

自私的基因



《自私的基因》道金斯
《二〇〇九年十一月六日版》
《好讀書櫃》經典版

目录

序言.....	3
前言.....	8
第一章 為什麼會有人呢？.....	16
第二章 複製基因.....	43
第三章 不朽的螺旋圈.....	65
第四章 基因機器.....	134
第五章 進犯行為：穩定性和自私的機器.....	189
第六章 基因道德.....	250
第七章 計劃生育.....	307
第八章 世代之間的爭鬥.....	343
第九章 兩性之間的爭鬥.....	391
第十章 你為我搔癢，我就騎在你的頭上.....	462
第十一章 覓母：新的複製基因.....	523

序言

雖然黑猩猩和人類的進化史大約有九十九．五％是共同的，但人類的大多數思想家把黑猩猩視為畸形異狀、與人類毫不相干的怪物，而把他們自己看成是上升為萬物之主的階梯。對一個進化論者來說，情況絕非如此。認為某一物種比另一物種高尚是毫無客觀依據的。不論是黑猩猩和人類，還是蜥蜴和真菌，他們都是經過長達約三十億年之久的所謂自然選擇這一過程進化而來。每一物種之內，某些個體比另一些個體留下更多的生存後代，因此，這些得以繁殖的幸運者的可遺傳特性（基因），在其下一代中的數量就變得更加可觀。基因的非隨機性的區分繁殖就是自然選擇。自然選擇造就了我們，因此，要想了解我們的自身特性，就必須懂得自然選擇。

儘管達爾文的自然選擇進化學說是研究社會行為的關鍵所繫（特別是同孟德爾的遺傳學相結合時），但卻一直為許多人所忽視。社會科學領域內一系列研究部門相繼興起，致力於建立一種達爾文前和孟德爾前派的社會和心理世界的觀點。甚至在生物學領域中，忽視和濫用達爾文學說的情況一直令人詫異。無論造成這種異常發展的原因究竟何在。有跡象表明，這種狀況即將告終。達爾文和孟德爾所進行的偉大工作已為日漸增多的科學工作者所發展，其中著名者主要有菲希爾（R. A. Fisher），漢密爾頓（W. D. Hamilton），威廉斯（G. C. Williams）和史密斯（J. Maynard Smith）。現在，道金斯（Richard Dawkins）把根據自然選擇的社會學說的這一重

要部分，用簡明通俗的形式介紹給大家，這是第一次。

道金斯對社會學說中這一嶄新工作的主要論題逐一作了介紹：利他和利己行為的概念，遺傳學上的自私的定義，進犯行為的進化，親族學說（包括親子關係和群居昆蟲的進化），性比率學說；相互利他主義，欺騙行為和性差別的自然選擇。道金斯精通這一基本理論，他胸有成竹，以令人欽佩的清晰文體展示了這一嶄新的工作。由於他在生物學方面的造詣頗深，他能夠使讀者領略生物學文獻中的豐富多彩和引人入勝之處。凡遇他的觀點同已發表的著作的論點有分歧時，他的評論，就像他在指出我的一處謬誤時一樣，無不一箭中的。同時，道金斯不遺餘力地把據以論證的邏輯推理交待清楚，俾使讀者能夠運用這種

邏輯推理再去擴展這些論據（甚至可以和道金斯本人展開爭論）。這些論據可以向許多方面擴展。例如，如果（按道金斯的論證）欺騙行為是動物間交往的基本活動的話，就一定存在有對欺騙行為的強烈的選擇性，而動物也轉而必須選擇一定程度的自我欺騙，使某些行為和動機變成無意識的，從而不致因蛛絲馬跡的自覺跡象，把正在進行的欺騙行為敗露。因此，說自然選擇有利於神經系統是更準確地反映了世界的形象這種傳統觀點，肯定是一種關於智力進化的非常幼稚的觀點。

近年來社會學說方面取得了重大進展，由此引起了一股小小的逆流。例如，有人斷言，近年來社會學說方面的這種進展，事實上是為了阻止社會前進的週期性陰謀的一部分，其方式是把這種社會的前進說成在遺傳上似乎是不可能的。還

有，把一些相似而又不堪一駁的觀點羅致在一起，使人產生這樣一種印象，即達爾文的社會學說，其政治含義是反動的。這種講法同事實情況大有逕庭。菲希爾和漢密爾頓首次清楚地證明了遺傳上性別的均等性。從群居昆蟲得到的理論和大量數據表明，親代沒有主宰其子代的固有趨勢（反之亦然）。而且親代投資和雌性選擇的概念，為觀察性別差異奠定了客觀的和公正的基礎，這是一個相當大的進展，超越了一般把婦女的力量和權利歸根於毫無實際意義的生物學上的特性這一泥潭中所作的努力。總之，達爾文主義的社會學說使我們窺見了社會關係中基本的對稱性和邏輯性，在我們有了更充分的理解之後，我們的政治見解當會重新獲得活力，並對心理學的科學研究提供理論上的支柱。在這一過程中，我們也必將對我們受苦受難的許多根源有一個更深刻的理解。

特里弗斯 (Robert L. Trivers)

一九七六年七月於哈佛大學

前言

讀者不妨把本書當作科學幻想小說來閱讀。筆者構思行文著意於發人深思，喚起遐想。然而，本書絕非杜撰之作。它不是幻想，而是科學。「事實比想像更離奇」，暫不論這句話有否老生常談之嫌，它卻確切地表達了筆者對客觀事實的印象。我們都是生存機器——作為載運工具的機器人，其程序是盲目編製的，為的是永久保存所謂基因這種稟性自私的分子。這一事實直至今天猶使我驚異不置。我對其中道理雖已領略多年，但它始終使我感到有點難以置信。但願我也能夠以此使讀者驚歎不已，這是我的一個希望。

在寫作過程中似乎有三位假想的讀者一直在我背後不時地觀望，我願將本書奉獻給他們。第一位是我們稱之為外行的一般讀者。為了他的緣故，我幾乎一概避免使用術語。如屬不得已使用專門性詞語的地方，我都一一詳加說明。我不懂為什麼我們不把一些學術性刊物裡的大部分術語也刪掉呢？雖然我假定外行人不具備專業知識，但我卻並不認為他們愚昧無知。只要能做到深入淺出，就能使科學通俗易懂。我全力以赴，試圖以通俗的語言把複雜艱澀的思想大眾化，但又不喪失其精髓。我這樣嘗試的效果如何尚不得而知；而我的另一個抱負是，讓這本書成為一本引人入勝、扣人心弦的讀物，使其無愧於題材的內容。但這方面我能取得多大成功，心中也毫無把握。我一向認為，生物學之迷人猶如一個神秘的故事，因為事實上，生物學的內容就是一個神秘的故事。

本書的題材理應為讀者帶來莫大的興趣和啟發，但我所能做到的充其量不過是滄海一粟，再多我也不敢侈望了。

第二個假想的讀者是個行家。他是一個苛求的評論家，對我所用的一些比擬筆法和修辭手段大不以為然。他總是喜歡用這樣的短語：「除此之外——」，「但在另一方面——」，「嘖！嘖！」我細心地傾聽了他的意見，純粹為了滿足他的要求，我甚至把書中的一章全部重寫了一遍。但歸根結底，講述的方式畢竟還是我自己的。這位專家對我的寫作方式恐怕不會完全沒有微詞吧！但我仍極為熱切地希望，甚至他也能在拙作中發現一點新內容，也許是對大家所熟悉的觀點的一種新見解，甚至受到啟發產生出他自己的新觀點。

如果說我的這種雄心太大，那麼，我是否可以希望，這本書至少能為他在旅途中消愁解悶？

我心目中的第三位讀者是位從外行向內行過渡的學生。如果他至今還沒有抱定宗旨要在哪一方面成為專家，那麼我要奉勸他考慮一下我所從事的專業——動物學。動物學固然自有其「實用價值」，而各種動物大部又有其逗人喜愛之處。但除此之外，研究動物學有其更為深遠的意義：因為宇宙萬物之中，我們這些動物當屬最為複雜、設計最為完美的機器了。既然如此，棄動物學而求其他學科就令人費解了！對那些已經獻身於動物學研究的學生來說，但願本書能有一定的教育價值，因為他們在學習過程中所孜孜不倦鑽研的原著和專業書籍，正是筆者撰寫本書的依據。他們如果發現原著難以理解，我的深入淺出的論述，

作為入門或輔助材料之類的讀物，也許對他們有所助益。

顯然，要同時迎合三種類型讀者的口味勢必要冒一定的風險。我只能說，對此我是始終十分清楚的。不過，考慮到我的這種嘗試所能帶來的種種益處，我是甘願冒這種風險的。

我是個行為生態學家，所以動物行為是本書的主題。我接受過行為生態學的傳統訓練，我從中獲得的教益是不言而喻的。特別值得一提的是，在牛津大學我曾在廷伯根（Niko Tinbergen）指導下工作過十二個年頭。在那些歲月裡他對我的影響之深，恐怕連他自己也想不到。「生存機器」這個詞語雖非實際出自他的口，但說是他的首創亦不為過。近年來，行為生態學受新思潮的衝擊而生機勃發。從傳統觀點來說，這股思潮的

來源不屬行為生態學的範疇。本書在很大程度上即取材於這些異軍突起的思想。這些新思想的倡導者主要是威廉斯，史密斯，漢密爾頓和特里弗斯 (R. L. Trivers)，我還將分別在有關章節中提及。

各方人士為本書的書名提出過許多建議，我已將他們建議的名稱分別移作有關各章的題目：「不朽的螺旋圈」，克雷布斯 (John Krebs)；「基因機器」，莫里斯 (Desmond Morris)；「基因道德」，克拉頓-布羅克 (Tim Clutton-Brock) 和瓊·道金斯 (Jean Dawkins)，為此向他們表示謝意，另外，特向波特 (Stephen Potter) 表示歉意。

儘管假想的讀者可以作為寄託虔誠希望的對象，但同現實生活中的讀者和批評家相比，畢竟

無太大實際意義。筆者有一癖好，文章非改上幾遍不肯罷休。為此，瑪麗安·道金斯（Marian Dawkins）不得不付出艱辛的勞動。對我來說，她對生物學文獻的淵博知識，對理論問題的深刻理解，以及她給予我的不斷鼓勵和精神上的支持，都是必不可少的。克雷布斯也閱讀了全書初稿。有關本書的議題，他的造詣比我深。而且他毫不吝惜地提出許多意見和建議。湯姆森（Glenys Thomson）和博德默（Walter Bodmer）對我處理遺傳學論題的方式提出過既誠懇又嚴格的批評。而我所做的修改恐怕還不能完全使他們感到滿意。但我總希望，他們將會發現修訂後的稿子已有所改進。他們不厭其煩地為我花費了大量時間，對此我尤為感激不盡。約翰·道金斯以其準確無誤的眼力指出了一些容易使人誤解的術語，並提出了難能可貴的修改意見。我不可能再找到

比斯坦普 (Maxwell Stamp) 更適合和有學問的「外行」了。他敏銳地發現初稿中一個帶有普遍性的文體缺陷，這對我完成最後一稿助益非淺。最後，我還要向牛津大學出版社的羅傑斯 (Michael Rodgers) 表示謝忱。他審閱過我的手稿，所提意見富於助益；此外，他在負責安排本書的出版工作方面，作了許多份外的工作。

道金斯 (Richard Dawkins)

第一章 為什麼會有人呢？

行星上具有理解力的生命從其領悟自身存在的道理時起，這一生命才算成熟。如若宇宙空間的高級生物蒞臨地球訪問的話，為估價我們文明的水平，他們提出的第一個問題將是：「他們發現了進化規律沒有？」三十多億年來，地球上一

直存在著各種生活有機體，但對生命存在的道理，它們始終一無所知。後來，其中有一個人終於弄懂了事實真相，他的名字就叫達爾文（Charles Darwin）。說句公道話，其他的人對事實真相也曾有過一些模糊的想法，但對於我們之所以存在的道理第一個作了有條理、站得住腳的闡述的卻是達爾文。達爾文使我們能夠對於好奇的孩子提出的，現作為本章題目的這樣一個問題，給予一個切合實際的回答。生命有意義嗎？人生目的何在？人是什麼？我們在面對這些深刻的問題時，無需再求助於迷信。著名動物學家辛普森（G. G. Simpson）在提出上述的最後一個問題之後，曾這樣說過：「現在我要講明的一點是，一八五九年之前試圖回答這一問題的一切嘗試都是徒勞無益的，如果我們將其全部置諸腦後，我們的境遇會更好些。」

今天，對進化論產生疑問，猶如懷疑地球繞著太陽轉的理論一樣，但達爾文進化論的全部含意仍有廣闊的天地有待認識。在大學裡，動物學仍是少數人研究的課題，即使那些決定選學這門課的人，往往也不是出於賞識其深刻的哲學意義。哲學以及稱之為「人文學科」的課程，現在講授起來，仍好像不曾有過達爾文此人。毫無疑問，這種狀況以後將會改變。不管怎樣，本書並無意於全面地提倡達爾文主義，而是探索進化論對某一個特殊問題所產生的種種後果。我的目的是研究自私行為和利他行為在生物學上的意義。

我在開始進行論證之前，想先扼要地說明一下這是一種什麼樣的論點，以及不是什麼樣的論點。如果有人告訴我們，某人在芝加哥強盜社會中長期過著榮華富貴的生活，我們就能夠對他是

什麼樣的人做一些猜測。我們可以想見，他的性格粗暴魯莽，動輒開槍，而且能吸引忠貞不貳的朋友。這些推論並非是萬無一失的。但如果你知道一個人在什麼情況下生活和發跡的，那你是能夠對他的性格作出某些推斷的。本書的論點是，我們以及其他一切動物都是我們自己的基因所創造的機器。在一個高度競爭性的世界上，像芝加哥發跡的強盜一樣，我們的基因生存了下來，有的長達幾百萬年。這使我們有理由在我們的基因中發現某些特性。我將要論證，成功的基因的一個突出特性是其無情的自私性。這種基因的自私性通常會導致個體行為的自私性。然而我們也會看到，基因為了更有效地達到其自私的目的，在某些特殊情況下，也會滋長一種有限的利他主義。上面一句話中，「特殊」和「有限」是兩個重要的詞兒。儘管我們對這種情況可能覺得難以置信，

但對整個物種來說，普遍的愛和普遍的利益在進化論上簡直是毫無意義的概念。

因此，現在我要講一下本書所不準備論證的第一點。我並不提倡以進化論為基礎的道德觀，我只是講事物是如何進化的，而不是講人類應該怎樣行動才符合道德準則。我之所以強調這一點，因為我知道我有被人誤解的危險。有些人不能把闡述對事物的認識同提倡事物應該如何這兩件事區別開來，此類人為數實在太多。我自己也覺得，一個單純以基因那種普遍的、無情的自私性法則為基礎的人類社會，生活在其中將會令人厭惡之極。然而我們無論怎樣感到惋惜，事實畢竟就是事實。本書主旨在於引起讀者的興趣，如果你想從中引出某種教益，那未閱讀時，可以視之為一種告誡。如果你也和我一樣希望為了共同的利益，

建立一個人與人之間慷慨大度，相互無私合作的社會，那你就不能指望從生物的本性獲得什麼助益。讓我們設法通過教育把慷慨大度和利他主義灌輸到人們頭腦中去吧！因為我們生來是自私的。讓我們懂得我們自私的基因居心何在。因為這樣我們至少可以有機會去打亂它們的計劃，而這是其他物種從來未能希望做到的。

上述有關教育的議論，必然表明下面的觀點是錯誤的：即認為從遺傳學的角度看來，繼承下來的特性是明確固定，不容改變的。這是一種謬見，而且極為常見。我們的基因可以驅使我們的行為自私，但我們也不必終生屈從。如果我們在遺傳上生來就是利他性的，再去學利他主義也許不那麼困難。在動物中，只有人類受文化，也受後天獲得的以及繼承下來的影響的支配。有人可

能會說，又化是如此之重要，以致不論基因自私與否，它與我們對人類本性的理解毫不相干。另有人也會不同意這種講法。這完全取決於作為人類特性的決定性因素「本性對教養」的辯論中，你站在什麼立場上。這就使我要講一講本書不準備論證的第二點。在本性對教養的爭論中，本書不支持這一或那一立場。當然我有自己的觀點，但我不打算表達出來。只在最後一章中，把我的觀點包括到我將要闡明的文化觀點中去。如果確實證明基因同決定現代人的行為毫不相干，如果在動物中我們在這方面確實是獨一無二的，至少探究一下我們在如此近期內成為例外的規律，將仍舊是興味無窮的。而假如我們這一物種並不像我們一廂情願的那樣，而是個例外的話，研究這一規律甚至就更加重要。

本書不準備論證的第三點是，不對人類或其他某一種動物的行為細節進行描述。只在舉例說明時，我才使用有事實根據的細節。我不會說：「如果你看一下狒狒的行為，就會發現它們的行為是自私的；所以人類的行為也可能是自私的。」我的關於「芝加哥強盜」的論證在邏輯上與此迥然不同。情況是這樣的，人和狒狒都是經由自然選擇進化而來。如果你注意一下自然選擇進行的方式，似乎可以得出這樣的結論：凡是經由自然選擇進化而來的任何東西應該是自私的。因此我們可以預見到，當我們去觀察狒狒、人類和其他一切生物的行為時，一定會發現它們的行為是自私的。如果發現我們的預見是錯誤的，如果我們所觀察到的人類行為的確是利他性的，我們就會遇到某些令人迷惑不解的事情，需要進行闡明。

我們需要有一個定義，然後再進一步探討。如果一個實體，例如狒狒，其行為的結果是犧牲自己的利益，從而增進了另一同類實體的利益，該實體就被認為是利他性的。而自私行為的效果則恰好相反。我們所謂的「利益」就是指「生存的機會」，即使行為的效果對事實上的生與死所產生的影響小得微不足道。人們現在體會到，對生存概率的影響，在表面上看來，那怕是極微小的，也能夠對進化發生很大的作用。這是對於達爾文學說最新解釋所產生的一個令人吃驚的後果。因為這種影響有大量的時間供其發揮作用。

上述有關利他和自私的定義是指行為上的，而不是指主觀意識上的，弄清這一點至關重要。這裡我的旨趣不在動機的心理學方面，我不準備去論證人們在做出利他行為時，是否「真的」私

下或下意識地抱有自私的動機。他們或許是，或許不是，也許我們永遠也不可能知道。但無論怎樣，這些都不是本書所要探討的內容。我的定義只涉及行為的效果，是降低或提高這個假定的利他主義者生存的可能性，以及這個假定的受益者生存的可能性。

說明行為對生存所產生的遠期影響，是一件異常複雜的事情。事實上，在把這一定義運用於實際行為時，我們必須用「明顯地」這個詞來修飾提到的實際行為。一個明顯的是利他性的行為，表面看去似乎（不管可能性如何小）使利他主義者有較大的可能死亡，而受益者有較大的可能生存下來。更仔細地觀察一下，常常會發現明顯的利他行為實際上是偽裝起來的自私行為。我要再次聲明，我絕不是說它們的潛在動機都是心懷自

私。我的意思是，這種行為對生存可能性所產生的實際效果，同我們原來的設想正好相反。

現在我來舉一些明顯的自私以及明顯的利他行為的例子。每當討論我們自己這一物種時，要避免思想上的主觀性習慣是困難的，因此我將以其他動物為例。先舉一些具有代表性的有關個體動物的自私行為的例子。

黑頭鷗集群作巢，巢同巢之間相距僅幾英尺，雛鷗剛出殼，嬌嫩幼小無防衛能力，易被吞食。一個黑頭鷗等到它的鄰居轉過身去，或許趁它去捉魚時，便撲上前去將它鄰居的一個雛鷗一口囫圇吞下去，這種情況相當普通。就這樣它吃了一頓營養豐富的飯，而不必再費神去捉魚了。也不必離開它的巢，使其失去保護。

雌螳螂那種喜食同類的可怕習性，更是人們所熟知的。螳螂是食肉的大昆蟲，它們一般吞食比它們小的昆蟲，如蒼蠅等。但它們會襲擊幾乎一切活的東西。交配時，雄螳螂小心翼翼地爬到雌螳螂的背上，騎著進行交配。雌螳螂一有機會就把雄螳螂吃掉，首先把頭咬掉，這發生在雄螳螂接近時，或在剛一爬上去之後，或在分開之後。按理說，雌螳螂似乎應等到交配完之後，再開始吃雄螳螂。但腦袋的丟失，似乎並不會打亂雄螳螂身體其餘部分進行交配的進程。的確，由於某些神經抑制中心位於昆蟲的頭部，把頭吃掉可能反而會改善雄性的性活動。如果是這樣的話，那倒不失為一種額外收穫。主要的收穫是它飽餐了一頓。

雖然這些同類相食的極端的例子同我們的定義很契合，但「自私」這個詞就未免有點輕描淡寫了。對於南極洲帝企鵝（empperor penguins）的那種所謂膽怯的行為，我們也許更能直接寄予同情。可以看到它們佇立在水邊，由於有被海豹吃掉的危險，在潛入水中之前躊躇猶疑。只要有一隻先潛入水中，其餘的就會知道水中有否海豹。自然沒有哪一個肯當試驗品，所以大家都在等，有時甚至相互往水中推。

更為常見的自私行為可能只不過是拒絕分享某些視為珍貴的東西，如食物、地盤或配偶等。現在舉一些明顯的利他性行為的例子。

工蜂的刺螫行為是抵禦蜂蜜掠奪者的一種十分有效的手段。但執行刺螫的工蜂是一些敢死隊隊員。在刺螫這一行動中，一些生命攸關的內臟，

通常要被拖出體外，而工蜂很快就死去。它的這種自殺使命可能就把蜂群儲存的重要食物保存下來，而它們自己卻不能活著受益了。按照我們的定義，這是一種利他性行為。請記注，我們所議論的不是有意識的動機。在利他性行為以及自私性行為的例子中，這種有意識的動機可能存在，也可能不存在，但這些同我們的定義都不相干。

為朋友獻身顯然是一種利他性行為，但為朋友冒點風險也是一種利他性行為。有許多小鳥在看到捕食飛禽，如鷹，飛近時會發出一種特有的「警告聲」，鳥群一聽到這種「警告聲」，就採取適當的逃避行動。非直接的證據表明，發出這種警告聲的鳥使自己處於特別危險的境地，因為它把捕食者的注意力引到了自己身上。這種額外

風險並不算大，然而按照我們的定義，乍看之下至少還是稱得上是一種利他性行為的。

動物利他行為中最普通明顯的例子，是父母，尤其母親，對其子女所表現的利他性行為。它們或在巢內，或在體內孕育這些小動物，付出巨大代價去餵養它們，冒很大風險保護它們免受捕食者之害。只舉一個具體例子，許多地面築巢的鳥類，當捕食動物，如狐狸等接近時，會上演一出「調虎離山計」。母鳥一瘸一拐地離開巢穴，同時把一邊的翅膀展開，好像已經折斷。捕食者認為獵物就要到口，便捨棄那個有雛鳥安臥其中的鳥巢。在狐狸的爪子就要抓到母鳥時，它終於放棄偽裝，騰空而起。這樣，一窩雛鳥就可能安然無恙，但它自己卻要冒點風險。

我不準備以講故事的方式來闡明一個論點。經過選擇的例子對於任何有價值的概括從來就不是重要的證據。這些故事只不過是用來說明我所講的，在個體水平上，利他性行為以及自私性行為是什麼意思。本書將闡明如何用我稱之為基因的自私性這一基本法則來解釋個體的自私性和個體的利他性。但我首先需要講一下人們在解釋利他性時常犯的一個特別錯誤，因為它流傳很廣，甚至在學校裡廣為傳授。

這種錯誤解釋的根源在於我已提到過的，生物之進化是「為其物種謀利益」或者是「為其群體謀利益」這一錯誤概念。這種錯誤的概念開始如何滲入生物學領域是顯而易見的。動物的生命中有大量時間是用於繁殖的，我們在自然界所觀察到的利他性自我犧牲行為，大部分是父母為其

下一代做的。「使物種永存」通常是繁殖的委婉語。物種永存無疑是繁殖的一個必然結果。只要在邏輯推理時稍為引伸過頭一點，就可以推斷，繁殖的「功能」就是「為了」使物種永存。從這一推斷再向前邁出錯誤的一小步，就可得出結論說，動物的行為方式一般是為了有利其物種的永恆性，因而才有對同一物種的其他成員的利他主義。

這種思維方式能夠以模糊的達爾文主義的語言表達出來。進化以自然選擇為動力，而自然選擇是指「適者」的有差別的生存。但我們在談論的適者是指個體，還是種屬，還是物種或者是其他什麼？在某種意義上說，這並無多大關係，但涉及到利他主義時，顯然是至關重要的。如果在達爾文所謂的生存競爭中進行競爭的是物種，那

末個體似乎可以恰如其分地被認為是這種競爭中的馬前卒。為了整個物種的更大利益，個體就得成為犧牲品。用詞稍雅一點，一個群體，如一個物種或一個物種中的一個種群，如果它的個體成員為了本群體的利益準備犧牲自己，這樣的一個群體要比與之競爭的另一個群體，如果它的個體成員把自己的自私利益放在首位，滅絕的可能性要小。因此，世界多半要為那些具有自我犧牲精神的個體所組成的群體所佔據。這就是瓦恩-愛德華茲（Wynne-Edwards）在其一本著名的書中公諸於世的「群體選擇」理論。這一理論後為阿德雷在其《社會契約》一書中所普及。另一個正統的理論平常叫做「個體選擇」理論，但我個人卻偏愛用基因選擇這一名詞。

對於剛提出的上述爭論，「個體選擇論者」可以不假思索地這樣回答：即使在利他主義者的群體中，幾乎可以肯定也有少數持不同意見者，拒絕作出任何犧牲。假如有一個自私的叛逆者準備利用其他成員的利他主義，按照定義，它比其他成員更可能生存下來並繁殖後代。這些後代都有繼承其自私特性的傾向。這樣的自然選擇，經過幾代之後，「利他性的群體」將會被自私的個體所淹沒，同自私性的群體就不能分辨了。我們姑且假定開始時存在無叛逆者的純粹利他性群體，儘管這不大可能，但很難看出又有什麼東西能夠阻止自私的個體從鄰近的自私群體中移居過來，以後由於相互通婚，從而玷污了利他性的群體的純潔性。

個體選擇論者也會承認，群體確實會消亡，也承認究竟一個群體是否會滅絕，可能受該群體中個體行為的影響。他甚至可能承認，只要一個群體中的個體具有遠見卓識，就會懂得，克制自私貪婪到頭來是它們的最大利益所在，從而避免整個群體的毀滅。但同個體競爭中那種短兵相接速戰速決的搏鬥相比，群體滅絕是一個緩慢的過程。甚至在一個群體緩慢地、不可抗拒地衰亡時，該群體中的一些自私的個體，在損害利他主義者的情況下，仍可獲得短期的繁榮。

儘管群體選擇的理論在今天已得不到那些了解進化規律的專業生物學家的多大的支持，但它仍具有巨大的直觀感召力。歷屆的動物學學生，在他們從中學進入大學之後，驚奇地發現這不是一種正統的觀點。這不該責怪他們，因為在為英

國高級生物學教師所寫的《納費爾德生物學教師指南》一書中，我們可以找到下面這句話：「在高級動物中，為了確保本物種的生存，會出現個體的自殺行為」。這本指南的不知名作者，幸而根本沒有意識到他提出了一個有爭論的問題。在這方面，這位作者應屬諾貝爾獎金獲得者之列。洛倫茨（Konrad Lorenz）在《論侵犯行為》一書中講到進犯行為對「物種保存」的功能時，認為功能之一是確保只有最適合的個體才能繁殖的權利。這是個週而復始的辯論的楷模。但這裡我要說明的一點是，群體選擇的觀點竟如此根深蒂固，以致洛倫茨像《納費爾德指南》的作者一樣，顯然不曾認識到，他的講法同正統的達爾文學說是牴觸的。

最近我在英國廣播公司電視節目中聽到一個有關澳大利亞蜘蛛的報告。其中提到一個同樣性質的、聽來使人忍俊不禁的例子。如沒有這個例子那倒是一套相當精采的節目。主持這一節目的「專家」評論說，大部分的小蜘蛛最後為其他物種所吞食。然後她繼續說：「這也許就是它們生存的真正目的，因為要保存它們的物種，只需要少數幾個生存就行。」

阿德雷在《社會契約》中用群體選擇的理論解釋整個的社會秩序。他明確地認為，人類是從動物這條正路偏離出來的一個物種。阿德雷至少是個用功的人，他之決定和正統的理論唱反調是個有意識的行動。為此，他應受到讚揚。

群體選擇理論之所以具有巨大的吸引力，原因之一也許是它同我們大部分人的道德和政治觀

念完全相吻合。作為個人，我們的行為時常是自私的，但在我們以高姿態出現的時刻，我們讚譽那些後天下之樂而樂的人，雖然對「天下」這個詞所指的範圍如何理解，我們仍莫衷一是。一個群體範圍內的利他行為常常同群體之間的自私行為並行不悖。從另一個意義來說，國家是我們他性自我犧牲的主要受益者。青年人作為個人應為國家整體的更大榮譽而犧牲，令人費解的是，在和平時期號召人們作出一些微小的犧牲，放慢他們提高生活水平的速度，似乎比在戰爭時期要求他們獻出生命的號召更難奏效。

最近出現了一種同民族主義和愛國主義背道而馳的、而代之以全人類的物種作為我們同情的目標的趨向。這種把我們的利他主義目標加以人道主義的擴大，帶來一個有趣的必然結果：進化

論中的「物種利益」這一概念似乎再次得到了支持。政治上的自由主義者通常是物種道德最篤信不疑的代言人，而現在卻對那些稍微擴大一些利他主義範圍以包括其他物種的人，極盡其嘲笑之能事。如果我說我對保護大鯨魚免受捕殺，比對改善人類的居住條件更感興趣，很可能會使我的某些朋友大為震驚。

同一物種中的成員同其他物種的成員相比較，前者更應得到道義上的特殊考慮，這種情感既古老又根深蒂固。非戰時殺人被認為是通常犯罪中最嚴重的罪行。受到我們文明更其嚴厲的譴責的唯一一件事是吃人（即使是吃死人）。然而我們卻津津有味地吃其他物種的成員。我們當中許多人在看到對那些哪怕是人類最可怕的罪犯執行死刑時，也覺得慘不忍睹，但我們卻興高采烈地鼓

勵射殺那些相當溫順的害獸而無動於衷。我們確實是以屠殺其他無害物種的成員作為尋歡作樂的手段。一個人類的胎兒，所具有的人類感情絲毫不比一個阿米巴多，但它所享受的尊嚴和得到的法律保護卻遠遠超過一個成年的黑猩猩。黑猩猩有感情會思維，而且根據最近的試驗證明，黑猩猩甚至能夠學會某種形式的人類語言。就因為胎兒和我們同屬一個物種，立刻就賦予相應的特殊權利。我不知道能否將「物種主義」的道德〔賴德（Richard Ryder）用語〕置於一個比「種族主義」更合理的地位上，但我知道，這種「物種主義」在進化生物學上是毫無正當的根據的。

在生物學上，按照進化理論關於利他主義應該在什麼水平上表現出來存在著混亂狀態。這種

混亂狀態正好反映出與之平行的，在人類道德中關於利他主義在什麼水平上是可取的——家庭、國家、種族、物種以及一切生物——所存在的混亂狀態。對於群體成員之間從事競爭而相互交惡的情況，甚至連群體選擇論者也會覺得不足為奇。但值得一問的是，群體選擇論者如何決定對哪一級的水平才是重要的呢？如果說選擇在同一物種的群體之間以及在不同物種之間可以進行，那麼選擇為什麼就不能在更高一級的群體之間進行呢？物種組成屬，屬組成目，目組成綱。獅子和羚羊與我們一樣，同屬哺乳綱。難道我們不應該要求獅子「為了哺乳綱的利益」，不要再去殺害羚羊嗎？為了不致使這一綱滅絕，毫無疑問，它們應該去捕食鳥類或爬行動物。可是，照此類推下去，為了使脊椎動物這一門全部永恆地存在下去又該怎樣呢？

運用歸謬法進行論證，同時揭示群體選擇理論無法自圓其說的困境，當然對我很有利，但對於明顯存在的個體的利他行為仍有待解釋。阿德雷竟然說，對於像湯姆森的瞪羚（Thomson's gazelles）的跳躍這種行為，群體選擇是唯一可能的解釋。這種在捕食者面前觸目的猛跳同鳥的警叫聲相似；因為這種跳躍的含意似乎是向其同夥報警，同時明顯地把捕食者的注意力吸引到跳躍者自己身上。我們有責任對這種跳躍行為以及類似現象作出解釋，這就是我在後面幾章中所面臨的問題。

在深入討論之前，我必須為我的信念辯解幾句。我認為，從發生在最最低級的水平上的選擇出發是解釋進化論的最好方法。我的這一信念深受威廉斯（G. C. Williams）的偉大著作《適

應與自然選擇》(Adaptation and Natural Selection)的影響。我要運用的中心觀點，可以追溯到上世紀末本世紀初基因學說尚未出現的日子，那時魏斯曼(A. Weismann)的「種質的延續性」(continuity of the germ-plasm)理論已預示出今日的發展。我將論證，選擇的基本單位，因此也是自我利益的基本單位，既不是物種，也不是群體，嚴格說來，甚至也不是個體，而是遺傳單位基因。對於某些生物學家來講，初聽上去像是一種極端的觀點。我希望，在他們理解了我的真正意思時，他們會同意這種觀點實質上是正統的，儘管表達的方式與眾不同。進行論證需要時間，而我們必須從頭開始，以生命起源為其開端。

第二章 複製基因

天地伊始，一切單一純簡。即使是簡單的宇宙，要說清楚它是怎樣開始形成的真是談何容易。而複雜的生命，或能夠創造生命的生物如何突然出現，而且全部裝備齊全，我想，無疑是一個更難解答的問題。達爾文的自然選擇進化論是令人滿意的，因為它說明了由單一純簡變成錯綜複雜的途徑，說明了雜亂無章的原子如何能分類排列，形成越來越複雜的模型，直至最終創造人類。人們一直試圖揭開人類生存的奧秘，而迄今為止只有達爾文提供的答案是令人信服的。我打算以比一般還要通俗的語言闡明這個偉大的理論，並從進化還未發生以前的年代談起。

達爾文的「適者生存」其實是穩定者生存 (survival of the stable) 這個普遍法則

的各個特殊情況。宇宙為穩定的物質所佔據。所謂穩定的物質，是指原子的聚合體，它具有足夠的穩定性或普遍性而被賦予一個名稱。它可能是一個獨特的原子聚合體，如馬特霍恩（Matterhorn），它存在的時間之長足以值得人們為之命名。穩定的物質也可能是屬於某個種類（class）的實體，如雨點，它們出現得如此頻繁以致理應有一個集合名詞作為名稱，儘管雨點本身存在的時間是短暫的。我們周圍看得見，以及我們認為需要解釋的物質——岩石、銀河，海洋的波濤——在大小不同的程度上都是穩定的原子模型。肥皂泡往往是球狀的，因為這是薄膜充滿氣體時的穩定形狀。在宇宙飛船上，水也是穩定成為球形的液滴狀，但在地球上，由於地球引力的關係，靜止的水的穩定表面是水平的。鹽的結晶體一般是立方體，因為這是把鈉和氯離子聚合

在一起的穩定形式。在太陽裡，最簡單的原子即氫原子不斷熔合成氦原子，因為在那樣的條件下，氦的結構比較穩定。遍佈宇宙各處的星球上，其他各種甚至更為複雜的原子正在形成。依照目前流行的理論，早在開天闢地發出「大砰啞」爆炸聲之時，這些比較複雜的原子已開始形成。我們地球上各種元素也是來源於此。

有時候，在原子相遇時，由於發生化學反應而結合成分子，這些分子具有程度不同的穩定性。它們可能是很大的。一塊鑽石那樣的結晶體可以視為一個單一的分子，其穩定程度是眾所周知的，但同時又是一個十分簡單的分分子，因為它內部的原子結構是無窮無盡地重複的。在現在的生活有機體中，還有其他高度複雜的大分子，它們的複雜性在好幾個水平上表現出來。我們血液中的血

紅蛋白就是典型的蛋白質分子。它是由較小的分子氨基酸的鏈所組成，每個分子包含幾十個排列精確的原子。在血紅蛋白分子裡有五百七十四個氨基酸分子。它們排列成四條互相纏繞在一起的鏈，形成一個立體球形，其結構之錯綜複雜實在使人眼花撩亂。一個血紅蛋白分子的模型看起來像一棵茂密的蒺藜。但和真的蒺藜又不一樣，它並不是雜亂的近似模型，而是毫釐不爽的固定結構。這種結構在一般人體內同樣地重複六萬億億次以上，其模型完全一致。如血紅蛋白這樣的蛋白分子，其酷似蒺藜的形態是穩定的，就是說，它的兩條由序列相同的氨基酸構成的鏈，像兩條彈簧一樣傾向於形成完全相同的立體盤繞模型。在人體內，血紅蛋白蒺藜以每秒約四百萬億個的速度形成它們「喜愛」的形狀，而同時另外一些血紅蛋白以同樣的速度被破壞。

血紅蛋白是個現代分子，人們通常用它來說明原子趨向於形成某種穩定模型的原理。我們在這裡要談的是，遠在地球還沒有生命之前，通過一般的物理或化學過程，分子的某種形式的初步進化現象可能就已存在。沒有必要考慮諸如預見性、目的性、方向性等問題。如果一組原子在受到能量的影響而形成某種穩定的模型，它們往往傾向於保持這種模型。自然選擇的最初形式不過是選擇穩定的形式並拋棄不穩定的形式罷了。這裡面並沒有什麼難以理解的地方。事物的發展只能是這樣。

可是，我們自然不能因此認為，這些原理本身就足以解釋一些結構複雜的實體，如人類的存在。取一定數量的原子放在一起，在某種外界能量的影響下，不停地搖動，有朝一日它們會碰巧

落入正確的模型，於是亞當就會降臨！這是絕對辦不到的。你可以用這個方法把幾十個原子變成一個分子，但一個人有多達一千億億億個原子。如果要製造一個人，你就得搖動你那個生物化學的雞尾酒混合器，搖動的時間之久，就連宇宙存在的漫長歲月與之相比好像只是一眨眼的功夫。即使到了那個時候，你也不會如願以償。在這裡，我們必需求助於達爾文學說的高度概括的理論。有關分子形成的緩慢過程的故事只能講到這兒，其他的該由達爾文的學說去解釋了。

有關生命的起源，我的敘述只能是純理論的。事實上當時並無人在場。在這方面存在很多持對立觀點的學說，但它們也有某些共同的特點。我的概括性的敘述大概與事實不會相去太遠。

生命出現之前，地球上有哪些大量的化學原料，我們不得而知。但很可能有水、二氧化碳、甲烷和氨：它們都是簡單的復合物。就我們所知，它們至少存在於我們太陽系的其他一些行星上。一些化學家曾經試圖模仿地球在遠古時代所具有的化學條件。他們把這些簡單的物質放入一個燒瓶中，並提供如紫外線或電火花之類的能源——原始時代閃電現象的模擬。幾個星期之後，在瓶內通常可以找到一些有趣的東西：一種稀薄的褐色溶液，裡面含有大量的分子，其結構比原來放入瓶內的分子來得複雜。特別是在裡面找到了氨基酸——用以製造蛋白質的構件（building block），蛋白質乃是兩大類生物分子中的一類。在進行這種試驗之前，人們原來認為天然的氨基酸是確定生命是否存在的依據。如果說在火星上發現氨基酸，那麼火星上存在生命似乎是可以肯

定無疑的了。但在今天，氨基酸的存在可能只是意味著在大氣層中存在一些簡單的氣體，還有一些火山，陽光和發生雷鳴的天氣。近年來，在實驗室裡模擬生命存在之前的地球的化學條件，結果獲得了被稱為嘌呤和嘧啶的有機物質。它們是組成遺傳分子脫氧核糖核酸的構件，即 DNA。

「原始湯」的形成想來必然是與此類似過程的結果。生物學家和化學家認為「原始湯」就是大約三十億到四十億年前的海洋。有機物質在某些地方積聚起來，也許在岸邊逐漸乾燥起來的浮垢上，或者在懸浮的微小的水珠中。在受到如太陽的紫外線之類的能量的進一步影響後，它們結合成大一些的分。現今，大有機分子存在的時間不會太長，我們甚至覺察不到它們的存在，它們會很快地被細菌或其他生物所吞噬或破壞。但

細菌以及我們人類都是後來者。所以在那些日子裡，大有機分子可以在稠濃的湯中平安無事地自由漂浮。

到了某一個時刻，一個非凡的分子偶然形成。我們稱之為複製基因（replicator）。它並不見得是那些分子當中最大的或最複雜的。但它具有一種特殊的性質——能夠複製自己的拷貝。看起來這種偶然性非常之小。的確是這樣。發生這種偶然情況的可能性是微乎其微的。在一個人的一生中，實際上可以把這種千年難得一遇的情況視為不可能。這就是為什麼你買的足球彩票永遠不會中頭獎的道理。但是我們人類在估計什麼是可能或不可能發生的時候，我們不習慣於將其放在幾億年這樣長久的時間內去考慮。如果你在一億

年中每星期都購買一次彩票，說不定你會中上幾次頭獎呢。

事實上，一個能複製自己拷貝的分子並不像我們原來所想像那樣難得，這種情況只要發生一次就夠了。我們可以把複製基因當作模型或樣板。我們可以把它想像為由一條複雜的鏈所構成的大分子，鏈本身是由各種類型的起構件作用的分子所組成。在複製基因周圍的湯裡，這種小小的構件多的是。現在讓我們假定每一塊構件都具有吸引其同類的親和力。來自湯裡的這種構件一接觸到它對之有親和力的複製基因的另一部分，它往往就附著在那兒不動。按照這個方式附著在一起的構件會自動地仿照複製基因本身的序列排列起來。這時我們就不難設想，這些構件逐個地連接起來，形成一條穩定的鏈和原來複製基因的形成

過程一模一樣。這個一層一層地逐步堆疊起來的過程可以繼續下去。結晶體就是這樣形成的。另一方面，兩條鏈也有一分為二的可能，這樣就產生兩個複製基因，而每個複製基因還能繼續複製自己的拷貝。

一個更為複雜的可能性是，每塊構件對其同類並無親和力，而對其他的某一類構件卻有互相吸引的親和力。如果情況是這樣，複製基因作為樣板的作用並不產生全似的拷貝，而是某種「反象」，這種「反象」轉過來再產生和原來的正像全似的拷貝，對我們來說，不管原來複製的過程是從正到反或從正到正都無足輕重；但有必要指出，現代的第一個複製基因即 DNA 分子，它所使用的是從正到反的複製過程。值得注意的是，突然間，一種新的「穩定性」產生了。在以前，湯

裡很可能並不存在非常大量的某種特殊類型的複雜分子，因為每一個分子都要依賴於那些碰巧產生特別穩定結構的構件。第一個複製基因一旦誕生了，它必然會迅速地在海洋裡到處擴散它的拷貝，直至較小的構件分子日漸稀少，而其他較大的分子也越來越難得有機會形成。

這樣我們到達了一個具有全都一樣的複製品的大種群的階段。現在，我們必須指出，任何複製過程都具有一個重要的特性：它不可能是完美無缺的。它準會發生差錯。我倒希望這本書裡沒有印刷錯誤，可是如果你細看一下，你可能會發現一兩個差錯。這些差錯也許不至於嚴重地歪曲書中句子的含義，因為它們只不過是「第一代」的錯誤。但我們可以想像一下，在印刷術尚未問世之前，那時候如福音之類的各種書籍都是手抄

的。以抄寫書籍為業的人無論怎樣小心謹慎，他們不可避免地要發生一些差錯，何況有些抄寫員還會心血來潮，有意「改進」一下原文。如果所有的抄寫員都以同一本原著為藍本，那麼原意還不至於受到太大的歪曲。可是，如果手抄本所依據的也是手抄本，而後者也是抄自其他手抄本的話，那麼謬種就開始流傳、積累，其性質也更趨嚴重。我們往往認為抄寫錯誤是樁壞事情，而且我們也難以想像，在人們抄寫的文件中能有什麼樣的錯誤可以認為是勝於原文的。當猶太聖典的編纂人把希伯來文的「年輕婦女」逐譯成希臘文的「處女」時，我想我們至少可以說他們的誤譯發生了意想不到的後果。因為聖典中的預言變成「看哪！一個處女將要受孕並且要養一個兒子——」。不管怎樣，我們將要看到，生物學的複製基因在其複製過程中所造成的錯誤確實能產生改

良的效果的。對生命進化的進程來說，產生一些差錯是不可避免的。原始的複製基因在複製拷貝時其精確程度如何，我們不得而知。今天，它們的後代 DNA 分子和人類所擁有的最精密的複印術相比卻是準確得驚人。然而，差錯最終使進化成為可能。原始的複製基因大概產生過多得多的差錯。不管怎樣，它們出過差錯是肯定無疑的，而且這些差錯是積累性的。

隨著複製錯誤的產生和擴散，原始湯中充滿了由好幾個品種的複製分子組成的種群，而不是清一色的全都一樣的複製品，但都是同一個祖先的「後裔」。它們當中會不會有些品種比其他品種擁有更多的成員？幾乎可以肯定地說：是的。某些品種由於內在的因素會比其他品種來得穩定。某些分子一旦形成後就安於現狀，不像其他分子

那樣易於分裂。在湯裡，這種類型的分子將會相對地多起來，這不僅僅是「長壽」的直接邏輯後果，而且是因為它們有充裕的時間去複製自己的拷貝。因此，長壽的複製基因往往會興旺起來。假定其他條件不變的話，那就會在分子的種群中出現一個朝著壽命變得更長的「進化趨向」。

但其他的條件可能是不相等的。對某一品種的複製基因來說，它具有另外一個甚至更為重要的、為了在種群中傳佈的特性。這就是複製的速度或「生育力」。如果 A 型複製分子複製拷貝的平均速度是每星期一次，而 B 型複製分子則是每小時一次。顯而易見，不需多久，A 型分子就要大為相形見绌。即使 A 型分子的「壽命」再長也無濟於事。因此，湯裡面的分子很可能出現一個朝著「生育力」變得更強的「進化趨向」。複製

基因分子肯定會選擇的第三個特性是複製的準確性。假定 X 型分子與 Y 型分子的壽命同樣長，複製的速度也一樣快，但 X 型分子平均在每十次複製過程中犯一次錯誤，而 Y 型只在每一百次複製過程中犯一次錯誤，那末 Y 型分子肯定要變得多起來。種群中 X 型分子這支隊伍不但要失去它們因錯誤而養育出來的「子孫」，而且還要失去它們所有現存或未來的後代。

如果你對進化論已有所了解的話，你可能會認為上面談到的最後一點似有佯謬之嫌。我們既說複製錯誤是發生進化的必不可少的先決條件，但又說自然選擇有利於高精確度的複製過程。如何能把這兩種說法調和起來？我們認為，總的說來，進化在某種含糊的意義上似乎是件「好事」，尤其是因為人類是進化的產物，而事實上沒有什

麼東西「想要」進化。進化是偶然發生的，不管你願意不願意，儘管複製基因（以及當今的基因）不遺餘力地防止這種情況的發生。莫諾（Jacques Monod）在他紀念斯賓塞（Herbert Spencer）的演講中出色地闡明了這一點。他以幽默的口吻說，「進化論的另一個難以理解的方面是，每一個人都認為他理解進化論！」

讓我們再回到原始湯這個問題上來，現在湯裡已存在一些分子的穩定品種。所謂穩定的意思是，那些分子或是本身存在的時間較長，或是它們能迅速地複製，或是它們能精確無誤地複製。朝著這三種穩定性發展的進化趨向是在下面這個意義上發生的：如果你在兩個不同的時間分別從湯中取樣，後一次的樣品一定含有更大比例的壽

命長或生育力強或複製精確性高的品種。生物學家談到生物的進化時，他所謂的進化實質上就是這個意思，而進化的機制是一樣的——自然選擇。

那麼，我們是否應該把原始的複製基因分子稱為「有生命的」呢？那是無關緊要的。我可以告訴你，「達爾文是世界上最偉大的人物」，而你可能會說，「不，牛頓才是最偉大的嘛」。我希望我們不要再爭論下去了，應該看到，不管我們的爭論結果如何，實質上的結論是不受影響的。我們把牛頓或達爾文稱為偉大的人物也好，不把他們稱為偉大的人物也好，他們兩人的生平事跡和成就是客觀存在的，不會發生任何變化。同樣，複製基因分子的情況很可能就像我所講的那樣，不論我們是否要稱之為「有生命的」。我們當中有太多的人不理解字眼僅僅是供我們使用的工具，

字典裡面的「有生命的」這個詞並不一定指世上某一樣具體的東西。不管我們是否把原始的複製基因稱為有生命的或無生命的，它們的確是生命的祖先；它們是我們的締造者。

論點的第二個重要環節是競爭。達爾文本人也強調過它的重要性，儘管他那時講的是動物和植物，不是分子。原始湯是不足以維持無限量的複製基因分子的。其中一個原因是地球的面積有限，但其他一些限制性因素也是非常重要的。在我們想像當中，那個起著樣板或模型作用的複製基因浮游於原始湯之中，周圍存在大量複製拷貝所必需的小構件分子。但當複製基因變得越來越多時，構件因消耗量亦隨著大增而供不應求，成為珍貴的資源。不同品種或品系的複製基因必然為了爭奪它們而互相搏鬥。我們已經研究過什麼

因素促進那些條件優越的複製基因的繁殖。我們現在可以看到，條件差一些的品種事實上由於競爭的結果而變得日漸稀少，最後它們中間一些品系難逃絕種的命運。複製基因的各種品種之間發生過你死我活的搏鬥。它們不知道它們在進行生存鬥爭，也不會因之而感到煩惱。複製基因在進行這種鬥爭時不動任何感情，更不用說會引起哪一方的惡感了。但在某種意義上說，它們的確是在進行生死存亡的鬥爭，因為任何導致產生更高一級穩定性的複製錯誤，或以新方法削弱對手的穩定性的複製錯誤，都會自動地得以延續下來並成倍地增長。改良的過程是積累性的。加強自身的穩定性或削弱對手的穩定性的方法變得更巧妙，更富有成效。一些複製基因甚至「發現」了一些方法，通過化學途徑分裂對方品種的分子，並利用分裂出來的構件來複製自己的拷貝。這些原始

肉食動物在消滅競爭的對手的時候同時攝取食物。其他的複製基因也許發現了如何用化學方法，或把自己裹在一層蛋白質之中來保衛自己。這也許就是第一批生命細胞的成長過程。複製基因的出現不僅僅是為了生存，而且是為它們自己製造容器，即賴以生存的運載工具。能夠生存下來的複製基因都是那些為自己構造了生存機器以安居其中的複製基因。最原始的生存機器也許僅僅是一層保護衣。後來，新競爭對手陸續出現，它們擁有更優良、更有效的生存機器，因此生存鬥爭隨之逐漸激化。生存機器的體積越來越大，其結構也漸臻複雜。這是一個積累和漸進的過程。

隨著時間的推移，複製基因為了保證自己在世界上得以存在下去而採用的技巧和計謀也逐漸改進，但這種改進有沒有止境呢？用以改良的時

間是無窮無盡的。一千年的變化會產生什麼樣的怪誕的自我保存機器呢？經過四十億年，古代的複製基因又會有什麼樣的命運呢？它們沒有消失，因為它們是掌握生存藝術的老手。但在今日，別以為它們還會浮游於海洋之中了。很久以前，它們已經放棄了這種自由自在的生活方式了。在今天，它們群集相處，安穩地寄居在龐大的步履蹣跚的「機器」人體內，與外界隔開來，通過迂迴曲折的間接途徑與外部世界聯繫，並通過遙控操縱外部世界。它們存在於你和我的軀體內；它們創造了我們，創造了我們的肉體和心靈；而保存它們正是我們存在的終極理由。這些複製基因源遠流長。今天，我們稱它們為基因，而我們就是它們的生存機器。

第三章 不朽的螺旋圈

我們是生存機器，但這裡「我們」並不單指人，它包括一切動物、植物、細菌和病毒。地球上生存機器的總數很難計算，甚至物種的總數也不得而知。僅就昆蟲來說，據估計，現存的物種大約有三百萬種，而個體昆蟲可能有一百億億只。

不同種類的生存機器具有千變萬化、種類紛繁的外部形狀和內臟器官。章魚同小鼠毫無共同之處。而這兩者又和橡樹迥然不同。但它們的基本化學結構卻相當一致，尤其是它們所擁有的複製基因，同我們——從大象到細菌——體內的分子基本上同屬一種類型。我們都是同一種複製基因——即人們稱之為 DNA 的分子——的生存機器。但生存在世上的方式卻大不相同，因而複製基因製造了大量各種各樣的生存機器供其利用。猴子是保存

基因在樹上生活的機器，魚是保存基因在水中生活的機器，甚至還有一種小蟲，是保存基因在德國啤酒杯草墊中生活的機器。DNA 的活動方式真是神秘莫測。

為簡便起見，我把由 DNA 構成的現代基因講得幾乎和原始湯中的第一批複製基因一樣。這對論證關係不大，但事實可能並非如此。原始複製基因可能是一種同 DNA 相近似的分子，也可能完全不同，如果是後一種情況的話，我們不妨說，複製基因的生存機器是在一個較後的階段為 DNA 所奪取。如上述情況屬實，那麼原始複製基因已被徹底消滅，因為在現代生存機器中已毫無它們的蹤跡。根據這樣的推斷，凱恩斯-史密斯 (A. G. Cairns-Smith) 提出了一個饒有興趣的看法，他認為我們的祖先，即第一批複製基因

可能根本不是有機分子，而是無機的結晶體——某些礦物和小塊粘土等。且不論 DNA 是否是掠奪者，它是今日的主宰，這是毋庸置疑的，除非像我在最後一章中所試圖提出來的見解那樣，一種新的掠奪力量現在正在興起。

一個 DNA 分子是一條由構件組成的長鏈，這些構件即稱為核苷酸的小分子。就同蛋白質分子是氨基酸鏈一樣，DNA 分子是核苷酸鏈。DNA 分子大小不能為肉眼所見，但它的確切形狀已用間接的方法巧妙地揭示了出來。它由一對核苷酸鏈組成，兩條鏈相互交織，呈雅緻的螺旋形；這就是「雙螺旋」或「不朽的螺旋圈」。核苷酸構件僅有四種，可以把它們簡稱為 A、T、C 和 G。在所有動物和植物中這四種都是一樣的，所不同的是它們纏繞交織在一起的順序不一樣。人類的 G

構件同蝸牛的 G 構件完全相同。但人類構件的序列不僅同蝸牛的不同，而且人類不同個體之間的序列也不相同，雖然在差別程度上略小一些（同卵雙胞胎的特殊情況除外）。

我們的 DNA 寄居在我們體內。它不是集中在體內的某一特定的部分，而是分佈在所有細胞之中。人體平均大約由一千萬億（一千零一十五）個細胞組成。除某些特殊情況我們可以不予以考慮外，每個細胞都含有該人體的 DNA 的一套完整的拷貝。這一 DNA 可以認為是一組有關如何製造一個人體的指令。以核甘酸的 A、T、C、G 字母表來表示。這種情況就像在一幢巨大的建築物中，每間房間裡都有一隻「書櫥」，而「書櫥」裡存放著建築師建造整幢建築物的設計圖。每個細胞中的這種「書櫥」稱為胞核。建築師的這種設計

圖人類共有四十六「卷」，我們稱它們為染色體。在不同的物種中，其數量也不同。染色體在顯微鏡下是可見的，形狀像一條一條長線。基因就沿著這些染色體有次序地排列著。但要判斷基因之間首尾相接的地方卻是困難的，而且事實上甚至可能是無意義的。幸好，本章就要表明，這點同我們的論題關係不大。

我將利用建築師的設計圖這一比喻，把比喻的語言同專業的語言隨意地混在一起來進行敘述。「卷」同染色體這兩個詞將交替使用。而「頁」則同基因暫且互換使用，儘管基因相互之間的界線不像書頁那樣分明。我們將在很長的篇幅中使用這一比喻。待這一比喻不能解決問題時，我將再引用其他的比喻。這裡順便提一下，當然是沒

有「建築師」這回事，DNA 指令是由自然選擇安排的。

DNA 分子做的兩件重要事情是：第一，它們進行複製，就是說進行自身複製。自有生命以來，這樣的複製活動就從未中斷過。現在 DNA 分子對於自身複製確已技巧精湛，駕輕就熟了。一個成年人，全身有一千零一十五個細胞，但在胚胎時，最初只是一個單細胞，擁有建築師藍圖的一個原版拷貝。這個單細胞一分為二，兩個細胞各自把自己的那卷藍圖拷貝接受了過來。細胞依次再按四、八、十六、三十二等倍數分裂，直到幾十億。每次分裂，DNA 的藍圖都毫不走樣地拷貝了下來，極少發生差錯。

講 DNA 的複製只是一個方面。但如果 DNA 真的是建造一個人體的一套藍圖的話，又如何按藍

圖開展工作呢？它們將如何轉變成人體的組織呢？這就是我要講的 DNA 做的第二件重要事情。它間接地監督製造了不同種類的分子——蛋白質。在前一章中提到過的血紅蛋白就是種類極為繁多的蛋白質分子中的一個例子。以四個字母構成的核甘酸字母表所表示的 DNA 密碼信息，通過機械的簡單形式翻譯成另一種字母表。這就是拼寫出的蛋白質分子的氨基酸字母表。

