



**ПЕРСПЕКТИВЫ
ГУМАНИЗМА**

ОБЩЕБИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ АЛЬТРУИЗМА

© 2015

В.В. Ростовцева



**Ростовцева
Виктория
Викторовна** —
аспирант сектора
кросс-культурной
психологии и этоло-
гии человека Ин-
ститута этнологии и
антропологии РАН.
В журнале “Чело-
век” публикуется
впервые. E-mail:
udagan@inbox.ru

Термин “альтруизм” был впервые использован французским философом О. Контом как понятие, противоположное эгоизму. Многочисленные толковые словари и энциклопедии трактуют его как “нравственный”, “моральный”, “этический” принцип, отвергающий себялюбие в пользу интересов другого человека. Это понятие в основном рассматривается как качество, присущее именно человеку, некий моральный конструкт, поддерживаемый также многими религиями. Широкое употребление термин приобрел в философском дискурсе, в рамках которого рассматривается в качестве особого человеческого духовного принципа.

Альтруизм в общебиологическом понимании — как поведение, в результате которого любое живое существо жертвует своими интересами в пользу другого, — очень долгое время практически не рассматривался. Идеи биологического альтруизма встречаются у Г. Спенсера, П. Кропоткина (конец XIX — начало XX века). Однако только во второй половине XX столетия этой теме стали уделять должное внимание.

Важную роль в “антропоцентристском” подходе к пониманию альтруизма сыграло не только желание человека выделить себя на фоне остальной живой природы, но и теория эволюции Ч. Дарвина, подкрепляемая многочисленными наблюдениями натуралистов. Теория Дарвина выводит на роль основного двигателя биологической эволюции индивидуальную приспособленность и конкурентную борьбу. Действительно, для того чтобы выжить и оставить потомство, биологическому индивиду необходимо заботиться о своих интересах, а не о чьих-то чужих — иначе присутствие его линии в этом мире очень быстро сойдет на нет.

Огромный массив биологических данных о поведении животных, актуальный и по сей день, указывает на повсеместное проявление эгоизма в популяциях живых существ. Об этом

свидетельствуют агрессивное поведение, борьба за доступ к половым партнерам и пищевым и территориальным ресурсам, жесткая иерархия в сообществах, где сильнейший имеет все привилегии.

В природе примеры эгоистичного и жестокого поведения встречаются сплошь и рядом, составляя подчас основу устойчивости сообществ. Так называемые “территориальные”, одиночные животные, охраняя свою территорию, вступают в схватки с другими представителями своего вида, которые могут привести к серьезным последствиям. Примерами таких животных являются большинство представителей семейства кошачьих, а также медведи, некоторые виды грызунов и даже приматов. В группах социальных животных выстраивается строгая иерархия, которая возникает и поддерживается за счет различных демонстраций доминирования и подчинения. Эти проявления также свидетельствуют о защите собственных эгоистичных интересов и нередко сопровождаются большой жестокостью [3, 4]. Широко известна повсеместно распространенная внутривидовая борьба за доступ к половым партнерам, которая зачастую заканчивается тяжелыми физическими увечьями. Такая конкуренция также очевидно эгоистична, и она при этом является важной составляющей полового отбора [1, 2]. На межвидовом уровне эгоизм проявляет себя в борьбе за пищевые ресурсы, когда благодаря превосходству в силе одни существа вытесняют других, нередко подвергая их риску погибнуть от голодной смерти [7].

История человечества также открывает перед нами широкие горизонты вражды и кровопролитных войн. Некоторые философы даже обвиняют человека в чрезмерной жестокости, значительно превосходящей животную. Эгоизм человека становится очевидным — стоит лишь взглянуть вокруг!

Однако всегда бросалась в глаза и другая сторона человеческой природы — милосердие, взаимопомощь. Вряд ли кто станет спорить с тем, что люди часто помогают друг другу, не будучи при этом даже знакомыми, не говоря уж о том, что человек склонен помогать и другим живым существам. Так неужели чистый альтруизм, как самоотверженность, желание помочь другому — это действительно новое, особое качество, ставящее человека на новую ступень эволюции?

В отечественной науке одним из пионеров изучения альтруизма как биологического явления был В.П. Эфроимсон, который довольно подробно освещал проблему генетической и эволюционной составляющей этого феномена в своих работах [6, 7]. Многие его идеи, такие как теоретическое обоснование наследственных механизмов этики человека, доброжелательных эмоций по отношению к другим, уважения к старости в традиционных культурах и другие, предвосхитили развитие современной мысли в этом направлении и остаются актуальными до сих пор.



Чтобы приблизиться к пониманию того, каков на самом деле лик альтруизма в нашем мире, обратимся к фактическим данным и их научному анализу.

