，尽管骗子乘机捣乱，清扫鱼和它们为之服务的大鱼之间的关系，一般地说，还是相当的融洽、稳定。在珊瑚礁群落的日常生活中，清扫鱼的活动发挥着重要的作用。每一条清扫鱼有其自己的领地。有人看见过一些大鱼像理发店里排队等候理发的顾客一样排着队伍，等候清扫鱼依次为它搞清洁卫生工作。这种坚持在固定地点活动的习性，可能就是延迟的相互利他行为形成的原因。大鱼能够一再惠顾同一所“理发店”而不必每次都要寻找新的清扫鱼，因此，大鱼肯定感觉到这样做要比吃掉清扫鱼好处大。当然，模仿清扫鱼的骗子可能间接地危害到真正的清扫鱼的利益，因为这种欺骗行为产生了一些压力，迫使大鱼吃掉一些带有条纹的、具有清扫鱼那种舞姿的小鱼。真正的清扫鱼坚持在固定地点营业，这样，它们的顾客就能找上门来，同时又可以避开骗子。

每当我们把相互利他行为的概念运用于我们自己时，我们可以对这一概念可能产生的各种后果，进行无穷无尽的耐人寻味的猜测。尽管我们也很想谈谈自己的看法，可是我们的想象力并不比你们强多少。我们想还是让读者自己以此自娱吧！

第十一章 自私的拟子

我们一直没有特别谈论人类的问题，并不是想有意回避这一问题。我们之所以使用“求生机器”一词的部分原因，就是因为使用了动物这个词可能会忽略掉植物的存在；在一些人的心里，动物甚至于也不包括人类在内。但是，我们在讨论中所强调进化理论的论点，应该可以适用于任何已经进化发展起来的生物，假如某一种生物存在着一些例外，那必定有些特殊的理由。

我们独特的人类是否有任何特殊的存在的理由呢？我们相信答案是肯定的。

人类之所以不寻常的主要因素，大体可以归结于人类具有文化。我们使用文化一词并非是仅从字面上的庸俗的意义出发，而是以科学家的身份在谈论和使用它。

人类文化的传播和基因的传播十分类似，虽然人类文化基本上是保守的，但它也能够引发某种形式上的演化。比如，乔叟（G. Chaucer, 1340 ~ 1400，英国著名诗人）如果现在还活着的话，他恐怕也无法与现代的英国人交谈，虽然他们之间是一脉相承的大约仅相隔 20 代左右的英国人。语言似乎是以非

遗传的方式在演化，而且它的进化速率比基因的演化会快上好几个数量级。除非人类是相邻的二代；否则他们无法如同父亲与儿子一般地交谈。

文化的传播现象并非是人类所独有的专利。据我们所知，这方面最好的例子是詹肯斯（P.Jenkins）所描述的鞍背鸟（saddle back，一种产于新西兰外海岛上的鸟类）的叫声。在詹肯斯研究所在的那个岛屿上，有大约九种不同的鞍背鸟的叫声。任何一只雄鸟都会一种或几种不同的叫声。这些雄鸟可分为几个不同方言的族群，例如一群栖息在附近领域的八只雄鸟，都叫同一种特别的声音——“嘘嘘声”，其他的不同方言族群的鞍背鸟则具有不同的声音。有时，同一个方言族群的成员，会共同拥有一种以上的不同鸣叫声。詹肯斯比较研究了这些鸟类父子之间的鸣叫声后，发现鞍背鸟的叫声的类型并不是通过生物遗传来的，每一只年轻雄鸟都可能模仿它生活领域中的其他的邻居，而采用全新的叫声。这样讲起来真有点像人类的语言似的。

在詹肯斯逗留岛上研究的大部分时间里，岛上鞍背鸟的叫声种类是固定的，它等于是一座鸟类叫声库，每一只年轻的雄鸟都会从其中学习自己的曲目。但是，詹肯斯偶然也会有机会听到一些新叫声的发明，这是它们在模仿老歌的过程中出现差错所造成的。他论述道：“新叫声是由其他现有叫声改变而来的，有些是某个音阶的改变，有的是某个音符的重复，还有些是省略几个音符的结果，有的则是类似一盘什锦沙拉。”

新叫声的出现，往往是很突然的事件，而新曲调却稳定地持续了相当长的一段时间。此外，许多例子显示这种改变会很精确地传播给更年轻的鞍背鸟，从而形成一个有相似鸣叫声的新族群。詹肯斯认为鸟类新声调的起源可以称为“文化的突

变”。

鞍背鸟的鸣叫声确实是由非生物遗传方式演化出来的，其他鸟类和猴子也有类似的文化演化的例子，但是它们都被认为只是一些很有趣的怪事。我们人类的行为才真正证明了文化是可以演化的，语言是许多例子中的一个比较典型的例子，还有服装样式和饮食、艺术和建筑、工程和技术，都在历史上以很快的速度演化着——比基因演化的速度更快，但是它们跟基因演化一点关系都没有。然而，与基因演化相同的是它们的改变是渐近性的。

我们可以明显地感觉到，现代科学比古代的更进步更好；经过文艺复兴之后的几个世纪，我们人类对于宇宙的了解不只是一般地改变了，也明显地进步了。众所周知，现今科技的突飞猛进的发展，可追溯到欧洲文艺复兴时代，正如我们在第五章所看到的，在基因演化的两大稳定高原之间，总会发生一连串的巨变。

经常有人谈到文化特别是谈到文化发展与基因演化之间的共同性，有时甚至有人故作玄虚地说一些莫名其妙的东西。关于人类发展与通过自然选择的基因演化之间的共同性，著名社会哲学家卡尔·波普（Karl Popper）解释得非常清楚。在这里我们要进一步探讨基因学家卡沃林（L.Cavalli - sforza）、人类学家克劳克（F.Cloak）和动物行为学家库拉根（J.Meullen）等人已经研究并谈论过的课题。

作为达尔文主义的狂热追随者，我们并不满意那些同样狂热的同僚对人类行为所作出的解释。他们经常试图在人类文明的种种特性中找到一种所谓的“生物的优势”，例如，部落的信仰总被人们视为巩固族群认同的机制。他们说，对于一个以游猎为生、个体间依靠合作来捕获庞大而敏捷的猎物的原始部

落，信仰是很有价值的东西。通常总会有这样的理论，那些建立在先入为主的生物进化观念上的人，都是一些坚持群体选择论者，当然也有人用正统的基因的自然选择理论来表达自己的观点。譬如，他们认为，在过去几百万年中的大部分时间里人类很可能只是一个以较小的全新的氏族群落形态生活的群体。那些近亲选择和有利于相互利他主义的自然选择的因素，可能已经在人类基因上运作，而且产生了我们很多的心理特性和倾向。

这些观念和言论可能不无道理，但是我们常常发现，一但我们要面临解释文化的繁荣和发展，以及地球上不同人类文化之间的巨大差异时，例如：科林·吞布尔（Colin Turnbull）所描述的乌干达艾卡族人的极端自私，米德（Margaret Mead）所观察到的阿拉普旭人（arapeph）高贵的利他主义等问题时，我们就会遇到麻烦，当直面这些重大的挑战时，上述理论就完全经不起任何的考验。

我们必须从头开始，回到万物的演化的根源，我们下面提出的论点也许会令人感到诧异。但是我们认为要弄清现代人类的进化过程，必须抛弃“把基因当做认识进化的惟一途径”的理论成见，即使是一个狂热的达尔文主义者，也会认为达尔文理论是个博大精深的理论，它无法停放在狭窄的基因的框框里。在我们随后的理论中，基因是以对照的视角进入话题的，此外没有别的用意。

究竟基因有些什么特别的地方呢？答案是：它们是一个复制者。

我们知道，物理学的法则必须是放之四海而皆准即在宇宙各处都能够成立的；然而任何一个生物学上的原理，是否也能够具有相似的有效性呢？当我们的太空人到遥远的星球探险并

寻找生命的仙踪时，他们预期会遇到许多的太奇怪、与地球上相异其趣的生物。但是，是否有什么东西在所有的生命现象中都成立，不论在何时何处，或以何种化学反应为基础时，都是一样呢？

假设有某一种生命的形式，它们的化学反应是以硅为基础而不是碳，是以氨而不是以水的话，又假设我们发现某一种生物被煮到摄氏 100 度时会死去；再假设我们找到某种生命现象，完全不是以化学反应为基础的，而是以电子运行线路为基础的，是否仍然有些通用的原则对所有的生命现象都能够成立呢？

对此人们不是很清楚的，但是，如果一定要在这件事情上下一点赌注的话，我们会赌一个基础的原理。¹那就是：所有的生命都是由“复制”这一本质现象繁衍和进化出来的。基因，DNA 分子，正是在我们这个星球上盛行的复制的本质。也许还会有别的类，在符合其他条件之下，它们可以将无可避免地成为进化过程的基础。

但是，我们是否必须到遥远的外星世界去寻找其他种类的复制者（以及所造成的其他类型的进化）呢？我们认为，现在已经有一种新的复制者在我们这个星球上出现了。其存在的证据俯拾皆是，它正处在婴孩时期，仍然缓缓漂流在原始营养汤初创时期的状态中，但是它们已经开始在进化速率上有所进展，并且将最古老的基因远远地丢在后面了。

这种新的原始营养汤所创生的，正是人类文化的原始营养汤。我们需要为这个新的复制者命名——也许这是一个能传达“文化传播单位”的概念的名词，或是能够描述“模仿”行为的一个单位。“迷拟子”（mimeme）一辞源自希腊字根，它的意义很适合我们的要求，但是希望它读起来有点像（gene）

这个单音符的字，但愿我们的同行朋友原谅我们把“谜拟子”改成“拟子”（meme），即去掉词头 mi。这样也可以联想到跟英文的“记忆”（memory）一词有关，或是联想到法文的“同样”或“自己”（meme）一词了。

“拟子”（memes）是我们创造的一个概念，请读者记住。²

“拟子”的例子太多了，旋律、观念、宣传口号、服装的流行、制罐或建房子的方式等文化都是。正如同在基因库中繁衍的基因，借助精子或卵子，由一个身体跳到另一个身体以进行传播；拟子库中的拟子，其繁衍的方式是经由所谓模仿的过程而发生的，它将自己从一个头脑传到另一个头脑。例如，科学家如果听到或读到某个好的想法，他就将这想法传给他的同事或学生，他会在文章里或讲演中提到它。如果这个想法是行得通的，它就是在复制和传播自己，从一个头脑传到另一个头脑。

正如我们的同事汉佛来（N.K.Humphrey）对本章内容所得出的简要结论：拟子应该被看做是有生命的结构——这不只是比喻性的，而是技术上可操作的。³你在我脑子里种下一个有繁殖力的拟子，就等于把观念生在我的脑子里，把我的脑子变成散播拟子的工具，跟滤过性病毒寄生在寄生细胞的基因机制里几乎完全相同。

这里并非凭空说说而已，可以举几个具体的例子：“相信人类有来生”的拟子，在全世界人类个体的神经系统里，千真万确地弥漫了不下数百万倍。

谈到神的观念，我们不知道它是否是在拟子库中生成的，也许它起源于许多次独立的突变。事实上，神是很古老的观念，但它是如何复制自己的呢？它是经由口述和手稿，并有伟大的音乐和艺术的帮助，但为什么它有这么高的存活价值呢？

请记住这里所说的“存活价值”，并非是基因在基因库中的价值，而是拟子在拟子库中的价值，我们的问题的真正意思是：是什么使得神的观念得以稳定地存在而且能深入文化环境之中。

在拟子库中，神的拟子的存活价值来自人类的大量心理诉求，它对于人心深处难以处理的问题，提供了表面上令人鼓舞的答案。它暗示在这世界上的不公正，可以在另一个世界里得到改正。“永恒的臂膀”这一想法成为每一个人很好的倚靠，以对抗我们的不满足；它就像医生的宽慰，对病人有同样的效果，这也就是神的观念所以能这么快地被一代又一代的人所吸收复制的一些原因吧！有些同僚暗示我们，这本书有关神的拟子的存活价值的说明有点问题，他们最后总是把分析逻辑地推演到“生物上的利益”。对于他们而言，神有“心理诉求”的观念是不够理想的。他们要知道为什么人类会有这么大的心理上的需求。心理需求意味着一切要诉诸于大脑，而大脑则是由基因库里的基因，即经由自然选择塑造而成的。他们要找到一些方法证明大脑可以改善基因的存活。

对于这样的态度很值得同情，我们不会怀疑我们现有的头脑有遗传上的利益，但是我们认为这些优秀的同行，如果他们小心翼翼地思考自己的基本假设，就会发现自己已经引来和我们一样多的问题。从根本上说，我们以基因的利益来解释生物现象策略的最好的理由，就在于基因是复制者。一旦大自然提供了分子可以自行复制的环境，复制者就会接管了一切。

自然界至少有 30 多亿年的时间里，DNA 一直是这世界上惟一值得人们谈论的复制者，但是它没有理由一直单独享有这一个特权。任何时候，若有某些自然条件导致新的复制者兴起，它就能复制自己；总有一天这种新的复制者将会接管整个

世界，并开始它自身崭新的进化；这崭新的进化一旦开始了，它就不会再屈服于旧的复制者的控制。以基因自然选择为基础的旧生物进化，产生了头脑，因此提供了第一个孕育产生拟子的“原始营养汤”。既然能够进行自我复制的拟子已经产生，比基因快得多的新进化就从此开始了。

我们的生物学家已经深深陷于基因进化的观念，以至于他们忘了它只是许多种可能的进化的种类之一。

从广义上说，模仿是拟子复制的方式，但是正如基因库里的基因，并不是每一个基因都能复制成功。有许多拟子也比拟子库中的其他拟子来得更成功，这是自然选择上的一种比拟，前面我们已经提到过在拟子的性质上使某些拟子具有更高存活价值的特例。它们通常必须像第二章所讨论的复制者一样：具有长存性、生殖力和拷贝的忠实度。任何一个拟子的寿命相比之下可能不那么重要，就像基因一样，例如存在于我的脑中的“美好的往昔”的旋律，最多只能留到我的一生那样久，但可以预期该旋律的许多副本可以在纸上或人们的头脑中流传数个世纪，就像基因一样，多产比长寿重要得多。⁴

但是，我们怎样评估拟子的长存性和生殖能力呢？若有一个拟子是“某种科学观念”，它的散播能力则在于各家对它的接受程度；它的存活价值可以由此后几年这一想法在科学期刊中被引用的次数作大略的估计。⁵又如果拟子是“很受欢迎的旋律”，它在拟子库中的散播，可由人们在街上哼唱它的次数估算出来。拟子若是“女鞋的流行款式”，流行的程度可由鞋店的销售统计数据得到。

有些拟子就像某些基因一样，能在短期内很耀眼地成功散播，但是无法在拟子库内存留很久，流行歌曲和酒杯型鞋跟都是很好的例子；其他犹太人的宗教律法，则可能继续流传数千

年，这是文字记录的永久性造成的。

这些使我们了解到成功的复制者的第三项性质：拷贝忠实度。在此，必须承认，这些论述并不是站在很稳固的立场上。

乍看之下，拟子一点也不像是具有较高拷贝忠实度的复制者，就以科学观念的传播来说吧，当科学家每每听到一个想法并再传给另一个人时，他多多少少会改变它的一点点内容，本书中的许多观念，无疑是来自于崔弗斯，但是我们并没有完整重复他的每一句话，所以，可能为了自己的目的，我们已扭曲了它们的重点，将他的、我的和其他人的想法混合了，这些拟子是以改变后的形式传播给你的，这看起来很不像基因在传播上所具有的微粒的，全有或全无的特性；似乎在拟子的传播过程中会有连续性的变化，而且会产生许多的混合。

但是，这种非微粒子性质的现象可能是一种错觉，而且以基因作为类比也很不恰当。不论如何，当我们观察许多基因特征的传承时（比如身高，肤色等），也看不出基因是如何不可分割或不可混合的。例如，一个黑人和一个白人结合，他们的孩子可能不是黑色的，也不是白色的，而是中间色的。这些并不表示这些遗传基因不具有微粒的性质，因为有许多遗传基因与肤色有关。每一个遗传基因都有一点小小的影响，以至于它们整体看起来像是混合发生作用似的。

目前为止，我们所提到的拟子，好像它们都是单一的微元，事实上它们当然不是这么明显的，如果一个旋律就是一个拟子，那么一个交响曲会含有多少个拟子呢？拟子的单位是一个动作、一段旋律，还是一个小节或一个和弦呢？

这里的语法技巧就像我们在第三章所使用的一样，在那里我们把“基因复合体”分成大大小小的基因单元，单元里又有小单元。基因并不是以僵硬的有或无来定义的，而是定义成一

个方便的单位，一段染色体，其长度有足够的拷贝忠实度，能够作为自然选择的独立单位。

反观拟子的单位。如果贝多芬“第九交响曲”中的一段乐句，足以代表整个曲目以容易记忆，同时又被某个大受欢迎的欧洲广播电台选作节目片段的旋律，那么它就是一个拟子。不过，它同时也大大地减少了人们对原曲的欣赏力。

同样，当我们说所有的生物学家至今都相信达尔文的理论时，我们并非明确地指在每一个生物家的脑子里，都有达尔文所说过的话的复制品，而是指每一个人都有自我解释达尔文思想的方式；也许不是来自达尔文的原著，而是从其他近代进化论的著作获得的，达尔文所说的，在许多细节上是有错误的，达尔文如果读到本书，就会差一点认不出他自己原来的理论；我们多么期望他会喜欢我们的表达方式。尽管如此，达尔文理论的精要，还是存在于每一个了解达尔文进化理论的人们的头脑中。如果不是这样，所谓两个彼此同意的说法，就完全没有意义了。

一个“思想拟子”或许可以定为：可以从某个人的头脑传到另一个人的头脑的事物。因此“达尔文理论”拟子，是许多了解这种思想的人，共同持有进化思想的最主要根基，人们阐释达尔文理论的不同之处，在于定义而不在于拟子。达尔文的理论可以分解为许多部分，使得有些人相信 A 部分，不相信 B 部分，另一些人相信 B 部分，不相信 A 部分。则 A、B 可视为不同的两个拟子，几乎每个相信 A 的人也相信 B。那么套用遗传学的术语，这些拟子就好像是紧密地连锁着，那么还是把它们算在一起，成为一个拟子比较方便一些的。

让我们进一步探求拟子和基因之间的相似性。这本书中，我们一直在强调，我们不可以把基因想成一个有意识、有目的

媒介，但是，盲目的自然选择使它们好像有目的一般。例如，当我说“基因正试图增加它们未来在基因库中的数目”，我真正的意思是“它们所表现的方式，从我们的世界看起来是这个样子的”。

如同我们将基因想象成主动的媒介，怀有目的地为自己的存活而工作的媒介，我们也这样看待拟子会比较方便一些。我们不应该把它们处理得很神秘，有目的的想法只是一种隐喻而已；但我们已经从基因那方面，看到这样的处理是很有收获的了，我们甚至将“自私”、“无情”等词用于基因，无非是用来表达一个意向而已。现在问题就来了，是否我们能以同样的精神，找到自私的或无情的拟子呢？

有一个牵涉到竞争本质的问题，必须率先提出来，有性生殖只要存在，每一个基因就必须与它的对偶基因竞争，为同一个染色体位置而竞争，而拟子似乎没有什么性质等同于染色体的，也没有等同于对偶基因的竞争。我们当然可以假设有一个虚拟的意识，其中许多想法可视为互相对立的；但一般而言，拟子类似早期的复制分子，自由流转于原始营养汤中，它不像现代的基因那样，是一些很清楚地配对成染色体的联队。

那么，现在我们应该从什么样的观点来看待拟子也是互相竞争的呢？如果它们没有对偶基因，我们是否仍然应该期待它们是“自私的”或“无情的”？

答案是可能的，因为在某种意义上，它们必须陷入某种相互竞争中。

任何一位大型电脑的使用者都知道，电脑的上机时间和记忆空间是很宝贵的。在大型电脑中心，它们事实上是以货币来衡量的；每一个使用者只能分配到一定量的使用时间，和一定量的记忆容量，使用时间以秒来计算，记忆容量以比特为单位

计算。

拟子以类似的情形存在于人的脑中,⁶时间可能比容量这个因素更重要,而且是剧烈竞争的主因。人脑和它所控制的身体不能同时做一件以上的事情,一个拟子想要主宰人脑的注意力,它必须竞争,而且得胜过其它拟子的日用品,如收音机和电视机时间,广告牌空间,报纸的版面大小及图书馆书架的放置空间等。

关于基因的例子,我们曾在第三章内容中提到,共同适应的基因复合体也会出现在基因库里,例如,有关蝴蝶拟态的一大组基因,凡是在染色体中紧密地连结的,以至于我们都可以将它们看成了一个基因。又在第五章中,我们遇到过更复杂的进化上稳定的基因组,相互合适的牙齿、爪、内脏和感觉器官,都与肉食动物的基因库有关,而另一种不同形态的特征,则来源于草食性动物的基因库。

是否在拟子库中也有任何可以和遗传基因相提并论的东西呢?假设“神的观念”这个拟子会与特定的拟子结合,是否这种结合能够使其中的每一个拟子都存留下来呢?也许我们可以考虑一个有组织的教会,和它的建筑、崇拜、法规、音乐和文字上的传统,作为一组互相调整及辅助存留下来的拟子。

举一个例子,我们可以提出一个教义,它在教人遵守宗教要求上非常有效,那就是“地狱之火”的威胁。许多孩童,甚至某些成年人都相信,假如他们没有好好地遵行那些圣洁的规定,死后定会受到可怕的折磨。这是非常险恶的说服计巧。从中世纪到今天,在很多人心里都造成了极大的忧虑压迫。但是,它很有效,你可以把它想成是由一位在心理、教义技巧上深受训练、而且很有权谋的宗教领袖所精心设计的。但是,很值得人们怀疑谁能这么聪明,更可能的是无意识的拟子,正借

助着像基因一般虚拟的无情性质，以确保自身的存留。

地狱之火的想法因为有很深的心理冲击，很简单地就能长久留存；更由于地狱之火与神存在的观念结合，因为它们会彼此巩固对方的地位，于是更能帮助彼此在拟子库中存留下来。另一个宗教拟子复合体的成员，就叫做“信仰”。它意味着盲目的信赖——即使在缺乏证据的情况下，甚至于在发现证据是反面时也信赖。“多疑的托马斯”（Doubring Thomas）的故事告诉我们，不是托马斯应该受尊敬，而是其他相对应的使徒应该受到尊敬。托马斯要求证据；对于某些拟子而言，没有什么比寻找证据更致命的了；而其他那些信心坚固以至不需寻找证据的人，就被视为值得我们效法的对象。

盲目信仰的拟子，借助着在思想意识上的减弱理性探讨的便利，保护自己得以长存。

盲目和信仰可以为任何事物辩护。⁷如果某个人相信另一个神，或只是用不同的仪式敬拜同一位神，盲目的信仰就可以假借神意说他是该死的，该死在十字架上，该死在火刑柱上，该被刺穿死在十字军的剑下，或该被刺死在贝鲁特的街上，或炸死在贝尔法斯特的监狱里。盲目信仰的拟子，有它们自己的无情方式以扩散自己；而且不只是宗教上的迷信，政治上的爱国思想也是如此。

拟子和基因常常互相支持，但是它们有时也会对立。例如，单身生活的倾向与基因的遗传是不相符合的，独身生活的基因在基因库中注定是要失败的，除非在某些特别的环境中，如我们在群居的昆虫身上看到的；但是独身生活的拟子却可以在拟子库内存活很长时间。例如，假设一个拟子的成功与否，可由人们主动把它传播给别人的时间的多寡来决定，那么任何花在从事别的活动上的时间，从这个拟子的观点看都是浪费

的。

在我们周围，有没有这样的例子呢？有的，主张独身的拟子便是由宗教领袖们，传给那些还没决定一生要如何开始的年轻人。

婚姻减弱了宗教领袖对群众的影响力，因为家庭会霸占大部分的时间和注意力；事实上，这也包括口述的、书写的和个人榜样等等。如果宗教领袖教会这些媒介彻底发挥威力，那不结婚的拟子就变得比结婚的拟子有更高的存活价值了。对基因而言，这情形当然是相反的。

再比如说，如果宗教领袖是拟子的求生机器，那么独身生活会是建立在他体内很有用的一个属性，但是，独身只是互相支持的宗教拟子中的一小部分而已，据推测互相搭配的拟子复合体，跟互相搭配基因复合体，都用同样的方式进化。自然选择只对那些能利用文化环境的拟子有利，而这些文化环境当然也包含其他自然选择后的拟子。这使整个拟子库因此拥有了一组稳定演化的拟子，新的拟子很难进入其中。

关于拟子，到现在为止，我们所说的都有一点负面的影响；但是它们也有令人感奋的一面。当我们离开这世界以后，能留下来的事有两种——拟子和基因。我们是一个基因机器，被创造来传播基因，从这个角度看，我们会在三个世代之后就给遗忘了。你的孩子，甚至于孙子，可能是你的某种重现，也许是脸形、音乐的天赋，或是在头发的颜色上显出来，但是每一代过去之后，你的基因都只剩下一半留给下一代。这样下去，用不了多久，你就会达到可以被人忽略的地步了。

我们的基因也许是不朽的，但是所有基因重组与结合的现象，会使我们每一个人都必然零零碎碎地消失。伊利莎白二世是英国征服者威廉的后代，但是她很可能只有这位古老的国王

的几个基因而已，我们无法在复制之中找到个体不朽的特性。

但是，你对这个世界的文化有贡献，例如你有个好想法，写出一首旋律、发明一只火花塞，写出一首小诗，这些贡献可能会在你所有的基因都消失于浩大的基因库之后，还能存留很久。苏格拉底也许还有一两个基因存留在人世，但是谁会在乎这些呢？然而，苏格拉底、达·芬奇、哥白尼和马可尼（G. Marconi, 1874~1937，发明无线电装置，1909年诺贝尔物理学奖得主）的拟子复合体，今天却依然茂盛发达。

不论这里推演的拟子理论有多么的空泛，有一点必须再强调一下：当我们观察文化的演化和它们的存留价值时，必须很清楚地知道，我们在谈谁的存留？如我们所知的，生物学家习惯寻找基因层次（或是个别的或是群体的，根据品味而定）的优势。然而，关于拟子，我们一直没有去考虑的原因是，文化特色是以自己的方式进化的，因为这是它的便利之所在。

虽然宗教、音乐、仪式里的舞蹈等等的文化产物，都可能具有像生物一般的传统存留价值，但是我们并不需要刻意去追求；因为一旦提供了大脑这部求生的机器，使模仿能力在求生机器里植根之后，拟子就自动接管了一切，我们甚至不用假定“模仿”有遗传上的好处（当然，有的好处是可以预期的），你只要确定大脑已经有了模仿的能力，就够了，因为拟子自然会充分利用这种能力去进化！

现在就要结束拟子这个新复制者的话题了，这里将以一个能给大家希望的注脚作结束。

人类独特的特性之一是有预期的意识，自私的基因是不会预期的（从本章的理论推断，拟子也不会），它们是无意识、盲目的复制者，它们会复制的事实以及其他的条件，意味着它们会倾向本质上的进化，从本书的观点而言这就是自私的性质

了。但是，任何一个简单的复制者，不管是基因或拟子，都无法在短期内被预期有自私的倾向（即便长期来说有自私倾向，也因而占便宜的）。还有，即使针对每一个人来说，这种“软弱的叛变”总好过 ESS，自然的选择还是爱好 ESS 的。

然而，人类独具的另一个宝贵的特质，可能就是容许纯真而不令人感兴趣的利他主义的存在了。我们并不愿意在这个话题上进行争辩，也不推论这一方面的拟子的进化，我们现在讨论的重点是，即使我们只看到黑暗的一面，并假定每一个人基本上都是自私的；但是我们意识上的预见，也就是在想象中模拟未来的能力，也能把我们从盲目的复制者滥用自私的最糟境遇中拯救出来。我们至少有心智上的装备，以培养长期的自私而不是短期的。我们既然可以看出参加“鸽子的同谋”会有长期的利益，我们自然还可以一起坐下来，讨论使善行得以行得通的方式。

我们有能力抗拒与生俱来的自私基因，必要的话，也能抗拒由教导而来的自私拟子。我们甚至可以讨论用良心栽培纯真的，虽然不那么令人感兴趣的利他主义——这是在自然界里没有的，在历史上也不曾有过的事业。

固然，我们出生即成为生物基因的机器，并且被文化陶冶成为拟子的机器；但是我们还是有能力反抗我们的缔造者，每个人尽可以反叛自私的复制者施加给我们的暴虐！⁸

第十二章 善有善报

“能者总是殿后 (Niceguys rinish last)”这句话似乎起源于棒球界，不过某些权威人士声称这里还有其他的含义，美国生物学家哈丁 (G.hardin) 曾经用这句话总括了所谓的“社会生物学”或“自私的基因”的内涵。如果我们将“能者”的俗语意思，转化为达尔文理论的对应语就等于付出代价协助同一物种的其他成员，让他们的基因传给下一代的个体。如此一来，能者似乎就会愈来愈少，善良的也终会减绝。

但是俗语上的“能或好”还有一个专业说法，如果我们采用这个专业说法，那和俗语就相差不远了。“好人能得第一” (nice guys can rinish first)！本章所说就是这个比较乐观的结论。

让我们回忆一下在第十章讨论过的吝啬鬼。那些小气的鸟类以利他的方式互相帮助，但对那些曾经拒绝过他们的鸟类怀着仇恨，吝啬鬼会在族群里成为多数，因为他们能比那些不分青红皂白地帮助别的鸟类且被人利用的傻瓜，和那些无情地利用且打垮每一只鸟的骗子，传递更多的基因给下一代。“吝啬鬼的故事”阐明了一个很重要的通则，就是崔弗斯所说的“互惠利他主义”，正如同我们在清扫鱼的例子中所了解的到那样，

互惠利他主义并不限于同一物种的成员，这一原则在生物的共生关系上也成立，例如蚂蚁和它饲养的营养蚜虫。

在本书第十章脱稿之后，美国的政治社会学家爱克斯罗德 (Robert Axelrod，与本书常提到的汉密尔顿有一些合作研究的经历)，已经把互惠利他的思想，运用到一些有趣的新的研究方向，爱克斯罗德将我们一开始时所要阐述的“能或好”字的特别意义充分地表达出来了。

爱克斯罗德和许多政治学家、经济学家、数学家和心理学家一样，当时正着迷于一种简单的赌博游戏——“囚犯的困境”之中，据我们所知这种赌博很简单，以至于许多聪明人完全误解了它，以为其中含有更深刻的道理。但是它的简单是虚假骗人的，在图书馆中有整架整架的百家争鸣的图书探讨这个游戏，许多有影响力的人都认为它含有战略防卫计划的关键思想，应该研究它以制止第三次世界大战。

作为生物学家，我们同意爱克斯罗德和汉密尔顿所说的，在进化的时间序列中，许多动物和植物都参与过这种没完没了的“囚犯的困境”游戏。

在它最早的“人文版”中，游戏是这样玩的：有一位庄家要负责给另外两个玩游戏的人赏金，假如我和你相对来玩（不过我们会发现相对这个措辞在这里是不必要的），我们的手中各持有两张牌，分别记着“合作”和“背叛”。玩的时候，你我都可以各选一张摆在桌上，将正面朝下，所以我们互不影响。事实上，我们是同时出牌的，现在我们等着庄家把牌翻开，两人的输赢不只是决定于自己所出的牌（自己知道），而且决定于对方所出的牌（等庄家把牌翻开才知道）。

既然双方各持有二张牌，就有四种可能发生的结果，对于每一种结果，我们的赏罚如下（所以用美元代表赏罚的数目是

因为这游戏发源于北美)：

结果一：我们都出“合作”，庄家就各奖给我们 300 美元，这个总数称为互相合作的报偿。

结果二：我们都出“背叛”，庄家就罚我们各 10 美元，这结果可以称为相互背叛的惩罚。

结果三：你出“合作”而我出“背叛”，庄家就给我 500 美元（背叛的诱惑），并罚你 100 美元（笨蛋）。

结果四：你出“背叛”而我出“合作”，庄家就给你 500 美元，并罚我（笨蛋）100 美元。

我的行为 你的行为	合作 (C)	背叛 (D)
合作 (C)	比较好——报偿 (互相合作: C C) 例: 300 美元奖金	比较糟——笨蛋的代价 (背叛: C D) 例: 100 美元罚款
背叛 (D)	好极了——试探 (背叛: D C) 例: 500 美元奖金	糟透了——惩罚 (互相背叛: D D) 例: 10 美元罚金

图 A 在各种“囚犯的困境”游戏结果中的输赢情况

结果三和结果四很显然是互为镜像的，一个玩得很好而另一个则很惨。在结果一和结果二中，我们玩得差不多一样好，但是结果一比结果二好一些，这里钱的数量并无所谓，也无所谓收入多少或付出多少。对于真正合格的“囚犯的困境”最重要的，是它们的分级层次：背叛的诱惑应该比互相合作的报酬好，互相合作的报酬该比互相背叛受惩罚好，而互相背叛又比

当笨蛋好。(严格来讲，真正的囚犯的困境还有一项条件，就是背叛得逞的所得和笨蛋损失平均之后，不应超过互相合作的报酬，这条件的理由以后才会显现出来)，这四种游戏的结果可以总括在图 A 的表中。

那么为什么叫困境呢？让我们先看一看图 A 这个输赢的表格。假设我正和你玩这一游戏，我知道你只有两张牌可出，不是合作就是背叛，我们考虑一下它们的出法，如果你出背叛，我所能出的最好的牌也应该是背叛，无可否认我会遭到互相背叛的惩罚；不过，如果我出合作，我就会付出笨蛋的代价，这是更遭的结局。

我们换到另一种你可能做的出法，就是再一次出合作的牌，我所能做的最有利的事是出背叛的牌。如果我出合作，我们都会得到相当的高分，即 300 美元；但是，假如，我出背叛，我会得到更多，500 美元。结论是，不论你出什么，我的最佳选择总是背叛。

所以，我已经算出背叛是一个无懈可击的推理了。就是不论你做什么，我一定背叛！而你会和我一样心照不宣。当两个理性的游戏参与者相遇时，他们都会背叛，而且结果就是被罚或得到低分。然而，两人都完全明白，只有当他们都出合作时，双方才会得到相当高分的报偿。

这就是为什么这种游戏会出现两难的原因，也是为什么它那么令人不愉快而又矛盾，而且为什么有人提议应该研究可以对付它的一种法则。

再让我们来看一下较新的囚犯版本的玩法。我们假设此处囚犯中的筹码不再是钱，而是坐监牢的刑期。

假设有两个人都在监牢里，一个叫彼得森，另一个叫摩里阿提，他们有合伙犯罪的嫌疑，他们被关在分开的牢房，而且

被劝诱出卖他的同伙（背叛）。结果如何，得看两个囚犯所做出的选择而定，而他们彼此都不知道对方做了什么。

如果彼得森完全归罪于摩里阿提，而摩里阿提完全保持沉默，使得这一假设的故事好像是真的（他曾与那位过去的已经靠不住的朋友合作过）；结果摩里阿提被判了极重的徒刑，而彼得森则屈服于背叛的试探，得以逃脱罪名；又如果他们互相合作，则会因为证据不足，官方无法判他们重罪，他们都会因为较小的罪行而只被判处较少的刑期，这是互相合作的报酬。

虽然以较少的刑罚为报酬，似乎对很多人来说是有有点古怪，可是对于可能在铁窗内待更长时间的人来说，他是能体会到其中的滋味的。你可能发现，虽然所付的不是钱而是监狱里的刑期，这一游戏的基本特征仍然存在着（仍然会有所期望的四种结果）。如果你假想自己是囚犯，也假设两个囚犯的动机都是追求自身的利益。并且知道他们无法彼此串供，那么你会发现每个人都只能出卖对方，因此注定都要判重刑。

有什么办法能够解决这个两难的困境呢？两个玩游戏的人都知道，不论对手做什么，他们自己所能做的最好的就是背叛；还有，他们也知道，只要两个人合作，两个人的结果就会更好，只要能有办法达成一些协议，只要能让每个人确定别人是可靠的，而不贪图赌注，这样就可以了，问题是怎样去确定这一点呢？