製造蛋白質似乎同製造人體還有一大段距離，但它卻是向製造人體這一方向前進的最初一小步。蛋白質不僅是構成人體組織的主要成分，而且它們還對細胞內一切化學過程進行靈敏的控制，在準確的時間和準確的地點，有選擇地使這種化學過程繼續或停止。這一過程最後到底如何發展成為一個嬰兒說來話長，胚胎學家要花費幾十年，

也許幾世紀的時間才能研究出來。但這一過程發展的最後結果是個嬰兒，卻是一個確鑿無疑的事實。基因確實間接地控制著人體的製造，其影響全然是單向的：後天獲得的特性是不能遺傳的。不論你一生獲得的聰明才智有多少，絕不會有點滴經由遺傳途徑傳給你的子女。新一代都是從零開始。人體只不過是基因保持自己不變的一種手段。

基因控制胚胎發育這一事實在進化上的重要意義在於：它意味著，基因對其自身的今後生存至少要負部分責任，因為它們的生存要取決於它們寄居其中，並幫助建造的人體的效能。很久以前，自然選擇是由自由漂浮在原始湯中的複製基因的差別性生存所構成。如今，自然選擇有利於能熟練地製造生存機器的複製基因，即能嫻熟地

控制胚胎發育的基因。在這方面，複製基因和過去一樣是沒有自覺性和目的性的。相互競爭的分子之間那種憑借各自的長壽、生殖力以及精確複製的能力來進行的自動選擇，像在遙遠的時代一樣，仍在盲目地、不可避免地繼續。基因沒有先見之明，它們事先並不進行籌劃。基因就是如此，某些基因比其他一些基因更甚。情況就是這樣。但決定基因長壽和生殖力的特性並不像原來那樣簡單，遠遠不是那樣簡單。

近年來（指過去的六億年左右），複製基因在建造生存機器的工藝學上取得了顯著的成就，如肌肉、心臟和眼睛（經歷幾次單獨的進化過程）。在那以前，作為複製基因，它們生活方式的基本特點已有了根本的改變。我們如果要想將

我們的論證繼續下去的話，我們需要對此有所了解。

關於現代複製基因，要了解的第一件事就是，它具有高度群居性。生存機器是一種運載工具，它包含的不只是一個基因而是成千上萬。製造人體是一種相互配合的、錯綜複雜的冒險事業，為了共同的事業，某一個基因所作出的貢獻和另一個基因所作出的貢獻幾乎是分不開的。一個基因對人體的各個不同部分會產生許多不同的影響。人體的某一部分會受到許多基因的影響，而任何一個基因所起的作用都依賴於同許多其他基因間的相互作用。某些基因充當主基因，控制一組其他基因的活動。用比擬的說法，就是藍圖的任何一頁對建築物的許多不同部分都提供了參考內容，

而每一頁只有作為和其他許多頁的相互參照的資料才有意義。

基因的這種錯綜複雜的相互依賴性可能會使你感到迷惑不解，我們為什麼要用「基因」這個詞呢？為什麼不用像「基因復合體」（gene complex）這樣一個集合名詞呢？我們認為，從許多方面來講，這確實是一個相當好的主意。但如果我們從另一個角度去考慮問題，那麼把基因復合體想像為分成若干相互分離的複製基因也是講得通的。問題的出現是由於性現象的存在。有性生殖具有混和基因的作用，就是說任何一個個體只不過是壽命不長的基因組合體的臨時運載工具。任何一個個體的基因組合（combination）的生存時間可能是短暫的，但基因本身卻能夠生存很久。它們的道路相互交

又再交叉，在延續不斷世代中一個基因可以被視為一個單位，它通過一系列的個體的延續生存下去。這就是本章將要展開的中心論題。我所非常尊重的同事中有些人固執地拒絕接受這一論點。因此，如果我在論證時好像有點嚙嚙，那就請原諒吧！首先我必須就涉及性的一些事實扼要地加以闡明。

我曾講過，建造一個人體的藍圖是用四十六卷寫成的。事實上，這是一種過分簡單化隨講法。真實情況是相當離奇的。四十六條染色體由二十三對染色體構成。我們不妨說每個細胞核內都存放著兩套二十三卷的可相互替換的藍圖。我們可以稱它們為卷一 a 卷一 b，卷二 a 卷二 b——直至卷二十三 a 卷二十三 b。當然我用以識別每一卷以及此後的每一頁的數字是任意選定的。

我們從父親或母親那裡接受每一條完整的染色體，它們分別在精巢和卵巢內裝配而成。比方說卷一 a，卷二 a，卷三 a——來自父親，卷一 b，卷二 b，卷三 b——來自母親。儘管實際上難以辦到，但理論上你能夠用一架顯微鏡觀察你的任何一個細胞內的四十六條染色體，並區別哪二十三條是來自父親，哪二十三條是來自母親。

其實成對的染色體並不終生貼在一起，甚至相互也不接近。那麼在什麼意義上講它們是「成對」的呢？說它們是成對的意思是：可以認為原先來自父親的每一卷都能夠逐頁地直接代替原先來自母親的對應的某一卷。舉例說，卷十三 a 的第六頁和卷十三 b 的第六頁可能都是「管」眼睛的顏色的，也許其中上頁說的是「藍色」，而另外一頁說的是「棕色」。有時可供替換的兩頁是

全似的，但在其他情況下，如在我們舉的眼睛顏色的例子中，它們互相不同。如果它們做出了相互矛盾的「推薦」，人體怎麼辦呢？有各押不同的結果。有時這一頁的影響大於另一頁。在剛才所舉的眼睛顏色的例子中，這個人實際上可能是生了一雙棕色的眼睛，因為製造藍色眼睛的指令可能在建造人體的過程中被置之不理。儘管如此，這不會阻止製造藍眼睛的指令繼續傳遞到後代去。一個這樣被置之不理的基因我們稱它為隱性基因。與隱性基因相對的是顯性基因。管棕色眼睛的基因與管藍色眼睛的基因相比，前者處于優勢。只有相關頁的兩個拷貝都一致推薦藍眼睛，一個人才會得到一雙藍眼睛。更常見的情況是，兩個可供替換的基因不全似時，結果是達成某種類型的妥協——把人體建成一個居間的模樣，或一種完全不同的模樣。

當兩個基因，如管棕色眼睛基因和管藍色眼睛基因，爭奪染色體上的同一個位置時，我們把其中一個稱為另一個的等位基因。為了我們的目的，等位基因同競爭對手是同義詞。試把建築師一卷一卷的藍圖想像成一本本的活頁夾，其中的活頁能夠抽出並能互相交換。每一本卷十三必然會有一張第六頁，但好幾張第六頁都能進入活頁夾，夾在第五頁同第七頁之間。一個版本寫著「藍色眼睛」；另一個版本可能寫著「棕色眼睛」：整個種群中還可能有其他一些版本寫出其他的顏色如綠色。也許有六個可供替換的等位基因佔據著分散於整個種群裡的第十三條染色體第六頁的位置。每人只有兩卷卷十三染色體。因此，在第六頁的位置上最多只能有兩個等位基因。如一個有藍眼睛的人，他可能有同一個等位基因

的兩個拷貝，或者他可以在整個種群裡的六個可供替換的等位基因當中任選兩個。

當然你不可能真的到整個種群的基因庫裡去選擇自己的基因。任何時候，全部基因都在個體生存機器內緊密地結合在一起。我們每人在胚胎時就接受了全部基因，對此我們無能為力。然而從長遠來講，把整個種群的基因統稱為基因庫還是有意義的。事實上這是遺傳學家們所用的一個專門術語。基因庫是一個相當有用的抽象概念，因為性活動把基因混合起來，儘管這是一個經過仔細安排的過程。特別是類似從活頁夾中把一頁頁、一迭迭抽出並相互交換的情況的確在進行，我們很快就會看到。我已經敘述了一個細胞分裂為兩個新細胞的正常分裂情況。每個分裂出來的細胞都接受了所有四十六條染色體的一份完整拷

貝。這種正常的細胞分裂稱為有絲分裂。但還有一種細胞分裂叫作減數分裂。減數分裂只發生在性細胞即精子和卵子的產生過程中。精子和卵子在我們的細胞中有其獨特的一面，那就是它們只有二十三條，而不是四十六條染色體。這個數字當然恰巧是四十六的一半。這對它們受精或授精之後融合在一起以便製造一個新個體是何等的方便！減數分裂是一種特殊類型的細胞分裂，只發生在精巢和卵巢中。在這個過程中，一個具有完整的雙倍共四十六條染色體的細胞，分裂成只有單倍共二十三條染色體的性細胞（皆以人體的染色體數目為例）。

一個有二十三條染色體的精子，是由精巢內具有四十六條染色體的一個普通細胞進行減數分裂所產生。到底哪二十三條染色體進入一個精子

細胞呢？一個精子不應得到任何的二十三條染色體，這點顯然很重要，也即它不可以有兩個拷貝的卷十三，而卷十七卻一個拷貝也沒有。一個個體可以把全部來自其母親的染色體賦予他的一個精子（即卷一 b，卷二 b，卷三 b—卷二十三 b），這在理論上是可能的。在這種不太可能發生的情況中，一個以這類精子受孕的兒童，她的一半基因是繼承其祖母的，而沒有繼承其祖父的。但事實上這種總額的全染色體的分佈是不會發生的。實際情況要複雜得多。請不要忘記，一卷卷的藍圖（染色體）是作為活頁夾來看待的。在製造精子期間，某一卷藍圖的許多單頁或者說一迭一迭的單頁被抽出並和可供替換的另一卷的對應單頁相互交換。因此，某一具體精子細胞的卷一的構成方式可能是前面六十五頁取自卷一 a，第六十六頁直到最後一頁取自卷一 b。這一精子細

胞的其他二十二卷以相似的方式組成。因此，即使一個人的所有精子的二十三條染色體都是由同一組的四十六條染色體的片斷所構成，他所製造的每一個精子細胞卻都是獨特的。卵子以類似的方式在卵巢內製造，而且它們也各具特色，都不相同。

實際生活裡的這種混合構成法已為人們所熟知。在精子（或卵子）的製造過程中，每條父體染色體的一些片斷分離出來，同完全相應的母體染色體的一些片斷相互交換位置（請記住，我們在講的是最初來自製造這個精子的某個體的父母的染色體，也即由這一精子受精最終所生的兒童的祖父母的染色體）。這種染色體片斷的交換過程稱為交換（crossover）。這是對本書全部論證至關重要的一點。就是說，如果你用顯微鏡觀

察一下你自己的一個精子（如果是女性。即為卵子）的染色體，並試圖去辨認哪些染色體本來是父親的，哪些本來是母親的，這樣做將會是徒勞的（這同一般的體細胞形成鮮明對照，見第三十三頁）。精子中的任何一條染色體都是一種湊合物，即母親基因同父親基因的嵌合體。

以書頁比作基因的比喻從這裡開始不能再用了。在活頁夾中，可以將完整的一頁插進去、拿掉或交換，但不足一頁的碎片卻辦不到。但基因復合體只是一長串核甘酸字母，並不明顯地分為一些各自分離的書頁。當然蛋白質鏈信息的頭和蛋白質鏈信息的尾都有專門符號，即同蛋白質信息本身一樣，都以同樣四個字母的字母表表示。在這兩個標點符號之間就最製造一個蛋白質的密碼指令。如果願意，我們可以把一個基因理解為

頭和尾符號之間的核甘酸字母序列和一條蛋白質鏈的編碼。我們用順反子 (cistron) 這個詞表示具有這樣定義的單位。有些人將基因和順反子當作可以相互通用的兩個詞來使用。但交換卻不遵守順反子之間的界限。不僅順反子之間可以發生分裂，順反子內也可發生分裂。就好像建築師的藍圖是畫在四十六卷自動收報機的紙條上，而不是分開的一頁一頁的紙上一樣。順反子無固定的長度。只有看紙條上的符號，尋找信息頭和信息尾的符號才能找到前一個順反子到何處為止，下一個順反子在何處開始。交換表現為這樣的過程：取出相配的父方同母方的紙條，剪下並交換其相配的部分，不論它們上面畫的是什麼。

本書書名中所用的基因這個詞不是指單個的順反子，而是某種更細緻複雜的東西。我下的定

義不會適合每個人的口味，但對於基因又沒有一個普遍接受的定義。即使有，定義也不是神聖不可侵犯的東西。如果我們的定義下得既明確而又不模稜兩可，按我們喜歡的方式給一個詞下一個適用於我們自己的目的的定義也未嘗不可。我要用的定義來源於威廉斯。基因的定義是：染色體物質的任何一部分，它能夠作為一個自然選擇的單位連續若干代起作用。用前面一章中的話來說，基因就是進行高度精確複製的複製基因。精確複製的能力是通過拷貝形式取得長壽的另一種講法，我將把它簡稱為長壽。這一定義的正確性還需要進一步證明。

無論根據何種定義，基因必須是染色體的一部分。問題是這一部分有多大，即多少長的自動收報機用的紙條？讓我們設想紙條上相鄰密碼字

母的任何一個序列；稱這一序列為遺傳單位。它也許是一個順反子內的只有十個字母的序列；它也許是一個有八個順反子的序列；可能它的頭和尾都在順反子的中段。它一定會同其他遺傳單位相互重迭。它會包括更小的遺傳單位，而且也會構成更大遺傳單位的一部分。且不論其長短如何，為了便於進行現在的論證起見，我們就稱之為遺傳單位。它只不過是染色體的一段，同染色體的其餘部分無任何實質性差別。

現在，下面這點是很重要的：遺傳單位越短，它生存的時間——以世代計——可能就越長。特別是它被一次交換所分裂的可能性就越小。假定按平均數計算，減數分裂每產生一個精子或卵子，整條染色體就有可能經歷一次交換，而且這種交換可能發生在染色體的任何一段上。如果我們設想

這是一個很大的遺傳單位，比如說是染色體的一半長，那麼每次發生減數分裂時，這一遺傳單位分裂的機會是五十%。如果我們所設想的這一遺傳單位只有染色體的一%那麼長，我們可以認為，在任何一次減數分裂中，它分裂的機會只有一%。這就是說，這一遺傳單位能夠在該個體的後代中生存許多代。一個順反子很可能比一條染色體的一%還要短得多。甚至一組相鄰的幾個順反子在被交換所分解之前能夠活上很多代。

遺傳單位的平均估計壽命可以很方便地用世代來表示，而世代也可轉換為年數。如果我們把整條染色體作為假定的遺傳單位，它的生活史也只不過延續一代而已。現在假定 a 是你的染色體，是從你父親那裡繼承下來的，那麼它是在你受孕之前不久，在你父親的一個精巢內製造出來

的。在此之前，世界有史以來，它從未存在過。這個遺傳單位是減數分裂混合過程的產物，即將你祖父和祖母的一些染色體片段撮合在一起。這一遺傳單位被置於某一具體精子內，因而它是獨特的。這個精子是幾百萬個精子中的一個，它隨這支龐大的微型船船隊揚帆航行，駛進你的母體。這個具體的精子（除非你是非同卵的雙胞胎）是船隊中唯一在你母親的一個卵子中找倒停泊港的一條船。這就是你所以存在的理由。我們所設想的這一遺傳單位，即你的八 a 染色體，開始同你的遺傳物質的其他部分一起進行自身複製。現在它以複製品的形式存在於你的全身。但在輪到你要生小孩時，就在你製造卵子（或精子）時，這條染色體也隨之被破壞。這條染色體的一些片斷將同你母親的八 b 染色體的一些片斷相互交換。在任何一個性細胞中將要產生一條新生的染色體

八，它比老的可能「好些」，也可能「壞些」。但除非是一個非常難得的巧合，否則它肯定是與眾不同的，是獨一無二的。染色體的壽命是一代。

一個較小的遺傳單位，比方說是你的染色體八 a 的一%那麼長，它的壽命有多長呢？這個遺傳單位也是來自你的父親，但很可能原來不是在他體內裝配的。根據前面的推理，九十九%的可能是他從父親或母親那裡完整無缺地接受過來的。現在我們就假設是從他的母親，也就是你的祖母那裡接受來的。同樣九十九%的可能她也是從她的父親或母親那裡完整無缺地接受來的。如果我們追根尋跡地查考一個遺傳小單位的祖先，我們最終會找到它的最初創造者。在某一個階段，這一遺傳單位肯定是在你的一個祖先的精巢或卵巢內首次創造出來的。

讓我再重複講一遍我用的「創造」這個詞所包含的頗為特殊的意義。我們設想的那些構成遺傳單位的較小亞單位可能很久以前就已存在了。我們講遺傳單位是在某一特定時刻創造的，意思只是說，構成遺傳單位的那種亞單位的特殊排列方式在這一時刻之前不存在。也許這一創造的時間相當近，例如就在你祖父或祖母體內發生的。但如果我們設想的是一個非常小的遺傳單位，它就可能是由一個非常遙遠的祖先第一次裝配的，它也許是人類之前的一個類人猿。而且你體內的遺傳小單位今後同樣也可以延續很久，完整無缺地一代接一代地傳遞下去。

同樣不要忘記的是，一個個體的後代不是單線的，而是有分枝的。不論「創造」你的這一特定短染色體八 a 的是你哪位祖先，他或她，除你

之外，很可能還有許多其他後代。你的一個遺傳單位也可能存在於你的第二代堂（表）兄弟姐妹體內。它可能存在於我體內，存在於內閣總理的體內，也可能存在於你的狗的體內。因為如果我們上溯得足夠遠的話，我們都有著共同的祖先。就是這個遺傳小單位也可能是碰巧經過幾次獨立的裝配：如果這一遺傳單位是小的，這種巧合不是十分不可能的。但是即使是一個近親，也不太可能同你共有一整條染色體。遺傳單位越小，同另外一個個體共有一整條染色體的可能性就越大，即以拷貝的形式在世上體現許多次的可能性就越大。

一些先前存在的亞單位，通過交換偶然聚合在一起是組成一個新的遺傳單位的通常方式。另外一個方式稱為基因點突變（point

mutation)。這種方式雖然少見，但在進化上具有重大意義。一個基因點突變就相當於書中單獨一個字母的印刷錯誤。這種情況儘管不多，但顯而易見，遺傳單位越長，它在某點上被突變所改變的可能性就越大。

另外一種不常見的，但具有重要遠期後果的錯誤或突變叫做倒位。染色體把自身的一段在兩端分離出來，頭尾顛倒後，按這種顛倒的位置重新連接上去。按照先前的類比方法，有必要對某些頁碼重新進行編號。有時染色體的某些部分不單單是倒位，而是連接到染色體完全不同的部位上，或者甚至和一條完全不同的染色體結合在一起。這種情形如同將一本活頁夾中的一迭活頁紙換到了另一本中去。雖然這種類型的錯誤通常是災難性的，但它有時能使一些碰巧在一起工作得

很好的遺傳物質的片段緊密地結成連鎖，這就是其重要性之所在。也許以倒位方式可以把兩個順反子緊密地結合在一起。它們只有在一起的時候才能產生有益的效果，即以某種方式互相補充或互相加強。然後，自然選擇往往有利於以這種方式構成的新「遺傳單位」，因此這種遺傳單位將會在今後的種群中擴散開來。基因複合體在過去悠久的年代中可能就是以這種方式全面地進行再排列或「編輯」的。

這方面最好的一個例子涉及稱為擬態（mimicry）的現象。某些蝴蝶有一種令人厭惡的怪味，它們的色彩通常是鮮艷奪目，華麗異常。鳥類就是借它們這種「警戒性」的標誌學會躲避它們的。於是一些並無這種令人厭惡怪味的其他種蝴蝶就乘機利用這種現象。它們模擬那些味道

怪異的蝴蝶。於是它們生下來就具有和那些味道怪異的蝴蝶差不多的顏色和形狀，但味道不同。它們時常使人類的博物學家上當，也時常使鳥類上當。一隻鳥如果吃過真正有怪異味道的蝴蝶，通常就要避開所有看上去一樣的蝴蝶，模擬者也包括在內。因此自然選擇有利於能促進擬態行為的基因。擬態就是這樣進化來的。

「味道怪異」的蝴蝶有許多不同的種類，它們看上去並不都是一樣。一個模擬者不可能像所有的「味道怪異」的蝴蝶。因此，它們必需模擬某一特定味道怪異的蝴蝶種類。任何具體的模擬者種類一般都專門善於模仿某一具體的味道怪異的種類。但有些種類的模擬者卻有一種非常奇特的行為。這些種類中的某些個體模仿某一味道怪異的種類，而其他一些個體則模仿另外一個種類。

任何個體，如果它是中間型的或者試圖兩個種類都模仿，它很快就會被吃掉。但蝴蝶不會生來就是這樣的。一個個體要麼肯定是雄性，要麼肯定是雌性，同樣，一個個體的蝴蝶要麼模仿這一味道怪異的種類，要麼模仿另外一種。一個蝴蝶可能模仿種類 A，而其「兄弟」可能模仿種類 B。

一個個體是模仿種類 A 還是模仿種類 B，看來似乎只取決於一個基因。但一個基因怎麼能決定模擬的各個方面——顏色，形狀，花紋的樣式，飛行的節奏呢？回答是，一個理解為順反子的基因大概是不可能的，但通過倒位和遺傳物質的其他偶然性的重新排列所完成的無意識的和自動的「編輯工作」，一大群過去分開的舊基因得以在一條染色體上結合成一個緊密的連鎖群。整個連鎖群像一個基因一樣行動（根據我們的定義，它

現在的確是一個單一的基因)。它也有一個「等位基因」，這等位基因其實是另外一個連鎖群。一個連鎖群含有模仿種類 A 的順反子，而另一個連鎖群則含有模仿種類 B 的順反子。每一連鎖群很少被交換所分裂，因此在自然界中從未見到中間型的蝴蝶。但如果在實驗室內大量餵養蝴蝶，這種中間型偶爾也會出現。

我用基因這個詞來指一個遺傳單位，單位之小足以延續許多代，而且能以許多拷貝的形式在周圍散佈。這不是一種要麼全對要麼全錯的刻板僵化的定義，而是像「大」或「老」的定義一樣，是一種含意逐漸模糊的定義。一段染色體越是容易被交換所分裂，或被各種類型的突變所改變，它同我所謂的基因在意義上就越不相符。一個順反子大概可以稱得上是基因，但比順反子大些的

單位也應算基因。十二個順反子可能在一條染色體上相互結合得如此緊密，以致對我們來說可以算是一個能長久存在的遺傳單位。蝴蝶裡的擬態群就是一個很好的例子。在順反子離開一個個體進入下一代，在它們乘著精子或卵子進入下一代時，它們可能發現小船還載有它們在前一次航行時的近鄰。這些近鄰就是在這次開始於遙遠的祖先體內的漫長航行中，它們曾與之同船的夥伴。同一條染色體上相鄰的順反子組成一隊緊密聯結在一起的旅行夥伴，減數分裂的時機一到，它們經常能夠登上同一條船，分開的情況很少。

嚴格地說，本書既不應叫做自私的順反子，也不應叫做自私的染色體，而應命名為略為自私的染色體大段和甚至更加自私的染色體小段。但應該說，這樣的書名至少是不那麼吸引人。既然

我把基因描繪成能夠延續許多世代的一小段染色體，因此，我以《自私的基因》作為本書的書名。

現在我們又回到了第一章結尾的地方。在那裡我們已經看到，在任何稱得上是自然選擇的基本單位的實體中，都會發現自私性。我們也已看到，有人認為物種是自然選擇單位，而另有些人則認為物種中的種群或群體是自然選擇單位，還有人認為個體是自然選擇單位。我曾講過，我寧可把基因看作是自然選擇的基本單位，因而也是自我利益的基本單位。我剛才所做的就是要給基因下這樣的定義，以便令人信服地證明我的論點的正確性。

自然選擇的最普通形式是指實體的差別性生存。某些實體存在下去，而另一些則死亡。但為了使這種選擇性死亡能夠對世界產生影響，一個

附加條件必須得到滿足。每個實體必須以許多拷貝的形式存在，而且至少某些實體必須有潛在的能力以拷貝的形式生存一段相當長的進化時間。小的遺傳單位有這種特性，而個體、群體和物種卻沒有。孟德爾（Gregor Mendel）證明，遺傳單位實際上可以認為是一種不可分割和獨立的微粒。這是他的一項偉大的成就。現在我們知道，這種講法未免有點過分簡單。甚至順反子偶然也是可分的，而且在同一條染色體上的任何兩個基因都不是完全獨立的。我剛才所做的就是要把基因描繪為一個這樣的遺傳單位，它在相當大的程度上接近不可分的顆粒性這一典型。基因並不是不可分的，但很少分開。基因在任何具體個體中要麼肯定存在要麼肯定不存在。一個基因完整無損地從祖父母傳到孫子女，逕直通過中間世代而不同其他基因混合。如果基因不斷地相互混和，

我們現在所理解的自然選擇就是不可能的了。順便提一句，這一點還在達爾文在世時就已被證實，而且使達爾文感到莫大的憂慮。因為那時人們認為遺傳是一個混和過程。孟德爾的發現那時已經發表，這本來是可以解除達爾文的焦慮的，但天啊，他卻一直不知道這件事。達爾文和孟德爾都去世之後許多年，似乎才有人讀到這篇文章。孟德爾也許沒有認識到他的發現的重要意義，否則他可能會寫信告訴達爾文的。

基因的顆粒性的另一個方面是，它不會衰老，即使是活了一百萬年的基因也不會比它僅活了一百年更有可能死去。它一代一代地從一個個體轉到另一個個體，用它自己的方式和為了它自己的目的，操縱著一個又一個的個體；它在一代接一

代的個體陷入衰老死亡之前拋棄這些將要死亡的個體。

基因是不朽的，或者更確切地說，它們被描繪為接近於值得賦予不朽稱號的遺傳實體。我們作為在這個世界上的個體生存機器，期望能夠多活幾十年，但世界上的基因可望生存的時間，不是幾十年，而是以千百萬年計算。

在有性生殖的物種中，作為遺傳單位的個體因為體積太大而且壽命也太短，而不能成為有意義的自然選擇單位。由個體組成的群體甚至是更大的單位。在遺傳學的意義上，個體和群體像天空中的雲彩，或者像沙漠中的塵暴。它們是些臨時的聚合體或聯合體，在進化的過程中是不穩定的。種群可以延續一個長時期，但因為它們不斷地同其他種群混合，從而失去它們的特性。它們

也受到內部演化的影響。一個種群還不足以成為一個自然選擇的單位，因為它不是一個有足夠獨立性的實體。它的穩定性和一致性也不足，不能優先於其他種群而被「選怪」。

一個個體在其持續存在時看起來相當獨立，但很可惜，這種狀態能維持多久呢？每一個個體都是獨特的。在每個實體僅有一個拷貝的情況下，在實體之間進行選擇是不可能實現進化的！有性生殖不等於複製。就像一個種群被其他種群所玷污的情況一樣，一個個體的後代也會被其配偶的後代所玷污，你的子女只一半是你，而你的孫子孫女只是你的四分之一。經過幾代之後，你所能指望的，最多是一大批後代，他們之中每個人只具有你的極小一部分——幾個基因而已，即使他們有些還姓你的姓，情況也是如此。

個體是不穩定的，它們在不停地消失。染色體也像打出去不久的一副牌一樣，混和以致被湮沒。但牌本身雖經洗牌而仍存在。這裡，牌就是基因。基因不會被交換所破壞，只是調換夥伴再繼續前進。它們繼續前進是理所當然的，這是它們的本性。它們是複製基因，而我們則是它們的生存機器。我們完成我們的職責後就被棄之一旁，但基因卻是地質時代的居民：基因是永存的。

基因像鑽石一樣長存，但同鑽石長存的方式又不盡相同。長存的一塊塊的鑽石水晶體，它們以不變的原子模型存在。但 DNA 分子不具備這種永恆性。任何一個具體的 DNA 分子的生命都相當短促，也許只有幾個月時間，但肯定不會超過一個人的一生時間。但一個 DNA 分子在理論上能夠以自己的拷貝形式生存一億年。此外，一個具體

基因的拷貝就像原始湯中的古代複製基因一樣，可以分佈到整個世界。所不同的是，這些基因拷貝的現代版本都有條不紊地裝入了生存機器的體內。

我所說的一切都是為了要強調，基因通過拷貝形式的存在幾乎是永恆的，這種永恆性表明了基因的特性。將基因解釋為一個順反子適用於某些論題，但運用於進化論，定義就需要擴大。擴大的程度則取決於定義的用途。我們需要找到自然選擇的一個切合實際的單位。要做到這點，首先要鑒別出一個成功的自然選擇單位必須具備哪些特性。用前面一章的話說，這些特性是：長壽，生殖力以及精確複製。那麼我們只要直截了當地把「基因」解釋為了個至少有可能擁有上述三種特性的最大的實體。基因是一個長久生存的複製

基因，它以許多重複拷貝的形式存在著。它並非無限期地生存下去。嚴格地說，甚至鑽石也不是永恆的，順反子甚至也能被交換一分為二。按照定義，基因是染色體的一個片段，它要短得使其能夠延續足夠長的時間，以便它作為一個有意義的自然選擇單位而發生作用。

確切地說，到底多長才算「足夠長的時間」呢？這並沒有嚴格的規定。問題取決於自然選擇的「壓力」達到多大的嚴峻程度。就是說，要取決於一個「壞的」遺傳單位死亡的可能性比它的「好的」等位基因大到多大程度。這個問題牽涉到因具體情況不同而各異的定量方面的細節。自然選擇最大的切合實際的單位——基因，一般界於順反子同染色體之間。

基因之成為合適的自然選擇基本單位，其原因在於它的潛在的永恆性。現在是強調一下「潛在的」這個詞的時候了。一個基因能生存一百萬年，但許多新的基因甚至連第一代也熬不過。少數新基因成功地生存了一代，部分原因是它們運氣好，但主要是由於它們具有一套看家本領，就是說它們善於製造生存機器。這些基因對其寄居其中的一個個連續不斷的個體的胚胎發育都產生一定的影響。這樣就使得這個個體生存和繁殖的可能性要比其處在競爭基因或等位基因影響下的可能性稍大一些。舉例說，一個「好的」基因往往賦予它所寄居其中的連續不斷的個體以長腿，從而保證自己的生存。因為長腿有助於這些個體逃避捕食者。這只是一個特殊的例子，不具普遍意義。因為長腿畢竟不是對誰都有好處的。對鼯鼠來說，長腿反而是一種累贅。我們能不能在所

有好的（即生存時間長的）基因中找出一些共同的特性，而不要使我們自己糾纏在煩瑣的細節中呢？相反，什麼是能夠立即顯示出「壞的」即生存短暫的基因的特性呢？這樣的共同特性也許有一些，但有一種特性卻同本書特別有關，即在基因的水平上講，利他行為必然是壞的，而自私行為必定是好的。這是從我們對利他行為和自私行為的定義中得出的無情結論。基因為爭取生存，直接同它們的等位基因競爭，因為在基因庫中，它們看等位基因是爭奪它們在後代染色體上的位置的對手。這種在基因庫中犧牲其等位基因而增加自己生存機會的任何基因，我再嚙嚙一句，按照我們的定義，往往都會生存下去。因此基因是自私行為的基本單位。

本章的主要內容已敘述完畢，但我一筆帶過了一些複雜的問題以及一些潛在的假設。第一個複雜的問題我已扼要地提到過。不論基因在世世代代的旅程中多麼獨立和自由，但它們在控制胚胎發育方面並不是那麼非常自由和獨立的行為者。它們以極其錯綜複雜的方式相互配合和相互作用，同時又和外部環境相互配合和相互作用。諸如「長腿基因」或者「利他行為基因」這類表達方式是一種簡便的形象化講法，但理解它們的含義是重要的。一個基因，不可能單槍匹馬地建造一條腿，不論是長腿或是短腿。構造一條腿是多基因的一種聯合行動。外部環境的影響也是不可或缺的。因為實際上腿畢竟是由食物鑄造出來的！但很可能有這樣的一個基因，它在其他條件不變的情況下，往往使腿生得比在它的等位基因的影響下生長的腿長一些。

作為一種類比，請想像一下如硝酸鹽那一種肥料對小麥生長的影響。小麥這種植物施以硝酸鹽要比不施硝酸鹽長得大，這是盡人皆知的事實。但恐怕沒有這樣的傻瓜會宣稱，單靠硝酸鹽能生長小麥。種子、土壤、陽光、水分以及各種礦物質顯然同樣不可缺少。但如果上述的其他幾種因素都是穩定不變的，或者甚至在一定範圍內有某些變化，硝酸鹽這一附加因素能使小麥長得更大一些。單個基因在胚胎發育中的作用也是如此。控制胚胎發育的各種關係像蜘蛛網一樣交織連鎖在一起，非常錯綜複雜，我們最好不要去問津。任何一個因素，不論是遺傳上的或環境上的，都不能認為是導致嬰兒某部分形成的唯一「原因」。嬰兒的所有部分都具有幾乎是無窮數量的先前因素（antecedent causes）。但這一嬰兒同另一嬰幾之間的差別，如腿的長短差別，可以很容

易地在環境或基因方面追溯到一個或幾個先前差別（antecedent differences）。就是這些差別才真正關係到生存競爭和鬥爭；對進化而言，起作用的是受遺傳控制的差別。

就一個基因而言，它的許多等位基因是它的不共戴天的競爭者，但其餘的基因只是它的環境的一個組成部分，就如溫度、食物、捕食者或夥伴是它的環境一樣。基因發揮的作用取決於它的環境，而這一所謂環境也包括其餘的基因。有時，一個基因在另一個特定基因在場的情況下所發揮的是一種作用，而在另一組夥伴基因在場的情況下所發揮的又是一種截然不同的作用。一個個體的全部基因構成一種遺傳氣候或背景，它調整和影響任何一個具體基因的作用。

但現在我們似乎有一種佯謬現象。如果建造一個嬰兒是這樣的一種複雜的相互配合的冒險事業，如果每一個基因都需要幾千個夥伴基因配合共同完成它的任務，那麼我們又怎麼能把這種情況同我剛才對不可分的基因的描述一致起來呢？我曾說，這些不可分的基因像永生的小羚羊一樣年復一年、代復一代地從一個個體跳躍到另一個個體：它們是自由自在，不受約束地追求生命的自私行為者，難道這都是一派胡言嗎？絲毫也不是。也許我為了追求詞藻絢麗的章句而有點神魂顛倒，但我絕不是在胡言亂語，事實上也不存在真正的佯謬。我可以用另外一個類比的方法來加以說明。

單靠一個划槳能手在牛津和劍橋的划船競賽中是贏不了的。他需要有八個夥伴。每個划手都

是一個專門家，他們總是分別在特定的位置上就坐——前槳手或尾槳手或艇長等。划船是一項相互配合的冒險行動，然而有些人划船比另一些人划得好。假使有一位教練需要從一夥候選人中挑選他理想的船員，這些船員中有的人必須是優秀的前槳手，其他一些人要善於執行艇長的職務等等。現在我們假設這位教練是這樣挑選的：他把應試的船員集合在一起，隨意分成三隊，每一隊的成員也是隨意地安排到各個位置上，然後讓這三條船展開對抗賽。每天都是如此，每天都有新的陣容。幾周之後將會出現這樣的情況：贏得勝利的賽艇，往往載有相同的那幾個人。他們被認為是划槳能手。其他一些人似乎總是在划得較慢的船隊裡，他們最終被淘汰。但即使是一個出色的划槳手有時也可能落入划得慢的船隊中。這種情況不是由於其他成員技術差，就是由於運氣不好，

比如說逆風很大。所謂最好的划槳手往往出現在得勝的船上，不過是一種平均的說法。

划槳手是基因。爭奪賽艇上每一位置的對手是等位基因，它們有可能佔據染色體上同一個位置。划得快相當於建造一個能成功地生存的個體。風則相當於外部環境。候選人這個整體是基因庫。就任何個體的生存而言，該個體的全部基因都同舟共濟。許多好的基因發現自己與一群壞的基因為伍，它正在同一個致死基因共一個個體。這一致死的基因把這一尚在幼年時期的個體扼殺。這樣，好的基因也就和其餘基因同歸於盡。但這僅是一個個體，而這個好的基因的許多復本卻在其他沒有致死基因的個體中生存了下來。許多好基因的拷貝由於碰巧與壞基因共一個個體而受累；還有許多由於其他形式的厄運而消亡，如它們所

寄居的個體被雷電所擊。但按照我們的定義，運氣不論好壞並無規律可循，一個一貫敗陣的基因不能怪它的運氣，它本來就是個壞的基因。

好槳手的特點之一是相互配合好，即具有同其餘槳手默契配合的能力。對於划船來講，這種相互配合的重要性，不下於強有力的肌肉。我們在有關蝴蝶的例子中已經看到，自然選擇可能以倒位的方式、或染色體片段的其他活動方式無意識地對一個基因複合體進行「編輯」。這樣就把配合得很好的一些基因組成緊密地連接在一起的群體。但在另外一個意義上說，一些實際上並不相互接觸的基因也能夠通過選擇的過程來發揮其相容性 (mutual compatibility)。一個基因在以後歷代的個體中將會與其他的基因，即基

因庫裡的其他基因相遇，如果它能和這些基因中的大多數配合得很好，它往往從中得到好處。

舉例說，有效的肉食動物個體要具備幾個特徵，其中包括鋒利的切嚼牙齒，適合消化肉類的腸胃，以及其他許多特徵。但另一方面，一個有效的草食動物卻需要偏平的磨嚼牙齒，以及一副長得多的腸子，其消化的化學過程也不同。在草食動物的基因庫中，任何基因，如果它賦於其「主人」以鋒利的食肉牙齒是不大可能取得成功的。這倒不是因為食肉對誰來說都是一種壞習慣，而是因為除非你有合適的腸子，以及一切食肉生活方式的其他特徵，否則，你就無法有效地吃肉類。因此，影響鋒利的食肉牙齒形成的基因並非本來就是壞基因。只有在草食動物種種特徵形成的基因所主宰的基因庫中，它們才算是壞基因。

這是個複雜的微妙的概念。它之所以複雜，是因為一個基因的「環境」主要由其他基因組成。而每一個這樣的基因本身又依它和它的環境中的其他基因配合的能力而被選擇。適合於說明這種微妙概念的類比是存在的，但它並非來自日常生活的經驗。它同人類的「競賽理論」相類似，這種類比法將在第五章講到個體動物間進行的進犯性對抗時加以介紹。因此，我把這點放到第五章的結尾處再進一步討論。現在我回過頭來繼續探討本章的中心要義。這就是，最好不要把自然選擇的基本單位看作是物種，或者是種群，甚至是個體；最好把它看作是遺傳物質的某種小單位。為方便起見，我們把它簡稱為基因。前面已經講過，這個論點的基礎是這樣一種假設：基因能夠永存不朽，而個體以及其他更高級的單位的壽命都是短暫的。這一假設以下面兩個事實為依據：

有性生殖和交換；個體的消亡。這是兩個不容否認的事實。但這不能阻止我們去追問一下：為什麼它們是事實。我們以及大多數的其他生存機器為什麼要進行有性生殖？為什麼我們的染色體要進行交換？而我們又為什麼不能永生？

我們為什麼要老死是一個複雜的問題，其具體細節不在本書的探討範圍。除各種特殊原因之外，有人提出了一些比較普遍的原因。例如有一種理論認為，衰老標誌著一個個體一生中發生的有害的複製錯誤以及其他種類的基因損傷的積累。另外一種理論為梅達沃（Peter Medawar）爵士所首創，它是按照基因選擇的概念思考進化問題的典範。他首先擯棄了此類傳統的論點：「老的個體之死亡屬於對物種其他成員的一種利他主義行為。因為假如他們衰老得不能再生殖還留戀

塵世，他們就會充塞世界對大家都無好處。」梅達沃指出，這是一種以假定為論據的狡辯。因為這種論點，以它必須證實的情況作為假定，即年老的動物衰老得不能再生殖。這也是一種類似群體選擇或物種選擇的天真的解釋方法，儘管我們可以把有關部分重新講得更好聽一些。梅達沃自己的理論具有極好的邏輯性，我們可以將其大意綜述如下：

我們已經提出了這樣的問題，即哪些是「好的」基因的最普遍的特性。我們認為「自私」是其中之一。但成功的基因所具有的另一個普遍特性是，它們通常把它們的生存機器的死亡至少推遲至生殖之後。毫無疑問，你有些堂兄弟或伯祖父是早年夭折的，但你的祖先中一個也沒有是幼年夭折的。祖先是不會年幼喪生的。

促使其個體死亡的基因稱為致死基因。半致死基因具有某種使個體衰弱的作用，這種作用增加了由於其他因素而死亡的可能性。任何基因都在生命的某一特定階段對個體施加其最大的影響，致死和半致死基因也不例外。大部分基因是在生命的胚胎期間發生作用的，有些是在童年，有些是在青年，有些是在中年，而還有一些則是在老年。請思考一下這樣一個事實：一條毛蟲和由它變成的蝴蝶具有完全相同的一組基因。很明顯，致死基因往往被從基因庫中清除掉。但同樣明顯的是，基因庫中的晚期活動的致死基因要比早期活動的致死基因穩定得多。假如一個年紀較大的個體有足夠的時間至少進行過若干次生殖之後，致死基因的作用才表現出來，那麼這一致死基因在基因庫中將仍舊是成功的。例如，使老年個體致癌的基因可以遺傳給無數的後代，因為這些個

體在生癌之前就已生殖。而另一方面，使青年個體致癌的基因就不會遺傳給很多的後代；使幼兒得致死癌症的基因就不會遺傳給任何後代。根據這一理論，年老體衰只是基因庫中晚期活動致死基因同半致死基因的一種積累的副產品。這些晚期活動的致死和半致死基因之所以有機會穿過了自然選擇的網，僅僅是因為它們是在晚期活動。

梅達沃本人著重指出的一點是：自然選擇有利於這樣一些基因，它們具有推遲其他的致死基因的活動的作用；也有利於這樣一些基因，它們能夠促進好的基因發揮其影響。情況可能是，基因活動開始時受遺傳控制的種種變化構成了進化內容的許多方面。

值得重視的是，這一理論不必作出任何事先的假設：即個體必須到達一定的年齡才能生殖。

如果我們以假設一切個體都同樣能夠在任何年齡生一個小孩作為出發點，那麼梅達沃的理論立刻就能預測推斷出晚期活動的有害基因在基因庫中的積累，以及由此而導致的老年生殖活動的減少的傾向。

這裡就此說幾句離題的話。這一理論有一個很好的特點，它啟發我們去作某些相當有趣的推測。譬如根據這一理論，如果我們想要延長人類的壽命，一般可以通過兩種方式來實現這個目的。第一，我們可以禁止在一定的年齡之前生殖，如四十歲之前。經過幾世紀之後，最低年齡限制可提高到五十歲，以後照此辦理。可以想見，用這樣的方法，人類的長壽可提高到幾個世紀。但我很難想像會有任何人去認真嚴肅地制定這樣一種政策。

第二，我們可以想辦法去「愚弄」基因，讓它認為它所寄居的個體比實際要年青。如果付諸實踐，這意味著需要驗明隨著年紀的增大，發生在個體內部化學環境裡的種種變化。任何這種變化都可能是促使晚期活動的致死基因開始活動的「提示」（cues）。以做做青年個體的表面化學特性的方法，有可能防止晚期活動的有害基因接受開始活動的提示。有趣的是，老年的化學信號本身，在任何正常意義上講，不一定是有害的。比如，我們假設偶然出現了這種情況：一種 S 物質在老年個體中的濃度比在青年個體中來得高，這種 S 物質本身可能完全無害，也許是長期以來體內積累起來的食物中的某種物質。如果有這樣一個基因，它在 S 物質存在的情況下碰巧產生了有害的影響，而在沒有 S 物質存在的情況下卻是一個好基因，這樣的基因肯定在基因庫中自動地

被選擇，而且實際上它成為一種「導致」年老死亡的基因。補救的辦法是，只要把 S 物質從體內清除掉就行了。

這種觀點的重大變革性在於，S 物質本身僅是一種老年的死亡，可能認為 S 物質是一種有毒物質，他會絞盡腦汁去尋找 S 物質同人體機能失常之間的直接的、偶然的關係。但按照我們假定的例子來講，他可能是在浪費時間！

也可能存在一種 y 物質，這種物質在青年個體中要比在老年個體中更集中。從這一意義上講，y 物質是青春的一種「標誌」。同樣，那些在有 y 物質存在的情況下產生好的效果，而在沒有 y 物質存在的情況下卻是有害的基因會被選擇。由於還沒有辦法知道 S 物質或 y 物質是什麼東西——可能存在許多這樣的物質——我們只能作這樣的一

般性的推測：你在一個老年個體中越能模仿或模擬青年個體的特點，不論這些看來是多麼表面化的特點，那個老年個體就應該生存得越久。

我必須強調指出，這些只是基於梅達沃理論的一些推測。儘管在某種意義上說，梅達沃理論在邏輯上是有些道理的，但並無必要把它說成是對任何年老體衰實例的正確解釋。對於我們現在的論題密切有關的是，基因選擇的進化觀點對於個體年老時要死亡這種趨勢，能毫無困難地加以解釋。對於個體必然要死亡的假設是本章論證的核心，它是可以在這一理論的範圍內得到圓滿解釋的。

我一筆帶過的另一個假設，即存在有性生殖和交換，更加難以解釋清楚。交換並不總是一定要發生。雄果蠅就不會發生交換。雌果蠅體內也

有一種具有壓抑交換作用的基因。假定我們要飼養一個果蠅種群，而這類基因在該種群中普遍存在的話，「染色體庫」中的染色體就會成為不可分割的自然選擇基本單位。其實，如果我們遵循我們的定義直到得出其邏輯結論的話，就不得不把整條染色體作為一個「基因」。

還有，性的替換方式是存在的。雌蚜蟲能產無父的、活的雌性後代。每個這樣的後代具有它母親的全部基因（順便提一下，一個在母親「子宮」內的胎兒甚至可能有一個更小的胎兒在它自己的子宮內。因此，一個雌蚜蟲可以同時生一個女兒和一個外孫女，它們相當於這個雌蚜蟲自己的雙胞胎）。許多植物的繁殖是以營養體繁殖的方式進行，形成吸根。這種情況我們寧可稱其為生長而不叫它生殖。然而你如果仔細考慮一下，

生長同無性生殖之間幾乎無任何區別，因為二者是細胞簡單的有絲分裂。有時以營養體方式生長出來的植物同「母體」分離開來。在其他情況下，如以榆樹為例，連接根出條保持完整無損。事實上，整片榆樹林可以認為是一個單一的個體。

因此，現在的問題是：如果蚜蟲和榆樹不進行有性生殖，為什麼我們要費這樣大的周折把我們的基因同其他人的基因混合起來才能生育一個嬰兒呢？看上去這樣做的確有點古怪。性活動，這種把簡單的複製變得反常的行為，當初為什麼要出現呢？性到底有什麼益處？

這是進化論者極難回答的一個問題。為了認真地回答這一問題，大多數的嘗試都要涉及到複雜的數學上的推理。除一點外，我將很坦率地避開這個問題。我要說的一點是，理論家們在解釋

性的進化方面所遇到的困難，至少在某些方面是由於他們習慣於認為個體總是想最大限度地增加其生存下來的基因的數目。根據這樣的講法，性活動似乎是一種自相矛盾的現象，因為個體要繁殖自己的基因，性是一種「效率低」的方式：每個胎兒只有這個個體的基因的百分之五十，另外百分之五十由配偶提供。要是他能夠像蚜蟲那樣，直接「芽出」(bud off)孩子，這些孩子是他自己絲毫不差的複製品，他就會將自己百分之百的基因傳給下一代的每一個小孩。這一明顯的佯謬促使某些理論家接受群體選擇論，因為他們比較容易在群體水平上解釋性活動的好處。用博德默(w. F. Bodmer)簡單明瞭的話來說，性「促進了在單個個體內積累那些以往分別出現於不同個體內的有利突變」。

但如果我們遵循本書的論證，並把個體看作是由長壽基因組成的臨時同盟所造成的生存機器，這一佯謬看起來就不那麼自相矛盾了。從整個個體的觀點來看，「有效性」就無關緊要了。有性生殖對無性生殖就被認為是在單基因控制下的一種特性，就同藍眼睛對棕色眼睛一樣。一個「負責」有性生殖的基因為了它自私的目的而操縱其他全部基因。負責交換的基因也是如此。甚至有一種叫作突變子的基因，它們操縱其他基因中的拷貝錯誤率。按照定義，拷貝錯誤對錯誤地拷貝出來的基因是不利的。但如果這種拷貝錯誤對誘致這種錯誤的自私的突變基因有利的話，那麼這種突變基因就會在基因庫裡擴散開。同樣，如果交換對負責交換的基因有好處，這就是存在交換現象的充分理由；如果同無性生殖相對的有性生殖有利於負責有性生殖的基因，這也就是存在有

性生殖現象的充分理由。有性生殖對個體的其餘基因是否有好處，比較而言也就無關緊要了。從自私基因的觀點來看，性活動畢竟也就不那麼異乎尋常了。

這種情況非常接近於一種以假定為論據的狡辯，因為性別的存在是整個一系列推論的先決條件。而這一系列推論的最後結果認為基因是自然選擇單位。我認為是有辦法擺脫這一困境的。但本書宗旨不在於探索這一問題。性毫無疑問是存在的。這一點是真實的。我們之所以能將這種小的遺傳單位，或基因，看作是最接近於基本的和獨立的進化因素，正是性和交換的結果。

只要學會按照自私基因的理論去思考問題，性這一個明顯的佯謬就變得不那麼令人迷惑不解了。例如有機體內的 DNA 數量似乎比建造這些有

機體所必需的數量來得大，因為相當一部分 DNA 從未轉化為蛋白質。從個體有機體的觀點來看，這似乎又是一個自相矛盾的問題。如果 DNA 的「目的」是監造有機體，那麼，一大批 DNA 並不這樣做，這是令人奇怪的。生物學家在苦思冥想地考慮，這些顯然是多餘的 DNA 正在幹些什麼有益的工作呢？但從自私的基因本身的角度上看，並不存在自相矛盾之處。DNA 的真正「目的」僅僅是為了生存。解釋多餘的 DNA 最簡單的方法是，把它看作是一個寄生蟲，或者最多是一個無害但也無用的乘客，在其他 DNA 所創造的生存機器中搭便車而已。

有些人反對這種他們認為是過分以基因為中心的進化觀點。他們爭辯說，實際上生存或死亡的畢竟是包括其全部基因在內的完整個體，我希

望我在本章所講的足以表明：在這一點上其實並不存在分歧。就像划船比賽中整條船贏或輸一樣，生存或死亡的確實是個體，自然選擇的直接形式幾乎總是在個體水平上表現出來。但非隨機的個體死亡以及成功生殖的遠期後果，表現為基因庫中變化著的基因頻率。對於現代複製基因，基因庫有保留地起著原始湯對於原始複製基因所起的同樣作用。性活動和染色體交換起著保持原始湯的現代相等物的那種流動性的作用。由於性活動和交換，基因庫始終不停地被攪混，使其中基因部分地混和。所謂進化就是指基因庫中的某些基因變得多了，而另一些則變得少了的過程。每當我們想要解釋某種特性，如利他性行為的演化現象時，最好養成這樣一種習慣——只要問問自己：「這種特性對基因庫裡的基因頻率有什麼影響？」有時基因語言有點乏味，為簡潔和生動起

見，我們不免要借助於比喻。不過我們要以懷疑的目光注視著我們的比喻，以便在必要時能把它們還原為基因語言。

就基因而言，基因庫只是基因生活於其中的一種新湯。所不同的是，現在基因賴以生存的方式是，在不斷地製造必將消亡的生存機器的過程中，同來自基因庫的一批批絡繹不絕的夥伴進行合作。下面一章我們要論述生存機器本身以及在某一個意義上我們可以說基因控制其生存機器的行為。

第四章 基因機器

生存機器最初是作為基因的貯藏器而存在的。它們的作用是消極的——僅僅是作為保護壁使基因得以抵禦其敵手所發動的化學戰以及意外的分子

攻擊。在古代，原始湯裡大量存在的有機分子是它們賴以為生的「食料」。這些有機食物千百年來在陽光的有力的影響下孳生繁殖，但隨著這些食物的告罄，生存機器一度逍遙自在的生活也告結束。這時，它們的一大分支，即現在人們所說的植物，開始利用陽光直接把簡單分子建成複雜分子，並以快得多的速度重新進行發生在原始湯裡的合成過程。另外一個分支，即現在人們所說的動物，「發現了」如何利用植物通過化學作用所取得的勞動果實。動物要麼將植物吃掉，要麼將其他的動物吃掉。隨著時間的推移，生存機器的這兩大分支逐步發展了日益巧妙的技能，來加強其生活方式的效能。與此同時，新的生活方式層出不窮，小分支以及小小分支逐漸形成，每一個小分支都在某一特殊方面，如在海洋裡、陸地上、天空中、地下、樹上、或其他生活體內，取

得超人一等的謀生技能。這種小分支不斷形成的過程，終於帶來了今日給人類以如此深刻印象的豐富多采的動植物。

動物和植物經過進化都發展成為多細胞體，每一個細胞都獲得全套基因的完整拷貝。這個進化過程始於何時，為什麼會發生，整個過程經過幾個獨立的階段才告完成，這一切我們都無從知道。有人以「群體」（colony）來比喻動植物的軀體，把它們說成是細胞的「群體」。我卻寧願把軀體視為基因的群體，把細胞視為便於基因的化學工業進行活動的工作單位。

儘管我們可以把軀體稱為基因的群體，但就其行為而言，各種軀體確實取得了它自己的獨特個性。一隻動物是作為一個內部協調的整體，即一個單位，而進行活動的。我在主觀意識上覺得

自己是一個單位而不是一個群體。這是意料中的事情。選擇的過程有利於那些能同其他基因合作的基因。為爭奪稀有資源，為吞食其他生存機器並避免讓對方吃掉，生存機器投身於激烈無情的競爭和鬥爭中去。為了進行這一切競爭和鬥爭，在共有的軀體內存在一個中央協調的系統必然比存在無政府狀態有利得多。時至今日，發生於基因之間的交錯的共同進化過程已經發展到這個地步，以致個體生存機器所表現的集群性（communal nature）實質上已不可辨認。事實上，很多生物學家不承認存在這種集群性，因此也不同意我的觀點。

就本書在後面章節中提到的種種論點的「可靠性」（新聞工作者用語）而言，幸而這種分歧在很大程度上是學術性的。如果我們在談論生存

機器的行為時反覆提到基因，那未免會使人感到厭煩，事實上也沒有必要這樣做；正如我們談論汽車的性能時提到量子和基本粒子反覺不便一樣。實際上，把個體視為一個行為者，它「致力」於在未來的世代中增加基因的總量，這種近似的提法在一般情況下自有其方便之處。而我使用的亦將是簡便的語言。除非另作說明，「利他行為」與「自私行為」都是指某一個動物個體對另一個動物個體的行為。

這一章將論述行為，即生存機器的動物分支廣泛利用的那種快速動作。動物已經變成活躍而有進取心的基因運載工具——基因機器。在生物學家的詞彙裡面，行為具有快速的特性。植物也會動，但動得異常緩慢。在電影的快鏡頭裡，攀緣植物看起來像是活躍的動物，但大多數植物的活

動其實只限於不可逆轉的生長。而另一方面，動物則發展了種種的活動方式，其速度超過植物數十萬倍。此外，動物的動作是可逆轉的，可以無數次重複。

動物發展的用以進行快速動作的機件是肌肉。肌肉就是引擎，它像蒸汽機或內燃機，以其貯藏的化學燃料為能量產生機械運動。不同之處在於：肌肉以張力的形式產生直接的機械力，而不是像蒸汽機或內燃機那樣產生氣壓。但肌肉與引擎相類似的另外一點是，它們通常憑借繩索和帶有鉸鏈的槓桿來發揮其力量。在人體內，槓桿就是骨骼，繩索就是腱，鉸鏈就是關節。關於肌肉如何通過分子進行活動的方式，人們知之甚多，但我卻感到下面的問題更有趣：我們如何控制肌肉收縮的時間和速度。

你有沒有觀察過構造複雜的人造機器？譬如說，針織機或縫紉機、紡織機、自動裝瓶機或乾草打包機。這些機械利用各式各樣的原動力，如電動馬達或拖拉機。但這些機械在運轉時如何控制時間和速度卻是一個更其複雜的問題。閥門會依次開啟或關閉，捆紮乾草的鋼抓手會靈巧地打結並在最恰當的時刻伸出割刀來切斷細繩。許多人造機器的定時操作是依靠凸輪來完成的。凸輪的發明的確是個輝煌的成就。它利用偏心輪或異形輪把簡單的運轉轉變為複雜的、帶節奏性的運轉。自動演奏樂器的原理與此相仿。其他樂器，如蒸汽風琴，或自動鋼琴等則利用經過按一定模式打孔的紙制卷軸或卡片來發出音調。近年來，這些簡單的機械定時裝置有被電子定時裝置取代的趨向。數字計算機就是個例子。它們是大型的多能電子裝置，能夠用以產生複雜的定時動作。

像計算機這樣的現代電子儀器，其主要元件是半導體，我們所熟悉的晶體管便是半導體的一種形式。

生存機器看來繞過了凸輪和打孔卡片。它使用的定時裝置和電子計算機有更多的相同之處，儘管嚴格說來，兩者的基本操作方式是不同的。生物計算機的基本單位是神經細胞或稱作神經原。就其內部的工作情況看來，是完全不同於晶體管的。神經原用以在彼此之間通訊的密碼確實有點像計算機的脈衝碼）但神經原作為一個數據處理單位比晶體管複雜得多。一個神經原可以通過數以萬計的接線與其他單位聯繫，而不僅僅是三個。神經原工作起來比晶體管慢些，但就微型化而言，晶體管卻大為遜色。因此，過去二十年來微型化是主宰電子工業的一種傾向。關於這一點，下面