Альтруизм в животном мире

Все взаимодействия между двумя биологическими индивидуумами (действующим лицом и воспринимающим реципиентом) по критерию извлекаемой из взаимодействия пользы можно разделить на четыре типа:

- взаимовыгодные отношения (оба участника получают пользу от такого взаимодействия);
- эгоистичное поведение (польза достается только действующему лицу);
- альтруизм (тут действующее лицо жертвует своими интересами в пользу реципиента);
- вражда (имеет отрицательный эффект для обоих участников) [43].

Эта типология универсальна и может распространяться на любые живые организмы от одноклеточных до человека.

Для начала определим понятие альтруизма в самом общем виде — как помощь любому другому организму, в результате которой действующее лицо рискует собственной выгодой или даже жизнью. Рассмотрим, где и при каких обстоятельствах такое поведение встречается у разных представителей животного мира.

Случаи альтруистичного поведения среди одиночных хищников практически не рассматриваются в научной литературе, ввиду того, что среди этих животных такое поведение не распространено. Одиночные хищники обитают отдельными особями и вступают в контакты с другими представителями своего вида только для защиты территории или кратковременных связей самца с самкой в брачный период. Единственный вид “альтруистичного” поведения, который может быть связан с риском для собственной индивидуальной выгоды у таких животных — *защита самками своего молодого потомства*, в том числе от представителей своего вида [46, 47]¹.

Схожая ситуация складывается и у одиночно гнездящихся птиц, ведущих парный образ жизни, включая крупных хищников.

Животные, живущие небольшими семейными группами, такие как волки, львы, некоторые представители грызунов, а также низших приматов, помимо материнской защиты молодого потомства проявляют другие признаки альтруистичного поведения. Так, например, львы делятся своей добычей с родственными членами своего прайда [39]. Волчьи семьи могут объединяться в более крупные стаи, члены которых проявляют высокие кооперативные способности при охоте.

Классическое проявление альтруизма в животном сообществе — это так называемые *сигналы опасности*, издаваемые при

¹ Защита самками своего потомства вообще широко распространена в животном мире, причем не только среди млекопитающих, но также птиц и многих других животных. Это связано с особенностями полового размножения видов с небольшим числом потомков и рассматривается в рамках теории половых стратегий, родственного отбора и популяционной генетики. Как правило, материнское поведение не рассматривается как альтруизм, так как оно способствует увеличению репродуктивного успеха самой особи, что также определяет ее собственную приспособленность.

виде приближающегося хищника. Такие сигналы, как правило, свойственны видам, семейные группы которых собираются в более крупные сообщества, стаи или колонии [40]. Примерами здесь могут служить многие виды птиц [12, 24], представители семейства мангустовых — сурикаты [5], а также многие виды отряда приматов, например верветки (*Cercopithecus aethiops*) [36]. Сигналы опасности рассматриваются как проявления альтруизма, так как животное, издающее подобный сигнал, автоматически обнаруживает свое местонахождение, тем самым рискуя привлечь внимание хищника непосредственно к себе. Однако это позволяет всем остальным членам группы принять необходимые меры по своей защите.

Интересные сведения на тему альтруистического поведения некоторых видов животных были получены в рамках лабораторных исследований в области экспериментальной психологии. Белые крысы (альбиносы) оказывали в этих экспериментах бескорыстную, а иногда и альтруистичную помощь представителям своего вида, наблюдая их страдания [31]. Один из недавних экспериментов с лабораторными крысами показал, что они помогают освободиться из клетки другим крысам, даже если при этом им приходится делить с освобожденными лакомство [9]. В этих экспериментах альтруизм рассмотрен как проявление эмпатии (сострадания), в результате чего животное старается помочь страдающему сородичу. В поддержку наличия чувства сострадания у животных говорят и другие эксперименты, исследующие “эмоциональную” реакцию на боль, причиняемую другому в присутствии испытуемого животного. Такие исследования проводились на крысах [13], голубях [42], а также мышах [22], и все они показывают стойкую физиологическую реакцию этих животных на боль, причиняемую другим представителям их вида. Вообще говоря, эмпатия может рассматриваться шире, чем сострадание, а именно — как сопереживание, сочувствие, а также ассоциирование себя с воспринимаемым субъектом, что может выражаться не только в реакции на чужую боль и страдания, но и в сопереживании других эмоциональных состояний. Исследования на капуцинах (*Cebus apella*) показали, что в экспериментальной ситуации эти обезьяны выбирали тип поведения, который приводил к награде не только их самих, но и партнера. Такой выбор проявлялся тем сильнее, чем более родственными были партнеры между собой, но сходил на нет, если награда была неодинакова, либо нарушался зрительный контакт между ними [15]. Множество подобных экспериментов проводилось и на шимпанзе, подтверждая их способность к пониманию нужд и желаний других членов группы² [37]. Таким образом, сострадание, которое всегда было принято считать одной из уникальных черт человеческой личности, может быть рассмотрено как возможный нейробиологический механизм альтруистического, социального поведения и у других живых существ.