在这一简单的“囚犯的困境”的游戏中，双方并没有办法确保对方是否可靠，除非其中一个至少是圣徒般的笨蛋，然而对这个世界而言圣徒真是太善良了，太稀少了。所以，这场游戏注定要以互相背叛而告收场，两位参与游戏的人都得到适得其反的可怜结果。但是这个游戏还有另外一种版本，称为“反复的或重复的”囚犯的困境，这种反复的游戏较为复杂，只是

在复杂中却含有希望。

这里所说的反复的游戏，简单而言，就是同一对参赛的人，把平常的游戏重复不确定的次数，你我仍然彼此相对，庄家坐在我们的中间，我们手中仍然只有两张牌标明合作与背叛，我们仍然每一次只能出其中一张牌，庄家则根据规则罚钱或给赏金。现在游戏并非到此为止，而是我们拿起卡片来，准备再玩下一回合，在接下来的几个回合中，最重要的一点是我们能一起使庄家出钱，而不是使对方出钱。

经过十个回合之后，理论上我有可能赢得 5 000 美元。但是，这只有你极度蠢笨或神圣地虔诚，每次都出合作牌，而我每次都出背叛的情况下才会发生。更符合实际的是，我们很容易在十回合游戏中，都出合作从而从庄家那里得到 3 000 美元。因此我们不必特别神圣虔诚，因为我们都可以从对方上次的出牌的举动中，看出对方是否值得信赖。事实上，我们可以监督对方的表现，另外一个可能发生的情况是我们都不信赖对方，我们十回都出背叛，而庄家则每次从我们每人手里拿走 100 美元的罚金。最可能出现的情况是，我们并不全然地信赖对方，我们各出一系列合作与背叛的混合牌。最后我们只得到某一中等数额的钱。

在本书的第十章所提到的鸟类，它们互相帮助对方把羽毛上的扁虱除去，正是在表演一种“反复的囚犯的困境”游戏。怎么这样说呢？我们记得，对于每只鸟而言，啄出自己身上的扁虱是很重要的，但是它无法处理自己的头顶，所以只好让一个同伴来替它处理。只有它在日后回报这份恩情才显得公平，虽然这项服务花费的时间和精力不多，但是假设有一只鸟作弊，请别的鸟除虱，却不进行回报，那么它不必付代价就得了所有的好处。你列出各种的结果，就会发现这正是一个囚犯的

困境，互相合作（啄出对方的扁虱）是非常好的状况，但是还有另一种试探会更好，就是拒绝回报对方。互相背叛（拒绝啄出对方的扁虱）是相当糟的状况，但还有更不好的情况，就是费尽力气替别的鸟啄出了扁虱，而自己身上仍有虱子，其输赢图表请见图 B。

我的行为 你的行为	合作 (C)	背叛 (D)
合作 (C)	比较好——报偿 (CC) 虽然我付出了代价帮你， 除虱，但我的虱子你也 帮我除去了	糟透了——笨蛋 (CD) 我付出了代价帮你除虱， 但我的虱子并未除去
背叛 (D)	好极了——试探 (DC) 我不必付代价替你除虱， 而我的虱子仍会被除去	比较糟——惩罚 (DD) 我仍有虱子，但值得安 慰的是，我也没帮你

图 B 鸟类除虱游戏：我在各种游戏结果中的输赢

但是，这里只是一个例子而已，越是想它，就会越觉得人生到处充满了“反复的囚犯困境”游戏；不仅是人的生活，动物和植物的生活也是如此。有人可能会问，植物也会？别忘了我们不是在讨论有意识的策略（虽然有时的确是如此），而是谈论生物学家梅纳—史密斯观点的策略，这就是被基因预选设定的那种策略，以后，我们将会发现植物、各种动物，甚至于细菌，都在反复进行“囚犯的困境”游戏。同时，我们将比较完整地探讨有关“重复的困境”更重要的事情。

“反复的困境游戏”提供了足够的策略领域，不像简单的

游戏，很容易就可预期背叛是惟一合理的策略。在简单的游戏中，只有两种可能的策略，合作或背叛。然而，反复进行的游戏却允许一切的策略。并且没有哪一个显然是最好的。例如，以下是几千个策略中的一个策略：大部分游戏回合中都出合作牌，但是随机地在 10% 的回合中出背叛牌。我们前面提出的“小气鬼”也是一个典型的例子；它对于形势有很好的记忆，虽然它基本上是合作的，但是如果对方曾经有过背叛，它也会背叛。

很显然的，在反复进行的游戏，各种我们才智所能设想的策略都可得到使用。我们能否找一个最好的策略出来呢？这就是爱克斯罗德给自己设定的工作。他有一个很有趣的想法，就是举办一个竞赛，向游戏理论的专家们发出广告，邀请他们投标。每个专家的竞赛策略，也就是预先用程式订下的行动规则，因此，竞赛的人可以用电脑语文来投标。爱克斯罗德先后共收到 14 件稿件，为了便于评出等级，他增加了自己的第 15 件。所谓的随机策略（没有策略的策略），就是简单地随机出合作或背叛牌，并且以此为底线——如果有哪一个策略不比随机策略好一些，那它肯定是一个很差的策略。

爱克斯罗德把 15 种策略都转换成同一种语言并且在一部大型电脑内让它们一一对垒，其中每一种策略都和其他各种策略对阵过（包括他自己的）。既然有 15 种策略，总共就有 15 乘 15，也就是 225 个不同的比赛情形在电脑上进行。每场比赛共有 200 个回合，每对阵玩过 200 回合后，把输赢结果总计结算，公布胜利者。

我们不关心哪一种策略胜过哪一种特定的对手，重要的是，哪一种策略在 15 次游戏的总回合中，能累积最多的“钱”。这里的“钱”指点数，它是根据以下设定计算出来的：

互相合作，3点；背叛，5点；互相背叛，罚1点（相当于我们先前所说的轻微罚款）；被骗，0点（相当于先前所说的重罚）。

任何策略所能够达到的最高分是1.5万分（每回得5分，共200回，15场比赛）。最低分为0分。不用说，极端状况是不可能发生的。实际上，任何一种策略平均每场比赛所得不会超过600多分。这是两个游戏参与者在200个回合的游戏中持续合作时，每人所能得的分数，如果他们其中一个人背叛过，很可能会得到少于600分的分数，因为另一个将会报复（因为大部分参与游戏的策略都设有某种程度的报复程序）。

我们可以用600分作为比赛的基准，而将所有的比赛成绩表达成这一分数的百分率。应用这一理论模型，理论上可能得到166%的得分率（1000分），但实际上没有任何一个策略得分超过600。

我们知道比赛中参赛者不是人，而是电脑的程序；人们事先设定电脑策略的程序，它们所扮演的是有如基因操控身体般的作用（请你想一想第四章的电脑下棋情形），你可以把策略想象成是它们的作者的代理人。事实上，一个作者不可能送来两种以上的策略，这被视为是作弊，爱克斯罗德不允许这样做。因为作者可能提前作好程序，使其中的某一个程序因其他程序的牺牲，而获得胜利。

有些人设计的程序是非常聪明的，当然远不及它的主人大脑聪明，但令人讶异的是，赢得比赛的那个策略，是所有策略中最简单、表面上看来最不聪明的。它名叫“针锋相对”，是拉波波特教授所提供的。拉波波特教授是多伦多大学的著名心理学家和游戏理论家，“针锋相对”程序以第一回合的合作为起始，然后每一回合都重复对手上一回合的动作。

“针锋相对”游戏的获胜过程是怎样的呢？正如我们所说，它如何行动，要视对方的情形而定。首先，假设对手也是一个“针锋相对”的人（请记住每种策略除了和另外 14 种对玩之外，也和自己的复制版对玩），每一个“针锋相对”策略都是由合作开始。在下一步动作中，每一个游戏者也都会重复对方上一回的动作，也就是合作。双方继续合作直到游戏终结了，得分当然都可以超过 600 分的水准点。见图 C。

我的行为 你的行为	合作 (C)	背叛 (D)
合作 (C)	相当好——报偿 (互相合作: C C) 3 点	糟透了——笨蛋的代价 (背叛: C D) 0 点
背叛 (D)	好极了——试探 (背叛: D C) 5 点	相当糟——惩罚 (互相背叛: D D) 1 点

图 C 爱克斯罗德电脑竞赛：我从游戏结果中所得的输赢

现在假设“针锋相对”的游戏者，和一种名为“天真的试探者”的策略对玩。“天真的试探者”并没有真正参与竞赛，但无论如何它是一种教育性的策略。它基本上和“针锋相对”是一样的，除了在几次当中（假设每 10 次中随机出现一次），它会无缘无故地出一张背叛，并且获得试探高分。

一直到“天真的试探者”尝试背叛之前，双方都是“针锋相对”的，一系列的合作过程似乎早就设计好了在既定的轨道上运行，双方都可以很快乐地得到 100% 的基准分。但是，忽然在没有预警的情况下（假设为第 8 次），“天真的试探者”背

叛了，“针锋相对”当然在这一次仍然出合作，所以就得了笨蛋的代价，0点。“天真的试探者”似乎做得很好，因为它已经从中得了5点。但是在下一回合里，“针锋相对”就报复了它出背叛，很简单地效法对手上一回合的动作。同时“天真的试探者”却很盲目地依循他已被设定的规则，重复它的对手的合作行为。所以，它也得了笨蛋的代价，0点。而“针锋相对”得到5点的高分。下一回合，“天真的试探者”则会报复对方的背叛，如此反反复复地持续下去。

在这种反复的相互背叛中，两个游戏者都得到每次平均2.5点（5和0的平均）的分数。这分数比双方在互相合作时，每回合所能稳定得到的3点为低（顺便提一下这就是为什么前面提过的“背叛得逞的所得和笨蛋的损失平均之后，不应超过互相合作的报酬”这一条件的理由）。所以，当“天真的试探者”碰上“针锋相对”时，两人会玩得比两个“针锋相对”对玩时还要差些，当“天真的试探者”对上“天真的试探者”时，由于背叛的反弹回合发生得更早，所以两者都会表现得更差。

现在，我们考虑另一种策略，可以称做“自责的试探者”。“自责的试探者”和“天真的试探者”一样，所不同的是它会采取主动出击，以中止反复互责的过程。要这样做，它比“针锋相对”和“天真的试探者”有稍久一些的记忆力，“自责的试探者”会记得这是自发性的背叛或立刻报复的结果。如果是因报复而背叛，它会自责地允许对手有一次免遭报复的背叛，这意味着防持续地互相责怪于未然。

如果现在玩一场假想的“自责的试探者”和“针锋相对”的游戏，你会发现可能产生互相报复的那几回合，会即时被除去。游戏的大部分都在互相合作中进行，两方都享受高分的结

局。“自责的试探者”和“针锋相对”相对时，表现得比“天真的试探者”更好，虽然不如“针锋相对”自己对玩时好。

在爱克斯罗德的联赛中，有些策略远比“自责的试探者”或“天真的试探者”更好，就平均而言他们都不如简单的“针锋相对”得分高，事实上，所有的策略当中（除了随机策略以外），最失败的就是最复杂的那一个策略。那是一个隐姓埋名的人寄过来的，用意可能在于刺激思考，看能不能得到什么点子，作者也许是五角大楼的某一后台老大，或者是中央情报局的头子，是亨利·基辛格（Henry Kissinger）吗？还是爱克斯罗德自己？我想我们无从知道。

我们的兴趣不在于测试所提出的策略细节，这也不是一本关于电脑程序员的书。我们感兴趣的是，根据某种类别可将策略分级，并且测试各级的成败，最重要的一类策略，爱克斯罗德称之为好策略，它的定义是永远不先背叛。“针锋相对”就是一个例子，它有能力背叛，但它只有在报复时才如此，“天真的试探者”和“自责的试探者”都被列为较差劲的策略，因为它们有时候会在毫无诱因的状态下背叛。

15个进入比赛的策略中，有8个是好的。更重要的是，这8个就是得分排在前8名的策略，而那7个差劲的策略，分数远远排在它们之后。“针锋相对”的得分是504.5，也就是我们基准分600的84%，其他的好策略，得分率稍微少一点，介于28.6%到83.4%之间。这一得分率和差劲策略中的最高得分率：66.8%之间有很大的间隔，这似乎很令人确信，“善于合作的好人”在这场游戏中结果很好。

爱克斯罗德还有另一个术语，就是“宽恕”。一个有宽恕性质的策略，虽然它可能会报复，但它的记忆是短暂的，会很快地复习一下旧的错误行为，“针锋相对”是一个肯宽恕的策

略，它对于别人的背叛会立即轻轻地反击一下，但是，随后它就让事情过去了而不予以计较。下一章里的“小气鬼”则是完全没有宽恕的程序，它的记忆会维持到游戏终了。小气鬼绝对不会忘记另一位游戏者曾有过的背叛行为，即使只有一次。

爱克斯罗德的游戏竞赛擂台上，还有一个以“油炸人”为名的策略，它完全符合吝啬鬼的情形，但是它表现得并不好，在所有优秀的策略中（这是只就技术而言的好，即使它完全没有宽恕的性质），小气鬼和油炸人是名列倒数第二名，不含宽恕性质的策略表现得不是非常好的原因，在于它们不肯中断相互的责怪，即使对手已经自责了，它也不善罢甘休。

比“针锋相对”更肯宽恕的策略有可能赢吗？“两怨还一报”允许对手背叛两次自己才报复一次，粗看起来似乎太神圣和宽宏大量了，然而爱克斯罗德发现，只要有人以“两怨还一报”加入比赛，这策略肯定就会赢得这项比赛。这是因为它本质优良实在够好，足以避免相互责怪的过程。

至此，我们已经确定出了赢的策略必须具有的两种特征：善良与宽恕。这是一个听起来几乎是乌托邦的结论，使许多专家跌破眼镜——他们送来了过于狡猾又勾心斗角的策略，而那些送来善良策略的专家，又不敢大胆地宽恕到两怨还一报。

后来，爱克斯罗德又宣布进行第二届的比赛，这次他收到62件参赛作品，他也同样地加上随机策略，凑成63件。这一次，每局比赛不再是200回合，而是比200回合更多，为什么这么做的理由，在后面还会提到。现在我们仍然可以将分数表达成基准分数的百分比，或者是“合作到底”的分数，即使这个基准需要更复杂的计算，而且也不再是600分。

第二届比赛的程序作者们都收到第一届的成绩，并且附有爱克斯罗德的分析，说明为什么善良及宽恕的策略会表现得如

此优秀，这样做是预期参赛者会把资料放在心里。但是，事实上他们的想法分成两派，有些人推论善良及宽恕很显然是赢的策略，他们也根据这一思想送来善良及宽恕的策略，梅纳史密斯甚至好到送来超级宽恕的“两怨还一报”的程序。另一派人的想法是，大部分的同仁在读了爱克斯罗德的资料后，都会提出善良和宽恕的策略，因此他们采用了狡猾的策略，想要整整这些来参赛的笨人。

然而，狡诈的手法的策略再度失败，由拉泡波特的“针锋相对”策略再次获胜，并且得到基准分数的 96%。而且，善良的策略再次普遍表现得比狡猾的好，前 15 名中只有一个不是善良的策略，最后 15 名中则只有一个不是狡猾的策略，不过，神圣的“两怨还一报”策略这一次并没有赢；如果它有机会参加第一届的话，应该会赢得那次的比赛。这次失败是因为这次入围的有更多细腻而诡诈的策略，能够无情地捕杀那些极度善良（并且几近到了蠢笨程度）的人。

这就充分地显示出这些比赛里有个重要的关键因素，一个策略的成功取决于其他人作出的策略，惟一能说明两次比赛差别的是在第二届比赛中殿后的总是“两怨还一报”，而它在第一届比赛中总应是赢家。那么，是否有什么客观的方法，让我们能够从更普遍，并非随机的角度来判断，哪一个才是真正最好的策略呢？读过前几章的读者，可能已经准备从生物进化稳定策略（ESS）的理论中去找答案了。

我们接到爱克斯罗德传送过来的第一届比赛的结果，而且被邀请去参与第二届比赛。但是，我们没有去，而只是提出了另一个建议。当时，爱克斯罗德已经开始认识到 ESS 了，我们觉得这一研究方向十分重要，所以写信建议他和汉密尔顿联系。汉密尔顿那时与爱克斯罗德同在密歇根大学的不同系里。

结果是他们在 1981 年的《科学》(Science) 期刊上, 共同发表了一篇引人瞩目的文章。后来, 那篇文章获得了美国科学促进协会的克利夫兰新冠奖 (Newcomb Cleveland Prize)。文章中除了讨论一些生物界里很有趣的、极端反复的囚犯困境例子外, 爱克斯罗德和汉密尔顿也表达了那些我们认为来源于 ESS 的方法。

相对于生物进化理论的 ESS 方法, 爱克斯罗德的两次比赛都按照循环赛的制度进行。事实上, 循环赛有些像足球联赛, 每一种竞赛策略都要和其他各种竞赛策略对阵相同的次数。一个竞赛策略最后获得的分数, 是它与其他每一种策略对阵之后获得分数的总和。因此, 谁想要在循环赛中获得成功, 谁就必须对所有投标过来的策略, 都能够竞争获胜。用爱克斯罗德的话说, 那个在与各种不同种类的竞赛策略比赛时都表现得很好的策略, 可以称为是“强韧的”策略。“针锋相对”显然是最强韧的策略之一。但是, 大家投标过来的策略, 为什么都是很偏颇的呢? 这些正是我们在前面所担忧的结果。

在爱克斯罗德最初的比赛中, 刚好有大约一半的竞赛策略是善良型的, “针锋相对”在这种气氛中赢得了胜利。假如“两怨还一报”的策略也在其中的话, 它应该是会赢得胜利的。但是, 假设所有的竞赛策略都是诡诈型的呢? 这是很容易发生的事情。假如参赛的 63 个策略都是诡诈的, 那么“针锋相对”就不可能赢得胜利了, 因为整个竞赛的状况对它是极为不利的。

整个竞赛包括点数的输赢和每个竞赛策略之间成功的等级排名, 都和递送来的参赛策略类型有关; 换句话说, 参赛策略的整体性质是偏向诡诈型, 还是分布均匀型呢? 这些有点像我们心血来潮时做事那样的随意。我们怎样才能降低这种随机性

呢？答案是“考虑一下 ESS”。

您还记得前几章我们曾经提过的“进化稳定策略”（ESS）的重要特征吗？当这个策略在生物族群中有大多数个体采用时，它就会一直保持很高的成功率。假如，“针锋相对”是一个 ESS，那就意味着它在一个由“针锋相对”策略占主导地位的状况中，一定会畅通无阻，这一特点可以看做是一种“特别的强韧性”。身为进化理论的学者，我们将它看做惟一的值得注意的强韧性。为什么“针锋相对”策略会如此重要？因为，在达尔文主义的世界里，赢得胜利不是得到什么赏钱，而是能够繁衍后代；对于那些达尔文学说的信徒来说，生物进化中成功的策略就是在生物族群中绝大多数人所使用的策略。

生物进化策略要保持成功，它就必须能够行得通，特别是在大多数的情况下，也就是在它充分占有数量优势的局面下，能够行得通。

事实上，爱克斯罗德曾经举办了第三届的比赛，他希望找出一种新的 ESS，如同在自然界里常常会遇到的情形。但是，他并没有把它叫做第三届比赛，因为他没有征集新的程序，而仅仅是把第二届的 63 种策略再进行一遍。大家都觉得把这次进行的过程看做第三届是很顺理成章的事，因为它的比赛的规程和方式与前两届循环赛的差异相比，比前两届彼此间的差异更大。

爱克斯罗德将这 63 份程序存入电脑中，使其产生出具有进化更替的第一代。因此，在第一代的环境中，包含了 63 种策略的表征性。在第一代之间的竞赛结束时，每一种策略的胜利，不是得到筹码或点数，而是获得无性的后代，即与它们的父母相同的后代！当一个子代生成过后，有些策略逐步变得稀少起来，有些甚至终于消失了，其他的策略则变多了。策略的

数目比例改变的结果，即体现了游戏下一步的环境也相应改变了。

最后，经过 1 000 代，策略的比例和环境都不再改变而达到某种程度的稳定。在此之前，各种竞赛的策略的财富起起落落，就如我们在电脑模拟中的骗子、傻瓜和吝啬鬼一样。有些竞赛策略一开始就消失了，其余大部分都是在 200 代之内消失的了。在诡诈型的策略中，有一两个在开始时有所增加，但是它们的繁盛，如同我们电脑模拟中的“骗子”一样，是很短命的。惟一繁衍超过 200 代的诡诈型策略，是一个叫“赫灵顿”（Harrington）的策略。

赫灵顿策略的数目在前 150 代中增长显得非常迅速，随后它就逐渐衰灭了，在第 1 000 代左右将近消失。赫灵顿的暂时成功，理由正如我们实验中原先的骗子成功一样：它专门捕杀那些在它周围的“两怨还一报”（性格太宽恕）傻瓜，当这些傻瓜绝迹之后，由于再也没有它容易捕食的对象，赫灵顿也跟着差不多绝迹了。这些空出来的地盘就让位给虽善良但却不懦弱的，像“针锋相对”那样的竞赛策略了。

“针锋相对”策略在第三届比赛中，每 6 局中总有 5 局是名列前茅的，正如它在第一届及第二届的表现一样好。其他 5 种善良而不懦弱的策略，也和“针锋相对”同样成功，数量也很多。当竞赛中所有诡诈型的策略都绝迹之后，我们就无法区别善良型的策略和“针锋相对”，也无法区别出任何两种竞赛策略之间的差异了，因为它们全都是善良的，只会向对方出“合作”牌而已。

竞赛策略的这种无法区别的结果是，虽然“针锋相对”看起来像是 ESS，但严格说来，它却还不是真正的 ESS。请记住，作为 ESS 策略，必须是很普遍的，无法被某种稀少而突变的策

略所侵害。现在，“针锋相对”不会被诡诈型的策略所侵害是成立了，但是，当它面对其他善良型的策略时就不一样了。如同我们已经看到的，在完全善良的群体中，它们都一直采取合作，彼此不分。所以，其他的善良型策略也以完全神圣而永远合作，混入“针锋相对”的族群中而不被察觉，虽然它们在物竞天择的生物进化上不会优于“针锋相对”的策略。所以，从技术上看，“针锋相对”还不是 ESS。

你或许会认为既然这样的世界能够维持着善良，我们就可以将“针锋相对”视为 ESS。但是，让我们看看接下来要发生的事情。与“针锋相对”策略不同的是，“永远合作”型的策略是一种被“永远背叛”型策略侵害时会发生不稳定的策略。“永远背叛”面对“永远合作”时能够很亨通一时，因为它每次都得高分，像“永远背叛”这样诡诈型的策略，将会进来遏止“永远合作”那一类太善良的策略。

虽然严格说来，“针锋相对”并不是真正意义的 ESS，但是我们将某些基本上善良的、但是具有报复性的类似“针锋相对”型的混合策略，当做近似等于 ESS，理论上也是合理的。这种混合的策略可能含有一点点的诡诈。

波义德（Robert Boyd）和罗波堡姆（Jeffrey Lorberbaum），在爱克斯罗德之后，进行了更为有趣的后继研究工作。他们的研究工作之一，就是观察“两怨还一报”策略和一种叫做“多疑的‘针锋相对’”的混合策略。在技术上，多疑的“针锋相对”策略是有些诡诈的，但又不是非常诡诈，在第一步之后的表现都如同“针锋相对”一样。这就是它技术上诡诈的地方，因为它在游戏的最初一步就出“背叛”牌了。

在一个完全由“针锋相对”所主要控制的环境中，多疑的“针锋相对”策略不会很繁盛，因为它的第一步背叛启动了互

相责怪、无法中断的循环。另一方面，当它遇到了“两怨还一报”策略时，后者那种更宽大为怀的度量反而把互相责怪的萌芽给去掉了。两个对抗竞赛的人最后至少都获得了基准分，而多疑的“针锋相对”策略则因为起初的背叛只占了一点点的便宜。

波义德和罗波堡姆还证明：“两怨还一报”及多疑的“针锋相对”策略的混合，就进化而言，可以侵入使用“针锋相对”策略的族群，两者都会在其中繁荣昌盛起来。人们几乎可以确定，这样的组合不是惟一具有侵入功能的组合，可能还有许多有点诡诈又兼具善良且有宽恕的策略组合，能够侵入“针锋相对”。有些人或许已看出，这些分析好像活生生映照出了我们的生活情形。爱克斯罗德坦率地承认，“针锋相对”严格来说并不是一个 ESS，所以他使用了一个措辞“共同的稳定策略”来描述这种情形。正如在真正的 ESS 状况里，可能会有不只一种策略同时达成稳定性。

我们需要再强调一次，ESS 是一个由谁主要控制生物族群的机遇问题。“永远背叛”和“针锋相对”一样，也是能够稳定的；那些主要由“永远背叛”所控制的族群，没有使用其他策略的更好的表现。我们可以将这类系统当成两种稳定类型：“永远背叛”是其中一种稳定点，“针锋相对”（或是一些很善良、但是具有报复性的混合策略）是另一个稳定点。任何一种策略先期达到主要控制生物族群的地位，就会一直握有主控权。

主要控制的意义究竟是什么呢？我们需要有多少个“针锋相对”的策略，才能够表现得比“永远背叛”策略更好呢？这需要具体看一看在特定的游戏中，庄家愿意奖惩给付的详细内容而定。一般而言，这里有一个关键频率，就如同刀锋一样。

在刀锋的这一侧，“针锋相对”策略作用超过了自然选择，因此情况会对“针锋相对”愈来愈有利；在刀锋的另一侧，“永远背叛”的数量超过关节点，自然选择就会愈来愈偏爱“永远背叛”。我们在第十章的“吝啬鬼和骗子”的故事中所面对的变化，也相当于这里的刀锋一样。

因此，一开始时生物族群在刀锋的哪一侧，显然是很重要的。我们也需要知道，生物族群从刀锋的一侧跨到另一侧，会有多大的可能。假设从一开始族群就已在“永远背叛”的一边，少数的“针锋相对”个体因没有够多的机会相遇而互利，于是自然选择就会把生物族群更加推向永远背叛的极端；只有当生物族群自己决定跨过刀锋，它才能一直滑到“针锋相对”的极端。当然，生物群体本身并没有群体的意愿或目的，它们无法奋力去跨过刀锋，仅仅在无方向性的自然力刚好引导它们跨过时，它们才能跨过。

怎么会是这样的呢？答案之一是机遇。但是，机遇只是一个表达不知情的措辞，它的意思是“由一些未知或无从确定的方法来决定”的。我们希望可以表现得比机遇更好一点，我们可以设想一些实际的方式，比如说少数的“针锋相对”的个体刚好增加到关键的数目。这等于是探求可能的方法，看能不能使“针锋相对”的个体刚好集成够多的个数，让它们都从庄家那里得到更多的利益。

这种想法看来很有希望，但是实际上是相当渺茫的。在小区域中，相似的生物个体究竟有多大可能性找到彼此的同伴而聚集在一起呢？

在自然界中，实现这一方式的最明显的方法是借助基因的关系，亦即近亲的联系。大部分的动物都倾向于住在靠近姊妹、兄弟和表兄弟的地方，而不是任何一个群体中的成员的住

处，这就是群体居住中的“粘性”。粘性的意思是指任何生物个体会持续生活在靠近出生地的倾向。例如，在过去的历史和世界上的大部分地方，至少在现代的世界里，人们很少迁离到他们出生地几英里以外的地方，这一特征导致形成了具有基因关系的地区性族群。我们曾经访问过爱尔兰西岸一个偏远的小岛，在那里我们很震惊地发现岛上的居民几乎每一个人都有“壶把形”的大耳朵。在那里，海风很大，所以客观上不太可能是因为那里的气候适合大耳朵，而是因为那里的人大部分彼此是近亲的缘故。

具有遗传关系的亲戚，不只表现在脸上的特征相似，也表现在所有其他方面。例如，他们彼此的基因相近，使他们都愿意采用或都不采用“针锋相对”的原则。所以即使“针锋相对”可能在整个生物群体中很稀少，但它却可能在局部区域里显得很普遍。在某个局部区域中，也许“针锋相对”彼此相遇频繁，因而互利繁盛起来。即使从全体族群的频率来算，他们还是少于刀锋所需的数量，不过其数目仍然会增加。

在这种情况下，“针锋相对”的个体在安适的小群中，彼此合作可以非常繁盛，然后从较小的区域群体渐次集成为较大的群体。这个大群体可能大到足以分散到其他的区域，而那些区域到目前为止，在数目上仍是由“永远背叛”所主要控制。

在研究这些区域性的生物族群时，请原谅，我们提到的爱尔兰小岛是一个误导的例子，因为那里是一个独立的实体。换个角度想想看，在一个没有太多迁移活动的较大生物族群里，即使在整个群体的范围中，血统的混合也不受任何的阻隔，而生物个体仍将只会与临近的生物个体相似，而不是与远处的生物个体相似。

还是再回到我们的刀锋线吧，“针锋相对”是可以克服上

述困难的。它所需要的就是一个小区域的群集，而且是在自然的群体中会自然形成的。“针锋相对”策略有一种先天的特长，就是即使实施者数目相当稀少的时候，也能够跨越刀锋线到达有利于自己的一侧。这里仿佛有一条秘密的通道在刀锋之下，但是这一通道只有一个单向阀，且是不对称的。虽然，“永远背叛”是个真正的 ESS，却不像“针锋相对”能以区域性的集结来跨越刀锋线；相反地，“永远背叛”的生物个体在区域性的集结中，不但没有因为彼此的出现而繁盛，相反却显得特别的糟，它们不但不会悄悄地互相帮助，从庄家那里获得利益，反而对彼此不利。因此，“永远背叛”不像“针锋相对”，它们没有从生物族群得到近亲关系和从粘性中得到任何的帮助。

所以，“针锋相对”可能只是个不明确的 ESS，却有高度的稳定性。这些意味着什么呢？当然，稳定就是稳定，我们从长远的角度来看时，自有它的意义。“永远背叛”能够很长久地抵挡侵害。但是，如果我们等得足够久的话，也许数千年，“针锋相对”最终就会凑足到翻过刀锋线所需要的数量，生物族群就会突然改变了。但是，逆向的情形却不会发生。“永远背叛”因为不会从集结得到益处，所以不能享有这种高度的稳定性。

如同我们已知的，“针锋相对”是善良的，意味着从不主动地背叛，是宽恕的，意味着很容易忘却对方过去的错误。现在我们还要介绍爱克斯罗德的一个专业术语：“针锋相对”也是“不嫉妒”的。爱克斯罗德的“嫉妒”的意思是，别的参赛者赚得和你一样多时，你仍然很高兴，而且乐于同时从庄家那里赢钱。

“针锋相对”从来没有真正地赢过一场游戏，你仔细地想一想就会发现，它从来没有在任何一场游戏中比对手获得更高

分，因为它从不会背叛，除非它在报复时才会如此。它最常做的就是和对方平手，它倾向于与人分享高分。对于“针锋相对”或其他的善良型策略而言，“敌对”这个词是不太贴切的。

遗憾的是，当心理学家研究在真正的人与人之间，设定反复的“囚犯的困境”时，几乎所有的参赛者都怀着嫉妒的心态，以致表现得很差。看起来，许多人似乎也许连想都没有想过，便宁可对另一个参赛者不友好，也不愿与他合作一同对付庄家。然而，爱克斯罗德的研究，已经证明这是非常错误的行为。

不过，这只是在某些游戏中的错误。博弈论将游戏分类为“零和”和“非零和”。在“零和”的游戏中，一方的收益就是另一方的损失。下象棋就是一种“零和”游戏，因为每个参赛者的目标都是要赢，这意味着要另一个人输。但是，“囚犯的困境”并不是零和游戏，这里面有一位庄家在付钱，两个玩的人是可能联手对付庄家，而皆大欢喜的。

在所谓文明的“冲突”中，其实常有相当大的合作空间。那些看起来是零和的抗争，可以在一些存在的善意中，被转化为“互利的非零和游戏”。

人们的离婚这件事，就是如此。很显然，一桩良好的婚姻就是一个非零和游戏，充满了相互间的合作。即使当婚姻破裂时，夫妻也有理由互相合作以接受更大些的利益，把离婚处理成非零和游戏。因为即使没有孩子的抚养费问题，光是邀请两个律师的费用，就足以使这个家族的财政亏损惨重。所以很显然，一对理性而又文明的夫妻，应该在一开始就一起去找同一位律师，不是吗？

事实不然，至少在英国打官司就是如此。直到近来，美国所有的州法律还规定，律师只能接受一对夫妻中的一位作为委

托人。另一个人只能另找一个律师，或没有法律上的咨询。这就是事情开始有意思的地方了。在不同阵营中，有一个相同的声音：“我们”和“他们”。我们，正如你所知，不是指我和我太太，而是指我和我的律师；他们，则是她和她的律师。当离婚的案子送到法庭时，实际上是叫做“史密斯对史密斯（妻子仍随夫姓）”！它被假设为敌对的，不管这一对夫妻是不是感觉如此，也不管他们是不是愿意理性地和解。

谁能够从这种“我赢你输”的争斗中获利呢？只有律师。这使我们想起莎士比亚那一句有趣的名言：

首先，让我们一起把所有的律师给杀了。

——〔亨利六世〕第二幕

这一对倒楣的夫妻，已经被人为地掷往一场零和的游戏中。但是，对律师而言，史密斯夫妇的案子，是一个良好又满带油水的非零和游戏。律师们尽可根据法律规范，一起合作榨取史密斯夫妇联合账户里的那一点血汗钱。他们合作的方式之一，就是提出一些对方根本不会答应的建议，于是乎，每一封信，每一次的电话沟通，都使这对合作的“敌对者”账单上的花费数字节节升高。

很幸运地，这一过程可能被拖延几个月、甚至数年才能解决，费用也相对上升。律师不需要一揽子地解决掉所有的问题，相反，他们得小心谨慎地彼此避免解决问题。这正是他们合作从客户身上榨钱的手段。这样讲也许是有些过分了点。当然，律师们也许并没有意识到他们是在做什么，正如我们后边将要提到的吸血蝙蝠。他们只是照着非常规范化的规则在玩游戏。这场游戏并不是有意识的，也没有谁在特意安排，它只是

被环环相扣地设定好，就可以把我们推入零和的游戏中——对委托人而言是零和的，对律师却不是零和的游戏。

那么我们应该怎么办呢？莎士比亚的说法虽然有些伤感情，但是改变法律才是可行的方法。然而，国会的大部分议员都不具备法律素养，更可怕的是，他们也有游戏零和的想法。人们很难想象会有一个地方，比英国的下议院更充满敌意的气氛！即使在法庭上，人们至少还保留了一些礼貌上的辩论，他们和他们的律师也尝试着很善意地合作，而从庄家（他们的委托人）那里获利。也许真正有良心的立法者和悔悟的律师，应该好好学习一点博弈理论。而对于那些矢志要为零和游戏战斗的夫妇，也许应该有些站在反对立场的律师，劝服他们在庭外达成非零和的和解，游戏才算是公平的吧。

人生中哪些是零和或非零和博弈呢？哪些人生的观点会培养出嫉妒，哪些又会培养出合作来一起面对庄家呢？值得我们思考。例如薪水，当我们要求加薪时，我们的动机是出于嫉妒同事，还是合作以提高我们真正的收入呢？在真实的生活里（在心理实验里也是一样的），我们是否都把非零和状态，假设成一场零和的游戏呢？

这里我们只是列出这些难题而已，若要回答这些问题已经超出了本书的研究范围了。

足球也是一种典型的零和游戏——至少通常情况下它是如此，但偶尔也可以不是这样的。其他的比赛，如橄榄球、澳洲足球、美式足球、爱尔兰足球等，也是零和游戏。

英国足球联盟将国内的进球队分为四个等级，每一等级内的各支球队在整个足球赛季里互相对抗，每一次赢球都可累积得分的点数。甲级球队都是很有名气的，而且能够吸引大批的球迷，保证会有良好的票房收入。但是，在每一赛季的末了，