這個事實很能說明問題：在我們的腦袋裡大約有一百億個神經原，而在一個腦殼中最多也只能塞進幾百個晶體管。

植物不需要神經原，因為它們不必移動就能生活下去。但大多數的動物類群都有神經原。在動物的進化過程中，它們可能老早就「發現」了神經原，後來為所有的類群繼承了下來；也有可能是分別幾次重新發現的。

從根本上說，神經原不過是一種細胞。和其他的細胞一樣，有細胞核和染色體。但它的細胞壁卻形成拉長了的、薄的線狀突出部分。通常一個神經原有一條特別長的「線」，我們稱之為軸突。一個軸突的寬度狹小到只有在顯微鏡下才能辨認，但其長度可能有好幾英尺。有些軸突甚至和長頸鹿的頸部一樣長。軸突通常由多股集束在

一起，構成我們稱之為神經的多心導線。這些軸突從軀體的一部分通向其他部分，像電話幹線一樣傳遞消息。其他種類的神經原具有短的軸突，它們只見於我們稱之為神經節的密集神經組織中。如果是很大的神經原，它們也存在於腦子裡。就功能而言，我們可以認為腦子和計算機是相類似的，因為這兩種類型的機器在分析了複雜模式的輸入信號並參考了存貯的數據之後，都能發出複雜模式的輸出信號。

腦子對生存機器作出實際貢獻的主要方式在於控制和協調肌肉的收縮。為了達到這個目的，它們需要有通向各個肌肉的導線，也就是運動神經。但對基因的有效保存來說，只有在肌肉的收縮時間和外界事件發生的時間具有某種關係時才能實現。上下頷的肌肉必須等到嘴巴裡有值得咀

嚼的東西時收縮才有實際意義。同樣，腿部肌肉要在出現有值得為之奔跑過去或必須躲避的東西時，按跑步模式收縮才有實際意義。為了這個緣故，自然選擇有利於這樣一些動物，它們具備感覺器官，將外界發生的各種形式的有形事件轉化為神經原的脈衝碼。腦子通過稱為感覺神經的導線與感覺器官—眼、耳、味蕾等—相連。感覺系統如何發生作用尤其使人感到費解，因為它們識別影像的高度複雜技巧遠勝於最優良的、最昂貴的人造機器。如果不是這樣的話，打字員都要成為冗員，因為她們的工作完全可以由識別言語或字跡的機器代勞。在未來的數十年中，打字員還是不會失業的。

從前某個時候，感覺器官可能在某種程度上直接與肌肉聯繫，實際上，今日的海葵還未完全

脫離這種狀態，因為對它們的生活方式來說，這樣的聯繫是有效的。但為了在各種外界事件發生的時間與肌肉收縮的時間之間建立更複雜的和間接的聯繫，那就需要有某種形式的腦子作為媒介物。在進化過程中，一個顯著的進展是記憶力的「發明」。借助這種記憶力，肌肉收縮的定時不僅受不久以前而且也受很久以前的種種事件的影響。記憶裝置，或貯存器，也是數字計算機的主要部件。計算機的記憶裝置比我們的記憶力更為可靠，但它們的容量較小，而且在信息檢索的技巧方面遠遜於我們的記憶力。

生存機器的行為有一個最突出的特徵，這就是明顯的目的性。在這樣說的時候，我指的不僅是生存機器似乎能夠深思熟慮去幫助動物的基因生存下去，儘管事實的確是這樣。我指的是生存

機器的行為和人類的有目的的行為更為類似這一事實。我們看到動物在「尋找」食物、配偶或迷途的孩子時，我們總是情不自禁地認為這些動物在那時的感受和我們自己在尋找時所體驗到的某些感受一樣。這些感受可能包括對某個對象的「慾望」，對這個嚮往的對象形成的「心象」以及存在於心目中的「目的」。我們每一個人出於自身的體驗都了解這一事實：現代生存機器之中至少有一種已經通過進化的歷程，使這個目的性逐漸取得我們稱之為「意識」的特性。我不通曉哲理，因此無法深入探討這個事實的含義。但就目前我們所討論的課題而言，幸而這是無關緊要的。因為我們把機器的運轉說成好像由某種目的性所驅使，而不論其是否真的具有意識，這樣來得方便些。這些機器基本上是非常簡單的，而且

無意識的追蹤目標狀態的原理在工程科學中經常應用。瓦特蒸汽調速器便是其中一個典型例子。

它所牽涉到的基本原理就是我們稱之為負反饋的原理，而負反饋又有多種多樣的形式。一般地說，它是這樣發生作用的：這種運轉起來好像帶有自覺目的的「目的機器」配有某種度量裝置，它能測量出事物的現存狀態和「要求達到的」狀態之間的差距。機器的這種結構方式使它能在差距越大時運轉得越快。這樣，機器能夠自動地減少差距——稱之為負反饋的道理就在於此——在「要求達到的」狀態實現時，機器能自動停止運轉。瓦特調速器上裝有一對球，它們借蒸汽機的推動力而旋轉。這兩隻球分別安裝在兩條活動連接的桿臂的頂端。隨著球的轉速增大，離心力逐漸抵消引力的結果，使桿臂越來越接近水平。由於桿

臂連接在為機器提供蒸汽的閥門上，當桿臂接近水平時，提供的蒸汽就逐漸減少。因此，如果機器運轉得過快，蒸汽的饋給量就會減少，從而機器運轉的速度也就慢下來。反過來，如果機器運轉得過慢，閥門會自動地增加蒸汽饋給量，從而機器運轉的速度也隨著增快。但由於過調量或時滯的關係，這類目的機常常發生振蕩現象。為了彌補這種缺陷，工程師總是設法添加某種設備以減少這種振蕩的幅度。

瓦特調速器「要求達到的」狀態是一定的旋轉速度。顯然，機器本身並非有意識地要求達到這個速度。一台機器的所謂的「目的」不過是指它趨向於恢復到那種狀態。近代的目的機器把諸如負反饋這樣的基本原理加以擴大，從而能夠進行複雜得多的「逼真的」動作。比方說，導彈好

像能主動地搜索目標，並且在目標進入射程之後進行追蹤，與此同時，它還要考慮目標逃避追擊的各種迂迴曲折的動作，有時甚至能「事先估計」到這些動作或「先發制人」。這些細節這裡不擬詳談。簡單地說，它們牽涉到各式各樣的負反饋、「前饋」以及工程師們熟知的一些其他原理。就我們所知，這些原理現在已廣泛地應用於生活體的運動中。我們沒有必要認為導彈是一種具有任何近似於意識的東西，但在一個普通人眼中，導彈那種顯然是深思熟慮的、目的性很強的動作教人難以相信，這枚導彈不是由一名飛行員直接控制的。

一種常見的誤解是，認為導彈之類的機器是有意識的人所設計和製造的，那麼它必然是處在有意識的人的直接控制下。這種誤解的另一個變

種是：「計算機並不能真的下棋，因為它們只能聽命於操縱計算機的人」。我們必須懂得這種誤解的根源，因為它影響到我們對所謂基因如何「控制」行為的含義的理解。計算機下棋是一個很能說明問題的例子，因此我想扼要地談一下。

計算機下棋今天還未能達到象棋大師那樣的水平，但它足以與一個優秀的業餘棋手相比美。更準確的說法是，計算機的程序足以與一個優秀的業餘棋手相比美，因為程序本身對使用哪一台具體的計算機來表演其技巧是從不苛求的。那麼，程序編製員的任務是什麼呢？第一，他肯定不像一個演木偶戲的牽線人那樣每時每刻操縱計算機。這是作弊行為。他編好程序，把它放入計算機內，接著計算機便獨立操作：沒有人進行干預。除了讓對手把他的一著按入機內。程序編製員是否預

先估計到一切可能出現的棋步，從而編好一份長長的清單，列出針對每一種情況的妙著？當然不是這樣。因為在棋局中，可能出現的棋步多如恆河沙數，就是到了世界末日也編不出一份完備的清單。也是出於同樣的理由，我們不可能為計算機編製這樣一份程序，使它能在「電腦」裡事先走一次所有可能出現的棋步，以及所有可能的應著，以尋求克敵制勝的戰略。不同的棋局比銀河裡的原子還要多。這些僅僅是瑣細的問題，說明為下棋的計算機編製程序時面臨的難題，事實上這是一個極難解決的難題。即使是最周密的程序也不能和象棋大師匹敵，這是不足為奇的。

程序編製員的作用事實上和一個指點他的兒子怎樣下棋的父親差不多。他把主要的步法提綱挈領地告訴計算機，而不是把適用於每一種開局

的各種步法都告訴它。他不是用我們日常使用的語言逐字地說，「像走對角線」，而是用數學的語言這樣說，「像新坐標來自老坐標，程序是在老坐標 x 以及老坐標 y 上加上同一個常數，但其符號不必相同。」實際上使用的語言當然更簡潔些。接著他可以再把一些「忠告」編入程序內，使用的是同樣的數學或邏輯語言，其大意如果用我們日常的語言來表達，不外是「不要把你的王暴露在敵前」，或一些實用的訣竅，如一馬「兩用」，同時進攻對方兩子。這些具體的棋步是耐人尋味的，但講下去未免離題太遠。重要的是，計算機在走了第一步棋之後，它就需要獨立操作，不能指望它的主人再作任何指點。程序編製員所能做的一切只是在事先竭盡所能把計算機部署好，並在具體知識的提供以及戰略戰術的提示兩者之間取得適當的平衡。

基因也控制它們的生存機器的行為，但不是像直接用手指牽動木偶那樣，而是像計算機的程序編製員一樣通過間接的途徑。基因所能做到的也只限於事先的部署，以後生存機器在獨立操作時它們只能袖手旁觀。為什麼基因如此缺乏主動精神呢？為什麼它們不把韁繩緊握在手，隨時指揮生存機器的行為呢？這是因為時滯造成的困難。有一本科學幻想小說，它通過比擬的手法非常巧妙地說明了這個問題。這本扣人心弦的小說是霍伊爾（Fred Hoyle）和埃利奧特（John Elliot）合著的《安德洛墨達（Andromeda）的A》。像一切有價值的科學幻想小說一樣，它有一些有趣的科學論點作為依據。可是，說也奇怪，這本小說對其中一個最重要的科學論點似乎有意避而不談，而是讓讀者自己去想像。如果我在這裡把它和盤托出，我想兩位作者不會見怪吧。

離開我們兩百光年之遙的安德洛墨達星座裡有一個文明世界。那裡的人想把他們的文化傳播到一些遠方的世界去。怎樣做才是最好的辦法呢？直接派人走一次是不可能的。在宇宙中，你從一個地方到另外一個地方的最大速度，理論上不能超過光速這個上限，何況實際上由於機械功率的限制，最高速度要比光速低得多。此外，在宇宙中，可能並沒有那麼多的世界值得你去走一趟，你知道朝哪一方向進發才會不虛此行呢？無線電波是和宇宙其餘部分聯繫的較理想的手段，因為，如果你有足夠的能量把你的無線電信號向四面八方播送而不是定向發射的話，能收到你的電波的世界就非常多（其數目與電波傳播的距離的平方成正比）。無線電波以光速傳播，也就是說，從安德洛墨達發出的信號要經過二百年才能到達地球。這樣遠的距離使兩地之間無法進行通話。就

算從地球上發出的每一個信息都會被十二代的人一代一代地傳達下去，試圖和如此遙遠的人進行通話無論如何是勞民傷財的。

這是個我們不久就要面臨的實際問題。地球與火星之間，無線電波要走四分鐘左右。毫無疑問，太空人今後必須改變談話的習慣，說起話來不能再是你一句我一句那樣，而必須使用長長的獨白，自言自語。這種通話方式與其說是對話，不如說是通信。作為另外一個例子，佩恩（Roger Payne）指出，海洋的音響效果具有某些奇特的性質，這意味著弓背鯨發出的異常響亮的「歌聲」在理論上可以傳到世界各處，只要它們是游在海水的某個深度上。弓背鯨是否真的彼此進行遠距離通話，我們不得而知。如果真有其事的話，它們所處的困境就像火星上的宇宙航

行員一樣。按照聲音在水中傳播的速度，弓背鯨的歌聲傳到大西洋彼岸然後等對方的歌聲再傳回來，前後需要兩小時左右。在我看來，弓背鯨的獨唱往往持續八分鐘，其間並無重複之處，然後又從頭唱起，這樣週而復始地唱上好多遍，每一循環歷時八分鐘左右，其原因就在於此。

小說中的安德洛墨達人也是這樣做的。他們知道，等候對方的回音是沒有實際意義的，因此他們把要講的話集中在一起，編寫成一份完整的長篇電文，然後向空間播送，每次歷時數月，以後又不斷重複。不過，他們發出的信息和鯨魚的卻大有迥庭。安德洛墨達人的信息是用電碼寫成的，它指導別人如何建造一台巨型計算機並為它編製程序。這份電文使用的當然不是人類的語言。但對熟練的密碼員來說，幾乎一切密碼都是可以

破譯的；尤其是密碼設計者本來的意圖就是讓它便於破譯。這份電文首先為班克（JodreII Bank）的無線電望遠鏡所截獲，電文最後也被譯出。按照指示，計算機終於建成，其程序亦得以付諸實施。結果卻幾乎為人類帶來災難，因為安德洛墨達人並非對一切人都懷有利他主義的意圖。這台計算機幾乎把整個世界置於它的獨裁統治之下。最後，主人公在千鈞一髮之際用利斧砸碎了這台計算機。

在我們看來，有趣的問題是，在哪一個意義上我們可以說安德洛墨達人在操縱地球上的事務。他們對計算機的所作所為無法隨時直接控制。事實上，他們甚至連計算機已經建成這個事實也無從知道，因為這些情況要經過二百年才能傳到他們耳中。計算機完全獨立地作出決定和採取行動。

它甚至不能再向它的主人請教一般的策略性問題。由於二百年的障礙難以逾越，一切指示必須事先納入程序。原則上，這和計算機下棋所要求的程序大致相同，但對當地情況具有更大的靈活性以及適應能力。這是因為這樣的程序不僅要針對地球上的情況，而且要針對具有先進技術的形形色色的世界，這些世界的具體情況安德洛墨達人是心中無數的。

正像安德洛墨達人必須在地球上有一台計算機來為他們逐日作出決定，我們的基因必須建立一個腦袋。但是基因不僅是發出電碼指示的安德洛墨達人，它們也是指示本身，它們不能直接指揮我們這些木偶的理由也是一樣的：時滯。基因是通過控制蛋白質的合成來發揮其作用的。這本來是操縱世界的一種強有力的手段，但必須假以

時日才能見到成效。培養一個胚胎需要花上幾個月的時間去耐心地操縱蛋白質。另一方面，關於行為的最重要的一點是行為的快速性。用以測定行為的時間單位不是幾個月而是幾秒或幾分之一秒。在外部世界中某種情況發生了：一隻貓頭鷹掠過頭頂，沙沙作響的草叢暴露了獵物，接著在頃刻之間神經系統猛然行動，肌肉躍起；接著獵物得以死裡逃生——或成為犧牲品。基因並沒有像這樣的反應時間。和安德洛墨達人一樣，基因只能竭盡所能在事先部署一切，為它們自己建造一台快速的執行計算機。使之掌握基因能夠「預料」到的盡可能多的各種情況的規律，並為此提出「忠告」。但生命和棋局一樣是變幻莫測的，事先預見到一切是不現實的。象棋局的程序編製員一樣，基因對生存機器的「指令」不可能是具

體而細微的，它只能是一般的戰略以及適用於生計的各種訣竅。

正如揚格（Young）所指出，基因必須完成類似對未來作出預測那樣的任務。當胚胎生存機器處於建造階段時，它此後一生中可能遇到的種種危險和問題都是未知之數。有誰能預言有什麼肉食動物會蹲伏在哪一個樹叢裡伺機襲擊它，或者有什麼腿快的活點心會在它面前突然出現，蜿蜒而過？對這些問題人類不能預言，基因也無能為力。但某些帶普遍性的情況是可以預見的。北極熊基因可以有把握地預先知道，它們的尚未出生的生存機器將會有一個寒冷的環境。這種預測並不是基因進行思維的結果。它們從不思維：它們只不過是預先準備好一身厚厚的皮毛，因為在以前的一些軀體內，它們一直是這樣做的。這也

是為什麼它們仍然能存在於基因庫的原因。它們也預見到大地將為積雪所覆蓋，而這種預見性體現在皮毛的色澤上。基因使皮毛呈白色，從而取得偽裝。如果北極的氣候急劇變化以致小北極熊發現它們出生在熱帶的沙漠裡，基因的預測就錯了。它們將要為此付出代價。小熊會夭折，它們體內的基因也隨之死亡。

在一個複雜的世界上，對未來作出預測是有一定風險的。生存機器的每一決定都是賭博行為，基因有責任事先為腦子編好程序，以便腦袋作出的決定多半能取得積極成果。在進化的賭場中，使用的籌碼是生存，嚴格說來，是基因的生存。但一般地說，作為合乎情理的近似說法，也可以說是個體的生存。如果你向下走到水坑邊去喝水，守候在水坑邊的食肉獸把你吃掉的風險就會增加。

如果你不去的話，最後免不了要渴死。去也好，不去也好，風險都是存在的。你必須作出決定，以便讓基因獲得最大的能生存下去的機會。也許最好的辦法是忍著不喝，直到你非喝不可的時候才走下去喝個痛快，以便可以長時間不需要再喝水。這樣，你減少了到水坑邊去的次數，但是到了最後不得不喝的時候，你得低下頭去長時間的喝水。另外一個冒險的辦法是少喝多跑，即奔過去喝上一兩口，馬上就奔回來，這樣多跑幾次也能解決問題。到底哪一種冒險的策略最好，要取決於各種複雜的情況，其中食肉獸的獵食習慣也是一個重要的因素。食肉獸為了取得最大的效果，它們也在不斷改進其獵食習慣。因此，有必要對各種可能性的得失進行某種形式的權衡。但我們當然不一定認為這些動物在有意識地權衡得失。我們只要相信，如果那些動物的基因建造了靈敏

的腦袋，使它們在打賭時往往成為贏家；那麼，作為直接的後果，這些動物生存下去的可能性就更大，這些基因從而得到繁殖。

我們可以把打賭這個隱喻稍加引伸。一個賭徒必須考慮三個主要的數量：賭注、機會、贏款。如果贏款額巨大的話，賭徒是願意下大賭注的。一個孤注一擲的賭徒準是有機會博取大量贏款的。他當然也有輸掉一切的可能，但平均說來，下大賭注的人和其他下小賭注以博取小額贏款的人比起來佔不到什麼便宜，也不見得會吃虧。交易所裡買空賣空的投機商和穩紮穩打的投資者之間也有類似之處。在某些方面，交易所這個比喻比賭場更貼切，因為賭場裡的輸贏是受到操縱的，莊家到頭來總歸是贏家（嚴格說來，這意味著下大賭注的人比下小賭注的人輸得多些，而下小賭注

的人要比不打賭的人來得窮些。但在某種意義上對目前的論題來說，不打賭的例子是不怎樣合適的)。撇開這個不談，下大賭注和下小賭注似乎都各有理由。動物界中有沒有下大賭注的，或者有比較保守的動物？我們將在第九章中看到，人們通常可以把雄性的動物視為下大賭注、冒大風險的賭徒，而把雌性動物視為穩紮穩打的投資者，尤其是在雄性動物為配偶而相互爭奪的一雄多雌的物種中。閱讀本書的博物學家可以想到一些能稱為下大賭注、冒大風險的物種，以及其他一些比較保守的物種。這裡我要言歸正傳，談談基因如何對未來作預測這個帶有更大普遍意義的主題。

在一些難以預見的環境中，基因如何預測未來是個難題，解決這個難題的一個辦法是預先賦予生存機器以一種學習能力。為此，基因可以通

過對其生存機器發出如下指示的形式來編製程序：

「下面這些會帶來好處：口中的甜味道、情慾亢進、適中的溫度、微笑的小孩等。而下面這些會帶來不快：各種痛苦、噁心、空空的肚皮、哭叫著的小孩等。如果你碰巧做了某件事情之後便出現了不愉快的情況，切勿再做這種事情；在另一方面，重複做為你帶來好處的任何事情。」這樣編製的程序有一個好處，就是可以大大削減必須納入原來程序的那些詳盡的規則，同時可以應付事先未能預見到其細節的環境變化。在另一方面，仍然有必要作出某些預測。在我們所舉的例子裡，基因估計吃糖和交配可能對基因的生存有利，在這一意義上，口中的甜味以及情慾亢進是「有益的」。但根據這個例子，它們不能預見到糖精和自瀆也可能為它們帶來滿足。它們也不能預見到，

在我們這個糖多得有點反常的環境裡，糖吃得過多的危險性。

學習戰略已應用於計算機下棋的某些程序中。計算機和人對奕或和其他的計算機對奕時，這些程序確實能不斷得到改善。儘管它們備有一個規則和戰術庫，但它們的決定程序裡也帶有一個預先納入的小小的隨機趨向。它們把以往的種種決定記錄下來，每當贏得一局時，它們就稍微增加為這局棋帶來勝利的戰術的權重，以便計算機下次再度採用同樣戰術的可能性增加一些。

預測未來的一個最有趣的方法是模擬。一位將軍如果想知道某一項軍事計劃是否比其他可供選擇的計劃來得優越，他就面臨作出預測的問題。天氣、部隊的士氣以及敵人可能採取的反措施都是未知數。如果想知道這個計劃是否切實可行，

一個辦法是把該計劃試行一下，看看其效果如何。然而，要把所有想像得出的計劃都試行一下是不可取的，因為願意「為祖國」獻身的青年畢竟有限，而各種可能的計劃實在多得很。進行與假想敵人交鋒的演習也可以考驗各種計劃的實踐性，這要比真刀真槍地幹一下好。演習可以採取「北國」與「南國」全面交戰的方式，使用的是空炮彈。但即使是這樣也要耗費大量時間和物資。比較節約一些的辦法是用玩具士兵和坦克在大地圖上移來移去進行演習。

近年來，計算機已肩負起大部分模擬的職能，不僅在軍事戰略方面，而且在諸如經濟學、生態學、社會學等必須對未來作出預測的一切領域。它使用的是這樣的技術：在計算機內樹立世界上某種事物的一個模型。這並不意味著，如果你揭

開計算機的蓋子，就可以看到一個和模擬對象相同的微型模仿物。在下棋的計算機裡，記憶裝置內沒有任何看得出是棋盤以及馬和卒各就各位的「形象」。有的只是代表棋盤以及各種棋子位置的一行行的電子編碼。對我們來說，地圖是世界某一部分的平面縮影。在計算機裡面，地圖通常是以一系列城鎮和其他地點的名字來代表的。每個地點附有兩個數字——它的經度和緯度。計算機的電腦實際上如何容納它這個世界的模型是無關緊要的。重要的是容納的形式允許它操縱這個模型，進行操作和試驗，並以計算機操作員能夠理解的語言匯報運算的結果。通過模擬技術，以模型進行的戰役可以得出勝負，模擬的班機可以飛行或墜毀，經濟政策可以帶來繁榮或崩潰。無論模擬什麼，計算機的整個運算過程只需實際生活中極小的一部分時間。當然，這些反映世界的模

型也有好壞之分，而且即使是上好的模型也只能是近似的。不管模擬得如何逼真也不能預測到將要發生的全部實際情況，但好的模擬肯定遠勝於盲目的試驗和誤差。我們本來可以把模擬稱為代替性的「試驗和誤差」，不幸的是，這個術語早為研究老鼠心理的心理學家所優先佔用了。

如果模擬是這樣一個好辦法，我們可以設想生存機器本該是首先發現這個辦法的，早在地球上出現人類以前，生存機器畢竟已經發明了人類工程學的許多其他方面的技術：聚焦透鏡和拋物面反射鏡、聲波的頻譜分析、伺服控制系統、聲納、輸入信息的緩衝存儲器以及其他不勝枚舉的東西，它們都有長長的名字，其具體細節這裡不必細說。模擬到底是怎麼一回事呢？我說，如果你自己要作出一個困難的決定，而這個決定牽涉

到一些將來的未知量，你也會進行某種形式的模擬。你設想在你採取各種可供選擇的步驟之後將會出現的情況。你在腦子裡樹立一個模型，這個模型並不是世上萬物的縮影，它僅僅反映出依你看來是有關的範圍有限的一組實體。你可以在心目中看到這些事物的生動形象，或者你可以看到並操縱它們已經概念化了的形象。無論怎樣，不會在你的腦子裡出現一個實際上佔據空間的、反映你設想的事物的模型。但和計算機一樣，你的腦子怎樣表現這個模型的細節並不太重要，重要的是你的腦子可以利用這個模型來預測可能發生的事物。那些能夠模擬未來事物的生存機器，比只會在明顯的試驗和誤差的基礎上積累經驗的生存機器要棋高一著。問題是明顯的試驗既費時又費精力，明顯的誤差常常帶來致命的後果。模擬則既安全又迅速。

模擬能力的演化似乎終於導致了主觀意識的產生。其所以如此，在我看來，是當代生物學所面臨的最不可思議的奧秘。沒有理由認為電子計算機在模擬時是具有意識的，儘管我們必須承認，有朝一日它們可能具有意識。意識之產生也許是由於腦子對世界事物的模擬已達到如此完美無缺的程度，以致把它自己的模型也包括在內。顯然，一個生存機器的肢體必然是構成它所模擬的世界的一個重要部分；可以假定，為了同樣理由，模擬本身也可以視為是被模擬的世界的一個組成部分。事實上，「自我意識」可能是另外一種說法，但我總覺得這種說法用以解釋意識的演化是不能十分令人滿意的，部分原因是它牽涉到一個無窮盡的復歸問題——如果一個模型可以有一個模型，那麼為什麼一個模型的模型不可以有一個模型呢……？

不管意識引起了哪些哲學問題，就本書的論題而言，我們可以把意識視為一個進化趨向的終點，也就是說，生存機器最終從主宰它們的主人即基因那裡解放出來，變成有執行能力的決策者。腦子不僅負責管理生存機器的日常事務，它也取得了預測未來並作出相應安排的能力。它甚至有能力拒不服從基因的命令，例如拒絕生育它們的生育能力所容許的全部後代。但就這一點而言，人類的情況是非常特殊的，我們在下面將談到這個問題。

這一切和利他行為和自私行為有什麼關係呢？我力圖闡明的觀點是，動物的行為，不管是利他的或自私的，都在基因控制之下。這種控制儘管只是間接的，但仍然是十分強有力的。基因通過支配生存機器和它們的神經系統的建造方式而對

行為施加其最終的影響。但此後怎麼辦，則由神經系統隨時作出決定。基因是主要的策略制定者；腦子則是執行者。但隨著腦子的日趨高度發達，它實際上接管了越來越多的決策機能，而在這樣做的過程中運用諸如學習和模擬的技巧。這個趨勢在邏輯上的必然結果將會是，基因給予生存機器一個全面的策略性指示：請採取任何你認為是最適當的行動以保證我們的存在。但迄今為止還沒有一個物種達到這樣的水平。

和計算機類比以及和人類如何作出決定進行類比確實很有意思。但我們必須回到現實中來，而且要記注，事實上進化是一步一步通過基因庫內基因的差別性生存來實現的。因此，為使某種行為模式——利他的或自私的——能夠演化，基因庫內「操縱」那種行為的基因必須比「操縱」另外

某種行為的、與之匹敵的基因或等位基因有更大的存活可能性。一個操縱利他行為的基因，指的是對神經系統的發展施加影響，使之有可能表現出利他行為的任何基因。我們有沒有通過實驗取得的證據，表明利他行為是可遺傳的呢？沒有。但這也是不足為奇的，因為到目前為止，很少有人對任何行為進行遺傳學方面的研究。還是讓我告訴你們一個研究行為模式的實例吧！這個模式碰巧並不帶有明顯的利他性，但它相當複雜，足以引起人們的興趣。這是一個說明如何繼承利他行為的典型例子。

蜜蜂有一種叫腐臭病（foul brood）的傳染病。這種傳染病侵襲巢室內的幼蟲。養蜂人馴養的品種中有些品種比其他的品種更易於感染這種病，而且至少在某些情況下各品系之間的差異

證明是由於它們行為上的不同。有些俗稱衛生品系的蜜蜂能夠找到受感染的幼蟲，把它們從巢室裡拉出來並丟出蜂房，從而迅速地撲滅流行病。那些易感染的品系之所以易於染病正是因為它們沒有這種殺害病嬰的衛生習慣。實際上這種衛生行為是相當複雜的。工蜂必須找到每一患病幼蟲所居住的巢室，把上面的蠟蓋揭開，拉出幼蟲，把它拖出蜂房門，並棄之於垃圾堆上。

由於各種理由，用蜜蜂做遺傳學實驗可以說是一件相當複雜的事情。工蜂自己一般不繁殖，因此你必須以一個品系的蜂后和另外一個品系的雄蜂雜交，然後觀察養育出來的子代工蜂的行為。羅森比勒 (W. C. Rothenbunler) 所作的實驗就是這樣進行的。他發現第一代子代雜交種的所有蜂群都是不衛生的：它們親代的衛生行為似乎

已經消失，儘管事實上衛生的基因仍然存在，但這些基因已變成隱性基因了，像人類的遺傳藍眼睛的基因一樣。羅森比勒後來以第一代的雜交種和純粹的衛生品系進行「回交」（當然也是用蜂后和雄蜂），這一次他得到了絕妙的結果。子代蜂群分成三類：第一類表現出徹底的衛生行為，第二類完全沒有衛生行為，而第三類則是拆衷的。這一類蜜蜂能夠找到染病的幼蟲，揭開它們的蠟蜂巢的蓋子，但只到此為止，它們並不扔掉幼蟲。據羅森比勒的猜測，可能存在兩種基因，一種是進行揭蓋的，另一種是扔幼蟲的。正常的衛生品系兩者兼備，而易受感染的品系則具有這兩種基因的等位基因——它們的競爭對手。那些在衛生行為方面表現為拆衷的雜交種，大概僅僅具有揭蓋的基因（其數量是原來的兩倍）而不具有扔幼蟲的基因。羅森比勒推斷，他在實驗中所培育出來

的，顯然完全是不衛生的蜂群裡可能隱藏著一個具有扔幼蟲的基因的亞群，只是由於缺乏揭蓋子基因而無能為力罷了。他以非常巧妙的方式證實了他的推斷：他自己動手把蜂巢的蓋子揭開。果然，蠟蓋揭開之後，那些看起來是不衛生的蜜蜂中有一半馬上表現出完全正常的把幼蟲扔掉的行為。

這段描述說明了前面一章提到的若干重要論點。它表明，即使我們對把基因和行為連接起來的各種胚胎因素中的化學連接一無所知，我們照樣可以恰如其分地說「操縱某種行為的基因」。事實上，這一系列化學連接可以證明甚至包括學習過程。例如，揭蠟蓋基因之所以能發揮作用，可能是因為它首先讓蜜蜂嘗到受感染的蜂蠟的味道。就是說，蜂群會發覺把遮蓋病仔的蠟蓋吃掉

是有好處的，因此往往一遍又一遍地這樣做。即使基因果真是這樣發揮作用的，只要具有這種基因的蜜蜂在其他條件不變的情況下終於進行揭蓋活動，而不具有這種基因的蜜蜂不這樣做，那麼，我們還是可以把這種基因稱為「揭蓋子」的基因。

第二，這段描述也說明了一個事實，就是基因在對它們共有的生存機器施加影響時是「合作的」。扔幼蟲的基因如果沒有揭蓋基因的配合是無能為力的，反之亦然。不過遺傳學的實驗同樣清楚地表明，在貫串世世代代的旅程中，這兩種基因基本上是相互獨立的。就它們的有益工作而言，你盡可以把它們視為一個單一的合作單位；但作為複製基因，它們是兩個自由的、獨立的行為者。

為了進行論證，我們有必要設想一下「操縱」各種不大可能的行為的基因。譬如我說有一種假設的「操縱向溺水的同伴伸出援手的行為」的基因，而你卻認為這是一種荒誕的概念，那就請你回憶一下上面提到的衛生蜜蜂的情況吧。要記住，在援救溺水者所涉及的動作中，如一切複雜的肌肉收縮，感覺整合，甚至有意識的決定等等，我們並不認為基因是唯一的一個前提因素。關於學習、經驗以及環境影響等等是否與行為的形成有關這個問題我們沒有表示意見。你只要承認這一點就行了：在其他條件不變的情況下，同時在許多其他的主要基因在場，以及各種環境因素發揮作用的情況下，一個基因，憑其本身的力量比它的等位基因有更大的可能促使一個個體援救溺水者。這兩種基因的差別歸根結底可能只是某種數量變數的差異。有關胚胎發育過程的一些

細節儘管饒有風趣，但它們與進化的種種因素無關。洛倫茨明確地闡明了這一點。

基因是優秀的程序編製者，它們為本身的存在而編製程序。生活為它們的生存機器帶來種種艱難險阻，在對付這一切艱難險阻時這個程序能夠取得多大的成功就是判定這些基因優劣的根據。這種判斷是冷酷無情的，關係到基因的生死存亡。下面我們將要談到以表面的利他行為促進基因生存的方式。但生存機器最感關切的顯然是個體的生存和繁殖，為生存機器作出各種決定的腦子也是如此。屬同一「群體」的所有基因都會同意將生存和繁殖放在首位。因此各種動物總是竭盡全力去尋找並捕獲食物，設法避免自己被抓住或吃掉；避免罹病或遭受意外；在不利的天氣條件下保護自己；尋找異性伴侶並說服它們同意交配；

並以一些和它們享受的相似的優越條件賦予它們的後代。我不打算舉出很多例子——如果你需要一個例證，那就請你下次仔細觀察一下你看到的野獸吧。但我卻很想在這裡提一下一種特殊的行為，因為我們在下面談到利他行為與自私行為時必須再次涉及這種行為。我們可以把這種行為概括地稱為聯絡（communication）。

我們可以這樣說，一個生存機器對另一個生存機器的行為或其神經系統的狀態施加影響的時候，前者就是在和後者進行聯絡。這並不是一個我打算堅持為之辯護的定義，但對我們目前正在探討的一些問題來說，這個定義是能夠說明問題的。我所講的影響是指直接的、偶然的影響。聯絡的例子很多：鳥、蛙和蟋蟀的鳴唱；狗的搖動尾巴和豎起長頸毛；黑猩猩的「露齒而笑」；人

類的手勢和語言等。許許多多生存機器的行動，通過影響其他生存機器的行為的間接途徑，來促進其自身基因的利益。各種動物千方百計地使這種聯絡方式取得成效。鳥兒的鳴唱使人們世世代代感到陶醉和迷惘。我上面講過的弓背鯨的歌聲表達出更其高超的意境，同時也更迷人。它的音量宏大無比，可以傳到極其遙遠的地方，音域廣闊，從人類聽覺能夠聽到的亞音速的低沉的隆隆聲直到超音速的、短促的刺耳聲。螻蛄之所以能發出宏亮的歌聲，這是因為它們在泥土中精心挖成雙指數角狀擴音器一樣的土穴，在裡面歌唱，唱出的歌聲自然得到擴大。在黑暗中翩翩起舞的蜂群能夠為其他覓食的蜂群準確地指出前進的方向以及食物在多遠的地方可以找到。這種巧妙的聯絡方法只有人類的語言可以與之比美。

動物行為學家的傳統說法是，聯絡信號之逐步完善對發出信號者和接收信號者都有裨益。譬如說，雛雞在迷途或受凍時發出的尖叫聲可以影響母雞的行為。母雞聽到這種吱吱啾啾的叫聲後通常會應聲而來，把小雞領回雞群。我們可以說，這種行為的形成是由於它為雙方都帶來好處；自然選擇有利於迷途後會吱吱啾啾叫的雛雞，也有利於聽到這種叫聲後隨即作出適當反應的母雞。

如果我們願意的話（其實無此必要），我們可以認為雛雞叫聲之類的信號具有某種意義或傳達某種信息。在這個例子裡，這種呼喚聲相當於「我迷路了！」我在第一章中提到的小鳥發出的報警聲傳遞了「老鷹來了！」這一信息。那些收到這種信息並隨即作出反應的動物無疑會得到好

處。因此，這個信息可以說是真實的。可是動物會發出假的信息嗎？它們會扯謊嗎？

說動物說謊這種概念可能會令人發生誤解，因此我必須設法防止這種誤解的產生。我記得出席過一次比阿特麗斯（Beatrice）和加德納（Alan Gardner）主講的一次講座，內容是關於他們所訓練的遇逸聞名的「會說話的」黑猩猩華舒（她以美國手勢語表達思想。對學習語言的學者來說，她的成就可能引起廣泛的興趣）。聽眾中有一些哲學家，在講座結束後舉行的討論會上，對於華舒是否會說謊這個問題他們費了一番腦筋。我猜想，加德納夫婦一定有些納悶，為什麼不談談其他更有趣的問題呢？我也有同感。在本書中，我所使用的「欺騙」、「說謊」等字眼只有直截了當的含義，遠不如哲學家們使用的那

麼複雜。他們感興趣的是有意識的欺騙。而我講的僅僅是在功能效果上相當於欺騙的行為。如果一隻小鳥在沒有老鷹出現的情況下使用「鷹來了」這個信號，從而把它的同伴都嚇跑，讓它有機會留下來把食物全都吃掉，我們可以說它是說了謊的。我們並不是說它有意識地去欺騙。我們所指的只不過是，說謊者在犧牲其同伴的利益的情況下取得食物。其他的小鳥之所以飛走，這是因為它們在聽到說謊者報警時作出在真的有鷹出現的情況下那種正常反應而已。

許多可供食用的昆蟲，如前一章提到的蝴蝶，為了保護自己而模擬其他味道惡劣的或帶刺的昆蟲的外貌。我們自己也經常受騙，以為有黃黑條紋相間的食蚜蠅就是胡蜂。有些蒼蠅在模擬蜜蜂時更是惟妙惟肖，肉食動物也會說謊。琵琶魚在

海底耐著性子等待，將自己隱蔽在周圍環境中，唯一觸目的部分是一塊像蟲一樣蠕動著的肌肉，它掛在魚頭上突出的一條長長的「釣魚竿」末端。小魚游近時，琵琶魚會在小魚面前抖動它那像蟲一樣的鉤餌，把小魚引到自己的隱而不見的咀巴旁。大咀突然張開，小魚被囫圇吞下。琵琶魚也在說謊。它利用小魚喜歡游近像蟲一樣蠕動著的東西這種習性。它在說，「這裡有蟲」任何「受騙上當」的小魚都難逃被吞掉的命運。

有些生存機器會利用其他生存機器的性慾。蜂蘭（bee orchid）會引誘蜜蜂去和它的花朵交配，因為這種蘭花活像雌蜂。蘭花必須從這種欺騙行為中得到的好處是傳播花粉，因為一隻分別受到兩朵蘭花之騙的蜜蜂必然會把其中一朵蘭花的花粉帶給另外一朵。螢火蟲（實際上是甲

蟲)向配偶發出閃光來吸引它們。每一物種都有其獨特的莫爾斯電碼一樣的閃光方式，這樣，不同物種之間不會發生混淆不清的現象，從而避免有害的雜交。正像海員期待發現某些燈塔發出的獨特的閃光模式一樣，螢火蟲會尋找同一物種發出的密碼閃光模式。Photuris 屬的螢火蟲雌蟲「發現」如果它們模擬 Photinus 屬的螢火蟲雌蟲的閃光密碼，它們就能把 Photinus 屬的螢火蟲雄蟲引入殼中。

Photuris 屬的雌蟲就這樣做了。當一隻 Photinus 屬的雄蟲受騙接近時，雌蟲就不客氣地把它吃掉。說到這裡，我們自然會想起與此相似的有關塞王 (Siren) 和洛勒萊 (Lorelei) 的故事，但英國西南部的康瓦耳 (Cornwall) 人卻會追憶昔日那些為行劫而使船隻失事的歹徒，

他們用燈籠誘船觸礁，然後劫掠從沉船中散落出來的貨物。

每當一個聯絡系統逐漸形成時，這樣的風險總會出現：即某些生物利用這個系統來為自己謀私利。由於我們一直受到「物種利益」這個進化觀點的影響，因此我們自然首先認為說謊者和欺騙者是屬於不同的物種的：捕食的動物，被捕食的動物，寄生蟲等等。然而，每當不同個體的基因之間發生利害衝突時，不可避免地會出現說謊、欺騙等行為以及聯絡手段用於自私的目的的情況。這包括屬於同一物種的不同個體。我們將會看到，甚至子女也要欺騙父母，丈夫也要欺騙妻子，兄弟倆也要相互欺騙。

有些人相信，動物的聯絡信號原來是為了促進相互的利益而發展的，只是後來為壞分子所利

用。這種想法畢竟是過於天真。實際的情況很可能是：從一開始，一切的動物聯絡行為就含有某種欺詐的成分，因為所有的動物在相互交往時至少要牽涉到某種利害衝突。我打算在下面一章介紹一個強有力的觀點，這個觀點是從進化的角度來看待各種利害衝突的。

第五章 進犯行為：穩定性和自私的機器

本章所要討論的主要是關於進犯行為這個在很大程度上被誤解了的論題。我們將繼續把個體作為一種自私的機器加以論述，這種機器的程序編製就是為了完成對它的作為一個整體的全部基因來說是最有益的任何事情。這種講法是為了敘述的簡便。本章結尾時我們將再回到以單個基因為對象的講法。

對某個生存機器來說，另一個生存機器（不是前者自己的子女，也不是另外的近親）是它環境的一部分，就像一塊岩石、一條河流或一塊麵包是它的環境一樣。這另一個生存機器可以製造麻煩，但也能夠加以利用。它同一塊岩石或一條河流的一個重要區別在於：它往往要還擊。因為它也是機器，擁有寄託著其未來的不朽基因，而且為了保存這些基因，它也會不惜赴湯蹈火。自然選擇有利於那些能夠控制其生存機器從而充分利用環境的基因，包括充分利用相同物種和不同物種的其他生存機器。

有時，生存機器似乎相互不大影響對方的生活。舉例說，鼯鼠同烏鶇不相互吞食，不相互交配，也不爭奪居住地盤。即使如此，我們也不能認為它們老死不相往來。它們可能為某種東西而

競爭，也許是爭奪蚯蚓。這並不等於說你會看到鼯鼠和烏鶇為一條蚯蚓而你爭我奪；事實上，一隻烏鶇也許一生中也可能見不到一隻鼯鼠。但是，如果你把鼯鼠種群消滅乾淨，對烏鶇可能產生明顯的影響，儘管對於發生影響的細節，或通過什麼曲折遷遇的間接途徑發生影響，我都不敢妄加猜測。

不同物種的生存機器以各種各樣的方式相互發生影響。它們可能是肉食動物或被捕食的動物，是寄生蟲或宿主，也可能是爭奪某些稀有資源的對手。它們可以通過各種特殊方式被利用，例如，花利用蜜蜂作為花粉的傳播者。

屬於同一物種的生存機器往往更加直接地相互影響對方的生活。發生這種情況有許多原因。原因之一是，自己物種的一半成員可能是潛在的

配偶，而且對其子女來講，它們有可能是勤奮和可以利用的雙親；另一個原因是，同一物種的成員，由於相互非常相似，由於都是在同一類地方保存基因的機器，生活方式又相同，因此它們是一切生活必需資源的更直接的競爭者。對烏鶇來說，鼯鼠可能是它的競爭對手，但其重要性卻遠不及另一隻烏鶇。鼯鼠同烏鶇可能為蚯蚓而進行競爭，但烏鶇同烏鶇不僅為蚯蚓而且還為其他一切東西而相互爭奪。如果它們屬於同一性別，還可能爭奪配偶。通常是雄性動物為爭奪雌性配偶而相互競爭，其中道理我們將會看到。這種情況說明，如果雄性動物為與之競爭的另一隻雄性動物造成損害的話，也許會給它自己的基因帶來好處。

因此，對生存機器來說，合乎邏輯的策略似乎是將其競爭對手殺死，然後最好是把它們吃掉。儘管自然界會發生屠殺和同類相食的現象，但認為這種現象普遍存在卻是對自私基因的理論的一種幼稚的理解。事實上，洛倫茨在《論進犯行為》一書中就強調指出，動物間的搏鬥具有克制和紳士風度的性質。他認為，動物間的搏鬥有一點值得注意：它們的搏鬥是一種正常的競賽活動，像拳擊或擊劍一樣，是按規則進行的。動物間的搏鬥是一種手持鈍劍或戴著手套進行的搏鬥。威脅和虛張聲勢代替了真刀真槍。勝利者尊重降服的表示，它不會像我們幼稚的理論所能斷言的那樣，會給投降者以致命的打擊或撕咬。

把動物的進犯行為解釋成是有克制的而且是有
一定規格的行為，可能會引起爭論。尤其是把

可憐的歷史悠久的人類說成是屠殺自己同類的唯一物種，是該隱（cain）印記以及種種聳人聽聞的此類指責的唯一繼承人，顯然都是錯誤的。一個博物學家是強調動物進犯行為暴力的一面、還是克制的一面，部分取決於他通常所觀察的動物的種類，部分取決於他在進化論方面的偏見，洛倫茨畢竟是一個主張「物種利益」的人。即使對動物搏鬥方式的描述有些言過其實，但有關動物文明搏鬥的觀點至少是有些道理的。表面上看，這種現象似乎是一種利他主義的形式。自私基因的理論必須承擔對這種現象作出解釋這一艱鉅任務。為什麼動物不利用每一個可能的機會竭盡全力將自己物種的競爭對手殺死呢？

對這一問題的一般回答是，那種破釜沉舟的好鬥精神不但會帶來好處，而且也會造成損失，

而且不僅僅是時間和精力方面的明顯損失。舉例說，假定 B 和 C 都是我的競爭對手，而我又正好同 B 相遇。我作為一個自私的個體，按理講我應想法將 B 殺死。但先別忙，請聽我說下去。C 既是我的對手，也是 B 的對手。如果我將 B 殺掉，就為 C 除掉了一個對手，我就無形中為 C 做了一件好事。假使我讓 B 活著也許更好些，因為這樣 B 就可能同 C 進行競爭或搏鬥，我也就可以坐收漁翁之利。不分青紅皂白地去殺死對手並無明顯的好處，這個假設的簡單例子的寓意即在於此。在一個龐大而複雜的競爭體系內，除掉一個對手並不見得就是一件好事，其他的競爭對手很可能比你從中得到更多的好處。那些負責控制蟲害的官員們所得到的就是這類嚴重的教訓。你遇到了一場嚴重的農業蟲害，你發現了一種撲滅這場蟲害的好辦法，於是你高高興興地按這個辦法去做

了。殊不知這種害蟲的消滅反而使另外一種害蟲受益，其程度甚至超過對人類農業的好處。結果是，你的境遇比以前還要糟。

另一方面，有區別地把某些特定的競爭對手殺死，或至少與其進行搏鬥，似乎是一個好主意。如果 B 是一隻象形海豹（elephant seal），擁有一大群「妻妾」（harem），而我也是一隻象形海豹，把它殺死我就能夠把它的「妻妾」弄到手，那我這樣做可能是明智的。但即使在有選擇性的搏鬥中也會有損失，也是要冒風險的。進行還擊以保衛其寶貴的財產對 B 是有利的。如果是我挑起一場搏鬥的話，我的下場同它一樣，很可能以死亡告終。說不定我死它不死的可能性甚至更大。我想同它進行搏鬥是因為它掌握著一種寶貴的資源。但它為什麼會擁有這種資源的呢？

它也許是在戰鬥中贏來的。在和我交手以前，它也許已經擊退過其他的挑戰者。它可能是一個驍勇善戰的鬥士。就算是我贏了這場搏鬥而且得到了這群「妻妾」，但我可能在搏鬥的過程中嚴重受傷，以致不能夠享用得來的好處。而且，搏鬥耗盡了時間和精力。把時間和精力暫時積蓄起來說不定更好。如果我一門心思進食，並且在一段時間內不去惹是生非，我會長得更大和更強壯。最終我是會為爭奪這群「妻妾」而同它進行搏鬥的，但如果我等待一下而不是現在就匆促上陣，我獲勝的機會可能更大。

上面這段自我獨白完全是為了說明：在決定要不要進行搏鬥之前，最好是對「得-失」進行一番如果說是無意識的、但卻是複雜的權衡。儘管進行搏鬥無疑會得到某些好處，但並非只有百

利而無一弊。同樣，在一場搏鬥的過程中，牽涉到讓搏鬥升級還是緩和下來的每一個策略上的決定都各有其利弊，而且這些利弊在原則上都可以進行分析。個體生態學家對這種情況早已有所了解，儘管這種了解還不太清晰明確，但只有史密斯才能有力地和明確地表明了這種觀點，而通常並不認為他是一位生態學家。他同普賴斯（G. R. Price）和帕克（G. A. Parker）合作運用稱為博奕論（Game Theory）這一數學上的分支。他們的獨到的見解能夠用語言而不用數學符號表達出來，儘管其精確程度因此有某些損失。

進化上的穩定策略（evolutionarily stable strategy 以下簡稱 ESS）是史密斯提出的基本概念。他追根溯源，發現最早有這種想

法的是漢密爾頓 (W. D. Hamilton) 和麥克阿瑟 (R. H. MacArthur)。「策略」是一種程序預先編製好的行為策略。例如，「向對手進攻；如果它逃就追；如果它還擊就逃」就是一種策略。我們所說的策略並不是個體有意識地制訂出來的，弄清這點十分重要。不要忘記，我們是把動物描繪成機器人一樣的生存機器，它的肌肉由一架程序預先編製好的計算機控制。用文字把策略寫成一組簡單的指令只是為了便於我們思考。由某種難以具體講清楚的機製作用所產生的動物行為，就好像是以這樣的指令為根據的。

凡是種群的大部分成員採用某種策略，而這種策略的好處為其他策略所比不上的，這種策略就是進化上的穩定策略或 ESS。這一概念既微妙又很重要。換句話講，對於個體來說，最好的策

略取決於種群的大多數成員在做什麼。由於種群的其餘部分也是由個體組成，而它們都力圖最大限度地擴大其各自的成就，因而能夠持續存在的必將是這樣一種策略：它一旦形成，任何舉止異常的個體的策略都不可能與之中擬。在環境的一次大變動之後，種群內可能出現一個短暫的進化上的不穩定階段，甚至可能出現波動。但一種 ESS 一旦確立，就會穩定下來：偏離 ESS 的行為將要受到自然選擇的懲罰。

為將這一觀點用於解釋進犯行為，我們來研究一下史密斯所假設的一個最簡單的例子。假定有一個特定的物種叫鷹和鴿子（這兩個名稱系按人類的傳統用法，但同這兩種鳥的習性無關：其實鴿子是一種進攻性相當強的鳥。）在這個物種的某個種群中只存在兩種搏鬥策略。在我們這個

假定的種群中，所有個體不是鷹就是鴿子。鷹搏鬥起來總是全力以赴，孤注一擲的，除非身負重傷，否則絕不退卻；而鴿子卻只是以風度高雅的慣常方式進行威脅恫嚇，從不傷害其他動物。如果鷹同鴿子搏鬥，鴿子迅即逃跑，因此鴿子不會受傷。如果是鷹同鷹進行搏鬥，它們會一直打到其中一隻受重傷或死亡才罷休。如果是鴿子同鴿子相遇，那就誰也不會受傷；它們長時間地擺開對峙的架式，直到它們中的一隻感到疲勞了，或者感到厭煩而決定不再對峙下去，從而作出讓步為止。我們暫且假定一個個體事先無法知道它的對手是鷹還是鴿子。只有在與之進行搏鬥時才弄清楚，而且它也記不起過去同哪些個體進行過搏鬥，因此無從借鑒。

現在，作為一種純粹是隨意規定的比賽規則，我們規定競賽者「得分」標準如下：贏一場五十分，輸一場分，重傷者-一百分，使競賽拖長浪費時間者-一十分。我們可以把這些分數視為能夠直接轉化為基因生存的通貨。得分高而平均「盈利」也高的個體就會在基因庫中遺留下許多基因。在廣泛的範圍內，實際的數值對分析並無多大意義，但卻可以幫助我們去思考這一問題。

鷹在同鴿子搏鬥時，鷹是否有擊敗鴿子的傾向，對此我們並不感興趣，這點是重要的。我們已經知道這個問題的答案：鷹永遠會取勝。我們想要知道的是，究竟是鷹還是鴿子是進化上的穩定策略型。如果其中一種是 ESS 型而另一種不是，那麼我們認為屬 ESS 型的那種才會進化。從理論上講，存在兩種 ESS 型是可能的。不論種群大多

數成員所採取的碰巧是什麼樣的策略——鷹策略也好，鴿子策略也好——對任何個體來說，如果最好的策略是隨大流的話，那麼，存在兩種 ESS 型是可能的。在這種情況下，種群一般總是保持在自己的兩種穩定狀態中它首先達到的那一種狀態。然而我們將會看到，這兩種策略，不論是鷹的策略還是鴿子的策略，事實上單憑其自身不可能在進化上保持穩定性，因此我們不應該指望它們任何一個會得以進化。為了說明這點，我們必須計算平均盈利。

假設有一個全部由鴿子組成的種群。不論它們在什麼時候進行搏鬥，誰也不會受傷。這種比賽都是一些時間拖得很長、按照儀式進行的競賽，也許是相互虎視眈眈的對峙，只有當一個對手讓步，這種競賽才告結束。於是得勝者因獲取有爭

議的資源而得五十分，但因長時間地相互虎視眈眈而浪費時間被罰一十分，因此淨得四十分。而敗方也因浪費時間而被罰一十分。每隻鴿子平均可望輸贏各半。因此每場競賽的平均盈利是 + 四十分和 - 十分的平均數，即 + 十五分。所以，鴿子種群中每隻鴿子看來成績都不錯。

但是現在假設在種群中出現了一個突變型的鷹。由於它是周圍唯一的一隻鷹，因此它的每一次搏鬥都是同鴿子進行的。鷹對鴿子總是保持不敗記錄，因此它每場搏鬥淨得 + 五十分，而這個數字也就是它的平均盈利。由於鴿子的盈利只有 + 十五分，因此鷹享有巨大的優勢。結果鷹的基因在種群內得以迅速散佈。但鷹卻再也不能指望它以後遇到的對手都是鴿子了。再舉一極端例子，如果鷹基因的成功擴散使整個種群都變成了鷹的

天下，那麼所有的搏鬥都變成鷹同鷹之間的搏鬥。這時情況就完全不同了。當鷹同鷹相遇時，其中一個受重傷，得-一百分，而得勝者則得+五十分。鷹種群中每隻鷹在搏鬥中可望勝負各半。因此，它在每場搏鬥中平均可望得到的盈利是+五十分和-一百分的對半，即-二十五分。現在讓我們設想一下，一隻生活在鷹種群中的子然一身的鴿子的情景吧。毫無疑問，它每次搏鬥都要輸掉。但另一方面它卻絕不會受傷。因此，它在鷹種群中的平均盈利為，而鷹種群中的鷹平均盈利卻是-二十五分。因此鴿子的基因就有在種群中散佈開來的趨勢。

按照我這種敘述方式，好像種群中存在一種連續不斷的搖擺狀態。鷹的基因扶搖直上迅速佔據優勢；鷹在數量上佔據多數的結果是，鴿子基

因必然受益，繼而數量增加，直到鷹的基因再次開始繁衍，如此等等。然而情況並不一定是這樣搖擺動盪。鷹同鴿子之間有一個穩定的比率。你只要按照我們使用的任意規定的評分制度計算一下的話，其結果是鴿子同鷹的穩定比率為五/十二：七/十二。在達到這一穩定比率時，鷹同鴿子的平均盈利完全相等。因此，自然選擇不會偏袒甲而虧待乙，而是一視同仁。如果種群中鷹的數目開始上升，比率不再是七/十二，鴿子就會開始獲得額外的優勢，比率會再回復到穩定狀態。如同我們將要看到的性別的穩定比率是五十：五十一樣，在這一假定的例子中，鷹同鴿子的穩定比率是七：五。在上述的兩種比率中，如果發生偏離穩定點的搖擺，這種擺動的幅度不一定很大。

這種情況乍聽起來有點像群體選擇，但實際上同群體選擇毫無共同之處。這種情況聽上去之所以像群體選擇，是因為它使我們聯想到處於一種穩定平衡狀態的種群，每當這種平衡被打破，該種群往往能夠逐漸恢復這種平衡。但 ESS 較之群體選擇是一種遠為精細微妙的概念。它同某些群體比另外一些群體獲得更大成功這種情況毫無關係。這只要應用我們假定的例子中的任意評分制度就能很好地加以說明。在由七/十二的鷹和五/十二的鴿子組成的穩定種群中，個體的平均盈利證明為六十一/四分。不論該個體是鷹還是鴿子都是如此。六十一/四分比鴿子種群中每隻鴿子的平均盈利（十五分）少很多。只要大家都同意成為鴿子，每個個體都會受益。根據單純的群體選擇，任何群體，如其所有個體都一致同意成為鴿子，它所取得的成就比停留在 ESS 比率上

的競爭群體要大得多。（事實上，純粹由鴿子組成的集團並不一定是最能獲得成功的群體。由一/六的鷹和五/六的鴿子所組成的群體中，每場競賽的平均盈利一百六十二/三分。按這個比例組成的才是最有可能獲得成功的集團。但就目前的論題而言，我們可以不必考慮這種情況。對每一個體來說，比較單純的全部由鴿子組成集團，由於每一個體的平均盈利為十五分，它要比 ESS 優越得多。）因此，群體選擇理論認為向全部由鴿子組成的集團進化是發展的趨勢，因為鷹占七/十二的群體取得成功的可能性要小些。但問題是，即使是那些從長遠來講能為其每一成員帶來好處的集團，仍免不了會出現害群之馬。清一色的鴿子群體中每一隻鴿子的境遇都比 ESS 群體中的鴿子好些，這是事實。然而遺憾的是，在鴿子集團中，一隻鷹單槍匹馬就可幹出無與倫比的業跡，