² Однако у шимпанзе склонность заботиться о других проявляется только в ситуациях, не связанных с пищевым вознаграждением. К пище как к особо ограниченному ресурсу они относятся очень эгоистично. Это подтверждается большим количеством экспериментов и наблюдений [37].



Наблюдения за различными группами приматов показывают наличие среди них большого количества случаев альтруистичного поведения. Мармозетки семейства игрунковых (*Callithrix jacchus*) могут делиться добытой пищей с другими членами группы вне зависимости от взаимности и родственных отношений.

Раньше такое поведение считалось свойственным только человеку [11]. Самки шимпанзе проявляют альтруистичное поведение, защищая своих родственниц от агрессивных нападков самцов, рискуя при этом быть сильно пораненными. Стоит ли упоминать заботу о больных и раненых среди шимпанзе, спонтанную взаимопомощь и скоординированные кооперативные действия [16]?

Все вышеперечисленные примеры рассматривают альтруизм среди представителей классов млекопитающих и птиц, однако данное явление не ограничено этими таксонами.

Совершенно иную степень приобретают проявления альтруизма среди некоторых представителей беспозвоночных, а именно — общественных насекомых, таких как термиты, муравьи, пчелы, осы и некоторые другие. У них устройство сообществ носит название “эусоциальность” (то есть истинная социальность). В сообществах общественных насекомых имеется репродуктивная дифференциация (разделение репродуктивной функции среди членов) — одни особи размножаются, другие бесплодны и выкармливают потомство немногочисленных плодовых самок [4]. Таким образом, здесь мы видим альтруизм, закрепленный на физиологическом уровне у части организмов, которые жертвуют передачей своих генов следующим поколениям. Однако не стоит забывать, что рабочие особи в сообществах эусоциальных насекомых ценой своего индивидуального размножения все же помогают выращивать потомство своих собственных матерей (немногочисленных плодовых самок “цариц”), то есть степень генетического родства в таких сообществах очень велика, по сути, они представляют собой семью близких родственников³.

Интересен с точки зрения альтруизма вид амёб (*Dictyostelium discoideum*), которые проводят часть жизни как отдельные гаплоидные клетки, размножающиеся делением, но при определенных условиях голодания могут объединяться в многоклеточные слизни, в которых передний слой клеток дифференцируется в *нежизнеспособные* клетки, формирующие стебель слизня [38].

Список примеров проявления альтруистичного поведения среди животных можно было бы продолжить, однако перечисленного достаточно, чтобы сделать некоторые выводы:

- Проявление альтруизма не связано с какими-то определенными таксонами — он встречается среди разных групп организмов, как высокоорганизованных, так и одноклеточных, хоть и поддерживается в них разными механизмами;

- Альтруизм имеет связь с проявлениями социальности и, как можно судить по описанным наблюдениям, наименее выражен у одиночных организмов, а наиболее (вплоть до полного самопожертвования) — у эусоциальных видов;

³ Эусоциальность долгое время считалась свойственной только определенным видам общественных насекомых, но сейчас известен вид африканских грызунов — “голые землекопы”, которые также имеют такую организацию сообществ [4].

- Альтруизм по отношению к близким родственникам может встречаться даже там, где другие формы альтруизма не наблюдаются. Родственный альтруизм и кооперация сильно выражены в животном мире, и человек тут не исключение — даже на бытовом уровне известно, что родственники с большей вероятностью будут помогать друг другу, нежели незнакомцы.

Групповой отбор

Там, где есть групповое сосуществование и социальность, с большой вероятностью будут встречаться и проявления альтруистичного поведения.

Как видно из определения альтруизма, он направлен в противоположную сторону от прямых индивидуальных интересов особи. Для выживания группы организмов (будь то растения или животные, включая человека) в естественных условиях с ограниченными ресурсами необходима регуляция плотности популяции. Винн-Эдвардс одним из первых обратил внимание на то, что такая регуляция может осуществляться с помощью определенного “социального” поведения членов популяции, и как правило, такое поведение не согласуется с прямыми индивидуальными интересами. Поскольку это поведение направлено на выживание группы организмов, а не отдельных индивидов, то оно должно было появиться в результате действия *группового отбора* [48]. Единицей, которая подвергается действию группового отбора, является не отдельная особь, а целая группа (микрорпопуляция). Таким образом, менее приспособленные группы будут вытесняться более приспособленными.