甲级队的最后三名会在下一赛季里被贬到乙级队去。球队被降级是一件极其可怕的事情，需要尽力去避免。

1977年5月18日，是那年足球赛季的最后一天。三支即将被降级的球队中，有两队已经确定了，第三个名额还在拼斗中。这个名额将从桑德兰、布里斯托尔及科芬特里三个球队中淘汰产生出来。那个周末将是这三支球队决定性的一战。桑德兰要和第四名的队伍比赛，而这第四名的队伍，无疑将留在甲级队。布里斯托和科芬特里队，刚好要彼此对抗。

众所周知，如果桑德兰输掉比赛，则布里斯托队和特芬特里队只需平手，就都可以留在甲级队里。反之，如果桑德兰队赢了，布里斯托队和科芬特里队之中势必有一支球队要降级，这要视他们两队比赛的结果而定。这两场关键性的比赛，理论上应该同时进行，而事实不然，布里斯托队对科芬特里队那场比赛稍晚了5分钟。因此在这场比赛结束前，桑德兰队的那场比赛结果已经出来了。

整个奇妙的故事，就从这里开始了。

在布里斯托队和科芬特里队的比赛中，大部分的过程都确如新闻报导中常用的措辞那样，比赛显得“快速而火爆”，这是一场紧张刺激（如果你喜欢足球的话）的拉锯战。在彼此都踢出几次漂亮的进球之后，眼看双方就要以二比二结束了。就在终场结束前两分钟，从另一个球场传来桑德兰输球的消息，科芬特里队的经理立刻在球场的巨大电子显示板上，把这一消息打出来。很显然，22个在场中的球员都很快看到，并且都明白，他们不需要再辛苦地比赛了；他们只要平手，就不用降级了。于是两边都开始小心翼翼地保持平手。

这里，我们引述新闻报导如下：“那些在数秒钟前还凶暴异常的球迷，在比赛结束、双方平手的讯号打出之后，立刻投

入联欢之中。裁判查理斯看起来无可奈何，因为球员们只是把球盘来带去，其他人对持球的人也几乎不去拦截。”原本是一场零和的游戏，只因外面世界的一则新闻，就变成了非零和游戏。套用我们刚才讨论过的用语，这就有一个外来的“庄家”很神奇地出现，使布里斯托队和科芬特里队都能够因同样的结果即平手，而大获其利。

像足球比赛这类观众非常多的运动，通常是零和游戏。对球迷而言，看到球员奋力拼搏，总比看到他们友善地互相让球放水刺激多了。但是，在实际生活中，包括人类和动植物的生活，都不是设定为了满足观众的，在真实生活中有许多处境，其实经常相当于非零和的游戏。

我们的大自然时常扮演庄家的角色，因此生物个体们可以因彼此的成就而互相获利，他们不需要靠打败对手就能获益。在自私的基因这一基本定律下，我们仍然可以看到，互助合作如何使这自私的世界欣欣向荣。根据爱克斯罗德的定义，我们也可以了解到，好人是怎么得到好报的。

但是，除非游戏是反复进行式的，否则这些结论都不成立。参赛者必须知道，现在这一回合并非他们之间的最后一回合。在爱克斯罗德的论文中，经常出现的措辞是“未来的影子”，而这个影子存在的时间必须很久。但是必须持续多久呢？它不可能是无限久远的。理论上讲，游戏持续多久是无所谓的，重要的是，所有的参赛者都必须无法得知比赛何时结束。

假设你和我正在进行对抗性游戏，并且假设我们都知道比赛刚刚好 100 回合了，现在我们都知道第 100 回是最后一回合。而且就相当于囚犯的困境的不重复游戏。因此对我们两人而言，在第 100 回时，理性的策略应该是背叛，并且，我们可以假设对方也会这么做，因此最后一回变得可以预测了。但是

这样一来，第 99 回也会是一次不重复的比赛，并且在这一回上，理性的选择应该也是背叛。依此往回推，第 98 回、97 回、96 回……也会因同样的理由而受影响。两个极理性的人，既然知道有多少回合要交手，而且也互相假设对方是在极理性的情况下，结果是两人将只会不断地背叛。所以，当博弈理论家提到反复式囚犯的困境游戏时，他们总是假设游戏的结局是不可预测的，或者是只有庄家知道的。

然而，即使游戏确实的回合数无法知道，在真实的生活中心，人们常常还是可以通过统计等手段，来猜测游戏可能还有多久。这一估计有可能成为策略中最重要的部分，例如，如果我们注意到庄家有点坐立不安，频频看表，我们就会推测游戏快结束了，而且会想到要出背叛牌。假设我们看到你们也注意到庄家的动作了，会怕你们也有意要出背叛牌，我们可能会急着先你们而出背叛牌；特别是我们担心你们也会对我们害怕……

数学家把“囚犯的困境游戏”只分为一次式或反复式的，这种分类方法真是太简单了！我们可预测每一个参赛的人，都会表现出好像他对游戏何时结束，不断有新的估计。他估计得愈长，他就愈会依照数学家所说的反复式游戏的策略来比赛，换句话说，他会更好、更宽恕、较没嫉妒心。相反的，如果他估计得愈短，就会照一次式的策略：会更诡诈，而且更不宽恕别人。

爱克斯罗德对未来的影子的重要性，作了一个生动的解说。他的资料来源是历史学家兼社会学家爱旭华兹（Tony Ashworth）的研究，那是第一次世界大战中出现的一个现象，也就是所谓“自己活也让别人活”的系统。

众所周知，一次大战期间在圣诞节时节，曾经发生过英国

和德国的军队于荒无人烟的地带，一起喝酒暂时往来的事情。

但是，我们更感兴趣的，也是较少人知道的，就是非正式场合又不说出口的那个“互不侵犯协定”：一个“自己活也让别人活”的系统，从1914年起，就在前线此起彼落地发展了至少两年。一位英国的资深军官，据说在巡视战壕时，很惊讶地发现，德国兵在他们的来福枪射程里走动。“我们的人表现得很不在意，我私下决定要杜绝这样的事情。这些人很显然不知道现在是战争期间，双方都明显地相信‘自己活也让别人活’的策略。”

那时，“囚犯的困境”游戏理论还没有发明，很明显这些事情是符合博弈理论的，而且爱克斯罗德也提出了有趣的分析：对军队而言，在那长期战乱的时代，未来的影子很长。也就是说，每一群长期驻守的英国兵，都会相对地见过一群长期固守的德国兵，长达数月之久。况且，一般的士兵并不知道他们什么时候要调动，调动的命令常常是出奇地任意和令人费解。

未来的影子既然又长又不明确，就足以培养出“针锋相对”式的合作了。于是，相当于“囚犯的困境”游戏的情况，便成立了。

我们记得，“囚犯的困境”还有一个成立的条件，就是付出的钱数必须合乎一定的关系：两方必须喜欢互相合作（CC）胜于互相背叛；如果你能在对方合作时背叛则更好（DC）；你合作而对方背叛（CD），则是最差的结果。互相背叛（DD）是将领们最想看到的，不论出现何种情况，他们都希望看到自己的子弟兵，像芥末一样辛辣地消灭敌人。

从将军的角度看，他并不希望互相合作，因为这不能帮助他们赢得战争。对于个别的战士而言，他们是极度渴望互相合作的，他们不愿意被打死。他们也同意将军所说的，赢得战争

比输掉战争更好，因此就更符合“囚犯的困境”条件了。这不仅仅是一个战士所面对的选择，整个战争的结果，并不因为他一个人做了什么而受到影响。在无人地带跟敌军互相合作，肯定会影响你个人的前途，因此互相残杀较能被接受；还有，因为爱国或军人天职等的理由，你至少也会希望对方合作，而自己能背叛。这看起来是真正“囚犯的困境”的景况了，类似“针锋相对”的事情会繁复起来，也是可以预料的了，而事实也是如此。在战线上任何一个特定的区域，其局部稳定的策略不一定是“针锋相对”。“针锋相对”只是一系列善良、有报复性，但是又宽容的策略之一。这些策略即使技术上不太稳定，至少在它们繁盛起来之后，不易被侵入。例如，根据当时的记载，“三怨还一报”的确在某个区域内流行起来。

晚上，我们走出战壕外面……。德国的工作队也在外面，所以在此时开火是不礼貌的。真正糟糕的事情是那些枪榴弹……，如果枪榴弹掉到壕沟里的话，会杀死我们八九个人。但是，我们从未还手，除非德国人实在太嚣张了，那时我们才会在三次后报复他们一次。

对于“针锋相对”一着的宽宏的策略，有一件很重要的事就是，每一个参赛的人都会因背叛而被惩罚。报复的威力一直都存在，报复能力的展现，是“自己活也让别人活”系统的显著表征。双方的相互射击可以展示杀死对方的能力，但是，它常常是借助射击敌军身旁的目标，而不是敌军身体来展现能力。这些技巧也常常被用在西部片里，例如打掉远处蜡烛的火焰。

至于为何要在第二次世界大战中使用原子弹，似乎永远没有令人满意的答案。当初，负责发展研制原子弹的一流物理学家，只是希望通过部署原子弹来恐吓敌人（相当于打掉蜡烛），而不是要毁灭两个城市。

像“针锋相对”这样的策略，有一个很重要的特征，就是宽恕。正如我们所见，这样做肯定会削弱原来可能发展成长期互相仇视的情况。降低相互报复的重要性，可以由以下英国军官的回忆录很戏剧化地显现出来：

我正在和 A 连的人喝茶时，突然听到一阵阵喊叫声。我们赶紧过去察看，发现我们的人和德国人正站在各自的栏杆旁。忽然间，发出一阵轰响但没有什么大的影响，很自然地两边的人都冷静下来了，但是，我方的人却破口大骂德军。说时迟那时快，有一个勇敢的德国人走近他的栏杆旁大声说：“我们很抱歉，希望没有任何人受伤。这不是我们的错，而是那该死的普鲁士枪走火了。”

爱克斯罗德评论这件事说：“这不仅是努力避免报复而已。这些反应出因破坏了互相信赖的处境，而具有的道德的懊悔，而且还对某些人可能受伤，表现了关怀。”无疑地，这是一个可敬而勇敢的德国人。爱克斯罗德同时也强调，在维持互信的稳定状态上，可预测和仪式是很重要的。有一个可爱的例子，就是在阵线上的英国炮兵，每天傍晚定时开炮。有一名德国军人这样记载：

7 点钟时它就响了，规律得你可以靠它来调准你

的表……它有固定的目标，射程很准确，从来不偏差，既不超过也不落在靶标之后……。甚至于，有些好奇的家伙在7点前就爬出去，为了要看炸弹开花。

从英国这边所记载的，可以发现德国的炮兵也做同样的事情：

他们选择的射击目标，时间和次数是那么规律……以至于琼斯团长知道下一发炮弹要落在哪里。他的计算非常精确，他能够知道什么时候走到那个地方，爆炸会刚好停止。这对于新到的军官是太冒险了。

爱克斯罗德解释说，这样的仪式和定时的开火，传达了一个双重的讯息：对于高层指挥官它传达了进攻，对于敌人，则传达了和平。

这样的“自己活也让别人活”系统，应该是可以借助有智慧的决策人员，在谈判桌旁磋商而奏效的，而事实上却不然。它是经由一系列地区性的代表大会，彼此行为的回应而成长的；个别的军人可能很难明白这样的系统正在扩大。这并不令人惊讶，在爱克斯罗德的电脑里面，那些程序是没有意识的，它们的善良或诡诈、宽恕或不宽恕、嫉妒或不嫉妒，都是由行为来决定的。编写它们的程序员本身，或许是具有其中的某一种特质，但是那是与事情毫不相干的。一套善良、宽恕、不嫉妒的程序，很可能是由性格很诡诈的人写出来的；反过来说也是一样。

策略的善良与否，是由它的行为来认定的，而不是由编写

它的人的动机（它本身也没有任何的动机）。电脑程序也是一样，它可以表现得很有策略，但事实上并没有意识到任何事情。

无意识的策略家，在本书中已出现很多次了。在整本书中对于我们所思考过的动物、植物，甚至于基因，爱克斯罗德的确是个很好的模式。所以很自然，我们要问，他的乐观结论（不嫉妒、宽恕又善良的成功策略），是否也可以应用在自然界？

答案是肯定的。条件是自然界有时也要处于“囚犯的困境”状态，未来的影子很长，并且必须是一个非零和的游戏。在整个生物界中，这些条件比比皆是。

没有人会认为细菌是有意识的策略家，但是细菌既然是寄生性生物，就可能和它的寄主卷入“囚犯的困境”的游戏之中。并且，我们没有理由不把爱克斯罗德的形容词：宽恕、不嫉妒等等，运用在它们的策略里。

爱克斯罗德和汉密尔顿指出，正常情况下无害或有益的细菌，在一个人受伤时，有可能变得诡诈起来，造成致命的败血症。医生可能说，这个人“天然的抵抗力”因受伤而降低了，但是也许真正的理由是跟“囚犯的困境”有关呢？会不会原先只是因为细菌有什么利益可图，所以拼命压抑着自己呢？

在细菌和人类之间的游戏，通常有相当长的“未来的影子”，因为一个正常人从细菌入侵的那一刻开始，应该还可以活好几年。但是一个受伤严重的人，对寄生在他身体里面的细菌而言，则会显得“未来的影子”短了很多。

所以，人与细菌之间的拉距战，也等于是“背叛的试探”，比起互相合作的报酬更吸引人。不用说，这不是细菌小小的坏脑袋里谋划得出来的，而是细菌的自然选择早已经把无意识的

法则，借助生物化学的方式建立在它们的基因里面了。

根据爱克斯罗德和汉密尔顿的说法，植物也会报复，同样也是在明显无意识的状态下。

无花果树和无花果小蜂，彼此有很亲密的合作关系。你所吃的无花果其实并非是果子。无花果是一座黑暗的室内暖房，一个室内的授粉室，在尾端有个很小的洞孔。如果你进入洞里面（你必须像小蜂一样小），会发现数以百计的花长在果皮内壁，惟一的授粉媒介就是小蜂了。无花果树本身可以因为小蜂的停留而受益，小蜂的益处是什么呢？它们把卵产在某些小花上，产卵的同时也替别的花授粉，而这些卵孵成的幼虫就靠这些花为食物了。

对于小蜂而言，背叛的意思，就是在一个无花果内的很多花上产卵，在很少的花上授粉。但是，无花果如何报复呢？根据爱克斯罗德和汉密尔顿的观察：“在许多例子中发现，如果小蜂进入一个新的无花果之后，没有为够多的花授粉，反而在几乎所有的花上面都产卵；这棵树会在这粒无花果的生长早期，就把它除去，所有的卵都会因此而毁灭。”

在自然界里，还有一个奇特的“针锋相对”的例子，它是生物学家费歇尔（Eric Fischer）在雌雄一体的海驴身上发现的。这种鱼不像人类，它们的性别不是由染色体决定的，而是每一对都可以表现出雌性或雄性的功能。在产卵的时期，它们可以排出卵或精子；它们如形成一夫一妻的配偶，然后在这一对中轮流扮演雌雄的角色。

现在，我们可以推测每一对鱼如果可能的话，会“宁愿”一直扮演雄鱼，因为它的代价比较低。从另一个角度讲，一条鱼若能说服它的伴侣在大部分时间里扮演雌鱼，使“她”投入许多心力在鱼籽身上，而“他”自己得到的好处就是，有能力

从事别的活动，例如再去找别的鱼交配。

事实上，费歇尔发现这些鱼有很严格的轮流顺序，我们可以猜到这是“针锋相对”的情况。这些虽然有点繁琐艰难，但它确实是一个“囚犯的困境”的游戏：轮到你做雌鱼时，你愿意去做雌鱼，代表出合作的牌；若你却要做雄鱼，就代表出背叛的牌。背叛的，就自愿受罚（受报复）：同伴也可以在下次拒绝做雌鱼，或者干脆断绝彼此的性关系。费歇尔确实观察到那些角色分配不均匀的配对，比较容易分开。

社会学家和心理学家有时会问：为什么捐血的人（在某些国家，如英国，他们是不收费的）要捐血？人们发现令人难以置信的是，答案在于互惠或伪装的自私心态。这好像是并非定期捐血的人的心理吧？他们该不会期望在自己必须输血时，会有比较好的待遇吧？他们甚至于连个小小的表扬徽章都没得戴呢！

也许我们太天真了，但我们想探一个究竟，看看这是否是一个纯粹、无私心的利他主义的真实的例子。无论如何，吸血蝙蝠的彼此分享血液，是很具有爱克斯罗德的典型性的。从威尔金森（G.S. Wilkinson）的研究，我们得知了这件事情。

如同我们所知，吸血蝙蝠是在夜间进食的。对它们而言，要找一顿饱餐并不是很容易的事情，但是如果哪一位找到了，必定是很大的一餐。当黎明来到时，有些不幸的蝙蝠则空着肚子回巢，而那些找到牺牲品的蝙蝠则会吸了过多的血。到了下一个晚上，也许风水轮流转，幸运与不幸会彼此互换。所以，这里似乎是一个有一点互惠利他的例子。威尔金森发现那些幸运的蝙蝠，确实有时候会借助反刍，捐血给那些较不幸的同伴。

威尔金森观察到，在 110 件反刍的例子中，有 77 件很明

显是母亲喂孩子的，其他有许多例子则是彼此有基因上的近缘关系。但是，还有一些是非亲属之间的，这些事实显示“血浓于水”结论是成立的。有意义的是，这类生物个体常常是共栖的邻友，它们有各种机会彼此反复互动，正如反复式囚犯的困境所必备的条件。但它们是否也符合囚犯的困境的其他条件呢？如果是的话，我们预期会有图 D 的关系。

我的行为 你的行为	合作 (C)	背叛 (D)
合作 (C)	比较好 (CC) 不幸时给我别人的捐血不挨饿 幸运时我给别人补血报偿	比较遭 (CD) 幸运时我给你补过血你却不给我捐血 我可能有饿死的危险笨蛋
背叛 (D)	好得很 (DC) 你救过我我却不必给你 我得到了一些好处试探	遭得很 (DD) 我幸运时不付出以后将挨饿 惩罚

表 D 吸血蝙蝠捐血博弈

吸血蝙蝠的经济算盘是不是符合这一表格呢？威尔金森观察了那些挨饿的蝙蝠体重减少的速率。从这一速率的变化，他计算一只蝙蝠从吃饱到饿死的时间和一只蝙蝠从空肚子到饿死的时间，这样他就可以计算，捐血能延长多少个小时的生命。

处于人们意料之中地，他发现这一换算率并不是固定的，需要看蝙蝠饥饿的程度而定。一定量的血对很饥饿的蝙蝠，比较不饿的蝙蝠延长生命的时数多。换言之，虽然捐血的行为

使捐血的蝙蝠死掉的机会增加，但这种死亡的增加率比起受血蝙蝠的活命机会，还要来得小。

从经济效益来说，吸血蝙蝠的经济学似乎更合乎“囚犯的困境”。同样的血浆对于施舍的她（吸血蝙蝠是母系社会）而言，似乎并不如对于接受者那么宝贵。在她不幸的晚上，她也确实可以从血的供应上获益良多；但是在她幸运的晚上，如果她背叛，拒绝捐血的话，这多出的血对她只有轻微的好处。当然，这意味着其他蝙蝠正在采用某一种“针锋相对”的策略，所以，是不是它们也符合“针锋相对”的其他深化条件呢？

特别引人瞩目的是，这些蝙蝠是如何互相认得对方的呢？威尔金森抓了一些蝙蝠做实验，证实了这件事。他先把一只蝙蝠抓出来一晚上，而让其他的都吃饱，然后再把这只不幸挨饿的蝙蝠放回族群中，看一看是哪一只蝙蝠给它食物。这实验重复了很多次，每只蝙蝠都轮流做挨饿者。实验的关键在于，这个蝙蝠群是由两组蝙蝠混在一起的，彼此间的巢穴隔数英里。如果吸血蝙蝠认得它们的朋友，那实验中的蝙蝠应该都是由它们原始同一穴中的蝙蝠喂食的。

这一结果比较符合事实。威尔金森总共观察到 13 次捐血行为，其中有 12 次是由挨饿蝙蝠同一巢穴来的“老朋友”捐的；剩下的一次是由另一个巢穴来的“新朋友”捐的。当然，这也许是巧合。但是，巧合的机率小于 1%。所以我们可以很安全地下结论说，吸血蝙蝠宁愿喂老朋友，而不是喂食从别的巢穴来的陌生蝙蝠。

吸血蝙蝠原本是杜撰传说的好题材——它们对维多利亚时代的修道人来说，是夜间恐怖黑暗力量。它们吸吮活物的鲜血，牺牲无辜的生命，只是为满足饥渴。如果我们把这事和其他维多利亚时代的传说联想，再加上血红的牙齿和尖爪，那

么，吸血蝙蝠岂不就是自私的基因世界里，最可怕、最令人惊诧的化身吗？

不过，我们是对所有传说都怀疑的人。

如果我们想知道每一件特殊事情的真相，就必须亲自去调查研究。达尔文思想的主体所给与我们的，并不是对特别的生物作详细的预测；它是给我们更微妙、更有价值的东西，是对生物进化原理的了解。

如果，我们还是想要有传奇，吸血蝙蝠的真相现在可以给我们一个不同的道德故事了：吸血蝙蝠不只是血浓于水，他们还超越了近亲的凝聚力，结成歃血为盟的持久兄弟情义关系。吸血蝙蝠可能成为全新美好的传奇，一个分享和互相合作的传奇。

吸血型的蝙蝠可以传达的仁爱思想，就是即使有自私的基因在操纵着人类，好人还是有好报！

第十三章 基因苦旅

基因和身体之间的对立，关系是颇紧张的；这种对立也深深干扰着自私基因理论的核心。基因更感兴趣的是生命，而身体本身才是生命的根本代言人。

一方面，独立的 DNA 复制者给我们的印象是十分诡诈的，它们暂时地聚集在“一用即扔”的求生机器里，然后像敏捷的羚羊一般无拘无束地跳跃至下一代。这些不朽的双螺旋在创造自己的永恒时，势必抛弃了无限个个体的身体，这些身体势必是要朽坏的。另一方面，当我们研究各个身体时，显然每一个都是既精密、整合又深奥的机器，都带着明显的目的。

看起来，身体可不像敌对的基因们，它是一个松散又短暂的联盟——基因只是搭上精子或卵子航班向下一个居住地的身体前进的乘客，它们彼此几乎没有时间互相熟识。身体则具有单一意志的大脑，能协调四肢和感官相互合作，以达成同一的目标。这使身体的表现，看起来像是一个出色的基因的当然代理人。

在本书的一些章节中，我们确实是把生物想象成基因的代理者，拼力要使自己身体中所有的基因在散播上获得最大的成

功。我们假想这些个别的动物身体，都能从事复杂的经济核算，仿佛一直在盘算着各种行动对基因带来的益处。不过，在其他一些章节，我们的基本推论仍然是通过基因的观点表达的。如果不是从基因的角度看生命，那生物就没有特殊的理由要注重自己和亲属们在生殖方面的成功了，当然就更不必要在乎自己的寿命了。

我们应该怎样解决这种对生命双向理解的矛盾呢？我所要讲的内容都已经在《延伸的表现型》一书中阐明了，写那本书是我的专业生涯里，最引人骄傲和欢乐的一件事。现在，我就把那本书中的一些主题扼要地转述在这里。不过，还是很希望读者去读读《延伸的表现型》。

达尔文所说的自然选择，无论从何种意义的观点来看，似乎都不会直接作用于基因上；因为基因被蛋白质所遮盖、缠绕在细胞的薄膜内，它们与外界隔离，无法被自然选择看到。如果自然选择要直接挑选 DNA 分子，会很难发现有任何可以依据的标准，因为所有的基因看起来都是大同小异的，正如所有的录音带看来都一样。

基因之间的最重要的不同是它们的作用，一般指的是影响胚胎发育的过程以及最终导致身体外形和身体差异的行为。任何一个基因，如果在所有基因都竞相影响同一胚胎发育的情况中，仍然能够对生物胚胎做出有利的影响，那么它就是一个成功者。“有利的影响”，是指基因使胚胎发育为一个成功的成年人，这个人可以生殖，并传播相同的基因到下一代身上。

“表现型”这个术语，是用以表达基因在身体上的明显作用，也就是基因与它的对偶基因竞争之后，经由发育过程，在身体上所表现出的作用。譬如，某些基因的表现型作用是绿眼睛。实际上，多数的基因有一种以上的表现型作用，例如一个

人既绿眼睛又卷头发。

自然选择会特别偏爱某些基因，并非因为基因的本性，而是因为它们的结果，也就是它们的表现型作用。

传统的达尔文主义者，通常只讨论基因的表现型作用，探讨它对整个身体的生存和生殖有益或有害的影响。他们不习惯于从基因自身的利益来考虑问题，这也是自私的基因理论核心的矛盾为什么无法令人察觉的部分原因。例如，一个基因可能因改善掠食者的速度而获得成功，而且整个掠食者的身体，包含它所有的基因，也因此而更成功了。它的速度帮助它存活下来，并且有了孩子；因此它所有的基因都被复制得更多，而且繁衍下去，其中包括使它跑得更快的基因在内。在这里，矛盾很容易就消失了，因为这个基因的改变，不只是对自己好，也对所有基因有利。

但是，如果有某个基因表现出某种表现型的作用，只对自己有利，却对身体中其他的基因不利呢？这并非毫无凭证的想法。我们知道自然界有许多这样的例子，例如被称为减数驱动（meiotic drive）的有趣现象。

你一定还记得减数分裂吧，那是一种特殊的细胞分裂，它使染色体的数目减半，而形成精子或卵子细胞。正常的减数分裂是一个完全公平的抽奖过程，每一对对偶基因中，只有一个会进入精子或卵子。至于最后哪一个会进入，机会是均等的。如果你把很多精子或卵子数平均计算，你会发现它们一半含有对偶基因之一，另一半则含有另一对偶基因。减数分裂是公平的，就像抛铜板决定胜负一样——虽然我们认为这是随机的，但其实它是个物理过程，常常会受许多环境因素的影响，例如风速、风向、铜板翻面的难易程度等等。

减数分裂也是一个物理过程，它会受基因的影响。假设有

一个基因发生了突变，它的影响并不像眼睛颜色或头发卷曲之类那样，具有明显的表现型，而只是在减数分裂本身，那会怎样呢？再也不能假设它恰好使减数分裂不均匀，而使自身比对偶基因更可能进入卵子中。确实是存在着这种基因，它们被称做“分离扭曲子”（segregation distorter）。当突变产生一个分离扭曲子时，它会将对偶基因牺牲掉，让自己传遍整个生物族群，这就是所谓的减数驱动。即使这种影响对身体及身体内的其他基因是个灾难，仍然会发生。

本书一直在强调，我们也一直在提醒大家，生物个体可能会以很微妙的方式，“欺骗”生物种群中的其他同伴。在这里，我们还要提醒，基因也会欺骗同一个身体内的其他基因。遗传学家克劳（James Crow，1916~）就称这类基因为“摧毁体制的基因”。

最显为人知的分离扭曲子是老鼠身上的 *t* 基因。当一只老鼠有两个 *t* 基因时，它不是死得很早就是不会生育，因此当 *t* 基因在同质结合的（homozygous，同源染色体相对的座位上，带了完全相同的对偶基因）状态时是致死性的。如果一只雄老鼠有一个 *t* 基因，那么它是正常、健康的老鼠。但是，有一点值得特别注意，如果你检查这只老鼠的精子，你会发现其中 95% 都含 *t* 基因，只有 5% 是正常的对偶基因，这和我们所预期的 50% 相差很多。在野生老鼠的族群中，任何时候基因发生突变而产生了 *t* 基因，它都会像山林火灾一般，立即传遍整个地区。

既然 *t* 基因在减数分裂的抽奖过程中占这么大的上风，怎么可能不发生星火燎原的事呢？相当迅速的传播速度，很快地导致生物族群中大部分的身体都承受了双重 *t* 基因的剂量（从父母双方得来），这些生物个体都会死掉或是不会生育，不用

多久整个族群就可能会消灭。有证据显示，野生老鼠的族群过去曾因 t 基因的流行而灭绝过。

不过，并非所有的分离扭曲子，都像 t 基因一样有毁灭性的副作用，它们多少会造成负面的结果。这里提醒一下大家，几乎所有遗传上的副作用都是坏的，当突变的坏影响远低于好的影响时，突变才会传播开来。如果好坏两种影响都发生在一个身体上，这些突变仍然会传播开来；只是从一个身体的观点来看，其净影响是完全不好的。所以，如果突变产生了一个分离扭曲子，尽管它的副作用是有害的，肯定仍会向整个生物族群传播开来。自然选择终究是在基因的层次上起作用的，它还是偏爱分离扭曲子；虽然后者在生物个体这个层次上的影响很可能是不好的。

虽然基因库里存在着分离扭曲子，但它们并不很普遍。我们可以进一步问为什么它们并不普遍？这等于是问，为什么减数分裂的过程是公平的，就像掷铜板一样的不偏向任何一面？一旦我们了解到为什么生物会存在时，答案就会水落石出了。

大多数的生物学家认为，生物个体的存在是理所当然的；关于生命的问题，传统上也就是关于生物的问题。这可能是因为生物个体的零件组合方式，是如此的协调和完整。生物学家会问为什么生物这样做，为什么生物那样做？他们也时常问，生物为什么需要组成社会？然而他们应该问却没有问的是：为什么有生命的物质首先把自己组织成生物呢？为什么海洋已不再是自由、独立的复制者的远古的战场？为什么古老的复制者要协力造出这么笨重的“机器人”，并住在里面？为什么那些机器人——一个别的身体，也就是你和我——这么庞大，这么复杂呢？

对许多生物学家而言，要了解到有这样的存在问题，是很

不容易的。这是因为他们已习惯于提出生物个体方面的问题；有些生物学家甚至以为，DNA 是生物用来繁殖自己的设计，就像眼睛是生物用来观看的设计。本书的读者会同意，这种态度根本就大错特错，跟真理完全相悖。

不过，读者也会发现另一个态度，也就是以自私的基因观点看生命，还有一个很深的问题必须解答。这个问题就是为什么生物个体要存在？这几乎是和其他生物学者所提的完全相反的问题，特别是生物体以如此巨大又有一致的目的形式存在，以至于误导了生物学家去颠倒事实。

要解决我们的问题，必须先把“生物个体是理所当然”的旧态度去除干净，否则我们就规避了真正的问题。我们所谓的“延伸的表现型”观念，就是我们要用来清除旧思想的办法。现在就要把讨论的焦点切换到这个主题上。

基因的表现型作用通常被看做是，它在所处的身体表现出来的全部作用。这是传统的定义。但现在我们明白，基因的表现型作用应该是它对这个世界的全部作用。

或许经过世世代代进化，基因的作用正被它所处的身体所局限了。果真如此的话，这部分就不必我们再去定义了。总之，请记住基因的表现型作用，是它赖以将自己传播到下一代的工具。这里所要再加说明的是，这一工具也许会达到身体之外。实际上就是说，基因对它所处的身体以外的世界，仍然有延伸的表现作用。有些例子马上就出现在我们的眼前，比如水獭的水坝、鸟的巢和石蚕蛾的房子等等佳作。

石蚕蛾（caddis fly）是一种非常不起眼的暗褐色昆虫，当它们笨拙地飞过河川时，我们多半都没注意到它们的存在。这时它们已经是成虫了，不过在变成成虫以前，有一段相当长的时间是以幼虫的姿态，在河床底下活动的。石蚕蛾的幼虫可是

极不平凡的，可以说是世界上最奇特的生物之一。它们利用从河底取来的原料自制成类似水泥的东西，然后用这东西巧妙地盖起管状的房子。房子是移动式的，走到哪里就搬到哪里，就跟蜗牛或寄居蟹的外壳一样。不同的是，石蚕蛾幼虫的房子是它们自己盖的，而不是长出来的或找来的。

有些种类的石蚕蛾也利用树枝当做盖房子的材料，有些则利用树叶的碎片，另外有些利用小蜗牛外壳当材料，不过最叫人感动的石蚕蛾房子，大概是利用就地取材的石头所盖成的。石蚕蛾对石头挑选得非常仔细，不适合填补墙上现有缝隙的石头（不论太大或是太小），都一律丢弃，它们甚至会转动石头，直到填补了最合适的位置为止。

顺便说一下，为什么我们对石蚕蛾的房子如此感动？如果作个公正的思考，我们应会觉得，石蚕蛾的眼睛和肘关节的构造更令人感动，而不是它们那结构相当朴素的石造房子。毕竟，石蚕蛾眼睛和肘关节的结构，比它们的房子复杂而且“有设计”得多。不过，大概是因为它们的眼睛与肘关节的发育类似，因此我们反而会对房子的构造感到不合逻辑地感动。

离开了主题这么远，就忍不住想再离远一点。虽然我们对石蚕蛾的房子相当感动，但使人矛盾的是，若与其他哺乳类的相似成就比较起来，它们的成就似乎就不那么令人感动了。

假设有一位海洋生物学家发现某种海豚，它会织直径有20只海豚身长总和、丝条交叉复杂的大型鱼网，你可以想象报纸上将会出现什么样横跨全页的大标题！不过我们却将蜘蛛网视为当然，只当它们是家里一种讨厌的东西，而不是世上的奇事。再想一想，假如古德尔（Jane Goodall，著名的动物行为学家）从非洲尼日尔的贡贝（Gombe）河回来，带回野生黑猩猩所盖的一间房子的照片。房子有完备的屋顶，良好的绝缘设

备，经过精挑细选的石头都粘得好好的，还抹上灰泥……，想象一下这会带来多大的骚动，这时候石蚕蛾虽也有同样的成就，却只能博得我们一点点的兴趣。

有时候，我们大概是为了维护这种双重标准，所以说，蜘蛛和石蚕蛾的建筑才艺只是本能。对呀，是本能又怎样呢？这不是应该让人觉得感动不已？

让我们回到主要的议题上去。石蚕蛾的房子，毋庸置疑的，是经过达尔文自然选择进化出的一种适应；就好比龙虾的厚外壳是自然选择偏爱的结果，石蚕蛾的房子必定也是如此。那是一层有保护身体作用的覆盖物，对生物个体和它全部的基因都有好处。不过这样一来，我们好像教自己认为，自然选择对生物的益处好像只是偶然的，实际上，真正有益的是那些赋与外壳有保护性的基因。对龙虾来说这是常理，因为龙虾的外壳很显然是身体的一部分，可是石蚕蛾的房子呢？自然选择偏爱那些拥有建造好房子基因的石蚕蛾的祖先。基因如何对此行为做工作呢？据推测它是在胚胎发育期间，透过对神经系统发育的影响来预先作用的。不过，遗传学家实际看到的是，基因对房子的形状及其他性质的影响。遗传学家其实按照他们认定有专门负责生物大腿形状的基因的道理，承认有“专门负责”房子形状的基因。

不能否认的事实是，到目前为止，还没有人实际研究过石蚕蛾房子的遗传学。要从事这项研究的话，我们必须捕捉到石蚕蛾的详细家谱，但喂养石蚕蛾不是一件容易的事。不过，我们不必研究遗传学也可以确信，这世界上有（或至少曾经有）影响石蚕蛾房子形状的基因。我们所需要的只是一个好的理由，去相信石蚕蛾房子是一种达尔文主义的适应。如此一来，控制石蚕蛾房子变化的基因必定存在，因为除非遗传上有可供

节选的差异，否则自然选择是无法造成这种适应的。

虽然遗传学家也许会认为这是很奇怪的想法，不过承认有专门负责石头的形状、大小、硬度等的基因，对我们而言是明智的，反对这种说法的遗传学家，照理说应该也会反对有专门负责眼睛、皮肤皱纹的基因等等的说法。石头听起来有点奇怪，原因之一是石头是没有生命的东西；还有，基因影响石头的特性，似乎是特别地间接。遗传学家可能会主张，基因直接影响的只是在左右“石头的自然选择行为”的神经系统上，而不是在石头本身，不过，我们要请这样认为的遗传学家仔细想想，所谓基因影响神经系统究竟是什么意思？