任何力量也不能阻止鷹的進化。因此這個集團因出現內部的背叛行為而難逃瓦解的厄運。ESS 種群的穩定倒不是由於它特別有利於其中的個體，而僅僅是由於它無內部背叛行為之隱患。

人類能夠結成各種同盟或集團，即使這些同盟或集團在 ESS 的意義上來說並不穩定，但對每個個體來說卻是有利的。這種情況之所以可能，僅僅是由於每一個體都能有意識地運用其預見能力，從而懂得遵守盟約的各項規定是符合其本身的長遠利益的。某些個體為了有可能在短期內獲得大量好處而不惜違犯盟約，這種做法的誘惑力會變得難以抗拒。這種危險甚至在人類所締結的盟約中也是始終存在的。壟斷價格也許是最能說明問題的一個例子。將汽油的統一價格定在某種人為的高水平上，是符合所有加油站老闆的長遠

利益的。那些操縱價格的集團，由於對最高的長遠利益進行有意識的估計判斷，因此能夠存在相當長的時期。但時常有個別的人會受到牟取暴利的誘惑而降低價格。這種人附近的同行立刻就會步其後塵，於是降低價格的浪潮就會波及全國。使我們感到遺憾的是，那些加油站老闆的有意識的預見能力，這時重新發揮其作用，並締結壟斷價格的新盟約。所以，甚至在人類這一具有天賦的自覺預見能力的物種中，以最高的長遠利益為基礎的盟約或集團，由於現內部的叛逆而搖搖欲墜，經常有土崩瓦解的可能。在野生動物中，由於它們為競爭的基因所控制，群體利益或集團策略能夠得以發展的情形就更少見。我們所能見到的情況必然是：進化上的穩定策略無處不在。

在上面的例子中，我們簡單地假定每一個個體不是鷹就是鴿子。我們得到的最終結果是，鷹同鴿子達到了進化上的穩定比率。事實上，就是說鷹的基因同鴿子的基因在基因庫中實現了穩定的比率。這種現象在遺傳學的術語裡被稱為穩定的多態性（polymorphism 人就數學而言，可以通過下面這個途徑實現沒有多態性的完全相等的 ESS。如果在每次具體競賽中每一個體都能夠表現得不是像鷹就是像鴿子的話，這樣一種 ESS 就能實現：所有的個體表現得像鷹一樣的概率完全相等。在我們的具體例子中這個概率就是七/十二。實際上這種情況說明，每一個個體在參加每次競賽時，對於在這次競賽中究竟要像鷹還是像鴿子那樣行動，事先已隨意作出了決定；儘管決定是隨意作出的，但總是考慮到鷹七鴿五的比例。雖然這些決定偏向於鷹，但必須是任意的，所謂

任意是指一個對手無法事先猜出對方在任何具體的競賽中將採取何種行動，這一點是至關重要的。例如，在連續七次搏鬥中充當鷹的角色，然後在連續五次搏鬥中充當鴿子的角色如此等等是絕對不可取的。如果任何個體採用如此簡單的搏鬥序列，它的對手很快就會識破這種策略並加以利用。要對付這種採用簡單搏鬥序列的戰略者，只有在知道它在搏鬥中充當鴿子的角色時，你以鷹的行動去應戰就能處於有利地位。

當然，鷹同鴿子的故事簡單得有點幼稚。這是一種「模式」，雖然這種情況在自然界實際上不會發生，但它可以幫助我們去理解自然界實際發生的情況。模式可以非常簡單，如我們所假設的模式，但對理解一種論點或得出一種概念仍舊是有助益的。簡單的模式能夠加以豐富擴展，使

之逐漸形成更加複雜的模式。如果一切順利的話，隨著模式漸趨複雜，它們也會變得更像實際世界。要發展鷹同鴿子的模式，一個辦法是引進更多的策略。鷹同鴿子並不是唯一的可能性。史密斯和普賴斯所介紹的一種更複雜的策略稱為還擊者策略 (Retaliator)。

還擊策略者在每次搏鬥開始時表現得像鴿子，就是說它不像鷹那樣，開始進攻就孤注一擲，兇猛異常，而是擺開通常那種威脅恫嚇的對峙姿態，但是對方一旦向它進攻，它即還擊。換句話說，還擊策略者當受到鷹的攻擊時，它的行為像鷹；當同鴿子相遇時，它的行為像鴿子，而當它同另一個還擊策略者遭遇時，它的表現卻像鴿子。還擊策略者是一種以條件為轉移的策略者。它的行為取決於對方的行為。

另一種有條件的策略者稱為恃強欺弱的策略者 (Bully)。它的行為處處像鷹，但一旦受到還擊，它立刻就逃之夭夭。還有一種有條件的策略者是試探還擊策略者 (prober-retaliator)。它基本上像還擊策略者，但有時也會試探性地使競賽短暫地升級。如果對方不還擊，它堅持像鷹一樣行動；另一方面，如果對方還擊，它就回復到鴿子的那種通常的威脅恫嚇姿態。如果受到攻擊，它就像普通的還擊策略者一樣進行還擊。

如果將我提到的五種策略都放進一個模擬計算機中去，使之相互較量，結果其中只有一種，即還擊策略，在進化上是穩定的。試探性還擊策略近乎穩定。鴿子策略不穩定，因為鷹和恃強欺弱者會侵犯鴿子種群。由於鷹種群會受到鴿子和

恃強欺弱者的進犯，因此鷹策略也是不穩定的。由於恃強欺弱者種群會受到鷹的侵犯，恃強欺弱者策略也是不穩定的。在由還擊策略者組成的種群中，由於其他任何策略也沒有還擊策略本身取得的成績好，因此它不會受其他任何策略的侵犯。然而鴿子策略在純由還擊策略者組成的種群中也能取得相等的好成績。這就是說，如果其他條件不變，鴿子的數目會緩慢地逐漸上升。如果鴿子的數目上升到相當大的程度，試探性還擊策略（而且連同鷹和恃強欺弱者）就開始取得優勢，因為在同鴿子的對抗中它們要比還擊策略取得更好的成績。試探性還擊策略本身，不同於鷹策略和恃強欺弱策略，它在試探性還擊策略的種群中，只有其他一種策略，即還擊策略，比它取得的成績好些，而且也只是稍微好一些。在這一意義上講，它幾乎是一種 ESS。因此我們可以設想，還

擊策略和試探性還擊策略的混合策略可能趨向於佔絕對優勢，在這兩種策略之間也許甚至有幅度不大的搖擺，同時占比例極小的鴿子在數量上也有所增減。我們不必再根據多態性去思考問題，因為根據多態性，每一個體永遠是不採用這種策略，就是採用另一種策略。每一個體事實上可以採用一種還擊策略、試探性還擊策略以及鴿子策略三者相混的複雜策略。

這一理論的結論同大部分野生動物的實際情況相去不遠。在某種意義上說，我們已經闡述了動物進犯行為中「文明」的一面。至於細節，當然取決於贏、受傷和浪費時間等等的實際「得分」。對於象形海豹來說，得勝的獎賞可能是讓它幾乎獨佔一大群「妻妾」的權利。因此這種取勝的盈利應該說是很高的。這就難怪搏鬥起來是

那樣的窮凶極惡，而造成重傷的可能性又是如此之高。把在搏鬥中受傷所付出的代價與贏得勝利所得到的好處相比，浪費時間所付出的代價應該說是小的。但另一方面，對一隻生活在寒冷的氣候中的小鳥來說，浪費時間的代價可能是極大的。餵養雛鳥的大山雀平均每三十秒鐘就需要捕到一件獵獲物。白天的每一秒鐘都是珍貴的。在鷹同鷹的搏鬥中，浪費的時間相對來說是短促的，但比起它們受傷的風險，時間的浪費也許應該看作是一件更為嚴重的事情。遺憾的是，在自然界中各種活動所造成的損失以及帶來的利益，目前我們知之甚少，不能夠提出實際數字。我們不能單純從我們自己任意選定的數字中輕易地得出結論。ESS 型往往能夠得以進化；ESS 型同任何群體性的集團所能實現的最佳條件不是一回事；常識會使人誤入歧途，上述這些總的結論是重要的。

史密斯所思考的另一類戰爭遊戲叫作「消耗戰」。可以認為，這種「消耗戰」發生在從不參加危險戰鬥的物種中，也許是盔甲齊全的一個物種，它的受傷可能性很小。這類物種中的一切爭端都是按傳統的方式擺擺架勢來求得解決。競賽總是以參加競賽的一方讓步而告終。你要是想贏得勝利，那只要虎視眈眈地注視著對方，堅持到底毫不動搖，直到對方最終逃走。顯然任何動物都不能夠無限期地進行威脅恫嚇；因為其他地方還有重要的事情要做。它為之競爭的資源誠可寶貴，但其價值也並非無限。它的價值只值得化這麼多時間，而且正如在拍賣時一樣，每一個人只準備出那麼多錢。時間就是這種只有兩個出價人參加的拍賣中使用的通貨。

我們假定所有這些個體都事先精確估計，某一種具體資源（如雌性動物）值得化多長時間。那麼一個打算為此稍微多化一點時間的突變性個體就永遠是勝利者。因此，出價極限固定不變的策略是不穩定的。即使資源的價值能夠非常精確地估計出來，而且所有個體の出價也都恰如其分，這種策略也是不穩定的。任何兩個個體按照極限策略出價，它們會在同一瞬間停止喊價，結果誰也沒有得到這一資源！在這種情況下與其在競賽中浪費時間倒不如乾脆一開始就棄權來得上算。消耗戰同實際拍賣之間的重要區別在於，在消耗戰中參加競賽的雙方畢竟都要付出代價，但只有一方得到這件貨色。所以，在極限出價者的種群中，競賽一開頭就棄權的策略會獲得成功，從而也就在種群中擴散開來。其結果必然是，對於那些沒有立刻棄權而是在棄權之前稍等那麼幾秒鐘

的個體來說，它們可能得到的某些好處開始增長起來。這是一種用以對付已經在種群中佔絕對優勢的那些不戰而退的個體的有利策略。這樣，自然選擇有利於在棄權之前堅持一段時間，使這段時間逐漸延長，直至再次延長到有爭議的資源的實際經濟價值所容許的極限。

談論之際，我們不知不覺又對種群中的搖擺現象進行了描述。然而數學上的分析再次表明，這種搖擺現象並非不可避免的。進化上的穩定策略是存在的，它不僅能夠以數學公式表達出來，而且能用語言這樣來說明：每一個個體在一段不能預先估計的時間內進行對峙，就是說，在任何具體場合難以預先估計，但按照資源的實際價值可以得出一個平構敦。舉例說，假如該資源的實際價值是五分鐘的對峙。在進化上的穩定策略中，

任何個體都可能持續五分鐘以上，或者少於五分鐘，或者恰好五分鐘。重要的是，對方無法知道在這一具體場合它到底準備堅持多長時間。

在消耗戰中，個體對於它準備堅持多久不能有任何暗示，這點顯然是極為重要的。對任何個體來說，認輸的念頭一旦流露，那怕只是一根鬍鬚抖動了一下，都會立刻使它處於不利地位。如果說鬍鬚抖動一下就是預示在一分鐘內就要退卻的可靠徵兆，贏得勝利的一個非常簡單的策略是：「如果你的對手的鬍鬚抖動了一下，不論你事先準備堅持多久，你都要再多等一分鐘。如果你的對手是鬍鬚尚未抖動，而這時離你準備認輸的時刻已不到一分鐘，那你就立刻棄權，不要再浪費任何時間。絕不要抖動你自己的鬍鬚。」因此，抖動鬍鬚或預示未來行為的任何類似暴露都會很

快受到自然選擇的懲罰。不動聲色的面部表情會得到發展。

為什麼要面部表情不動聲色，而不是公開說謊呢？其理由還是因為說謊行為是不穩定的。假定情況是這樣：在消耗戰中，大部分個體只有在確實想長時期戰鬥下去時才把頸背毛豎起來，那麼，能夠發展的將是明顯的相反策略：在對手豎起頸背毛時立刻認輸。但這時說謊者的隊伍有可能開始逐漸形成。那些確實無意長時間戰鬥下去的個體在每次對峙中都將其頸背毛豎起，於是勝利的果實唾手可得。說謊者基因因此擴散開來。在說謊者成為多數時，自然選擇就又會有利於那些能夠迫使說謊者攤牌的個體。因而說謊者的數目會再次減少。在消耗戰中，說謊和說實話同樣都不是進化上的穩定策略。不動聲色的面部表情

方是在進化上的穩定策略。即使最終認輸，也是突如其來和難以逆料的。

以上我們僅就史密斯稱之為「對稱性」(symmetric) 競賽的現象進行探討。意思是說，我們所作的假定是，競賽參加者除搏鬥策略之外，其餘一切方面的條件都是相等的。我們把鷹和鴿子假定為力量強弱相同，具有的武器和防護器官相同，而且可能贏得的勝利果實也相同。對於假設一種模式來說，這是簡便的，但並不太真實。帕克和史密斯也曾對「不對稱」的競賽進行了探討。舉例說，如果個體在身材大小和搏鬥能力方面各不相同，而每一個體也能夠對自己的和對手的身材大小進行比較並作出估計的話，這對形成的 ESS 是否有影響？肯定是有影響的。

不對稱現象似乎主要有三類。第一類就是我們剛才提到的那種情況：個體在身材大小或搏鬥裝備方面可能不同；第二類是，個體可能因勝利果實的多寡而有所區別。比如說，衰老的雄性動物，由於其餘生不會很長，如果受傷，它的損失較之來日方長的、精力充沛的年輕雄性動物可能要少。

第三類，純屬隨意假定而且明顯互不相干的不對稱現象能夠產生一種 ESS，因為這種不對稱現象能夠使競賽很快見分曉，這是這種理論的一種異乎尋常的推論。比如說，通常會發生這樣的情況，即兩個競爭者中的一個比另一個早到達競賽地點。我們就分別稱它們為「留駐者」（resident）和「闖入者」（intruder）。為了便於論證起見，我是這樣進行假定的，不論

是留駐者還是闖入者都不因此而具有任何附加的有利條件。我們將會看到，這一假定在實際生活中可能與事實不符，但這點並不是問題的關鍵。問題的關鍵在於，縱令留駐者具有優於闖入者的有利條件這種假定無理可據，基於不對稱現象本身的 ESS 也很可能會得以形成。簡單他講，這和人類拋擲錢幣，並根據錢幣的正反面來迅速而毫不用爭執地解決爭論的情況有類似之處。

「如果你是留駐者，進攻；如果你是闖入者，退卻，」這種有條件的策略能夠成為 ESS。由於不對稱現象是任意假定的，因此，「如果是留駐者，退卻；如果是闖入者，進攻」這種相反的策略也有可能是穩定的。具體種群中到底採取這兩種 ESS 中的哪一種，這要取決於其中的哪一種 ESS 首先達到多數。個體的大多數一旦運用這兩

種有條件的策略的某一種，所有脫離群眾的行為皆受到懲罰，這種策略就因之稱為 ESS。

譬如說，假定所有個體都實行「留駐者贏，闖入者逃」的策略。就是說它們所進行的搏鬥將會是輸贏各半。它們絕不會受傷，也絕不會浪費時間，因為一切爭端都按任意作出的慣例迅速得到解決。現在讓我們設想出現一個新的突變型叛逆者。假定它實行的是純粹的鷹的策略，永遠進攻，從不退卻，那麼它的對手是闖入者時，它就會贏；而當它的對手是留駐者時，它就要冒受傷的很大風險。平均來說，它比那些按 ESS 的任意規定的準則進行比賽的個體，得分要低些。如果叛逆者不顧慣常的策略而試圖反其道而行之，採取「如身為留駐者就逃；如身為闖入者就進攻」的策略，那麼它的下場會更糟。它不僅時常受傷，

而且也極少有機會贏得一場競賽。然而，假定由於某些偶然的變化，採用同慣例相反的策略的個體竟然成了多數，這樣它們的這種策略就會成為一種準則，偏離它就要受到懲罰。可以想見，我們如果連續觀察一個種群好幾代，我們就能看到一系列偶然發生的從一種穩定狀態跳到另一種穩定狀態的現象。

但是實際生活中可能並不存在真正的任意不對稱現象。如留駐者實際上可能比闖入者享有更有利的條件，因為它們對當地的地形更熟悉。闖入者也許更可能是氣喘吁吁的，因為它必須趕到戰鬥現場，而留駐者卻是一直待在那裡的。兩種穩定狀態中，「留駐者贏，闖入者退」這種狀態存在於自然界的可能性更大，其所以如此的理由是比較深奧的。這是因為「闖入者贏，留駐者

退」這種相反的策略有一種固有的自我毀滅傾向，史密斯把這種策略稱為自相矛盾的策略。處於這種自相矛盾中的 ESS 狀態的任何種群中，所有個體總是極力設法避免處於留駐者的地位：無論何時與對手相遇，它們總是千方百計地充當闖入者。為了做到這一點，它們只有不停地四處流竄，居無定所。這是毫無意義的。這種進化趨勢，除無疑會招致時間和精力上的損失之外，其本身往往導致「留駐者」這一類型的消亡。在處於另一種穩定狀態，即「留駐者贏，闖入者退」的種群中，自然選擇有利於努力成為留駐者的個體。對每一個體來說，就是要堅守一塊具體地盤，盡可能少離開，而且擺出「保衛」它的架勢。這種行為如大家所知，在自然界中到處可見，大家把這種行為稱為「領土保衛」。

就我所知，偉大的個體生態學家廷伯根（Niko Tinbergen）所作的異常巧妙和一目了然的試驗，再精采不過地展示了這種行為上的不對稱性。他有一隻魚缸，其中放了兩條雄性刺魚。它們在魚缸的兩端各自做了巢，並各自「保衛」其巢穴附近的水域。廷伯根將這兩條刺魚分別放入兩個大的玻璃試管中，再把兩個試管並排放一起，只見它們隔著玻璃管試圖相互搏鬥。於是產生了十分有趣的結果。當他將兩個試管移到刺魚 A 的巢穴附近時，A 就擺出進攻的架勢，而刺魚 B 就試圖退卻；但當他將兩個試管移到刺魚 B 的水域時，因主客易地而形勢倒轉。廷伯根只要將兩個試管從魚缸的一端移向另一端，他就能指揮哪條刺魚進攻，哪條退卻。很顯然，兩條刺魚實行的都是簡單的有條件策略：「凡是留駐者，進攻；凡是闖入者，退卻。」

這種領土行為有什麼生物學上的「好處」？這是生物學家時常要問的問題，生物學家提出了許多論點，其中有些論點稍後我們將會提及。但是我們現在就可以看出，提出這樣的問題可能本來就是不必要的。這種領土「保衛」行為可能僅僅是由於抵達時間的不對稱性而形成的一種ESS，而抵達時間的不對稱性通常就是兩個個體同一塊地盤之間關係的一種特點。

體積的大小和一般的搏鬥能力，據認為是非任意性不對稱現象中最重要的形式。體積大不一定就是贏得搏鬥不可或缺的最重要特性，但可能是特性之一。如果兩個個體搏鬥時比較大的一個總是贏的話，如果每一個體都能確切知道自己比對手大還是小，只有一種策略是明智的：「如果你的對手比你體積大，趕快逃跑。同比你體積小

的人進行搏鬥。」假使體積的重要性並不那麼肯定，情況也就隨之更複雜些。如果體積大還是具有一點優越性的話，我剛才講的策略就仍舊是穩定的。如果受傷的風險很大的話，還可能有一種「似非而是的策略」，即「專挑比你大的人進行搏鬥，見到比你小的就逃」！稱之為似非而是的原因是不言而喻的。因為這種策略似乎完全違背常識。它之所以能夠穩定，其原因在於：在全部由似非而是的策略者組成的種群中，絕不會有人受傷，因為每場競賽中，逃走的總是參加競賽的較大的一個。一個大小適中的突變體如實行的是「合理」的策略，即專挑比自己體積小的對手，他就要同他所遇見的人中的一半進行逐步加劇的嚴重搏鬥。因為，如果他遇到比自己小的個體，他就進攻；而較小的個體拚命還擊，因為後者實行的是似非而是策略；儘管合理策略的實行者比

似非而是策略的實行者贏得勝利的可能性更大一些，但他仍舊冒著失敗和嚴重受傷的實際風險。由於種群中的大部分個體實行似非而是的策略，因而一個合理策略的實行者比任何一個似非而是策略的實行者受傷的可能性都大。

即使似非而是的策略可能是穩定的，但它大概只具有學術上的意義。似非而是策略的搏鬥者只有在數量上大大超過合理策略的搏鬥者的情況下才能獲得較高的平均盈利。首先，這樣的狀況如何能夠出現實屬難以想像。即使出現這種情況，合理策略者對似非而是策略者的比率也只要略微向合理策略者一邊移動一點，便達到另一種 ESS——合理的策略——的「引力區域」(zone of attraction)。所謂引力區域即種群的一組比率，在這個例子裡，合理策略者處於這組比率的

範圍內時是有利的：種群一旦到達這一區域，就不可避免地引向合理的穩定點。要是在自然界能夠找到一個似非而是的 ESS 實例會是一件令人興奮的事情，但我懷疑我們能否抱這樣的侈望〔我話說得太早了。在我寫完了上面這句話之後，史密斯教授提醒我注意伯吉斯（Burgess）關於墨西哥群居蜘蛛 *Oecobius civitas*（擬壁錢屬）的行為所作的下述描繪「如果一隻蜘蛛被驚動並被趕出其隱避的地方，它就急沖沖地爬過岩石，如岩石上面無隙縫可藏身，就可能到同一物種的其他蜘蛛的隱蔽地點去避難。如果闖入者進來時，這個蜘蛛正在家裡，它並不進攻，而是急沖沖爬出去再為自己另尋新的避難所。因此，一旦第一個蜘蛛被驚動，從一個蜘蛛網到另一個蜘蛛網的一系列替換過程要持續幾秒鐘，這種情況往往會使聚居區的大部分蜘蛛從它們本來的隱

蔽所遷徙，到另一隻蜘蛛的隱蔽所」（群居蜘蛛，《科學美國人》，一九七六年三月號）。這就是第一百零九頁上所講的那種意義上的似非而是的現象）。

假如個體對以往搏鬥的結果保留某些記憶，情況又會是怎樣呢？這要看這種記憶是具體的還是一般的。蟋蟀對以往搏鬥的情況具有一般的記憶。一隻蟋蟀如果在最近多次搏鬥中獲勝，它就會變得更具有鷹的特點；而一隻最近連遭敗北的蟋蟀，其特點會更接近鴿子。亞歷山大（R. D. Alexander）很巧妙地證實了這種情況，他利用一個模型蟋蟀痛擊真正的蟋蟀。吃過這種苦頭的蟋蟀再同其他真正的蟋蟀搏鬥時多數要失敗。我們可以說，每個蟋蟀在同其種群中有平均搏鬥能力的成員作比較的同時，對自己的搏

鬥能力不斷作出新的估計。如果把對以往的搏鬥情況具有一般記憶的動物，如蟋蟀，集中在一起組成一個與外界不相往來的群體，過一段時間之後，很可能會形成某種類型的統治集團。觀察者能夠把這些個體按級別高低的順序排列。在這一順序中級別低的個體通常要屈從於級別高的個體。這倒沒有必要認為這些個體相互能夠辨認。習慣於贏的個體就越是會贏，習慣於失敗的個體就越是會失敗。實際情況就是如此。即使開始時個體的勝利或失敗完全是偶然的，它們會自動歸類形成等級。這種情況附帶產生了一個效果：群體中激烈的搏鬥逐漸減少。

我不得不用「某種類型的統治集團」這樣一個名稱，因為許多人只把「統治集團」（dominance hierarchy）這個術語用於個體

具有相互辨認能力的情況。在這類例子中，對於以往搏鬥的記憶是具體的而不是一般的。作為個體來說，蟋蟀相互辨認不出，但母雞和猴子都能相互辨認。如果你是一個猴子的話，一個過去曾經打敗過你的猴子，今後還可能要打敗你。對個體來說，最好的策略是，對待先前曾打敗過它的個體應採取相對的帶有鴿派味道的態度。如果我們把一群過去相互從未見過的母雞放在一起，通常會引起許多搏鬥。一段時間之後，搏鬥越來越少，但其原因同蟋蟀的情況不同。對母雞來說，搏鬥減少是因為在個體的相互關係中，每一個體都能「安分守己」。這對整個群體來說也帶來好處，下面的情況足資證明：有人注意到，在已確立的母雞群體中，很少發生兇猛搏鬥的情況，蛋的產量就比較高；相比之下，在其成員不斷更換因而搏鬥更加頻繁的母雞群體中，蛋產量就比較

低。生物學家常常把這種「統治集團」在生物學上的優越性或「功能」說成是在於減少群體中明顯的進犯行為。然而這種講法是錯誤的。不能說統治集團本身在進化的意義上具有「功能」，因為它是群體而不是個體的一種特性。通過統治集團的形式表現出來的個體行為模式，從群體水平的觀點上來看，可以說是具有功能的。然而，如果我們根本不提「功能」這個詞，而是按照存在有個體辨認能力和記憶的不對稱競賽中的各種ESS來考慮這個問題，這樣甚至會更好些。

迄今我們所考慮的競爭都是指同一物種的成員間的競爭。物種間的競爭情況又是如何呢？我們上面已經談過，不同物種的成員之間的競爭，不像同一物種的成員之間那樣直接。基於這一理由，我們應該設想它們有關資源的爭端是比較少

的，我們的預料已得到證實。例如，知更鳥保衛地盤不准其他知更鳥侵犯，但對大山雀卻並不戒備。我們可以畫一幅不同個體知更鳥在樹林中分別佔有領地的地圖，然後在上面疊上一幅個體大山雀領地地圖，可以看到兩個物種的領地部分重疊，完全不相互排斥，它們簡直像生活在不同的星球上。

但不同物種的個體之間也要發生尖銳的利害衝突，不過其表現形式不同而已。例如，獅子想吃羚羊的軀體，而羚羊對於自己的軀體卻另有截然不同的打算。雖然這種情況不是通常所認為的那種爭奪資源的競爭，但從邏輯上說，不算競爭資源，道理上難以講通。在這裡，有爭議的資源是肉。獅子的基因「想要」肉供其生存機器食用，而羚羊的基因是想把肉作為其生存機器進行工作

的肌肉和器官。肉的這兩種用途是互不相容的，因此就發生了利害衝突。

同一物種的成員也是肉做的，但為什麼同類相食的情況相對來說這樣少呢？這種情況我們在黑頭鷗中見到過，成年鷗有時要吃自己物種的幼鷗。但我們從未見到成年的肉食動物為吞食自己物種的其他成年動物而主動去追逐它們。為什麼沒有這種現象呢？我們仍舊習慣於按照「物種利益」的進化觀點去思考問題，以致我們時常忘記擺出這樣完全有道理的問題：「為什麼獅子不去追捕其他獅子？」還有一個人們很少提出的其實是很好的問題：「羚羊為什麼見到獅子就逃，而不進行回擊呢？」

獅子之所以不追捕獅子是因為那樣做對它們來說不是一種 ESS。同類相食的策略是不穩定的，

其原因和前面所舉例子中的鷹策略相同。遭到反擊的危險性太大了。而在不同物種的成員之間的競爭中，這種反擊的可能性要小些，這也就是那麼多的被捕食的動物要逃走而不反擊的道理。這種現象可能源出於這樣的事實：在不同物種的兩隻動物的相互作用中存在一種固有的不對稱現象，而且其不對稱的程度要比同一物種的成員之間大。競爭中的不對稱現象凡是強烈的，ESS 一般是以不對稱現象為依據的有條件的策略。「如果你比對手小，就逃走；如果你比對手大，就進攻」，這種類型的策略很可能在不同物種成員之間的競爭中得到發展，因為可以利用的不對稱現象非常之多。獅於和羚羊通過進化上的趨異過程而形成了一種穩定性，而競爭中本來就有的不對稱現象也因此變得日益加強。追逐和逃跑分別變成它們各自的高超技巧。一隻突變型羚羊如果採取了

「對峙並搏鬥」的策略來對付獅子，它的命運同那些消失在地平線上的其他羚羊相比，可能要不妙得多。

我總是有一種預感，我們可能最終會承認 ESS 概念的發明，是自達爾文以來進化理論上最重要的發展之一。凡是有利害衝突的地方，它都適用，這就是說幾乎在一切地方都適用。一些研究動物行為的學者沾染了侈談「社會組織」的習慣。他們動輒把一個物種的社會組織看作是一個具備作為實體的條件的單位，它享有生物學上的「有利條件」。我所舉的「統治集團」就是一例。我相信，混跡於生物學家有關社會組織的大量論述中的那些隱蔽的群體選擇主義的各種假定，是能夠辨認出來的。史密斯的 ESS 概念使我們第一次能夠清楚地看到，一個由許多獨立的自私實體

所構成的集合體，如何最終變得像一個有組織的整體。我認為，這不僅對物種內的社會組織是正確的，而對於由許多物種所構成的「生態系統」以及「群落」也是正確的。從長遠觀點來看，我預期 ESS 概念將會使生態學發生徹底的變革。

我們也可以把這一概念運用於曾在第三章擱置下來的一個問題，即船上的槳手（代表體內的基因）需要很好的集體精神這一類比。基因被選擇，不是因為它在孤立狀態下的「好」，而是由於在基因庫中的其他基因這一背景下工作得好。好的基因應能夠和它必須與之長期共同生活於一系列個體內的其餘基因和諧共存，相互補充。磨嚼植物的牙齒的基因在草食物種的基因庫中是好基因，但在肉食物種的基因庫中就是不好的基因。

我們可以設想一個不矛盾的基因組合，它是作為一個單位被選擇在一起的。在第三章蝴蝶模擬的例子中，情況似乎就是如此。但現在 ESS 概念使我們能夠看到，自然選擇純粹在獨立基因的水平上如何能夠得到相同的結果，這就是 ESS 概念的力量所在。這些基因並不一定是在同一條染色體上連接在一起的。

其實，划船的類比還沒達到說明這一概念的程度。它最多只能說明一個近似的概念。我們假定，一個賽艇的全體船員要能真正獲得成功，重要的是槳手必須用言語協調其動作。我們再進一步假定，在槳手庫中，教練能夠選用的槳手，有些只會講英語，有些只會講德語。操英語的槳手並不始終比操德語的槳手好些，也不總是比操德語的槳手差些。但由於通話的重要性，混合組成

的槳手隊得勝的機會要少些，而純粹講英語的或純粹講德語的所組成的槳手隊得勝的機會要多些。

教練沒有認識到這點，他只是任意地調配他的槳手，認為得勝的船上的個體都是好的，認為失敗的船上的個體都是差的。如果在教練的槳手庫中，英國人碰巧占壓倒優勢，那麼，船上只要有一個德國人，很可能就會使這條船輸掉，因為無法進行通話；反之，如果在槳手庫中湊巧德國人佔絕對優勢，船上只要有一個英國人，也會使這條船失敗。因此，最理想的一隊船員應處於兩種穩定狀態中任何一種，即要麼全部是英國人，要麼全部是德國人，而絕不是混合陣容。表面上看起來，教練似乎選擇清一色的語言小組作為單位，其實不然，他是根據個體槳手贏得競賽的明顯能力來進行選擇的。而個體贏得競賽的趨向則

要取決於候選槳手庫中現有的其他個體。屬於少數的候選槳手會自動受到懲罰，這倒並非因為他們是不好的槳手，而僅僅是由於他們是少數而已。同樣，基因因能相互和諧共存而被選擇在一起，這並不一定說明我們必須像看待蝴蝶的情況那樣，把基因群體也看成是作為單位來進行選擇的。在單個基因低水平上的選擇能給人以在某種更高水平上選擇的印象。

在這一例子中，自然選擇有利於簡單的行為一致性。更為有趣的是，基因之被選擇可能由於它們的相輔相成的行為。以類比法來說明問題，我們可以假定由四個右手划槳手和四個左手划槳手組成的賽艇隊是力量勻稱的理想隊；我們再假定教練不懂得這個道理，他根據「功績」盲目進行挑選。那麼如果在候選槳手庫中碰巧右手划槳

手占壓倒優勢的話，任何個別的左手划槳手往往會成為一種有利因素：他有可能使他所在的任何一條船取得勝利，他因此就顯得是一個好槳手。反之，在左手划槳手佔絕對多數的槳手庫中，右手划槳手就是一個有利因素。這種情況就同一隻鷹在鴿子種群中取得良好成績，以及一隻鴿子在鷹種群中取得良好成績的情況相似。所不同的是，在那裡我們講的是關於個體——自私的機器——之間的相互作用；而這裡我們用類比法談論的是關於體內基因之間的相互作用。

教練盲目挑選「好」槳手的最終結果必然是由四個左手划槳手和四個右手划槳手組成的一個理想的槳手隊。表面看起來他好像把這些槳手作為一個完整的、力量勻稱的單位選在一起的。我覺得說他在較低的水平上，即在單獨的候選槳手

水平上進行選擇更加簡便省事。四個左手划槳手和四個右手划槳手加在一起的這種進化上穩定狀態（「策略」一詞在這裡會引起誤解）的形成，只不過是以表面功績為基礎在低水平上進行選擇的必然結果。

基因庫是基因的長期環境。「好的」基因是作為在基因庫中存活下來的基因盲目地選擇出來的。這不是一種理論，甚至也不是一種觀察到的事實，它不過是一個概念無數次的重複。什麼東西使基因成為好基因才是人們感興趣的問題。我曾講過，建造高效能的生存機器——軀體——的能力是基因之成為好基因的標準，這是一種初步的近似講法。現在我們必須對這種講法加以修正。基因庫是由一組進化上穩定的基因所形成，這組基因成為一個不受任何新基因侵犯的基因庫。大部

分因突變、重新組合或來自外部而出現的基因很快就受到自然選擇的懲罰：這組進化上穩定的基因重新得到恢復。新基因侵入一組穩定的基因偶爾也會獲得成功，即成功地在基因庫中散佈開來。然後出現一個不穩定的過渡階段，最終又形成新的一組進化上穩定的基因——發生了某種細微程度的進化。按進犯策略類推，一個種群可能有不止一個可選擇的穩定點，還可能偶爾從一個穩定點跳向另一個穩定點。漸進的進化過程與其說是一個穩步向上爬的進程，倒不如說是一系列的從一個穩定台階走上另一個穩定台階的不連續的步伐。作為一個整體，種群的行為就好像是一個自動進行調節的單位。而這種幻覺是由在單個基因水平上進行的選擇所造成。基因是根據其「成績」被選擇的，但對成遺的判斷是以基因在一組進化上

穩定的基因（即現存基因庫）的背景下的表現為基礎的。

史密斯集中地論述了一些完整個體之間的進犯性相互作用，從而把問題闡明。鷹的軀體和鴿子軀體之間的穩定比率易於想像，因為軀體是我們能夠看得見的大物體。但寄居於不同軀體中的基因之間的這種相互作用猶如冰山的尖頂。而在一組進化上穩定的基因——基因庫——中，基因之間絕大部分的重要相互作用，是在個體的軀體內進行的。這些相互作用很難看見，因為它們是在細胞內，主要是在發育中的胚胎細胞內發生的。完整的渾然一體的軀體之所以存在，正是因為它們是一組進化上穩定的自私基因的產物。

但我必須回到完整動物之間的相互作用的水平上來，因為這是本書的主題。把個體動物視為

獨立的自私機器便於理解進犯行為。如果有關個體是近親——兄弟姐妹，堂兄弟姐妹，雙親和子女——這一模式也就失去效用。這是因為近親體內有很大一部分基因是共同的。因此，每一個自私的基因卻同時須忠於不同的個體。這一問題留待下一章再加闡明。

第六章 基因道德

自私的基因是什麼？它不僅僅是 DNA 的一個單個的有形片斷。正像在原始湯裡的情況一樣，它是 DNA 的某個具體片斷的全部複製品，這些複製品分佈在整個世界上。如果我們可以把基因理解為似乎具有自覺的目的，同時我們又有把握在必要時把我們使用的過分通俗的語言還原為正規的術語，那麼我們就可以提出這樣一個問題：一個自私基因的目的究竟是什麼？它的目的就是試

圖在基因庫中擴大自己的隊伍。從根本上說，它採用的辦法就是幫助那些它所寄居的個體編製它們能夠賴以生存下去並進行繁殖的程序。不過我們現在需要強調的是，「它」是一個分佈在各處的代理機構，同時存在於許多不同的個體之內。本章的主要內容是，一個基因有可能幫助存在於其他一些個體之內的其自身的複製品。如果是這樣，這種情況看起來倒像是個體的利他主義，但這樣的利他主義是出於基因的自私性。

讓我們假定有這樣一個基因，它是人體內的一個白化基因（albino）。事實上有好幾個基因可能引起白化，但我講的只是其中一個。它是隱性的，就是說，必須有兩個白化基因同時存在才能使個體患白化病。大約在兩萬人中有一個會發生這種情況，但我們當中，每七十個人就有一

個體內存在單個的白化基因。這些人並不患由化病。由於白化基因分佈於許多個體之中，在理論上說，它能夠為這些個體編製程序，使之對其他含有白化基因的個體表現出利他行為，以此來促進其自身在基因庫的存在，因為其他的白化體含有同樣的基因。如果白化基因寄居的一些個體死去，而它們的死亡使含有同樣基因的一些其他個體得以存活下去，那麼，這個白化基因理應感到相當高興。如果一個白化基因能夠使它的一個個體拯救十個白化體的生命，那麼，即使這個利他主義者因之死去，它的死亡也由於基因庫中白化基因的數目得以增加而得到充分的補償。

我們是否因此可以指望白化體相互特別友好？事實上情況大概不會是這樣。為了搞清楚這個問題，我們有必要暫時放棄把基因視為有自覺意識

的行為者這個比喻。因為在這裡，這種比喻肯定會引起誤會。我們必須再度使用正規的、即使是有點冗長的術語。白化基因並不真的「想」生存下去或幫助其他白化基因。但如果這個白化基因碰巧使它的一些個體對其他的一些白化體表現出利他行為，那麼不管它情願與否，這個白化基因往往因此在基因庫中自然而然地興旺起來。但為了促使這種情況的發生，這個基因必須對它的一些個體產生兩種相互獨立的影響。它不但要對它的一些個體賦予通常能產生非常蒼白的膚色的影響，它還要賦予個體這樣一種傾向，使它們對其他具有非常蒼白膚色的個體表現出有選擇的利他行為。具有這兩種影響力的基因如果存在的話，它肯定會在種群中取得很大的成功。

我在第三章中曾強調指出，基因確實能產生多種影響，這是事實。從純理論的角度上說，出現這樣的基因是可能的，它能賦予其個體以一種明顯可見的外部「標誌」，如蒼白的皮膚、綠色的鬍鬚，或其他引人注目的東西，以及對其他帶有這些標誌的個體特別友好的傾向。這樣的情況可能發生，儘管可能性不大。綠鬍鬚同樣可能與足趾甲往肉里長或其他特徵的傾向有關，而對綠鬍鬚的愛好同樣可能與嗅不出小蒼蘭的生理缺陷同時存在。同一基因既產生正確的標誌又產生正確的利他行為，這種可能性不大。可是，這種我們可以稱之為綠鬍鬚利他行為效果的現象在理論上是可能的。

像綠鬍鬚這種任意選擇的標誌不過是基因藉以在其他個體中「識別」其自身拷貝的一個方法

而已。還有沒有其他方法呢？下面可能是一個非常直接的方法。單憑個體的利他行為就可以識別出擁有利他基因的個體。如果一個基因能「說」相當於這樣的話，「喂！如果 A 試圖援救溺水者而自己快要沒頂，跳下去把 A 救起來」，這個基因在基因庫中就會興旺起來，因為 A 體內多半含有同樣的救死扶傷的利他基因。A 試圖援救其他個體的事實本身就是一個相當於綠鬍鬚的標誌。儘管這個標誌不像綠鬍鬚那樣荒誕不經，但它仍然有點令人難以置信。基因有沒有一些比較合乎情理的辦法「識別」存在於其他個體中的其自身的拷貝呢？

回答是肯定的。我們很容易證明，近親多半共有同樣的基因。人們一直認為，這顯然是親代對子代的利他行為如此普遍存在的理由，菲希爾，

霍爾丹 (J. B. S. Haldane) ，尤其是漢密爾頓認為。這種情況同樣也適用於其他近親——兄弟、姐妹、侄子侄女和血緣近的堂 (表) 兄弟或姐妹。如果一個個體為了拯救十個近親而犧牲，操縱個體對親屬表現利他行為的基因可能因此失去一個拷貝，但同一基因的大量拷貝卻得到保存。

「大量」這種說法很不明確，「近親」也是如此。其實我們可以講得更確切一些，如漢密爾頓所表明的那樣。他在一九六四年發表的兩篇有關社會個體生態學的論文，是屬於迄今為止最重要的文獻之列。我一直難以理解，為什麼一些個體生態學家如此粗心，竟忽略了這兩篇論文 (兩本一九七〇年版的有關個體生態學的主要教科書甚至沒有把漢密爾頓的名字列入索引) 。幸而近年來有跡象表明，人們對他的觀點又重新感到興

趣。他的論文應用了相當深奧的數理，但不難憑直覺而不必通過精確的演算去掌握其基本原則，儘管這樣做會把一些問題過度簡單化。我們需要計算的是概率，亦即兩個個體，譬如兩姐妹共有一個特定基因的機會。

為了簡便起見，我假定我們講的是整個基因庫中一些稀有的基因。大多數人都共有「不形成白化體的基因」，不管這些人有沒有親緣關係。這類基因之所以普遍存在的原因是，自然界裡白化體比非白化體更易於死亡。這是由於，譬如說、陽光使它們目眩，以致有更大的可能看不清逐漸接近的捕食者。我們沒有必要解釋基因庫中不形成白化體的，這類顯然是「好的」基因所以取得優勢的理由。我們感興趣的是，基因為什麼因為表現了利他行為而取得成功。因此，我們可以假

定，至少在這個進化過程的早期，這些基因是稀有的。值得注意的是，在整個種群中是稀有的基因，在一個家族中卻是常見的。我體內有一些對整個種群來說是稀有的基因，你的體內也有一些對整個種群來說是稀有的基因。我們兩人共有這些同樣的稀有基因的機會是微乎其微的。但我的姐妹和我共有某一具體的稀有基因的機會是很大的。同樣，你的姐妹和你共有同一稀有基因的機會同樣也是大的。在這個例子裡，機會剛好是百分之五十。其所以如此是不難解釋的。

假定你體內有基因 G 的一個拷貝，這一拷貝必然是從你的父親或母親那裡繼承過來的（為了方便起見，我們不考慮各種不常見的可能性——如 G 是一個新變種，或你的雙親都有這一基因，或你的父親或母親體內有兩個拷貝）。假如說是你

的父親把這個基因傳給你，那麼他體內每一個正常的體細胞都含有 G 的一個拷貝。現在你要記住，一個男人產生一條精子時，他把他的半數的基因給了這一精子。因此，培育你的姐姐或妹妹的那條精子獲得基因 G 的機會是百分之五十。在另一方面，如果你的基因 G 是來自你的母親，按照同樣的推理，她的卵子中有一半含有 G。同樣，你的姐姐或妹妹獲得基因 G 的機會也是百分之五十。這意味著如果你有一百個兄弟姐妹，那麼其中大約五十個會有你體內的任何一個具體的稀有基因。這也意味著如果你有一百個稀有基因，你的兄弟或姐妹中任何一個體內都可能含有大約五十個這樣的基因。

你可以通過這樣的演算方法計算出任何親緣關係的等次。親代與子代之間的親緣關係是重要

的。如果你有基因 H 的一個拷貝，你的某一個子女體內含有這個基因拷貝的可能性是百分之五十，因為你一半的性細胞含有 H，而任何一個子女都是由一個這樣的性細胞培育出來的。如果你有基因 J 的一個拷貝，那麼你父親體內含有這個基因拷貝的可能性是百分之五十，因為你的基因有一半是來自他的，另一半是來自你母親的。為了計算的方便，我們採用一個親緣關係（relatedness）的指數）用來表示兩個親屬之間共有一個基因有多大的機會。兩兄弟之間的親緣關係指數是 $1/2$ ，因為他們之間任何一個的基因有一半為其他一個所共有。這是一個平均數：由於減數分裂的機遇，有些兄弟所共有的基因可能大於一半或少於一半。但親代與子代之間的親緣關係永遠是 $1/2$ ，不多也不少。不過，每次計算都要從頭算起就未免令人太麻煩了。這

裡有一個簡便的方法供你運用，以算出任何兩個個體 A 和 B 的親緣關係。如果你要立遺囑或需要解釋家族中某些成員之間為何如此相像，你就可能發覺這個方法很有用。在一般情況下，這個方法是行之有效的，但在發生血族相互交配的情況下就不適用。某些種類的昆蟲也不適用這個方法，我們在下面要談到這個問題。

首先，查明 A 和 B 所有的共同祖先是誰。譬如說，一對第一代堂兄弟的共同祖先是他們共有的祖父和祖母。找到一個共同的祖先以後，他的所有祖先當然也就是 A 和 B 的共同祖先，這當然是合乎邏輯的。不過，對我們來說，查明最近一代的共同祖先就足夠了。在這個意義上說，第一代堂兄弟只有兩個共同的祖先。如果 B 是 A 的直

系親屬，譬如說：是他的曾孫，那麼我們要找的「共同祖先」就是 A 本人。

找到 A 和 B 的共同祖先之後，再按下列方法計算代距 (generation distance)。從 A 開始，沿其家譜上溯其歷代祖先，直到你找到他和 B 所共有的那一個祖先為止，然後再從這個共同祖先往下一代一代數到 B。這樣，從 A 到 B 在家譜上的世代總數就是代距。譬如說，A 是 B 的叔父，那麼代距是三，共同的祖先是 A 的父親，亦即 B 的祖父。從 A 開始，你只要往上追溯一代就找到共同的祖先，然後從這個共同的祖先往下數兩代便是 B。因此，代距是一 + 二 = 三。

通過某一個共同的祖先找到 A 和 B 之間的代距後，再分別計算 A 和 B 與這個共同祖先相關的那部分親緣關係。方法是這樣的，每一代距是一

/二，有幾個代距就把幾個一/二自乘。所得乘積就是親緣關係指數。如果代距是三，那麼指數是一/二 X 一/二 X 一/二或 $(一/二)^3$ ；如果通過某一個共同祖先算出來的代距是九，同該祖先的那部分的親緣關係指數就是 $(一/二)^9$ 。

但這僅僅是 A 和 B 之間親緣關係的部分數值。如果他們的共同祖先不只一個，我們就要把通過每一個祖先的親緣關係的全部數值加起來。在一般情況下，對一對個體的所有共同祖先來說，代距都是一樣的。因此，在算出 A 和 B 同任何一個共同祖先的親緣關係後，事實上你只要乘以祖先的個數就行了。譬如說，第一代堂兄弟有兩個共同的祖先，他們同每一個祖先的代距是四，因此他們親緣關係指數是二 $(一/二)^4 = 一/八$ 。如果 A 是 B 的曾孫，代距是三，共同「祖先」的數

同卵孿生兄弟姐妹（一）就和自己完全一樣。叔伯父和叔伯母、侄子或外甥和侄女或外甥女、祖父母和孫子孫女，異父或異母兄弟和異父或異母姐妹的親緣關係是一/四。

現在我們能夠以準確得多的語言談論那些表現近親利他行為的基因。一個操縱其個體拯救五個堂兄弟或姐妹，但自己因而犧牲的基因在種群中是不會興旺起來的，但拯救五個兄弟或十個第一代堂兄弟姐妹的基因卻會興旺起來。一個準備自我犧牲的利他基因如果要取得成功，它至少要拯救兩個以上的兄弟姐妹（子女或父母），或四個以上的異父異母兄弟姐妹（叔伯父，叔伯母，侄子，侄女，祖父母，孫子孫女）或八個以上的第一代堂兄弟姐妹，等等。按平均計算，這樣的基因才有可能在利他主義者所拯救的個體內存在

下去，同時這些個體的數目足以補償利他主義者自身死亡所帶來的損失。

如果一個個體能夠肯定某一個人是他的同卵孿生兄弟或姐妹，他關心這個孿生兄弟或姐妹的福利應當像關心自己的福利完全一樣。任何操縱孿生兄弟或姐妹利他行為的基因都同時存在於這一對孿生兄弟或姐妹的體內。因此，如果其中一個為援救另外一個的生命而英勇犧牲，這個基因是能夠存活下去的。九帶犰狳 (nine-banded armadillos) 是一胎四隻的。就我所知，從未聽說過小犰狳英勇獻身的事跡。但有人指出它們肯定有某種強烈的利他行為。如果有人能到南美去一趟，觀察一下它們的生活，我認為是值得的。

我們現在可以看到，父母之愛不過是近親利他行為的一種特殊情況。從遺傳學的觀點來看，

一個成年的個體在關心自己父母雙亡的幼弟時，應和關心自己子女一樣。對它來說，小弟弟和子女的親緣關係指數是完全一樣的，即一/二。按照基因選擇的說法，種群中操縱個體表現大姐姐利他行為的基因和操縱個體表現父母利他行為的基因應有同等的繁殖機會。事實上，從幾個方面來看，這種說法未免過分簡單化，我們在下面將要談到，而且在自然界裡，兄弟姐妹之愛遠不及父母之愛來得普遍。但我要在這裡闡明的一點是，從遺傳學的觀點看，父母/子女的關係並沒有比兄弟/姊妹關係來得特殊的地方。儘管實際上是父母把基因傳給子女，而姐妹之間並不發生這種情況。然而，這個事實與本題無關。這是因為姐妹兩個都是從同一個父親和同一個母親那裡繼承相同基因的全似複製品。

有些人用近親選擇 (kin selection) 這個名詞來把這種自然選擇區別於群體選擇 (群體的差別性生存) 和個體選擇 (個體的差別性生存)。近親選擇是家族內部利他行為的起因。關係越密切，選擇越強烈。這個名詞本身並無不妥之處；不幸的是，我們可能不得不拋棄它，因為近年來的濫用已產生流弊，會給生物學家在今後的許多年代裡帶來混亂。威爾遜 (E. O. Wilson) 的《社會生物學：新的合成》一書，在各方面都堪稱一本傑出的作品，但它卻把近親選擇說成是群體選擇的一種特殊表現形式。書中一張圖表清楚地表明，他在傳統意義上——即我在第一章裡所使用的意義上——把近親選擇理解為「個體選擇」與「群體選擇」之間的中間形式。群體選擇——即使按威爾遜自己所下的定義——是指由個體組成的不同群體之間的差別性生存。誠然，在某種意義上

說，一個家族是一種特殊類型的群體。但威爾遜的論點的全部含義是，家族與非家族之間的分界線不是一成不變的，而是屬於數學概率的問題。漢密爾頓的理論並沒有認為動物應對其所有「家族成員」都表現出利他行為。而對其他的動物則表現出自私行為。家族與非家族之間並不存在著明確的分界線。我們沒有必要決定，譬如說，第二代堂兄弟應否列入家族範圍之內。我們只是認為第二代的堂兄弟可以接受的利他行為相當於子女或兄弟的一/十六。近親選擇肯定不是群體選擇的一個特殊表現形式，它是基因選擇所產生的一個特殊後果。

威爾遜關於近親選擇的定義有一個甚至更為嚴重的缺陷。他有意識地把子女排除在外：他們竟不算近親！他當然十分清楚，子女是他們雙親

的骨肉，但他不想引用近親選擇的理論來解釋親代對子代的利他性關懷。他當然有權利按照自己的想法為一個詞下定義，但這個定義非常容易把人弄糊塗。我倒希望威爾遜在他那本立論精闢的具有深遠影響的著作再版時把定義修訂一下。從遺傳學的觀點看，父母之愛和兄弟／姐妹的利他行為的形成都可以用完全相同的原因來解釋：在受益者體內存在這個利他性基因的可能性很大。

我希望讀者諒解上面這個有點出言不遜的評論。而且我要趕快掉轉筆鋒言歸正傳。到目前為止，我在一定程度上把問題過分簡單化了，現在開始，我要把問題說得更具體一些。我在上面用淺顯易懂的語言，談到了為援救具有一定親緣關係的一定數目的近親而準備自我犧牲的基因。顯然，在實際生活中我們不能認為動物真的會點一

下它們正在援救的親屬到底有幾個。即使它們有辦法確切知道誰是它們的兄弟或堂兄弟，我們也不能認為動物在腦子裡進行過漢密爾頓式的演算。在實際生活中，必須以自身以及其他個體的死亡的統計學上的風險（statistical risks）來取代肯定的自殺行為和確定的「拯救」行為。如果你自己所冒的風險是非常微小的話，即使是第三代的堂兄弟也是值得拯救的。再說，你和你打算拯救的那個親屬有朝一日總歸都要死的，每一個個體都有一個保險統計師估算得出的「估計壽命」，儘管這個估計可能有誤差。如果你有兩個血緣關係同樣接近的親屬，其中一個已屆風燭殘年，而另一個卻是血氣方剛的青年，那麼對未來的基因庫而言，挽救後者的生命所產生的影響要比挽救前者來得大。

我們在計算親緣關係指數時，那些簡潔的對稱演算還需要進一步加以調整。就遺傳學而言，祖父母和孫子孫女出於同樣的理由以利他行為彼此相待，因為他們體內的基因有一/四是共同的。但如果孫輩的估計壽命較長，那麼操縱祖父母對孫輩的利他行為的基因，比起操縱孫輩對祖父母的利他行為的基因，具有更優越的選擇條件。由於援助一個年輕的遠親而得到的純利益，很可能超過由於援助一個年老的近親而得到的純利益（順便說一句，祖父母的估計壽命當然並不一定比孫輩短。在嬰兒死亡率高的物種中，情況可能恰恰相反）。

把保險統計的類比稍加引伸，我們可以把個體看作是人壽保險的保險商。一個個體可以把自己擁有的部分財產作為資金對另一個個體的生命

進行投資。他考慮了自己和那個個體之間的親緣關係，以及從估計壽命的角度來看該個體同自己相比是不是一個「好的保險對象」。嚴格地說，我們應該用「預期生殖能力」這個詞，而不是「估計壽命」，或者更嚴格一些，我們可以用「使自己的基因在可預見的未來獲益的一般能力」。那麼，為了使利他行為得以發展，利他行為者所承擔的風險必須小於受益者得到的淨收益和親緣關係指數的乘積。風險和利益必須採取我所講的複雜的保險統計方式來計算。

可是我們怎能指望可憐的生存機器進行這樣複雜的運算啊！尤其是在匆忙間，那就更不用說了。甚至偉大的數學生物學家霍爾丹（他在一九五五年發表的論文裡，在漢密爾頓之前就作出了基因由於援救溺水的近親而得以繁殖的假設）也

曾說，「——我曾兩次把可能要淹死的人救起（自己所冒的風險是微乎其微的），在這樣做的時候，我根本沒有時間去進行演算。」不過：霍爾丹也清楚地知道，幸而我們不需要假定生存機器在自己的頭腦裡有意識地進行這些演算。正像我們使用計算尺時沒有意識到我們實際上是在運用對數一樣。動物可能生來就是如此，以致行動起來好像是進行過一番複雜的演算似的。

這種情況其實是不難想像的。一個人把球投入高空，然後又把球接住，他在完成這個動作時好像事先解算了一組預測球的軌道的微分方程。他對微分方程可能一竅不通，也不想知道微分方程是什麼玩意兒，但這種情況不影響他沒球與接球的技術。在某個下意識的水平上，他進行了某種在功能上相當於數學演算的活動。同樣，一個

人如要作出某項困難的決定，他首先權衡各種得失，並考慮這個決定可能引起的他想像得到的一切後果。他的決定在功能上相當於一系列加權演算過程，有如計算機進行的那種演算一樣。

如果要為一台計算機編製程序，使之模擬一個典型的生存機器如何作出應否表現利他行為的決定，我們大概要這樣進行：開列一份清單，列出這只動物可能做的一切行為，然後為這些行為的每一種模式分別編製一次加權演算程序。各種利益都給以正號，各種風險都給以負號。接著進行加權（weighted），即把各項利益和風險分別乘以適當的表示親緣關係的指數。然後再把得出的數字加起來，為了演算的方便，在開頭的時候我們不考慮其他方面如年齡、健康狀況之類的權重。由於一個個體對自己的親緣關係指數是一

（就是說，他具有他自己的一百%的基因——這是不言自明的），對他的一切風險和利益都不需要打折扣，即在演算時給以全部權重。這樣，每一種可能的行為模式的總和大體上是這樣的：行為模式的淨收益=對自己的利益-對自己的風險+一/二對兄弟的利益-一/二對兄弟的風險+一/二對另一個兄弟的利益-一/二對另一個兄弟的風險+一/八對堂兄弟的利益-一/八對堂兄弟的風險+一/二對子女的利益-一/二對子女的風險+一。

這個總和就稱為那個行為模式的淨收益得分。接著，這個模式動物算出清單上每一種可供選擇的行為模式的得分。最後，它決定按淨收益最大的行為模式採取行動。即使是所有的得分都是負數，它還是應該按這個原則進行選擇，即擇其害處最小的一種行為模式。應當記住，任何實際行

動必然牽涉到精力和時間的消耗，這些精力和時間可以用於做其他事情。如果演算的結果表明不做任何事情的淨益最大，那麼，這個模式動物就什麼也不做。

下面是個十分簡單的例子，以自我獨白的形式而不是以計算機模擬的形式來說明問題。我是一隻動物，發現了八隻長在一起的蘑菇。我心中首先盤算一下它們的營養價值，同時考慮到它們可能有毒的這個不大的風險，我估計每個蘑菇約值+六單位（像前面一章一樣，這些單位是任意選定的）。由於蘑菇很大，我最多只能吃三個。我要不要發出「有食物」的喊聲，把我的發現告訴其他動物呢？誰能聽到我的喊聲？兄弟 B（它和我的親緣關係是一/二），堂兄弟 C（親緣關係是一/八）和 D（並不算親戚，因此它和我的親緣