Для того чтобы такой процесс был возможен, группы должны отличаться друг от друга по определенной выигрышной характеристике. Если принять за такую характеристику жертвование индивидуальными интересами в пользу увеличения приспособленности группы, то микрорпопуляция, большая часть членов которой обладает таким поведением, будет иметь преимущество в условиях группового отбора. Возникает вопрос: почему и каким образом в пределах одного вида организмов должны возникать такие “просоциальные” группы?

В условиях животного мира альтруистичное поведение, по всей видимости, определяется генами, и чтобы внутри одного вида возникла микрорпопуляция особей с большой плотностью “альтруистичного” генофонда, должны иметь место определенные условия. Такое явление может обеспечиваться дрейфом генов при своевременной изоляции однородной группы (или даже пары особей), несущей гены искомой характеристики. От такой начальной группы в дальнейшем может произойти микрорпопуляция с преобладанием “социального” поведения и большей долей альтруистов. Такая микрорпопуляция должна удовлетворять следующим условиям:

- быть небольшой;



- иметь высокую степень изоляции (то есть поток генов с соседствующими группами должен быть очень слабым или отсутствовать);

- альтруистичная характеристика не должна быть очень губительной по отношению к ее отдельным носителям⁴ [23].

Несмотря на то, что эти условия довольно жесткие, они вполне могут возникать в природе и приводить в действие механизм отбора на популяционном уровне. Позднее это явление было описано математически в работе Прайса [28].

Таким образом, наличие в популяции достаточного количества индивидов, которые будут жертвовать личными интересами в пользу общей приспособленности группы, станет поощряться групповым отбором.

Возможно, именно этот механизм является причиной такой связи проявлений альтруизма с групповым образом жизни и социальностью. Не исключено, что само понятие социальности и есть, по сути, проявление кооперации и определенной степени альтруизма у членов группы.

Родственный альтруизм

Тема родственного альтруизма очень подробно разработана в популяционной генетике, а также в контексте родственного отбора в *генетической* теории социальной эволюции.

Как известно, естественный отбор приводит к изменению частот генов, встречаемых в популяции, и гены, связанные с большей индивидуальной приспособленностью, будут встречаться чаще. Под индивидуальной приспособленностью организма понимается его способность к выживанию и число его *собственных* потомков, которые и увеличивают количество копий его генома в популяции [17, 18]. Однако генный аллель может распространяться не только путем его прямой передачи собственному потомству, но и через других носителей этого аллеля (с большей вероятностью родственников). Таким образом, если организм будет помогать своим родственникам, то частота его генов в популяции будет увеличиваться [20].

В процессе помощи другим индивидам само действующее лицо всегда несет некоторый ущерб непосредственно для себя (будь то риск гибели, либо затраченные ресурсы, время и силы, которые могли бы быть потрачены на увеличение собственной прямой приспособленности). Гамильтон в своей теории социальной эволюции вывел простое правило, при выполнении которого социальное поведение будет поддерживаться естественным отбором, и частота генов действующего лица в группе будет повышаться:

$$rb - c > 0,$$

где b — выгода для реципиента, r — степень родства, c — ущерб для действующего лица [там же]. Несмотря на несомненное достоинство простоты формулы Гамильтона, в ее отношении

⁴ Помимо дрейфа генов, причиной распространения определенной “просоциальной”, альтруистичной характеристики в изолированной популяции может послужить культура. Особый интерес это представляет в отношении человека.

возникает ряд вопросов, так как в ней не упоминается ни доминирование участвующих аллелей, ни количество локусов, ни плоидность участников взаимодействия.

Подробные математические выводы применимости правила Гамильтона представлены, к примеру, в аналитической работе Графена [19]. С помощью математического метода Прайса [28, 29] он показывает, что правило Гамильтона справедливо для популяций, члены которых имеют любые плоидности (в том числе разные), для популяций с любым количеством полов (от одного и более), с любой степенью инбридинга между членами, а также для любого числа генов в любом числе локусов, при любом виде генного доминирования и эпистаза [19]⁵.

Формула Гамильтона считается более или менее универсальной и может распространяться на многие типы социальных взаимодействий.

Схожую концепцию в отношении непосредственно родственников разработал Мэйнард Смит, назвав ее стратегией родственного отбора (или кин-отбора) [23]. Поскольку кин-отбор увеличивает количество копий генов, ответственных за проявление помощи родственникам, то число организмов, следующих такому поведению, должно увеличиваться и становиться преобладающим. Подобная стратегия социального поведения называется эволюционно стабильной, она поддерживается во времени и характеризуется совершенно определенной избирательностью в поведении по отношению к окружающим членам группы⁶ [25]. Однако это не означает, что эгоистичные особи, не помогающие своим родственникам, полностью исключаются из популяции.