实际上，基因能够真正直接地影响的只是蛋白质的合成而已，基因对神经系统，或者就我们刚才所讲的，眼睛或皮肤皱纹的影响都是间接的。基因决定蛋白质的序列，经由此而影响 X，X 再影响到 Y，Y 再影响到 Z，最后影响到豌豆皮的皱纹，或神经系统之细胞的串连。石蚕蛾的房子只是这种顺序的进一步延伸，石头的硬度是石蚕蛾基因的一种延伸的表现型效应。如果我们可以说，基因影响豌豆皮的皱纹或动物的神经系统（所有的遗传学家都如此认为），那么应该也可以说，基因影响了石蚕蛾房子上的石头硬度。

这是十分令人吃惊的想法，不是吗？不过这样的推理却是无法避免的。

现在我们准备进入议题的下一步。一个生物体内的基因，也可以对另一个生物的身体有延伸的表现型效应。

石蚕蛾的房子在上面，已经帮助了我们，蜗牛的外壳则帮助我们走完这一步。蜗牛的外壳在蜗牛身上所扮演的角色，与石造房子在石蚕蛾幼虫所扮演的角色是一样的。蜗牛的外壳是由蜗牛本身的细胞分泌出来的东西，因此传统遗传学家也会很

乐意谈一谈“专门负责”外壳厚度的基因。不过，被某种肝蛭（扁形虫的一种）所寄生的蜗牛，它的外壳都特别的厚。这种外壳变厚的情形意味着什么？如果被寄生的蜗牛的外壳变得特别的薄，我们会乐于解释这是蜗牛组织明显衰老化的结果。可是外壳为什么会变厚呢？外壳变厚想必更能保护蜗牛。看起来，寄生虫实际上是帮助自身的寄主，改善了它们的外壳。只是，事实是不是这样呢？在这里，我们需要更小心谨慎地思考。如果较厚的外壳真的对蜗牛比较好，那么它们为什么不干脆长厚外壳呢？答案可能跟经济性有关。对蜗牛来说，制造外壳的成本是昂贵的，不但需要精力，还要从辛苦弄来的食物中抽出钙及其他化学物质。这些资源如果不用在制造外壳上面的话，就可以用在别的用途，譬如制造更多的后代。

蜗牛花费大量资源在制造特别厚的外壳上，是给自己的身体买到了安全，可是代价呢？它也许可以活得久一点，但是在繁殖方面可能就不会太成功，可能无法将自己的基因流传下去。那些没被流传下去的基因当中，也包括专门制造厚外壳的基因在内。

换句话说，当肝蛭促使蜗牛分泌特厚的外壳时，除非肝蛭负担了外壳加厚的成本，否则的话，它们并没有给蜗牛带来什么好处。我们可以很有把握地打赌，肝蛭是不会那么做的，它们正运用一种看不见的化学影响力，促使蜗牛改变自己“较喜欢的”厚度的外壳。这也许可延长蜗牛的寿命，不过对蜗牛的基因并没好处。

那么肝蛭究竟得到什么好处？它有没有分担外壳加厚的成本呢？以下是我们的推测。只要能让蜗牛生存，对肝蛭及肝蛭的基因都有好处。不过生存并不就等于生殖，因此可能有利益交换的情形。蜗牛的生死对本身的基因虽有好处，但对肝蛭的

基因却不然。原因在于任何一只肝蛭都没法料到，它的基因会不会留到眼前寄生的后代体内。也许可能，不过其他的同类的对手也一样有可能。

蜗牛寿命的保障，既然是需要损失自己部分生殖能力来作为代价，肝蛭当然“乐意”让蜗牛付那个代价，因为它们对蜗牛的生殖没有兴趣。相反的，蜗牛的基因却不乐意付那个代价，因为它们漫长的未来依赖于自己的生殖。因此，我们大胆地假设：肝蛭的基因影响了蜗牛分泌外壳的细胞，这种影响对肝蛭本身有利，却要蜗牛付出相当大的代价。我们的这个理论是可以经由试验证明的，只是还没有人做过这样的试验。

现在，我们可以将石蚕蛾的课程推广一下。假设我们对肝蛭基因的做法没看错的话，那么我们可以说，肝蛭的基因影响蜗牛的身体，就如蜗牛的基因影响蜗牛的身体一样。这就好比基因延伸出“本身”的身体，去操纵外面的世界了。

如同石蚕蛾的情形一样，这种说法可能也会让遗传学家感到不太自在，他们习惯了基因只对所在的身体产生作用的说法。不过，正像石蚕蛾的情形一样，我们如果仔细探讨一下遗传学家所说的基因有“作用”的意思究竟是什么，就可看出这种不自在是没有必要的，我们只需接受“蜗牛壳的改变是肝蛭适应的结果”这样一个说法就可以了。如果确实如此，那么肝蛭基因必定是经过自然选择的结果。

前面我们说过，基因的表现型不仅可以延伸到没有生命的东西，如石头，也可影响到其他生物的身体。

蜗牛与肝蛭的故事只是一个开端而已，我们很早就知道，各类寄生虫对寄主施与阴险影响的事实。例如，有一种叫孢子虫（*Nosema*）的微小原生动物寄生虫，专门侵袭面粉甲虫的幼虫。孢子虫“发现”了某种化学物质的制造方法，是专门用来

对付面粉甲虫的。

面粉甲虫和其他昆虫一样，能分泌一种叫青春激素的荷尔蒙，促使幼虫停留在幼虫阶段。从幼虫到成虫的正常转变，原是由幼虫停止分泌青春激素而开始的；但是孢子虫成功地制造了这种荷尔蒙的合成物（某种非常接近的类似物）。于是，聚集在幼虫身体里、数以百万计的孢子虫，制造大量青春激素，阻止了幼虫转变为成虫。这样一来，就能让甲虫的幼虫继续不断地成长，最后长到比成虫体重重两倍多的大幼虫。这种永远是幼虫的甲虫，有个名称叫“彼特潘甲虫”（Peter Pan beetle），这种幼虫是无法繁殖甲虫基因的，反倒成了孢子虫丰富的寄生食物库。

这种面粉甲虫的幼虫巨大症，是原生动物的延伸表现及结果。我们还可以举一个可以引起彼特潘甲虫的更多佛洛伊德式焦虑的个案历史——由寄生虫引起的去势的焦虑！

囊状虫（*Sacculina*）是寄生于螃蟹中的寄生虫，它和某种贝类相近，不过乍一看会令人误认成寄生植物。囊状虫将一套很精密的根系系统，镶入不幸的螃蟹组织深部，吸取其中的养分。最先被侵袭的螃蟹器官之一是睾丸或卵巢，这大概不是什么巧合，螃蟹需要用来求生存的器官（生殖器官除外）却都幸免了。螃蟹就这样被寄生虫很有效地去了势，被去了势的螃蟹就像被阉割了的公牛，将精力及资源从生殖转到自己的身体上；而寄生虫以牺牲螃蟹的繁殖为代价，获得了大丰收。

这个例子跟我们前面推测过的——在面粉甲虫身体内寄生的孢子虫以及在蜗牛身上寄生的肝蛭，都非常类似。如果我们同意全部三个案例中寄主的改变，是为了寄生虫的好处而产生的达尔文的生物适应，那么我们就应该将这种改变，看做是寄生虫延伸的表现型作用。也就是说，基因能超越过自己的身

体，去影响别的身体的表现型。

大体上看，寄生虫及寄生基因所关爱的对象是一致的。从自私基因的观点来看，我们可以将肝蛭及蜗牛的基因，都视为蜗牛体内的“寄生虫”——虽然两者对外壳的厚度意见不一，但是两者都受到环绕它们的外壳的保护。至于意见不一，基本上是起源于两者的基因离开蜗牛身体及进入另一个身体方法的不同。蜗牛的基因是经由蜗牛的精子或卵离开的，肝蛭离开的方式则是相当不同的。我们不讨论这些细节，因为这些细节极其复杂，重要的是，肝蛭的基因不会透过蜗牛的精子或卵子，离开蜗牛的身体。

我们认为现在应该问一问的最重要的问题是，这个寄生虫与寄主的基因是不是透过同样的媒介传到下一代的？如果不是，我们料想它一定会以某种方式伤害寄主；如果是，那么寄生虫一定会尽其所能地帮助寄主，不只帮它生存还帮它生殖。经过一段演化以后，这样的寄生虫就不再是寄生虫了，它与寄主合作，最后可能会与寄主的组织合而为一，以致完全无法辨认出来。也许就如我们提过的，我们的细胞早已经过进化的一系列活动，我们都是远古时代混合为一的寄生虫的后裔。

想想看，如果寄生虫与寄主的基因共用一个出口的话，我们会看到什么样的结果？

会钻木头的奶蜜甲虫（*Xyleborus ferrugineus*）也被某种细菌所寄生，寄生的细菌不只与它们同住一起，而且利用它们的卵进入下一个寄主。如此一来，寄生虫的基因与寄主的基因将来所面对的环境，几乎完全是一样的；我们可以预期，这两组基因会如同生物个体内正常通力合作的所有基因一样地同心协力。至于这当中有些碰巧是甲虫基因，有些是细菌基因，并无要紧，两组基因都对甲虫的生存及甲虫卵子的繁殖感兴趣，

因为双方都将甲虫卵子看做是通向未来的护照。因此，细菌的基因与寄主基因就共享同样的命运了。根据我们的解释，我们当然可以预期，细菌在整个生活史中，会与它们的甲虫寄主充分合作。

事实上，我们用“合作”是太低调了些，细菌为甲虫所做的服务实在是再亲密不过了。甲虫碰巧跟蜜蜂及蚂蚁一样，是单套染色体，也就是说，一个卵子如果经过受精，就一定会发育成雌虫，没有经过受精的卵，自然发育成雄虫。换句话说，雄的并没有父亲，生产雄虫的卵没有经过精子的穿透，而是自然发育成雄虫的。不过，奶蜜甲虫的卵子与蜜蜂及蚂蚁还是有所不同的，它们需要经过某个东西穿刺一下才行，这也就是需要细菌登场的时候。细菌的穿刺，使没受过精的卵开始活动促使它们发育成雄性甲虫。

这些细菌当然也就是我们所主张的，它应该不算是寄生的，而是互利共生的寄生虫。更明确地说，因为它们是和寄主的基因一同经过寄主的卵而繁衍的，最终，细菌本身的身体可能会消失，然后完完全全地与寄主的身体合而为一。今天，从各种类型的水螅（hydra，一种微小、不迁徙、长有触角的，如海葵的小动物）当中，我们仍然可以发现一丝奥妙和玄机。

水螅的组织很容易被海藻寄生，海藻常侵袭庶民水螅（*Hydra vulgaris*）及薄细水螅（*Hydra attenuata*），使它们生病。另一方面，海藻从未离开过绿水螅（*Chloronydraviridissima*），也为它们的福利做出很大的贡献，为寄主提供氧气。

现在，有趣的事就来了。正如我们所预期的，海藻可透过绿水螅的卵繁衍到下一代，而另外两种水螅则不然。海藻的基因与绿水螅的基因在利益上是互相吻合的，双方都尽其所能地增加绿水螅所能生产的卵子的数量。不过，另外两种水螅的基

因就不“同意”它们的海藻基因了——双方的基因可能都关心水螅身体的生存，但是只有水螅的基因关心水螅的生殖。因此，海藻是以破坏性的寄生者姿态，存在于另两种水螅身上，而不是往和平共存的方向演进。

再重复一次这些关键点，如果某种寄生虫的基因与寄主的基因向往同样一个命运，两者的共同利益是完全一致的，那么寄生的一方到最后就不会再以寄生的身份存在。

在这儿，命运的意思就是繁衍后代。不管是绿水螅的基因与海藻的基因，或者是甲虫的基因与细菌的基因，都只有透过寄生卵一齐进入未来。因此，寄生虫的基因在它生命的任何部分，所作的任何决策的打算，都会和寄主的基因所作的最佳决策类似。

在蜗牛及肝蛭寄生虫的情况里，我们已确定双方所喜爱的外壳的厚度，在意见上是存在分歧的。至于奶蜜甲虫及细菌寄主和寄生者都同意双方所喜欢的翅膀长度，以及甲虫身上的所有其他特征。关于这一点，我们不需知道甲虫究竟要用它的翅膀或身体其他部分达到什么目的，就可预知。我们光是从甲虫基因及细菌基因都愿意在什么能力范围内采取必要的对策去营造共同未来的场合，一种有利于甲虫的卵子繁殖的场合，就可推知一切了。

现在我们将这个说明作出一个合乎逻辑的结论，然后用于我们自身的、正常的基因。我们的基因与这些所以相互合作，并不是因为它们共用一个身体而是因为它们共用一个通向未来的出口：精子或卵子。

如果某一个生物的某些基因，能够找出不用依赖精子或卵子的传统途径的话，那么基因一定会加以利用，而且会变得彼此较不合作。原因在于，它们将来可和体内其他的基因有不同

的合作，从而得到好处。我们已看过有些基因使减数分裂倾向有利于自己的例子，也许基因库中也有不透过精子、卵子，能循其他途径通向未来的基因。

的确，有一些 DNA 片段未被纳入染色体，却存在于细胞中（尤其是细菌的细胞中）并自由自在地流动、增殖。这些片段或叫病原体（viroid）或叫质体（plasmid）。质体比病毒还小，通常只由少数几个基因组成。有些质体能够不露痕迹地与染色体接合，完美的程度让人看不出接痕——我们无法将质体与其他任何部分的染色体分离出来；同样的质体也可以再从染色体中切割开来。

DNA 分子之所以能切割、能结合、能瞬间从染色体内跳进跳出，是 80 年代才为世人所知的，而且是较令人兴奋的新发现之一。这事实的确能拿来作为支持我们在第十章所作推测的漂亮证据（那时看起来有点狂妄）。从某些角度看来，究竟这些片段是源自于闯进的寄生物或脱逃的叛逆，并无关紧要，它们的可能行为还是一样的。为了强调我们的看法，这里还要详细说明一下。

让我们来设想一段人类 DNA 的叛逆，它能自行从染色体中脱离，能在细胞中自由流动，或许还能自行大量繁殖，复制后重新与另一条染色体接合。这样一个复制者叛逆，究竟能利用什么样的非正统途径进入到未来呢？

我们的皮肤每天不断地在失去细胞，我们每天也必定不断地吸进彼此的细胞。如果你用指甲在嘴巴内刮一下，就可以刮下成千成百的活细胞，所以，我们家中的灰尘里也会含有很多从我们身上脱落的细胞。恋人们在接吻、结合、爱抚时一定也互相传送了大量的细胞，叛逆 DNA 就是利用这样的任何一个细胞搭便车的。

如果基因能够发现非正统途径的缺口（与传统的精子或卵并行或可以替代之），进到另外一个身体，那么我们就得预料自然选择会支持它们的机会主义，并逐步加以改善。至于它们所采用的确切途径，一定与一般病毒的阴谋没有什么两样。对我们这样一些“自私的基因/延伸的表现型”的理论家来说，这太容易预料了。

当我们感冒咳嗽时，通常会认为这一症状乃是病毒活动的恼人结果，不过有时候这些症状更像是病毒刻意制造出来的帮助它们从一个寄主进入到另一个寄主的方法。病毒不满足于光靠呼吸进入大气中，因此使我们猛烈地打喷嚏或咳嗽。

狂犬病的病毒是当一只动物咬另一只动物时，透过唾液传染的。狂犬病狗的症状是：原本温和、友善的狗会突然变得凶狠、爱咬别人而且口吐白沫；更有甚者，原本像一般的狗一样，总在离家一英里左右的范围内活动的，现在却变成不安分的流浪狗，到处传染病毒。有人还认为著名的恐水症使病狗甩掉嘴边的泡沫，其实是让口沫中的病毒抛散开来。另外，我们不知道性病患者的性欲是不是会增加，但我们认为这是相当值得探讨的。的确，至少有一种催淫的昆虫，叫西班牙苍蝇，据说是利用引起阴部发痒而发生作用的；而引起发痒，正是病毒所擅长的。

我们之所以把人体内的 DNA 叛逆，与由外界入侵的寄生病毒作比较，主要原因是两者实在没有什么重要的差别，实际上，病毒很可能是起源于脱逃的基因的集合。如果我们一定要区别的话，那么基因有两种：一种是透过传统的精子或卵子的途径繁殖的，另一种是透过非传统的“旁门左道”繁殖的。两类都可以是从染色体起源来的基因，也都可以包含外来的、入侵的寄生物。或许就如我们推测过的，我们应将所有自己的染

染色体基因，看做是相互寄生的东西。

两类基因的重要差别，在于将来它们所得以利用的环境不同。不过，引发感冒的病毒与人类染色体基因片段，彼此都希望寄主打喷嚏，好把病毒喷出体外；传统的染色体基因及透过性交来传染的病毒，双方也都希望寄主从事性交，双方都希望寄主在性方面有吸引力。甚至，传统的染色体的基因及透过寄主的卵子传送的病毒，也都希望寄主不但在求爱上成功，在性生活上成功，甚至希望将来寄主也会是忠实的、疼爱子女的父母以至于祖父母。我想这是相当引人深思的念头。

石蚕蛾幼虫住在它自己的房子里，而到目前为止，我们所讨论到的寄生虫也都寄生在寄主体内。也就是说，基因与它们延伸的表现型之间的距离，就如一般的基因和它们的传统表现型那样近。不过基因也可隔着一段较远的距离起作用，延伸的表现型也可到达很远的地方。记得的最长距离是横跨一个湖——海狸的水坝，那就像蜘蛛的网，石蚕蛾的房子——可说是这世界上真正的奇迹。

我们不十分清楚，海狸的水坝在进化上的真正目的是什么，但是海狸花费那么多的时间及精力去建造水坝，一定有它进化上的目的。海狸水坝所围出来的湖，可能可以保护住所免受猎食者的侵袭，而且也提供了便于旅行及运输木头的水道。事实上，海狸利用漂浮的道理，与加拿大的木材公司运用河流，及 18 世纪的煤炭商人利用运河的道理是一样的。不管好处是什么，海狸的湖是景观上一个很明显的特写。

当然，海狸的湖也是表现开明的，并不亚于其牙齿和尾巴，而且是自然选择演化出来的。自然选择必须有遗传的变异才能发挥作用，在此，自然选择所选择的必定是好的湖与较差的湖。自然选择会偏爱那些“能制造利于运输树木的好湖”的

基因，就如“制造利于伐木的好牙齿”的基因会受到偏爱一样。围湖是海狸的基因延伸的表现结果，可延伸好几百码之远。

寄生虫并不一定都得居住在寄主体内，它们的基因也可以相隔一段距离才在寄主身上显现。例如，小布谷鸟并不住在知更鸟或苇莺体内，也不吸它们的血或吞食它们的身体组织，不过我们毫不迟疑地将布谷鸟归类入寄生动物里。因为布谷鸟所适应出来的能操纵养父母的行为，可以看做是布谷鸟的基因从远处制造的延伸表现型。

我们很容易同情受骗帮布谷鸟孵蛋的养父母。有些从事采集鸟蛋的人，也曾经把布谷鸟蛋和云雀或苇莺的蛋（不同种的母布谷鸟所侵袭的寄主种类也不同）给弄混了。令我们难以理解的是，当小布谷鸟几乎已长齐羽毛，快会飞时，养母仍然是一副搞不清状况的模样。此时的小布谷鸟已比“双亲”大出许多，有时甚至是大得可笑。

此刻，我们在看的一张照片里，有一只已成熟的麻雀，它的体形比起它那巨大的养子是那么的娇小，逼得它必须站在养子背上才能喂饱它，在这儿我们对寄主并不觉得怎么同情，我们反而对她的愚蠢表示了不可思议。再笨的人想当然也可以看得出，那么大的小孩一定会有什么问题。

应该认为，小布谷鸟必定不只是愚弄它们的寄主，或假装成别种鸟而已，它们似乎是像毒品般影响着寄主的神经系统。这即使对于没使用过毒品的人来说，也是不难理解的。换个例子来说，有些男人看到印有女人的图片，就会感到极度的性兴奋，他并不是愚蠢到认为印刷的图案里有个活生生的女人，他也知道自己不过是在看纸张墨迹，但是他神经系统的反应，却有如看到了个活生生的女人。

在现实生活里，我们也许会觉得某个异性的吸引力特别难以抗拒，但是仍然可以用理性来抗拒，因为自我判断告诉我们，与那个人牵扯在一起对谁都没有长期的好处。这就与抗拒食物相同。不过鸟雀就没有这种能力了，它不可能理解清楚自己长期的最佳利益是什么，因此我们更不难理解，它的神经系统会觉得某种刺激无法抗拒。

小布谷鸟的红色大嘴巴是那么诱人，所以鸟类学家常常看见，母鸟将食物丢进别人鸟窝里的小布谷鸟嘴巴里！一只母鸟可能嘴巴里衔着给自己子女的食物，正往家的方向飞行，突然间，它从眼角看到与自己很不同种类的鸟巢里，有一只小布谷鸟正张着红色的大嘴巴，结果它转向那个鸟巢，把原本要给自己子女的食物丢到小布谷鸟的嘴里。这个“不可抗拒说”，与早期德国的鸟类学家所说养母“上瘾者”的行为类似，而小布谷鸟正是具有它们无法抗拒的吸引力。

为了公平起见，还必须附加一点说明，这种说法在最近的实验家当中不太受欢迎。当然，无疑的，如果我们假设小布谷鸟的大嘴巴，是一种如毒品般有力的超级刺激物，整个事情就容易解释多了。而且我们也较能同情那只站在养子的背上喂食的娇小养母，她并不是被愚弄，愚弄也不是正确的字眼。她的神经系统被控制了，就如无助的毒品上瘾者那样无法抗拒。或者说，小布谷鸟就像科学家一样，已在养父母的脑部插上无数的电极棒。

现在即使我们对被操纵的养父母感到深深的同情，我们还是要问，为什么自然选择让布谷鸟如此逍遥？为什么寄主的神经系统没有演化出抗拒红嘴巴毒品的能力？答案也许是自然选择还没来得及发挥作用；也许布谷鸟是到最近的几个世纪，才开始侵扰它们现在的寄主的，而在几个世纪后，就会被迫放弃

现在的寄主，改为侵袭别的种类。

我们有一些证据来支持这样的说法，可是我们总觉得事情并不是那么单纯。布谷鸟与任何一种寄主之间的“武器竞赛”，在进化上有先天的不公平性，这起因于不平等失败代价。每一只刚孵出的布谷鸟，乃是一系列的小布谷鸟祖先的后代。这些小布谷鸟的祖先，必定都曾成功地操纵过他们的养父母，而那些即或是短暂操纵失败的小布谷鸟，下场一定都是死亡。不过在养父母方面呢，它们一只只也都是一系列先祖的后代，只是这些先祖很多是从未遇到过布谷鸟的。而那些曾遭遇到布谷鸟侵入的养父母，可能在屈服于布谷鸟后仍旧幸存下来，在下一季又孵出了一窝布谷鸟。这儿的重点也就是说，失败的代价是不平等的。

抗拒被布谷鸟奴役但功败垂成的基因，可能在知更鸟或麻雀当中一代代地流传下去；而奴役养父母不成的基因，却不会在布谷鸟当中流传下去。这就是我们所说的先天的不公平，即失败的代价不平等。这点可用伊索寓言里的这么一句话作总结：“兔子跑得比狐狸快，因为兔子是在逃命，而狐狸只不过是在追逐一顿优美的晚餐。”我们和同事克利伯斯，将这一状况称作“生命—晚餐原则”。

基于“生命—晚餐原则”，有时候动物的行为会由于远比它们本身更重要的最高利益，而任凭别的动物去摆布。实际上，从某种角度来说，它们是在为自己的最高利益着想：“生命—晚餐原则”的全部重点在于，理论上这些动物是可以抗拒接受摆布的，但是这么做却须付出相当高的代价。为了抗拒布谷鸟的摆布，也许它们需要有比较大的眼睛或者较大的脑袋，但是这些得需要一笔额外的管理费用才行。所以具有拒绝接受摆布基因的，实际上都无法成功地将基因流传下去，因为抗拒

需要付出代价。

现在，我们好像又再度回到从生物个体的观点而不是从基因的观点，来认识生命了，真是这样的吗？前面我们谈到肝蛭和蜗牛的时候，已经习惯于寄生虫的基因可以影响寄主的表现型的想法，就像一般动物的基因可以影响它们自己身体的表现型一样。我们所谓“自己的身体”，其实是一个加重语气的假设，不管我们是否喜欢将身体内的基因，称做是身体“自己”的基因，从以上角度来看，统统都是“寄生的”基因。在我们的讨论里，布谷鸟是一种寄生在寄主体外的寄生动物，它们操纵寄主的方法和体内的寄生虫差不多，而且，我们也已经看到，布谷鸟对寄主的操纵和服用一般内服药或荷尔蒙一样有力，同样不可抗拒。

现在，如同表述体内寄生虫的情形一样，我们应该再将整个情形，以基因及延伸的表现型来重新表述。

在布谷鸟与寄主之间的“武器竞赛”深化的过程中。任何一方的深化都是由于基因突变的发生在先，自然选择发生在后，小布谷鸟那些大的嘴巴，不管是有什么东西使它像毒品一般影响寄主的神经系统，想必是导因于基因这个突变透过对小布谷鸟嘴巴及形状的改变而生效。不过，这并不是突变最直接的效果，突变最直接的效果是对细胞内我们见不到的化学变化发生了影响，基因对于嘴巴的颜色及形状的影响其实是极其间接的。

接着就是我们阐述的重点所在了。同样的，布谷鸟的基因对被弄糊涂了的寄主行为有影响，只是更间接。我们可以说，布谷鸟的基因对嘴巴及形状是有影响（即表现型）的；基于同样的道理，我们也可以说布谷鸟的基因对寄主的行为也是有影响（即延伸的表现型）的。寄生者的基因不但可以在寄主的体

内，经过直接的化学方法操纵寄主，而且当寄生者和寄主分开时也可以从一段距离之外来操纵寄主。的确，化学影响也是可由体外起作用的，这一点我们以后就会看到。

布谷鸟自然是很引人瞩目的、具有教育性的动物。脊椎动物中虽然具有很多不可思议的事情，昆虫界差不多总有更多的不可思议的事情。

昆虫在自然界所占的优势是数目的众多，我们的同事梅氏（R. May）很善于观察，他说“大体上可以说，如果你把所有物种都集合在一起，你会看到几乎全是昆虫”。昆虫界里的“布谷鸟”是无法列举的，原因是数目实在太庞大了，而且它们的习性也在不断地改变。接下去我们要给您看的一些例子，远远超过我们耳熟能详的布谷鸟，借助这些我们就可以实现《延伸的表现型》一书所可能激起的最狂妄的幻想了。布谷鸟产蛋以后就走了一走了之，但是有些像“布谷鸟”一样的雌性蚂蚁则利用一种较为戏剧性的方式，让人知道它们的存在。这是两种专门寄生在别种蚂蚁身上的寄生蚂蚁，所有的蚂蚁当中，工蚁（而不是它们的父母亲）理所当然地是负责喂小蚂蚁的，也因此，所有的布谷鸟式蚂蚁所要作弄摆布的，就是这些工蚁。

首先，第一个有效的步骤就是弄掉工蚁的母亲——女蚁王。这两种寄生蚁采取的方法是，由一个女王单枪匹马潜入另外一种蚂蚁的窝里，打出窝里的女王，骑到它的背上，然后静静地进行威尔森所巧妙叙述的死亡之舞：“它独特专长的一个动作是，慢慢地砍掉受害者的头颅。”尔后，女杀手被丧失了母亲的工蚁认养了，它们还毫不怀疑地帮助照顾它的卵及幼蚁。这些卵及幼蚁有部分被养育成工蚁，逐渐取代了巢里原先的工蚁；另外一些变成女王的则飞到别的地方，另寻新天地及找寻头颅尚在的其他女王。

不过，砍头一事做起来有点棘手，寄生蚁如果能够胁迫别人做替身，它们是不愿意劳累自己的。在威尔森的《昆虫社会》（*The Insect Societies*）一书里，最令人感兴趣的一个角色是一种寄生蚂蚁。这种寄生蚂蚁经过演化的过程，已完全失去工蚁这一阶层，它们让寄主的工蚁为它们完全代劳，甚至连最可怕的工作也不例外——事实上，在入侵的寄生蚁的命令下，寄主蚁们会亲手谋杀它们的母亲！篡夺者并不需要用自己的嘴巴，它只需用些心理控制术就行了。

究竟它们是怎样控制寄主工蚁的，到目前为止仍然是一个谜。它很可能是利用化学物质，蚂蚁的神经系统通常对化学物质相当敏感。如果它的武器果真是化学物质，那必定不亚于任何一种最阴险的药物。让我们想一想这种药物的作用。首先它充斥了工蚁的头脑，抓住了它的肌肉的缰绳，迷惑它，使它忘了天生的责任，然后令它违抗母亲。对蚂蚁来说，弑母是遗传上极其疯狂的行为；驱使它们做出这种行为的药物，一定是难以抵抗的。现在，读者应该知道了，当我们谈论基因的延伸表现型时，我们应该知道究竟是谁的基因会得到好处，而不是那一只动物如何使自己的基因有益。

蚂蚁受寄生蚁剥削压迫实在是没有什么值得惊讶的，其实不光是寄生蚁，还有其他多得惊人的各种不同的专业食客，也会剥削蚂蚁。

工蚁将四处收集来的大量食物囤积在一个地方，这就成了某些白吃食者的目标。另外，蚂蚁也是极好的保镖——不但装备好而且数目众多。前面第十章里提到的蚜虫，就是利用蜜汁来换取蚂蚁保镖服务的昆虫。有几种蝴蝶的幼虫时代，也是在蚂蚁窝里度过的，其中有一些是完完全全的掠夺者，有些则用某种东西来回报蚂蚁的保护。蝴蝶的幼虫通常以满身的硬毛装

备来操纵它们的保护者。有一种蝴蝶的幼虫，头部有某种可以用来召唤蚂蚁的发声器官，在靠近尾部的地方还有一对可伸缩自如的管子，能分泌吸引蚂蚁的蜜汁；另外在肩膀还有一对能发出更为微妙的诱惑力的管口。

这些幼虫所分泌出来的东西似乎并不是食物，而是某种对蚂蚁的行为有戏剧般影响的挥发性药物。在这种药物的影响下，蚂蚁会一下子腾空跳起来，口部大张，攻击性大增，看到活动的东西比平常更加会攻击，咬、螫等。当然，非常重要的例外是绝不攻击对它下药的幼虫。此外，在“卖药”的幼虫支配下，蚂蚁最后会进入一种叫做“结合”的状态。在这种状态下的蚂蚁，变得和对它下药的幼虫难分难舍，持续上好几天之久。就这样，蝴蝶幼虫像蚜虫一样也雇用蚂蚁当贴身保镖，只不过是更技高一筹。蚜虫所依赖的是蚂蚁对掠食者正常的攻击性；而蝴蝶幼虫则为蚂蚁注射了引发攻击性的药物，同时似乎加入了某种使蚂蚁上瘾、难以割舍的东西。

我们挑选的例子都是很极端的。在自然界里到处充满着能操纵同种或异种的动植物，不过并非那么极端就是了。在所有受到自然选择偏爱的操纵基因案例里，我们可以正当地将那些操纵的基因，看成对被操纵者的身体有延伸的表现型作用。基因本身的位置在哪一个身体上，并不十分重要的，重要的是，操纵的目标可以是它所在的身体，也可以是另外一个身体！

自然选择偏爱那些能操纵世界以确保本身繁衍的基因。这一点导向我们所谓的延伸表现型的中心法则：动物的行为倾向于增强“专责”行为的基因的生存，无论那些基因是否刚好落在执行该动作的动物身上。我们认为这一中心法则的背景虽是动物行为，不过也可适用于颜色、大小、开关及其他任何静态的表现型上。

现在我们终于可以回到一开始的问题，即“生物个体和基因，谁是自然选择中的主角”的紧张局面。在刚开始的几章里，我们假设应该没有这类问题，因为生物个体的生殖就等于基因的生存。当时假设我们可以这么说：“生物为了繁殖所有的基因而努力”，或者“基因使一代代的生物去繁殖它们”。这两句话看起来似乎是有些模棱两可的说法，不管你选哪一个说法，只是个人的偏好而已。不过紧张的局面好像还是存在的。

弄清这件事情的方法之一，是采用“复制者”及“工具”两个专用概念。复制者也就是自然选择的基本单位，是生存与否的基本东西，是形成一系列相同版本但偶尔会产生突变的东西。DNA 分子就是复制者。复制者通常为了某种我们稍后要讨论的原因而聚集在一起，成为大型的共同生存机器或工具。

我们最熟悉的工具，就是身体，也就是说，身体只是工具而不是复制者。由于这一点经常被人们误解，因此我们必须稍微强调一下。工具一般不会自行地复制工具，为了繁衍它们的复制者而努力。复制者会采取行动，但不会理解这个世界，也不会抓东西吃或者逃命，它们会的只是怎样使工具做那些事情。为了多方面的目的，生物学家将注意力集中在工具的层次较为方便；不过有时为了其他目的，生物学家将注意力集中在复制者会更方便。

在达尔文的理论里，基因和生物个体并不是争夺同一主要角色的对手。相反，它们被分派的是不同的、互补的，而且在很多方面看来，是同样重要的角色！

复制者和工具这两个概念是很有用的，特别是这两个概念澄清了关于自然选择是在哪一层面运作的烦人的争议。表面上，我们将“个体选择”摆在一个呈上升状的选择层次上，使它介于第三章里所提到的“基因”选择及第七章里所批评的

“群体选择”之间，可能更合乎事物的逻辑。“个体选择”差不多是介于两个极端的中间，许多生物学家及哲学家被诱人这条便捷之道，也认为这是一条捷径。

不过我们现在可以看出，事情根本并非如此。生物个体和生物族群，都是竞争我们生存故事里的工具角色的对手，但是两者却连复制者角色候选人都不是。个体选择及群体选择之间的争论是替代工具的争论；个体选择及基因选择则不然，因为基因和生物个体是生存故事中可以互补的最理想角色——也就是复制者和工具两个角色。

生物个体及生物群体间的工具角色之争，因为是真实的，所以也是可以解决的。结果在我们看来，是生物个体方面获得绝对的胜利。因为群体本身太过散乱了，一群鹿、一群狮子，或者一群狼都有相当程度的基本凝聚性及目的的合一性；不过比起一只狮子或狼或鹿身体内的凝聚性及目的的一致性，太显得微不足道了。上面这个事实已被人们广泛接受了，不过为什么事实是如此呢？在回答这一问题时，延伸的表现型及寄生虫的看法可以再度为我们帮忙。

前面我们看到，如果寄生者体内的基因彼此互相合作，会不利于寄主的基因（寄主基因也彼此互相合作），原因在于这两组基因离开共同工具（即寄主）的方式不同。

肝蛭之所以可以从寄主中被分辨出来，没与寄主的目的合而为一，真正原因在于肝蛭的基因与蜗牛的基因离开生物身体工具的方式不同。蜗牛基因经由蜗牛精子及卵子离开共同的工具。由于所有的蜗牛基因对每一个蜗牛精子及卵子都有相同的利害关系，而且它们都参与了同样公平的减数分裂。正由于它们都是为了共同的利益在努力，因此化身于使蜗牛的身体变成一个有凝聚性、有目的的工具。然而，肝蛭并不是采用蜗牛的

减数分裂抽签方式，它们有属于它们自己的抽签方式。因此，这两种工具保持分离的状态，即蜗牛和可清楚区分的肝蛭，共同生活在蜗牛体内。假如肝蛭的基因也透过蜗牛的精子及卵子繁衍的话，两者可能就会演化成同一肉体，我们可能就没法区别曾经有两种工具存在了。

“单一”生物个体如我们自己，也是许多类似合并的最终具体表现。生物群体如一群鸟、一群狼，为什么没有合并成一个工具呢？正是因为它们没有离开现有工具的共同方式。当然，动物母群可能产生子群，不过母群并没有将基因以同样的容器平均传给各子群，所以一群狼的基因并不是都从未来得到好处的。但是，基因却可以借助偏护所在狼的身体，牺牲其他的狼而保障自己的福利。因此，一只狼的身体可以说是名副其实的工具。