關係指數是如此之小，以致事實上可以作為)。如果我不聲張，我能吃掉的每個蘑菇都為我帶來淨收益+六，全部吃掉是+十八。如發出「有食物」的喊聲，那麼我還有多少淨收益可要盤算一下了。八個蘑菇四份平分，對我而言，我自己吃的一份折合淨收益+十二，但我的兄弟和堂兄弟各吃掉的兩個蘑菇也會給我帶來好處，因為它們體內有和我一樣的基因。事實上的總分是 $(1 \times 12) + (1/2 \times 12) + (1/8 \times 12) + (1/8 \times 12) = 19.5$ ，而自私行為帶來的淨收益是十八。儘管差別不大，但得失是分明的。因此，我將發出「有食物」的喊聲。在這種情況下，我的利他行為給我的自私基因帶來好處。

在上面這個簡化的例子裡，我假設個體動物能夠盤算它的基因的最大利益是什麼。實際的情

況是，基因庫中充滿對個體施加影響的基因，由於這種影響，個體在採取行動時好像事先進行過這種演算。

無論如何，這種演算的結果僅僅是一種初步的、第一近似值，它離理想的答案還有一段距離。這種演算方式忽略了許多東西，其中包括個體的年齡等因素。而且，如果我剛飽餐了一頓，現在最多只能吃一個蘑菇，這時發出「有食物」的喊聲為我所帶來的淨收益將比我在飢腸轆轆時大得多。針對各種可能出現的理想情況，這種演算的質量可以無止境地逐步提高。但動物並非生活在理想的環境裡，我們不能指望真正的動物在作出最適宜的決定時考慮到每一個具體細節。我們必須在自然界裡通過觀察和試驗去發現，真正的動

物在進行有關得失的分析時，能夠在多大的程度上接近理想的境界。

為了不致因為舉了一些主觀想像的例子而離題太遠，讓我們暫且再使用一下基因語言。生活體是由存活下來的基因為之編制程序的機器。這些存活下來的基因是在一定的條件下這樣做的。這些條件，一般說來，往往構成這個物種以前的環境所具有的特徵。因此，有關得失的「估計」是以過去的「經驗」為依據的，正像人類作出決定時一樣。不過，這裡所說的經驗具有基因經驗的特殊意義，或者說得更具體一些，是以以前的基因生存的條件（由於基因也賦予生存機器以學習能力，我們可以說，某些得失的估計也可能是以個體經驗為基礎的）。只要條件不發生急劇變化，這些估計是可靠的，生存機器一般說來往往能作

出正確的決定。如果條件發生急劇變化，生存機器往往作出錯誤的決定，它的基因要為此付出代價。人類也是一樣，他們根據過時的資料作出的決定多半是錯誤的。

對親緣關係的估計也會出現差錯及靠不住的情況。我們在上面一些簡化的計算中，生存機器被說成是知道誰跟它們有親緣關係，而且知道這種關係的密切程度。在實際生活中，確切知道這方面的情況有時是可能的，但一般地說，親緣關係只能作為一個平均數來估計。譬如說，我們假定 A 和 B 可能是異父或異母兄弟，也可能是同胞兄弟。它們之間的親緣關係指數是一/四或一/二，由於我們不能肯定它們的確切關係，可供運用的有效指數是其平均數，即三/八。如能肯定它們都為一母所生，但為一父所生的可能性只是一/

十，那麼它們是異父兄弟的可能性是九十%，而同胞兄弟的可能性是十%，因而有效指數是 $1/10 \times 1/2 + 9/10 \times 1/4 = .225$ 。

但當我們說可能性是九十%時，是誰作出這個估計的？我們指的是一位長期從事實地研究的人類博物學家呢，還是指動物本身？如果碰巧的話，兩者所作估計的結果可能出入不大。要了解這一點，我們必須考慮一下，動物在實際生活中是怎樣估計誰是它們的近親的。

我們知道誰是我們的親屬，這是因為別人會告訴我們，因為我們為他們取了名字，因為我們有正式結婚的習慣，同時也因為我們有檔案和良好的記憶力。很多社會人類學家對於他們所研究的社會裡的「親緣關係」感到關切。他們所指的不是遺傳學上的真正的親緣關係，而是主觀上的、

教養上的親屬概念。人類的風俗和部落的儀式通常都很強調親緣關係；膜拜祖先的習慣流傳很廣，家族的義務和忠誠在人類生活中佔有主導地位。根據漢密爾頓的遺傳學說，我們很容易解釋氏族之間的仇殺和家族之間的爭鬥。亂倫的禁忌表明人類具有深刻的親緣關係意識，儘管亂倫禁忌在遺傳上的好處與利他主義無關。它大概與近親繁殖能產生隱性基因的有害影響有關。（出於某種原因，很多人類學家不喜歡這個解釋。）

野獸怎能「知道」誰是它們的親屬呢？換言之，它們遵循什麼樣的行為準則便可以間接地獲得似乎是有關親緣關係的知識呢？提出「對親屬友好」這條準則意味著以未經證明的假定作為論據，因為事實上如何辨認親屬這個問題尚未解決。野獸必須從它們的基因那裡取得一條簡明的行動

準則：這條準則不牽涉到對行動的終極目標的全面認識，但它卻是切實可行的，至少在一般條件下是如此。我們人類對準則是不會感到陌生的，準則具有的約束力是如此之大，以致如果我們目光短淺的話，我們就盲目服從這些準則，即使我們清楚地看到它們對我們或其他任何人都無好處。例如，一些信奉正教的猶太人或伊斯蘭教徒情願餓死而不違反不吃豬肉的準則。在正常的情況下，野獸可以遵循什麼樣的準則以便間接地使它們的近親受益呢？

如果動物傾向於對外貌和它們相像的個體表現出利他行為，它們就可能間接地為其親屬做一點好事。當然這在很大程度上要取決於有關物種的具體情況。不管怎樣，這樣一條準則會導致僅僅是統計學上的「正確的」決定。如果條件發生

變化，譬如說，如果一個物種開始在一個大得多的類群中生活，這樣的準則就可能導致錯誤的決定。可以想像，人們有可能把種族偏見理解為是對親屬選擇傾向不合理地推而廣之的結果：即把外貌和自己相像的個體視為自己人、並歧視外貌和自己不同的個體的傾向。

在一個其成員不經常遷居或僅在小群體中遷居的物種中，你偶然遇到的任何個體很可能是你的相當接近的近親。在這樣的情況下，「對你所遇見的這個物種的任何成員一律以禮相待」這條準則可能具有積極的生存價值，因為凡能使其個體傾向於遵循這條準則的基因，可能會在基因庫中興旺起來。經常有人提到猴群和鯨群中的利他行為，道理即在於此。鯨魚和海豚如果呼吸不到空氣是要淹死的。幼鯨以及受傷的鯨魚有時無力

游上水面，為了援救它們，鯨群中的一些同伴就會把它們托出水面。有人曾目睹過這種情景。鯨魚是否有辦法識別它們的近親，我們無從知道，但這也許無關緊要，情況可能是，鯨群中隨便哪一條都可能是你的近親，這種總的概率是如此之大，使利他行為成為一種合算的行為。順便提一下，曾經發生過這樣一件事：一條野生海豚把一個在游泳的快要淹死的人救了起來，這個傳聞據說非常可靠。這種情況我們可以看作是魚群錯誤地運用了援救快要淹死的成員這條準則。按照這條準則的「定義」，魚群裡快要淹死的成員可能是這樣的：「掙扎在接近水面處一條長長的快要窒息的東西。」

據說成年的狒狒為了保護它的夥伴免受豹子之類食肉獸的襲擊而甘冒生命的危險。一般說來，

一隻成年的雄狒狒大概有相當多的基因儲存在其他狒狒體內。一個基因如果這樣「說」：「喂，如果你碰巧是一個成年的雄狒狒，你就得保衛群體，打退豹子的進攻」，它在基因庫中會興旺起來。許多人喜歡引用這個例子；但在這裡，我認為有必要補充一句，至少有一個受到尊敬的權威人士所提供的事實同此卻大有逕庭。據她說，一旦豹子出現，成年雄狒狒總是第一個逃之夭夭。

雛雞喜歡跟著母雞在雞群中覓食。它們的叫聲主要有兩種。除了我上面提到過的那種尖銳的吱吱聲外，它們在啄食時會發出一種悅耳的噉噉聲。吱吱聲可以喚來母雞的幫助，但其他雛雞對這種吱吱聲卻毫無反應。另一方面，噉噉聲能引起其他小雞的注意。就是說，一隻雛雞找到食物後就會發出噉噉聲把其他的雛雞喚

來分享食物。按照前面假設的例子，噉噉噉噉聲就等於是「有食物」的叫聲。像那個例子一樣，雛雞所表現的明顯的利他行為可以很容易地在近親選擇的理論裡找到答案。在自然界裡，這些雛雞都是同胞兄弟姐妹。操縱雛雞在發現食物時發出噉噉噉噉聲的基因會擴散開來，只要這只雛雞由於發出叫聲後承擔的風險少於其他雛雞所得淨收益的一半就行了。由於這種淨收益由整個雞群所共享，而雞群的成員在一般情況下不會少於兩隻，不難想見，其中一隻在發現食物時發出叫聲總是合算的。當然，在家裡或農場裡，養雞的人可以讓一隻母雞孵其他母雞的蛋，甚至火雞蛋或鴨蛋。這時，這條準則就不靈了。但母雞和它的雛雞都不可能發覺其中底細的。它們的行為是在自然界的正常條件影響下形成的，而在自然界裡，陌生的個體通常是不會出現在你的窩裡的。

不過，在自然界裡，這種錯誤有時也會發生。在那些群居的物種中，一隻怙恃俱失的幼獸可能被一隻陌生的雌獸所收養，而這只雌獸很可能是一隻失去孩子的母獸。猴子觀察家往往把收養小猴子的母猴稱為「阿姨」。在大多數情況下，我們無法證明它真的是小猴子的阿姨或其他親屬。如果猴子觀察家有一點基因常識的話，他們就不會如此漫不經心地使用像阿姨之類這樣重要的稱呼。收養幼獸的行為儘管感人至深，但在大多數情況下我們也許應該把這種行為視為一條固有準則的失靈。這是因為這只慷慨收養孤兒的母獸並不給自己的基因帶來任何好處。它在浪費時間和精力，而這些時間和精力本來是可以花在它自己的親屬身上，尤其是它自己未來的兒女身上。這種錯誤大概比較罕見，因此自然選擇也認為不必「操心」去修訂一下這條準則，使母性具有更大

的選擇能力。再說，這種收養行為在大多數情況下並不常見，孤兒往往因得不到照顧而死去。

有一個有關這種錯誤的極端例子，也許你可能認為與其把它視為違反常情的例子，倒不如把它視為否定自私基因理論的證據。有人看見過一隻失去孩子的母猴偷走另外一隻母猴的孩子，並撫養它。在我看來，這是雙重的錯誤，因為收養小猴的母猴不但浪費自己的時間，它也使一隻與之競爭的母猴得以卸掉撫養孩子的重擔，從而能更快地生育另一隻小猴子。我認為，這個極端的例子值得我們徹底探究。我們需要知道這樣的情況具有多大的普遍性，收養小猴的母猴和小猴之間的平均親緣關係指數是多少；這個小猴的親生母親的態度怎樣——它們的孩子竟會被收養畢竟對它有好處；母猴是不是故意蒙哄憨直的年輕雌猴，

使之樂於撫養它們的孩子？（也有人認為收養或誘拐小猴子的雌猴可以從中獲得可貴的撫養小孩的經驗。）

另外一個蓄意背離母性的例子，是由布谷鳥及其他「寄孵鳥」（brood-parasites）——在其他鳥窩生蛋的鳥——提供的。布谷鳥利用鳥類親代本能地遵守的一條準則：「對坐在你窩裡的任何小鳥以禮相待。」且莫說布谷鳥，這條準則在一般情況下是能夠產生其預期效果的，即把利他行為的受益者局限在近親的範圍之內；這是因為鳥窩事實上都是孤立的，彼此之間總有一段距離，在你自己窩裡的幾乎可以肯定是你生育的小鳥。成年的鯖鷗（herring gulls）不能識別自己所生的蛋，它會愉快地伏在其他海鷗的蛋上，有些做試驗的人甚至以粗糙的土製假蛋代替真蛋，

它也分辨不出，照樣坐在上面。在自然界，蛋的識別對海鷗而言並不重要，因為蛋不會滾到幾碼以外的鄰居的鳥窩附近。不過，海鷗還是識別得出它所孵的小海鷗。和蛋不一樣，小海鷗會外出溜躑，弄得不好，可能會走到大海鷗的窩附近，常常因此斷送了性命。這種情況在第一章裡已經述及。

另一方面，海鷗卻能根據蛋上小斑點的式樣來識別自己的蛋。在孵卵時，它們對其他鳥類的蛋絕不肯一視同仁。這大概由於它們築巢於平坦的岩石之上，蛋滾來滾去有混在一起的危險。有人可能要問，它們孵蛋時為什麼要區別對待呢？如果每一隻鳥都不計較這是誰家的蛋，只要有蛋就孵，結果還不是一樣嗎？這其實就是群體選擇論者的論點。試設想一下，如果一個把照管小鳥

作為集體事業的集團得到發展，結果會怎樣呢？海鳩平均每次孵一卵，這意味著一個集體照管小鳥的集團如果要順利發展，那麼每一隻成年的海鳩都必須平均孵一隻蛋。假使其中一隻弄虛作假，不肯孵它那隻蛋，它可以把原來要花在孵蛋上的時間用於生更多的蛋，這種辦法的妙處在於，其他比較傾向於利他行為的海鳩自然會代它照管它的蛋。利他行為者會忠實地繼續遵循這條準則：「如果在你的鳥窩附近發現其他鳥蛋，把它拖回來並坐在上面。」這樣，欺騙基因得以在種群中興旺起來，而那些助人為樂的代管小鳥的集團最終要解體。

有人會說，「如果是這樣的話，誠實的鳥可以採取報復行動，拒絕這種敲詐行為，堅決每次只孵一蛋，絕不通融。這樣做應該足以挫敗騙子

的陰謀，因為它們可以看到自己的蛋依然在岩石上，其他的鳥都不肯代勞孵化。它們很快就會接受教訓，以後要老實一些。」可惜的是，事情並不是這樣。根據我們所作的假設，孵蛋的母鳥並不計較蛋是誰家生的，如果誠實的鳥把這個旨在抵制騙子的計劃付諸實施的話，那些無人照管的蛋既可能是騙子的蛋，但同樣也可能是它們自己的蛋。在這種情況下，騙子還是合算的，因為它們能生更多的蛋從而使更多的後代存活下來。誠實的海鳩要打敗騙子的唯一辦法是：認真區分自己的蛋和其他的鳥蛋，只孵自己的蛋。也就是說，不再做一個利他主義者，僅僅照管自己的利益。

用史密斯的話來說，利他的收養「策略」不是一種進化上的穩定策略。這種策略不穩定，因為它比不上那種與之匹敵的自私策略。這種自私

策略就是生下比其他鳥來得多的蛋，然後拒絕孵化它們。但這種自私的策略本身也是不穩定的，因為它所利用的利他策略是不穩定的，因而最終必將消失。對一隻海鳩來說，唯一具有進化意義的穩定策略是識別自己的蛋，只孵自己的蛋，事實正是這樣。

經常受到布谷鳥的寄生行為之害的一些鳴禽種類作出了反擊。但它們並不是學會了從外形上識別自己的蛋，而是本能地照顧那些帶有其物種特殊斑紋的蛋。由於它們不會受到同一物種其他成員的寄生行為之害，這種行為是行之有效的。但布谷鳥反過來也採取了報復措施，它們所生的蛋在色澤上、體積上和斑紋各方面越來越和寄主物種的相像。這是個欺詐行為的例子，這種行徑經常取得成效。就布谷鳥所生的蛋而言，這種形

式的進化上的軍備競賽導致了擬態的完美無缺。我們可以假定，這些布谷鳥的蛋和小布谷鳥當中會有一部分被「識破」，但未被識破的那部分畢竟能存活並生下第二代的布谷鳥蛋。因此，那些操縱更有效的欺詐行為的基因在布谷鳥的基因庫中興旺起來。同樣，那些目光敏銳，能夠識別布谷鳥蛋的擬態中任何細小漏洞的寄主鳥類就能為它們自己的基因庫作出最大的貢獻。這樣，敏銳的、懷疑的目光就得以傳給下一代。這是個很好的例子，它說明自然選擇如何能夠提高敏銳的識別力，在我們這個例子裡，另一個物種的成員正竭盡所能，企圖蒙蔽識別者，而自然選擇促進了針對這種蒙蔽行為的識別力。

現在讓我們回過頭來對兩種估計進行一次比較：第一種是一隻動物對自己與群體其他成員之

間的親緣關係的「估計」；第二種是一位從事實地研究的內行的博物學家對這種親緣關係的估計。伯特倫（B. Bertram）在塞侖格提國家公園研究獅子生態多年。以他在獅子生殖習慣方面的知識為基礎，他對一個典型獅群中各個體之間的平均親緣關係進行了估計。他是根據如下的事實進行估計的：一個典型的獅群由七隻成年母獅和兩隻成年雄獅組成。母獅是獅群中比較穩定的成員，雄獅是流動的，經常由一個獅群轉到另一個獅群。這些母獅中約有一半同時產仔並共同撫育出生的幼獅。因此，很難分清哪一隻幼獅是哪一隻母獅生的。一窩幼獅通常有三隻，獅群中的成年雄獅平均分擔做父親的義務。年輕的母獅留在獅群中，代替死去的或出走的老母獅。年輕的雄獅一到青春就被逐出家門。它們成長後三三兩兩結成一

夥，到處流浪，從一個獅群轉到另外一個獅群，不大可能再回老家。

以這些事實以及其他假設為依據，你可以看到我們有可能算出一個典型獅群中兩個個體之間的親緣關係的平均指數。伯特倫演算的結果表明，任意挑選的一對雄獅的親緣關係指數是．二十二，一對母獅是．十五。換句話說，屬同一獅群的雄獅平均比異父或異母兄弟的關係稍為疏遠一些，母獅則比第一代堂姐妹接近一些。

當然，任何一對個體都可能是同胞兄弟，但伯特倫無從知道這一點，獅子自己大概也不會知道。另一方面，伯特倫估計的平均指數，在某種意義上說，獅子是有辦法知道的。如果這些指數對一個普通的獅群來說真的具有代表性，那麼，任何基因如能使雄獅自然傾向於以近乎對待其異

父或異母兄弟的友好方式對待其他雄獅，它就具有積極的生存價值。任何做得過分的基因，即以更適合於對待其同胞兄弟那樣的友好方式對待其他雄獅的話，在一般情況下是要吃虧的，正如那些不夠友好的，把其他雄獅當作第二代堂兄弟那樣對待的雄獅到頭來也要吃虧一樣。如果獅子確實像伯特倫所講的那樣生活，而且——這一點也同樣重要——它們世世代代一直是這樣生活的，那麼，我們可以認為，自然選擇將有利於適應典型獅群的平均親緣關係那種水平的利他行為。我在上面講過，動物對親緣關係的估計和內行的博物學家的估計到頭來是差不多的，我的意思就在於此。

我們因此可以得出這樣的結論：就利他行為的演化而言，「真正的」親緣關係的重要性可能還不如動物對親緣關係作出的力所能及的估計。

懂得這個事實就懂得在自然界中，父母之愛為什麼比兄弟／姐妹之間的利他行為普遍得多而且真誠得多，也就懂得為什麼對動物而言其自身利益比甚至幾個兄弟更為重要。簡單地說，我的意思是，除了親緣關係指數以外，我們還要考慮「肯定性」的指數。儘管父母／子女的關係在遺傳學的意義上說，並不比兄弟／姐妹的關係來得密切，它的肯定性卻大得多。在一般情況下，要肯定誰是你的兄弟就不如肯定誰是你的子女那麼容易。至於你自己是誰，那就更容易肯定了。

我們已經談論過海鳩之中的騙子，在以後的幾章裡，我們將要談到說謊者、騙子和剝削者。在這個世界上，許多個體為了本身的利益總是伺機利用其他個體的親屬選擇利他行為，因此，一個生存機器必須考慮誰可以信賴，誰確實是可靠

的。如果 B 確實是我的小弟弟，我照顧它時付出的代價就該相當於我照顧自己時付出的代價的一半，或者相當於我照顧我自己的孩子時付出的代價。但我能夠像我肯定我的兒子是誰那樣肯定它是我的小弟弟嗎？我如何知道它是我的小弟弟呢？

如果 C 是我的同卵孿生兄弟，那我照顧它時付出的代價就該相當於我照顧自己的任何一個兒女的兩倍，事實上，我該把它的生命看作和我自己的生命一樣重要。但我能肯定它嗎？當然它有點像我，但很可能我們碰巧共有同樣的容貌基因。不，我可不願為它犧牲，因為它的基因有可能全部和我的相同，但我肯定知道我體內的基因全部是我的。因此，對我來說，我比它重要。我是我體內任何一個基因所能肯定的唯一的一個個體。再說，在理論上，一個操縱個體自私行為的基因

可以由一個操縱個體利他行為，援救至少一個同卵孿生兄弟或兩個兒女或兄弟或至少四個孫子孫女等的等位基因所代替，但操縱個體自私行為的基因具有一個巨大的優越條件，那就是識別個體的肯定性。與之匹敵的以親屬為對象的利他基因可能搞錯對象，這種錯誤可能純粹是偶然的，也可能是由騙子或寄生者蓄意製造的。因此，我們必須把自然界中的個體自私行為視為是不足為奇的，這些自私行為不能單純用遺傳學上的親緣關係來解釋。

在許多物種中，做母親的比做父親的更能識別誰是它們的後代。母親生下有形的蛋或孩子。它有很好的機會去認識它自己的基因傳給了誰。而可憐的爸爸受騙上當的機會就大得多。因此，父親不像母親那樣樂於為撫養下一代而操勞，那

是很自然的。在第九章即《兩性之間的爭鬥》那一章裡，我們將看到造成這種情況還有其他的原因。同樣，外祖母比祖母更能識別誰是它的外孫或外孫女，因此，外祖母比祖母表現出更多的利他行為是合乎情理的。這是因為它能識別它的女兒的兒女。外祖父識別其外孫或外孫女的能力相當於祖母，因為兩者都是對其中一代有把握而對另一代沒有把握。同樣舅舅對外甥或外甥女的利益應比叔父或伯父更感關切。在一般情況下，舅舅應該和舅母一樣表現出同樣程度的利他行為。確實，在不貞行為司空見慣的社會裡，舅舅應該比「父親」表現出更多的利他行為，因為它有更大的理由信賴同這個孩子的親緣關係。它知道孩子的母親至少是它的異父或異母姐妹。「合法的」父親卻不明真相。我不知道是否存在任何證據，足以證明我提出的種種臆測。但我希望，這

些臆測可以起到拋磚引玉的作用，其他的人可以提供或致力於搜集這方面的證據。特別是，社會人類學家或許能夠發表一些有趣的議論吧。

現在回過頭來再談談父母的利他行為比兄弟之間的利他行為更普遍這個事實。看來我們從「識別問題」的角度來解釋這種現象的確是合理的，但對存在於父母／子女關係本身的根本的不對稱性卻無法解釋。父母愛護子女的程度超過子女愛護父母的程度，儘管雙方的遺傳關係是對稱的，而且親緣關係的肯定性對雙方來說也是一樣的。一個理由是父母年齡較大，生活能力較強，事實上處於更有利的地位為其下一代提供幫助。一個嬰孩即使願意飼養其父母，事實上也沒有條件這樣做。

在父母 / 子女關係中還有另一種不對稱性，而這種不對稱性不適用於兄弟 / 姐妹的關係。子女永遠比父母年輕。這種情況常常，如果不是永遠，意味著子女的估計壽命較長。正如我在上面曾強調指出的那樣，估計壽命是個重要的變量。在最最理想的環境裡，一隻動物在「演算」時應考慮這個變量，以「決定」是否需要表現出利他行為。在兒童的平均估計壽命比父母長的物種裡，任何操縱兒童利他行為的基因會處於不利地位，因為這些基因所操縱的利他性自我犧牲行為的受益者都比利他主義者自己的年齡大，更近風燭殘年。在另一方面，就方程式中平均壽命這一項而言，操縱父母利他行為的基因則處於相對的有利地位。

我們有時聽到這種說法：親屬選擇作為一種理論是無可非議的，但在實際生活中，這樣的例子卻不多見。持這種批評意見的人只能說是對何謂親屬選擇一無所知。事實上，諸如保護兒童、父母之愛以及有關的身體器官、乳分泌腺、袋鼠的肚囊等等都是自然界裡親屬選擇這條原則在起作用的例子。批評家們當然十分清楚父母之愛是普遍存在的現象，但他們不懂得父母之愛和兄弟／姐妹之間的利他行為同樣是親屬選擇的例子。當他們說他們需要例證的時候，他們所要的不是父母之愛的例證，而是另外的例證。應該承認，這樣的例子是不那麼普遍的。我也曾提出過發生這種情況的原因。我本來可以把話題轉到兄弟／姐妹之間的利他行為上——事實上這種例子並不少。但我不想這樣做。因為這可能加深一個錯誤的概念（我們在上面已經看到，這是威爾遜贊成的概

念)——即親屬選擇具體地指父母 / 子女關係以外的親緣關係。

這個錯誤概念之所以形成主要有其歷史根源。父母之愛有利於進化之處顯而易見。事實上我們不必等待漢密爾頓指出這一點。自達爾文的時代起，人們就開始理解這個道理。當漢密爾頓證明其他的親緣關係也具有同樣的遺傳學上的意義時，他當然要把重點放在這些其他的關係上。特別是他以螞蟻、蜜蜂之類的群居昆蟲為例。在這些昆蟲裡，姐妹之間的關係特別重要，我們以後還要談到這個問題。我甚至聽到有些人說，他們以為漢密爾頓的學說僅僅適用於昆蟲！

如果有人不願意承認父母之愛是親屬選擇行為的一個活生生的例子，那就該讓他提出一個廣義的自然選擇學說，這個學說在承認存在父母的

利他行為的同時卻不承認存在旁系親屬之間的利他行為。我想他是提不出這樣的學說的。

第七章 計劃生育

有人主張把父母的關懷同其他類型的親屬選擇利他行為區別開來，這種主張的道理是不難理解的。父母的關懷看起來好像是繁殖的組成部分，而諸如對待侄子的利他行為卻並非如此。我認為這裡確實隱藏著一種重要的區別，不過人們把這種區別弄錯了。他們將繁殖和父母的關懷歸在一起，而把其他種類的利他行為另外歸在一起。但我卻希望這樣區分：一類為生育新的個體，另一類為撫養現存的個體。我把這兩種活動分別稱為生育幼兒和照料幼兒。個體生存機器必須做兩類完全不同的決定，即撫養的決定和生育的決定。我用「決定」這個詞是指無意識的策略上的行動。

撫養的決定是這樣一種形式的決定：「有一個幼兒；它同我在親緣關係上的接近程度如此這般；如果我不餵養它，它死亡的機會如何如何；我要不要餵養它？」另一方面，生育的決定是這樣的：「我要不要採取一切必要的步驟以便生育一個新的個體？我要不要繁殖 / 在一定程度上，撫養和生育必然為佔用某個個體的時間和其他資源而相互競爭：這個個體可能不得不做出選擇：「我撫養這個幼兒好呢還是新生一個好？」

撫養和生育的各種混合策略，如能適應物種生態上的具體情況，在進化上是能夠穩定的。單純的撫養策略在進化上不可能穩定。如果所有個體都以全副精力去撫養現有的幼兒，以至連一個新的個體也不生，這樣的種群很訣就會受到精於生育的突變個體的入侵。撫養只有作為混合策略

的一部分，才能取得進化上的穩定——至少需要進行某種數量的生育活動。

我們所非常熟悉的物種——哺乳動物和鳥類——往往都是撫養的能手。伴隨著生育幼兒的決定通常是撫養它的決定。正是因為生育同撫養這兩種活動實際上時常相繼發生，因此人們把這兩件事情混為一談。但從自私基因的觀點來看，所撫養的嬰兒是兄弟或者是兒子，原則上是沒有區別的。這一點我們在上面已提到過。兩個嬰兒同你的親緣關係，其親疏程度是相等的。如果你必須在兩個要餵養的幼兒之間作出選擇的話，沒有任何遺傳上的理由非要你選擇自己的兒子不可。但另一方面，根據定義，你不可能生育一個弟弟。你只能夠在其他人生出他之後撫養他。關於個體生存機器對其他已經存在的個體要不要採取利他性行

為，怎樣才能做出理想的決定，我們在前面一章中已有論述。我們在本章要探討一下，個體生存機器對於要不要生育新的個體應如何做出決定。

我在第一章中提到過關於「群體選擇」的爭論，這種激烈爭論主要是圍繞了這個問題進行。這是由於瓦恩-愛德華茲根據，『種群調節』（Population regulation）理論提出其群體選擇觀點，而他又是這個群體選擇論的主要鼓吹者。他認為，個體動物為了群體的整體利益，有意降低其出生率。

這是一個非常具有吸引力的假設，因為它十分符合人類個體應該做出的行動。人類的小孩太多了。人口的多少取決於四種情況：出生，死亡，入境移民和出境移民。如果我們把世界人口作為一個整體，那就無所謂入境移民和出境移民，只

有出生和死亡。只要每對夫妻平均有兩個以上的小孩存活下來進行繁殖，以後新生嬰兒的數目就會以持續的加速度直線上升。每一代的人口不是按固定的數量上升，而更可能是在不斷增長的人口所已達到的基礎上按一個固定比率遞增。由於人口本身也在增大，因此人口的遞增量也越來越大。如果讓這樣的增長速度繼續下去而不加以制止的話，人口的增加會達到天文數字，速度之快令人驚訝。

順便提一下，人口的增長不但取決於人們有多少小孩，而且也取決於何時生小孩，甚至關心人口問題的人有時也認識不到這一點。因為每代人口往往按某種比率增長，因此，如果你把一代和一代之間的時間拉長，人口每年的增長率就低些。我們完全可以把寫在橫幅上的口號「只生兩

個」這幾個字改為「以三十歲為起點」！但無論如何，人口加速度地增長會導致嚴重的問題。

我們大家也許都已看到過這種計算出來的觸目驚心的數字的例子，這些數字能夠清楚地說明問題。舉例說，拉丁美洲目前的人口大約有三億，而且其中已有許多人營養不良。但如果人口仍按目前的速度繼續增長，要不了五百年的時間，人口增長的結果就會出現這樣一種情況：人們站著擠在一起，可以形成一條遮蓋該大陸全部地區的由人體構成的地毯。即使我們假定他們都是瘦骨嶙峋——一個不是不真實的假定——情況依然如此。從現在算起，在一千年之後，他們要相互立在肩膀上，其高度要超出一百萬人。待到兩千年時，這座由人堆起的山將會以光速向上伸展，達到已知宇宙的邊緣。

無疑你會注意到，這是一種根據假設計算出來的數字！事實上，由於某些非常實際的原因，這種情況絕對不會發生：饑荒、瘟疫和戰爭；或者，如果我們幸運的話，還有計劃生育，這些就是其中的一些原因。乞靈於農業科學的進展——「綠色革命」之類，是無濟於事的。增加糧食的生產可以暫時使問題緩和一下，但按照數學上的計算，肯定不可能成為長遠之計；實際上，和已使危機加劇的醫藥上的進展一樣，糧食增產很可能由於加快人口膨脹的速度，而使這一問題更趨惡化。如果不用火箭以每秒運載幾百萬人的速度向空間大規模移民，不加控制的出生率必然導致死亡率的可怕上升，這是一個簡單的邏輯事實。就是這樣一個簡單的事實，連那些禁止其追隨者使用有效避孕方法的領導人竟然也不理解，實屬令人難以置信。他們表明寧願採用「自然的」方

法限制人口，而他們將要得到的也正是這種自然的方法：飢餓。

但是，這種從長遠觀點計算得出的結果所引起的不安，當然是出於對我們整個物種未來福利的關心。人類（其中有些人）具有有意識的預見能力，能夠預見到人口過剩所帶來的災難性後果。生存機器一般為自私的基因所操縱，完全可以肯定，自私的基因是不能夠預見未來的，也不可能把整個物種的福利放在心上，這就是本書的基本假定。而瓦恩-愛德華茲也就是在這一點上同正統的進化論理論家們分道揚鑣的。他認為，使真正的利他性生育控制行為得以形成的方式是存在的。

人們對很大一部分事實是認識一致的，不存在分歧，但在瓦恩-愛德華茲的著作中，或在阿

德雷普及瓦恩-愛德華茲的觀點的文章中，這一點都沒有得到強調。一個明顯的事實是，野生動物的數目並不以天文數字的速度增長，儘管在理論上是可以達到這種速度的。有時野生動物的數目相當穩定，出生率和死亡率大體相抵。在許多情況下，它們的數目波動很大，旅鼠（Lemmings）就是一個很好的例子，它們時而大量激增，時而瀕於滅絕。有時波動的結果是種群的徹底滅絕，至少在局部地區是如此。以加拿大山貓為例，其數目的搖擺波動似乎是有節奏的，這從赫德森海灣公司連續幾年所出售的皮毛數量就可看得出。有一點可以肯定，即野生動物的數目是不會無限制地持續增長的。

野生動物幾乎永遠不會因衰老而死亡：遠遠等不到它們老死，飢餓、疾病，或者捕食者都可

以使它們喪生。直到前不久人類的情況也是如此。大部分動物在幼年時期就死亡，還有許多尚在卵子階段就結束了生命。飢餓以及其他的死亡因素是野生動物不可能無限制增長的根本原因，但正如我們所看到的自己物種的情況，我們的物種沒有什麼理由一定要弄到那一地步。只要動物能調節其出生率，就永遠不會發生飢餓。瓦恩-愛德華茲的論點就認為，動物正是這樣做的。但甚至在這點上，存在的分歧可能沒有像你在讀他的書時所想像的那樣大。擁護自私基因理論的人會欣然同意：動物的確是調節自己的出生率的。任何具體物種的每窩孵卵數或每胎所生數都相當固定：任何動物都不會是無限制地生育後代的。分歧不在於出生率是否得到調節，而在於怎麼會得到調節：計劃生育是通過什麼樣的自然選擇過程形成的呢？概括地說，分歧在於：動物的控制生育是

否是利他性的，為了群體的整體利益而控制生育；還是自私性的，為了進行繁殖的個體的利益而控制生育。我將對這兩種理論逐一進行論述。

瓦恩-愛德華茲認為，個體為了群體的整體利益而限制自己生育小孩的數量。他承認，正常的自然選擇不大可能使這種利他主義行為得到進化：對低於平均數的生殖率的自然選擇，在表面上看來，是一種自相矛盾的說法。因此，像我們在第一章所見到的那樣，他乞靈於群體選擇的理論。根據他的講法，凡其個體成員能約束自己出生率的群體，較之其個體成員繁殖迅速以致危及食物供應的群體，前者滅絕的可能性要小些。因此，世界就會為其個體成員能約束自己出生率的群體所佔據。瓦恩-愛德華茲所說的自我約束行為大體上就相等於生育控制，但他講得更加具體，事

實上他提出了一個極為重要的概念，認為整個社會生活就是一種人口調節的機制。舉例說，許多動物物種的群居生活具有兩個主要的特徵，即地域性（territoriality）和統治集團（dominance hierarchies），我們在第五章已提到過。

許多動物顯然把很多時間和精力花在「保衛」工作上，它們致力於「保衛」博物學家稱之為地盤的一塊地域。這種現象在動物界十分普遍，不但鳥類、哺乳動物和魚類有這種現象，而且昆蟲類，甚至海葵也是如此。這塊地盤可能是林間的一大片地方，它主要是進行繁殖的一對動物覓食的天然場地。如知更雀就是這樣。或者，如鯖鷗（herring gulls），這樣的地盤可能是一小塊沒有食物的地方，但中間卻有一個窩。瓦恩

—愛德華茲認為，為爭奪地盤進行搏鬥的動物是為了爭奪象徵性的目的物，而不是為了像一點食物這樣的實物。在許多情況下，雌性動物因雄性動物不擁有一塊地盤，而拒絕同其交配。有時，雌性動物由於其配偶被擊敗，地盤被佔領，而很快就委身於勝利者，這情況的確時常會發生。甚至在明顯是忠誠的單配物種中，雌性動物許配的可能是雄性動物的地盤，而不是雄性動物本身。

如果種群的成員過多，有些個體得不到地盤，它們就不能進行繁殖。因此，按照瓦恩—愛德華茲的觀點，贏得一塊地盤就像是贏得了一張繁殖的證書或許可證。由於能夠得到的地盤數量有限，就好像頒發的繁殖許可證有限一樣。個體可能為取得這些許可證而進行搏鬥，但整個種群所能生育的幼兒總數受到所能得到的地盤的數量的限制。

有時，一些個體初看上去好像表現出自我約束力，例如紅松雞就是如此，因為那些不能贏得地盤的個體不僅不繁殖，而且似乎放棄鬥爭，不想再去贏得地盤。它們好像都接受這樣的比賽規則：要是競爭季節結束時你還沒有得到一張進行生育的正式許可證，你就要自覺地克制生育，在繁殖季節期間不去驚擾那些幸運的個體，以便讓它們能夠為物種傳種接代。

瓦恩-愛德華茲也是以類似的方式闡明統治集團形成的過程。在許多動物群體中，尤其是豢養的動物，但有時也包括野生動物，個體能記住對方的特徵，而且它們也知道在搏鬥中它們能夠擊敗誰，以及通常誰能夠打敗它們。我們在第五章中曾講到，它們「知道」哪些個體大概能擊敗它們，因此遇到這些個體時往往不戰而表示降服。

結果，博物學家就能夠把統治集團或「啄食等級」（peck order）（因當初用以描繪母雞的情況而得名）——在這種等級分明的社會裡，每一個體都清楚自己的地位，因此沒有超越自己身份的想法——形象地描繪出來。當然，有時也發生真正的全力以赴的搏鬥，而且有時有些個體能夠贏得升級，取得超過其頂頭上司的地位。但正如我們在第五章中所講的那樣，總的說來，等級低的個體自動讓步的後果是，真正持久的搏鬥很少發生，重傷情況也很少見。

許多以某種模糊的群體選擇觀點來看問題的人，認為這是件「好事」。瓦恩-愛德華茲的解釋就更加大膽。比起等級低的個體，等級高的個體有更多的機會去繁殖，這種情況不是由於它們為雌性個體所偏愛，就是因為它們以暴力阻止等

級低的雄性個體接近雌性個體。瓦恩-愛德華茲認為社會地位高是表示有權繁殖的另一種票證。因此，個體為社會地位而奮鬥，而不是直接去爭奪雌性個體，如果最終取得的社會等級不高，它們就接受它們無權生育這個事實。凡直接涉及雌性個體時，它們總是自我克制，但這些個體能不時地試圖贏得較高的社會地位，因此可以說是間接地爭奪雌性個體。但和涉及地盤的行為一樣，「自覺接受」這條規定，即只有地位高的雄性個體才能生育，根據瓦恩-愛德華茲的觀點，其結果是，種群的成員數字不會增長太快。種群不會先是生育了過多的後代，然後在吃過苦頭以後才發現這樣做是錯誤的。它們鼓勵正式的競賽，讓其成員去爭奪地位和地盤，以此作為限制種群規模的手段，以便把種群的規模保持在略低於飢餓本身實際造成死亡的水平之下。

炫耀性行為 (epideictic behaviour) 也許是瓦恩-愛德華茲的一個最令人驚訝的觀點，炫耀性這個詞是他自己杜撰的。許多動物的群居生活佔據了它們很多時間，它們集結成群，在陸地、空中或水裡活動。自然選擇為什麼會有利於這種集體生活，人們對此提出了各種理由，而這些理由或多或少都屬於常識範圍。我在第十章會談到其中的一些。瓦恩-愛德華茲的觀點卻迥然不同。他認為大批的歐掠鳥在晚間集聚，或大群的蠓蟲在門柱周圍飛舞時，它們是在對自己的種群進行「人口」普查。因為他提出的觀點是，個體為了群體的整體利益而約束自己的出生率，即當動物個體的密度高時就少生育一些，所以它們理所當然地應該有某種方法去估計動物個體的密度。恆溫器需要有溫度計作為其機械裝置的一個組成部分，上述的情況也正是如此。在瓦恩-愛

德華茲看來，炫耀性行為就是經過周密安排的群體聚集，以便於對動物的數量作出估計。他並不認為動物對其自身數量的估計是一種有意識的行為，但他認為這是一種把個體對於其種群的個體密度的直覺同它們的繁殖系統聯繫起來的神經或內分泌的自動機制。

我對瓦恩-愛德華茲理論的介紹，儘管只有三言兩語，但盡力做到公正。如果我做到了這一點，現在你應該感到心悅誠服，這一理論表面看來至少是言之成理的。但你以猶疑的口吻說，儘管瓦恩-愛德華茲的理論聽起來好像很有道理，它的根據最好再充分一些，否則——。你所持的這種懷疑態度，是閱讀了本書前面幾章的結果。遺憾的是，根據並不充分。構成這一理論的大量例子，

既能夠用他的方式去解釋，但也完全可以以更加正統的「自私的基因」規律加以闡明。

雖然拉克 (David Lack) 從未用過「自私的基因」這一名稱，但他卻是計劃生育的自私基因理論的主要創始人，是一位偉大的生態學家。他對野生鳥類每窩孵卵的數量曾進行過專門研究，但他的學說和結論卻具有普遍適用的價值。每一物種的鳥往往都有典型的每窩孵卵數。例如，塘鵝和海鳩每次孵一隻卵，東亞雨燕每次孵三隻，而大山雀每次孵六隻或更多。每次孵卵數並非一成不變：有些東亞雨燕每次只生兩隻蛋，大山雀也可能生十二隻。我們有理由設想，雌鳥下蛋孵卵的數目，像其他特性一樣，至少是部分受遺傳的控制，這就是說，可能存在使母鳥下兩個蛋的基因，下三隻的與之競爭的等位基因，還有下四

隻的等位基因，等等，儘管實際情況可能並不如此簡單，現在，自私基因的理論要求我們去探究，這些基因中究竟哪一種會在基因庫中越來越多。表面看上去，使母鳥下四隻蛋的基因毫無疑問會勝過下三隻或兩隻的基因。然而稍加思索就會發現，「越多越好」的論點絕非事實。以此類推的結果就會是，五隻比四隻好，十隻更加好，一百隻還要好，數量無限最好。換句話說，這樣類推，邏輯上就要陷入荒謬。顯然，大量生蛋不僅有所得，也有所失。增加生育必然要以撫養欠佳為代價。拉克的基本論點是，任何一定的物種在任何一定的環境條件下，每窩肯定都有其最適度的孵卵數。他同瓦恩—愛德華茲的分歧就在於他如何回答這個問題：「從誰的觀點來說是最適度的？」瓦恩—愛德華茲認為，這種重要的最適度也就是對群體作為一個整體的最適度，也就是一

切個體應力圖實現的最適度。而拉克卻認為，每一自私個體對每窩孵卵數的抉擇以其能最大限度地撫養的數量為準。如果東亞雨燕每窩最適度的孵卵數是三隻的話，照拉克的觀點來看，意思就是，凡是試圖生育四個子女的個體，較之更加謹慎、只試圖生育三個子女的競爭對手，結果子女可能反而更少。這種情況很明顯是由於四個幼兒平均得到的食物太少，以致很少能夠活到成年。最初對四隻蛋的卵黃配給，以及幼兒孵化後食物的配給都同樣是造成這種情況的原因。因此，拉克認為，個體之所以調節其每窩的孵卵數，絕非出自利他性的動機。它們不會為了避免過多地消耗群體的資源而實行節制生育。它們節制生育是為了最大限度地增加它們現有子女的存活數，它們的目標同我們提倡節制生育的本來目標恰好背道而馳。

育養雛鳥是一件代價昂貴的事情。母鳥在製造蛋的過程中必須投入大量的食物和精力。為了保存它所下的蛋，它要付出大量的勞動去築巢，這也可能是在其配偶的協助下完成的。母鳥要化幾個星期的功夫耐心地去孵化這些蛋。雛鳥出殼後，母鳥就要累死累活地為它們弄食物，幾乎得不到喘息的時間。我們已經知道，大山雀母鳥在白天平均每三十秒鐘就要往鳥巢銜一次食物。哺乳動物，如我們人美本身，進行的方式稍有不同，但繁殖作為一件代價昂貴的事情——對母親來說尤其如此——其基本概念是相同的。顯然，如果母親將有限的食物和精力資源分給太多的子女，結果育養的子女反而更少，倒不如一開始就謹慎一些不要貪多為好。她必須在生育和撫養之間進行合理的平衡。每個雌性個體或一對配偶所能搜集到的食物和其他資源的總量，是決定它們能夠撫養

多少子女的限制性因素。按照拉克的理論，自然選擇對每窩的最初孵卵數（每胎產仔量等）進行調節，以便最大限度地利用這些有限的資源。

生育太多子女的個體要受到懲罰，不是由於整個種群要走向滅絕，而是僅僅由於它們自己的子女能存活下來的越來越少。使之生育太多子女的基因根本不會大量地傳遞給下一代，因為帶有這種基因的幼兒極少能活到成年。

現在再來講一講野生動物。拉克關於每窩孵卵數的論點可以推而廣之，用於瓦恩-愛德華茲所舉的其他例子：地盤行為，統治集團，等等。以他和幾個同事對紅松雞所進行的研究為例。這種鳥食石南屬植物，它們把石南叢生的荒原，分成一塊塊地盤，而這些地盤顯然能為其主人提供超過其實際需要量的食物。在發情期的早期，它

們就開始為爭地盤而搏鬥，但不久，失敗者似乎就已認輸，不再進行搏鬥了。它們變成了流浪者，永遠得不到一塊地盤，在發情期結束時，它們大部分都要餓死。得到繁殖機會的只有擁有地盤的動物。如果一個擁有地盤的動物被射殺，它的位置很快就會為先前的一個流浪者所填補，新來的主人就進行繁殖。這一事實說明，不擁有地盤的動物生理上是有繁殖能力的。我們已經看到，瓦恩-愛德華茲對這種涉及地盤的極端行為的解釋是，這些流浪者「承認」自己失敗，不能得到繁殖的證明書或許可證；它們也就不想再繁殖。

表面上看，用自私基因的理论似乎很難解釋這個例子。這些流浪者為什麼不一而再，再而三地想法把地盤上的佔有者攆走，直到它們筋疲力盡為止呢？看來它們這樣做不會有任何損失。但

且慢，也許它們的確會有所失。我們已經看到，如果地盤的佔有者一旦死亡，流浪者就有取而代之的機會，從而也就有了繁殖的機會。如果流浪者用這樣的方式承繼一塊地盤，比用搏鬥的方式取得這塊地盤的可能性還要大，那麼，作為自私的個體，它寧願等待，以期某一個體死亡，而不願在無益的搏鬥中浪費那怕是一點點精力。對瓦恩-愛德華茲來說，為了群體的福利，流浪者的任務就是充當替角，在舞台兩側等待，隨時準備接替在群體繁殖舞台上死亡的地盤佔有者的位置。現在我們可以看到，作為純粹的自私個體來說，這種辦法也許是它們的最佳策略。就像我們在第四章中所說的情況那樣，我們可以把動物看作賭徒。對一個賭徒來說，有時最好的策略不是窮凶極惡主動出擊，而是坐等良機。

同樣，凡是動物顯示出逆來順受地「接受」不繁殖地位的許多其他例子，都可以用自私基因的理论加以解釋而毫無困難。而總的解釋形式卻永遠相同：個體的最好賭注是，暫時自我克制，期望更好的時機來臨。海豹不去驚動那些「妻妾」佔有者們的美夢，並非出自群體的利益，而是在等待時機，期待著更加適宜的時刻。即使這個時刻永遠也不會到來，而最終落得身無後代。在這場賭博中成為贏家的可能性本來還是有的，儘管事後我們知道，對這一海豹而言，這並非是一場成功的賭博。在數以百萬計的旅鼠潮水般地逃離旅鼠氾濫的中心地帶時，它們的目的不是為了減少那一地區旅鼠的密度！它們是在尋求一個不太擁擠的安身之處，每個自私的旅鼠都是如此。如果它們當中哪一隻可能因找不到這樣一個安身之處而死去，這是一個事後才可以看到的事實。

它改變不了這樣一種可能性：留下不走甚至要冒更大的風險。

大量文獻充分證明，過分擁擠有時會降低出生率。有時這種現象被認為是瓦恩-愛德華茲理論的依據。情況完全不是這樣。這種現象不僅符合瓦恩-愛德華茲的理論，而且和自私基因的理論也完全一致。例如，在一次實驗中，把老鼠放在一個露天的圍場裡，同時放進許多食物，讓它們自由地繁殖。鼠群的數量增長到某一水平，然後就穩定下來。這種穩定原來是由於老鼠太多而使雌鼠生育能力減退：它們的幼鼠少了。這類結果時常有所報導。人們常把造成這種現象的直接原因稱為「壓力」(stress)，儘管起這樣一個名稱對解釋這種現象並無助益。總之，不論其直接原因可能是什麼，我們還是需要深究其根本

的或進化上的原因。鼠群生活在過分擁擠的環境內，為什麼自然選擇有利於降低自己出生率的雌鼠？

瓦恩-愛德華茲的回答清楚明瞭。在群體中，凡其中的雌性個體能估量自己群體的個體數量並且調節其出生率，以避免食物供應的負擔過重，那麼，群體選擇便有利於這樣的群體。在上述那次實驗的條件下，碰巧絕不會出現食物缺乏的情況，但我們不能認為老鼠能夠認識到這種情況。它們的程序編製就是為了適應野外生活的，而在自然條件下，過分擁擠可能就是一種將要發生饑荒的可靠預兆。

自私基因的理論又是怎麼講法呢？幾乎完全相同，但仍有一個非常重要的區別。你可能還記得，按照拉克的理論，動物往往從其自私的觀點

出發繁殖最適量的幼獸。假如它們生育得太少或太多，它們最後撫養的幼獸，會比它們應該生育的最適量來得少。「最適量」在這個物種的過分擁擠的年分中可能是個較小的數目，而在這種動物變得稀少的年分中可能是個較大的數目。我們都一致認為，動物的數量過剩可能預示著饑荒。顯而易見，如果有可靠的跡象向雌性動物顯示出，一場饑荒就要臨頭，那麼，降低其出生率是符合它的自私利益的。凡是那些不以這種方式根據預兆相應行事的對手，即使它們實際生育的幼獸比較多，結果存活下來的還是比較少。因此，我們最終得出的結論幾乎同瓦恩-愛德華茲的完全一致，但我們卻是通過一種完全不同的，進化上的推理得出這一結論的。

自私基因的理論甚至對於「炫耀性展示」(epideictic displays)也能夠解釋清楚。你應還記得，瓦恩-愛德華茲曾作過這樣的假設，一些動物故意成群地聚集在一起，以便為所有的個體進行「人口普查」提供方便，並從而相應地調節其出生率。沒有任何證據證明任何這樣的聚集事實上是炫耀性的，但我們可以假定找到了這類證據。這會不會使自私基因的理論處於窘境？絲毫也不會。

歐椋鳥大批群棲在一起。不妨這樣假定，它們在冬季的數量過剩，來年春季繁殖能力就會降低；而且，歐椋鳥傾聽相互的鳴叫聲也是導致降低生殖能力的直接原因。這種情況可以用這樣的實驗加以證明。給一些歐椋鳥個體分別放送兩種錄音，一種再現了歐椋鳥的稠密的棲息地而鳴叫

聲又非常宏亮的情況，另一種再現了歐椋鳥不太稠密的棲息地而鳴叫聲又比較小的情況。兩相比較，前面一種歐椋鳥的下蛋量要少些。這說明，歐椋鳥的鳴叫聲構成一種炫耀性展示。自私基因的理論對這種現象的解釋，同它關於老鼠的例子解釋，幾無差別。

而且，我們是以這樣的假定為出發點的，即如果那些基因促使你生育你無法撫養的子女，這樣的基因會自動受到懲罰，在基因庫中的數量會越來越少。一個效率高的生蛋動物，作為自私的個體，它的任務是預見在即將來臨的繁殖季節裡每窩的最適量是多少。你可能還記得，我們在第四章中使用的預見這個詞所具有的特殊含義。那麼母鳥又是如何預見它每窩的最適量的呢？哪些變量會影響它的預見？許多物種作出的預見也可

能是固定的，年復一年地從不變化。因此塘鵝平均每窩的最適量是一個蛋。在魚兒特別多的年月，一個個體的真正最適量也許會暫時提高到兩個蛋，這種可能性是存在的，如果塘鵝無法事先知道某一年是否將是一個豐收年的話，我們就不能指望雌塘鵝甘冒風險，生兩隻蛋而浪費它們的資源，因為這有可能損害到它們在一般年景中的正常的繁殖成果。

一般來說，可能還有其他物種——歐椋鳥或許就是其中之一——能在冬季預言，某種具體食物資源在來年春天是否會獲得豐收。農村的莊稼人有許多古老的諺語，例如說冬青果的豐產可能就是來年春季氣候好的吉兆。不管這些說法有沒有正確的地方，從邏輯上說預兆是可能存在的，一個好的預言者從理論上講可以據此年復一年地按照

其自身的利益，調節其每窩的生蛋量。冬青果可能是可靠的預兆，也可能不是，但像在老鼠例子中的情況一樣，動物個體的密度看來很可能是一個正確的預報信號。一般地說，雌歐椋鳥知道，它在來年春季終於要餵養自己的雛鳥時，將要和同一物種的對手競爭食物。如果它能夠在冬季以某種方式估計出自己物種在當地的密度的話，那麼它就具備了有力的手段，能夠預言明年春天為雛鳥搜集食物的困難程度。假如它發現冬天的個體密度特別高的話，出於自私的觀點，它很可能採取慎審的政策，生的蛋會相對減少：它對自己的每窩最適量的估計會隨之降低。

如果動物個體真的會根據對個體密度的估計，而降低其每窩的生蛋量，那麼，每一自私個體都會立即向對手裝出個體密度很高的樣子，不管事

實是不是這樣，這樣做對每一自私的個體都是有好處的。如果歐椋鳥是根據冬天鳥群棲息地聲音的大小來判斷個體密度的話，每隻鳥會盡可能地大聲鳴叫，以便聽起來像是兩隻鳥而不是一隻鳥在鳴叫，這樣做對它們是有利的。一隻動物同時裝扮成幾隻動物的做法，克雷布斯（J. R. Krebs）在另一個場合提到過，並把這種現象叫作「好動作」效果（Beau Geste Effect），這是一本小說的書名，書中講到法國外籍軍團的一支部隊曾採用過類似的戰術。在我們所舉的例子中，這種方法是用來誘使周圍的歐椋鳥降低它們每窩的生蛋量，降低到比實際的最適量還要少。如果你是一個歐椋鳥而且成功地做到這一點，那是符合你的自私的利益的，因為你使不合你的基因的個體減少了。因此，我的結論是，瓦恩-愛德華茲有關炫耀性行為的看法

實際上也許是一個很正確的看法：除了理由不對之外，他所講的始終是正確的。從更廣泛的意義上來說，拉克所作的那種類型的假設能夠以自私基因的語言，對看上去似乎是支持群體選擇理論的任何現象，都能作出充分有力的解釋，如果此類現象出現的話。

我們根據本章得出的結論是，親代個體實行計劃生育，為的是使它們的出生率保持在最適度一。

對於家庭的大小從數量上進行的探討就講這些。現在我們開始講家庭內部的利害衝突。做母親的對其所有的子女都一視同仁是否總是有利？還是偏愛某個子女有利？家庭該不該作為一個單一的合作整體發揮作用，還是我們不得不面對甚至在家庭內部存在有自私和欺騙這一現實？一個

家庭的所有成員是否都為創造相同的最適條件而共同努力，還是在什麼是最適條件這個問題上「發生分歧」？這些就是我們要在下面一章試圖回答的問題。關於配偶之間是否可能有利害衝突這個問題，我們放到第九章去討論。

第八章 世代之間的爭鬥

讓我們首先解決上一章結束時提出的第一個問題。做母親的應該不應該有寵兒？她待子女應該不應該一視同仁，不厚此薄彼？儘管說起來可能使人感到厭煩，但我還是認為有必要再嘮叨一下，像往常一樣作個聲明，做到有言在先，免得產生誤會。「寵兒」這個詞並不帶有主觀涵義，「應該」這個詞也不帶有道義上的要求。我把做母親的當作一架生存機器看待，其程序的編制就是為了竭盡所能繁殖存在於體內的基因的拷貝。

你我之輩都是人類，知道具有自覺的目的是怎麼一回事，因此，我在解釋生存機器的行為時使用帶有目的性質的語言，作為一種比喻，對我是有其方便之處的。

我們說做母親的有寵兒，這句話實際上是什麼意思呢？這意味著它在子女身上投資時，資源的分配往往不均等。母親能夠用來投資的資源包括許多東西。食物是顯而易見的一種；還包括為取得食物而消耗的精力，因為它必須付出一定的代價才能把食物弄到手。保護子女免受捕食者之害而承擔的風險也屬資源的一種，它可以「花費」也可以拒絕花費這種資源。此外，料理「家務」以及防止風雨侵襲所消耗的能量和時間，在一些物種中為教養子女而花費的時間，都是寶貴