Итак, повсеместно распространенный родственный альтруизм, встречающийся как у животных, так и у человека, имеет математическое и генетическое обоснование.

Реципрокный альтруизм

Часто проявления альтруизма не направлены на родственников по животному сообществу. В 1971 году Триверс разработал теорию *взаимного (реципрокного) альтруизма* [41], которая распространяется в том числе и на людей. Эта теория рассматривает альтруизм как часть некоторого взаимного процесса, когда оказание помощи предполагает ответную помощь в будущем. Сравнивая процентные шансы на выживание и гибель для альтруиста и индивида, на которого направлена помощь, Триверс приходит к выводу: если индивиды будут помогать друг другу, то их шансы на выживание станут значительно выше, чем у тех, кто такой взаимной помощи оказывать не будет. Подобное преимущество приведет к отбору в пользу альтруистов, так как вместе с увеличением их шансов на выживание и успешную репродукцию увеличивается и передача “альтруистичного” аллеля будущим поколениям⁷.

⁵ Однако такое широкое применение правила Гамильтона справедливо только при совершенно конкретном математическом определении понятия “степени родства” (r). Более подробно см. [19].

⁶ В природе существует множество положений равновесия, при которых та или иная стратегия поведения становится эволюционно стабильной (родственный альтруизм, условная реципрокность, безусловный отказ от ответной кооперации и др.). Наличие определенных факторов может сдвигать вероятное поведение в популяции в сторону той или иной равновесной позиции [37].

⁷ Это правило должно выполняться при определенных допущениях, одно из которых состоит в том, что выгода от помощи для реципиента должна значительно превышать затраты и риски для альтруиста (то есть шанс погибнуть при оказании помощи для альтруиста должен быть значительно ниже, чем шанс успешно помочь другому).



При этом взаимная помощь совсем не обязательно должна быть направлена именно на того представителя, который помог тебе — достаточно, чтобы в популяции было какое-то количество особей, готовых помочь любому. Тогда есть шанс, что и им помогут в аналогичной ситуации. Такой вид взаимного альтруизма называется случайным (или ненаправленным) и требует меньших когнитивных способностей, в отличие от направленного альтруизма, когда индивид конкретно идентифицирует своего неродственного партнера по взаимопомощи [27].

Заметим, что естественный отбор скорее сработает в пользу того, кто, получив помощь от другого, в аналогичной ситуации не будет рисковать и отвечать взаимностью, а поведет себя эгоистично. В своей теории Триверс называет таких индивидов мошенниками (*cheaters*). Согласно его теории, такое эгоистичное поведение сдерживается в популяции путем отказа других особей помогать “мошенникам”, и таким образом, итоговая выгода от “мошенничества” значительно снижается. Именно так достигается баланс численности альтруистов и эгоистов в популяции (который действительно наблюдается в природе) [41].

Исходя из выводов Триверса, что широкое распространение реципрокного альтруизма в популяции увеличивает шансы ее членов на выживание, можно предположить, что такая взаимопомощь является одним из механизмов, поддерживающих *групповой отбор*, хотя само возникновение реципрокного альтруизма, скорее всего, связано с действием индивидуального отбора [30].

Принимая во внимание пользу реципрокного альтруизма, можно иначе взглянуть и на родственный альтруизм. Теперь помощь родственникам может быть рассмотрена не только как увеличение частоты собственного генома в популяции, но и как некоторая гарантия того, что альтруист помогает таким же альтруистам, что он не будет обманут “мошенниками” и на его помощь ответят взаимностью. Это связано с тем, что родство является надежным сигналом генетического сходства, а значит реципиенты действий альтруиста, скорее всего, тоже являются носителями “альтруистичных” генов [37]. В случае если выгода от реципрокного альтруизма оказывается больше, чем выгода от постоянного отказа сотрудничать, такая стратегия будет постепенно захватывать популяцию, а наличие в ней родственников будет еще больше способствовать этому процессу [8].

Некоторые проявления альтруистичного поведения среди животных можно объяснить именно с позиции взаимного альтруизма, который чаще всего встречается у млекопитающих.

В литературе есть много примеров проявления *реципрокного* альтруизма среди птиц, но если разобраться в них, то становится понятно, что многие не вполне удовлетворяют условиям либо “взаимного”, либо “альтруизма”. С некоторой долей уверенности можно говорить, по крайней мере, о таком проявлении реципрокного альтруизма как “усыновление” и коллективное вы-

кармливание птенцов, встречающееся у некоторых видов птиц. Остальные примеры для этого класса животных довольно спорны [21].

Есть примеры проявления взаимного альтруизма и среди рыб [10], однако их окончательная трактовка также пока остается предметом дискуссии.