再解释一下，为什么一群狼不然。从基因上来说，因为一只狼的所有的细胞（除性细胞外）都具有相同的基因，而所有的基因出现在任何一个细胞的机会是均等的，连性细胞也不例外。但是，一群狼体内的基因并不相同，同时这些细胞出现在其子群的机会也不一样。因此，一只狼的细胞和其他狼身上的细胞对抗时，所能获得的好处相当多，只是狼群之内可能有亲戚的关系，而使对抗稍微缓和一些。

一个实体若要成为有效的基因工具，必须具备以下的性质：它必须具备一条供体内所有基因通向未来的公平渠道。这对单一的狼来说是确实的，这渠道也就是那借助减数分裂形成的精子及卵子。但是这对一群狼来说就不正确了，因为基因可以自私地提升它们所在的个体的利益，并牺牲狼群体里其他基因，以此来获得好处。

你也许会怀疑，一窝蜜蜂群集的时候，似乎也同狼群一

样；不过如果更详细观察的话，我们可以发现对蜜蜂基因来说，它们的命运大体是共享的。同群蜜蜂的基因的未来，绝大部分是决定于女王的蜂巢，这就是为什么蜜蜂群看起来，表现得像单一完全整合的工具。其实前面章节里已提过同样的看法，只是在这里说法不同而已。

我们到哪儿都会发现，生命事实上都群聚在明确的、有个别目的的工具里面，如狼及蜂窝，不过“延伸的表现型”学说教导过我们，事情不一定是如此。

基本上，我们应该将我们的理论园地，看成是一堆复制者的战场——它们为了在基因的未来占有一席之地而互相推挤作战。它们所用的武器是表现型的影响力，初期时是对细胞的直接化学作用，随后是对羽毛、牙齿甚至更遥远的东西的作用。刚好这些表现型作用大部分都无可否认地整合成明确的工具，各自的基因都在共同的精子或卵子的“瓶颈”内受到训练，并预备被送入未来。不过这不是理所当然的事实，而是该令人质疑的事。

为什么基因聚集成一个个的大工具，且各自具备单一的基因通道呢？为什么基因选择集合在一起，共同形成可以居住的大身体呢？在《延伸的表现型》一书里，我们尝试给这些难题寻找答案。现在只能稍微勾勒出一部分答案。

我们将问题一分为三：

为什么基因在细胞里集结成群？为什么细胞会在多细胞身体内集结成群？还有，为什么身体采用称为“瓶颈”的生活史过程？

首先，为什么基因在细胞里集群呢？为什么那些古老的复

制者放弃了原始营养汤时代那种自由骑士式的生活方式，而聚集成庞大的部落呢？它们为什么要相互合作？

我们从现今的 DNA 分子在活细胞的化学工厂里的合作情形，可以看到部分的答案。DNA 制造蛋白质，蛋白质则是具备催化某些特殊化学作用的催化剂。

通常单一的化学反应并不足以合成有用的产品；在人类身体的制药工厂里，生产一项必需的化学物质需要一整条生产线。最初的化学物质不能直接转化成我们想要的最后产品，必须有一连串依照严格的程序合成的中间产品。化学研究人员的大部分智慧，都集中在找出从开端的化学物质到期望的最终产品之间的可能有的中间产物及可能发生的流程。同样的，一个有生命的细胞里的单一催化剂，通常也无法独立将某一个化学原料合成为有用的产品，这中间必须要有一整套的催化剂才行。换句话说，由其中的某一个负责将原料催化成第一中间产物，另外一个将第一个中间产物转变成第二个中间产物，依此类推。

生物体内有整个生产线所需要的催化剂，它们的每一个都是由一个或一个以上的基因所制造的。如果说某一个合成过程需要一系列的六个催化剂，那么制造这六个催化剂的六个以上的基因必须都有，缺一不可。做成同样产品的流程很可能有二条，每条都需要六个不同的催化剂，而且除了这两者外没有其他的选择。在化学工厂里这样的情形是有的，究竟哪一条被采用，可能是历史的巧合，也可能是化学家有些刻意计划出来的。

在自然界的化学反应里，选择当然绝不可能是刻意的；它们都是经过自然选择而产生的。不过，自然选择又如何使两条化学反应流程不发生混合，又如何使彼此适合的基因组合出现

呢？这和在第五章里所提出的英国及德国划船选手的类比，道理是很相似的。重要的是，在流程 I 的某一阶段的某一基因，在同一流程其他阶段的基因存在时也能活跃，但在流程 II 的基因存在时却不然。如果大多数生物族群属于流程 I 的基因，自然选择就会偏向流程 I 的其他基因，流程 II 的基因便要遭不利，反之亦然。

流程 I 的六个酵素的基因被一块选上了，这种说法虽然很诱人，但却是完全错误的。事实上，每一个基因都是以“一个独立而自私的基因”单位而被挑选上，但是只有在适当的基因组合下才会茁壮成长。

今天，基因的合作完全是在细胞内进行的，这种合作肯定来源于原始营养汤（或任何可能存在的远古媒体）内的自我复制分子，彼此间的初步协力合作。细胞膜的产生，则可能是为了使有用的化学物质集结在一起，免于外流；细胞里的很多化学反应其实都是在薄膜上进行的，薄膜的功用就像输送带与试管架的综合。不过基因之间的合作并不限于细胞的生化作用。

由此导向我们三个问题中的第二个问题。为什么细胞会结合在一起？为什么自然界会形成笨重的“机器人”？

这是关于合作的另一个问题，不过范围从分子的世界切换成规模较大的东西。多细胞体的成长超越了微观世界，它们甚至可长成大象或鲸鱼，不过体形大并不一定就是好事；绝大多数生物是细菌只有极少数的生物长成大象。这使得当开放给小型生物的生活资源都用尽时，大型生物还有很多可依赖的自下而上的资源。譬如说，大型生物可以吃小生物，也可以避免被小生物吃掉。

作为细胞俱乐部的一员，好处是不限于体形的大小。俱乐部里的细胞各有专长，每一个细胞因此能更专精于它分内的工

作。专业细胞为俱乐部里的其他细胞服务，同时也受益于其他专业细胞的专长。如果细胞的数目很多，那么有些可以当做是侦测猎物的感觉器官；有些可当做是传达信息的神经；有些可当蜇刺的细胞，使猎物麻痹；另外一些成为肌肉细胞，好移动触手去抓猎物或分泌细胞以分解猎物；还有其他的可吸取猎物汗液的细胞。

我们必须记住，至少在现代生物的身体如我们自己的身体里，细胞都是无性繁殖出来的，细胞里所含的基因都是一样的。专业细胞的不同，只是所启用的基因不同而已。

每一类型细胞里的基因，能帮助少数专门负责生殖细胞中的自己的复本，生殖细胞就是永不休息的种子生命线，其他类型的细胞则会保护这条生命线的延续。

第三个问题，为什么身体要从事“瓶颈”的生活史？

首先，我们所说的“瓶颈”是什么意思？一只大象的体内不管有多少细胞，这只大象的生命却是始于一个单一的细胞，也就是一个受精卵，这个受精卵便是一道狭窄的瓶颈。在大象的胚胎发育时期，这个瓶颈变宽到形成一只只有数以千亿计细胞的大象。这些细胞不论数量有多少，专业的种类有几种，都一同合作，履行使一个细胞成为一只大象的复杂到难以想象的工作，而后再合力达成“生产单一细胞，精子及卵子”的最终目的。

大象不仅是以一个单细胞即受精卵开始的，也以生产细胞即下一代的受精卵为最终目的。于是，体积庞大、笨重的大象的生命始于瓶颈，也终于瓶颈。这样的瓶颈是所有多细胞动物及大多数植物的生活史特征。生物为什么要如此？其意义究竟何在？生命若不是这样的话，会是什么样子的。为了帮助理解和思考，让我们假设有两种海草，一种叫破瓶草，另一种叫吹

牛草。吹牛草是一堆散落、没有固定枝条的海草，枝芽有时会断掉流走，这些枝芽可以是身上的任何部分，断下的枝芽也可大可小，它们就像园艺中的接木，也可长大成跟原来的吹牛草一样。断枝接木法便是这种海草的主要繁殖方式。随后你会注意到这实在跟它成长的方式没什么两样，只是生长的部分彼此分离开罢了。

破瓶草看起来很像吹牛草，也长得零零散散的，不过两者有很重要的区别：破瓶草的繁殖方式是通过释放出单细胞的孢子，并任其在海中漂流，长成新的破瓶草，这些孢子不过是植物身上的细胞而已，跟其它的细胞没有什么两样，所以破瓶草也跟吹牛草的繁殖方式一样，是无性繁殖，即一棵植物的女儿所含有的细胞，跟它的母亲的细胞都是细胞植株的伙伴。

两种海草惟一的不同是，吹牛草依赖分割出一堆堆含有无数细胞的自身而繁殖；破瓶草则是分出一堆堆永远含单细胞的自身而繁殖。通过设想的两种海草，我们找到了瓶颈及非瓶颈的重要不同点了。破瓶草将自己一代代从一个单细胞的瓶颈挤出来而繁殖，吹牛草则只是生长及分裂为二，这很难说得上拥有明确的世代。破瓶草又是如何呢，下面再说。不过我们已经可以看出答案的端倪了。破瓶草似乎已经具备一种比较明确的“生物的”感觉。

正如我们所看到的，吹牛草生长的方式与繁殖的方式一样，事实上它们几乎根本就没有繁殖，破瓶草则是在生长和繁殖之间有很清楚的界线，我们或许已经找出不同的所在了，不过那又怎么样呢？它的意义在哪儿？重要性又在哪里？对于这一问题人们想了很久，答案是什么？发现问题比找出答案还难！答案可以分成三部分，前两部分与介于演化和胚胎发育间的关系有关。

首先，请想象一下器官由简单到复杂的进化过程，我们不必局限于植物，事实上目前的论点转移到动物可能比较好些，因为动物的器官很明显地复杂多了。另外，我们也不考虑性的问题。在这里，有性生殖对无性生殖的问题，只会分散我们的注意力，我们可以将动物想象成是利用释出无性的孢子来繁殖的，而这些单细胞孢子在基因上不但彼此相同（除非经过突变），跟母体内的所有细胞也完全相同。

高等动物例如人类的身上的复杂器官是由较简单的原始器官渐渐演化而成的。不过，那些原始器官并不是像“铸剑为犁”一样，完全变成了后来的模样，它们不仅没有完全改变，而且现在需要强调的重点是，在大部分情况下，它们不可能完全改变。像“铸剑为犁”般那样直接的转变是非常有限的。真正彻底的改变只能依靠“重新回到制图板”来完成，即丢弃原来的设计并重新开始。

当工程师回到制图板重新设计某一产品时，他们不一定丢弃原来的构想、设计，不过他们也不是试着完全将旧的物体转变成新的物体，旧的物体被深深地打上了历史的烙印，或许你能将一把剑敲打成犁头，可是尝试把螺旋桨推进器制成喷气发动机的引擎，就根本办不到了，你必须丢弃螺旋桨推进器，重新回到制图板上。

当然，活的东西从来就不是在制图板上设计出来的，不过活的东西倒是会回到新的始点。每个新一代都是一个全新的开始，每一个新生物都是由一个单细胞开始，然后长成新生命的。新生命以 DNA 程序的方式继承了古老设计的理念，不过并没有继承祖先实际拥有的器官，它并没有继承母亲的子宫。然后重新铸成一个新的（甚至可以改良的）子宫，而是重头开始：从一个单细胞开始，一个和它母亲的子宫有同样的设计，

或许也经过改良的单细胞开始，然后长出新的心脏来。

你应该可以看到我们将要下的结论是什么了，瓶颈式生活史的重点之一是，它等于使生物的生命能够重新从制图板的阶段开始。

生活史的瓶颈有第二个相关的影响，它提供了调节胚胎发育进度的“日程表”。在瓶颈式的生活史上，每一个新的一代都经过一系列差不多一样的事件。首先以一个单细胞开始，经过细胞分裂而成长，然后经由释出子细胞而繁殖，最后大概难逃一死——不过对我们凡人来说，这倒不是那么重要，对我们现在所讨论的问题而言，只要现存的生物已经繁殖，新一代的生活史已经开始，那么前一个生活史也就可以结束了。虽然理论上说来本在生长过程中随时都可以生殖，但是我们可以预料得到，最适宜生殖的时机终于会来临，太早或太晚释放出孢子的生物，会比那些养精蓄锐到最佳时候才释出大量孢子的对手，有较少的后代。

现在，我们的论证进入一般刻板的、反复的生活史思路了。每一代不仅仅是从单细胞的瓶颈出发，也有相当固定的生长期，即“幼年时代”。这样一个固定时间的刻板的生长时期，使得特定的东西能在胚胎发育时期的特定时间里成长，有如遵守一张日程表。在发育期中，不同的生物在不同的程度下按照固定的程序进行细胞分裂。这个程序在每一个生活史都会出现——每一个细胞在细胞分裂的名单上，都写有它特定的出现地点及时间。

有些细胞出现的时间地点是那么的明确，以至于胚胎学家甚至可以为它们分别命名，而且针对某一个生物的某个特定细胞发育阶段，你也可以在另外一个生物体内，找到完全相同的对等阶段。

刻板的生长周期因此等于提供了一个时钟或日程表，借助胚胎发育过程中的各种事件，按时启动。想想人类本身，是多么自然地利用地球每天的自转及每年绕着太阳的公转，在安排自己的生活，同样地，瓶颈式生活史所强加的千篇一律的生长周期，也会被用来安排胚胎的成长，这看起来几乎是无可避免的。由于“瓶颈—生长周期”的日程表确有所谓的特定时间，因此特定的基因可以在特定的时间被打开或关掉。如此精确调节的基因活动，是胚胎演化至能够雕琢复杂的组织及器官的先决条件，这例子太多了。老鹰的眼睛或燕子翅膀的精确性及复杂性，如果没有精准的规则来控制，是不可能产生的。

第三个影响瓶颈式生活史的是和基因有关的，在这里，破瓶草及吹牛草又再度帮助我们。为了简单起见，我们要再次假设两种海草都属于无性生殖，设想它们可能如何演化。演化需要基因的改变，即突变，突变可发生在任何细胞分裂时。

吹牛草上每一节断下来流走的枝芽都是多细胞的，细胞血系是渐行渐宽式的，刚好和瓶颈式的相反。因此，在吹牛草新生命身上的二个细胞间的亲缘关系，很可能比其中任何一个与母体内细胞的关系还远。我所谓的“亲戚”，确实是指堂兄弟姐妹这样的称谓，再以其称呼身体内的细胞。

破瓶草与吹牛草在这一点上的差异甚大，一株第二代破瓶草体内的所有细胞，都是从单一孢子细胞来的，所以同一株破瓶草体内的所有细胞，比起不同株体内的任何细胞，都是较亲的堂兄弟姐妹或其他近亲。

有关这两种海草间的差异，基因的影响很重要，请想象一下某个新突变基因的命运。首先，是吹牛草；其次，是破瓶草。对于吹牛草，新的突变可发生于任何一个细胞茎根枝桠，吹牛草的血系由于是渐行渐宽式的，所以突变细胞的直系子孙

可能同时出现在第二代身上，它们与亲本的关系较远甚至未经突变，甚至可以出现在第三代身上。另一方面，一株破瓶草体内所有细胞最近共同祖先，年纪并不会大于提供这株海草与生命瓶颈开端的孢子，如果那个孢子含有突变的基因，那么这颗新海草的所有细胞也都含有突变的基因；如果孢子不含突变基因，那么所有的细胞也都不会有。同一株破瓶草的细胞在基因上比吹牛草更为一致。对于破瓶草，每一株草都是拥有相同基因的单位，因此可以称之为个体。吹牛草的植株基因上则较为不同，甚至会有不同时期的突变出现在同一植株上，因此比起破瓶草就称不上个体了。

这并不只是名称的问题而已，只要自然界有突变，一株吹牛草身上的细胞便不会有遗传上相同的利益，吹牛草细胞内的某一个基因，只要借助提升细胞的生殖就会获得好处，但是如果它提升的是一株植株的生殖力，就并不一定获得好处，因为在渐行渐宽式的生殖情况下便会使一株植物里的不同细胞在遗传上不一致，因此细胞与细胞在制造器官的新植株时，就不会心甘情愿地合作。如此自然选择便会在细胞间节选，而不是在植株间选了。

另一方面，一株破瓶草的所有细胞很可能都有一样的基因，只有极新近的突变才可能将它们区分，因此同一株破瓶草内的细胞都很乐意合作，以制造高效率的求生机器，不同破瓶草植株身上的细胞，可能有不同的基因。毕竟通过不同瓶颈的细胞，除了最近发生的突变外都可以辨别出来，自然选择因此检验不同的植株，而不是翻查不同的细胞（像在吹牛草那样），也因此，我们可以看到有益于整株植株的器官及设计的演化。

顺便对那些有专业兴趣的人提一下，这儿还可以提出一个关于群体选择的论证类比，我们可以将生物个体看成是一群细

胞，假若我们能够用某种方法，来提高生物族群内的变异对族群外变异的比率。那么我们也等于创出了某种群体选择方式，群体选择方式论就可以成立了。瓶颈式生活史与本章占有极大篇幅的另外两个想法，有相似之处，虽然这可能有些启发性，但是我们不准备去深入探讨。第一个想法是寄生虫愿意和寄主合作，其合作无间的程度可以密切到寄生虫的基因与寄主的基因都经过同样的生殖细胞繁殖到下一代，而也就是挤过了同样一道瓶颈；第二个想法是，因为减数分裂是个非常公平的方法，所以实行有性生殖的身体细胞，彼此会互相合作。

总之，我们看到为什么瓶颈式的生活史，会助长生物进化成“工具”的三个原因，这三个原因可称为重回制图板、规律的时间周期以及细胞的一致性。究竟是生活史瓶颈在先还是生物个体在先呢？相信两者是一起演化的。我们猜想生物个体的主要特色，在于它是一个以单细胞作为开始和结束的单位。当生活史变成瓶颈时，有生命的物质似乎注定要被装进明确的单一生物体里，结果是愈多有生命的物质被装进求生机器里，机器里的细胞愈是会将精力集中运用于少数特殊的细胞身上——那些负责将共同基因运过瓶颈至下一代的特殊细胞。对于瓶颈式生活史和明确的生物个体，这两种现象是相辅相成、互相增强的，其中一个演化了就会强化另一个，就如恋爱中的一对男女，常常有掉入旋涡般的感觉。

《延伸的表现型》一书相当厚重，我们不可能将它的论证压缩成一章，因此，不得不采取浓缩、相当直觉甚至印象派的方式将它呈现给大家。不论如何，我们希望已经成功地将书中的特色大体表达清楚了。

让我们以一个简短的宣言，来概观一下整个“自私的基因/延伸的表现型”的生命观。这是一种可放之四海而皆准的看

法：复制者是基本的单位，是所有生命的主要动力；复制者是宇宙间任何能够制造复本的东西；复制者的起源是偶然的，它是源于一些随意碰撞的微小物体，可是复制者一经出现后，就可能无限制地自我复制。不过复制的过程并不是完美的，而且复制者也包含了一些彼此不同的变异，其中，有些已经失去了自我复制的能力，于是自身一旦消失了，整个种类也就不复存在；有一些还能复制，但复制的效率较差，另外还有一些则拥有某些伎俩，这些种类通常比它们的前辈及同辈好。也正是这些复制者的后代，后来支配了整个生物的族群。随着时间的逝去，世界就充满了最强而有力的聪明的复制者。

复制者的精巧生存方式逐渐地愈来愈多了。复制者不但借助本身所具备的特性，而且借助它们对整个世界的影响力而生存。这些影响力是相当间接的，因为不管影响力是多么曲折或间接的过程，都会反过来影响复制者拷贝自身的成败。

复制者的成功与否，决定于它所处的环境，其中最重要的是其他复制者对当时环境的影响。如同英国及德国的划船选手，相互有益的复制者当彼此存在时，会占上风。我们的地球在生命进化的某个时候，这些相互合作的复制者的结合也开始正式成形，于是明确的工具——细胞及后来的多细胞躯体，就被创造出来了。再后来，进化出瓶颈式生活史的工具也成功了，并逐步发展成为生物的现代工具模样。

生命物质经由自然包装形成的特殊工具，有一种极为突出又强劲的特征。这也是为什么生物学家提出有关生命的问题时，几乎都是关于工具即生物个体；而且是生物个体首先进入到生物学家的意识里，复制者（现在也叫基因）只被看做是生物个体所使用的部分器械。

现在，通过“自私的基因”的观念，我们以很慎重的态度

与不懈的意志力量，重新将生物学修正，并提醒自己：复制者不但是极其重要首当其冲的，在历史上也是现身说法的。

客观的进化及其方式总是提醒我们自己，回想一下，即使在今天，一个基因所有表现型的作用，也并非都集中在它所处的生物个体上。当然，不论从理论还是从事实来说，基因的确会穿透生物个体的墙壁，操纵着外界的事物——包括无生命的物体、有生命物体，甚至是很遥远地方的物体。稍微运用一下想象力，我们就可以看到基因好像坐在一只只具有延伸表现型威力的幅射网的中央。换一个方位看，世界上的任何一个物体，则是位于众多聚拢的网的结点上——这些聚拢的网，是由许多生物体内众多基因所释放的影响力交织而成的。基因影响力所能涉及的地方，并没有明显的界限；由基因为起点伸向表现型的箭头，已经从远到近重叠，把整个世界都笼罩了。

另外，还有一个事实，而且极为重要。这就是那些进化的偶然之箭已经捆绑在一起，因此不能再称为偶然的事件，但是在理论上我们也没到称其为“不可避免”的地步。复制者已经不再是随意撒在海里的东西了，它们已经聚集成庞大的部落，即生物个体，表现型的影响力也不是平均地分配在世界各地，而是时常凝聚在同一生物的身体内。在我们这颗星球上，人人了解的生物个体并不一定永恒存在，可是在这世界上，不管在那里，惟有一样东西肯定永恒地存在，能够使生命产生、进化，它，就是基因这个不朽的复制者！

注 释

第一章 为什么会是人类呢？

1. 所有在 1859 年以前（达尔文的《物种起源》出版发行的那一年），试图回答这一问题的一切尝试都是徒劳无益的...

许多人甚至包括宗教界以外的人士，都是因为人们频繁地引证辛普森的论点而愤愤不平。我知道，当人们初次阅读辛普森的著作时，都仿佛觉察到了它的笨拙、蹩脚和偏狭，它多少有点像汽车大王老福特所说的“历史阐述中或多或少都有一些废话”一样。然而，除了宗教的答案（我非常熟悉它们，不必去管它们），当人们处于前达尔文主义时期又必须直面“什么是人？生存的意义何在？我们的目的是什么？”等问题的挑战时，除了他们的历史兴趣值得考虑之外，你能认为它们的结论现在会有什么价值吗？正像实际中经常存在着平庸一样，1859 年前的那些问题的答案也是如此的。

2. 我并不提倡以进化论为基础的道德观。

批评家们偶尔也会误解《自私的基因》一书的基本观点，这种观点认为自私是生物得以生存的基本意义；另一些人很可能因为他们仅仅看

了该书的题目或只是阅读了那本书的前几页内容，就先人为地认为我也是那样的人。不论我们是不是喜欢，也不管我们愿意不愿意，自私以及其他令人讨厌的方式，却是自然界一个不可逃避的部分和存在。正如你看到的那样，这一谬误很容易导致和陷入混乱。虽然很多人不能理解，然而基因的这种决定性作用却是永远的、绝对的和不可逆转的。事实上，基因仅仅是在统计学意义上决定着生物的行为。我们认为，一个优秀的比拟和类推总是广泛地导致普适化，比如一个“今晚火烧云，明天晒死人”的天气谚语。它很可能揭示的是一种统计学意义上的事实：夜晚霞光映天，明朝阳光普照。我们不能说每一次的情况都是如此。众所周知，每日的天气状况是受很多气象因素和方式影响的，任何天气预报都有可能是错误的。它只是一个统计性的预报。我们认为，红日映天不一定不可逆转地决定明天的好天气，的确存在着例外，我们也从来没有认为基因是在不可逆转地决定着任何万事万物。那种认为基因的影响作用极难受到其他因素左右的观点，是站不住脚的。关于基因决定论的充分讨论和为什么经常对此产生误解的情况和原因，可参见我的另一部著作《延伸的表现型》一书的第二章以及我的论文——社会生物学：文雅中的暴风骤雨。我甚至还为此受到人们的谴责，即我主张人类的生存基本上好似芝加哥街头上的残徒！诚然，我的关于“芝加哥残徒”的比拟和类推的基本观点，可以表述如下：

了解一个人的周围世界的状况，可以恰当地表征他是一个什么样的人。对于“芝加哥残徒”也不例外。当然，我也可以恰当地使用另外一个类推；或是用一个人直升英格兰教堂的最高神圣职衔，抑或一个人被遴选入雅典娜神庙而接受人们的祭奠。不过，不论在任何情况下，我的研究和类推的主题都是基因而不是人。

在我的论文“捍卫自私的基因”中，已经讨论过上述引证的内容，这里的引文就出自那篇论文。

我还必须附带地指出，1989年关于这一部分的某些政治派别的再批判，引起了我的许多不必要的麻烦。有人说：“对于近几年英国劳工阶层来说，有必要抑制自私的贪心，以防范整个工会组织的毁灭，这样的话曾经说过多少遍了？”这一席话使得我好像立刻成了一个英国托利党的保守派似的。早在1975年，当这种观点出现时，我正在帮助竞选的英国社会主义者政府奋不顾身地与23%的高通货膨胀率作斗争，而且它还明显地受到高工资要求的压力。那时，对于我在某一次讲演会上发表的评论，几乎受到任何一位劳动大臣的贬低和诋毁。今天，英国又有了新一届右翼政府，它又将“卑鄙和自私”上升到意识形态的角度，我的言论借助着交流媒体又获得了另一种卑劣的品格，对此，我感到十分的愤慨和遗憾。这并非是秋后算账。自私的短视仍然具有我曾经描述过的那种令人讨厌的后果。但是，事到今日，如果谁想在英国找到英国自私短视的例子，他不可能首先把目光注视到劳动阶层的。实际上，以政治派别的眼光来衡量科学工作就是行不通的，因为很明显这会改动那些资料和数据。1930年前后，政治意识较强的科学家们的作品——比如霍尔丹和霍格本等人的——今天就明显地与那些错误年代的印记联系在一起。

3. 雌螳螂吃了雄螳螂的头，可能还会增进雄螳螂的性功能。

我是在一位同行关于飞蜚螳研究的报告会上，第一次了解到雄昆虫的这一奇异现象的。那位同行说，他希望饲养有这样能力的飞蜚螳，但是，经过反复试验，他也不能使它们交配结合而繁殖。这位昆虫学教授在讲坛的第一排座位大声咆哮，仿佛那是再明显不过的事情了：“你们试过割掉昆虫的头颅吗？”

4. 自然选择的最基本单位，不是种群，也不是种属，甚至严格地说，也不是生物个体。自然选择的最基本单位是基因。

自从我撰写基因选择的手稿时开始，我就一再地想，在漫长的进化过程中，可能还没有哪一个高层次的选择偶尔地发生某种作用。我必须赶紧申明，当我谈到“高层次”这一概念时，我的意指并不是“种族选择”。我越是论述其中的精巧之处，就越是迷惑而不能自拔。现在，我的感受是，不仅一些个别的有机体比其他的有机体能更好地生存进化下

来，整个生物种族有机体也能比其他有机体更好地生存下来。当然，我们在这里探讨的进化与旧的进化理论有些相似之处，其中介就是必须通过基因的作用。由于变化对生物进化幸存者的影响以及对生物个体繁殖的成功作用，其仍然是有益的。然而，它们在胚胎学意义上的规划中的一个主要的新变化，就是能够打开对于数百万年以来的基本进化的闸门。对于胚胎而言，有一种有助于它们进化的高层次的选择——一种有利于进化的选择。这种选择甚至能够被积累，并且因此而进步，在进化方式上，种族选择却并非这样。上述这些观念融入了我的论文“进化能力的进化”一文。我通过撰写《盲人钟表匠》和运用电子计算机模拟进化的过程等研究，这些观念得到了极大的阐发。

第二章 复制基因

1. 我的关于生命起源的最简单阐述，很可能距离真理并不遥远。

关于生命的起源，有许许多多的理论。这里，姑且不论生命的劳动起源说，在《自私的基因》中，我只选择了一个侧面，就论证了其中主要的概念和理论。但是，我不希望给人们这样一个印象，这些不仅是一连串的候选者，甚至还是最佳的。的确，在《盲人钟表匠》一书中，我认真地选择了针对相同目的的几个不同方式，卡伦斯-史密斯的“生命起源于粘土”理论是其中之一。在上述两本书中，我都没有刻意引证那个特别选取的理论假说。假如我再写一部书的话，我很可能试尝用另一种理论观点来理解生命起源，这个观点是由德国理论化学家艾根和他的同事们创立的。我一直试尝着从这样一种理论认识中摆脱出来，即生物基本的性质肯定离不开生命起源理论的核心部分。这明显让人感到那就是自我复制的基因的概念。

2. 很早，几个困惑不已的记者就在抱怨，在《圣经》预言书中人们将“年轻妇女”误译为“处女”，他们写信要求我给予答复。在那时，伤害宗教界感情是一项很冒险的事情，所以我还是屈服了，没有回答。

事实上，它是一件愉快的事情，对于科学家们可以经常由于一个学术性注脚而处于图书馆迷惑的尘土中而得到满足。事实上，对于《圣经》研究者们来说，这一点是人人皆知的，没有什么疑义。在《圣经·旧约·以赛亚书》中，希伯来文 *almah* 毫无疑问地是“年轻妇女”的意思，并未暗示什么处女性。假如一个处女已经订婚了，人们就会用另一个希伯来文字 *bethulah* 来代替它（即使是模棱两可的英语文字“女士”一词也能够很容易地将两种意义区别开来）。当人类处于前基督教的希腊时期，翻译中经常出现一些变动，人们熟知的就有赛伯塔哥将“处女”描绘成“贞女”，这里很明显是意味着纯洁无暇的处女。马修援引以赛亚的言论时，也使用了赛伯塔哥翻译的字句，他那时说：“现在万事俱备，到处都流传着先知的预言，那预言说，看哪，一个处女将怀孕生产，生下一个男孩，人们将称他为救世主。”在《圣经》的研究者们之中，人们一致认为《圣经》中关于处女生下基督的故事是后人添进去的内容，可以推测所添进的内容是操希腊语的基督教门徒们所为，他们想让圣言更加神奇，更加怪诞不经。现代翻译译本诸如《新英语版圣经》则给以赛亚使用了正确的语言——年轻妇女。他们同样正确地保留了马修书中的“处女”一词，因为在那里他是说希腊语的。

3. 现在，它们正群集于“生存机器”——人的体内……

这段华而不实的辞藻过去一再被人们引证，以作为我偏激的“基因决定论”令人发笑的证据。这一问题中的一部分经常与大众化然而却是错误的“机器人”一词发生联系。我们正处于电子科学的黄金时代，机器人早已不再是呆头呆脑地笨拙了，而是有能力学习、思考和创造。具有讽刺意味的是，甚至在1920年以前当卡贝克创造“机器人”一词时，它还只是机器存在物以至于常使人从感情上受不了的物件。现在则人人坠入了它的情网。那些只从定义出发就认定机器人更具“决定性”的人们，经常导致混乱（除非他们是宗教徒，遇到那种情形时他们可能还始终不渝地认为，人类接受了神的自由意志，他们绝不仅仅是机器）。假如像一些批评家们批评我的“庞大笨重的机器人”的措辞那样，人们如

果不是宗教徒的话，也必须勇敢地直面下列问题。如果不是机器人的话，那么你认为在地球上的你，虽然结构十分复杂，你会是什么？在《延伸的表现型》一书中，我还论述了所有这些问题。

这样的错误已经湮没在另一些变革的呐喊之中了。正像出于神学上的需要，基督应该由一个圣洁的处女生养一样，所以出于恶魔般的需要，任何一个基因决定主义者的价值取向和他的现实态度，就会被认为是基因控制我们行为的每一个方面。我在撰写过的《基因复制器》中说道，它们创造了我们，我们的身体和灵魂。这些却被完全错误地引用（例如在罗西等人撰写的《不在我们的基因中》以及赖文廷以前的一篇学术论文中都是如此）：它们控制我们，我们的身体和灵魂（着重强调灵魂）。在我的论文内容中，我认为我使用“创造”一词的意义是很明显的，它根本不同于“控制”一词的意义。任何人都可以明白这一点，正像事实存在的那样，基因是创造了而不是在控制着什么。从这一意义上理解，我们是可以接受批评家的“决定论”的批评的。每一次我们在使用避孕的字眼时，我们就会毫不费力地蔑视他们的观点。

第三章 不朽的双螺旋

1. 解开一个又一个基因的贡献作用之谜是不可能的。

这里，还有后面的有关部分，是我对于批评家关于“基因原子主义”的答复。严格地说，它是一个预期的结果而不是一个答复，因为它预言了后来的批评潮流。对于我未能全面地引证必要的材料，我感到遗憾，但是，在《自私的基因》一书中的中肯部分却似乎被令人焦虑地遗忘了。例如，在“卡宁种族和自私的基因”（见《熊猫的拇指》一书）中，高尔德指出：

没有任何基因只是“为了”毫无分歧的形态学的部分而生存，正像为了你的膝盖骨和指甲一样。身体不能经由原子化而

成为几个部分，其中每一个部分都只是由一个基因建构的。为了建构身体的大部分，数以百计的基因共同参与其中的活动。

.....