的資源。做母親的可以「隨意」決定如何在其子女間分配這些資源，或均等，或不均等。

要設想用一種通貨作為親代用以投資的一切資源的計量單位是困難的。正如人類社會使用貨幣作為可以隨時轉換為食物、土地或勞動時間的通貨一樣，我們需要一種通貨來衡量這些資源，即個體生存機器用以在另一個個體，尤其是自己孩子身上投資的資源。某種能量的度量單位，如卡路里，有其可取之處，一些生態學家已據此從事於核算自然界裡能量消耗的成本。但這種核算方式是不全面的，因為它不能精確地轉換成具有實際意義的通貨，亦即進化的「金本位」——基因生存。一千九百七十二特里斯提出親代投資的概念 (parental investment)。從而巧妙地解決了這個難題〔儘管在閱讀他的言簡意賅的文

章時，我們從字裡行間獲得的印象是，這個提法與二十世紀最偉大的生物學家菲希爾爵士（Sir Ronald Fisher）在一九三〇年提出的「親代支出」（parental expenditure）在含義上很相近）。

親代投資（P. I）的定義是：「親代對子代個體進行的任何形式的投資，從而增加了該個體生存的機會（因而得以成功地繁殖），但以犧牲親代對子代其他個體進行投資的能力為代價。」

特里弗斯提出的親代投資這個概念的優點在於：其計量單位非常接近於具有實際意義的單位。一個幼兒消耗一定數量的母體的乳汁，其數量不是以卡路里或品脫計算，而是以同一母體所哺育的其他幼兒因而受到的損害為計量單位。比方說，如果一個母體有兩個幼兒 x 和 y ， x 吃掉一品脫

母乳，而這一品脫母乳所體現的又是親代投資中的主要部分，那麼其計量單位就是 y 因沒有吃到這一品脫母乳而增加了其死亡的可能性。親代投資是以縮短其他幼兒估計壽命的程度為其計量單位的，包括已出生的或尚未出生的幼兒。

親代投資並不是一個盡善盡美的計算方式，因為它過度強調親代的重要性而相對地貶低其他的遺傳關係。最理想的應該是利他行為投資 (altruism investment) 這個概念化的計量單位。我們說個體 A 對個體 B 進行投資，意思是個體 A 增加了個體 B 的生存機會，但以犧牲個體 A 對包括其自身在內的其他個體的投資能力為代價，而所付出的一切代價均需按適當的親緣關係指數進行加權計算。這樣，在計算一個母體對任何一個幼兒的投資額時，最好能以對其他個體的

估計壽命所造成的損害為計量單位，所謂其他個體不僅指這個母體的其他子女，而且指侄子、外甥、侄女、甥女以及母體自身等等。不過，就許多方面而言，這個方法過於煩瑣，不能解決實際問題。而特里弗斯的計算方法還是有很高的實用價值的。

任何一個母體在其一生中能夠用來對子女（以及其他親屬、她自己等，但為了便於論證，我們在這裡僅僅考慮子女）的親代投資是有一定總量的。這個親代投資總額包括她在一生中所能搜集或製造的食物、她準備承擔的一切風險以及她為了兒女的福利所能夠耗費的一切能量與精力。一個年輕的雌性個體在其成年後應如何利用它的生命資源進行投資？什麼樣的投資策略才是它應遵循的上策？拉克的理論已經告訴我們，它不應

把資源分攤給太多的子女，致使每個子女得到的份額過分微薄。這樣做它會失去太多的基因：它不會有足夠的孫子孫女。另一方面，它也不應把資源集中用在少數幾個寵壞了的兒女身上。它事實上可以確保一定數量的孫子孫女，但它的一些對手由於對最適量的子女進行投資，結果養育出更多的孫子孫女。有關平均主義的投資策略就講到這裡。我們現在感到興趣的是，對一個做母親的來說，在對子女進行投資時如果不是一視同仁，是否會有好處，也就是說，它是否應該有所偏愛。

我們說，做母親的對待子女不一視同仁，在遺傳學上是毫無根據的。它同每個子女的親緣關係指數都一樣，都是一/二。對它而言，最理想的策略是，它能夠撫養多少子女就撫養多少，但要進行平均投資，直至它們自己開始生男育女時

為止。但是，正像我們在上面已看到的那樣，有些個體與其他個體相比，是更理想的壽險對象。一窩幼畜中，個子矮小，發育不良的和同窩其他發育正常的幼畜一樣，體內有同等數量的來自母體的基因。但它的估計壽命可要短些。換句話說，如果它要和它的兄弟們一樣長壽，它就需要額外的親代投資。做母親的可以根據具體情況作出決定，它可能發現，拒絕飼養一個個子矮小、發育不良的幼畜，將其名下應得的一份親代投資全部分給它的兄弟姐妹反而來得合算。事實上做母親的有時乾脆把它丟給其他幼畜作為食料，或自己把它吃掉作為製造奶汁的原料，這樣也許上算。母豬有時吞食小豬，但它是否專挑小個子的吃，我卻不得而知。

發育不良的小個體於牲畜是個特殊的例子。對幼體的年齡如何影響母體的投資傾向，我們可以作出一些更帶普遍性的猜測。如果在兩個幼兒中它只能拯救其中一個，而另一個最終會死去的話，那麼它應拯救其中年齡較大的一個。這是因為，如果死亡的是年齡較大的一個而不是小弟弟，那麼，它一生付出的親代投資中較大的那一部分將要付諸東流。也許這樣說能更好地說明這個問題：如果它救了小弟弟，它仍需要耗費一些代價昂貴的資源才能把這個幼兒撫養到大哥哥的年齡。

另一方面，如果這種抉擇並不截然涉及生或死的問題，那麼對母親來說，其上策也許是，寧可將賭注押在較年幼的一個身上。我們可以舉這樣一個例子：做母親的因為不知道該把一些食物給小的吃還是給大的吃而感到左右為難。大哥哥

更有可能憑自己的力量去尋找食物。因此，如果媽媽不飼養它，它不一定會因此死去。另一方面，小弟弟因為年事尚幼，沒有能力自己去找吃的，如果母親把食物給了大哥哥，小弟弟餓死的可能性就更大。在這樣的情況下，即使媽媽寧願犧牲小弟弟，它還是可能把食物餵給小弟弟，因為大哥哥畢竟不太可能會餓死。這正是哺乳動物使幼兒斷乳，而不是餵養它們終生的原因。到了一定時候，做母親的就停止餵養一個幼兒，而將其資源留給未來的子女，這樣做是明智的。這個時刻到來時，做母親的就要給這個幼兒斷乳。有時一隻母畜可能知道它生下的是最後一個幼畜，它會把自己有生之年的全部資源花費在這個最小的幼兒身上，也許把這個幼兒奶到成年。不過，它應該「權衡一下」，要是把資源花費在孫輩或侄甥之輩身上是否更為合算，因為儘管後者同它的親

緣關係只及子女的一半，但它們從投資中獲益的能力可能比它自己這個幼兒大兩倍以上。

在這裡似乎應該提一下人們稱之為停經這個令人費解的現象。也就是人類中年婦女的生殖能力突然消失這個現象。在我們未開化的祖先中，這種情況可能比較少見，因為能夠活到絕經這個年齡的婦女並不太多。可是，婦女的生理突變與男子生殖力的逐漸消失顯然不同，這種不同說明停經現象大概具有某種遺傳學上的「目的性」——就是說，停經是一種「適應」。要說清楚這個問題很不容易。乍看之下，我們很可能認為婦女在倒斃之前應該不停地生男育女，即使隨著年事的增長，她養下的嬰兒的存活率會越來越低。至少，她們總應該盡力而為吧？但我們應當記住，她的

孫子孫女也是她的後代，儘管親緣關係只有子女的一半。

由於各種原因，也許與梅達沃的衰老學說（第五十四頁）有關，處於自然狀態的婦女隨著年齡的增長而逐漸喪失撫養子女的能力。因此，老年母親所產幼兒的估計壽命短於青年母親所產的幼兒。這意味著，如果一個婦女和她的女兒同一天生產，她孫子的估計壽命大概要比她兒子的估計壽命來得長。婦女到達一定的年齡後，她所生育的每個孩子活到成年的平均機會比同歲的孫子活到成年的平均機會的一半還要小。在這個時候，選擇孫子孫女而不選擇子女作為投資對象的基因往往會興旺起來。四個孫子孫女之中只有一個體內有這樣的基因，而兩個子女之中就有一個體內有它的等位基因。但孫子孫女享有較長的估

計壽命，這個有利因素勝過數量上的不利因素。因此，「孫子孫女利他行為」基因在基因庫中佔了上風。一個婦女如果自己繼續生育子女就不能集中精力對孫子孫女進行投資。因此，使母體在中年喪失生殖能力的基因就越來越多。這是因為孫子孫女體內有這些基因，而祖母的利他行為又促進了孫子孫女的生存。

這可能就是婦女停經現象形成的原因。男性生殖能力之所以不是突然消失而是逐漸衰退，其原因大概是，父親對每個兒女的投資額及不上母親。甚至對一個年邁的男人來說，只要他還能使年輕婦女生育，那麼，對子女而不是對孫子孫女進行投資還是合算的。

迄今為止，我們在本章和上一章裡都是從親代，主要是從母親的立場來看待一切問題的。我

們提出過這樣的問題：做父母的是否應該有寵兒，一般說來，就父親或母親而言，最理想的投資策略是什麼？不過，在親代對子代進行投資時，也許每一個幼兒都能對父母施加影響，從而獲得額外的照顧。即使父母不「想」在子女之間顯得厚此薄彼，難道做子女的就不能先下手為強，攫取更多的東西嗎？他們這樣做對自己有好處嗎？更嚴格地說，在基因庫中，那些促使子女為自私目的而巧取豪奪的基因是否會越來越多，比那些僅僅使子女接受應得份額的等位基因還要多？特里弗斯在一九七四年一篇題為親代與子代間的衝突（parent-offspring Conflict）的論文裡精闢地分析了這個問題。

一個母親同其現有的以及尚未出生的子女的親緣關係都是一樣的。我們已經懂得，從純粹的

遺傳觀點來看，它不應有任何寵兒。如果它事實上有偏愛，那也是出於因年齡或其他不同條件所造成的估計壽命的差異。就親緣關係而言，和任何個體一樣，做母親的對其自身的「密切程度」是它對其子女中任何一個的密切程度的兩倍。在其他條件不變的情況下。這意味著它理應自私地獨享其資源的大部分，但其他條件不是不變的。因此，如果它能將其資源的相當一部分花費在子女身上，那將為它的基因帶來更大的好處。這是因為子女較它年輕，更需要幫助，因而它們從每個單位投資額中所能獲得的好處，必然要比它自己從中獲得的好處大。促使對更需要幫助的個體而不是對自身進行投資的基因，能夠在基因庫中取得優勢，即使受益者體內只有這個個體的部分基因。動物之所以表現出親代利他行為，而且事

實上它們之所以表現出任何形式的近親選擇行為，其原因就在於此。

現在讓我們以一個幼兒的觀點來看一下這個問題。就親緣關係而言，它同它的兄弟姐妹之間任何一個的密切程度和它母親同其子女之間的密切程度完全一樣。親緣關係指數都是一/二。因此，它「希望」它的母親以其資源的一部分對它的兄弟姐妹進行投資。從遺傳學的角度上看，它和它母親都希望為它的兄弟姐妹的利益出力，而且它們這種願望的程度相等。但是，我在上面已經講過，它對自己的關係比它對兄弟姐妹當中任何一個的關係密切兩倍，因此，如果其他條件不變，它會希望它的母親在它身上的投資要多一些。在這種情況下，事實上其他條件可能不變。如果你和你的兄弟同年，又同樣能從一品脫母乳

中獲得相等的好處，那你就「應該」設法奪取一份大於應得份額的母乳，而你的兄弟也應該設法奪取一份大於應得份額的母乳。母豬躺下準備餵奶時，它的一窩小豬尖聲呼叫，爭先恐後地趕到母豬身旁的情景你一定見過吧。一群小男孩為爭奪最後一塊糕餅而搏鬥的場面你也見過吧。自私貪婪似乎是幼兒行為的特徵。

但問題並不這樣簡單。如果我和我的弟弟爭奪一口食物，而他又比我年輕得多，這口食物對他的好處肯定比對我大，因此把這口食物讓給他吃對我的基因來說可能是合算的。做哥哥的和做父母的利他行為可以具有完全相同的基礎。前面我已經講過，兩者的親緣關係指數都是一/二，而且同年長的相比，年紀較輕的個體總是能夠更好地利用這種資源。如果我體內有謙讓食物的基

因，我的小小弟弟體內有這種基因的可能性是百分之五十。儘管這種基因在我體內的機會比我弟弟大一倍——百分之百，因為這個基因肯定存在我體內，——但我需要這份食物的迫切性可能不到它的一半。一般說來，一個幼兒「應該」攫取大於其應得份額的親代投資，但必須適可而止。怎樣才算適可而止呢？它的現存的以及尚未出生的兄弟或姐妹因它攫取食物而蒙受的淨損失。不能大於它從中所得利益的兩倍。

讓我們考慮一下什麼時候斷乳最適宜這個問題。做母親的為了準備生第二胎而打算讓正在吃奶的幼兒斷乳。另一方面，這個幼兒卻不希望這樣快就斷乳，因為母乳是一種方便的、不費力氣的食物來源，而且它還不想為了生活而外出奔波。說得更確切一些，它最終還是想外出謀生的，但

只有在它母親因它走後得以脫身撫養它的弟妹，從而為它的基因帶來更大的好處時才這樣做。隨著年歲的增大，一個幼兒從每一品脫母乳中得到的相對利益就越來越小。這是因為它越長越大，一品脫母乳按它的需要而言，其比例相對地越來越小，而且在必要時它也有更大的能力去獨立生活。因此，當一個年齡較大的幼兒吃掉本來可以讓給一個年齡較小的幼兒的一品脫母乳時，它消耗的親代投資，相對地說，要大於一個年齡較小的幼兒吃掉這一品脫母乳所消耗的親代投資。在每個幼兒成長的過程中，這樣的時刻必將來到：即它的母親停止餵養它，而把一個新生的幼兒作為投資對象是有利的。不然的話，再過一些時候，年齡較大的幼兒也會自動斷乳，以便給自己的基因帶來最大的好處。這時，一品脫母乳對可能存在於它弟妹體內的它的基因的拷貝所能帶來的好

處，要大於對事實上存在於它自己體內的基因所能帶來的好處。

存在於母子之間的這種矛盾不是絕對的而是相對的。在這個例子裡，矛盾只涉及定時的問題。做母親的打算繼續餵養這個幼兒直至為它支出的投資總額達到它「應得」的份額。這個「應得」份額取決於這個幼兒的估計壽命以及已經為它支出的親代投資額。到這裡為止，矛盾尚未產生，同樣，幼兒吃奶的日子不宜過長，到了它的尚未出生的弟妹因它繼續吃奶而蒙受的損失超過它從中得到的好處的兩倍時，它就不應繼續吃下去；就這一點而言，母子雙方的看法是一致的。但矛盾發生在居間的一段時期，亦即在母親眼中，這個幼兒正在取得多於其應得份額，而其弟妹因此蒙受的損失還沒有到達兩倍於它的利益的時候。

斷乳時間只不過是母子之間引起爭執的一個例子。我們也可以把這種情況視為一個個體和它所有的尚未出生的但受到母親袒護的弟妹之間的爭執。可是，為了爭奪親代投資，更直接的爭執可能發生在同代的對手之間，或同巢的夥伴之間。因此，做母親的通常總是力圖持公平的態度。

很多鳥類是在鳥窩裡哺育幼兒的。雛鳥嗷嗷啾啾，而母鳥就把小蟲或其他食物丟入一張張大咀裡。按理說，雛鳥叫聲的大小和它飢餓的程度是成正比的。如果說母鳥總是對誰叫得最響就先喂誰的話，那麼，每隻雛鳥早晚都會得到它應得的份額，因為吃飽了的雛鳥是不會再大叫大喊的。這種情況至少在最理想的環境裡是會出現的。在這種環境裡，大家都循規蹈矩，不弄虛作假。但根據我們提出的自私基因的概念，我們必須估計

到個體是會弄虛作假的，是會裝出一副饑不可耐的樣子的。這種欺騙行為逐步升級，但顯然不會得到預期的效果，因為如果所有的雛鳥都大叫大喊，裝出快要餓死的模樣，這種大叫大喊就要變成一種常規，因而不會達到說謊的效果。不過升級容易降級難，不管哪一隻雛鳥帶頭降低嗓門，它得到的食物就會減少，從而很可能真的要餓死。再說，由於種種原因，小鳥也不會漫無止境地提高嗓門大叫。譬如說，過高的喊聲要消耗體力，也會引來捕食者。

我們知道，一窩幼獸中有時會出現一個小個子，它的個子比其他的幼獸小得多。它爭奪食物不像其餘幼獸那樣力量充沛，因而常常餓死。我們已經考慮過在什麼條件下做母親的讓小個子死掉事實上是合算的。如果單憑直覺判斷，我們大

概總是認為小個子本身是會掙扎到最後一刻的，但這種推斷在理論上未必能站得住腳。一旦小個子瘦弱得使其估計壽命縮短，而且縮短到這樣的程度，以致它從同樣數量的親代投資中獲得的利益還不到其他幼兒的一半，這時它也就該體面而心甘情願地死去。這樣，它的基因反而能夠獲益。就是說，一個基因發出了這樣的指令：「喂，如果你個子比你的骨肉兄弟瘦小得多的話，那你不必死捱活撐，乾脆死了吧！」這個基因在基因庫中將取得成功，因為它在小個子體內活下去的機會本來就很小，而它卻有百分之五十的機會存在於得救的每個兄弟姐妹體內。小個子的生命航程中有一個有去無回的臨界點。在達到這一臨界點之前，它應當爭取活下去，但一到了臨界點之後，它應停止掙扎，寧可讓自已被它的骨肉兄弟或父母吃掉。

在我們討論拉克的有關每窩孵卵數的理論時，我沒有談到上面的情況。但如果母鳥吃不準今年該孵幾個卵才是最適量時可以採取下面這個明智的策略。它在孵卵時可以比它事實上「認為」可能是最適宜的數目再多孵一個蛋。這樣，如果今年食物收成比原來估計的好，它就額外多撫養一個幼兒。不然的話，它就放棄這個幼兒以減少損失。母鳥在餵養它的一窩幼兒時總是有意識地按同一次序進行，譬如說，按雛鳥個子的大小依次餵食。這樣，它可以讓其中一隻也許就是那個小個子，很快就死掉，而不致在它身上除了蛋黃或其相等物的第一筆投資之外，再浪費過多的食物。從母鳥的觀點來看，這說明了小個子現象存在的理由。小個子的生命就是母鳥打賭的賭注，母鳥的這種打賭行為在許多鳥類中很普遍，其性質和交易所裡那種買現賣期的策略一樣。

我們把動物比作生存機器，它們的行為好像有「目的」地保存它們自己的基因。這樣，我們可以談論親代與子代之間的矛盾，亦即兩代之間的爭鬥。這是一種微妙的爭鬥，雙方全力以赴，不受任何清規戒律的約束。幼兒利用一切機會進行欺騙。它會裝成比實際更飢餓的樣子，也許裝得比實際更年幼或面臨比實際更大的危難的模樣。儘管幼兒幼小羸弱，無力欺負其父母，但它卻不惜使用一切可能使用的心理戰術武器：說謊、哄騙、欺瞞、利用，甚至濫用親緣關係做出不利於其親屬的行為。另一方面，做父母的必須對這種欺騙行為保持警覺，盡力避免受騙上當。要做到這點似乎也並不難。母鳥如果知道它的雛鳥可能裝成很餓的樣子，它就可以採取定量餵食的策略來對付，即使這只雛鳥繼續大叫大喊也不予以理睬。問題是這只雛鳥很可能並未說謊，而是真的

飢餓。如果它因為得不到食物而死去，這隻母鳥就要失去它的一些寶貴的基因。野生鳥類只要餓上幾個小時就會死掉。

扎哈維 (A. zahavi) 指出，有一種幼兒的訛作手段特別可怕：它放聲大叫，故意把捕食者引來。它在「說」：「狐狸，狐狸，快來吃我！」做父母的只好用食物塞住它的嘴巴。這樣，它就獲得了額外的食物，但自己也要冒一定的風險。這種不擇手段的戰術和劫持班機的人所使用的戰術一樣。他威脅說，除非付給他贖金，否則就要炸毀飛機，自己也準備同歸於盡。我懷疑這種策略是否有利於進化，倒不是因為它過於冷酷無情，而是我認為這種策略到頭來會使進行訛詐的雛鳥得不償失。如果真的引來了捕食者，它的損失可要大了。如果它碰巧是個獨生子，那就更

不用說了。扎哈維所講的就是這種情況。不管它母親在它身上的投資已經有多大，它還是應該比它母親更珍視自己的生命，因為它母親只有它的一半基因。即使訛詐者不是獨生子，而且跟它生活在一起的兄弟姐妹都是脆弱的幼兒，這種策略亦未必有利，因為這個訛詐者在每個受到威脅的兄弟或姐妹身上都有百分之五十的遺傳「賭注」，同時在自己身上有百分之一百的賭注。我想，要是這只予取予求的捕食者僅僅慣於把最大的一隻雛鳥從巢裡抓走，這種策略或許能夠取得成效。在這樣的情況下，個子較小的雛鳥耍無賴手段，威脅要把捕食者喚來，可能是合算的，因為它自己所冒的風險不會太大。

初生的布谷鳥如果因運用這種訛詐策略從而得到實惠，也許更加合乎情理。大家知道，雌布

谷鳥把蛋分別生在幾個「收養螟蛉子」（foster）的鳥巢裡，每窩一個，讓屬於完全不同物種的被蒙在鼓裡的養父養母把小布谷鳥養大。因此，一隻小布谷鳥在它的同奶兄弟或姐妹身上沒有遺傳賭注（出於某種陰險的動機，一些物種的小布谷鳥要把它的同奶兄弟或姐妹全部幹掉。我們在下面將要談到這種情況。現在先讓我假定我們議論的是那些能夠和同奶兄弟或姐妹共同生活的布谷鳥物種）。如果小布谷鳥大聲鳴叫，引來了捕食者，它自己可能要送掉小性命，但養母的損失就更大——也許是四個親生兒女。因此，養母以多於其份額的食物餵它還是合算的，而小布谷鳥在這方面得到的好處可能超過它所冒的風險。

到了一定的時候，我們應該重新使用正規的基因語言，以免過多的用主觀隱喻把我們弄糊塗。這樣做是明智的。我們說，小布谷鳥為了「訛詐」其養父母而大叫大喊「捕食者，捕食者，快來吃我和我所有的小兄弟姐妹吧！」這個假設究竟說明什麼問題？現在就讓我們使用正規的基因語言來進行論述吧。

使布谷鳥大叫大喊的基因在基因庫中數量越來越多，這是因為高聲叫喊提高了養父母餵養小布谷鳥的概率。養父母之所以對高聲叫喊作出這種積極反應是因為促使對大叫大喊作出反應的基因在收養螟蛉子的物種的基因庫中已經擴散開來。至於這種基因得以擴散的原因是：個別的養父母由於沒有把額外的食物餵給小布谷鳥而失去越來越多的親生子女，而情願把額外食物餵給小布谷

鳥的養父母失去親生子女的機會卻少得多，這是因為小布谷鳥的叫聲引來了捕食者。儘管不促使布谷鳥大叫大喊的基因，被捕食者吃掉的可能性比促使布谷鳥大叫大喊的基因小些，但不高聲叫喊的布谷鳥因為得不到額外的食物而受到更大的損失。因此，促使大叫大喊的基因得以在基因庫中擴散開來。

按照上面這個比較主觀的論點，我們可以進行一系列相似的遺傳學推理。這種推理表明，儘管我們可以想像這樣一個進行訛詐的基因也許能夠在布谷鳥基因庫中擴散開來，但在一個普通物種的基因庫中它卻未必能夠擴散，至少不會因為它引來了捕食者而擴散開來。當然，在一個普通的物種中，促使大叫大喊的基因可能由於其他的原因而擴散開來，這點我們上面已經談過，而且

這些基因有時也會偶然地產生引來捕食者的後果。不過，就這個問題而言，捕食行為的這種選擇性影響，如果它能產生任何影響的話，往往會有減輕這種叫喊聲的傾向。在我們假設的布谷鳥的例子裡，捕食者所產生的實際影響最終使布谷鳥喊得更響。乍聽起來，這種說法似乎有點自相矛盾，但事實確是這樣。

沒有任何證據表明布谷鳥或其他有類似「寄生育雛」(brood-parasitic)習慣的鳥類實際上運用這種訛詐策略。但它們凶狠無情是肯定無疑的。譬如說，有些指蜜鳥(honeyguides)和布谷鳥一樣，會在其他物種的鳥巢裡生蛋。初生的指蜜鳥生就一副尖銳的鉤喙，它一出殼時儘管兩眼還沒有張開，身上光禿無毛，無依無靠的，但它卻會把所有的同奶

兄弟姐妹都活生生地啄死。因為死掉的兄弟就不會和它爭食了！大家熟悉的英國布谷鳥採用的方法稍有不同，但殊途同歸，結果一樣。它的孵化期較短，因此它總是比它的同奶兄弟姐妹早出殼，它一出殼便把其他的蛋都摔到巢外，這是一種盲目的、機械的動作，但其毀滅性的後果是無庸置疑的。它首先蹲到一隻蛋的下面，以背部凹下部分托住這隻蛋，然後一步一步往巢的邊緣後退，同時用兩邊翅基使這隻蛋保持平衡，直至把蛋頂翻到巢外，摔在地上。接著它把剩下的蛋全部如法處置掉。從此它得以獨佔鳥巢，它的養父母也可以專心照顧它了。

在過去一年中，我所獲悉的最值得注意的事實之一是阿爾瓦雷斯（F. Alvarez），阿里阿斯·德·雷納（L. Arias de Reyna）和塞古拉

(H. Segura) 三人從西班牙發出的報導。他們從事研究那些有可能成為養父母的鳥類——可能受到布谷鳥愚弄的受害者——如何識破布谷鳥蛋或初生布谷鳥之類的入侵者的能力。在實驗過程中，他們曾將布谷鳥的蛋和幼鳥放入喜鵲巢中，同時為了進行比較，他們也將其他物種如燕子的蛋和幼鳥放入喜鵲巢中。有一次，他們把一隻乳燕放入喜鵲巢裡。第二天，他們發現喜鵲巢下面的地上有一隻喜鵲蛋。蛋沒有跌破，於是他們把它撿起，重新放入巢中再進行觀察。他們看到的景象可奇妙呢！那只乳燕的行為簡直和布谷鳥一模一樣，它把喜鵲蛋丟到巢外。他們再一次把蛋撿起放入巢裡，結果完全一樣，乳燕又把它摔到外面。和布谷鳥一樣，它用兩邊翅基使喜鵲蛋保持平衡，托在背上，然後向後倒退，把蛋頂上鳥巢邊緣，讓它滾翻到外面。

阿爾瓦雷斯和他的合作者並沒有試圖說明這種令人驚異不置的景象，這可能是明智的。這種行為在燕子的基因庫中是如何形成的？它必定同燕子的日常生活中某種東西相一致。乳燕通常是不會出現在喜鵲巢裡的。在正常情況下，除自己的巢之外，它們從不光顧其他的鳥巢。這種行為是不是體現了一種經過進化而形成的對抗布谷鳥的適應能力？自然選擇是不是有利於燕子基因庫中的一種反擊策略，亦即有利於以布谷鳥的武器來反擊布谷鳥的基因？燕子巢裡通常不會出現寄生的布谷鳥，這好像也是事實。也許道理就在這裡。根據這個理論，喜鵲蛋在試驗時之所以意外地受到同樣的待遇也許是因為它們和布谷鳥蛋一樣都比燕子蛋大。如果乳燕能夠辨別大蛋和正常的燕子蛋，它的母親也具有這種辨別力自不待言。在這種情況下，為什麼把布谷鳥蛋摔掉的不是乳

燕的母親而是體力差得多的乳燕自己呢？有一種理論認為乳燕具有把臭蛋或其他碎屑從鳥巢裡消除掉的正常活動能力，但這種理論同樣是站不住腳的。因為老燕子能更好地完成這些任務，事實上也正是如此。既然有人曾經目睹孤弱的乳燕熟練地完成這種複雜的摔蛋動作，而同時成年燕子肯定能毫不費力地完成同樣的任務，因此這種情況迫使我得出如下的結論：從老燕子的觀點來看，乳燕是存心不良的。

我認為，真正的答案可能與布谷鳥毫不相干，這是可以想像得到的。乳燕是不是這樣對待它的同胞兄弟或姐妹的？這種景象確實令人毛骨悚然。由於最先出殼的乳燕必須和它的尚未出生的弟妹爭奪親代投資，因此它一出生就摔掉其他的蛋是合算的。

拉克關於每窩孵卵多少的理論，是從親代的觀點來考慮其最適量的。如果我是一隻燕子「媽媽」，在我看來，每窩最適量比如說是孵五隻蛋；但如果我是一隻乳燕，那我就會認為小於五的數目才是最合適的，只要我是其中一個就行！老燕子擁有一定數量的親代投資，它「希望」在五隻乳燕中平均分配。但每一隻乳燕都想得到超過五分之一的份額。和布谷鳥不一樣，它並不想獨吞全部投資。因為它和其他的四隻乳燕都有親緣關係。但它確實很想分到多於五分之一的份額。它只要能摔掉一隻蛋，它就能分到四分之一。再摔掉一隻就能分到三分之一。用基因語言來說，操縱殺兄弟姐妹行為的基因在基因庫中是會擴散開來的，因為它有百分之一百的機會存在於表現這種行為的個體內，而存在於它的受害者體內的機會只有百分之五十。

人們反對這個理論的主要理由是：如果情況果真是這樣，那很難使人相信竟會至今還沒有人見過這種窮凶極惡的行為。我對此沒法提出一個令人信服的解釋。世界上不同的地方有不同種類的燕子。我們知道，譬如說，西班牙種的燕子在某些方面不同於英國種的燕子，不過人們對西班牙種的燕子還沒有像對英國種的燕子那樣，進行過非常仔細的觀察。我認為，這種把兄弟或姐妹置於死地而後快的行為是可能發生的，不過沒有受到注意罷了。

我之所以在這裡提出燕子殺兄弟姐妹這種罕見行為的假設，是因為我想說明一個帶有普遍意義的問題。就是說，小布谷鳥的殘酷行為只不過是一個極端例子，用以說明任何一隻鳥巢裡都會發生這種情況。同胞兄弟之間的關係比一隻小布

谷鳥同它的同奶兄弟的關係密切得多，但這種區別僅僅是程度問題。即使我們覺得動物之間的關係竟然會發展到不惜對親兄弟姐妹下毒手這種程度有點難以置信，但情況沒有如此嚴重的自私行為的例子卻是很多的。這些例子說明，一個幼兒從其自私行為中得到的好處可以超過它因損害到它的兄弟姐妹的利益而蒙受的損失兩倍有餘。在這種情況下，正如斷乳時間的例子一樣，親代與子代之間便會發生真正的衝突。

在這種世代的爭鬥中，誰將是勝利者呢？亞歷山大（R. D. Alexander）寫過一篇有趣的論文，他認為這樣的問題只能有一個總的答案。按他的說法，親代總歸佔上風。如果情況果真是這樣，那你閱讀這一章就算是白費勁了。如果亞歷山大是正確的，那就要引起很多有趣的問題。

例如，利他行為之所以能進化，並不是因為有利於該個體本身的基因，而僅僅是有助於親代的基因。以亞歷山大的話來說，親代操縱變成了利他行為的另外一個進化的因素，它和直接的近親選擇無關。為此，我們有必要研究一下亞歷山大的推理過程，並使我們自己相信，我們是真的懂得他究竟錯在哪兒。為了證明他的謬誤，我們實在應該用數學演算的方法，但本書中，我們一直避免明顯地使用數理，而且事實上通過直覺的理解也能看出亞歷山大這篇論文的破綻所在。

他的基本的遺傳論點包括在下面這段經過刪節的引語裡：「假定一個青少年個體——使得親代利益的分配對自己有利，從而減少了它母親自身的全面繁殖能力。通過這個方式提高處在青少年時代的個體的健康水平的基因，肯定會在該個體

成年時更大程度地降低其健康水平，因為這種突變型基因將越來越多地存在於這個突變型個體的后代體內。」亞歷山大所說的是一個新近發生突變的基因，這個事實並不是這個論點的關鍵所在。我們最好還是設想一個從雙親一方繼承的稀有基因。在這裡，「健康水平」具有一種特殊的學術意義——成功地繁殖後代的能力。亞歷山大的基本論點可以歸納如下：一個基因在促使其幼年個體搜取額外的食物時確實能增加該個體的存活機會，儘管其親代養育後代的總能力會因此受到影響。但當這個個體自己成為父母時就要付出代價。因為其子女往往繼承了同樣的自私基因，從而影響這個個體養育後代的總能力。這可以說是一種既損人又不利己的行為。這樣的基因只能以失敗告終，因此親代必定永遠在這種衝突中取得勝利。

這個論點理應立即引起我們的懷疑，因為作為論據的假設，即遺傳學上的不對稱性，事實上並不存在。亞歷山大使用「親代」與「子代」這樣的字眼時好像它們之間存在著根本的遺傳學上的不同。我們在上面已經談過，儘管親代與子代之間存在實際上的差異，如父母的年齡總比子女大、子女為父母所生等，但兩代之間並不存在根本的遺傳學上的不對稱現象。不管你從哪一個角度看，親緣關係都是百分之五十。為了闡明我的論點，我想重複一下亞歷山大的原話，但把「親代」、「青少年」以及其他有關字眼顛倒過來使用。「假定一個親代個體有這樣一個基因，它使親代利益得以平均分配。通過這種方式提高作為親代個體的健康水平的基因，肯定在這個個體還處於青少年時代時更大程度地降低過它的健康水平。」這樣，我們就得出和亞歷山大完全相反的

結論，即在任何親代 / 子代的爭鬥中，子女必然會勝利！

這裡顯然存在某種錯誤。這兩種論點的提法都過於簡單。我之所以要把亞歷山大的說法顛倒過來，並不是為了證明和亞歷山大相反的論點是正確的。我的目的在於表明，我們不能以這種人為的不對稱性作為論據。亞歷山大的論點以及我把它顛倒過來的說法都是由於站在個體的觀點上看問題而背離真理。亞歷山大是從親代的觀點看問題，而我是從子代的觀點看問題。我認為當我們使用「健康水平」這個技術性的字眼時，很容易造成錯誤。我在本書中一直避免使用這個字眼就是為了這個緣故。只有站在一個實體的觀點上看進化現象才是正確的，這個實體就是自私的基因。青少年個體的基因如有勝過親代個體的能力

就被選擇；反之，親代個體的基因如有勝過青少年個體的能力就被選擇。同樣是這些基因，它們先後存在於青少年個體及親代個體之內，這並無自相矛盾之處。基因之被選擇是因為它們能夠發揮它們具備的力量：它們將利用可以利用的一切機會。因此，同一個基因，當它存在於青少年個體之內時，它可以利用的機會將不同於它存在於親代個體之內的時候。因此，在它的個體生命史中，兩個階段的最優策略是不同的。亞歷山大認為，後一階段的策略必然勝過前一階段的策略，這樣的看法是毫無根據的。

我們可以通過另外一個方式駁斥亞歷山大的論點。他心照不宣地在親代 / 子代關係與兄弟 / 姐妹關係之間假定一種虛妄的不對稱性。你應當記得，根據特里弗斯的說法，一個自私的幼兒在

攫取額外的食物時必須承擔喪失其兄弟或姐妹的風險，而這些兄弟或姐妹體內部有它的一半的基因。正因為如此，它在攫取食物時會適可而止。但兄弟或姐妹只是各種親屬中其親緣關係指數是百分之五十的一類親屬。對一個自私幼兒來說，它自己的未來的子女和它自己的兄弟或姐妹同樣「可貴」。因此，它在攫取額外資源時應估算一下為此必須付出的全部代價，不能漫無節制；這種自私行為不僅使它喪失現存的兄弟或姐妹，而且要使它喪失其未來的子女，因為這些子女必然也會以自私行為彼此相待。亞歷山大認為，青少年時期的自私性遺傳到子女一代從而減少自己的長期繁殖能力是不利的，這一論點是言之成理的。但這僅僅意味著，我們必須將這種不利因素作為一項代價加在方程式裡。對一個幼體來說，只要它從自私行為中得到的淨利益至少不小於它的近

親因此受到的淨損失的一半，那麼，這種自私行為還是合算的。但「近親」應該包括的不僅僅是兄弟或姐妹，而且應該包括它自己的未來的子女。一個個體應該把自己的利益看作是比它的兄弟的利益可貴一倍，這就是特里弗斯所作的基本假設。但它同時應該把自己看作是比自己的未來子女當中一個可貴一倍。亞歷山大認為，在利害衝突中親代享有天然的有利條件，他的這一結論是謬誤的。

除了他這個基本的遺傳論點外，亞歷山大還有一些比較切合實際的論點。這些論點來源於親代／子代關係中不可否認的不對稱性。親代個體是採取積極行動的一方，它實際上從事於尋找食物等工作，因此能夠發號施令。如果做父母的決定不再供養其子女，子女是沒有什麼辦法的，因

為它們幼小，無力還擊。做父母的因此能夠無視子女的願望而要求子女絕對服從。這個論點顯然並不錯誤，因為在這種情況下，它所假設的不對稱性是真實的。父母當然比子女大些，強壯些，而且更老於世故。好牌看來都在父母手中。但子女手中也有一兩張王牌。譬如說，父母應該知道它們的每個子女到底餓到什麼程度，以便在分配食物時有所輕重緩急，這點很重要。它們當然可以搞平均主義，以完全相等的口糧分給每一個子女。但在最理想的環境裡，把略多一些的食物分給事實上最能充分利用這份口糧的孩子是能夠收到較大效果的。要是每個孩子能夠自己告訴父母它有多餓，對父母來說倒是個理想的制度。我們在上面已經談過，這樣的制度似乎已經形成。但子女說謊的可能性很大，因為它們確切知道它們自己有多餓，而它們的父母最多只能猜測它們是

否老實。做父母的很難拆穿小小的謊言，儘管彌天大謊或許瞞不過父母的眼睛。

另一方面，做父母的最好能夠知道孩子什麼時候高興，孩子如果在高興的時候能夠告訴父母就好了。某些信號，如咕嚕咕嚕的叫聲和眉開眼笑，可能被選擇，因為這種信號使父母知道它們怎樣做才能為子女帶來最大的好處。看見子女眉開眼笑或聽見子女發出得意的叫聲是對父母的最大安慰，正像食物到肚對一隻迷路的老鼠同樣是莫大的安慰一樣。可是，正是由於甜蜜的笑臉和滿意的叫聲總會帶來好處，孩子就能夠利用笑臉或叫聲來操縱父母，使自己獲取額外的親代投資。

因此，在世代之間的爭鬥中，到底哪一方有更大的可能取勝是沒有一個總的答案的。最終的結局往往是子代企求的理想條件與親代企求的理

想條件之間的某種妥協。這種爭鬥同布谷鳥與養父母之間的爭鬥相似，儘管實際上爭鬥不致於那麼激烈可怕，因為雙方都有某些共同的遺傳利益——雙方只是在某種程度內或在某種敏感的時節裡成為敵人。無論如何，布谷鳥慣用的策略，如欺騙、利用等，有許多也可能為其同奶兄弟或姐妹所使用，不過它們不致於走得太遠，做出布谷鳥那種極端自私的行為。

這一章以及下面一章（我們將討論配偶之間的衝突）所討論的內容似乎是有點可怕的諷刺意味的。身為人類父母的人彼此真誠相待，對子女又是如此無微不至地關懷，因此這兩章甚至可能為天下父母帶來難言的苦衷。在這裡，我必須再次聲明，我所說的一切並不牽涉到有意識的動機。沒有人認為子女因為體內有自私的基因而故意地、

有意識地欺騙父母。同時我必須重申，當我說「一個幼兒應該利用一切機會進行哄騙——說謊、欺詐、利用——」的時候，我之所謂「應該」具有特殊的含義。我並不認為這種行為是符合道德準則的，是可取的。我只是想說明，自然選擇往往有利於表現這種行為的幼兒，因此，當我們觀察野生種群的時候，我們不要因為看到家屬之間的欺騙和自私行為而感到意外。「幼兒應該欺騙」這樣的提法意味著，促使幼兒進行欺騙的基因在基因庫裡處於有利地位。如果其中有什麼寓意深刻的地方可供人類借鑒，那就是我們必須把利他主義的美德灌輸到我們子女的頭腦中去，因為我們不能指望他們或她們的本性裡有利他主義的成分。

第九章 兩性之間的爭鬥

如果說體內有五十%的基因是相同的親代同子代之間還有利害衝突的話，那麼相互毫無血緣關係的配偶之間，其利害衝突該會激烈到何種程度呢？他們唯一的共有東西就是在他們子女身上的五十%的遺傳投資。鑒於父親和母親都關心他們子女身上各自一半的福利，因此，相互合作共同撫養這些孩子可能對雙方都有好處。假如雙親的一方在對每一子女進行昂貴的資源投資時，其付出的份額比對方少，他或她的景況就會好一些；這是由於他或她有更多的資源用於同其他性配偶所生的其他子女身上，從而他或她的基因有更多的繁殖機會。因此，我們可以說，每個配偶都設法利用對方，試圖迫使對方多投資一些。就個體來說，稱心如意的算盤是，「希望」同盡可能多的異性成員進行支配（我不是指為了生理上的享

樂，儘管該個體可能樂於這樣做），而讓與之交配的配偶把孩子撫養大。我們將會看到，有一些物種的雄性個體已經是這樣做了，但還有一些物種的雄性個體，在撫養子女方面，承擔著同配偶相等的義務。特里弗斯特別強調指出，性配偶之間的關係是一種相互不信任和相互利用的關係。這種關於性配偶之間的相互關係的觀點，對個體生態學家來說，是一種比較新的觀點。我們過去通常認為，性行為、交配以及在此之前的追求行為，主要是為了共同的利益，或者甚至是為了物種的利益而相互合作共同進行的冒險事業！

讓我們再直接回到基本原理上來，深入探討一下雄性和雌性的根本性質。我們在第三章討論過性的特性，但沒有強調其不對稱現象。我們只是簡單地承認，有些動物是雄的，另有一些是雌

的，但並沒有進一步追究雄和雌這兩個字眼到底是什麼意思。雄性的本質是什麼？雌性的根本定義又是什麼？我們作為哺乳動物看到大自然以各種各樣的特徵為性別下定義，諸如擁有陰莖、生育子女、以特殊的乳腺哺乳、某些染色體方面的特性，等等。對於哺乳動物來說，這些判斷個體性別的標準是無可厚非的，但對於一般的動物和植物，這樣的標準並不比把穿長褲子作為判斷人類性別的標準更加可靠。例如青蛙，不論雄性還是雌性都沒有陰莖。這樣說來，雄性和雌性這兩個詞也許就不具有一般所理解的意義了。它們畢竟不過是兩個詞而已。如果我們覺得它們對於說明青蛙的性別沒有用處，我們完全可以不去使用它們。如果我們高興的話，我們可以任意將青蛙分成性一和性二。然而性別有一個基本特性，可以據以標明一切動物和植物的雄性和雌性。這就

是雄性的性細胞或「配子」(gametes)比雌性配子要小得多，數量也多得多。不論我們討論的是動物還是植物，情況都是如此。如果某個群體的個體擁有大的性細胞，為了方便起見，我們可以稱之為雌性；如果另一個群體的個體擁有小的性細胞，為了方便起見，我們可以稱之為雄性。這種差別在爬行類動物以及鳥類中尤為顯著。它們的一個卵細胞，其大小程度和合有的營養成分，足以餵養一個正在發育成長的幼兒長達數周。即使是人類，儘管卵子小得在顯微鏡下才能看見，但仍比精子大許多倍。我們將會看到，根據這一基本差別，我們就能夠解釋兩性之間的所有其他差別。

某些原始有機體，例如真菌類，並不存在雄性和雌性的問題，儘管也發生某種類型的有性生

殖。在稱為同配生殖 (isogamy) 的系統中，個體並不能區分為兩種性別。任何個體都能相互交配。不存在兩種不同的配子——精子和卵子——而所有的性細胞都一樣，都稱為同形配子 (isogametes)。兩個同形配子融合在一起產生新的個體，而每一個同形配子是由減數分裂所產生。如果有三個同形配子 A、B 和 C，那麼 A 可以和 B 或 C 融合，而 B 可以同 A 或 C 融合。正常的性系統絕不會發生這種情況。如果 A 是精子，它能夠同 B 或 c 融合，那麼 B 和 C 肯定是卵子，而 B 也就不能和 C 融合。

兩個同形配子相互融合時，各為新的個體提供數目相等的基因，而貢獻的食物儲存量也相等。精子同卵子為新的個體貢獻的基因數目雖然也相等，但卵子在提供食物儲存方面卻遠遠超過精子：

實際上，精子並不提供任何食物儲存，只是致力於把自己的基因盡快輸送給卵子而已。因此，在受孕的時刻，做父親的對子代的投資，比他應支付的資源份額（五十%）少。由於每個精子都非常微小，一個雄性個體每天能夠製造千百萬個。這意味著它具有潛在的能力，能夠在很短的一段時間內，利用不同的雌性個體使一大批幼兒出生。這種情況之所以可能僅僅是因為每個受孕的母體都能為新胎兒提供足夠的食物。因此，每一雌性個體能夠生育的幼兒數量就有了限制，但雄性個體可以繁殖幼兒的數量實質上是無限的。這就為雌性個體帶來了利用這種條件的機會。帕克以及其他人都曾證明，這種不對稱現象可能是由原來是同形配子的狀態進化而來。還是在所有的性細胞可以相互交換而且體積也大致相同的時候，其中很可能有一些碰巧比其他的略大一點。略大的

同形配子可能在某些方面比普通的同形配子佔優勢，因為它一開始就為胎兒提供大量的食物，使其有一個良好的開端。因此那時就可能出現了一個形成較大的配子的進化趨勢。但道路不會是平坦的。其體積大於實際需要的同形配子，在開始進化後會為自私性的利用行為打開方便之門。那些製造小一些的配子的個體，如果它們有把握使自己的小配子同特大配子融合的話，它們就會從中獲得好處。只要使小的配子更加機動靈活，能夠積極主動地去尋找大的配子，就能實現這一目的。凡能製造體積小、運動速度快的配子的個體享有一個有利條件：它能夠大量製造配子，因此具有繁殖更多幼兒的潛力。自然選擇有利於製造小的、但能主動揀大的並與之融合的性細胞。因此，我們可以想像，有兩種截然相反的性「策略」正在進化中。一種是大量投資或「誠實」策

略。這種策略自然而然地為小量投資、具有剝削性質的或「狡猾」的策略開闢了道路。這兩種策略的相互背馳現象一旦開始，它勢將繼續下去，猶如脫韁之馬。介乎這兩種體積之間的中間體要受到懲罰，因為它們不具有這兩種極端策略中任何一種的有利條件。狡猾的配子變得越來越小，越來越靈活機動。誠實的配子卻進化得越來越大，以補償狡猾的配子日趨縮小的投資額，並變得不靈活起來，反正狡猾的配子總是會積極主動去追逐它們的。每一誠實的配子「寧願」同另一個誠實的配子進行融合。但是，排斥狡猾配子的自然選擇壓力（第四十七頁）同驅使它們鑽空子的壓力相比，前者較弱：因為狡猾的配子在這場進化的戰鬥中必須取勝，否則損失很大。於是誠實的配子變成了卵子，而狡猾的配子則演變成了精子。

這樣看來，雄性個體是微不足道的傢伙，而且根據簡單的「物種利益」理論，我們可以預料，雄性個體的數量較之雌性個體會越來越少。因為從理論上講，一個雄性個體所產生的精子足以滿足一百個雌性個體的需要，因此，我們可以假定，在動物種群中雌雄兩性個體的比例應該是一百：一。換言之，雄性個體更具「低值易耗」的性質，而雌性個體對物種來說，其「價值」較大。當然，從物種的整體觀點來看，這種情況完全正確。舉一個極端的例子，在一項象形海豹的研究中，據觀察，四%的雄性象形海豹所進行的交配占有所有交配的八十八%。在這一例子以及許多其他例子中，有大批剩餘的從未交配過的獨身雄性個體，它們可能終生得不到機會進行交配。但這些多餘的雄性個體在其他方面過的是正常生活，它們不遺餘力地將種群的食物資源吃光，同其他成熟個

體相比，毫不遜色。從「物種利益」的角度來看，這種情況是一種極大的浪費；可以說，這些多餘的雄性個體是社會的寄生蟲。這種現象只不過是群體選擇理論所遇到的難題中的又一個例子而已。但另一方面，自私基因的理論能夠毫無困難地解釋這種現象，即雄性個體和雌性個體的數量趨於相等，即使實際進行繁殖的雄性個體可能只佔總數的一小部分。第一次作出這種解釋的是菲希爾。

雄性個體和雌性個體各出生多少的問題，是親代策略中的一個特殊問題。我們曾對力圖最大限度地增加其基因存活量的親代個體的最適宜的家庭規模進行過討論。同樣，我也可以對最適宜的性比率進行探討。把你的寶貴基因信託給兒子好呢還是信託給女兒好？假定一個母親將自己的所有資源全部投資在兒子身上，因而沒有任何剩

餘用於女兒的投資：一般來說，她對未來基因庫的貢獻，同另一位將其全部資源用於女兒身上的母親相比，會不會更大一些？偏向兒子的基因是不是會比偏向女兒的基因變得多起來，還是越來越少？菲希爾證明，在正常情況下，最適宜的性比率是五十：五十。為了弄懂這個問題，首先我們必須具備一點有關決定性別的機理的知識。

在哺乳類動物中，遺傳上是這樣來決定性別的：所有卵子既能發育成雄性個體，也能發育成雌性個體。決定性別的染色體的攜帶者是精子。男性所製造的精子，其中一半生育女性，或稱為 X 精子；一半生育男性，或稱為 y 精子。兩種精子表面看上去沒有區別。它們只有一條染色體不同。基因如要一個父親只生女兒，該基因只要他只製造 X 精子就行了；而基因如要一個母親只生

女兒，該基因只要讓她分泌一種選擇性的殺精子劑，或者使男性胎兒流產即可。我們所要尋求的是一種同進化上的穩定策略（ESS）相等的東西，儘管在這裡，策略在更大的程度上說只是一種比喻的講法（在論進犯行為一章中我們已使用過這種比喻）。實際上，個體是不能夠隨意選擇自己子女的性別的。但基因傾向於使個體生育一種性別的子女還是可能的。如果我們假定這樣的基因，即傾向於不平均性比率的基因存在的話，它們在基因庫中會不會在數量上超過其等位基因，即傾向於平均性比率的基因？

假定在上面提到的象形海豹中出現了一個突變基因，而該突變基因有使做父母的生的大部分是女兒這種趨勢。由於種群內不缺少雄性個體，因此不存在女兒尋找配偶的困難，製造女兒的基

因從而能夠散佈開來。這樣，種群內的性比率也就開始向雌性個體過剩轉變。從物種利益的觀點出發，這種情況不會發生問題。我們已經講過，因為只要有幾個雄性個體就足以提供甚至一大批過剩的雌性個體所需要的精子。因此，從表面上看來，我們可以認為，製造女兒的基因不斷地擴散，直到性比率達到如此不平衡的程度，即剩下的少數幾個雄性個體搞得精疲力盡才能勉強應付。但是，試想那些生兒子的為數不多的父母，它們要享有多麼巨大的遺傳優勢！凡是生育一個兒子的個體，就會有極大的機會成為幾百個海豹的祖父或祖母。只生女兒的個體能確保幾個外孫外孫女是無疑的，但同那些專事生兒子的個體所擁有的那種遺傳上蔚為壯觀的前景相比，就要大為相形見絀了。因此，生兒子的基因往往會變得多起來，而性比率的鐘擺就又要擺回來。

為簡便起見，我以鐘擺的擺動來說明問題。實際上，鐘擺絕不會向雌性佔絕對優勢的方向擺動那樣大的幅度。因為性比率一旦出現不平衡，生兒子的這股自然選擇壓力就會開始把鐘擺推回去。生育同等數目的兒女的策略，是一種進化上的穩定策略，就是說，凡偏離這一策略的基因就要遭受淨損失。

我的論述是以兒子的數目對女兒的數目為根據的，目的是為了使其簡單易懂。但嚴格說來，應該根據親代投資的理論進行解釋，就是說以前面一章我們曾討論過的方法，按親代一方必須提供的所有食物和其他資源來進行計算。親代對兒子和女兒的投資應該均等。在一般情況下，這意味著他們所生的兒子和女兒數目應該相等。但是，假如對兒子和女兒的資源投資額相應地不均等的

話，那麼性比率出現同樣程度的不均衡在進化上可以是穩定的。就像形海豹而言，生女兒同生兒子的比例是三比一，而對每個兒子投資的食物和其他資源卻是三倍於每個女兒，藉以使每個兒子成為超群的雄性，這種策略可能是穩定的。把更多的食物投資在兒子身上，使他既大又強壯，親代就可能使之有更多的機會贏得「妻妾」這個最高獎賞。但這是一個特殊的例子。通常的情況是，在每個兒子身上的投資同在每個女兒身上的投資，數量大致相等，而性比率從數量上說一般是一比一。

因此，一個普通的基因在世代更迭的漫長旅程中，它大約要花一半的時間寄居於雄性個體中，另一半時間則寄居於雌性個體中。基因的某些影響只在一種性別的個體中表現出來。這些影響稱

為性限制基因影響 (sex-limited gene effects)。控制陰莖長度的基因僅在雄性個體中表現出它的影響，但它也存在於雌性個體中，而且可能對雌性個體產生完全不同的影響。認為男性不能從其母體繼承形成長陰莖的趨勢是毫無道理的。

不論基因存在於兩種個體的哪一種中，我們可以認為它會充分利用該種個體所提供的一切機會。由於個體的性別有所不同，這些機會可能是很不相同的。作為一種簡便的近似講法，我們可以再次假定，每一個體都是一架自私的機器，都竭盡全力維護自己的全部基因。對這樣一架自私的機器來說，其最佳策略往往因為其性別的不同而完全不同。為了簡潔起見，我們又要用老辦法，把個體的行為當作是有目的的。和以前一樣，我

們要記注這不過是一種比喻的說法。實際上，個體是一架其程序由它自己的自私基因所盲目編製出來的機器。

讓我們再來探討一下在本章開始時我們提到的那一對配偶。作為自私的機器，配偶雙方都希望「兒子和女兒數目均等。在這一點上他們是沒有爭議的。分歧在於，誰將承擔撫養這些子女中每一個的主要責任。每一個體都希望存活的子女越多越好。在任何一個子女身上，他或她投資得越少，他或她能夠生育的子女就會越多。顯而易見，實現這種願望的方法是誘使你的性配偶在對每一子女進行投資時付出比他或她理應承擔的更多的資源，以便你自己脫身同另外的配偶再生子女。這種策略是一種兩性都嚮往的策略，不過對雌性來講，更難如願以償。由於她一開始就以

其大而食物豐富的卵子，付出比雄性多的投資額，因此做母親的從懷孕的時刻起，就對每個幼兒承擔了比做父親的更大的「義務」。如果幼兒一旦死亡，她比做父親的要蒙受更大的損失。更確切地講，為了把另一個新的幼兒撫養到同死去的幼兒同樣大小，她今後必須比做父親的進行更多的投資。如果她耍花招，讓做父親的照料幼兒，而她卻同另一個雄性個體私奔，父親也可以將幼兒拋棄作為報復手段，而其所蒙受的損失，相對來說要小。因此，至少在幼兒發育的早期，如果有這種拋棄行為發生的話，一般是父親拋棄母親，而不是相反。同樣，我們可以期望雌性個體對子女的投資多於雄性個體，這不僅在一開始，而且在整個發育期間都是如此。所以，例如在哺乳類動物中，在自己體內孕育胎兒的是雌性個體，幼兒降生之後，製造乳汁餵養幼兒的是雌性個體，

撫養並保護幼兒的主要責任也落在雌性個體肩上。雌性個體受剝削，而這種剝削行為在進化上的主要基礎是，卵子比精子大。

當然，在許多物種中，做父親的確實也非常勤奮，而且忠實地照料幼兒。但即使如此，我們必須估計到，在正常情況下，會有某種進化上的壓力，迫使雄性個體略微減少一點對每個幼兒的投資，而設法同其他配偶生更多的子女。我這樣講指的僅僅是，基因如果說：「喂，如果你是雄性個體，那就早一點離開你的配偶，去另外找一個雌性個體吧，不必等到我的等位基因要你離開時才離開」，這樣的基因往往在基因庫中獲得成功。這種進化上的壓力在實際生活中隨著物種的不同而產生大小懸殊的影響。在許多物種中，例如極樂鳥，雌性個體得不到雄性個體的任何幫助，

撫養子女完全靠自己。還有一些物種，諸如三趾鷗，結成一雌一雄的配對，是相互忠誠的楷模，它們相互配合共同承擔撫養子女的任務。這裡，我們必須設想。某種進化上的對抗壓力起了作用：對配偶的自私剝削，不僅能得到好處，一定也會受到懲罰。在三趾鷗中，這種懲罰超過了所得利益。不管怎樣，只有在妻子有條件不依賴他人撫養幼兒的前提下，父親拋棄妻子和幼兒才會有好處。

特里弗斯對被配偶拋棄的母親可能採取的各種行動方針進行了探討。對她來說，最好的策略莫過於欺騙另一個雄性個體，使之收養她的幼兒，「以為」這就是他自己的幼兒。如果幼兒還是個尚未出生的胎兒，要做到這點恐怕並不太困難。當然，幼兒體內有她的一半基因，而上當受騙的