Среди млекопитающих взаимная помощь часто бывает связана с какими-то конкретными поведенческими актами. Так, коати (представители семейства енотовых Латинской Америки) осуществляют взаимный груминг вне зависимости от родственных связей. Разнообразны проявления реципрокного альтруизма у некоторых видов летучих мышей. Взрослые особи уступают более выгодную позицию для дневного сна молодняку, несмотря на то, что это могут быть не их собственные потомки. Самки, находя богатые пищей участки, сигнализируют об этом другим членам кластера — все это совершается на взаимной основе, то есть сегодня помогают одни особи, а завтра другие. Также летучие мыши часто делятся пищей, помогают друг другу ухаживать за потомством и осуществляют взаимный груминг [45]. Особые проявления реципрокного альтруизма описаны у летучих мышей-вампиров, которые могут отдавать другим добытую кровь, а получать “ответную благодарность” в виде пищи только на следующий день [44].

Интересные исследования были проведены на лабораторных крысах. Экспериментальная ситуация предполагала возможность помочь партнеру, совершив определенные механические действия. Результаты показали, что те крысы, которые уже однажды сталкивались с помощью от других крыс, более охотно помогали и сами. При этом такое поведение проявлялось без конкретной идентификации партнера [32]. Однако эта же группа исследователей показала, что при введении в эксперимент знакомой особи, которая оказывала помощь до этого, вероятность оказания ей помощи со стороны крыс увеличивалась более чем на 50% [33]. Эти результаты подтверждают наличие у крыс как случайной, так и направленной взаимопомощи, с более выраженным проявлением второй.

Реципрокный альтруизм широко распространен среди приматов, у которых он сопровождается задействованием больших когнитивных способностей. Как отмечено многочисленными исследованиями, в сообществах приматов различных видов распространен груминг в обмен на пищу, различную помощь, поддержку со стороны более доминантных особей и даже доступ к половым партнерам [34, 37]. Исследования показывают, что такая взаимопомощь среди приматов носит не случайный характер, а направлена именно на тех, кто отвечает взаимностью. Так, например, верветки и шимпанзе значительно чаще делятся пищей и вообще вступают в кооперативные отношения именно с теми особями, которые чаще их грумингуют [35, 14, 37]⁸.

⁸ Существует и другая теория, объясняющая такое поведение — теория биологического рынка (biological market). Согласно этой теории в сообществах животных может происходить обмен “товарами” (пища, приют, гаметы) и “услугами” (груминг, защита), однако такой обмен не подразумевает каких-либо долгосрочных реципрокных отношений между партнерами [26]. Эмпирически сложно выявить какой из механизмов — реципрокный альтруизм или обмен на биологическом рынке — имеет место быть в действительности.



В сообществах животных выявить реципрокный альтруизм бывает очень непросто, так как в групповом поведении его легко спутать с отношениями, складывающимися на базе иерархии доминирования. Нужно помнить, что неотъемлемая черта взаимного альтруизма и кооперации — это добровольность, в то время как часто похожие действия могут быть связаны с принуждением со стороны более доминантных особей, что можно выявить только при длительном наблюдении и фиксации социальной структуры сообщества [10]⁹.

Реципрокный (взаимный) альтруизм, как и кооперация, очень сложные явления. Множество споров ведется относительно их возможного возникновения и эволюции. Некоторые исследователи выделяют разные уровни реципрокного альтруизма в зависимости от сложности задействованных когнитивных способностей.

Самый простой тип реципрокности основан на симметричных отношениях, когда оба партнера одинаково реагируют друг на друга. Этот тип встречается при длительно существующих отношениях, таких как родство¹⁰, взаимовыгодные ассоциации, возрастные группы.

Более сложный реципрокный механизм основан на поведенческих установках, когда желание вступить в кооперацию или проявлять альтруистичное поведение коррелирует с отношением, которое демонстрирует партнер непосредственно во время контакта, либо демонстрировал в недалеком прошлом.

Самый же сложный механизм — это расчетная реципрокность, которая требует памяти о прошедших событиях и анализа возможной выгоды в будущем. В последнем типе задействованы сложные когнитивные процессы. Такая реципрокность встречается преимущественно только у шимпанзе и человека [10].

* * *

Как видно из приведенного обзора, тема альтруизма в природе многогранна и неоднозначна. В животном мире можно наблюдать базовые механизмы альтруизма и кооперации, которые могут лежать в основе и человеческого альтруистичного поведения.