高尔德本人也对《自私的基因》进行了批评。但是，现在我的认识是：

人体的建构是一个共同承担风险，错综复杂的过程，以至于解开一个又一个基因的作用是根本不可能的。一个确定的基因对于身体的不同部分的作用有许多各不相同的效应和影响，这些效应和影响又受到其他的基因的作用。

接着，我又写道：可是，自由和独立的基因能够越过生命的世代而继续前行，直到它们控制胚胎发育过程时，那些基因才变成了是完全非自由和独立的。它们在彼此之间以及与环境之间以一种奥妙的互相合作和互相作用的方式，影响生命的建构过程。正像“决定长腿的基因”和“决定利他行为的基因”那样的表述一样，它们那样被定义完全是为了学术演讲上的便利，当然，理解它们的意义也是十分重要的。没有那样一种基因，它能够决定生物的长腿或短腿的建构。建构一条腿是多种基因共同作用的结果。外部环境的影响也是不可忽视的。在所有这些因素被考虑之后，动物的腿就从食物的吐纳中制造成功了。可是，那些单一的基因和其他的基因一样，每个之间都是平等的。它们都倾向于建构一条长腿，这比它们在等位基因的影响下要大一点。

通过使用一个关于肥料对小麦成长效应的类推和比拟，我在另一篇论文中扩充了这一观点。好像高尔德完全清楚明了似的，在进一步的过程中，我肯定是一位天真的原子论者，以至于他俯视那篇内容广博的论文。在那里，我精确地作成一个相同的相互作用主义者的观点，而那一观点正是高尔德后来坚持的。

高尔德继续写道：

道金斯可能还会需要另一个隐喻：基因召集、形成了联盟，敬畏一个能够签订合同的机会，同时，测定出了可能的环境状况。

在我的引起争吵的类推和比拟中，我提前就作好了高尔德后来劝告的东西。请读者注意一下这篇引起争论的文章和高尔德阐述的原因，尽管我们同意这些说法，它们的错误主张即自然选择“接受或拒绝整个生物，因为它一整套的组成部分，以复杂的方式相互作用，交换益处”。基因互相作用的正确解释是：

基因之所以受到选择，并非是根据它在隔离孤立时的优秀与否，而是以它在同其他基因库中的基因作用的背景中工作与斗争的状况是否优秀而决定的。一个优秀的基因肯定是一个适应性强的、互补性强的、能够与其他基因在生物体中长期分享合作的基因。

在《延伸的表现型》一书中，我已经充分地回答了批评家对于“基因原子主义”的批评。

2. 我使用的定义来自威廉姆斯。

在《适应性与自然选择》一书中，威廉姆斯的精确的用词是：“我所使用的‘基因’一词的意义是，它是随着值得重视的频率而隔离开与再结合的”，……一个基因能够根据它携带的遗传信息状况来定义，这些信息常常带有有利的或不利的选择偏好，它们往往相当其内源变化速率的几倍或几十倍。

威廉姆斯的著作现在已经变得十分畅销、权威，以至于被社会生物学家们和社会生物学界的批评家们所接受成为经典之作。我想这是很明确的，威廉姆斯从未自己认为要为“基因选择主义”中的任何革命的或全新的东西辩护，在1976年以前，我也从未做过这样的事情。我们认为，我们只是简单地再次主张费雪、霍尔顿、怀特等人的基本原理，他

们在20世纪30年代奠定了“新达尔文主义”的基础。然而，可能是因为我们使用了不妥协的语言的关系，有些人如包括西沃、怀特等也对我们“基因是选择的单位”的观点表现出明显的不认同。他们的基本理由是自然选择依靠的是有机体，而不是有机体中的基因。我在《延伸的表现型》一书中回答了类似怀特这样的观点。威廉姆斯最新的思想是有所改变的，在他的《保卫进化生物学中的还原主义》中，集中考虑了基因作为遗传单位的思想，这一思想慢慢地渗透着。有些科学家例如霍尔、斯泰莱恩、希切尔和汉姆伯等人近来对于澄清“选择的单位”问题也做出了重要的贡献。遗憾的是，还有一些科学家在这一问题上表现出混乱和迷惑。

3. 生物个体对于一个基因单位来说，太大，也太短暂了……

在威廉姆斯所之后，对于在自然选择中个体有机体能否发挥复制器的作用问题，在我遇到的争辩中我提出了许多减数分裂的染色体断裂效应问题。现在，我意识到这只是达到解决问题的一半之程。另一半则可以在我的《延伸的表现型》和我的论文“复制器和媒介物”中找到答案。假如减数分裂的染色体断裂效应问题是故事的全部内容的话，那么一个以无性生殖方式再生的有机体例如一只雌粘虫，可能是一种真正的复制器，一组巨基因。然而，假如一只粘虫变化了，比如说它失去了一只腿，这种变化并不能传递给未来的后代们。只有基因却能够传递给未来的后代，不管它们是有性生殖还是无性生殖。因此，只有基因才是真正的复制器。在那种无性生殖的粘虫的情况中，全部的基因群（所有它的存在基因）是一个复制器。但是，粘虫本身并不是复制器。一只粘虫的身体不能作为上一代生物的复制模本复制出下一代粘虫。任何一代生物的身体都是从一只卵子中发育成长起来的。在这些发育过程中来自上一代生物基因成为成长的指导者，而它们则也是前一代基因的复制品。

形象地说，这本书的全部复制品一本接一本则是完全相同的。它们都只是复制品而不是复制器本身，因为它们只是一本同另一本完全相同的图书，若要复制它们还必须具有复制功能的印刷铅版等东西。它们还

没有形成从稍旧一些的书籍到新一代书籍的一个拷贝的系统。如果我们取出书籍的任何一页，用复印机来进行逐页的复制时，它们的拷贝系统才存在。在这种图书页码的系统里，真正存在的只是前一页和后一页的相同关系。在复制过程中一个新的斑点出现时，它只能被后一代所分享而不能影响上一代。这种上一下代的系列具有的潜力亦不断处于进化之中。

表面上看，接连不断的粘虫世代的身体之间构成了具有复制功能的系统。但是，如果你试尝地改变一下这一复制系统的一个成员的话（假如砍掉移动一条腿的话），这一改变在另一个系统中就得不到体现了。相反，如果你试尝地改变一下一个基因的系统（例如通过 X 光的方法），这种改变将会传递到下一代系统当中。因此，既不是生物的减数分裂的染色体断裂效应，也不是个体有机体，它们都不是生物的复制器，也不是选择的基本单位。一个普遍地可以接受的事实中最重要的结果之一，就是在生物遗传理论中拉马克主义是错误的。

4. 另一个理论则援引自彼得·梅达沃爵士……

过去，我一直受到人们的谴责（当然，威廉姆斯自己和他的知识也在这样做），就是因为我把基因理论上溯到梅达沃而不是威廉姆斯。事实的确如此，很多生物学家，特别是美国的生物学家了解这一理论，主要是通过威廉姆斯在 1957 年发表的论文“多基因效应，自然选择和衰老的演化”而实现的。然而，威廉姆斯苦心经营的理论晚于梅达沃的论述，这也是事实。我的判断是，在 1952 年的“生物学中一个尚未解决的问题”和 1957 年的“个体的惟一性”等论文中，梅达沃的观点建构了这一理论的基本内核。需要补充的是，我认为威廉姆斯对这一理论的发展也是十分有用的，因为他的工作使这一理论的判断更加清晰了，尤其是在梅达沃没有完成的重要部分即多基因效应的方面。近来一个时期，汉密尔顿在论文“通过自然选择的衰老的形成”中较多地推进了这一理论。附带地说一下，我收到很多来自医生的有趣的信件，但是，没有一个医生，我认为评论我关于在他们那样年龄时存在一种“愚蠢的基因”的推测。这样的思路由于明显的愚蠢仍然没有打动我，不管它是正确的

或错误的，它在医学上相当的重要吗？

5. 性的益处是什么？

性的益处是什么的问题，常常仍然挑逗着人们去探索，一些思想深刻的图书著作，例如比较著名的费瑟林、威廉姆斯、史密斯和贝尔等人的著作，以及米切欧德和列文编辑的多卷本著作等等，都是如此。对于我来说，最重要的激发人们探索的新想法是汉密尔顿的寄生理论。在《多余的性别》一书中，切法斯和哥瑞宾早已用非技术性语言解释清楚了。

6.……剩余的 DNA 是……一个寄生物，或最好是无害但是又是无用的漂泊者……

我的建议是，剩余的、没有起翻译作用的 DNA 可能是一个有自我偏见的寄生虫。在引人瞩目的“自私的 DNA”的题目下，通过很多分子生物学家的努力工作，这一理论已经引起人们的重视和得到了一些发展（见由奥哥尔、克里克等人撰写的论文）。在《母鸡的牙齿与马的脚趾》一文中，高尔德提出了挑战性的主张，那就是不管自私的 DNA 概念的历史起源怎样，自私的基因和自私的 DNA 的理论在营养抚育它们的结构上是没有多少区别的。我发现了他的这个虽然错误但很有趣的推理，附带地说一下，他相当温和地告诉我，他平常是怎样发现我的那些东西的。在《还原论和等级制度》的序言（像往常一样，在其中我发现的既没有错误也没有趣味）之后，高尔德继续写道：

道金斯的自私的基因在频率上是增加的，因为它们已影响到生物的身体，以有助于它们为了生存而战斗。从反面的推理可以正确地说，自私的 DNA 在频率上也是增加的，因为它们没有影响到生物的身体……

我理解了高尔德的定义，但是将它作为一个基本的定义，我是不能理解的。相反，我仍然把自私的 DNA 作为自私的基因理论的一个特殊的例子来看待，它体现了自私的 DNA 观念最初是怎样正确地出现的。（对

于自私的 DNA 是一个特例的这一点，本书第 182 页的内容要比奥哥尔等的论述更明晰一些)。

在《延伸的表现型》一书中，我继续进一步地讨论了自私的 DNA 问题。

第四章 基因发动机

1. 在功能上，计算机与大脑是类似的……

像这样的叙述容易使咬文嚼字的批评家无限烦恼。当然，他们是对的，大脑在许多方面不同于计算机。例如，他们的内部工作原理完全不同于我们现有技术开发出来的计算机。尽管如此，这并不能减少我关于在功能上大脑是计算机的替代物的真理性的认识。从机能上看，大脑正确地扮演了计算机的作用——数据处理、类型识别、长短字符的储存和并行操作等等。

当我们处于计算机时代时，我关于计算机的评论，按照你们的说法就变得十分令人愉快地，也有些恐惧地过时了。我曾经写道，你只能在一个头脑里安装几百个晶体管，可是今天晶体管早已实现了集成电路化了。其集成度已达到了在一个大脑大小的空间里能够安装几十亿个晶体管的地步。我还说过，计算机下棋已经达到了业余大师级的水平。今天，用一台廉价的家用计算机下棋，它的水平就已经达到战胜所有人的地步，更好的软件已经向最优秀的专业大师发出了一系列严重的挑战。例如，这里有一个《旁观者》杂志，在它的 1988 年 10 月 7 日号上，棋类记者雷蒙·齐尼报道说：

现在，当一个有头衔的棋类大师被计算机战胜时，可能还会有一点轰动，但是，用不了多久，他就可能被计算机彻底打败。迄今为止，对于人类最富有挑战和危险的，就是奇妙的金属怪物——“深思号”下棋机，毫无疑问，它属于道格拉斯·

亚当斯。在 1988 年 8 月波士顿举行的全美公开赛上，深思号的最新功绩是在竞赛中已引起人类对手的普遍恐惧。我的手头暂时还没有关于深思号整个推理逻辑的程序，在瑞士系列公开赛上，它的程序和成就将再一次接受更加严峻的考验。可是，仅仅当深思号计算机与加拿大籍棋星伊万诺夫对弈获胜时，就给人们留下了极其深刻的印象，虽然伊万诺夫曾经有过战胜卡尔希波夫的战绩。密切地观察吧，这可能就是棋赛的未来。

深思号计算机不是世界上惟一的一台会下棋的电子计算机。我个人认为，一台计算机的程序将赢得世界上所有棋类的锦标赛。人类需要上一堂关于学会谦虚谨慎的课程。

2. 在距离地球 200 光年的仙女星座，有一个文明世界。

仙女座的作品及其续篇《仙女座的突破》中，这个外域文明是在遥远的银河外星系仙女座还是如同我所说的很近距离的仙女座的问题上表现出前后的矛盾状况。在第一部作品中，这颗行星位于距离地球大约 200 光年，恰好处在我们的银河系。可是，在它的续篇中，同样的外域文明却位于河外星系的仙女座，它大约距离地球 200 万光年。读者在读到本书第 53 页时，可以根据自己的兴趣决定进行选择 200 或 200 万光年。但对于我的论述目的来说，故事的恰当性仍然是没有减少的。

霍伊尔，这两部小说的最早的作者，是一位杰出的天文学家。他的科学幻想小说《黑云》，是所有这一类作品中我最喜欢的。同他与另一位威克拉马星赫合写的《大洪水》相比，一流的科学视野在他的科学小说中得以展开，使得小说深深地感染了读者。然而，他们也误传了达尔文主义（把它看做一种纯粹或然性的理论），他们尖刻地攻击达尔文并未对他们有任何的帮助，相反，哗众取宠（尽管让人难以置信）地投机于星际间的生命起源问题。出版商应该改正通常的那些误解，即某一学者在一个领域是专家并不暗示着他在另一个领域也是专家。然而，伴随这一误解存在的时间的长长过程，杰出的学者要反抗滥用它的诱惑。

3. ……生存的战略和技巧……

人们在谈论一个动物、植物或者一个基因的战略方式，仿佛它们是在有意识地工作，以怎样更好地增加它们进化的成功机会。例如，人们将雄性描述成酷嗜赌博和风险的赌徒，雌性则是安全意识很高的投资者。这种情况在生物学家们当中是很普遍的。除非在理解它们时陷入资料不全的情况，否则它是一种很便利的和无害的语言。那么，资料过于翔实是否会误解它们呢？例如，我不能找到另外一种方式达成那样一种感觉状态，就像《哲学杂志》上的一篇批评《自私的基因》的文章那样，一位名叫米德格利的人在文章的第一句话就说：基因不可能是自私或是不自私的，它们不再与原子的嫉妒相同，也不同于大象的吸引力和饼干的目的论。在随后出版的同一个《哲学杂志》上，我的论文《保卫自私的基因》充分地回答了这种高度无节制和堕落的文章。似乎还有一些受过良好的哲学教育的人，他们不能坚持他们的科学态度并运用他们的科学仪器来反对伪科学。这里，我回想起梅达沃关于“哲学小说的吸引力问题”的评论，他认为“它们应该提高大多数民众的文化趣味、学术态度和承担分析思想的能力”。

4. 很可能，当大脑对外界的模拟变得十分完全且具有自己的模型时，意识就产生了。

在1988年，我在吉富德讲座“微观宇宙中的世界”中，就谈论了大脑模拟世界的问题。直到今天我仍然对意识的深层次问题是否能够帮助我们感到迷惘，然而我承认由此问题引起了在达尔文讲座的波普尔爵士的关注是一件令人高兴的事情。哲学家丹奈特利用计算机进一步模拟的隐喻，提供了一个关于意识的理论。为了理解他的理论，我们必须把握住来自计算机世界的两个技术观念：一个是实际机器的概念，另一个是系列处理和并行处理的差别。我首先必须以另外的一种方式解释。

一台计算机是一架真正的机器，硬件安装在它的机箱内部。可是，在任何一个时间里，正在运行一个程序的计算机无疑就好像是另一台机器，一架真正的机器。很长时间以来，计算机就是这样的。但是，现代人机对话型计算机很容易给家庭带来特别活跃的特点。在本书写作期间，人机对话型计算机“苹果-麦金托什牌”已经广泛地得到计算机市

场主体的认可。它的成功就在于程序的系统性促成了真正的硬件机器，它的机理也是如此。像其他任何计算机一样，它还有令人生畏的复杂性，与人们的直觉不相协调，看上去像一台完全不同的机器：虚拟的机器，一台专门设计的用来与人脑和人手协调的机器。像麦金托什那样的虚拟机器仍然是机器。它有按钮和电子音响设备一样的控制旋钮。可是它们仍然是一台虚拟的机器。它们的按钮和旋钮既不是用金属也不是用塑料制成的，而是安装在计算机的显示屏幕上的图画。你可以通过移动屏幕上的一个虚拟的手指，来按下或旋动机器的部件。作为一个人，你感受到的是控制，因为你已经习惯了用你的手来使周围的东西移动。

今天，计算机技术已经有了巨大的进步，此不赘述。

5. 一个具有利他主义行为的基因……

有时，人们完全被利他主义行为的基因或者其他更明显复杂的行为弄糊涂了。他们往往得到一些感觉，就错误地认为行为的复杂性就包含在基因之中。他们问道：当所有的基因都被译成密码而存放在一个蛋白质链里时，怎么会有利他主义的基因呢？仅仅谈论一个基因具有什么目的，就意味着在基因中存在着为了那个目的而进行的变化。一个简单的基因的差别，就在于其细胞里出现了一些分子水平上的差别，它引起了胚胎发育过程的差别，最后我们可以说是行为上的差别。例如，一个鸟类的突变型基因“为了”兄弟般的利他主义，它肯定不是孤独地负责任地对待一种完全新颖的复杂的行为模式。相反，它将改变一些已经存在的，可能很复杂的行为模式。在这种情况下，绝大多数的前兆是属于双亲行为的。通常，鸟类具有复杂的中枢神经系统及其反馈系统，它们能够精心地照料它们的后代。接着，它们就会有缓慢的、一步一步地进化地建成这些系统的精细结构，这些从它们的前辈就开始了。

6. 卫生蜜蜂

这一说法来自罗森巴勒的著作，如果原书具有注脚的话，它们肯定会被人们用来作进一步的解释。罗森巴勒小心翼翼地谈论这一问题，因为这种蜜蜂繁衍的结果并不是绝对的清洁和干净。由于很多蜜蜂群集在一起，根据理论分析，它们肯定不会表现出卫生行为，然而也有一些例

外。用罗森巴勒的话说：我们不能漠视这一结果，不管我们希望有多少例子，我们必须在基因假说基础上审视其他数字再说话。在不规则的群集里的变化可能是一个解释，尽管它也是不很完全的。

7. “沟通”行为

现在，我发现自己对于论述动物的通讯并不是很满意的。我和克莱伯斯通过两篇文章已经讨论了这一问题。动物的最好信号既不是信息的也不是迷惑行为的，而是可操作的。一个沟通的标志就意味着动物之间可以相互使用对方的肌肉的力量，进行抚摸、轻咬、搔痒等等。一只夜莺的歌声不是一个信息，甚至也不是说谎的信息。它是有说服力的、催眠的和诱惑的雄辩术。这种讨论在《延伸的表现型》中达到了它的逻辑结论。

在本书的第 13 章中，我部分地摘要了其中的内容。

第五章 攻击行为：稳定性和自私的机器

1.……进化的稳定战略（缩写为 ESS）……

现在，我想在下面以更简洁的方式表述一下，一个进化的稳定战略的最基本的概念。一个进化的稳定战略是一个能够更好地准备自身复制的战略。理由如下：一个成功的战略就是能够使生物数量占优势。因此，它将倾向于遭遇到它们自身的复制品。因此，它们不能成功地停留很长时间除非它们能够很好地与它们的复制品作斗争。这个定义并不像史密斯的数学式的定义那样精确，它不能代替他的定义，因为它还很不完善。但是，它有它的优点，那就是它能够浓缩了 ESS 的基本含义，而且很直观易懂。

今天，在许多生物学家之中，运用 ESS 的方式思考问题，已经变得十分普遍了，相反在本书撰稿时这样做的人却是很少的。史密斯本人在 1982 年他的著作《进化与博弈论》一书中，概要地发展了这一思想。另一位在生物学研究领域颇有造诣的专家，帕克近来也撰写了不少这方面

的论文和著作。爱克斯劳德的著作《合作的进化》一书，也使用了 ESS 的理论。但是，在这里，我不讨论它，因为在我的这本著作新增加的两章中的一章——“善有善报”中，我用了很大的篇幅解释了他的工作和研究成果。我自己也写了一些关于 ESS 理论主题的论文，以至于在这本书的第一版中，一篇论文名字就叫“是优秀的战略还是进化的稳定战略？”。还有关于穴蜂问题的合作论文等将在以后讨论。

2.……随着进化的稳定，还击者的行为出现了。

不幸的是，这种说法是错误的。在史密斯和普赖斯的论文中最早有一个错误，在这一章中，我得一再重复它甚至受到一些相当愚蠢的阐述的困扰，这就是“试探式的还击者”几乎是一个 ESS（假如一个战略是 ESS、“几乎”是一个 ESS，接着它就不再是一个 ESS 了，而且后来它将受到侵入）。表面上看，以牙还牙还击者很像是一个 ESS。因为，在一个还击者的数量上，没有任何一个其他的战略能做得更好。然而，一种鸽子却能够做得更好，因为从还击者的数量上看，它是很难以它的行为与其他动物还击者区分开的。因此，鸽子能够大量地繁殖。究竟它是怎样发生的，这又是一个问题。伽尔和伊万斯设计了一个计算机动态模拟程序，他们借助计算机的帮助，进行了一个动物数量模型的模拟，以了解它们在无数代进化中的状况。他们的计算机模拟的结果表明，一个真正的 ESS 事实上是一个鹰群和牛群的稳定的混合体。在早期的 ESS 文献中，这不是惟一的错误。它们借助计算机模拟的动态处理，已经被披露无遗了。另外一个好的例子，是我自己的错误，在第九章的注释中我们再讨论。

3. 遗憾的是，现在我们对分配给自然界各种活动所造成的损失和所带来的利益的实际数量知道得太少了。

现在，我们有一些优秀的领域，测量自然界的价值和益处，它们都被结合进特定的 ESS 模型中。最好的例子之一来自位于北美的巨大的金色的地穴蜂。这种地穴蜂不同于我们在秋季里看到的群居的黄蜂，它们是属于一种无性别与生殖能力的只为蜂群工作的雌性蜂。每一个雌性的地穴蜂形单影只，它们的一生只是为了整个蜂群接连不断的幼虫们的住

所和食物而工作奉献。很典型的是，一只雌性地穴蜂通过挖掘一条长长的洞穴进入土地里，在洞穴的底部是宽敞的住所。然后它们出发去猎取食物（在巨大的金色地穴蜂的例子中，食物就是长角蚱蜢等）。

4. 这是我所知道的这种行为不对称形式的最简洁的证明。

一个比廷伯根的“居住者将赢”的现象还要相当清晰的证明，是来自戴维斯的关于斑点木蝶的研究。在 ESS 理论发明之前，廷伯根的工作就已经结束了。在本书第一版中我的诠释已经成为了马后炮。戴维斯用 ESS 理论构思出了他的关于蝴蝶的研究。他注意到，在牛津附近的怀瑟姆树林，个体雄性蝴蝶为了保卫阳光斑点而战斗。雌性蝴蝶受到阳光斑点的吸引，所以一个阳光斑点就是十分宝贵的资源，值得为了它而进行战斗。比阳光斑点数量更多的是众多的雄性蝴蝶争斗，其余的则停留在阔叶植物的花叶上，等待着它们的机会。通过捕捉一些雄性蝴蝶，然后逐个把它们释放了的办法，戴维斯发现，当他将两个蝴蝶释放时，无论哪一个蝴蝶都力争首先飞入阳光斑点，第一个到达的总是可以作为“占领者”，无论哪只阳光蝴蝶第二个到达都会被看做是一个“入侵者”。毫无例外，入侵者总是干脆果断地承认自己的失败，离开那个占领了一个领地的所有者。在一个最后的“致命地打击一下”的实验中，戴维斯安排“愚蠢的”蝴蝶去对付“思考的”蝴蝶，它们一部分是“占领者”，另一部分是“入侵者”。只是在这种情况下，问题才真正有些严重，战斗的爆发被延长了。此外，所有的情况里，简单地说，似乎真得有一个单一的蝴蝶对子。当然，蝴蝶对子是在统计意义上的样本。

5. 荒谬的 ESS

另一个能够想象得到的代表荒谬的 ESS 的插曲，是被记录在一封由詹姆斯·道森先生写给泰晤士报（伦敦，1977. 12. 7）的信件里：“很多年以前，我阅读过一个报道，那就是一只海鸥总是利用占领一个旗杆作为优越地位的象征的方式，向另一个希望偶然能够发现一个柱子的海鸥表白自己，而这一切与两只鸟的大小无关。”据我所知，一个关于荒谬的战略的最令人满意的例子，涉及一只装在剥皮箱子里的本地猪。在同一个 ESS 状况下，这一战略是稳定的，但是它应该被称做“DSS（发展

的稳定战略)”，因为这种战略是在这些动物的一生时间里有所进展而不是在它们的整个进化期间有所作为。一个剥皮箱子就是一个装置，在那里本地猪学会了自己通过压一个控制杆来吃食。它们一压那个控制杆，食物就像瀑布一般自动地流淌下来。实验心理学家将鸽子或老鼠放入一个小箱子，在那里不久它们也同样学会了猪的行为而自己觅食了。猪在一个安装有十分不灵敏的喷嘴的等比例放大的箱子里时，学会觅食用的是同样的时间（很久以前，我曾经观看过一部研究这一方面问题的影片，在观看过程中我几乎笑得喘不过气来）。博尔德温和米斯训练在剥皮厂的猪圈里生活的一只猪，那里有一些更加有趣的事，让人忍俊不禁。喷嘴状的喂食器被安装在猪圈的一端，配食器安装在另一头。所以，猪吃食时必须跑到一头压开关，然后跑到另一头吃食，然后再跑回去，就这样不停地跑来跑去，那些声音十分悦耳。他们又将一对猪放入猪圈，于是便有了一只猪剥削另一只猪的可能性。这时，“奴隶猪”只是前后跑动压控制杆，“奴隶主猪”呆在配食器旁边只要有食物流出就吃掉它们。事实上，不久这对猪就安心于这种稳定的“奴隶主—奴隶”的模型之中。一只不断地跑动奔波，另一只则坐享其成。

6.……一种统治集团（在蟋蟀社会里）……

博克，后来成为我的研究生。他在蟋蟀的群体里进一步发现了这种“准优势集团”的证据。他还发现，一只雄性蟋蟀在赢得了同另一个雄性蟋蟀的战斗胜利时，它就会更愿意向雌性蟋蟀们示爱。这种现象应该称为“莫尔巴勒公爵效应”，它最早出现在莫尔巴勒第一公爵夫人的日记中：“今天，大人从战争中凯旋，他两次与我缠绵不已。”也可以考虑用《新科学家杂志》报道的一件事情，来改变上述名称。这是一件关于改变男性荷尔蒙和睾丸激素的水平的报道：“在一场大赛前的24小时期间，网球运动员们的男性荷尔蒙和睾丸激素的水平增长了两倍。大赛结束后，胜利者的上述水平仍然保持不变，而失利者的水平则下降。

7.……自从达尔文以来，ESS概念是生物进化理论发展中的一个最重要的进步。

这一判断有些言过其实。对于在当代生物学家文献中特别是美国的

生物学家的文献中，ESS 观念受到的明显忽视，我的反应可能是有些过头。例如，在威尔逊的《社会生物学》中，人们到处也找不到这一字眼。它不会再受到忽视和遗忘，现在，我能够保持一种更明智的和更少一些传教般的狂热的观点了。

8. 前进性的进化

对于现在著名的强化均衡理论的表达方式而言，这一段是一个很好的概括。我为做过这件事情而感到羞愧不已。那就是当我撰写我的一个推测时，像那个时代的许多英国生物学家们一样，对于早已出版了三年之久的强化均衡理论，我完全一无所知，真是惭愧得很。比如在我的《盲人钟表匠》一书中。因此，我已经变得有点耍小孩子脾气了，如果我伤害了任何人的感情的话，我为此感到十分抱歉。他们应该明白，至少在 1976 年那一段时间，我的失误是无意的。

第六章 基因种族

1.……我还是弄不懂为什么它们受到如此的忽视……

汉密尔顿 1964 年的论文不再被人们忽视了。它们早期被忽视的历史和随后的觉悟，促成了一个有趣的数量研究，即单个拟子加入拟子库的一个案例研究。在第 11 章的注释中，我将追踪这种研究拟子方面的进步。

2.……我将假定，我们讨论的基因是很罕见的……

我们感到，假定我们所讨论的基因在物种中作为一个整体是稀有的，这些有那么一点点的欺诈的味道，它使得各种关系的测量更易于解释了。汉密尔顿的主要成就之一，就是指出了不论基因是稀少的或是普通的，他的研究结论都是很普适化的。这样对于基因遗传理论而言又出现了一个问题，人们发现它很难以理解了。

生物的各种关系的测量问题通过下列方式对我们产生了许多误导。一个种族的任何两个成员不管它们是否属于一个家庭，通常它们分

享了它们基因组中的 90% 以上的基因。那么，当我们论及两个兄弟之间有 $1/2$ 关系，或堂表兄妹之间有 $1/8$ 的关系时，我们在探讨的是什么？答案是兄弟之间分享了它们基因的 $1/2$ ，而且在任何情况下（无论它是什么）它们的个体都分享 90% 以上的基因关系。这是各种生物关系的基线，所有生物种类的成员都分享这一比例，事实上，在不太广泛的程度上，其他生物种族的成员也分享这一比例关系。人们期待着利他主义行为对于个体而言，其关系值比这一基线要高一些，不管这一基线是否存在。

3.……狢狢……当我们走出南美再看它的时候。它可能是很有价值的东西。

以前，关于狢狢的报道没有什么进展。然而，一些关于另一组无性（克隆诞生的）动物——蚜虫的洋洋大观的新闻事实，却频繁曝光。很长时间以来，人们就认为蚜虫（诸如绿蝇之类）既有性生殖又无性生殖。如果你看到一群蚜虫聚居在一株植物上时，它们是由一个雌性蚜虫无性生殖的可能性更大一些，同时，另一株植物上的一群蚜虫则可能是不同的雌性的无性生殖的产物。理论上讲，这种状况意味着种族选择利他主义的进化。人们还没有真正地认识到蚜虫的利他主义的例子。可是，当日本学者 Aoki 发现了一种日本种的蚜虫中有不生育的“士兵蚜虫”时，我的这本书还没有论述到这些问题。因为，在大量不同种类的蚜品种中 Aoki 已经发现这一现象，因此，我们已经有证据表明，在不同品种的蚜虫中，至少它的进化已发生过四次以上。

4. 亲缘选择绝对不是种族选择的一种特殊形式。

贯穿在亲缘选择和种族选择两者之间的混乱，仍然没有消失，问题可能变得更加严重。我的评论与加倍强调问题严重性的观点相一致，以至于在本书第一版（指牛津出版社 1976 年版——编者注）第 102 页上面的篇幅中，由于没有考虑词汇的选择和运用，我引入了一个相当特殊的失误。那就是，我在以前说过（它是我在这一版内容上改动最少的一部分）：“我们简单地期望着的，就是父母亲的堂兄妹所生的子女们，像许多利他主义者那样的后代和同胞们一样，它们应该倾向于接受生物关系

的 $1/16$ 。”正像爱尔特曼指出的那样，这一点是明显错误的。其错误的原因，就在于那时我试图讨论的观点，没有任何正确的内容。如果一个利他主义的动物有一块蛋糕想给它的亲戚们的话，它根本没有任何理由不给它的每一个亲戚们一小块，这一小块的体积大小取决于它的亲缘关系的远近。事实上，这可能导致荒谬的行为，因为这一种族的所有亲戚成员，都没有说起其他的种族，至少那些远房亲戚每一个都会要求多得到一些食品碎渣。反之，如果一个至亲住于附近，没有任何理由送给远房亲戚一点食物。至于其他更复杂的情况，如同报酬递减律一样，整个蛋糕应该送给可能最接近的亲戚。当然，我所说的意思，就是“我们简单地期望着，父母亲的堂兄妹所生的子女们，像许多利他主义者那样的后代和同胞们一样，应该倾向于接受生物关系的 $1/16$ ”。现在这是正确的。

5. 他深思熟虑地拒绝接纳后代们：作为亲属它们没法计数。

我有这样的一个期望，就是威尔逊在他未来的写作中改变他的近亲选择的定义，以便于亲属的概念也能包括后代的概念。我幸福地得知，在他的著作《关于人类的属性》中，那个使人感到不舒服的短语“非后代”——事实上，我对此没有任何奢望——已经被作者删掉了。他补充说：“尽管亲属包括着后代的含义，但是‘近亲选择’这一词，通常情况下仅仅用于至少有一些其他亲戚关系的地方，诸如兄弟、姐妹或者双亲等也要受到影响。”对于生物学家而言，他们经常将普通用法进行一个精确的阐述，这是一件很不幸的事情。这些简单地反映这样一个事实，即生物学家们对于近亲选择到底是什么还缺乏一个本质的理解。他们仍然错误地认为，它是一个额外的和比较奥秘的事物。在普通的个体选择之外尤其如此。事情并非如此。近亲选择的观念来自于新达尔文主义，就如同黑夜紧随白昼一样自然。

6. 然而，一个复杂的计算……

关于近亲选择理论的谬误，正在复活。随着连续一代又一代学生的来去，通过动物计算取得不现实成绩的要求，并没有减少。年轻的学生们也没有解决这一问题。杰出的社会人类学家沙赫林斯的《生物学的应

用与滥用》一书，摆脱了正常的晦涩难懂的弊端。它不再是被人们欢呼为什么“对社会生物学的毁灭性攻击”的作品了。

7.……大概与近亲繁殖能够产生隐性基因的有害影响有关（出于许多原因，很多人类学家喜欢这个解释）。

一个致死基因是一个能够杀死它的载体的基因。一个隐性的致死基因，就像任何一个隐性基因一样，除非它们处于双重剂量之中，它们一般不能产生什么影响。隐性基因只是在基因库中走过，因为它们存在的绝大多数个体只有一个拷贝，因此，从未产生效应。

8. 因为布谷鸟寄主们不会受到自己种族成员寄生……

对于绝大多数的鸟类来说，这可能是正确的。然而，当我们发现一些鸟类寄生于它们自己种族成员的巢穴时，我们也不应该惊讶。事实上，这一现象在一些日益增加的种类中已经被发现了。所以，现在对于新的正在向我们走来的分子生物学技术来说，要确定寄生者及其间关系，尤为重要。实际上，自私的基因理论能够期望上述这样的事情发生，它比我们迄今知道的还多得多。

9. 狮群中的种族选择……

布伦特对于种族选择是一种在狮群中的相互协作的初步运动的强调，现在已受到了帕克和普西等人的挑战。他们指出，在很多兽群中两只母狮子并没有什么关系。帕克和普西等人提出，至少在狮群中就像类似的种族选择一样，互惠的利他主义是对于相互协作的一个解释。很可能两边都是正确的。我在第12章中强调指出，如果一个关键的互惠者们的法定数量最初能够被集合起来的话，互惠行为（针锋相对）是能够进化的。

10. 如果C是我的同卵双胞胎……

众所周知，从理论的角度上看，一个同卵双胞胎就像是你本人一样宝贵和富有价值，只要那个双胞胎真的是同卵的。为什么对于一个确定的单配偶制的母亲的真实性，却没有得到广泛的理解？如果你肯定地知道你的母亲将继续生下你父亲的孩子，那么，你的母亲对于你的遗传上的价值，就如同你的同卵双胞胎，也就是你自己。想象一下，你自己作

为一架繁殖后代的机器吧。

11.……社会人类学家们或许能够发表一些有趣的议论吧。

现在，这一评论使我由于问题的繁难感到羞愧不已。因为，我已经了解到了，社会人类学家们不仅有一些事情发表，也就是包括关于所谓的“娘舅效应”：他们当中的许多早在许多年前就已经很少不把这事挂于口头的。我预言的这一效应是存在于大量的文化中的一个经验主义的事实，几十年来对于社会人类学家早就是耳熟能详了。此外，当我提出一个特别的假说时，即在一个婚姻高度不忠实的社会里，同父亲们的方面相比，母亲这一边的叔叔伯伯应该有更多的利他主义行为，因为他们有更多的理由把握孩子的亲戚关系时，我曾经令人遗憾地忽略了这一事实，亚历山大也已经得出了同样的建议（后来，在本书第一版的再版内容中加入了表明这一观点的一个注释）。这一假说已经得到了亚历山大等人的检验，他们运用来自社会人类学的文化数量计算方法，得到了令人满意的结果。

第七章 家庭规划

1. 爱德华……是宣传群体选择观念的主将。

通常情况下，爱德华总是温和地处理事物而并不经常在学术上追求所谓的标新立异。由于他承受了一个明显的错误的冤枉，他受到带着挑剔目光的人们的广泛认可（尽管我个人认为这一点相当过分），他们把在生物选择问题上的思考明晰的功劳归功于他。在1978年，他自己却作了一个宽宏大量的声明，他写道：“现在，理论生物学家的一般性共识是，我们还无法设计出可靠的模型，通过这一模型，较慢的群体选择过程可能超过较快的自私的基因的传播，它们由此能够获得个体的健康发展。因此，我接受它们的意见和观点。”

这些第二个方面的想法是宽宏大量的，但是很不幸，他又有了第三个方面的想法，在最近的著作中他又一次地作了声明。

以我们对此问题的长期理解的感觉而言，在今天的生物学家当中，对于群体选择的热情比我的著作第一次出版时是更加稀少了。你们不要忘记考虑一下另一个相反的因素：新一代人已经成长起来，特别是在美国，以至于关于群体选择理论的名声就像热闹婚礼上的五彩缤纷的纸屑到处飘散了。它们胡乱地丢弃了所有的案例，以便于常常清晰地和直接了当地议论另一些事情，即种族选择。我想，人们对于这样一些语义学方面的暴发户的行为，如果变得烦恼无比肯定是有害无益的。然而，通过十年前史密斯和其他人的工作，整个群体选择研究的结局是十分令人满意的。现在，它又为下面的发现所激怒了，那就是我们仅仅因为一种普通的语言就被人为地分成两个时代和两个国家的人。对于那些迟迟没有进入这一领域的研究者来说，他们特别的不幸，因为他们被近一个时期以来反复无常变化的术语词藻，弄得神魂颠倒了。这里，我推荐格尔芬的论文集《自然选择、种族选择和群体选择》一书，它是明晰思考这一问题的好书，现在我肯定地希望，他能够分类出新的群体选择问题。

第八章 代际之战

1.1972年，崔弗斯干净利落解决了问题……

早在20世纪70年代，崔弗斯的许多论文就成为我撰写本书第一版的最重要的灵感来源，他的一些想法在本书第8章中占据了优势地位，后来最终也形成了他自己的著作——《社会性进化理论》。我介绍这些不仅是因为他有丰富的思想，而且是因为他的研究类型和风格：明晰的思想、学术的正确性以及抨击了人类学意义上的那些狂妄自大的意识，还有充满情趣的个人经历。我简直忍不住要引证其中的一些，它们是那样的充满个性特征。在肯尼亚观察两种公狒狒的竞争关系时，崔弗斯描述了他的兴奋：“我兴奋还有另一个原因，那就是无意识地认证了亚瑟的身份。亚瑟是一只它在它那个年龄段上最出色的公狒狒……”关于崔弗斯的双亲一后代之间的竞争所阐发的主题等新的一章内容，代表了全新