父親的基因一個也沒有。自然選擇會對雄性個體的這種上當受騙的行為進行嚴厲的懲戒，而且事實上，自然選擇有不利於那些雄性個體，他們一旦同新妻子結為配偶時就採取積極行動殺死任何潛在的繼子或繼女。這種現象很可能說明了所謂布魯斯效應（Bruce effect）：雄鼠分泌一種化學物質，懷孕的雌鼠一聞到這種化學物質、就能夠自行流產。只有在這種味道同其先前配偶的不同時，它才流產。雄鼠就是用這種方式把潛在的繼子或繼女殺死的，並使它的新妻子可以接受它的性追求。順便提一句，阿德雷竟把布魯斯效應當成一種控制種群密度的途徑！雄獅中也有同樣的情況發生，它們新到達一個獅群時，有時會殘殺現存的幼獅，可能因為這些幼獅不是它們自己生的。

雄性個體不需要殺死繼子繼女也能達到同樣的目的。他在同雌性個體交配之前，可以把追求的時間拖長，在這期間驅走一切向她接近的雄性個體，並防止她逃跑。用這樣的方法，他可以看到，在她子宮裡有沒有藏著任何小的繼子或繼女，如果有，就拋棄她。在後面我們將會講到，雌性個體在交配之前為什麼可能希望「訂婚」期要長一些。這裡我們談一下，雄性個體為什麼也希望「訂婚」期長一些。假定他能夠使她同其他雄性個體脫離一切接觸，這樣有助於避免不知不覺地成為其他雄性個體所生子女的保護人。

假如被遺棄的雌性個體不能夠欺騙新的雄性個體，使之領養她的幼兒，她還有其他辦法嗎？這在很大程度上要取決於這個幼兒有多大。如果是剛受孕，事實上她已投資了整個卵子，可能還

要多些，但將這個胎兒流產並盡快找一個新的配偶，對她仍舊是有利的。在這種情況下，流產對她未來的新丈夫也是有利的，因為我們已經假定她沒有希望使他受騙。這點可以說明，從雌性個體的角度來看，布魯斯效應是起作用的。

被遺棄的雌性個體還有一種選擇，即堅持到底，盡力設法自己撫養幼兒。如果幼兒已經相當大，這樣做對她尤其有利。幼兒越大，在他身上已經進行的投資也就越多，她為了完成撫養幼兒這項任務所要付出的代價就越少。即使幼兒仍舊很幼小，但試圖從她初期的投資中保存一些東西，對她可能仍是有利的，儘管她必須以加倍的努力才能餵養這個幼兒，因為雄性個體已經離去。幼兒體內也有雄性個體的一半基因，她可以在幼兒身上發洩怨恨而把幼兒拋棄，但這樣做對她來講

並不是一件愉快的事情。在幼兒身上洩怨是毫無道理的。幼兒的基因有一半是她的，而且只有她自己面對目前的困境。

聽起來似乎自相矛盾，對有被遺棄危險的雌性個體來說，恰當的策略是，不等雄性個體拋棄她，她先離開他。即使她在幼兒身上的投資已經多於雄性個體，這樣做對她仍可能是有利的。在某種情況下，誰首先遺棄對方誰就佔便宜，不論是父親還是母親，這是一個令人不愉快的事實。正如特里弗斯所說，被拋棄的配偶往往陷入無情的約束。這是一種相當可怕但又是非常微妙的論點。父母的一方可能會這樣講：「孩子現在已經長得相當大，完全可以由我們當中一個撫養就可以了。因此，假定我能肯定我的配偶不會也離開的話，我現在離開對我是有好處的。假使我現在

就離開，我的配偶就可以為她或他的基因的最大利益而努力工作。他或她將要被迫做出比我現在正在做出的還要激烈得多的決定，因為我已經離開。我的配偶『懂得』，如果他或她也離開的話，幼兒肯定要死亡。所以，假定我的配偶要做的決定，對他或她的自私基因將是最有利的話，我斷定，我自己的行動方針是，最好我先離開。因為我的配偶可能也正在『考慮』採取和我完全相同的方針，而且可能來一個先下手為強，隨時拋棄我！因此，我尤其應該先離開。」這樣的父母是會主動拋棄對方的。這種自我獨白，和以前一樣，僅僅是為了說明問題。問題的關鍵是，自然選擇有利於首先拋棄對方的基因，這僅僅是因為自然選擇對隨後拋棄對方的基因不利而已。

我們已經講了雌性個體一旦被遺棄，她可能採取的一些行動。但所有這些行動總有一點亡羊補牢，猶為未晚之感。到底雌性個體有沒有辦法減輕由於其配偶首先對她進行剝削而造成損失的程度呢？她手中握有一張王牌。她可以拒絕交配。她是被追求的對象，她是賣方。這是因為她的嫁妝是一個既大又富營養的卵子。凡是能成功地與之交配的雄性個體就可為其後代獲得一份豐富的食物儲藏。雌性個體在交配之前，能夠據以進行激烈的討價還價。她一旦進行交配，她就失去了手中的王牌——她把自己的卵子信託給了與之交配的雄性個體。激烈的討價還價可能是一種很好的比喻。但我們都很清楚，實際情況並非如此。有沒有任何相當於激烈討價還價的某種實際形式，能夠借自然選擇得以進化呢？我認為主要有兩種可能性，一種為家庭幸福策略（the domestic

-bliss strategy)，一種為大丈夫策略 (the he-man strategy)。

家庭幸福策略的最簡單形式是：雌性個體對雄性個體先打量一番，試圖事先發現其忠誠和眷戀家庭生活的跡象。在雄性個體的種群中，成為忠誠的丈夫的傾向必然存在程度上的差異。雌性個體如能預先辨別這種特徵，她們可以選擇具有這種品質的雄性個體，從而使自己受益。雌性個體要做到這點，方式之一是，長時間地搭架子，忸怩作態。凡是沒有耐心，等不及雌性個體最終答應與之交配的雄性個體大概不能成為忠誠的丈夫。雌性個體以堅持訂婚期要長的方式，剔除了不誠心的求婚者，最後只同預先證明具有忠誠和持久的品質的雄性個體交配。女性忸怩作態是動物中一種常見的現象，求愛或訂婚時間拉得長也

很普遍。我們講過，訂婚期長對雄性個體也有利，因為雄性個體有受騙上當，撫養其他雄性個體所生幼兒的危險。

追求的儀式時常包括雄性個體在交配前所進行的重要投資。雌性個體可以等到雄性個體為其築巢之後再答應與之交配。或者雄性個體必須餵養雌性個體以相當大量的食物。當然，從雌性個體的角度來講，這是很好的事，但它同時也使人聯想到家庭幸福策略的另一種可能形式。雌性個體先迫使雄性個體對它們的後代進行昂貴的投資，然後再交配，這樣雄性個體在交配之後再拋棄對方，也就不會有好處了。會不會是這種情況呢？這種觀點頗具說服力。雄性個體等待一個忸怩作態的雌性個體最終與之交配，是要付出一定代價的：它放棄了同其他雌性個體交配的機會，而且

向該雌性個體求愛時要消耗它許多時間和精力。到它終於得以同某一具體雌性個體交配時，它和這個雌性個體的關係已經非常「密切」。假使它知道今後它要接近的任何其他雌性個體，也會以同樣的方式進行拖延，然後才肯交配，那麼，對它來說，遺棄該雌性個體的念頭也就沒有多大誘惑力了。

我曾在一篇論文中指出過，這裡特里弗斯在推理方面有一個錯誤。他認為，預先投資本身會使該個體對未來的投資承擔義務。這是一種荒謬的經濟學。商人永遠不會說：「我在協和式客機上（舉例說）已經投資太多，現在把它丟棄實在不合算。」相反，他總是要問，即使他在這項生意中的投資數目已經很大，但為了減少損失，現在就放棄這項生意，這樣做對他的未來是否有好

處。同樣，雌性個體迫使雄性個體在她身上進行大量投資，指望單單以此來阻止今後雄性個體最終拋棄她，這樣做是徒勞的。這種形式的家庭幸福策略還要取決於一種進一步的重要假定：即雌性個體的大多數都願意採取同樣的做法。如果種群中有些雌性個體是放蕩的，隨時準備歡迎那些遺棄自己妻子的雄性個體，那麼對拋棄自己妻子的雄性個體就會有利，不論他對她的子女的投資已經有多大。

因此，在很大程度上取決於大多數雌性個體的行為。如果我們可以根據雌性個體組成集團的方式來考慮問題的話，就不會存在問題了。但雌性個體組成的集團，同我們在第五章中講到的鴿子集團相比較，其進化的可能性也不會更大些。我們必須尋找進化上的穩定策略。讓我們採用史

密斯用以分析進犯性對抗賽的方法，把它運用於性的問題上。這種情況要比鷹和鴿的例子稍微複雜一點。因為我們將有兩種雌性策略和兩種雄性策略。

同在史密斯的分析中一樣，「策略」這個詞是指一種盲目的和無意識的行為程序。我們把雌性的兩種策略分別稱為羞怯（coy）和放蕩（fast），而雄性的兩種策略分別稱為忠誠（faithful）和薄情（philanderer），這四種策略在行為上的準則是：羞怯的雌性個體在雄性個體經過長達數周而且代價昂貴的追求階段之後，才肯與之交配。放蕩的雌性個體毫不遲疑地同任何個體進行交配。忠誠的雄性個體準備進行長時間的追求，而且交配之後，仍同雌性個體待在一起，並幫助她撫養後代。薄情的雄性個體，

如果雌性個體不立即同其進行交配，很快就會失去耐心：他們走開並另尋雌性個體；即使交配之後，他們也不會留下承擔起作父親的責任，而是去另尋新歡。情況同鷹和鴿的例子一樣，並不是說只有這幾種策略，然而對實行這幾種策略會帶來什麼樣的命運進行一番研究是富於啟發性的。

同史密斯一樣，我們將採用一些任意假定的數值，表示各種損失和利益。為了更加帶有普遍性，也可以用代數符號來表示，但數字更容易理解。我們假定親代個體每成功地撫養一個幼兒可得 + 十五個單位的遺傳盈利。而每撫養一個幼兒所付出的代價，包括所有食物、照料幼兒花去的所有時間以及為幼兒所承擔的風險，是 - 二十個單位。代價用負數表示，因為是雙親的「支出」。

在曠日持久的追求中所花費的時間也是負數，就以-三個單位來代表這種代價。

現在我們設想有一個種群，其中所有的雌性個體都羞怯忸怩，而所有的雄性個體都忠誠不貳。這是一個一雌一雄配偶制的理想社會。在每一對配偶中，雄性個體和雌性個體所得的平均盈利都相等。每撫養一個幼兒，它們各獲得+十五分，並共同承擔所付出的代價（-二十分），平均分攤，每方各為-十。它們共同支付拖長求愛時間的代價（罰分-三）。因此，每撫養一個幼兒的平均盈利是： $+十五-十-三=+二$ 。

現在我們假設有一個放蕩的雌性個體溜進了這個種群。它干的很出色。它不必支付因拖延時間而花費的代價，因為它不沉湎於那種曠日持久的卿卿我我的求愛。由於種群內的所有雄性個體

都是忠誠的，它不論跟哪一個結合都可以為它的子女找到一個好父親。因此，它每撫養一個幼兒的盈利是 $+15-10=+5$ 。同它的羞怯忸怩的對手相比較，它要多收益三個單位。於是放蕩的基因開始散佈開來。

如果放蕩的雌性個體竟獲得很大成功，致使它們在種群內佔據了統治地位，那麼，雄性個體的營壘中，情況也會隨之開始發生變化。截至目前為止，種群內忠誠的雄性個體佔有壟斷地位。但如果現在種群中出現了一個薄情的雄性個體，它的景況會比其他的忠誠的對手好些。在一個雌性個體都放蕩不羈的種群內，對一個薄情的雄性個體來講，這類貨色比比皆是，唾手可得。如果能順利地撫養一個幼兒，它淨得盈利 $+15$ 分，而對兩種代價卻分文不付。對雄性個體來說，這

種不付任何代價指的主要是，它可以不受約束地離開並同其他雌性個體進行交配。它的每一個不幸的妻子都得獨自和幼兒掙扎著生活下去，承擔起一二十分的全部代價，儘管她並沒因在求愛期間浪費時間而付出代價。一個放蕩的雌性個體結交一個薄情的雄性個體，其淨收益為 + 十五 - 二十 = - 五；而薄情的雄性個體的收益卻是 + 十五。在一個雌性個體都放蕩不羈的種群中，薄情的雄性基因就會像野火一樣蔓延開來。

如果薄情的雄性個體得以大量地迅速增長，以致在種群的雄性成員中佔了絕對優勢，放蕩的雌性個體將陷於可怕的困難處境。任何羞忸怩的雌性個體都會享有很大的有利條件。如果羞怯忸怩的雌性個體同薄情的雄性個體相遇，它們之間絕不會有什麼結果。她堅持要把求愛的時間拉長；

而他卻斷然拒絕並去尋找另外的雌性個體。雙方都沒有因浪費時間而付出代價。雙方也各無所得，因為沒有幼兒出生。在所有雄性個體都是薄情郎的種群中，羞怯忸怩的雌性個體的淨收益是零。零看上去微不足道，但比放蕩不羈的雌性個體的平均得分—五要好得多。即使放蕩的雌性個體在被薄情郎遺棄之後，決定拋棄她的幼兒，但她的一顆卵子仍舊是她所付出的一筆相當大的代價。因此，羞怯忸怩的基因開始在種群內再次散佈開來。

現在讓我們來談談這一循環性假設的最後一部分。當羞怯忸怩的雌性個體大量增加並佔據統治地位時，那些和放蕩的雌性個體本來過著縱慾生活的薄情雄性個體，開始感到處境艱難。一個個的雌性個體都堅持求愛時間要長，要長期考驗

對方的忠誠。薄情的雄性個體時而找這個雌性個體，時而又找那個雌性個體，但結果總是到處碰壁。因此，在一切雌性個體都忸怩作態的情況下，薄情雄性個體的淨收益是零。如果一旦有一個忠誠的雄性個體出現，它就會成為同羞怯忸怩的雌性個體交配的唯一雄性個體。那麼他的淨收益是 + 二，比薄情的雄性個體要好。所以，忠誠的基因就開始增長，至此，我們就完成了這一週而復始的循環。

像分析進犯行為時的情況一樣，按我的講法，這似乎是一種無止境的搖擺現象。但實際上，像那種情況一樣，不存在任何搖擺現象，這是能夠加以證明的。整個體系能夠歸到一種穩定狀態上。如果你運算一下，就可證明，凡是羞怯忸怩的雌性個體佔全部雌性個體的五/六，忠誠的雄性個

體佔全部雄性個體的五/八；的種群在遺傳上是穩定的。當然，這僅僅是根據我們開始時任意假定的那些特定數值計算出來的，但對其他任何隨意假定的數值，我們同樣可以輕而易舉地算出新的穩定比率。

同史密斯所進行的分析一樣，我們沒有必要認為存在兩種不同種類的雄性個體以及兩種不同種類的雌性個體。如果每一雄性個體能在五/八的時間裡保持忠誠，其餘的時間去尋花問柳；而每一雌性個體有五/六的時間羞怯忸怩，一/六的時間縱情放蕩，那同樣可以實現進化上的穩定狀態。不管你怎樣看待 ESS，它的含義是：凡一種性別的成員偏離其適中的穩定比率時，這種傾向必然受到另一種性別在策略比率方面相應變化的

懲罰，這種變化對原來的偏離行為發生不利的影響。進化上的穩定策略（ESS）因之得以保持。

我們可以得出這樣的結論，主要由羞怯忸怩的雌性個體和忠誠的雄性個體組成的種群，能夠進化是肯定無疑的。在這樣的情況下，家庭幸福策略對於雌性個體來說，實際上看來是行之有效的。我們就不必再考慮什麼由羞怯忸怩的雌性個體組成的集團了，其實羞怯忸怩對雌性個體的自私基因是有利的。

雌性個體能夠以各種各樣的方式將這種形式的策略付諸實踐。我已經提到過，雌性個體可能拒絕同還沒有為它築好巢、至少還沒有幫助它築造一個巢的雄性個體交配。在許多單配製的鳥類中，情況的確如此，巢不築好不交配。這樣做的

效果是，在受孕的時刻，雄性個體對幼兒已經付出的投資要遠較其一些廉價的精子為多。

未來的配偶必須為它築造一個巢，這種要求是雌性個體約束雄性個體的一種有效手段。我們不妨說，只要能夠使雄性個體付出昂貴的代價，不論是什麼，在理論上幾乎都能奏效，即使付出的這種代價，對尚未出生的幼兒並沒有直接的益處。如果一個種群的所有雌性個體都強迫雄性個體去完成某種艱難而代價昂貴的任務，如殺死一條龍或爬過一座山然後才同意交配，在理論上講，它們能夠降低雄性個體在交配後不辭而別的可能性。企圖遺棄自己的配偶，並要和另外的雌性個體交配以更多地散佈自己基因的任何雄性個體，一想到必須還要殺死一條龍，就會打消這種念頭。然而事實上雌性個體是不會將殺死一條龍或尋求

聖盃這樣專橫的任務硬派給它們的求婚者的。因為如果有一個雌性個體對手，它指派的任務儘管困難程度相同，但對它以及它的子女卻有更大的實用價值，那麼它肯定會優越於那些充滿浪漫情調、要求對方為愛情付出毫無意義的勞動的雌性個體。殺死一條龍或在 Hellespont 中游泳也許比築造一個巢穴更具浪漫色彩，但卻遠遠沒有後者實用。

我提到過的雄性個體做出的具有求愛性質的餵食行動對於雌性個體也是有用的。鳥類的這種行為通常被認為是雌性個體的某種退化現象，它們恢復了雛鳥時代的幼稚行為。雌鳥向雄鳥要食物，討食的姿態像雛鳥一樣。有人認為這種行為對雄鳥具有自然的誘惑力，這時雌鳥不管能得到什麼額外的食物，它都需要，因為雌鳥正在建立

儲存，以便致力於製造很大的卵子。雄鳥的這種具有求愛性質的餵食行為，也許是一種對卵子本身的直接投資。因此，這種行為能夠縮小雙親在對幼兒的初期投資方面存在的懸殊程度。

有幾種昆蟲和蜘蛛也存在這種求愛性質的餵食現象。很顯然，有時這種現象完全可以作另外的解釋。如我們提到過的螳螂的例子，由於雄螳螂有被較大的雌螳螂吃掉的危險，因此只要能夠減少雌螳螂的食慾，隨便幹什麼對它可能都是有利的。我們可以說，不幸的雄螳螂是在這樣一種令人毛骨悚然的意義上對其子女進行投資的。雄螳螂被作為食物吃掉，以便幫助製造卵子，而且儲存在雄螳螂屍體內的精子隨之使吃掉它的雌螳螂的卵子受精。

採取家庭幸福策略的雌性個體如果僅僅是從表面上觀察雄性個體，試圖辨認它的忠誠的品質，這樣的雌性個體容易受騙。雄性個體只要能夠冒充成忠誠的愛好家庭生活的類型，而事實上是把遺棄和不忠誠的強烈傾向掩蓋起來，它就具有一種很大的有利條件。只要過去被它遺棄的那些妻子能有機會將一些幼兒撫養大，這個薄情的雄性個體比起一個既是忠誠的丈夫又是忠誠的父親的雄性對手，能把更多的基因傳給後代。使雄性個體進行有效欺騙的基因在基因庫中往往處於有利地位。

相反，自然選擇卻往往有利於善於識破這種欺騙行為的雌性個體。要做到這一點，雌性個體在有新的雄性個體追求時，要顯得特別可望而難及，但在以後的一些繁殖季節中，一旦去年的配

偶有所表示，就要毫不猶豫，立刻接受。這樣對那些剛開始第一個繁殖季節的年輕的雄性個體來說，不論它們是騙子與否，都會自動受到懲罰。天真無知的雌性個體在第一年所生的一窩小動物中，體內往往有比例相當高的來自不忠誠的父親的基因，但忠誠的父親在第二以及以後的幾年中卻具有優勢，因為它有了一個可靠的配偶，不必每年都要重複那種浪費時間、消耗精力、曠日持久的求愛儀式。在一個種群中，如果大部分的個體都是經驗豐富而不是天真幼稚的母親的子女——在任何生存時間長的物種中，這是一個合乎情理的假設——忠誠而具模範父親性格的基因在基因庫中將會取得優勢。

為簡便起見，我把雄性個體的性格講得似乎不是純粹的忠誠就是徹頭徹尾的欺詐。事實上，

更有可能的是，所有的雄性個體——其實是所有的個體——多少都有點不老實，它們的程序編製就是為了利用機會去占它們配偶的便宜。由於自然選擇增強了每一個配偶發現對方不忠誠的行為的能力，因此使重大的欺騙行為降到了相當低的水平。雄性個體比雌性個體更能從不忠誠的行為中得到好處。即使在一些物種中，雄性個體表現出很大程度的親代利他主義行為，但我們必須看到，它們付出的勞動往往比雌性個體要少些，而且隨時潛逃的可能性更大些。鳥類和哺乳類動物中，通常存在這種情況是肯定無疑的。

但是也有一些物種，其雄性個體在撫養幼兒方面付出的勞動實際上比雌性個體多。鳥類和哺乳類動物中，這種父方的獻身精神是極少有的，但在魚類中卻很常見。什麼原因呢？這種現象是

對自私基因理論的挑戰，為此我長時間以來感到迷惑不解。最近卡利斯勒（T. R. Carlisle）小姐在一個研究班上提出了一個很有獨創性的解釋，由此，我深受啟發。她以上面我們提及的特里弗斯的「無情的約束」概念去闡明下面這種現象。

許多種類的魚是不交尾的，它們只是把性細胞射到水裡。受精就在廣闊的水域裡進行，而不是在一方配偶的體內。有性生殖也許就是這樣開始的。另一方面，生活在陸地上的動物如鳥類、哺乳動物和爬蟲等卻無法進行這種體外受精，因為它們的性細胞容易乾燥致死。一種性別的配子——雄性個體的，因為其精於是流動的——被引入另一種性別個體——雌性個體——的濕潤的內部。上面所說的只是事實，而下面講的卻是概念的東

西。居住在陸地上的雌性動物交配後就承受胎兒的實體。胎兒存在於它體內。即使它把已受精的卵子立即生下來，做父親的還是有充裕的時間不辭而別，從而把特里弗斯所謂的「無情的約束」強加在這個雌性個體身上。不營怎樣，雄性個體總是有機會事先決定遺棄配偶，從而迫使做母親的作出抉擇，要麼拋棄這個新生幼兒，讓它死去；要麼把它帶在身邊並撫養它。因此，在陸地上的動物當中，照料後代的大多數是母親。

但對魚類及生活在水中的其他動物而言，情況有很大的差別。如果雄性動物並不直接把精子送進雌性體內，我們就不一定可以說，做母親的受騙上當，被迫「照管幼兒」。配偶的任何一方都可以有機會逃之夭夭，讓對方照管剛受精的卵子。說起來還存在這樣一個可能性：倒是雄性個

體常常更易於被遺棄。對誰先排出性細胞的問題，看來可能展開一場進化上的爭鬥。首先排出性細胞的一方享有這樣一個有利條件——它能把照管新生胎兒的責任推給對方。另一方面，首先放精或排卵的一方必然要冒一定的風險，因為它的未來的配偶不一定跟著就排卵或放精。在這種情況下，雄性個體處於不利地位，因為精子較輕，比卵子更易散失。如果雌性個體排卵過早，就是說，在雄性個體還未準備好放精就產卵子，這關係不大。因為卵子體積較大，也比較重，很可能集結成一團，一時不易散失。所以說，雌性魚可以冒首先排卵的「風險」。雄性魚就不敢冒這樣的風險，因為它過早放精，精子可能在雌性魚準備排卵之前就散失殆盡，那時雌性魚即使再排卵也沒有實際意義。鑒於精子易於散失，雄性魚必須等待到雌性魚排卵後才在卵子上放精。但這樣，雌性魚

就有了難得的幾秒鐘時間可以趁機溜走，把受精卵丟給雄性魚照管，使之陷入特里弗斯所說的進退兩難的境地。這個理論很好地說明，為什麼水中的雄性動物照料後代的這種現象很普遍而在陸上的動物中卻很少見。

我現在談談魚類以外的另一種雌性動物採取的策略，即大丈夫策略。在採取這種策略的物種中，事實上，雌性動物對得不到孩子們的爸爸的幫助已不再計較，而把全部精力用於培育優質基因。於是它們再次把拒絕交配作為武器。它們不輕易和任何雄性個體交配，總是慎之又慎，精心挑選，然後才同意和選中的雄性個體交配。某些雄性個體確實比其他個體擁有更多的優質基因，這些基因有利於提高子女的生育機會。如果雌性動物能夠根據各種外在的跡象判斷哪些雄性動物

擁有優質基因，它就能夠使自己的基因和它們的優質基因相結合而從中獲益。以賽艇獎手的例子來類比，一個雌性個體可以最大限度地減少它的基因由於與蹩腳的槳手搭檔而受到連累的可能性。它可以為自己的基因精心挑選優秀的槳手作為合作者。

一般地說，大多數雌性動物對哪些才是最理想的雄性動物不會發生意見分歧，因為它們用以作為判斷的依據都是一樣的。結果，和雌性個體的大多數交配是由少數這幾個幸運的雄性個體進行的。它們是能夠愉快勝任的，因為它們給予每一雌性個體的僅僅是一些廉價的精子而已。象形海豹和極樂鳥大概也是這種情況。雌性動物只允許少數幾隻雄性動物坐享所有雄性動物都夢寐以求的特權——一種追求私利的策略所產生的特權，

但雌性個體總是毫不含糊，成竹在胸，只允許最夠格的雄性個體享有這種特權。

雌性動物試圖挑選優質基因並使之和自己的基因相結合，按照它的觀點，它孜孜以求的是哪些條件呢？其中之一是具有生存能力的跡象。任何向它求愛的個體已經證明，它至少有能力活到成年，但它不一定就能夠證明，它能夠活得更久些。凡選擇年老雄性個體的雌性個體，同挑選在其他方面表明擁有優質基因的年輕個體的雌性個體相比，前者生的後代並不見得就多些。

其他方面指的是什麼？可能性很多。也許是表明能夠捕獲食物的強韌的肌肉，也許是表明能夠逃避捕食者的長腿。雌性個體如能將其基因和這些特性結合起來可能是有好處的，因為這些特性在它的兒女身上或許能發揮很好的作用。因此，

我們首先必須設想存在這樣的雌性動物，它們選擇雄性個體是根據表明擁有優質基因的萬無一失的可靠跡象，不過，這裡牽涉到達爾文曾發現的一個非常有趣的問題，費希爾對之也進行過有條理的闡述。在雄性個體相互競爭，希望成為雌性個體心目中的大丈夫的社會裡，一個做母親的能為其基因所做的最大一件好事是，生一個日後會成為一個令人刮目相看的大丈夫的兒子。如果做母親的能保證它的兒子將成為少數幾個走運的雄性個體中的一個，在它長大之後能贏得社會裡的大多數交配機會，那麼，這個做母親的將會有許多孫子孫女。這樣說來，一個雄性個體所能擁有的最可貴的特性之一，在雌性個體看來只不過是性感而已。一個雌性個體和一個誘人非凡並具有大丈夫氣概的雄性個體支配，很可能養育出對第二代雌性個體具有吸引力的兒子。這些兒子將為

其母親生育許多孫子孫女。這樣，我們原來認為雌性個體選擇雄性個體是著眼於如發達的肌肉那種顯然是有實用價值的特性，但是這種特性一旦在某一物種的雌性個體中普遍被認為是一種具有吸引力的東西時，自然選擇就會僅僅因為它具有吸引力而繼續有利於這種特性。

雄極樂鳥的尾巴作為一種過分奢侈的裝飾，因此可能是通過某種不穩定的、失去控制的過程進化而來的。在開始的時候，雌性個體選中尾巴稍許長一些的雄性個體，在它心目中這是雄性個體的一種可取的特性，也許因為它象徵著健壯的體魄。雄性個體身上的短尾巴很可能是缺乏某種維生素的徵象——說明該個體覓食能力差。或許短尾巴的雄性動物不善於逃避捕食者，因此尾巴被咬掉一截。請注意，我們不必假定短尾巴本身是

能夠遺傳的，我們只需假定短尾巴可以說明某種遺傳上的缺陷。不管怎樣，我們可以假定，早期的極樂鳥物種中，雌鳥偏愛尾巴稍微長一些的雄鳥。只要存在某種促進雄鳥尾巴長度發生自然變化的遺傳因素，隨著時間的推移，這個因素就會促使種群中雄鳥尾巴的平均長度增加。雌鳥遵循的一條簡單的準則是：把所有的雄鳥都打量一番，並挑選尾巴最長的一隻，如此而已。背離這條準則的雌鳥準會受到懲罰，即使尾巴已經變得如此之長，實際上成了雄鳥的累贅。因為一隻雌鳥如果生出的兒子尾巴不長，它的兒子就不可能被認為是有吸引力的。只有在尾巴確實已長到可笑的程度，因而它們明顯的缺點開始抵消性感這方面的優點時，這個趨向才得以終止。

這是個令人難以接受的論點；自達爾文初次提出這個論點並把這個現象稱為性選擇以來，已有不少人對之表示懷疑。扎哈維（A. zahavi）就是其中之一，他的「狐狸，狐狸」論點我們已經看到過。作為一個對立面，他提出截然相反的「累贅原理」（handicap principle）。他指出，正是因為雌性個體著眼於選擇雄性個體的優質基因，才使雄性弄虛作假有了市場。雌性個體所選擇的發達的肌肉可能真的是一個優點，但有什麼東西阻止雄性個體賣弄假肌肉呢？這些假肌肉並不比我們人類的棉花墊肩更具實質內容。如果雄性個體賣弄假肌肉反而比長出真肌肉省事，性選擇應有利於促使個體長出假肌肉的基因。可是，要不了多久，逆選擇（counter-selection）將促使能夠看穿這種欺騙的雌性個體的進化。扎哈維的基本前提是，雌性個體終將

識破虛假的性賣弄。因此他得出的結論是，真正能夠成功的是那些從不故弄玄虛的雄性個體。它們擲地有聲地表明它們是老老實實的。如果我們講的是肌肉，那麼，裝出肌肉豐滿的樣子的雄性個體很快就要為雌性個體所識破。反之，以相當於舉重等動作顯示其肌肉真正發達的雄性個體是能夠獲得雌性信賴的。換句話說，扎哈維認為，一個大丈夫不僅看上去要像一個健全的雄性個體，而且要真的是一個健全的雄性個體，否則不輕信的雌性個體是會嗤之以鼻的。所以，只有是貨真價實的大丈夫，它的炫耀行為才能進化。

到現在為止，扎哈維的理論還沒有什麼問題。下面我們要談的是他的理論中使人難以接受的那一部分。他認為，儘管極樂鳥和孔雀的長尾巴，鹿的巨角以及其他的性選擇的特性，看起來是這

些個體的累贅，因而始終是不合理的現象，但這些特徵之得以進化正是因為它們構成累贅。一隻雄鳥長了一條長長的、笨重的尾巴，為的是要向雌性個體誇耀，說明儘管它有這樣一條長尾巴，像他這樣一個健壯的大丈夫還是能夠活下去。

這個理論很難使我信服，儘管我所持的懷疑態度已不像我當初聽到這個論點時那麼堅決。當時我就指出，根據這種理論可以得出這樣的邏輯結論：進化的結果應該使雄性個體只有一條腿和一隻眼睛。扎哈維是以色列人，他立即反駁我說，「我們最好的將軍中有些是獨眼的！」不過問題還是存在的。累贅的論點似乎帶有根本性的矛盾。如果累贅是真實的——這種論點的實質要求累贅必須是真實的——累贅本身正如它可能吸引雌性個體一樣，同樣對該個體的后代肯定是一種懲罰。因

此不管怎樣，至關重要的是這個累贅不能傳給女兒。

如果我們以基因語言來表達累贅理論，我們大概可以這樣說：使雄性個體長出如長尾巴之類的累贅物的基因在基因庫裡變得多起來，因為雌性個體選擇身負累贅物的雄性個體。這種情況的產生是因為，使雌性個體作出這種選擇的基因在基因庫裡也變得多起來的緣故。這是因為對身負累贅物的雄性個體有特殊感情的雌性個體，往往會自動地選擇在其他方面擁有優質基因的雄性個體。理由是，儘管身負這種累贅物，這些雄性個體已活到成年。這些擁有「其他」方面優點的基因將使後代具有健壯的休格。而這些具有健壯體格的後代因此得以存活並繁殖使個體生長累贅物的基因，以及使雌性個體選擇身負累贅物的雄性

個體的基因。倘若促使生長累贅物的基因僅僅在兒子身上發揮作用，就像促使對累贅物產生性偏愛的基因僅僅影響女兒那樣，這個理論也許可以成立。如果我們只是以文字對這個理論去進行論證，我們就無從知道這個理論是否正確。如果我們能以數學模式來再現這種理論，我們就能更清楚地看到它的正確程度。到目前為止，那些試圖以模型來表現累贅原理的數學遺傳學家都失敗了。這可能是因為這個原理本身不能成立，也可能是因為這些數學遺傳學家不夠水平。其中有一位便是史密斯。但我總感覺到前者的可能性較大。

如果一隻雄性動物能以某種方式證明它比其他雄性動物優越，而這種方式又無需故意使自己身負累贅，那麼它無疑會以這種方式增加它在遺傳方面取得成功的可能性。因此，象形海豹贏得

並確保它們的「妻妾」，靠的不是它對雌性個體具有吸引力的堂堂儀表，而是簡單地靠暴力把妄圖接近其「妻妾」的任何雄性象形海豹攆走。

「妻妾」的主人大都能擊敗這種可能的掠奪者，它們之所以擁有「妻妾」顯然是因為它們有這樣的能力。掠奪者很少能取勝，因為它們如能取勝，它們早該成為「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，就能使它的基因和健壯的雄性象形海豹相結合，而這只雄性象形海豹有足夠的能力擊退一大群過剩的、不顧死活的單身雄性象形海豹所發動的一次又一次的挑釁。這只雌性象形海豹的兒子如果走運的話，它就能繼承其父的能力，也擁有一群「妻妾」。事實上，一隻雌性象形海豹沒有很大的選擇餘地，因為如果它有外遇，它就要遭到「妻妾」主人的痛打。不過，跟能在搏鬥中取勝的雄

性個體結合的雌性個體，能為其基因帶來好處，這條原理是站得住腳的。我們已經看到這樣一些例子，即一些雌性個體寧願和擁有地盤的雄性個體交配，另外一些寧願和在統治集團裡地位高的雄性個體交配。

至此本章的內容可以歸結為：我們看到，在動物界中各種不同的繁殖制度——雌一雄、雌雄亂交、「妻妾」等等——都可以理解為雌雄兩性間利害衝突所造成的現象。雌雄兩性的個體都「想要」在其一生中最大限度地增加它們的全部繁殖成果。由於精子和卵子之間在大小和數量方面存在根本上的差別，雄性個體一般地說大多傾向於雌雄亂交，而缺乏對後代的關注。雌性個體有兩種可供利用的對抗策略。我在上面曾稱之為大丈夫策略和家庭幸福策略。一個物種的生態環境將

決定其雌性個體傾向於採取其中的哪一種策略，同時也決定雄性個體如何作出反應。事實上，在大丈夫策略和家庭幸福策略之間還有許多居間策略。我們已經看到，有時候，做父親的甚至比做母親的更關心孩子們的生活。本書不打算描述某些具體動物物種的生活細節。因此我不準備討論是什麼促使一個物種傾向於某種繁殖制度而不傾向於另一種繁殖制度。我要探討的是普遍地存在於雌雄兩性之間的差異，並說明如何解釋這些差異。我因此不想強調兩性間差異不大的那些物種；一般地說，這些物種的雌性個體喜歡採取家庭幸福策略。

首先，雄性個體往往是追求鮮艷的色彩以吸引異性，而雌性個體往往滿足於單調的色彩。兩性個體都力圖避免被捕食者吃掉，因此兩性個體

都會經受某種進化上的壓力，使它們的色彩單調化。鮮艷的色彩吸引捕食者，猶如吸引異性伴侶一樣。用基因語言來說，這意味著使個體色彩變得鮮艷的基因，比使個體色彩單調的基因，更可能被捕食者吃掉而結束生命。另一方面，促使個體具有單調色彩的基因不像促使個體具有鮮艷色彩的基因那麼容易進入下一代的體內，因為色彩單調的個體不吸引異性配偶。這樣就存在兩種相互矛盾的選擇壓力：捕食者傾向於消滅基因庫裡色彩鮮艷的基因，而性配偶則傾向於消滅色彩單調的基因。和其他許多情況一樣，有效的生存機器可以認為是兩種相互矛盾的選擇壓力之間的折衷物。眼下使我們感到興趣的是，雄性個體的最適折衷形式似乎不同於雌性個體的最適折衷形式。這種情況當然和我們把雄性個體視為下大賭注以博取巨額贏款的賭徒完全一致，因為雌性個體每

生產一個卵子，雄性個體就可以生產數以百萬計的精子，因此種群中的精子在數量上遠遠超過卵子。所以任何一個卵子比任何一個精子實現性融合 (sexual fusion) 的機會要大得多。相對而言，卵子是有價值的資源。因此，雌性個體不必像雄性個體那樣具有性吸引力就能保證它的卵子有受精的機會。一個雄性個體的生殖能力完全可以使一大群雌性個體受孕，生育出一大批子女。即使一隻雄性個體因為有了美麗的長尾巴而引來了捕食者或纏結在叢林中而過早死亡，但它在死以前可能已經繁殖了一大群子女。一隻沒有吸引力或色彩單調的雄性個體，甚至可能和一隻雌性個體同樣長壽，但它子女卻很少，因而它的基因不能世代相傳。一個雄性個體如果失去了它的不朽的基因，那它即使佔有了整個世界又將怎麼樣呢？

另一個帶有普遍性的性區別是，雌性個體在和誰交配的問題上比雄性個體更愛挑剔。不管是雌性個體還是雄性個體，為了避免和不同物種的成員交配，這種挑剔還是必要的。從各個方面來看，雜交行為是不好的。有時，像人和羊交配一樣，這種行為並不產生胚胎，因此損失不大。然而，當比較接近的物種如馬和驢雜交時，這種損失，至少對雌性配偶來說，可能是相當大的。一個騾子胚胎可能由此形成，並在它的子宮裡呆上一個月。騾子消耗母體全部親代投資的很大一部分，不僅包括通過胎盤攝取的食物，以及後來吃掉的母乳，而且最重要的是時間，這些時間本來可用於撫養其他子女的。騾子成年以後，它卻是沒有繁殖力的。這可能是因為，儘管馬和驢的染色體很相像，使它們能合作建造一個健壯的騾子軀體，但它們又不盡相像，以致不能在減數分

裂方面進行適當的合作。不管確切的原因是什麼，從母體基因的觀點來看，母體為撫育這隻騾子而花掉的非常大量的資源全部浪費了。雌驢子應當十分謹慎，和它交配的必須是一隻驢子，不是一匹馬。任何一個驢子基因如果說，「喂，如果你是雌驢，那就不管它是馬還是驢，只要它是年老的雄性個體，你都可以和它交配」，這個基因下次就可能跑到騾子的體內，結果將是死路一條。母體花在這只幼騾身上的親代投資將大大降低它養育有生殖力的驢子的能力。另一方面，如果雄性個體和其他不同物種的成員交配，它的損失不會太大，儘管它從中也得不到什麼好處。但我們卻可以認為，在選擇配偶的問題上，雄性個體不致過分苛求。凡是對這種情況進行過研究的人都會發現情況確實是如此。

即使在同一物種中，挑剔的情況還是會有的。同一血族之間的交配，和雜交一樣，可能產生不利的遺傳後果，因為在這種情況下，致命的或半致命的隱性基因獲得公然活動的機會。這種情況再次使雌性個體的損失比雄性個體大，因為母體花在某一幼兒身上的資源總是要大些。凡是存在亂倫禁忌的地方，我們可以認為雌性個體會比雄性個體更嚴格地遵守這種禁忌。如果我們假定在亂倫關係中，年齡較大的一方相對來說更有可能是主動者的話，那麼我們應該看到，雄性個體年齡比雌性個體年齡大的亂倫行為一定較雌性個體年齡比雄性個體年齡大的亂倫行為普遍，譬如說，父／女亂倫應該比母／子亂倫更普遍。兄弟／姐妹亂倫行為的普遍性介乎兩者之間。

一般地說，雄性個體比雌性個體往往有更大的亂交傾向。雌性個體只能以比較慢的速度生產有限的卵子，因此，它和不同的雄性個體進行頻繁的交配不會有什麼好處。另一方面，雄性個體每天能夠生產數以百萬計的精子，如果它利用一切機會和盡量多的雌性個體交配，它只會從中得到好處而不會有任何損失。過於頻繁的交配行為事實上對雌性個體的害處並不很大，但好處肯定也是沒有的。另一方面，雄性個體卻能樂此不疲，不管它和多少個不同的雌性個體交配。過分這個字眼對雄性個體來說沒有實際意義。

我沒有明確地提到人類，但當我們思考如本章涉及的一些有關進化的論點時，我們不可避免地要聯想到我們自己的物種和我們自己的經驗。雌性個體只有在對方在一定程度上表明能夠長期

忠貞不渝時才肯與之交配，這種做法對我們來說並不陌生。這可能說明，人類的婦女採取的是家庭幸福策略，而不是大丈夫策略。人類社會事實上大多數實行一夫一妻制。在我們自己的社會裡，父母雙方對子女的親代投資都是巨額的，而且沒有明顯的不平衡現象。母親直接為孩子們操勞，所做的工作比父親多。但父親常常以比較間接的方式辛勤工作，為孩子們提供源源不斷的物質資源。另一方面，有些人類社會有雜交習俗，而有些則實行妻妾制度。這種令人驚訝的多樣性說明，人的生活方式在很大程度上取決於文化而不是基因。然而，更大的可能性是，男人大多傾向於雜交，女人大多傾向於一夫一妻。根據進化的理論，我們也可以預見到這兩種傾向。在一些具體的社會裡，哪一種傾向佔上風取決於具體的文化環境，

正如在不同的動物物種中，要取決於具體的生態環境一樣。

我們自己的社會有一個肯定與眾不同的特點，這就是性的炫耀行為。我們已經看到，根據進化的理論，凡有不同性別個體存在的地方，喜歡炫耀的應該是男人，而女人則喜歡樸實無華。在這一點上，現代的西方男人無疑是個例外。當然，有些男人衣飾鮮艷，有些女人衣飾樸素，這也是事實。但就大多數的情況而言，在我們的社會裡，像孔雀展示尾巴一樣炫耀自己的毫無疑問是婦女，而不是男人。

面對這些事實，生物學家不得不感到疑惑，他觀察到的社會是一個女人爭奪男人而不是男人爭奪女人的社會。在極樂鳥的例子裡，我們認為雌鳥的色彩之所以樸素是因為它們不需要爭奪雄

鳥。雄鳥色彩鮮艷華麗，因為雌鳥供不應求，對雄鳥可以百般挑剔。雌極樂鳥之所以供不應求是因為卵子這種資源比精子稀少。現代的西方男性到底發生了什麼變化？男人果真成了被追求的性對象了嗎？他們真的因供不應求而能百般挑剔嗎？如果情況果真如此，那又是為什麼呢？

第十章 你為我搔癢，我就騎在你的頭上

我們已經研究了屬於相同物種的生存機器之間的相互作用——親代的、有性的以及進犯性的相互作用。不過，在動物的相互作用中，似乎還有一些令人值得注意的方面，顯然並未包括在上述三種範圍之內。許多動物所具有的群居習性就是其中一個方面。鳥、昆蟲、魚、鯨魚乃至生活在平原上的哺乳動物，活動總是集結而出，覓食一般成群結隊。這些集體中的成員通常屬於同一物

種，但也有例外情況。斑馬和角馬就常常混在一起活動，人們有時也可以看到屬於不同物種的鳥類聚集成群。

群居生活可以為一個自私個體帶來各種各樣的好處。在此，我不打算逐一羅列，只準備講幾個帶有啟發性的例子。其中我還要重提我曾在第一章裡列舉過的一些明顯的利他行為的例子，因為我說過這些例子要留待以後再解釋。這樣就必然要涉及到對群居昆蟲的討論；事實上，如果避而不談群居昆蟲，對動物利他行為的論述就不可能全面。最後，在本章拉拉雜雜的內容中，我將談到相互利他行為這個重要的概念，即「於人方便，於己方便」的原則。

動物之所以要聚居在一起，肯定是因為它們的基因從群居生活的交往中得到的好處多，而為

之付出的代價少。鬣狗成群獵食時能夠捕捉到比它們單獨活動時大得多的野獸，儘管捉到野獸後要分食，但對參加集體獵食的每一自私個體來說還是上算的。某些蜘蛛齊心協力織造一張巨大的共有的蜘蛛網，大概也是出自類似的原因。帝企鵝緊緊地擠在一起是為了取暖。這是因為相互擠在一起後，每隻企鵝暴露在外界的身體表面要比自己獨處時小得多。兩條魚在水中游時，如果一條游在另一條後面，同時保持一定的傾斜度，它就可以從前面的一條魚所激起的湍流中獲得流體動力方面的好處。這可能就是魚類成群結隊一起游的一方面的理由。如何利用湍流來減輕空氣阻力也是自行車競賽者所熟悉的一種竅門。鳥類在飛翔時組成 V 字形可能也是為了這個緣故。由于飛在最前頭的一隻鳥處於不利地位，因此這些鳥大概要競相避免擔任這個角色。很可能它們輪流

擔任這個不是出於自願的領航員。這是一種延遲的相互利他行為，這種形式的利他行為我們在本章末將加以論述。

群居生活可能帶來的好處有很多與避免給捕食者吃掉有關。漢密爾頓在一篇題為自私獸群的幾何學的論文裡精闢地提出了這種理論。為了不致引起誤會，我要強調指出，他所謂的「自私獸群」是指由「自私個體組成的獸群」。

讓我們再一次從一個簡單的「模式」講起。儘管模式是抽象的，它卻可以幫助我們理解真實的客觀世界。試設想有一群某一物種的動物正受到一隻捕食者的追捕。最靠近捕食者的那只動物往往最先受到攻擊。對捕食者來說，這種策略是合理的，因為這樣可以節約精力。但對被捕食的動物而言，這種策略卻產生了一種有趣的後果。

就是說，這群爭相逃命的動物每一隻都力圖避免處於最靠近捕食者的地位。如果這些動物老遠就發現這只捕食者，它們只要逃走就行了。即使捕食者不露聲色地突然出現，如隱藏在茂密草叢中的猛獸那樣，每隻動物還是能見機行事，盡量避免處於最接近捕食者的地位。我們可以想像，每一隻被追捕的動物周圍有一個「危險區」。在這個危險區裡，從任何一點到這只動物的距離都短於從該點到其他任何一隻動物的距離。譬如說，如果一群被追逐的動物在移動時形成一個規則的幾何圖形，彼此之間有一定的間隔，那麼，每一隻動物（除非它正好處在邊緣上）的危險區大體上是個六邊形。如果捕食者正好潛伏在個體 A 的六角形危險區內，個體 A 就有被吃掉的可能。處於獸群邊緣上的個體特別容易受到攻擊，因為它們的危險區相對地說不是一個小小的六角形，而

是有一個開口端，開口端外一片廣闊地域都是它們的危險地帶。

一個頭腦清醒的個體顯然是會盡量縮小其危險區的。它尤其盡力避免處於獸群的邊緣地位。如果它發覺已處於邊緣地位，它會立即採取行動，向中心地區移動。不幸的是，邊緣上總得有「人」，但就每一個體而言，這個「人」最好不是它！因此，一群動物在前進時，處於邊緣的個體不停地往中心移動。如果這群動物原來是鬆散的或者是七零八落的，這種向群體中心移動的結果很快就會使它們擠成一團。即使我們所講的模式開始時沒有任何聚攏的傾向，被追捕的動物開始時也是隨意分散的，但自私的動機將會促使每一個個體試圖把自己擠到其他的個體中間以縮小

各自的危險區。這樣，集群迅即形成，而且會變得越來越稠密。

在實際生活中，這種聚攏傾向顯然受到各種阻力的限制，不然的話，這些動物免不了要亂作一團，弄得精疲力盡。但這個模式還是很有意思的，因為它說明了即使是一些極其簡單的假說也可以導致動物傾向於聚攏的結論。有人提出一些比較複雜的模式。這些模式雖然具有更大的實際意義，但漢密爾頓提出的比較簡單的模式並沒有因此而減色。後者有助於我們研究動物聚攏在一起的現象。

自私的獸群這個模式本身並不容許存在合作性的相互作用。這裡沒有任何利他行為，有的只是每個個體為了私利而利用其他每一個個體。但在實際生活中常有這樣的情況：個體似乎積極地

為保護群體裡的夥伴免遭捕食者的襲擊而作出努力。說到這裡，我不禁想起鳥類的警叫聲。這種警叫聲使其他個體聞聲逃命，確實起到了警告的作用。沒有人認為發出警報的個體是「想要把捕食者的火力」引到自己身上。它僅僅讓夥伴知道出現了捕食者——也就是向它們報警。但乍看起來，這種行為本身似乎是利他性的，因為它的效果是把捕食者的注意力引到了報警者身上。我們可以根據馬勒（P. R. Marler）發現的一個事實作出間接的推論。鳥類的這種警叫聲似乎具有某種理想的物理特性：捕食者往往難以發現叫聲來自何方。如果讓一位聲學工程師設計一種捕食者難以追蹤的聲音，這種聲音很可能和許多會唱歌的小鳥的天然警叫聲相似。在自然界裡，這種警叫聲的形成肯定是自然選擇的結果。我們知道這意味著什麼。這意味著很多個體因為它們的警叫聲

未臻完善而送掉性命。因此，發出警叫聲似乎總是有危險。自私基因的理論必須證明，發出警叫聲具有一種令人信服的優點，足以抵消隨之而來的危險。

事實上這並不是十分困難的。在過去，不斷有人指出鳥類的警叫聲其實與達爾文學說「格格不入」。結果是為解釋這種現象而挖空心思，虛構各種理由已成為人們的一種遊戲。於是我們今日面對如此多的言之成理的解釋而莫衷一是。顯而易見，如果鳥群中有些個體是近親，促使個體發出警叫聲的基因在基因庫中準能興旺起來，因為得救的一些個體擁有這個基因的可能性很大。即使發出警叫聲的個體由於引來了捕食者而為這種利他行為付出高昂的代價，這樣做還是值得的。

如果你認為這種近親選擇的概念不能令人信服，那麼，供你挑選的其他理論有的是。一個對其夥伴報警的個體可以通過各種途徑獲得私利，特里弗斯為此提出五種頗有見識的想法。但下面我要談的是我自己的兩種想法，我認為它們更能使人心悅誠服。

我把第一個想法稱之為凱維（Cave）理論。凱維原來是拉丁文，意思是「當心」。在今天，小學生看見老師走近時還用這個暗號來警告其他同學。這個理論適用於採取偽裝策略的鳥類，這些鳥在面臨危險時一動不動地蹲伏在矮樹叢裡。假設有一群這樣的鳥在田野上覓食。這時一隻老鷹在遠處飛過。老鷹還沒有瞥見鳥群，因此沒有逞直飛過來。但它的銳利的目光可能隨時發現鳥群，那時它將俯衝而下，發動攻擊。如果鳥群中

一隻小鳥首先發現這隻老鷹，而其餘的鳥都還沒有發現。這隻眼快的小鳥本來可以馬上蹲下來不動，躲在草叢中。但這樣做對它並無好處，因為它的夥伴還在周圍活動，既觸目，又喧鬧。它們當中任何一隻都可能引起老鷹的注意，那時整個鳥群都要陷入危險的境地。從純粹自私的動機出發，這只發現老鷹的小鳥應當立即對它的夥伴發出嘶嘶的警告聲，讓它們馬上安靜下來，以減少它們無意中把老鷹引到它自己附近的可能性。對這隻小鳥而言，這是最好的策略。

我打算談的另一個想法可稱之為「絕對不要脫離隊伍」的理論。這個理論適用於某些物種的鳥類，它們看見捕食者走近時馬上飛走，也許飛到樹上。讓我們再設想一群在覓食的鳥群中有一隻首先發覺這只捕食者。它該怎樣行動呢？它可

以只顧自己飛走，並不警告它的夥伴。如果是這樣的話，它就要成為一隻不合群的動物，不再是一個不那麼惹人注目的鳥群中的一員。老鷹喜歡攻擊離群的鴿子，這是很多人都知道的事實。就算老鷹沒有這樣的獵食習慣，我們根據推理可以提出很多理由，說明脫離隊伍可能是一種自殺性的策略。就算它的夥伴最終還是跟它飛走，但第一個飛離地面的個體免不了暫時地擴大了它自己的危險區。不管漢密爾頓的有關理論是否正確，生活在鳥群的集體中總是有一些重要的有利條件，否則鳥類是不會過集體生活的。不論這些有利條件是什麼，第一個飛出鳥群的小鳥至少要部分地喪失這些有利條件。如果這只遵守紀律的小鳥不擅離隊伍，那它又該怎樣辦呢？或許它應該依靠集體力量所能提供的掩護，可以若無其事地繼續進行活動。但這樣風險畢竟太大。無遮無攔很容

易遭受襲擊。在樹上到底安全得多。飛到樹上確是上策，但務必使夥伴們採取一致的行動。只有這樣它才不致成為一隻脫離鳥群的孤單的小鳥，不致因此喪失集體為它提供的有利條件，同時又能夠得到飛到樹上躲起來的好處。我們在這裡再次看到，發出警叫聲所得到的是純粹的自私利益。恰爾諾夫（E. L. Charnov）和克雷布斯提出過一個有點相似的理論，他們直截了當地使用「操縱」這個詞來描繪這只發出叫聲的小鳥對其他小鳥施加的影響。這種行為已經遠遠不是純粹的、無私的利他行為了。

從表面上看，以上種種理論好像與這樣的說法有矛盾：發出警叫聲的個體把自己置於危險的境地。事實上其中並無矛盾的地方。如果它不報警反而會使它自己面臨更大的危險。有些個體因

發出警叫聲而犧牲了，尤其是容易暴露聲源的那些個體。其他一些個體則因為沒有報警而死去。鳥類在面臨危險時為什麼會發出警叫聲？人們提出很多解釋，凱維理論（Cave theory）和「絕對不要脫離隊伍」的理論不過是其中的兩個而已。

跳躍的湯姆森瞪羚又應如何解釋呢？我在第一章裡曾提到這種現象。瞪羚這種顯然是利他性的自殺行為使阿德雷感動得斷言，只有用群體選擇論才能解釋這種現象。這個課題向自私基因的理论提出了更嚴峻的挑戰。鳥類的告警聲是有效的，但它們發出信號時總是小心翼翼，盡力避免暴露自己的意圖。瞪羚的跳躍就不是這樣。它們故作姿態甚至達到惹人惱火的程度。看來瞪羚是誠心吸引捕食者的注意的，有時簡直像在戲弄這

只捕食者。這種現象導致一個既是饒有興趣的又是十分大膽的理論。斯邁思（N. Smythe）最初提出這個理論的輪廓，但最後予以邏輯發展的無疑是扎哈維。

我們可以這樣闡明扎哈維的理論。這個理論的關鍵的一點在於，瞪羚的跳躍行為絕不是發給其他瞪羚看的信號，其實是做給捕食者看的。當然，其他的瞪羚看到了這種跳躍，而且它也影響了它們的行為，不過這是附帶發生的後果。因為瞪羚的這種跳躍行為被選擇，主要是作為發給捕食者的信號。這個信號的大意是：「你看！我能跳多高！我顯然是一隻健壯的瞪羚，你抓不到我。你還是放聰明點，抓我的夥伴吧！它們沒有我跳得那麼高。」用不那麼擬人化的語言來講，促使個體跳得高而又惹人注目的基因不大可能被捕食

者吃掉，因為捕食者往往挑選那些看來容易捕獲的動物。不少哺乳類的捕食者尤其喜歡追捕年老體弱的動物。一個猛勁兒躍起的個體動物就是以誇耀的方式顯示它的年輕力壯。證諸這個理論，這種誇耀行為絕非是利他性的。我們只能說這種行為是自私性的，因為它的目的在於告訴捕食者，它應該去追逐其他動物。在某種意義上說，這好比是一場跳高比賽，看誰跳得最高，而失敗者就是捕食者選中的目標。

我說過要進一步探討的另外一個例子是蜜蜂的自殺行為。它在螫刺蜂蜜掠奪者時幾乎可以肯定要為此獻出生命。蜜蜂不過是群居性很高的一種昆蟲。其他有黃蜂、螞蟻和白蟻。我想探討的對象是一般的群居昆蟲，不僅僅是蜜蜂的敢死隊。群居昆蟲的業績是膾炙人口的，尤其是它們那種

令人驚訝的相互密切配合的行動以及明顯的利他行為。自殺性的螫刺使命體現了它們自我克制的奇蹟。在「蜜罐」蟻 (honey-pot ants) 的蟻群中，有一種等級的工蟻不做其他工作，整天吊在巢頂上，一動也不動。它們的腹部隆起，大得驚人，像個電燈泡，裡邊塞滿食物。其他的工蟻把它們當作食品庫。在我們人類看來，這種工蟻不再是作為個體而存在；它們的個性顯然是為了集體利益而受到抑制。螞蟻，蜜蜂或白蟻的群居生活體現了一種更高水平的個性。食物按極其嚴格的標準分配，我們甚至可以說它們共有一個集體的胃。它們通過化學信號，如果是蜜蜂，就通過人所共知的「舞蹈」，來互通情報。這些手段是如此之有效以致整個集體行動起來好像是一個單位，具備自己的神經系統和感覺器官。它們好像能夠通過身體的免疫反應系統所產生的選擇性