Как известно, линия эволюции, приведшая к возникновению человека, шла, в том числе, по пути усложнения нервной системы и возникновения высших психических функций, сознания. Разнообразие и сложность поведения людей не имеет аналогов на нашей планете, и даже самые близкие родственники человека — шимпанзе — находятся от нас на расстоянии большого количественного, а в некотором смысле и качественного, скачка. То же можно сказать и по отношению к механизмам и проявлениям альтруизма и кооперации в человеческих сообществах. Усложнение психической деятельности, возникновение речи, культуры — все это уникальные явления для нашей планеты, которые повлекли за собой и усложнение моти-

⁹ В таких случаях на уровне парных взаимодействий один участник всегда делает всю работу за другого, не получая никакого вознаграждения, в то время как в контексте группы создается впечатление, что участники обмениваются взаимными услугами. Это происходит из-за того, что в группе одни и те же особи являются доминантными по отношению к одним и подчиненными по отношению к другим [10].

¹⁰ Стоит заметить, что хотя реципрокный альтруизм чаще всего подразумевает взаимную помощь неродственных друг другу организмов, это не значит, что родственный альтруизм и взаимный альтруизм — взаимоисключающие понятия.

ваний, поведения, а соответственно и механизмов, ими управляющих.

Однако, оставаясь биологическим видом, человек подвержен действию тех же сил природы, отбора и эволюционного развития. Конечно, для него такие процессы будут описываться несколько иначе, иметь дополнительные, подчас еще малоизвестные переменные, но базовые общебиологические механизмы, несомненно, должны играть свою роль и у людей, модифицируясь и преломляясь через призму новых человеческих качеств.

Литература

1. *Бутовская М.Л.* Тайны пола. Мужчина и женщина в зеркале эволюции. Фрязино: Век 2, 2004.
2. *Бутовская М.Л.* Антропология пола. Фрязино: Век 2, 2013.
3. *Дерягина М.А., Бутовская М.Л.* Систематика и поведение приматов. М.: Энциклопедия российских деревень, 2004.
4. *Зорина З.А., Полетаева И.И., Резникова Ж.И.* Основы этологии и генетики поведения: Учебник. Изд. 2-е. М.: Изд-во МГУ; Высшая школа, 2002.
5. *Россолимо О.Л. и др.* Разнообразие млекопитающих. Ч. III. М.: Изд-во КМК, 2004.
6. *Эфроимсон В.П.* Родословная альтруизма // Новый мир. 1971. № 10.
7. *Эфроимсон В.П.* Генетика этики и эстетики. СПб.: Талисман, 1995.
8. *Axelrod R., Hamilton W.D.* The evolution of cooperation // Science. 1981. Vol. 211. P. 1390–1396.
9. *Bartal I.B., Decety J., Mason P.* Helping a cagemate in need: empathy and pro-social behavior in rats // Science. 2011. Vol. 334 (6061). P. 1427–1430.
10. *Brosnan S.F., de Waal F.B.M.* A proximate perspective on reciprocal altruism // Human Nature. 2002. Vol. 13 (1). P. 129–152.
11. *Burkart J.M., Fehr E., Efferson C., Schaik C.P.* Other-regarding preferences in non-human primates: Common marmosets provision food altruistically // PNAS. 2007. Vol. 104 (50). P. 19762–19766.
12. *Charnov E.L., Krebs R.* The evolution of alarm calls: altruism or manipulation? // The Amer. Naturalist. 1975. Vol. 109 (965). P. 107–112.
13. *Church R.M.* Emotional reactions of rats to the pain of others // J. of Comparative and Physiological Psychology. 1959. Vol. 52 (2). P. 132–134.
14. *De Waal F.B.M.* The Chimpanzee's service economy: Food for grooming // Evolution and human behavior. 1997. Vol. 18. P. 375–386.
15. *De Waal F.B.M., Leimgruber K., Greenberg A.R.* Giving is self-rewarding for monkeys // PNAS. 2008. Vol. 105 (36). P. 13685–13689.
16. *De Waal F.B.M., Suchak.* Prosocial primates: selfish and unselfish motivations // Phil. Trans. R. Soc. B. 2010. Vol. 365 (1553). P. 2711–2722.
17. *Fisher R.A.* The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford at the Clarendon Press, 1930.
18. *Fisher R.A.* Average excess and average effect of a gene substitution // Annals of Eugenics. 1941. Vol. 11. P. 53–63.
19. *Grafen A.* A geometric view of relatedness. Oxford Surveys in Evolutionary Biology. 1985. Vol. 2. P. 28–89.
20. *Hamilton W.D.* The Genetical Evolution of Social Behavior, I & II // J. of Theoretical Biology. 1964. Vol. 7. P. 1–52.
21. *Koenig W.D.* Reciprocal altruism in birds: a critical review // Ethology and Sociobiology. 1988. Vol. 9. P. 73–84.
22. *Langford D.J. et al.* Social modulation of pain as evidence for empathy in mice // Science. 2006. Vol. 312. P. 1967–1970.