的科研水平。如果说他的 1974 年的论文有什么需要增加的话，只是一点点新例子。他的这些理论已经经受住了时代的考验。关于更详细的数学的和基因模型的内容，已经得到人们的认可。关于崔弗斯的较大的笔墨争论都是在通常已被接受的达尔文理论框架内进行的。

2. 根据他的观点，双亲终将获胜。

在 1980 年版的著作《达尔文主义与人类事物》（第 39 页）中，亚历山大早已慷慨大度地承认了错误，特别是他认为在关于双亲—子代之间的竞争总是双亲胜利，毫无异议地尊重了达尔文的猜测。现在，他的论文对于我而言，在代际之战中双亲更乐于从后代那里得到一些不对称的利益，这些认识得到了来自不同种类的论据的支持，我是从查诺夫那里了解这些的。

那时，查诺夫正在撰写社会性昆虫以及不生育阶层的起源方面的论著，然而他的论据提供了更多的广泛性，我将在以后以更具普遍性的词语来阐述。让我们考虑一下在一个一夫一妻制的种族中的一个年轻的雌性在成年生活一开始时的状况，这里的雌动物并非一定是一只昆虫。

第九章 性别战争

1.……那些彼此基因没有关系的配偶之间的冲突要激烈到何种程度？

通常情况下，这个公开的判断里隐藏着一个含蓄的意思即“其他情况相同时”。很明显，配偶之间似乎有许多利益是要求互相合作的。这一点一再地出现在这一章的各个部分。毕竟，配偶不像是在零和比赛中忙碌的竞赛者，通过相互合作它们两者总是增加它们的赢率，而不是一个得到得多一些，另一个便得到得少一些（在本书的第 12 章我将解释这一概念）。这是在本书中因生物自私的观点我的声音摇摆于冷嘲热讽之间的地方之一。在那时，这一切似乎是必要的，因为那时动物求偶的优势观点还没有在另一个方向上摇摆得很远。人们近来很普遍地没有批判

力地设想，配偶彼此之间应该慷慨地相互协作。它们之间相互利用的可能性甚至没有被考虑到。在这一历史的内容中，我的公开言论的明显的冷嘲热讽者们是很难理解的。但是，今天我可能采纳比较温和一些的语气来说话。类似地，在这一篇论文的结尾处，我关于人类自私角色的评论，现在似乎也有些过于天真了一些。比较彻底地论述人类的性别差异的进化的两部著作，是戴理和威尔逊的《性别、进化和行为》与西蒙斯的《人类性别的进化》。

2.……实际上，一个雄性能够生多少孩子是没有限制的，雌性受到的剥削由此开始。

现在，人们似乎已经被误导了，作为决定性别的基础作用他们强调了卵子尺寸和精子规模之间的不一致。即使一个精子很小又很廉价，它也完全廉价不到制造数以百万计的精子，它们能够战胜所有的竞争对手而成功地进入一个母体。在雄雌两者之间，我现在宁可选择下面比较接近的解释，即存在着基本上的不对称性。设想一下，我们以两个性别开始，它们是没有特别属性的两个性别。我们称它们以中性名字 A 和 B，整个我们需要指定的是每一个配偶行为必须是在 A 与 B 之间发生的。任何一个动物，不是 A 就是 B，可以交替使用 A 与 B 的情况。专门用于与竞争对手战斗的时间和精力，不能用来培育已有的后代或者唱歌。在这些竞争的要求之间，任何一种动物都能够均衡它们的努力。我即将要得出的一个论点是，A 能够从 B 那里设置一个不同的均衡，它们一度是这样做的。就像是一个在它们中间逐步升级的差异。

3. 让我们将史密斯分析攻击竞赛的方法，应用到性别上面。

人们试尝着想去发现在一种性别中存在的进化性稳定的混合战略，它要由另一个性别的进化性稳定的战略混合来加以均衡，这样一种观念得到了史密斯还有独立地但是在另一个方向上的格尔芬和希比利等人的进一步推动。格尔芬、希比利等人的论文更多的是技术等方面的进步，史密斯则较早地进行字词方面的解释。简单地说，首先他考虑生物的两重战略，看护和遗弃，它们能够被两个性别所采纳。正像在我的“害羞/热情和忠诚/纵欲的模型一样，有趣的问题是，雌性中战略联合比雄性

中战略联合稳定的原因是什么？答案依赖于我们对于生物种族的特殊经济状况的假定。可是，很有趣的是，不管变更多少经济的假定，我们还是不能有一个数量变更稳定的结果的整体的连续系统。这一模式总是倾向于安家，这是仅仅四个稳定的结果中的一个。在动物种族中可以挑选几个作为例子之后，四个稳定的结果就可以被命名了。它们是鸭子（雄性遗弃，雌性看护）、刺鱼（雌性遗弃，雄性看护）、果蝇（两性都遗弃）和长臂猿（两性都看护）。

4.……实际上，也可以表现出没有震荡的样子。整个系统也可以汇集成稳定的状态。

我很遗憾地说，这一叙述是错误的。可是，它是以一种有趣的方式发生的错误，所以我仍然保留着这一错误，等待相当长的时间来披露它。就像伽尔和伊万斯等点评史密斯和普赖斯的原始论文时所犯的错误一样，我的失误则是由两位澳大利亚数理生物学家舒斯特和西格蒙特指出来的。

5.……父亲的奉献精神的案例……在鱼类中却是很普遍的。为什么呢？

一位名叫的塔姆塞·卡利斯尔大学毕业生，在他大学研究时提出的关于鱼类的假说，现在已经由莱德利进行了比较实验研究。在这一实验中探讨并得出了一个由父亲奉献而照顾整个动物王国的详尽的论述。就像卡利斯尔的假说一样，他的论文是一个惊人的绝技。他开始也是作为一篇大学毕业论文寄给我的。不幸的是，他并未发现支持那个假说的有力的证据。

6.……一种不稳定的，无法控制过程。

费歇尔以他极其简练的语言叙述的关于性别选择无法控制的理论，现在已经兰迪和其他人给出数学化模型了。因此，它们现在也已经变成一个困难的课题了，幸而人们还有足够的篇幅，用非数学语言来解释和说明它们，以克服它们数学化后的繁难。但是，那样会需要大量的篇幅。所以，在《盲人钟表匠》一书中（第8章），我用整个一章的篇幅阐述它。这里就不再重复了。

7.……（扎哈维的）……令人恼火的相反的“累赘原理”。

在本书的第一版中，我曾经写道“当我第一次听说这一理论时，我就不相信这个理论，尽管我对于我的怀疑主义还不能绝对的自信。我高兴的是，当时我写了一个“尽管”，因为扎哈维的理论与我写那些话的时候相比，正在被视为更有道理的了。几个令人尊敬的理论家近来已经十分认真地开始讨论他的理论。我感到十分遗憾的是，这里包括了我的同事格拉芬，他的论述前面我们已经说过了，“有最苦恼的习惯总是不错的”。格拉芬已将扎哈维的理论翻译成数学语言模式，主张它是可以工作的。况且，它并不是一个毫无根据的幻想，扎哈维的神秘的滑稽的摹仿品，正如其它已经扮演过的那样，它是扎哈维理论观点的一个直接的数学翻译品。我将讨论格拉芬模式的原始 ESS 论文，尽管他正在努力工作以作出一个更好的基因遗传的论文，在那里有些模式将替代 ESS 模式。这并不意味着 ESS 模式是真正错误的。它是一个优秀的近似。的确，所有的 ESS 模式，包括本书的一些模式，都只是同样状况下的一些近似。

“累赘原理”对于所有的情况都是潜在的中肯的，在这种情况下，个体们试图鉴定出另一些个体们的品质，然而我们仅讨论雄性在雌性面前的炫耀行为。这样做是为了更加明晰起见，它体现了一些案例，在其中代词的性别主义还是真正有用处的。格拉芬指出，对于累赘原理至少有四个方面可以进行研究：它们可以被称之为鉴定品质的累赘、展示品质的累赘、附有条件的累赘和战略选择的累赘等。格拉芬的战略选择的累赘的阐释将有助于 ESS 分析。

格拉芬开始作出的假说有如下的四个方面：

一、雄性以真实的品格发生变化。品质不是一些含糊、势利的观念，它不是像在某个古老学堂或兄弟会里不加思考的傲慢（有一次，我接到了一封读者来信，信中断定说：我希望你不要认为这是一封骄傲自大的信件，但是我毕竟是一个蛮横的男人。对于格拉芬来说，品质意味着一个优秀的雄性和劣质的雄性有这样几个方面的意思，即如果与优秀的雄性交配时或避免与劣质的雄性交配时，雌性们可能获得遗传上的利

益和好处。它意味着繁殖产生的后代将存在像肌肉健壮有力，奔跑速度快，迅速发现食物的能力和建构良好住所的能力。我们还不能够彻底地讨论一个雄性动物决定性的繁殖方面的成就，因为这还将取决于一个雌性是否选择并愿意与它交配。在这一点上，我们可以用未经证明的假说来讨论整个问题，它们总是或多或少地能够推进进化理论模式的发展。

二、雌性并不能直接觉察雄性的品质，但是还得信赖雄性的炫耀。在这一阶段，我们暂时不去讨论这些炫耀是否是诚实的。我们可否从这些模式中得知诚实到底是个什么样的东西。在另一方面，我们可以了解模式的作用是否正确。比如，在现实生活中，一个男人会通过增加垫肩，把自己伪装成健壮、结实和强有力壮汉的样子。进化理论的模式没有告诉我们，类似这样的伪装的迹象是否会随着进化过程而逐渐固化下来，或者，自然选择是否会有利于强化像真诚、诚实和炫耀等诸如此类的标准。

三、事情并不像雌性看雄性那样的简单，雄性确实处于“知道”它们自己的品质的感觉之中，而且它们为了炫耀而采取了相应的策略，炫耀的规则要求有条件地依据它们的品质来进行。像往常一样，生物在这里的“知道”并不意味着真正的认知意义上的知道。

四、雌性与雄性同样地也有发展她们自己规则的自由。在她们那样的情况下，规则就是雌性要以雄性的炫耀力量的大小来选择雄性（请记住，女人或女人的基因中缺乏男人品质中特权的观念）。例如，一个女人可能采取这样的规则：“应该完全相信这个男人。”另一个女人也可能采取这样的规则：“一定不要把男人的炫耀放在心里。”还有的女人也可能会说：“我们应该推测一下，他们所说的话的反面意思是什么。”

因此，我们知道雄性变更它们的规则，是为了使它们的品质与它们所作的炫耀水平相一致；而雌性变更它们的规则则是为了使它们对配偶的选择与它们所做的炫耀水平相一致。在这两种情况下，规则都不停地变动，而且它们始终是处在基因的影响之下。截止目前，从我们的讨论中可以看到，雄性能够选择使它们的品质和它们的炫耀水平相适应的任何规则，在这一系列可能的雌性与雄性规则之外，我们所能找到的只是

一组逐渐进化的比较稳定的基因。这就有点像“忠诚的（追求雌性的和害羞/快速的）”模型，借此我们正在寻找一种逐渐进化的稳定的雌性规则和雄性的规则。这里，稳定是相互的稳定，每一个规则在它自己和别的规则面前都是稳定的。如果我们能发现这一组逐渐进化的稳定的规则，我们就可以通过检查它们而看出在一个通过这些规则进行活动的雌性和雄性所构成的社会中，人们的生活将呈现出什么样子，特别需要指出的是，它是否是一个扎哈维描述的障碍世界？

格拉芬自己制定了一个任务，就是去发现这样的一组规则。如果我来承担这项工作的话，我就可能通过一个快速的计算机模拟来探询这些问题。我将会在计算机内输入一系列关于雄性的软件，它们变更它们的规则是为了使它们的品质来适应它们的炫耀。而且，我也会将一系列的关于雌性的软件输入计算机，它们变更它们的规则是为了以雄性炫耀的水平为基础来选择雄性。然后，我将会让雄性与雌性在计算机模拟中相互碰撞。如果雌性选择配偶的标准一旦达到，它们就进行交配，这样就把雄性和雌性的规则传递给了它们的后代。当然，作为那些获得它们双亲基因品质的个体，可能会生存下来，也可能生存不下来。随着生物一代一代的延续，在人类中每个男人和每个女人的规则及其命运趋势，将呈现有规律的变化。而且，不时地我还会向计算机里望一望，看一看是否有一些稳定的种类在合成，在酝酿。

上述这种方法在理论上是可行的，但是在实践中却存在着许多困难。幸运的是，数学家通过建立一些能够解决困难的方程。通过这些方程的运算可与上述模拟得到同样的结果。这就是格拉芬所做的工作。我既不在这里重复他的工作的数学原理，也不很清楚他进一步的、更加详尽的假说。相反，我将直接获得的是结论。他的工作确实是在发现一组逐步进化的稳定的规则。

因此，这里是一个大问题，格拉芬的 ESS 建构了一个扎哈维认为的有障碍然而诚实的世界了吗？答案是肯定的。格拉芬发现的确存在一个逐渐进化的世界，这个世界合并了扎哈维的下列理论研究成果：

一、尽管可以有一个关于炫耀水平的自由的战略规则的选择，雄性

还是选择了一个正确的展示它们的真正品质的位置，即使是这个数据所显示出来的它们的真正品质是比较低的。换言之，在 ESS 中，雄性是诚实的。

二、尽管可以有一个对雄性的炫耀作出反映的自由战略的选择，雌性最终还是选择了相信雄性的决策。在 ESS 中，雌性是有理由相信雄性的。

三、生物的炫耀是需要付出代价的。换言之，如果我们在某种程度上忽视了人们在品质和吸引力等方面的努力，如果一个雄性不炫耀，它就会生活得更舒服（因为它可以节省更多的精力或者对残暴的食肉动物减少一些标新立异的危险。生物不仅炫耀要付出代价，而且选择一种既定的炫耀方式也要付出代价的。一种炫耀方式之所以能被准确地选择下来，是因为它实际上已包含着减少炫耀者成功的努力，而在其他方面，所有的炫耀方式都被人们视为同等的。

四、对于一个稍差一点的雄性来说，炫耀的代价就更大了。对于一个瘦弱的雄性来说，同样水平的炫耀所冒的风险，就要远远多于强壮的雄性。在需要付出代价的炫耀中，低品质的雄性比高品质的雄性产生了比较严重的危险。这些研究成果，特别是第 3 点，属于精力旺盛的扎哈维的理论。在似乎合理的条件下，格拉芬的那些关于逐渐进化稳定的理论看起来是非常令人信服的。但是，也包括那些影响过本书第一版和那些得出结论认为扎哈维理论在进化论中行不通的批评家的推理过程。在我们自己理解了早期批评家错误之处并感到满足之前，我们还不应该对格拉芬的结论感到高兴。它们假定的是是什么使他们得出不同的结论，部分答案可能是他们不容许假设动物选择从战略的角度产生。这些经常意味着他们正在用格拉芬作出的三种解释中的一种来解释扎哈维的说法，格拉芬的三种解释是素质障碍、显示障碍和条件障碍。结果是它们根本不能使这些障碍原则发挥作用，也就是说它们只能在特殊的、数字的抽象条件下起作用，对于他们来说，这些条件也没有包含全部的扎哈维的似是而非的感觉。进而，障碍原则的战略选择解释的一个本质特征是，在 ESS 中高素质个体和低素质个体都在实施相同的战略：“诚实地

炫耀。”早期提出这一模式的人推测认为高素质的雄性与低素质的雌性实施不同的战略，由此就形成了不同的炫耀方式。相反，格拉芬推测认为，在 ESS 中，在高低不同素质的信号者之间差别出现，是因为它们都实施了相同的战略，而它们炫耀的差别出现，是因为它们的素质方面的差别被信息过程的规则准确地反应出来的结果。

我们认为事实上信号可能是障碍。我们认为极端的障碍能够自然而然地逐渐展开，特别是作为两性选择的结果，尽管事实上它们是阻碍而不是别的什么。我们都不赞成扎哈维理论中关于信号可能是得到精确选择的支持的观点，因为对于信号者来说，选择是障碍。格拉芬清晰地剖析的正是这一点。

如果格拉芬是对的，而且我认为他是对的，那么他的观点对动物信号的整个研究来说，就是相当重要的一个成果。它甚至可能使我们对整个行为进化的观点来一个根本的转变，这将成为一件重要的大事。性的炫耀仅仅是炫耀的一种形式。如果扎哈维—格拉芬理论是正确的，那么它们就能使生物进化理论发生重要的转变，即它将转变生物学家在同性竞争对手之间的关系、双亲与后代的关系、不同种类敌对者之间的关系等等问题上的混乱。我发现这一前景是相当令人困扰和担忧的，因为它意味着从常识的理由出发，这个近乎疯狂的理论也很难再被人们拒绝考虑了。如果我们观察到一个动物在做一件非常愚蠢的事情，比如不是从一头狮子面前跑开而是倒立在它的面前，那么它这样做可能就是在向一个雌性炫耀，它甚至是在向这头狮子炫耀：“我是一个如此高素质的动物，你试图想抓住我，你就是在浪费时间。”

但是，不管我们认为一些事情是多么的疯狂，自然选择可能还有其他的奥秘。如果冒险所增加的炫耀力量比它带给炫耀者的危险更多的话，一个动物可能会在一群垂涎三尺的食肉动物面前作后空翻。这是动物作出炫耀力量的姿势中非常危险的行为。当然，自然选择不会容许无限的危险。在炫耀者变得十分有勇无谋时，它必然会受到惩罚。对于人类来说，冒险式行为或代价高昂的表演看起来可能是疯狂的，但是它的确不是我们的事情。自然选择本身是公正的。

第十章 欺软怕硬

1.……不生育的工蜂的进化实际看起来，只能发生在群居性的昆虫社会里。

这是我们大家公认的事实。这样说时，我们并没有把裸鼹鼠考虑在内。裸鼹鼠是一种生活在肯尼亚、索马里和埃塞俄比亚等广大干燥区域内的小啮齿类动物。它们属于无毛类、在地下生活接近于全盲的动物。它们是哺乳动物世界中真正的“群居性的昆虫”。在开普顿大学，贾万斯关于捕获型集群生物的前驱性研究已经得到了布莱特在肯尼亚实地观察的拓展。在美国，亚历山大和谢尔曼正在进行关于捕获型集群生物的进一步研究。这四位研究工作者已经许诺要合著一本书，我正在期待着这本书的早日诞生。同时，我的这些报导是建立在阅读了谢尔曼和布莱特几篇报告和听了他们的调查报告的基础上得出来的。我还得到了哺乳动物博物馆馆长伯特拉姆的特别容许，亲自到伦敦动物园观看了群居动物裸鼹鼠。

裸鼹鼠生活在地下洞穴内极其广大的网状系统中。群居性动物的典型数量一般是 70~80 只，但是它们却可以增加到几百只。一个群居体所占领的洞穴网点总长度可能有两三英里长，而且一个群居体每年可能挖出三到四吨的沙土。打洞是一项共同性活动：前面的工作者用它们的牙齿来挖土，并把土向后传输，再由后面的几只裸鼹鼠所组成的沸腾的但又有些混乱的传输带送到洞外。不时地，前面的工作者会得到后面裸鼹鼠的替换休息。

在几年的时间内，群居体中只有一个雌性来孕育后代。依照我的合理性观点来看，贾万斯使用了一个群居性昆虫的术语，称它是皇后。皇后只与两个或三个公裸鼹鼠交配。两性的其他所有个体都不参与繁殖，就像昆虫工作者一样。而且，像在许多群居性昆虫中的种类一样，如果皇后的位置发生了变化，一些原来不能生育的雌性开始加入到生殖行列

中，那么为了争夺皇后位置相互之间就会发生战争。

这里，我们把不生育的个体叫“工作者”，这也是不太公平的。两性之中都有工作者，就像在蚕中一样，但是它们不像蚂蚁、蜜蜂和黄蜂，在后者中都是雌性工作者。裸鼹鼠工作者的实际分工取决于它们的身体尺寸的大小。小一些的裸鼹鼠，贾万斯称它们是“经常工作者”，它们掘土、传土，喂养更小的裸鼹鼠，而假定自由的皇后集中精力生育后代。与其他裸鼹鼠等正常的啮齿动物相比，皇后裸鼹鼠具有较大一些的体积。这同群居性昆虫皇后是一致的。最大的不生育者除了吃喝拉撒睡之外，在其他方面看起来做都很少，而中等体积的不生育的裸鼹鼠的行为也表现出居中的方式：一些有像蜜蜂那样的连续地位，另一些有像蚂蚁群体中那样的不连续地位，但是前者居多。

开始，贾万斯把这些最大的不生育者叫做不劳动者。但是，难道它们真的不生育吗？从实验室和实地观察两个方面来看，有一些人认为它们是士兵，如果这个群居体遭到威胁时，它们将发挥防卫的作用。对于裸鼹鼠来说，蛇是主要的天敌，是食肉性的进攻者。也有一种像蜜罐蚁一样的昆虫，它们充当“食物桶”的角色。裸鼹鼠是同吃粪便型的动物，即它们以比较文明的方式相互吃另一个动物的粪便（这不是绝无仅有的，因为否则那将是违背自然法则的）。在食物丰富的时候，也许大的个体把它们的粪便贮藏在自己的身体里，这是很重要的，因为这样它们就可以在食物匮乏的时候，发挥一个应急食物储存站的作用。

对裸鼹鼠我感到最困惑的一个特征就是，虽然它们在那么多的方式上与群居性昆虫相似，但是它们看起来却没有像蚂蚁和蚕或者繁殖时长翅的昆虫幼仔那样有同等的地位。当然，它们也有繁殖的个体，但是这些个体并不是通过扩散或消失它们的基因到新的地方，去开始它们的生涯。据我们所知，裸鼹鼠的群居体只是通过扩大地下洞穴系统边缘范围来发展生长。很明显，它们并不轻易地作出相当于有翅类昆虫行为的扩散个体的举动。对于我的达尔文主义的直觉来说，这是那么的奇怪以至于它诱惑着我去深深地思考。我的预感是有一天我们将会发现迄今为止，由于某些原因，一个扩散的群体群落一直受到了人类的忽视。比如

说，它们可能有毛而不是裸体。裸鼹鼠并不像通常的哺乳动物那样来调节它们的体温，它们在这一点上更像“冷血”的爬行动物。也许它们能够群体地控制体温——在这一点上与蚕和蚂蚁相似。或者它们有可能在利用著名的、优秀的地窖效应来保持它们的体温的恒常？无论如何，我假设的扩散个体可能是传统的“温血”动物，这就与其他的地下工作者不同。人们是不是可以想象一下，一些现在已经知道的、有毛的、迄今为止被划为一个完全不同的其他种类的啮齿类动物，很可能被证明就是裸鼹鼠所丢失的一个种类呢？

毕竟，在这类事情上有一些先例。比如说蝗虫。蝗虫被人们划为蚱蜢类，而且通常情况下它们确实也过着一种独居的、秘密的和隐居的典型蚱蜢式的生活。但是，一旦某些特殊情况出现，它们就完全变了，而且变动得十分可怕。它们失去了它们的护甲而变成鲜明的条状，人们几乎可以把它们想象成警告作用。倘若如此，就不是无所谓的，因为它们的行为方式也发生了变化。它们放弃了它们的独居生活方式，带着威胁的结果而成群地生活在一起。从传奇中有记载以来的灾祸一直到今天，还没有哪一种动物能够像蝗虫那样可怕，成为人类财产的破坏者。它们数以百万计地成群出动，像一个铺成数十公里宽的联合收割机一样，有时每天行程数百公里。每天吞食 2 000 多吨谷物，留下一片饥饿的人群和惨不忍睹的灾难。现在，让我们看一下把它们同裸鼹鼠相比的可能性。一个独居的个体同它的群居体的化身之间的差别，同两个蚂蚁种类的差别是一样大的。进一步地说，就像我们前面说过假定裸鼹鼠的丢失的“种类”一样，直到 1921 年，蚱蜢和蝗虫，这些有着善恶区别的昆虫，还是被划为不同的种类。

但是，令人遗憾的是，它似乎还没有那样悲惨，就今天哺乳动物专家被误导而犯错误一样。应该说，有时偶尔地人们也能够在地面上看到一些固守常规的裸鼹鼠，而且它们的旅行范围比人们通常想象的还要远一些。在我彻底地放弃“转移繁殖”的假设之前，关于蝗虫的比附中暗示着另外一种可能性。也许裸鼹鼠确实产生了转移繁殖，但是也只能在一定条件下产生，这样的条件在最近几十年内还没有出现。在非洲和中

东，蝗虫灾祸还像过去有过的记录一样，仍然是一种威胁。一些蚱蜢种类的生物具有着转化为群居蝗虫的潜力。但是，很显然因为条件的不成熟，所以本世纪内蝗虫灾害还没有在北美范围发生过。（虽然，蝉是一种完全不同种类的害虫，它仍然在北美有规律地爆发。可是，在美国英语的方言中蝉还是被混称为蝗虫的。）尽管如此，如果今天真有一场蝗虫灾害在美洲发生，那也不是什么值得大惊小怪的事情：火山并没有熄灭，它只是处于休眠期。但是，如果我们没有来自世界各地的关于蝗虫灾害的历史记录和资料的话，那么发生这样的事情，就是十分令人惊讶的了，因为我们每一个人都只是把蝗虫简单地看成一种独居的、通常的和无害的蚱蜢。万一裸鼯鼠就像美洲的蚱蜢一样，准备好产生一批种类不同的、扩散能力极强的品种——当然这些是需要一定条件的，但是，如果这些条件在本世纪还不能被人们所认识——我们应该怎么办？19世纪，东非就可能经历过一场有毛鼯鼠像旅鼠一样在地面上迁移并蜂拥而至的大灾难。但是，没有任何记录保留下来，供人类进行研究。或许它们也有可能被保留在当地部落的传奇故事和长篇记叙当中了？

2.……一个雌性膜翅目昆虫，与其姐妹们的亲缘关系更紧密，与她的后代的关系却偏远一些。

一个膜翅目昆虫的特殊情况值得我们以伽莫林最近发表在《新科学家》杂志上的一篇关于裸鼯鼠的其他价值的论文为例。它被裸鼯鼠和蚕在某些方式上对汉密尔顿假说的阻碍作用所深深地吸引，这仅仅是因为裸鼯鼠和蚕们不是简单的双倍体！很难相信作者已经阅读了汉密尔顿的两篇经典的论文，因为简单的双倍体只占了50页论文的4页。她一定是根据第二手资料写成的，我希望不是《自私的基因》。

另一个典型的例子与我在本书第6章注释中所描述的兵蚜虫有关。正如那里解释的，因为蚜虫形成于两个完全相同的孪生子的无性繁殖，所以在它们中间利他的自我牺牲精神，就非常容易出现。早在1964年，汉密尔顿就注释了这一点，而且他在解释众所周知的令人困惑的事实，即无性繁殖的动物并没有显示出任何利他主义行为的特殊倾向时，造成了一些麻烦。后来，人们发现了兵蚜虫。然而，最初声称发现兵蚜虫的

论文，对于汉密尔顿理论构成了一个诘难。蚜虫不也是对简单的双倍体的一个绝妙的讽刺吗！

当我们把目光转向蚕——通常被人们认为是汉密尔顿理论的一个障碍——时，嘲讽仍然在继续。汉密尔顿自己也对此负有责任。因为早在1972年他就在一篇天才的论文中提出蚕为什么群居的理论，而且简单的双倍体假说可以被看成是一个聪明的比喻。这个关于循环的近亲繁殖理论，通常被认为是巴茨的贡献。在汉密尔顿最初发表这一理论之后，巴茨还对它进行了长达7年的深入研究。从本质上看，汉密尔顿忘记自己已经首先考虑过“巴茨理论”了，而且在他相信这一事实之前，我得把他自己的论文推到他的鼻子下。优先权的事情放在一旁不说，这个理论本身是那樣的有趣以至于我为没有在本书的第一版中讨论它而深感遗憾。现在我将添补这一遗漏。

我说过，这一理论是简单的双倍体假说的一个聪明的比喻。这里我要说的正是这一点。从社会进化的观点来看，简单的双倍体动物最本质的特征是，一个个体与它的姐妹比与它的后代在遗传上更近一些。这使它倾向于呆在父母巢穴旁抚养自己的姐妹，而不是离开巢穴去生养自己的后代。汉密尔顿思考出了为什么姐妹（兄弟）之间比父母与后代之间的遗传更近一些的理由，在蚕中也是如此。近亲繁殖为此提供了线索。当动物与它们的兄弟姐妹交配时，它们所产生的后代变得遗传上没有什么变化了。在实验室里，任何一个白鼠都在遗传上变得像两个完全相同的双胞胎一样，这是因为它们都生于兄弟与姐妹长期交配的过程中。它们的基因变成了高度的纯合体，用一个技术术语说，就是在它们的基因库里几乎没有一个位置的两个基因有什么不同，而且其所有个体的同一个位置的基因也都一致。除蚕而外，在大自然中我们很少能够看到这种长线的乱伦交配。

一个典型的蚕窝是由一对蚕王与蚕后所建立起来的，它们只是相互之间交配而不容许别的蚕加入，这样一直到其中的一只死去，蚕王或蚕后的位置才被它们的一个后代所取代，取代者就与它还活着的父亲或母亲进行乱伦交配。如果最初的两个夫妻都死了，它们的位置就会被一对

乱伦的兄妹所取代，等等。一个成熟的群居体可能不知已经换了几茬蚕王和蚕后了。而几年后，可能证明它们的子孙的确像近亲繁殖的一样，就像那只实验室里的白鼠。在一个蚕窝里，均衡一致的纯合体，均衡一致的联系概率而且还随着年复一年的时间流逝而缓慢上升，并且蚕王夫妇的繁殖也不断地被它们的后代或它们的兄妹所取代。但是，这只是汉密尔顿论证的第一步，天才的争论还在下面的内容中。

任何一个群居的昆虫体的最后的生产都是新的。长翅的成熟的繁殖者飞出它们父母的领地在一起交配，并去建立一个新的居所。只有在这时他们的交配才不属于乱伦。确实，看起来好像有一个特殊的同时发生的被自然界设计出来的惯例，就是使人们看到在同一区域内不同的蚕窝中，所有的长翅的繁殖者都是在同一天产生的，我们可以假定这是为了进行族外繁殖。所以，考虑一下来自居所 A 的一个年轻蚕王与来自居所 B 的一个年轻蚕后之间的交配所产生的遗传意义上的结果。它们本身都是高度近亲繁殖的，它们都同近亲繁殖的实验室里的老鼠一样。但是，因为它们都是乱伦交配繁殖的不同的独立程序的产物，所以它们在基因上彼此不同。它们就像属于不同实验室系列近亲繁殖的老鼠。当它们交配时，它们的后代就将是高度的杂合体，但也是无变化的。杂合体意味着在许多的遗传场所，两个基因之间都是相互区别的。无变化的杂合体意味着几乎每一个后代都是在严格的方式下形成的。它们在基因上几乎与它们的兄弟姐妹相同，但是同时它们又是高度的杂合体。

现在，让我们在时间上跨进一步。新的王后居住的群居体已经发展繁殖起来了。它已经变成了由数量庞大的、有着完全相同的杂合体的年轻的蚕组成的聚集体（或者叫做拥挤的群体）。试想一下，当创始的王后夫妇其中一个或两个都死去时，会发生什么事情呢？具有值得注意的后果的古老的乱伦交配循环于是又在这里重新开始了。我们是否去考虑兄妹交配、父女交配或是母子交配都没有关系，对于所有的这些情况的原则都是一样的，但是考虑一下兄妹交配是最简单的。如果兄妹两者是完全相同的杂合体的话，它们的后代就将是一个基因的重新组合而且是高度易变的杂合体。这是从孟德尔的生物遗传学说的基本理论中得出的

结论，大体上说，它不仅适合于蚕，而且适合于所有的动物和植物。如果你用无差别的杂合体个体使它们相互杂交，也可以使它们相互交配或与纯合体父母种族中的一个相交配，从遗传学的意义上说，所有的困难都将烟消云散。这个道理可以在任何一本遗传学教材中找到，所以我在这里就不用把它写出来了。从我们目前的观点看来，在蚕的群居体发展繁殖阶段的重要成果就是，一个个体在遗传上与它的兄弟姐妹的联系要比与它潜在的后代的联系紧密得多。而且，正像我们在简单的双倍体的膜翅目昆虫中看到的情形一样，这是对利他的不繁殖的劳动者阶层进化的可能先决条件。

但是，即使那些没有特殊理由和要求的个体与它们的兄弟姐妹的联系也比与它们的后代的联系近一些，经常也会有一些期望个体与它们的兄弟姐妹的联系比它们的后代的联系相同。实现这一点的一个惟一条件，就是在一定程度上的一夫一妻制。我们可以从汉密尔顿的观点中得出，令人惊奇的事情是以一定的方式不繁殖的劳动者会照看它们的幼小的兄弟姐妹，这样的种类是不多的。正如我们日益意识到的那样，得到广泛传播的是一种关于不繁殖的劳动者现象被淡化的说法。这种现象过去一直被认为它们是在巢穴里相互帮助的，现在看来并非如此。在许多鸟类和哺乳动物中，比较年轻的成年者，在它们搬出重新建立自己的家庭前，要同父母住在一起长达一二个季节，以帮助父母抚养更幼小的许多兄弟姐妹。做这样事情的基因的复制在它们兄弟姐妹的身体中传递。假设受益者是所有的（而不是部分）兄弟姐妹，投资在一个兄弟姐妹身上的每一个单位的食物会带来同样的投资上的回报，从遗传学意义上说，就像投资在一个孩子身上所产生的效果一样。但是，这仅仅是发生在所有的事情都是平等的情况下。如果我们想解释为什么动物常常在巢穴中相互帮助，这些事情只发生在一个种类而不是另一个种类上时，我们就必须正视不平等。

比如说，考虑一下把巢穴建立在中空树里的一种鸟类。这些树是珍贵的，因为只有很少的数量提供。如果你是一个父母健在的中青年的话，你可能拥有一个少数可以得到的中空树（到目前为止，你必须至少

拥有一个，否则你就不成为你了)。这样你就有可能生活在一个旺盛的已开始营运的中空树里，而且孵卵处新幼仔是你所有的兄弟姐妹，它们在遗传上同你的后代一样与你接近。如果你离开而且试着独处，那么你得到一个中空树的机会就少了许多。即使你能够成功，你所抚养的后代在遗传上与你的联系也不比许多同胞姐妹的联系更亲近。投资在你父母的中空树上的努力与投资在试图建立自己的中空树做巢穴的努力相比，要更有价值得多。于是，这些条件可能使你更乐意赞同兄弟姐妹之间的关爱——“还是在巢穴中互相帮助”吧。

尽管存在上述原因，在一定时期内，一些个体或者所有的个体还是都必须出去寻找新的中空树，抑或任何对于它们来说可以是作为替代之物的东西。用第7章中的“生育与关心”的术语的话说，总有人得进行一些生育，否则就没有幼仔可照顾了。在这里，我们还不能说“否则这个物种就会灭绝”。的确如此，在任何一个纯粹的关心基因占主体的群体中，对于生育基因总是有利的。在群居昆虫中，生育者的角色被皇后和雄性所占领它们也是能够走出巢穴到世界中寻找新的中空树的个体，这也就是为什么它们也能够长出翅膀的原因。要知道，即使蚂蚁群体中那些工蚁也是根本没有翅膀的。这些生殖者阶层整个一生是受到时间限制的。在巢穴中，鸟类或哺乳动物在这一问题上，采取了另一种方式。每一个个体都花费它们的一生中的大部分时间（通常是它最初成年的一个或两个季节）来作为“劳动者”，帮助抚养比它们幼小的兄弟姐妹，而在一生剩余的时间中则渴望成为一个“生殖者”。