23. *Maynard Smith J.* Group Selection and Kin Selection // *Nature*. 1964. Vol. 201. P. 1145–1147.
24. *Maynard Smith J.* The evolution of alarm calls // *The Amer. Naturalist*. 1965. Vol. XCIX (904). P. 59–63.
25. *Maynard Smith J.* *Evolution and the Theory of Games*. Camb: C.Univ. Press, 1982.
26. *Noë R.* Digging for the roots of trading // *Kappeler P.M., van Schaik C.P.* (eds.) *Cooperation in primates and humans: evolution and mechanisms*. Berlin: Springer, 2005. P. 233–261.
27. *Pfeiffer T., Rutte C., Killingback T., Taborsky M., Bonhoeffer S.* Evolution of cooperation by generalized reciprocity // *Proc. R. Soc.* 2005. Vol. 272. P. 1115–1120.
28. *Price G.R.* Selection and covariance // *Nature*. 1970. Vol. 227. P. 520–521.
29. *Price G.R.* Extension of covariance selection mathematics // *Ann. Human Genet.* 1972. Vol. 35. P. 485–490.
30. *Ramsey G., Brandon R.* Why reciprocal altruism is not a kind of group selection // *BiolPhilos.* 2011. Vol. 26. P. 385–400.
31. *Rice G., Gainer P.* “Altruism” in albino rat // *J. of Comparative and Physiological Psychology*. 1962. Vol. 55 (1). P. 123–125.
32. *Rutte C., Taborsky M.* Generalized reciprocity in rats // *PLoS Biology*. 2007. Vol. 4 (7). P. 1421–1425.
33. *Rutte C., Taborsky M.* The influence of prior experience on cooperative behavior in rats (*Rattus norvegicus*): Direct versus generalized reciprocity // *Behav. Ecol. Sociobiol.* 2008. Vol. 62. P. 499–505.
34. *Schino G.* Grooming and agonistic support: a meta-analysis of primate reciprocal altruism // *Behavioral Ecology*. 2007. Vol. 18 (1). P. 115–120.
35. *Seyfarth R.M., Cheney D.L.* Grooming, alliances and reciprocal altruism in vervet monkeys // *Nature*. 1984. Vol. 308. P. 541–543.
36. *Seyfarth R.M., Cheney D.L., Marler P.* Vervet monkey alarm calls: Semantic communication in a free-ranging primate // *Animal Behavior*. 1980. Vol. 28 (4). P. 1070–1094.
37. *Silk J.B., Boyd R.* From grooming to giving blood: the origins of human altruism // *Kappeler P.M., Silk J.B.* (eds.) *Mind the gap*. Berlin — Heidelberg: Springer, 2010. P. 223–244.
38. *Strassmann J.E., Zhu Y., Queller D.C.* Altruism and social cheating in the social amoeba *Dictyostelium discoideum* // *Nature*. 2000. Vol. 408. P. 965–967.
39. *Sunquist M., Sunquist F.* *Wild cats of the world*. Chicago: The Univ. press., 2002.
40. *Taylor R.J., Balph D.F., Balph M.H.* The evolution of alarm calling: a cost-benefit analysis // *Animal Behavior*. 1990. Vol. 39 (5). P. 860–868.
41. *Trivers R.L.* The evolution of reciprocal altruism // *The quarterly review of biology*. 1971. Vol. 46 (1). P. 35–57.
42. *Watanabe S., Ono K.* An experimental analysis of empathic response: Effects of pain reactions of pigeon upon other pigeon’s operant behavior // *Behavioral Processes*. 1986. Vol. 13 (3). P. 269–277.
43. *West S.A., El Mouden C., Gardner A.* Sixteen common misconceptions about the evolution of cooperation in humans // *Evolution and Human Behavior*. 2011. Vol. 32 (4). P. 231–262.
44. *Wilkinson G.S.* Reciprocal food sharing in the vampire bat // *Nature*. 1984. Vol. 308. P. 181–184.
45. *Wilkinson G.S.* Reciprocal altruism in bats and other mammals // *Ethology and sociobiology*. 1988. Vol. 9. P. 85–100.
46. *Wolff J.O., Macdonald D.W.* Promiscuous females protect their offspring // *Trends in Ecology and Evolution*. 2004. Vol. 19 (3). P. 127–134.
47. *Wolff J.O., Peterson J.A.* An offspring-defense hypothesis for territoriality in female mammals // *Ethology Ecology & Evolution*. 1988. Vol. 10 (3). P. 227–239.
48. *Wynne-Edwards V.C.* *Animal dispersion in relation to social behavior*. Edinburgh: Oliver & Boyd, 1962.