我们前面所描述的裸鼯鼠的情况又是如何的呢？它们被证明是生存营运中心或“中空树”原则的完美模式。虽然，它们开始的生存营运并不是完全局限于“中空树”。关于它们的故事的关键，可能是供给它们的食物是在大树下的草原上呈条状分布的。它们主要吃地下植物的球根。这些球根能长得很大、很深。一个球根就能有1 000个鼯鼠的体重大，而且一旦发现这种球根，就够这个群体食用几个月甚至几年。但是，问题是要找到这样的一个植物的球根。为此，它们就要分散开，零星地分布在整个大草原上。对于鼯鼠而言，发现一个食物资源是很困难

的；但是一旦发现又是非常有价值的。布拉特计算过，如果一个单一的鼯鼠自己工作，它要走那么长的路线，掘地以寻求植物的球根的话，它就会将它的牙齿全部磨掉。

那么，由几十个相互合作的劳动者所挖掘的巨大的洞穴系统，就像我们所假设的“中空树”那样的生存营运中心，其仅仅比中空树大一些。假定你生活在有望兴旺的复杂的公共群体中，你离开并开始建立你自己家庭的诱因就会变得很低了。即使一些年轻的生长者实际上是你的具有一半血统的兄弟姐妹，这个颇有争论的营运中心，还是能够有足够的力量把年轻的成年者留在家里。

3. 他们发现一个相当令人信服的近似值，即雌雄比例为预言中的 3:1……

亚历山大和谢尔曼曾合写了一篇论文，激烈地批评了崔弗斯和海尔的方法和结论，他们同意在群居昆虫中，雌性偏高的性别比例是正常的，但是却怀疑有一个比较合适的 3:1 的比例的这一论断的真实性。他们喜欢对雌性偏高的性别比例进行一个可替换性的解释，这一解释同崔弗斯和海尔类似，最初是由汉密尔顿提出来的。我发现亚历山大和谢尔曼的推理过程是很有说服力的，但是承认崔弗斯和海尔的一些工作并不是都错而且有些还很漂亮，也是需要一定的勇气的。

格拉芬使用本书第一版上的膜翅目昆虫的性别比例的数据，向我指出了另一个更令人担忧的问题。在《延伸的表现型》一书（见该书第 75~76 页）中，我已经给予了解答。这里简要地介绍一下：

在任何可以想象的种族性别比例中，潜在的劳动者在抚养兄弟姐妹和抚养后代之间还是有区别的。假设种族性别比例雌性偏高的话，甚至于达到崔弗斯和海尔预言的 3:1 的程度。因为工作者与它的姐妹比它的兄弟或两性后代都有更接近的联系，在这一雌性性别比例偏高的情况下，很有可能看上去它更愿意抚养它的兄弟姐妹而胜于抚养自己的后代。在它选择它的兄弟姐妹时，难道它不是在得到最有价值的姐妹吗？另外还要

加上几个相应价值的兄弟。但是，这一推理忽视了处于那样一个作为稀有物种结果的群体中，雄性相比较而言的巨大的繁殖价值。潜在的工作者可能不与它们的每一个兄弟姐妹都有密切关系。但是，如果在作为一个整体的群体中雄性稀少的话，那么兄弟当中的每一个都相当愿意成为未来后代的祖先。

4. 如果一个种族达到了它的某种灭绝情形的 ESS 状态时，它们就只能灭绝，这也是无可奈何的事情。

已故卓越的哲学家迈克希尔 (J.L. Mackie) 曾将注意力集中到这样一个地方，即我的“欺骗”和“憎恨”的群体可能同时产生稳定这一有趣的结果。如果一个群体达到了一个促使它们灭绝的 ESS 状态时，那可能就是太糟了。迈克希尔补充指出，一些种类的 ESS 比另一种类的 ESS 更倾向于使一个种族灭绝。在这个特殊的例子里，欺骗和憎恨两者都是比较稳定的。一个种族可能稳定在欺骗的均势上，另一个可能稳定在憎恨的均势上。迈克希尔认为，那些稳定在欺骗均势上的种族将更容易随后走向灭绝。因此，有一种“介于 ESS 之间”的较高水平的赞成互惠的利他主义的选择，这将成为一个赞同种族选择的论据。它不同于大多数的种族选择理论，它是能够指引实际工作的理论。这些，我在论文“保卫自私的基因”中已经论述过了。

第十一章 拟子：一个新的复制器

1. 我会赌一项基本原理，……所有的生命都是通过复制体的不同繁衍而进化出来的。

我敢打赌，在宇宙的任何一个地方，所有的生物都将是通过达尔文的方式产生进化的，这一赌注现在已经在我的论文“宇宙的达尔文主义”和《盲人钟表匠》一书中加以阐述和进行了全面的证明了。我认为，对于老的达尔文主义来说，在大体上看，所有的选择并不能解释生

命组织的复杂性问题。关于这一问题的争论是很普通的，它不像我们所知道的那样，属于一个基本的关于生物的特殊事实。正因为如此，它常常被那些非常缺乏想象力的科学家批评，他们认为只有在一个热的试管里或者是一个冷的泥状盒子里的研究工作，才是进行科学发现的惟一方法。一个批评者抱怨我的论辩是很哲学味的，就好像是经过充分浓缩了的。事实上，不管是否是哲学的，他们并未在我所叙述的内容中找到任何缺陷，而且可以说像我的那些关于“原理”的争论，尽管它们远离现实世界的主题，但是它们比那些所谓建立在特别实际的调查基础上的争论更有力量。如果正确的话，我的推理就会告诉我们一些宇宙生物的重要情况。实验室研究和实地调查等研究只能告诉我们身边的生物和具有样品的有关生物的情况。

2. 拟子

“拟子”一词似乎正在让位给一个优秀拟子的概念。现在，它得到人们非常广泛的应用。从1988年始，它将正式进入《牛津英语词典》未来版本所要考虑的单词名单。这些使我更加焦虑地去重审它的含义。我对人类文化的设计是质朴的，它几乎可以考虑到未来的尽头。我真正渴望的是——不可否认这些渴望是相当强大的——完全导入另一个方向。我想阐明的是，对于那些弱小粗鄙的自我复制体来说，它们具有几乎无限的力量，它们一度出现在整个宇宙的各个地方。这是因为经过足够多的世代演化后，它们趋向于成为达尔文式选择的基础，累积地建成一个巨大的复杂系统。我相信，在既定的充足条件下生物复制器能够自动地结合起来衍生出系统或生存机器，这些系统或机器能够携带着这些复制器，它们认真工作以有利于未来的复制者。在《自私的基因》一书的前十章里，我专门地将注意力集中在一种复制器——基因上。在其后的一章讨论拟子时，我从大体上试图为复制器理论提供强有力的论证，而且特别要指出基因不是复制器这一种类的惟一成员。人类文明化的社会生活环境能否达到达尔文进化那样一种形式的东西，我不能确定。但是，对于我们关心的问题来说，在任何情况下，这个问题都是次要的。如果读者带着DNA并不是形成达尔文进化论基础的惟一实体的认识感情，合

上这本书的话，那么第 11 章就是成功的。我的目的只是减少基因的分量，而不是去刻画人类文化的最主要的理论。

3. 拟子应该被看成是具有生命结构的，这不仅仅是一种比喻，它是一种技术性上可操作的东西。

DNA 是一个类似硬件的自我复制的片段。每一段都有一个特殊的结构。DNA 的结构是各不相同的。如果大脑中拟子与基因相似的话，它们肯定会自我复制脑的结构，在一个又一个的大脑中构成它们自己的形式，也就是神经末梢结。我认为很难将这一认识理直气壮地说出来，因为我们对大脑的理解尚不如对基因了解得多。我们只是大致地知道大脑结构的一些情况。最近，我宽慰地接到了来自德国康兹坦斯大学迪列斯的一个非常有趣的论文。迪列斯并不像我那样为自己辩解，因为他是杰出的脑科学家，而我则不是一个脑科学家。为此，令我感到高兴的是，在理论联系实际的基础上，他非常勇敢地出版了一个类似拟子的神经硬件方面的详细图解。它使大家能更清楚地了解这一点。在他所做的其他的有趣的事情中，一个主要方面就是探索拟子同寄生虫的相似之处。他所做的研究工作要远比我所做的工作深入细致。更准确地说，带有邪恶属性的寄生虫是一个极端，带有善良属性的寄生虫是另一个极端。我特别喜欢这个研究的原因是，我自己的兴趣是了解在寄主行为上的寄生虫的基因的“延伸表现型的效应”（详见本书的第 13 章和《延伸的表现型》一书特别是第 12 章的有关内容）。附带地说一下，迪列斯强调了拟子和它们的（表现型）效应结构之间的明显区别，而且他反复地强调相互适应的拟子复合体的重要性，在这一复合体中拟子得到了选择是因为它们彼此的一致性。

4. 美好的往昔

无意之中，“美好的往昔”成了我所选择的一个明显的幸运的例子。这是因为它非常普遍地、错误地和变更地被演奏着。在今天，该首歌曲的最后的重叠句基本上总是被唱成“为了美好的往昔的缘故”。然而，作者伯恩斯写的意思实际上是“为了美好的往昔”。这样一个拟子效应立刻使我意识到并且怀疑，在达尔文进化理论中是否有人添加了“生存

价值”这一短语，就像人们在歌曲中添加了“缘故”一样。请记住，我们不是在寻找人们通过哼唱一首改变了形式的歌曲就有可能是生存质量更好的方式，我们是在寻找在拟子库里，通过改变拟子的自身就能够使生存更好的方式。每个人都是在童年时代就学会了唱这首歌的，不过他们不是通过读伯恩斯的的作品学会的，而是通过收听新年之夜节目演唱这首歌而学会的。我们可以假定，从前每个人唱的都是正确的歌词。那么，“为了……缘故”就必定是一个罕有的改变。我们的问题是，为什么使最初只是罕见的改变传播得那样隐蔽，以至于在拟子库里它竟然变成了正常的呢？

我认为，这个问题的答案不难寻找。字母“s”的发音是咝咝声，发出来是很难听的和愚笨的。教堂唱诗班被迫将“s”音唱得尽可能的轻柔，否则整个教堂将回荡着难听的咝咝之音。在巨大的教堂中的祭坛前，一个低声祈祷的牧师时常能够听到来自教堂正厅后面发出的零星分散的咝咝怪音。另一个则是在“sake”（缘故）中，“k”的发音几乎是十分响亮的。让我们设想一下，在19世纪人们还是在正确地唱“为了美好的往昔”，而在某一房间的某人脱口而出了一个错误的长句“为了美好往昔的缘故”。一个小孩，第一次听见这首歌，急于加入进去又不知道歌词。尽管几乎每个人都在唱“为了美好的往昔”，“s”的咝咝声和“k”的响亮声就强行进入了孩子的耳朵，而且当最后一个重叠段再唱一遍时，他也跟着唱“为了美好的往昔的缘故”。这种变异的拟子已经被载体所接受。如果那里还有其他的孩子们，或者大人们也不确知歌词的话，他们在下一次重唱这一段歌词时就会采取孩子发音的形式。当然，这不是他们喜欢这个发音，而是他们真正地不知道歌词而且非常想学会这首歌曲。即使是那些知道歌词的人，用他们最大嗓门的音量（像我时常唱歌时一样）愤恨地吼出“为了美好的往昔”。这个正确的句子恰巧没有引人瞩目的辅音，而且这种不发音的形式尽管非常静且是不同的唱法，但是却是非常不容易被人们听到。相似的情形是关于“不列颠统驭（britania rule）”的歌曲。在这首合唱歌曲的第二段，正确的唱法是“不列颠，统驭海洋”。它尽管不是很普遍地也是很经常地被唱成“不列颠，

统驭着海洋”。在这里，这个拟子的“S”的咝咝声，就是可能被加入进去的多余的元素。诗人汤普逊最初创作时词义是祈使句（不列颠，快走出统驭海洋），或者可能是虚拟语气（让不列颠，去统驭海洋吧）。但是，它非常容易被表面地或被肤浅地误解为陈述句（不列颠统治着海洋）。于是，这个变异的拟子，与它最初被取代的形式相比，就有了两个独特的生存价值：引人注目且容易理解。

一个假说的最后的验证应该是通过实验进行的。咝咝声的拟子以一种非常低的频率注入到拟子库是可能的，然后它就会注视着自己生存价值的传播。万一我们几个人准备唱“上帝拯救我们仁慈的女王吧！（God Saves Our Gracious Queen!）”时，我们可怎么办？

5. 如果有一个拟子是某种科学的概念的话，它的传播能力的多少将依赖于接受它的科学家的数量的多少，它的存在的价值可由此后几年它在科学期刊中的引证率来作出大概的估计。

对于接受一个科学的概念来说，如果吸引力成为普遍接受它的惟一标准的话，那么我将憎恨它。毕竟在实际工作中，一些科学观念是正确的，而另一些科学观念则是错误的。科学观念的正确与错误都能够接受实践的检验，它们的逻辑可以接受详细的分析。它们不同于流行音乐、宗教或者低劣的发式。然而，一些糟糕的科学观念能够传播得很广，至少能维持一段时间。相反，一些优秀的科学观念在得到广泛流传和激发科学想象之前，总要沉睡好几年。

在本书的一个重要概念的演变过程中，我们能够找到一个重要的例子，即汉密尔顿关于种族选择的理论。它先是沉睡接着又得到迅速的传播。我认为，通过计算杂志参考文献的方法来测量“拟子”的传播速度的观念，是一个比较恰当的例子。我在本书第一版注释中写到：“1964年汉密尔顿的两篇论文可以列入社会生态学所发表的最重要的有贡献的论文之列。我不明白它们为什么受到社会生态学家如此的忽视，汉密尔顿的名字并未被列入1970年出版的两本重要的社会生态学著作的索引中，就是证明。幸运的是，在学术界出现了对于他的思想感兴趣的日益复苏的最新的迹象。”我写下这一段注释的时间是1976年。让我们踏着

拟子复苏的行进方向，去探询后来 10 年的情形吧。

《科学引证索引》是一个相当奇妙的出版物，在这本刊物中，你可以查到确定年份内的任何已经出版的论文和看到上面列出的表格，以及此后出版物引证它的数量情况。人们将它设计成有助于追踪给定主题的文献作品。各国的大学职务任免委员会已经将它作为一个虽然粗略但是可以使用的标准方法，以分析和比较申请大学职务人选及其科学成就与水平。通过分析和计算汉密尔顿科学论文的引证率，从 1964 年开始逐年计算和分析，我们可以大致地追踪汉密尔顿的思想是怎样进步以至达到生物学家的地步的。从图 1 中可以看出，他最初的沉寂状态是非常明显的。后来，在 70 年代以来，好像有一个戏剧性的变化，人们对于近亲选择的兴趣突然好转。如果说情况好转起来有一个时间的转折点的话，那么看起来好像是在 1973 年到 1974 年之间。然后，这种上升逐渐稳步发展，在 1981 年达到了一个高峰。在那以后，引证率的年增长率就变得不规则了，它们波动在一个较高的水平上。

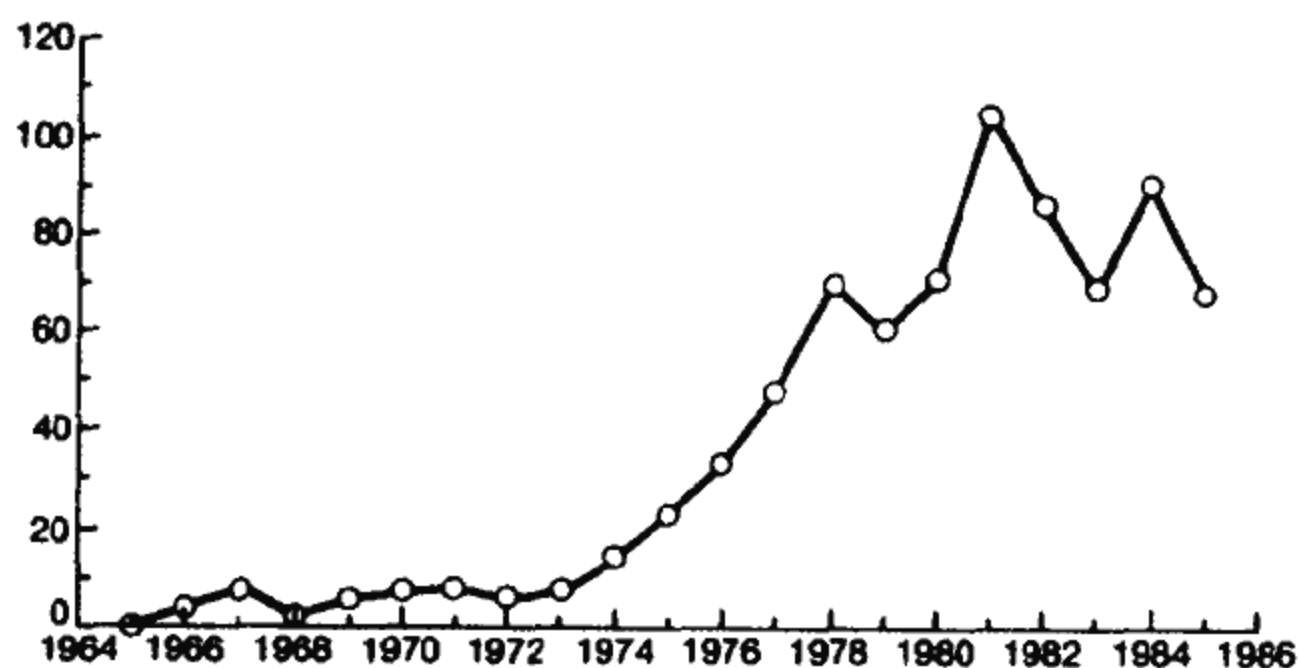


图 1 1964 年以来汉密尔顿在《科学引证索引》上的年引证率

在 1975 年到 1976 年之间，由于图书的出版发行，一个拟子的秘密已经成熟以至于对于选择的兴趣的高涨达到了高点。从图中可以看出 1974 年出现了转折，这些似乎拆穿了这一观念。相反，明显的迹象可

能被用来支持一个十分不同的假说，即我们正在研究的观念之一：“流行中”、“谁的时间来了”。从这一观念上看，那些在 70 年代中期出版的图书，是这一潮流效应出现的症候，而不是它的基本原因。

事实上，我们很可能正在处理的一个较长周期的，缓慢开始的以指数加速的潮流，这个潮流开始得更早一些。检验这种简单的、指数的假设的一种方法是在使用数学上的对数等级基础上编制引证量。任何一种增长率成比例的发展过程，其增长速率是在已知的一定比例中的，可称做指数增长。流行病的过程就是一个典型的指数增长过程。每一个人吸进其他几个人的病毒，每一个人又传播给同等数量的其他人病毒。因此，受害者不断地增长。当我们以对数刻度编制图表时，诊断的指数曲线就变成了直线。这样做不是必需的程序，但是通过编制这样的对数曲线表是十分方便的，也是人们惯用的。如果汉密尔顿“拟子”的传播真的像收集流行病的病情数据的话，积累下来的对数曲线上的点将是一条直线。不是这样吗？见如图 2。

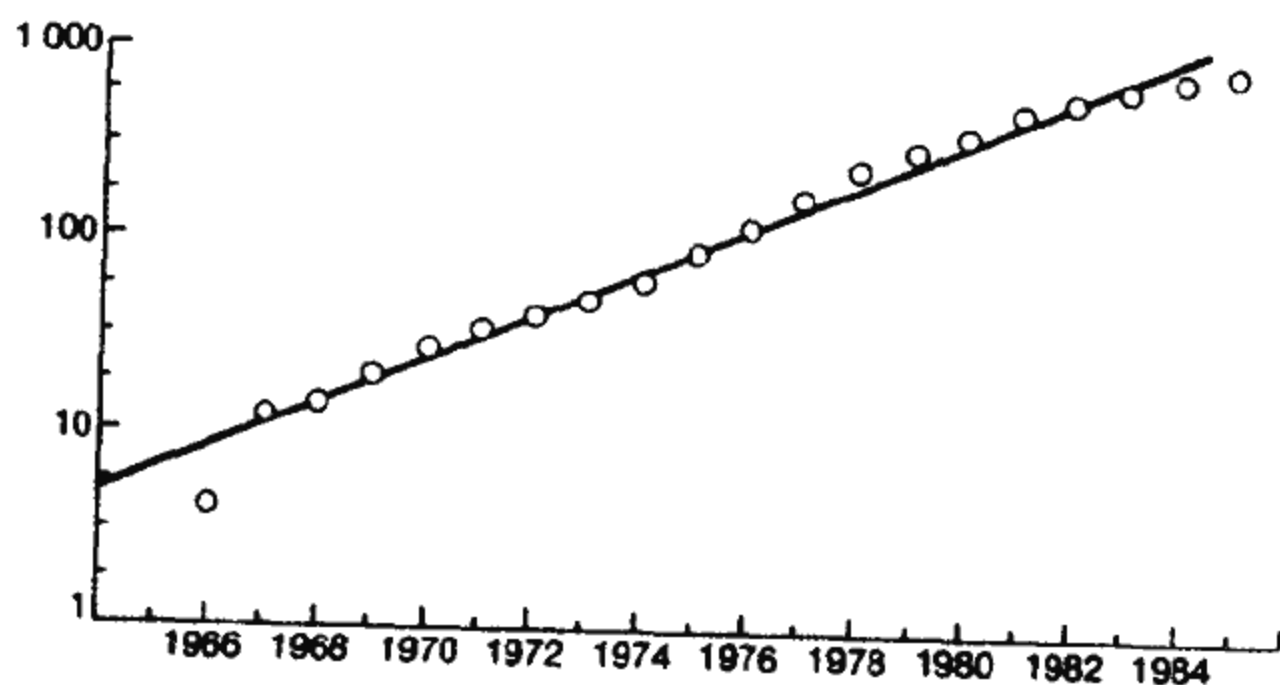


图 2 1964 年以来的汉密尔顿引证率对数曲线

从统计学上说，图 2 上的这一条特殊的直线是最适合这些点的。1966、1967 年之间直线的明显陡增是可以忽略的，这是因为对数编制的趋向具有被夸大的特点，形成规模数量小的时候具有不可靠的影响作

用。此后，曲线图是可以利用的，趋向于单一的直线。虽然也有一些小的上下波动。如果我的指数解释被人所接受的话，我们所要处理的又是一种类似利息的缓慢增长的情况时，那么从 1967 年到 1980 年的后期的情况是基本正确的。个人的图书和论文的增长情况也应当被看做是症状蔓延或一个长期趋势变化的原因。

顺便说一声，无论如何不要认为，在不可逆转的状况下，这种增长类型是有点浅薄和琐碎的。当然，即使每年的引证率并未波动，任何一个积累曲线也将增长，但是在对数刻度上描述时，它将以稳步的缓慢的速率增长，它的变化将被缩小许多。在图 3 上部的深色黑线表明，如果每年有一个持续的引证率（约等于实际平均汉密尔顿引证率，即每年大约 37）时，我们应当得到理论上的曲线。这条变化减缓的曲线可以直接与图 2 观察到的表明指数增长的直线相比较。我们确实有许多在增长之

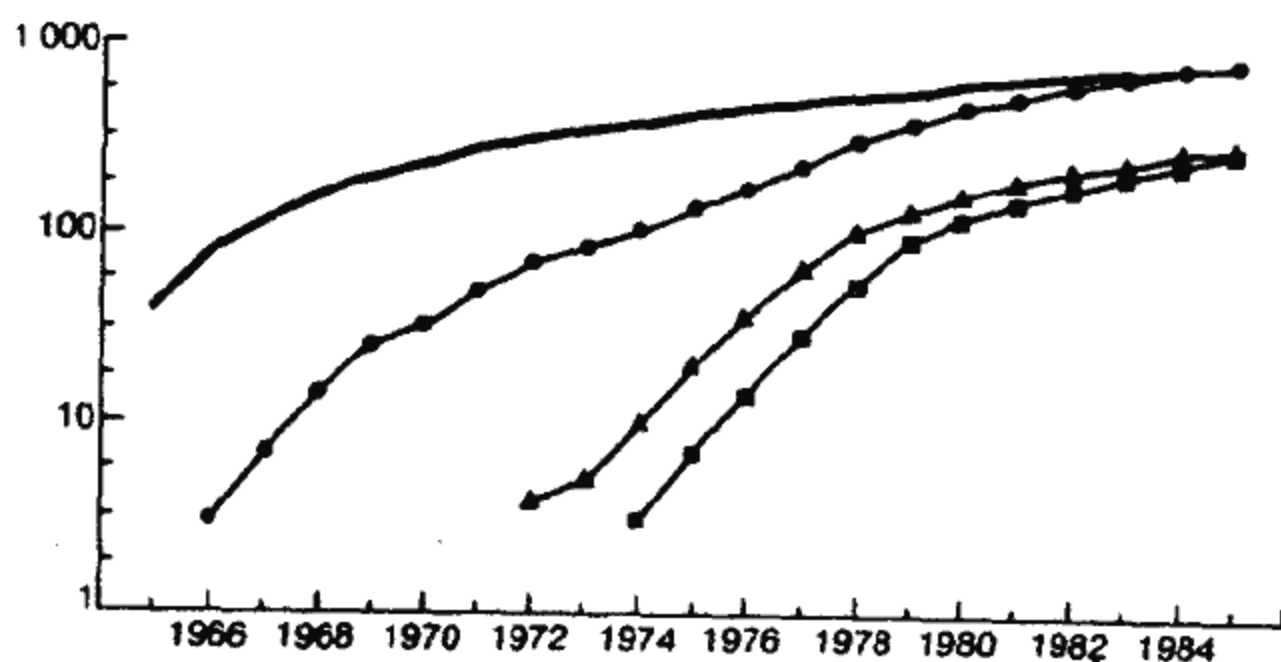


图 3 汉密尔顿著作引证的理论曲线与
三种其他著作引证的对数曲线比较

上的增长，又不是稳步增长的引证的实例。

如果并非是不可避免的情况，必须试图思考，至少很一般地期望指数增长。这是整个科学论文的出版，和之后的引证其他论文的机会，它自己是呈指数增长形式的。很可能科学共同体的数量和规模成指数增

长。为了说明这个问题，有一些关于汉密尔顿拟子的特殊的東西，最容易的办法是为其他一些论文编制一个同种类型的曲线。图3也表明了三部其他著作的对数积累引证频率（这三部著作也是在第一版时就有极高的影响）。它们是威廉姆斯的1966年《适应和自然选择》；崔弗斯1971年的《关于相互的利他主义》论文集；史密斯和普莱斯1973年介绍ESS思想的论文集。所有这三部著作清楚地显示了不是在所有的时间跨度上都呈指数增长的曲线。但是，对于这些著作，年度引证率也各不相同。除了各自的范围，它们恰好是指数的。例如，威廉姆斯的曲线从大约1970年以后，在对数刻度上是近似于直线，说明它进入了爆炸性的影响阶段。

我并不重视汉密尔顿拟子传播方面的特殊书籍的影响。然而，有一个对于小规模拟子显著的建议性分析的后记。汉密尔顿1964年两篇论文的正确名称是“社会行为的遗传理论”。70年代中后期，草率出版的《社会生物学》和《自私的基因》也在其中，错误地认为它是“社会行为的遗传理论”。希哥尔和哈威依是最早寻找这种突变种拟子的人，他们认为它是纯粹的标志，就像放射性标签一样。因为追踪科学的影响，他们追溯到了威尔逊富有影响力的书籍，1975年在已出版的《社会生物学》里，发现了这种提法的一些直接证据。由于我很敬慕威尔逊的《力量之旅》一书，我希望人们能够更多地阅读这本书，少读一些有关这本书的评论——由于这本书影响我的完全错误的建议，使我愤怒不已。然而，既然我的书也包含突变种引证——“放射性标签”。它开始注意到了警告性，尽管至少一个拟子已经从威尔逊传播到我了！这些没有什么可奇怪的。自从社会生物学发展传播到英国，那时我刚刚完成《自私的基因》，正在整理我的参考书目。关于威尔逊的大量书目无疑是一个大宝库，它可以节约在图书馆检索阅读的时间。当时，我转忧为喜，因为当时我偶然碰到一个老式蜡纸印刷的书目单，这是1970年我在牛津大学上课时发给学生的。可以引以为自豪的是，这里有“社会行为的遗传理论”，这比威尔逊的书的出版整整早了5年。威尔逊不可能看到我1970年的书单。毫无疑问，威尔逊和我各自独立地提出了同样的变

异拟子！

这种巧合是如何发生的？正像对于“美好的往昔”来说，不难找到一个模糊的解释。费歇尔有一部非常著名的书叫做《自然选择的基因理论》。这本如此家喻户晓的图书的名字使这个称谓在全世界进化论学家面前无人不知。听到前两个单词没有理由不主动加上第三个。我猜测无论是我还是威尔逊皆是如此。既然没有人否认受过费歇尔的影响，这倒是一个皆大欢喜的结论。

6. 在拟子的生活里，电脑就是人类的大脑

我们可以明确地预言，人类制造的电子计算机必将在信息的自我复制模式——拟子中也担任重要的主角。借助于错综复杂的信息网络，计算机之间愈来愈紧密地联系在一起。许多联网的计算机用电子邮件交换信息，其他人则通过软盘共享信息。这些技术使程序的自我复制得天独厚。当撰写本书第一版时，我曾天真地想象借助于在合法软件的拷贝中自然出现的误码也许会使人们不愿见到的计算机的“拟子”产生和繁荣，当时我对这件事还吃不太准。唉！那是一段多么天真和纯净的日子呀。可是现在，一些恶毒的计算机程序员蓄意制造的“病毒”和“细菌”，已成为全世界计算机用户司空见惯的危险东西。据我所知，我的计算机硬盘仅去年就感染了两种不同的病毒。像这种情况，对于大量使用计算机的人来说是非常平常的事情。我不愿意提起这些病毒的名字，以不让那些作恶者得到齷齪卑鄙的满足。说他们“齷齪”是因为他们的行为和微生物实验室的技术人员故意感染饮用水和种子，以使人得病并幸灾乐祸一样，在道义上它们是等同的。说他们卑鄙，是因为他们精神上的渺小。制造计算机病毒并不能说明一个人聪明，这种事情，当今世界，任何一个不太胜任的程序员都可以随手拈来。我便是其中之一。我无意于解释计算机病毒是怎样工作的，这太显而易见了。更困难的是人们懂得怎样和它们斗争。不幸的是，一些资深专家不得不浪费他们宝贵的时间去编写病毒监视程序，病毒免疫程序等等（类似于接种疫苗）。危险的是，这些将引发一场“军备竞赛”，防毒技术前进了，制毒技术也在发展。迄今为止，绝大多数的杀毒程序都是由利他主义者研究编写

的，也是免费提供的。然而，我预言一个全新的职业将会迅速地成长——就像一些其他职业分离出有利可图的行当——我指的是“软件医生”，他们随身携带着诊断和治疗软盘，但是，真正的医生解决自然问题而不是由人的恶念蓄意制造的病毒。另一方面，软件医生就像律师一样解决人造的、原来不存在的问题。我提醒那些黑客，你们真的想为一个新的利润丰厚的行业铺平道路吗？如果不是，不要再玩这种愚蠢的拟子游戏了，把你们的适当的编程潜力用到更好的地方。

7. 盲目的忠诚能够为任何事情辩护

我曾经收到忠实的宗教信徒雪片般的来信，他们对我的批评提出了抗议。宗教信仰是一架如此具有力量的清脑机器，特别是对于从儿童时代开始信仰者更是如此。因此，一般情况下很难打破它的控制。但是，这以后，宗教信仰是什么呢？它是一种使人们相信某种事务的精神状态，——不管相信的是什么——总体上看，这种信仰缺乏相应支持的证据。如果具有有利的证据，那么，信仰就是多余的了。因为，证据会强迫我们相信它。正是如此，才使得学舌这所谓的“进化本身是一个信仰问题”看起来如此愚蠢。人们相信自然界是进化的，并不是因为他们任意武断地相信什么，而是因为自然界有大量的证据的存在。

我说过，“不管三七二十一”的愚忠式的信仰，会使人们很傻地又很武断地面对事物，就如同在亚当斯可爱的著作中的“电子和尚”。他决心建造一个你相信的世界，并且成功地做到了这一点。当某一天我们碰到他时，纵使所有的证据都反对他，他也坚定不移地认为世上的每一件事情都是完美无缺的。我不想去争论某个人所信仰的事物是否是愚蠢的。他们可以信，也可以不信。问题是人们没有什么办法决定谁对谁错，没有办法让人判定应该喜欢哪一个。因为毫无疑问，没有任何证据何以成为信仰的根据。实际上，真正的信仰不需要什么证据，这是信仰最大的优点。关于这一点，可以引证托马斯的故事，托马斯是基督十二门徒中惟一值得敬重的人。

信仰移动不了大山（尽管每一世代的孩子们都被告知了相反的结论，并且他们也深信不疑），然而，信仰能够驱使人们去做危险的蠢事，

在我看来，信仰是一种精神上的疾病。它能够导致人们对无论怎样离奇的情况都相信，在极限的情况下不论是杀人还是去死，都不需要任何什么辩解地一无反顾。以至于汉森曾经提出了“类拟子”的概念，来说明这些信徒们在某种程度上被“拟子”所控制的状况，从而“使他们的生存变得不合理……”。你可以在晚间新闻节目中看到许多这样的、来自于贝尔法斯特和贝鲁特的人们”。信仰是一种强大的力量，它使人们无视于怜悯、宽容和人类正当的感情。如果他们真诚地相信殉道会直入天堂，他们就会无所畏惧——多么可怕的武器。在战争技术史上，宗教信仰是重要的一项，堪和长弓、战马、坦克、氢弹相提并论。

8. 地球上的人类是独一无二的，能够反抗自私复制者的统治。

我的乐观结论与看法在批评家当中引起了怀疑，他们觉得这和书中其他部分自相矛盾。有时，这种批评来自教条的社会生物学家，他们坚持遗传影响一切的观点。有时，批评来自自相矛盾的反对阵营以及激进的高级教士。他们坚持鬼神偶像！罗赛等人在《不在我们的基因中》一书设想，有一个叫“还原主义”的神秘妖怪；而且所有最佳的“还原论者”还被设想为“决定论者”，而我认为叫做“遗传决定论者”更合适一些。

大脑，对于还原论者，是确定的生物学对象，它的特性是产生我们能够观察到的行为……，从这些行为中我们推断出思想和意识的状态。这样的状况是而且必须是符合威尔逊和道金斯提出的社会生物学家法则的。可是，采纳这一观点，将使他们的观点陷入进退两难的境地。第一个争论是人类行为固有的特征，一个单身的男子，他们明显地发现自己没有吸引力（怨恨、教训深刻等）后，就会变得与自由伦理性关系、责任、罪恶行为相联系。如果真是这样，像其他行为一样，也是受生物属性决定的。为了避免这类问题，威尔逊和道金斯提出了自由意志问题。如果我们希望的话，自由意志能使我们对抗我们身体里的基因。这是一个彻头彻尾的对笛卡尔思想的回归，一个二元论者在紧要关头突然出现就会扭转局面。

我认为，罗赛和他的同事们是在谴责我们的言行不一。我们即是基

因决定论者，又相信自由意志；我们不能二者兼而有之。但是，在这里，我要为威尔逊教授同时也为我自己辩解一句话——仅仅是在罗赛和他的同事们的眼睛里，我们才是“遗传决定论者”。他们所没有懂得是，当然，虽然这是难以置信的，很有可能，基因对人类行为有着统计学意义上的影响，同时，这些影响也可以被矫正、被隐藏或者被其它影响所改变。在人类通过自然选择进化的行为模式中，基因对此产生了显著的影响。可以推测地是，罗赛和他的同事们会同意，人类的性欲是通过自然选择而进化的，同理，任何生物的进化都是通过自然选择而实现的。因此，他们必须承认，存在着能够影响人类性欲的基因。在某种意义上可以说，基因能够影响任何事物。然而，当社会需要它们这样做的时候，他们在控制性欲方面大概没有什么麻烦。关于这个问题的二元论意味着什么？很明显，什么也不是。我认为，提倡反对“自私复制器的专制”不再是什么二元论者。我们，包括我们的大脑，被分离成和独立于我们之外的基因，都具有反对他们的能力。众所周知，当人们每一次使用避孕方法时，我们都是在小规模的使用。没有什么理由表明，我们为什么不能在更大的规模上进行反抗。