那樣來識別並驅逐外來入侵者。儘管蜜蜂不是「熱血」動物，但蜂房內相當高的溫度幾乎像人體那樣得到精確的調節。最後，同時也是非常重要的一點，這種類比可以引伸到生殖方面。在群居昆蟲的群落裡，大多數的個體是不育的職蟲。「種系」(germ line)——不朽基因的連續線——貫串在少數個體，即有生殖能力的個體之內。它們和我們精巢和卵巢裡的生殖細胞相類似。不育的職蟲和我們的肝臟、肌肉和神經細胞相類似。

只要我們接受了職蟲都不能生育這個事實，它們的自殺性行為以及其他形式的利他性或合作性行為就不會那麼令人驚訝了。一隻正常動物的軀體之所以受到操縱就是為了要生育後代以及撫養擁有同樣基因的其他個體，以保證其基因得以生存下去。為其他個體的利益而自殺和在今後生

育自己的後代兩者是不能一致的。因此，自殺性的自我犧牲行為很少進化。但工蜂從不生育自己的後代。它們的全部精力都用於照顧不屬自己後代的親屬從而保存自己的基因。一隻不育工蜂的死亡，對它自己基因的影響，宛如秋天一棵樹落下的一片樹葉對樹的基因的影響。

說到群居昆蟲就會使人情不自禁地要故弄玄虛一番，但實際上並無此必要。但研究一下自私基因的理論怎樣應用於群居昆蟲還是值得的，尤其是如何用這一理論解釋職蟲不育性這個不平凡現象的進化起源。因為這種現象似乎引起了一系列問題。

一個群居昆蟲的群落就是一個大家庭，其所有成員通常都為一母所生。職蟲很少或從不繁殖，一般分成若干明顯的等級，其中包括小職蟲、大

職蟲、兵蟲以及一些高度專業化的等級如「蜜罐」蟻等。有生殖力的雌蟲叫女王，有生殖力的雄蟲有時叫雄蜂或王。在一些較高級的群落裡，從事繁殖的雌蟲不干其他任何事情，但在繁殖後代這方面，它們卻是幹得非常出色的。它們依靠職蟲為它們提供食物和保護，職蟲也負責照管幼蟲。在某些媽蟻或白蟻的物種中，女王簡直成了一座龐大的產卵工廠，其軀體比普通的職蟲大幾百倍，幾乎不能動彈，其外形簡直不像一隻昆蟲。女王經常受到職蟲的照料，它們滿足女王在日常生活中的需要，包括提供食糧並把女王所產的卵子源源不斷地運到集體托兒所去。這樣一隻大得異常的女王如果需要離開內室，它就得騎在好幾隊工蟻背上，讓它們莊嚴堂皇地扛出去。

在第七章裡，我談過生育和撫養之間的區別。我曾說，在一般情況下，把生育和撫育結合在一起的策略能夠得以進化。在第五章裡，我們看到混合的、進化上的穩定策略可以分成兩大類型：要麼種群中每一個個體都採取混合策略，這樣個體往往能夠明智地把生育與撫養結合在一起，要麼種群分成兩種不同類型的個體，亦即我們最初設想的鷹與鴿之間取得平衡的情況。按照後一種方式取得生育與撫養兩者之間在進化上的穩定平衡，這在理論上是說得通的。就是說，種群可以分為生育者和撫養者兩部分。但只有在這樣的條件下才能保持這種進化上的穩定狀態：即被撫養者必須是撫養者的近親，其親近程度至少要像撫養者自己的後代——假設它有的話——那樣親。儘管在理論上說，進化可以沿著這個方向進行，但實際上似乎只有在群居昆蟲中才可以看到這種現象。

群居昆蟲的個體分為兩大類：生育者和撫養者。生育者是有生殖力的雄蟲及雌蟲。撫養者是職蟲——白蟻中的不育雄蟻及雌蟻，其他群居昆蟲中的不育雌蟲。這兩類昆蟲互不干擾，因此能更有效地完成自己的任務。但這裡所謂的有效是指對誰有效呢？「職蟲從中究竟可以得到什麼好處？」這個熟悉的問題是對達爾文學說提出的挑戰。

有人回答說：「沒有什麼好處」。他們認為女王至高無上，平日頤指氣使，通過化學過程操縱職蟲來滿足其私慾，驅使它們撫養其眾多的子女。我們在第八章看到過亞歷山大的「親代操縱」理論，上面講的其實就是這種理論的另一種提法。一個與此相反的提法是，職蟲「耕耘」有生殖力的母體，驅使母體提高其繁殖力，以複製

職蟲的基因。女王製造出來的生存機器肯定不是職蟲的後代，但它們都是職蟲的近親。漢密爾頓有一個獨到的見解，他認為至少在螞蟻、蜜蜂和黃蜂的群體中，職蟲同幼蟲的親緣關係事實上可能比女王同幼蟲的關係更密切！漢密爾頓以及後來的特里弗斯和黑爾，以這種觀點為指導繼續前進，終於在自私基因理論方面取得了一項最輝煌的成就。他們的推理過程是這樣的。

昆蟲中名為膜翅目的群體，其中包括螞蟻、蜜蜂和黃蜂，具有一種十分奇特的性決定體系。白蟻不屬於這種群體因而並沒有這種特性。在一個典型的膜翅目昆蟲的巢裡只有一個成熟的女王。它在年輕時飛出去交配一次，並把精子儲存在體內，以備在漫長的餘生中——十年或者更長——隨時取用。它年復一年地把精子分配給自己的卵子，

使卵子在通過輸卵管時受精。但並不是所有的卵子都能夠受精。沒有受精的卵子變成雄蟲。因此雄蟲沒有父親，它體內每一個細胞只有一組染色體（全部來自母體）而不是像我們體內那樣有兩組染色體（一組來自父體，一組來自母體）。按照第三章裡的類比說法，一隻雄性膜翅目昆蟲在它的每個細胞裡都只有每一「卷」的一份拷貝，而不是通常的兩份。

在另一方面，膜翅目雌蟲卻是正常的，因為它有父親，而且在它的每個體細胞裡有通常的兩組染色體。一隻雌蟲成長為職蟲還是女王並不取決於它的基因，而是取決於它如何成長。換句話說，每一隻雌蟲都有一組完整的成為女王的基因和一組完整的成為職蟲的基因（或者說，也有好幾組分別使之成為各種專職等級的職蟲、兵蟲等

的基因)。到底哪一組基因起決定性作用，取決於它的生活方式，尤其是取決於它攝取的食物。

儘管實際情況複雜得很，但基本情況大致如此。我們不知道這種奇特的有性生殖系統怎麼會進化的。毫無疑問，這種進化現象必然出之有因。但我們只能暫時把它當作膜翅目昆蟲的一種難以理解的現象，不管原來的理由是什麼，這種奇特的現象打亂了我們在第六章裡提到的計算親緣關係指數那套簡捷的辦法。這說明雄蟲的精子不像我們人類的精子那樣每一條都不相同，而是完全一樣的。雄蟲的每一個體細胞僅有一組基因，不是兩組。因此每一條精子必須接受完整的一組基因，而不是一部分——百分之五十，所以就一隻具體的雄蟲來說，它的全部精子都是完全一樣的。現在讓我們計算一下這種昆蟲的母子之間的親緣

關係指數，如果已知一隻雄蟲體內有基因 A，那麼它母親體內也有這個基因的可能性是多少呢？答案肯定是百分之一百，因為雄蟲沒有父親，它的全部基因都來自其母親。現在假定已知一隻雌蟲體內有基因 B，它兒子也有這個基因的可能性是百分之五十，因為它只接受了它母親一半的基因。這種說法聽起來好像自相矛盾，而事實上並沒有矛盾。雄蟲的所有基因都來自母親，而母親僅把自己的一半基因傳給兒子。這個佯謬的答案在於雄蟲體內基因的數量僅有通常的一半。那麼它們之間的「真正的」親緣關係指數是一 / 二呢還是一？我認為沒有必要為這個問題去傷腦筋。指數不過是人們為解決問題而設想的計量單位。如果在特殊情況下它的運用為我們帶來困難，我們就乾脆放棄它而重新援用基本原則。從雌蟲體內基因 A 的觀點來看，它兒子也有這個基因的可

能性是一/二。數量和它女兒一樣。因此，從雌蟲的觀點來看，它同其子女的親緣關係，如同我們人類的子女同母親的親緣關係一樣密切。

但當我們談到姐妹時，情況就變得複雜了。同胞姐妹不僅出自同一父親，而且使它們的母體受孕的兩條精子的每一個基因都是完全相同的。因此，就來自父體的基因而言，姐妹和同卵孿生姐妹一樣。如果一隻雌蟲體內有基因 A，這個基因必然來自父體或母體。如果這個基因來自母體，那麼它的姐妹也有這個基因的機會是百分之五十。但如果這個基因來自父體，那麼它的姐妹也有這個基因的機會是百分之一百。因此，膜翅目昆蟲的同胞姐妹之間的親緣關係指數不是一/二（正常的有性生殖動物都是一/二）而是三/四。

由於這個緣故，膜翅目雌蟲同它的同胞姐妹的親緣關係比它同自己的子女更密切。漢密爾頓看到了這一點，儘管他那時並沒有如此直截了當地說出來。他認為這種特殊密切的親緣關係完全可能促使雌蟲把它的母親當作一架有效的為它生育姐妹的機器而加以利用。這種為雌蟲生育姐妹的基因比直接生育自己子女的基因能更迅速地複製自己的拷貝。職蟲的不育性由此形成。膜翅目昆蟲的真正的群居性以及隨之出現的職蟲的不育性似乎獨立地進化了十一次以上，而在動物界的其餘部分中只有在白蟻身上進化過一次。想來這並不是偶然的。

不過，這裡面還有蹊蹺。如果職蟲要成功地把它們的母親當作生育姐妹的機器而加以利用，它們就必須遏制其母親為其生育相同數量的小兄

弟的自然傾向。從職蟲的觀點來看，它任何一個兄弟的體內有它的某個基因的機會只有一/四。因此，如果雌蟲得以生育同等數量的有生育能力的子女，這未必對職蟲有利，因為這樣它們就不可能最大限度地繁殖它們的寶貴的基因。

特里弗斯和黑爾認為，職蟲必然會努力影響性比率，使之有利於雌蟲。他們把菲希爾的有關最適性比率的計算方法（我們在前面一章裡談到這個方法）運用到膜翅目昆蟲這種特殊情況，重新進行了計算。結果表明，就母體而言，最適投資比率跟通常一樣是一：一，但就姐妹而言，最適比率是三：一，有利於姐妹而不利於兄弟。如果你是一隻膜翅目雌蟲，你繁殖自己基因的最有效方法是自己不繁殖，而是讓你母親為你生育有生殖能力的姐妹和兄弟，兩者的比例是三：一。

但如果你一定要繁殖自己的後代，那麼你就生育數目相同的有生育能力的兒子和女兒，這樣對你的基因最有利。

我們在上面已經看到，女王和職蟲之間的區別不在於遺傳因素。對一隻雌蟲胚胎的基因而言，它既可以成為職蟲也可以成為女王，前者「希望」性比率是三：一，而後者「希望」性比率是一：一。「希望」到底意味著什麼？它意味著如果女王生育同等比例的有生育能力的兒子和女兒，那它體內的基因就能最好地繁殖自己。但存在於職蟲體內的同一個基因如果能夠影響這個職蟲的母親，使之多生育一些女兒，這個基因就能最好地繁殖自己。要知道這種說法並無矛盾之處。因為基因必須充分利用可供其利用的一切力量。如果這個基因能夠影響一個日後肯定要變成女王的

個體的成長過程，它利用這種控制力量的最佳策略是一種情況；而如果它能夠影響一個職蟲個體成長的過程，它利用那種力量的最佳策略卻是另外一種情況。

這意味著如何利用這架生育機器引起了雙方的利害衝突。女王「努力」生育同等比例的雄蟲和雌蟲。職蟲則努力影響這些有生育能力的後代的性比率，使之形成三雌一雄的比例。如果我們這個有關職蟲利用女王作為生育機器的設想是正確的話，職蟲應該能夠使雌雄比例達到三：一。不然，如果女王果真擁有無上的權力，而職蟲不過是女王的奴隸和唯命是從的王室托兒所的「保姆」，那我們看到的應該是一：一的比率，因為這是女王「很想」實現的一個比率。在這樣一場世代之間的特殊爭鬥中，哪一方能取勝呢？這個

問題可以用實驗來證明。特里弗斯和黑爾兩人就用大量的螞蟻物種進行過這種實驗。

我們感興趣的性比率是有生殖能力的雄蟲同雌蟲的比率。它們是些體型大、有翅膀的螞蟻。每隔一定時間，它們就成群結隊從蟻穴飛出來進行交配。之後，年輕的女王可能要另外組織新的群落。為了估計性比率，有必要對這些帶翅膀的個體進行計數。要知道，在許多物種中，有生殖能力的雄蟲和雌蟲大小懸殊。這種情況使問題更加複雜。因為我們在上面一章裡已經看到，菲希爾有關最適性比率的計算方法只能嚴格地應用於對雄蟲和雌蟲進行的投資額，而不能用來計算雄蟲和雌蟲的數目。特里弗斯和黑爾考慮到了這種情況，因此在實驗時對螞蟻進行過磅。他們使用了二十個不同的螞蟻物種，並按對有生殖能力的

雄蟲和雌蟲的投資額計算性比率。他們發現雌雄比例令人信服地接近於三：一的比率，從而證實了職蟲為其自身利益而實際上操縱一切的理論。

這樣，在作為研究對象的那幾種螞蟻中，職蟻好像在這種利害衝突中「取勝」。這種情況原是不足為奇的，因為職蟲個體作為幼蟲的守護者自然比女王個體享有更多的實權。試圖通過女王個體操縱整群的基因敵不過那些通過職蟲個體操縱整群的基因。饒有興趣的是，在哪些特殊情況下女王可以享有比職蟲更大的實權呢？特里弗斯和黑爾發現可以在某種特殊情況下嚴格地考驗一下這個理論。

我們知道，某些物種的螞蟻豢養奴隸。這些役使奴隸的物種的職蟻要麼不幹任何日常工作，要麼就是幹起來也是笨手笨腳的。它們善於為捕

捉奴隸而四處出擊。這種兩軍對壘，相互廝殺的情況只見於人類和群居昆蟲。在許多螞蟻物種中有所謂兵蟻的特殊等級。它們具有特別堅硬發達的上下顎，是進行搏鬥的利器。它們專門為自己群體的利益而進攻其他蟻群。這種旨在捕捉奴隸的襲擊只不過是它們的戰爭努力中一種特殊的形式。它們向另一個物種的蟻穴發動攻擊，試圖殺死對方的進行自衛的職蟻或兵蟻，最後擄走對方的尚未孵化的幼蟲、這些幼蟲在掠奪者的蟻穴中孵化。它們並不「知道」自己已變成奴隸。它們按照固有的神經程序開始工作，完全像在自己的穴裡一樣執行職責。這些奴隸待在蟻穴裡包辦了管理蟻穴、清潔衛生、搜集糧食、照料幼蟲等各種日常工作，而那些專門捕捉奴隸的職蟻或兵蟻繼續出征以擄掠更多的奴隸。

這些奴隸當然不知道它們同女王以及它們照料的幼蟲完全沒有親緣關係，這是件好事。它們不知不覺地撫養著一批又一批新的捕捉來的奴隸兵蟻。自然選擇在影響奴隸物種的基因時，無疑有利於各種反奴隸制度的適應能力。不過，這些適應能力顯然並不是十分有效的，因為奴隸制度是一種普遍現象。

從我們目前論題的觀點來看，奴隸制度產生了一種有趣的後果。在捕捉奴隸的物種中，女王現在可以使性比率朝它「喜歡」的方向發展。這是因為它自己所生的子女，即那些專門捕捉奴隸的螞蟻不再享有管理托兒所的實權。這種實權現在操在奴隸手中。這些奴隸「以為」它們在照顧自己的骨肉兄弟姐妹。它們所做的大抵無異於它們本來在自己穴裡也同樣要做的一切，以實現

它們希望達到的有利於姐妹的三：一比例。但專門擄掠奴隸的物種的女王能夠採取種種反措施，成功地扭轉這種趨勢。對奴隸起作用的自然選擇不能抵消這些反措施，因為這些奴隸同幼蟲並無親緣關係。

讓我們舉個例子來說明這種情況。假定在任一個螞蟻物種中，女王「試圖」把雄性卵子加以偽裝，使其聞起來像雌性的卵子。在正常情況下，自然選擇對職蟻「識破」這種偽裝的任何傾向都是有利的。我們可以設想一場進化上的鬥爭的情景，女王為實現其目的不斷「改變其密碼」，而職蟻不斷進行「破譯」。在這場鬥爭中，惟能通過有生殖能力的個體把自己的基因傳遞到後代體內的數量越多，誰就能取勝。我們在上面已經看到，在正常情況下，職蟻總是取勝的一方。但

在一個豢養奴隸的物種中，女王可以改變其密碼，而奴隸職蟻卻不能發展破譯的任何能力。這是因為在奴隸職蟻體內的任何一個「有破譯能力」的基因並不存在於任何有生殖能力的個體體內，因此不能遺傳下去。有生殖能力的個體全都是屬於豢養奴隸的物種，它們同女王而不是同奴隸有親緣關係。即使奴隸的基因有可能進入任何有生殖能力的個體體內，這些個體也是來自那些被擄掠的奴隸的老家。因此，這些奴隸最多只能忙於對另一套密碼進行破譯！由於這個緣故，在一個豢養奴隸的物種中，女王因為可以隨心所欲地變更其密碼而穩操左券，絕對沒有讓任何有破譯能力的基因進入下一代的風險。

從上面這段比較複雜的論證得出的結論是，我們應該估計到在豢養奴隸的物種中，繁殖有生

殖能力的雌蟲和雄蟲的比率是一：一而不是三：一。只有在這種特殊情況下女王能夠如願以償。這就是特里弗斯和黑爾得出的結論，儘管他們僅僅觀察過兩個豢養奴隸的物種。

我必須強調指出，我在上面是按照理想的方式進行敘述的。實際生活並非如此簡單。譬如說，最為人所熟知的群居昆蟲物種——蜜蜂——似乎是完全違反「常情」的。雄蜂的數量大大超過雌蜂，無論從職蜂或從蜂后的觀點來看，這種現象都難以解釋。漢密爾頓為了揭開這個謎，他提出了一個可能的答案。他指出，當一隻女王飛離蜂房時，它總要帶走一大群隨從的職蜂，它們幫這只女王建立一個新的群體。這些職蜂從此不再返回老家，因此撫養這些職蜂的代價應該算是繁殖成本的一部分。這就是說，從蜂房每飛走一隻女王就必須

培育許多額外的職蜂來補缺。對這些額外職蜂所進行的投資應算作對有生殖能力的雌蜂的投資額的部分。在計算性比率的時候，這些額外的職蜂也應在天秤上稱份量，以求出雌蜂對雄蜂的比例。如果我們這樣理解問題的話，這個理論畢竟還是站得住腳的。

這個精巧的理論還有另外一個更加棘手的問題需要解決。在一些物種中，年輕的女王飛出去交配時，與之交配的雄蜂可能不止一隻。這意味著女王所生育的女兒之間的親緣關係平均指數小於三/四，在一些極端的例子裡，甚至可能接近一/四。有人把這種現象解釋為女王藉以打擊職蜂的一種巧妙的手段！不過這種看法似乎不合邏輯。附帶說一句，這似乎意味著女王飛出去交配時，職蜂應伴隨在側，只讓女王交配一次。但這

樣做對這些職蜂本身的基因並沒有任何好處——只有對下一代職蜂的基因有好處。每一隻職蜂所「念念不忘」的是它自身的基因。有些職蜂本來是「願意」伴隨其母親的，但它們沒有這樣的機會，因為它們當時還沒有出生。一隻飛出去交配的年輕女王是這一代職蜂的姐妹，不是它們的母親。因此，這一代職蜂是站在女王這一邊而不是站在下一代職蜂那一邊的。下一代的職蜂是她們的侄女輩。好了，說到這裡，我開始感到有點暈頭轉向。是結束這個話題的時候了。

我在描述膜翅目職蟲對其母親的行為時使用了「耕耘」的比喻。這塊田地就是基因田。職蟲利用它們的母親來生產它們自身的基因的拷貝，因為這樣比職蟲自己從事這項工作更富有成效。源源不斷的基因從這條生產流水線上生產出來，

包裝這些基因的就是稱為有生殖能力的個體。這個「耕耘」的比喻不應與群居昆蟲的另外一種可以稱為耕耘的行為混為一談。群居昆蟲早就發現，在固定的地方耕種糧食作物比狩獵或搜集糧食有效得多。而人類在很久之後才發現這個真理。

譬如說，在美洲有好幾個螞蟻物種以及與這些物種完全無關的非洲白蟻都培植「菌類植物園」。最有名的是南美洲的「陽傘蟻」（parasol ants）。這種蟻的繁殖能力特別強。有人發現有的群體其個體竟超過兩百萬個之多。它們築穴於地下，複雜的甬道和迴廊四通八達，深達十英尺以上，挖出的泥土多達四十噸。地下室內設有菌類種植園地。這種螞蟻有意識地播種一種特殊品種的菌類。它們把樹葉嚼碎，作為特殊的混合肥料進行施肥。這樣，它們的職蟻不必

直接搜尋糧食，只要搜集製肥用的樹葉就行了。這種群體的陽傘蟻吃樹葉的胃口大得驚人。這樣它們就成為一種主要的經濟作物害蟲。但樹葉不是它們的食糧，而是它們的菌類的食糧。菌類成熟後它們收穫食用，並用以飼養幼蟲。菌類比螞蟻的胃更能有效地消化吸收樹葉裡的物質。因此螞蟻就是通過這樣的過程而受益。菌類雖然被吃掉，但它們本身可能也得到好處，因為螞蟻促使它們增殖，比它們自己的孢子分散機制更有效。而這些螞蟻也為植物園「除草」，悉心照料，不讓其他品種的菌類混跡其間。由於沒有其他菌類與之競爭，螞蟻自己培植的菌類得以繁殖。我們可以說，在螞蟻和菌類之間存在某種利他行為的相互關係。值得注意的是，在與這些螞蟻完全無關的一些白蟻物種中，獨立地形成了一種非常相似的培植菌類的制度。

螞蟻有其自己的家畜和自己的農作物。蚜蟲——綠蚜蟲和類似的昆蟲——善於吮吸植物中的汁液。它們非常靈巧地把葉脈中的汁液吮吸乾淨，但消化這種汁液的效率卻遠沒有吸吮這種汁液的效率高，因此它們排泄出仍含有部分營養價值的液體。一滴一滴含糖豐富的「蜜汁」從蚜蟲的後部分泌出來，速度非常之快，有時每個蟲在一小時內就能分泌出超過其自身體重的蜜汁。在一般情況下，蜜汁像雨點一樣灑落在地面上，簡直和《舊約全書》裡提到的天賜「靈糧」一樣。但有好幾個物種的螞蟻會等在那裡，準備截獲蚜蟲排出的食糧。有些螞蟻會用觸角或腿撫摩蚜蟲的臀部來「擠奶」。蚜蟲也作出積極的反應，有時故意不排出汁液，等到螞蟻撫摩時才讓汁液滴下。如果那隻螞蟻還沒有準備好接受它的話，有時甚至把一滴汁液縮回體內。有人認為，一些蚜蟲為了更好地

吸引螞蟻，其臀部經過演化已取得與螞蟻臉部相像的外形，撫摩起來的感覺也和撫摩螞蟻的臉部一樣。蚜蟲從這種關係中得到的好處顯然是，保證安全，不受其天然敵人的攻擊。像我們牧場裡的乳牛一樣，它們過著一種受到庇護的生活。由於蚜蟲經常受到蟻群的照料。它已喪失其正常的自衛手段。有的螞蟻把蚜蟲的卵子帶回地下蟻穴，妥為照顧，並飼養蚜蟲的幼蟲。最後，幼蟲長大後又輕輕地把它們送到地面上受到蟻群保護的放牧場地。

不同物種成員之間的互利關係叫做共生現象。不同物種的成員往往能相互提供許多幫助，因為它們可以利用各自不同的「技能」為合作關係作出貢獻。這種基本上的不對稱性能夠導致相互合作的進化上的穩定策略。蚜蟲天生一副適宜於吮

吸植物汁液的口器結構，但這種口器結構不利於自衛。螞蟻不善於吮吸植物的汁液，但它們卻善於戰鬥。照料和庇護蚜蟲的螞蟻基因在基因庫中一貫處於有利地位。在蚜蟲的基因庫中，促進蚜蟲與螞蟻合作的基因也一貫處於有利地位。

互利的共生關係在動植物界中是一種普遍現象。地衣在表面上看起來同任何其他植物個體一樣。而事實上它卻是在菌類和綠海藻之間的，而且相互關係密切的共生體。兩者相依為命，棄他就不能生存。要是它們之間的共生關係再稍微密切那麼一點的話，我們就不能再說地衣是由兩種有機體組成的了。也許世界上存在一些我們還沒有辨認出來的，由兩個或多個有機體組成的共生體。說不定我們自己就是吧！

我們體內的每個細胞裡有許多稱為線粒體的微粒。這些線粒體是化學工廠，負責提供我們所需的大部分能量。如果沒有了線粒體，要不了幾秒鐘我們就要死亡。最近有人提出這樣的觀點，認為線粒體原來是共生微生物，在進化的早期同我們這種類型的細胞就結合在一起。對我們體內細胞中的其他一些微粒，有人也提出了類似的看法。對諸如此類的革命性論點人們需要有一段認識的過程，但現在已到了認真考慮這種論點的時候了。我估計我們終將接受這樣一個更加激進的論點：我們的每一個基因都是一個共生單位。我們自己就是龐大的共生基因的群體。當然現在還談不上證實這種論點的「證據」，但正如我在上面幾章中已試圖說明的那樣，我們對有性物種中基因如何活動的看法，本身其實就支持了這種論點。這個論點的另一個說法是：病毒可能就是脫

離了像我們這種「群體」的基因。病毒純由 DNA（或與之相似的自我複製分子）所組成，外面裹著一層蛋白質。它們都是寄生的。這種說法認為，病毒是由逃離群體的「叛逆」基因演化而來，它們在今天通過空氣直接從一個個體轉到另一個個體，而不是借助於更尋常的載運工具——精子和卵子。假設這種論點是正確的，我們完全可以把自已看成是病毒的群體！有些病毒是共生的，它們相互合作，通過精子和卵子從一個個體轉到另一個個體。這些都是普通的「基因」。其他一些是寄生的，它們通過一切可能的途徑從一個個體轉到另一個個體。如果寄生的 DNA 通過精子和卵子轉到另一個個體，它也許就是我在第三章裡提到的那種屬於「佯謬」性質的多餘的 DNA。如果寄生的 DNA 通過空氣或其他直接途徑轉到另一個個體，它就是我們通常所說的「病毒」。

但這些都是我們在以後要思考的問題。目前我們正在探討的問題是發生在更高一級關係上的共生現象，即多細胞有機體之間的而不是它們內部的共生現象。共生現象這個字眼按照傳統用法是指屬不同物種的個體之間的聯繫關係（associations）。不過，我們既然已經避開了「物種利益」的進化觀點，我們就沒有理由認為屬不同物種的個體之間的聯繫和屬同一物種的個體之間的聯繫有什麼不同。一般地說，如果各方從聯繫關係中獲得的東西比付出的東西多，這種互利的聯繫關係是能夠進化的。不管我們說的是同一群鬣狗中的個體，或者是完全不同的生物如螞蟻和蚜蟲，或者是蜜蜂和花朵，這一原則都普遍適用。事實上，要把確實是雙向的互利關係和純粹是單方面的利用區別開來可能是困難的。

如果聯繫的雙方，如結合成地衣的兩方，在提供有利於對方的東西的同時接受對方提供的有利於自身的東西，那我們對於這種互利的聯繫關係的進化在理論上就很容易想像了。但如果一方施惠於對方之後，對方卻遲遲不報答，那就要發生問題。這是因為對方在接受恩惠之後可能會變卦，到時拒不報答。這個問題的解決辦法是耐人尋味的，值得我們詳細探討。我認為，用一個假設的例子來說明問題是最好的辦法。

假設有一種非常令人厭惡的蟬寄生在某一物種的小鳥身上，而這種蟬又帶有某種危險的病菌。必須盡早消滅這些蟬。一般說來，小鳥用嘴梳理自己的羽毛時能夠把蟬剔除掉。可是有一個鳥嘴達不到的地方——它的頭頂。對我們人類來說這個問題很容易解決。一個個體可能接觸不到自己的

頭頂，但請朋友代勞一下是毫不費事的。如果這個朋友以後也受到寄生蟲的折磨，這時他就可以以德報德。事實上，在鳥類和哺乳類動物中，相互梳理整飾羽毛的行為是十分普遍的。

這種情況立刻產生一種直觀的意義。個體之間作出相互方便的安排是一種明智的辦法。任何具有自覺預見能力的人都能看到這一點。但我們已經學會，要對那些憑直覺看起來是明智的現象保持警覺。基因沒有預見能力。對於相互幫助行為，或「相互利他行為」中、做好事與報答之間相隔一段時間這種現象，自私基因的理論能夠解釋嗎？威廉斯在他一九六六年出版的書中扼要地討論過這個問題，我在前面已經提到。他得出的結論和達爾文的一樣，即延遲的相互利他行為在其個體能夠相互識別並記憶的物種中是可以進化

的。特里弗斯在一九七一年對這個問題作了進一步的探討。但當他進行有關這方面的寫作時，他還沒有看到史密斯提出的有關進化上穩定策略的概念。如果他那時已經看到的話，我估計他是會加以利用的，因為這個概念很自然地表達了他的思想。他提到「俘虜的窘境」——博弈論中一個人們特別喜愛的難題，這說明他當時的思路和史密斯的已不謀而合。

假設 B 頭上有一隻寄生蟲。A 為它剔除掉。不久以後，A 頭上也有了寄生蟲。A 當然去找 B，希望 B 也為它剔除掉，作為報答。結果 B 嗤之以鼻，掉頭就走。B 是個騙子。這種騙子接受了別人的恩惠，但不感恩圖報，或者即使有所報答，但做得也很不夠。和不分青紅皂白的利他行為者相比，騙子的收穫要大，因為它不花任何代價。當然，

別人為我剔除掉危險的寄生蟲是件大好事，而我為別人梳理整飾一下頭部只不過是小事一樁，但畢竟也要付出一些代價，還是要花費一些寶貴的精力和時間。

假設種群中的個體採取兩種策略中的任何一種。和史密斯所做的分析一樣，我們所說的策略不是指有意識的策略，而是指由基因安排的無意識的行為程序。我們姑且把這兩種策略分別稱為傻瓜和騙子。傻瓜為任何人梳理整飾頭部，不問對象只要對方需要。騙子接受傻瓜的利他行為，但卻不為別人梳理整飾頭部，即使別人以前為它整飾過也不報答。像鷹和鴿的例子那樣，我們隨意決定一些計算得失的分數。至於準確的價值是多少，那是無關緊要的，只要被整飾者得到的好處大於整飾者花費的代價就行。在寄生蟲猖獗的

情況下，一個傻瓜種群中的任何一個傻瓜都可以指望別人為它整飾的次數和它為別人整飾的次數大約相等。因此，在傻瓜種群中，任何一個傻瓜的平均得分是正數。事實上，這些傻瓜都幹得很出色，傻瓜這個稱號看來似乎對它們不太適合。現在假設種群中出現了一個騙子。由於它是唯一的騙子手，它可以指望別人都為它效勞，而它從不報答別人給它的好處。它的平均得分因而比任何一個傻瓜都高。騙子基因在種群中開始擴散開來。傻瓜基因很快就要被擠掉。這是因為騙子總歸勝過傻瓜，不管它們在種群中的比例如何。譬如說，種群裡傻瓜和騙子各佔一半，在這樣的種群裡，傻瓜和騙子的平均得分都低於全部由傻瓜組成的種群裡任何一個個體。不過，騙子的境遇還是比傻瓜好些，因為騙子只管撈好處而從不付出任何代價，所不同的只是這些好處有時多些，

有時少些而已。當種群中騙子所佔的比例達到百分之九十時，所有個體的平均得分變得很低：不管騙子也好，傻瓜也好，它們很多因患瘧所帶來的傳染病而死亡。即使是這樣，騙子還是比傻瓜合算。那怕整個種群瀕於滅絕，傻瓜的情況永遠不會比騙子好。因此，如果我們考慮的只限於這兩種策略，沒有什麼東西能夠阻止傻瓜的滅絕，而且整個種群大概也難逃覆滅的厄運。

現在讓我們假設還有第三種稱為斤斤計較者的策略。斤斤計較者願意為沒有打過交道的個體整飾。而且為它整飾過的個體，它更不忘記報答。可是哪個騙了它，它就要牢記在心，以後不肯再為這個騙子服務。在由斤斤計較者和傻瓜組成的種群中，前者和後者混在一起，難以分辨。兩者都為別人做好事，兩者的平均得分都同樣高。在

一個騙子佔多數的種群中，一個孤單的斤斤計較者不能取得多大的成功。它會化掉很大的精力去為它遇到的大多數個體整飾一番——由於它願意為從未打過交道的個體服務，它要等到它為每一個個體都服務過一次才能罷休。因為除它以外都是騙子，因此沒有誰願意為它服務，它也不會上第二次當。如果斤斤計較者少於騙子，斤斤計較者的基因就要滅絕。可是，斤斤計較者一旦能夠使自己的隊伍擴大到一定的比例，它們遇到自己人的機會就越來越大，甚至足以抵消它們為騙子效勞而浪費掉的精力。在達到這個臨界比例之後，它們的平均得分就比騙子高，從而加速騙子的滅亡。當騙子尚未全部滅絕之前，它們滅亡的速度會緩慢下來，在一個相當長的時期內成為少數派。因為對已經為數很少的騙子來說，它們再度碰上

同一個斤斤計較者的機會很小。因此，這個種群中對某一個騙子懷恨在心的個體是不多的。

我在描述這幾種策略時好像給人以這樣的印象：憑直覺就可以預見到情況會如何發展。其實，這一切並不是如此顯而易見。為了避免出差錯，我在計算機上模擬了整個事物發展的過程，證實這種直覺是正確的。斤斤計較的策略證明是一種進化上穩定的策略，斤斤計較者優越於騙子或傻瓜，因為在斤斤計較者佔多數的種群中，騙子或傻瓜都難以逞強。不過騙子也是 ESS，因為在騙子佔多數的種群中，斤斤計較者或傻瓜也難以逞強。一個種群可以處於這兩個 ESS 中的任何一個狀態。在較長的一個時期內，種群中的這兩個 ESS 可能交替取得優勢。按照得分的確切價值——用於模擬的假定價值當然是隨意決定的——這兩種

穩定狀態中的一種具有一個較大的「引力區」，因此這種穩定狀態因而易於實現。值得注意的是，儘管一個騙子的種群可能比一個斤斤計較者的種群更易於滅絕，但這並不影響前者作為 ESS 所處的地位。如果一個種群所處的 ESS 地位最終還是驅使它走上滅絕的道路，那麼抱歉得很，它捨此別無他途。

觀看計算機進行模擬是很有意思的。模擬開始時傻瓜佔大多數，斤斤計較者佔少數，但正好在臨界頻率之上；騙子也屬少數，與斤斤計較者的比例相仿。騙子對傻瓜進行的無情剝削首先在傻瓜種群中觸發了劇烈的崩潰。騙子激增，隨著最後一個傻瓜的死去而達到高峰。但騙子還要應付斤斤計較者。在傻瓜急劇減少時，斤斤計較者在日益取得優勢的騙子的打擊下也緩慢地減少，

但仍能勉強地維持下去。在最後一個傻瓜死去之後。騙子不再能夠跟以前一樣那麼隨心所欲地進行自私的剝削。斤斤計較者在抗拒騙子剝削的情況下開始緩慢地增加，並逐漸取得穩步上升的勢頭。接著斤斤計較者突然激增，騙子從此處於劣勢並逐漸接近滅絕的邊緣。由於處於少數派的有利地位同時因而受到斤斤計較者懷恨的機會相對地減少，騙子這時得以苟延殘喘。不過，騙子的覆滅是不可挽回的。它們最終慢慢地相繼死去，留下斤斤計較者獨佔整個種群。說起來似乎有點自相矛盾，在最初階段，傻瓜的存在實際上威脅到斤斤計較者的生存，因為傻瓜的存在帶來了騙子的短暫的繁榮。

附帶說一句，我在假設的例子中提到的不相互整飾的危險性並不是虛構的。處於隔離狀態的

老鼠往往在舌頭舔不到的頭部長出瘡來。有一次試驗表明，群居的老鼠沒有這種毛病，因為它們相互舔對方的頭部。為了證實相互利他行為的理論是正確的，我們可以進行有趣的試驗，而老鼠又似乎是適合於這種試驗的對象。

特里弗斯討論過清潔工魚（ cleaner fish）的奇怪的共生現象。已知有五十個物種，其中包括小魚和小蝦，靠為其他物種的大魚清除身上的寄生蟲來維持生活。大魚顯然因為有人代勞，為它們做清潔工作而得到好處，而做清潔工的魚蝦同時可以從中獲得大量食物。這樣的關係就是共生關係。在許多情況下，大魚張大嘴巴，讓清潔工游入嘴內，為它們剔牙，然後通過魚鰓游出，順便把魚鰓也打掃乾淨。有人認為，狡猾的大魚完全可以等清潔工打掃完畢之後把它吞掉。

不過在一般情況下，大魚總是讓清潔工游出，碰都不碰它一下。這顯然是一種難能可貴的利他行為。因為大魚平日吞食的小魚小蝦就和清潔工一樣大小。

清潔工魚具有特殊的條紋和特殊的舞姿，作為清潔工魚的標記。大魚往往不吃具有這種條紋的小魚，也不吃以這樣的舞姿接近它們的小魚。相反，它們一動不動，像進入了昏睡狀態一樣，讓清潔工無拘無束地打掃它們的外部 and 內部。出於自私基因的稟性，不擇手段的騙子總是乘虛而入。有些物種的小魚活像清潔工，也學會了清潔工的舞姿以便安全地接近大魚。當大魚進入它們預期的昏睡狀態之後，騙子不是為大魚清除寄生蟲，而是咬掉一大塊魚鱗，掉頭溜之大吉。但儘管騙子乘機搗亂，清潔工魚和它們為之服務的大

魚之間的關係，一般地說，還是融洽的，穩定的。清潔工魚的活動在珊瑚礁群落的日常生活中起著重要的作用。每一條清潔工魚有其自己的領地。有人看見過一些大魚像理髮店裡排隊等候理髮的顧客一樣排著隊伍，等候清潔工依次為它們搞清潔工作。這種堅持在固定地點活動的習性可能就是延遲的相互利他行為形成的原因。大魚能夠一再惠顧同一所「理髮店」而不必每次都要尋找新的清潔工，因此，大魚肯定感覺到這樣做要比吃掉清潔工好處大。清潔工魚本來都是些小魚，因此這種情況是不難理解的。當然，模仿清潔工的騙子可能間接地危害到真正的清潔工的利益，因為這種欺騙行為產生了一些壓力，迫使大魚吃掉一些帶有條紋的、具有清潔工那種舞姿的小魚。真正的清潔工魚堅持在固定地點營業，這樣，它們的顧客就能找上門來，同時又可以避開騙子了。

當我們把相互利他行為的概念運用於我們自己的物種時，我們對這種概念可能產生的各種後果可以進行無窮無盡的耐人尋味的猜測。儘管我也很想談談自己的看法，可是我的想像力並不比你們強。我想還是讓讀者自己以此自娛吧！

第十一章 覓母：新的複製基因

行文至此，我還沒有對人類作過殊為詳盡的論述，儘管我也並非故意迴避這個論題。我之所以使用「生存機器」這個詞，部分原因是由於，「動物」的範圍不包括植物，而且在某些人的心目中也不包括人類。我所提出的一些論點應該說確實適用於一切在進化歷程中形成的生物。如果有必要把某一物種排除在外，那肯定是因為存在某些充分的具體理由。我們說我們這個物種是獨特的，有沒有充分理由呢？我認為是有的。

總而言之，我們人類的獨特之處，主要可以歸結為一個詞：「文化」，我是作為一個科學工作者使用這個字眼的，它並不帶有通常的那種勢利的含義。文化的傳播有一點和遺傳相類似，即它能導致某種形式的進化，儘管從根本上說，這種傳播是有節制的。喬叟（Geoffrey Chaucer）不能夠和一個現代英國人進行交談，儘管他們之間有大約二十代英國人把他們連結在一起，而其中每代人都能和其上一代或下一代的人交談：就像兒子同父親說話一樣，能夠彼此了解。語言看來是通過非遺傳的途徑「進化」的，而且其速率比遺傳進化快幾個數量級。

文化傳播並不為人類所獨有。就我所知，詹金斯（P. F. Jenkins）最近提供的例子最好不過地說明了除人類之外的這種情況。新西蘭附近

一些海島上棲息著一種叫黑背鷗的鳥。它們善於歌唱。在他進行工作的那個島上，這些鳥經常唱的歌是大約九支曲調完全不同的歌曲。任何一隻雄鳥只能唱這些歌曲中的一支或少數幾支。這些雄鳥可以按鳥語的不同分為幾個群體。譬如說，由八隻相互毗鄰的雄鳥組成的一個群體，它們唱的是一首可以稱為 CC 調的特殊歌曲。其他鳥語群體的鳥唱的是不同的歌曲。有時一個鳥語群體的成員都會唱的歌曲不止一首。詹金斯對父子兩代所唱的歌曲進行了比較之後，發現歌的曲式是不遺傳的。年輕的雄鳥往往能夠通過模仿將鄰近地盤的小鳥的歌曲學過來。這種情況和我們人類學習語言一樣，詹金斯在那兒的大部分時間裡，島上的歌曲有固定的幾首，它們構成一個「歌庫」(song pool)。每一隻年輕的雄鳥都可以從這個歌庫裡選用一兩首作為自己演唱的歌曲。

詹金斯有時碰巧很走運，他目睹耳聞過這些小鳥是如何「發明」一首新歌的，這種新歌是由於它們模仿老歌時的差錯而形成。他寫道，「我通過觀察發現，新歌的產生是由於音調高低的改變、音調的重複、一些音調的省略以及其他歌曲的一些片斷的組合等各種原因——新曲調的歌是突然出現的，它在幾年之內可以穩定不變。而且，若干例子表明，這種新曲調的歌可以準確無誤地傳給新一代的歌手，從而形成唱相同歌曲的顯明一致的新群體。」詹金斯把這種新歌的起源稱作「文化突變」(cultural mutations)。

黑背鷗的歌曲確實是通過非遺傳途徑進化的。有關鳥類和猴子的文化進化還可以舉一些其他的例子，但它們都不過是趣聞而已。只有我們自己的物種才能真正表明文化進化的實質。語言僅僅

是許多例子中的一個罷了。時裝、飲食習慣、儀式和風俗、藝術和建築、工程和技術等，所有這一切在歷史的長河中不斷在進化，其方式看起來好像是高速度的遺傳進化，但實際上卻與遺傳進化無關。不過，和遺傳進化一樣，這種變化可能是漸進的。在某種意義上說，現代科學事實上比古代科學優越，這是有其道理的，隨著時間一個世紀一個世紀地流逝，我們對宇宙的認識不斷改變，而且逐步加深。我們應當承認，目前科技不斷取得突破的局面只能追溯到文藝復興時期，在文藝復興以前是一個蒙昧的停滯不前的時期。在這個時期裡，歐洲科學文化靜止在希臘人所達到的水平上。但正像我們在第五章裡所看到的那樣，遺傳進化也能以存在於一種穩定狀態同另一種穩定狀態之間的那一連串的突發現象而取得進展。

經常有人提到文化進化與遺傳進化之間的相似之處，但有時過分渲染，使之帶有完全不必要的神秘色彩。波珀爵士（Sir Karl Popper）專門闡明了科學進步與通過自然選擇的遺傳進化之間的相似之處。我甚至打算對諸如遺傳學家卡瓦利-斯福爾澤（L. L. Cavalli-Sforza）、人類學家克洛克（F. T. Cloak）和人性學家卡倫（J. M. Cullen）等人正在探討的各個方面進行更加深入的研究。

我的一些熱心的達爾文主義者同行對人類行為進了解釋，但我作為一個同樣是熱心的達爾文主義者，對他們的解釋感到並不滿意。他們試圖在人類文明的各種屬性中尋找「生物學上的優越性」。例如，部落的宗教信仰一向被認為是旨在鞏固群體特徵的一種手法，它對成群出獵的物

種特別有用，因為這種物種的個體依靠集體力量去捕捉大的、跑得快的動物。以進化論作為先人之見形成的這些理論常常含有群體選擇的性質，不過我們可以根據正統的基因選擇觀點來重新說明這些理論。在過去的幾百萬年中，人類很可能大部分時間生活在有親緣關係的小規模群體中。親屬選擇和有利於相互利他行為的選擇很可能對人類的基因發生過作用，從而形成了我們的許多基本的心理特徵和傾向。這些想法就其本身而言好像是言之成理的，但我總認為它們還不足以解釋諸如文化、文化進化以及世界各地人類各種文化之間的巨大差異等這些深刻的、難以解決的問題。它們無法解釋特恩布爾（Colin Tunlbull）描繪的烏干達的艾克（Ik of Uganda）那種極端的自私性或米德（Margaret Mead）的阿拉佩什（Arapesh）

那種溫情脈脈的利他主義。我認為，我們必須再度求助於基本原則，重新進行解釋。我要提出的論點是，要想了解現代人類的進化，我們必須首先把基因拋開，不把它作為我們的進化理論的唯一根據。前面幾章既然出自我的手筆，而現在我又提出這樣的論點似乎使人覺得有點意外。我是個達爾文主義的熱情支持者，但我認為達爾文主義的內容異常廣泛，不應局限於基因這樣一個狹窄的範圍內。在我的論點裡，基因只是起到類比的作用，僅此而已。

那麼基因到底有什麼地方是如此異乎尋常的？我們說，它們是複製基因。在人類可及的宇宙裡，物理定律應該是無處不適用的。有沒有這樣一些生物學的原理，它們可能也具有相似的普遍適用的性質？當宇航員飛到遙遠的星球去尋找生命時，

他們可能發現一些我們難以想像的令人毛骨悚然的怪物。但在一切形式的生命中——不管這些生命出現在哪裡，也不管這些生命的化學基礎是什麼——有沒有任何物質是共同一致的？如果說以硅而不是以碳，或以氨而不是以水，為其化學基礎的生命形式存在的話，如果說發現一些生物在零下一百 就燙死，如果說發現一種生命形式完全沒有化學結構而只有一些電子混響電路的話，那麼，還有沒有對一切形式的生命普遍適用的原則？顯而易見，我是不知道的。不過，如果非要我打賭不可的話，我會將賭注押在這樣一條基本原則上，即一切生命都通過複製實體的差別性生存而進化的定律。基因，即 DNA 分子，正好就是我們這個地球上普遍存在的複製實體。也可能還有其他實體。如果有的話，只要符合某些其他條件，它們幾乎不可避免地要成為一種進化過程的基礎。

但是難道我們一定要到遙遠的世界去才能找到其他種類的複製基因，以及其他種類的、隨之而來的進化現象嗎？我認為就在我們這個星球上，最近出現了一種新型的複製基因。它就在我們眼前，不過它還在幼年時代，還在它的原始湯裡笨拙地漂流。但它正在推動進化的進程。速度之快已為原來的基因所望塵莫及。

這種新湯就是人類文化的湯。我們需要為這個新的複製基因取一個名字。這個名字要能表達作為一種文化傳播單位或模仿單位的概念。

「Mimeme」這個詞出自一個恰當的希臘詞詞根，但我希望有一個單音節的詞，聽上去有點像「gene」（基因）。如果我把「mimeme」這個詞縮短成為meme（覓母），切望我的古典派朋友們多加包涵。我們既可以認為meme與

「memory」（記憶）有關，也可以認為與法語 Meme（同樣的）有關，如果這樣能使某些人感到一點慰藉的話。這個詞念起來應與「cream」合韻。

調子、概念、妙句、時裝、制鍋或建造拱廊的方式等都是覓母。正如基因通過精子或卵子從一個個體轉到另一個個體，從而在基因庫中進行繁殖一樣，覓母通過從廣義上說可以稱為模仿的過程從一個腦子轉到另一個腦子，從而在覓母庫中進行繁殖。一個科學家如果聽到或看到一個精采的觀點，他把這一觀點傳達給他的同事和學生。他寫文章或講學時也提及這個觀點。如果這個觀點得以傳播，我們就可以說這個觀點正在進行繁殖，從一些人的腦子散佈到另一些人的腦子。正如我的同事漢弗萊（N. K. Humphrey）對本章

一份初稿的內容進行概括時精闢地指出，「——覓母應該看成是一種有生命力的結構，這不僅僅是比喻的說法，而是有其學術含義的。當你把一個有生命力的覓母移植到我的心田上，事實上你把我的腦子變成了這個覓母的宿主，使之成為傳播這個覓母的工具，就像病毒寄生於一個宿主細胞的遺傳機制一樣。這不僅僅是一種講法——譬如說，『死後有靈的信念』這一覓母事實上能夠變成物質。它作為世界各地人民的神經系統裡的一種結構，千百萬次地取得物質力量。」

讓我們研究一下上帝這個概念。我們不知道它最初是怎樣在覓母庫中產生的。它大概經過許多次的獨立「突變」過程才出現的。不管怎樣，上帝這個概念確實是非常古老的。它怎樣進行自身複製呢？它通過口頭的言語和書面的文字，在

偉大的音樂和偉大的藝術的協助下，進行複製傳播。它為什麼會具有這樣高的生存價值呢？你應當記住，這裡的「生存價值」不是指基因在基因庫裡的價值，而是指覓母在覓母庫裡的價值。這個問題的真正含義是，到底是什麼東西賦予了上帝這一概念在文化環境中的穩定性和外顯率（penetration）？上帝覓母在覓母庫裡的生存價值來自它具有的巨大的心理號召力。上帝這一概念對於有關生存的一些深奧而又使人苦惱的問題提供了一個表面上好像是言之有理的答案。它暗示今世的種種不公平現象可以在來世中得到改正。上帝伸出了「永恆的雙臂」來承受我們人類的種種缺陷，宛如醫生為病人開的一味安慰劑，由於精神上的作用也會產生一定的效果。上帝這個偶像之所以為人們樂於接受並一代一代地在人們腦子裡複製傳播，其部分理由即在於此。我們

可以說，在人類文化提供的環境中，上帝這個形象，通過具有很高生存價值或感染力的覓母形式，是存在的。

我的一些同事對我說，我這種關於上帝覓母的生存價值的說法是以未經證實的假設作為論據的。歸根到底，他們總是希望回到「生物學上的優越性」上去。對他們而言，光說上帝這個概念具有「強大的心理號召力」是不夠的。他們想知道這個概念為什麼會有如此強大的心理號召力。心理號召力是指對腦子的感召力，而腦子的形成又是基因庫裡基因自然選擇的結果。他們企圖找到這種腦子促進基因生存的途徑。

我對這種態度表示莫大的同情，而且我毫不懷疑，我們生就現在這個模樣的腦子確實具有種種遺傳學上的優越性。但我認為，我的這些同事

如果仔細地研究一下他們自己的假設所根據的那些基本原則，他們就會發現，他們和我一樣都在以未經證實的假設作為論據。從根本上說，我們試圖以基因的優越性來解釋生物現象是可取的作法，因為基因都能複製。原始湯一具備分子能夠進行自身複製的條件，複製基因就開始繁盛了起來。三十多億年以來，DNA 始終是我們這個世界上值得一提的唯一的複製基因。但它不一定要永遠享有這種壟斷權。新型複製基因能夠進行自我複製的條件一旦形成，這些新的複製基因必將要開始活動，而且開創其自己的一種嶄新類型的進化進程。這種新進化發軔後，它完全沒有理由要從屬於老的進化。原來的基因選擇的進化過程創造了腦子，從而為第一批覓母的出現準備了「湯」。能夠進行自我複製的覓母一問世，它們自己所特有的那種類型的進化就開始了，而且速

度要快得多。遺傳進貨的概念在我們生物學家的腦子裡已根深蒂固，因此我們往往會忘記，遺傳進化只不過是許多可能發生的進化現象之中的一種而已。

廣義地說，覓母通過模仿的方式得以進行自我複製。但正如能夠自我複製的基因也並不是都善於自我複製，同樣，覓母庫裡有些覓母比另外一些覓母能夠取得較大的成功。這種過程和自然選擇相似。我已具體列舉過一些有助於提高覓母生存價值的各種特性。但一般地說，這些特性必然和我們在第二章裡提到過的複製基因的特性是一樣的：長壽、生殖力和精確的複製能力。相對而言，任何一個覓母拷貝是否能夠長壽可能並不重要，這對某一個基因拷貝來說也一樣。「美好的往日」這個曲調拷貝縈繞在我的腦際，但我的

生命結束之日，也就是我腦子裡的這個曲調終了之時。印在我的一本《蘇格蘭學生歌曲集》裡的這同一首曲調的拷貝會存在得久些，但也不會太久。但我可以預期，縈繞於人們腦際或印在其他出版物上的同一曲調的拷貝就是再過幾個世紀也不致湮滅。和基因的情況一樣，對某些具體的拷貝而言，生殖力比長壽重要得多。如果說覓母這個概念是一個科學概念，那麼它的傳播將取決於它在一群科學家中受到多大的歡迎。它的生存價值可以根據它在連續幾年的科技刊物中出現的次數來估算。如果它是一個大眾喜愛的調子，我們可以從街上用口哨吹這個調子的行人的多寡來估算這個調子在覓母庫中擴散的程度。如果它是女鞋式樣，我們可以根據鞋店的銷售數字來估計。有些覓母和一些基因一樣，在覓母庫中只能在短期內迅猛地擴散，但不能持久。流行歌曲和高跟

鞋就屬這種類型。其他如猶太人的宗教律法等可以流傳幾千年，歷久不衰，這通常是由於見諸文字記載的東西擁有巨大的潛在永久性。

說到這裡，我要談談成功的複製基因的第三個普遍的特性：精確的複製能力。關於這一點，我承認我的論據不是十分可靠的。乍看起來，覓母好像完全不是能夠精確進行複製的複製基因。每當一個科學家聽到一個新的概念並把它轉告給其他人的時候，他很可能變更其中的某些內容。我在本書中很坦率地承認特里弗斯的觀點對我的影響非常之大。然而，我並沒有在本書中逐字逐句地照搬他的觀點。將其內容重新安排揉和適應我的需要，有時改變其著重點，或把他的觀點和我自己的或其他的想法混合在一起。傳給你的覓母已經不是原來的模樣。這一點看起來和基因傳

播所具有的那種顆粒性的 (particulate) 、全有或全無的遺傳特性大不相同。看來覓母傳播受到連續發生的突變以及相互混合的影響。

不過，這種非顆粒性表面現象也可能是一種假象，因此與基因進行類比還是能站得住腳的。如果我們再看一看諸如人的身長或膚色等許多遺傳特徵，似乎不像是不可分割和不可混合的基因發揮作用的結果。如果一個黑人和一個白人結婚，這對夫婦所生子女的膚色既不是黑色也不是白色，而是介乎兩者之間。這並不是說有關的基因不是顆粒性的。事實是，與膚色有關的基因是如此的，而且每一個基因的影響又是如此的小，以致看起來它們是混合在一起了。迄今為止，我對覓母的描述可能給人以這樣的印象，即一個覓母單位的組成好像是一清二楚的。當然事實上，還遠

遠沒有弄清楚。我說過一個調子是一個覓母，那麼，一支交響樂又是什麼呢？它是由多少覓母組成的呢？是不是每一個樂章都是一個覓母，還是每一個可辨認的旋律，每一小節，每一個和音或其他什麼都算一個覓母呢？

在這裡，我又要求助於我在第三章裡使用過的方法。我當時把「基因復合體」（gene complex）分成大的和小的遺傳單位，單位之下再分單位。基因的定義不是嚴格地按全有或全無的方式制定的，而是為方便起見而劃定的單位，即染色體的一段，其複製的精確性足以使之成為自然選擇的一個獨立存在的單位。如果貝多芬的第九交響樂中某一短句具有與眾不同的特色，使人聽後難以忘懷，因此值得把它從整個交響樂中抽出，作為某個令人厭煩的歐洲廣播電台的呼號，

那麼，在這個意義上說，可稱之為一個覓母。附帶說一句，這個呼號已大大削弱了我對原來這部交響樂的欣賞能力。

同樣，當我們說所有的生物學家當今都篤信達爾文學說的時候，我們並不是說每一個生物學家都有一份達爾文本人說過的話的拷貝原封不動地印在他的腦海中。每一個人都有其自己的解釋達爾文學說的方式。他很可能是從比較近代的著作裡讀到達爾文學說的，而並沒有讀過達爾文本人在這方面的原著。達爾文說過的東西，就其細節而言，有很多是錯誤的。如果達爾文能看到我這本拙著，他或許辨別不出其中哪些是他原來的理論。不過我倒希望他會喜歡我表達他的理論的方式。儘管如此，每一個理解達爾文學說的人的腦海裡都存在一些達爾文主義的精髓。不然的話，

所謂兩個人看法一致的說法似乎也就毫無意義了。我們不妨把一個「概念覓母」看成是一個可以從一個腦子傳播到另一個腦子的實體。因此，達爾文學說這一覓母就是一切懂得這個學說的人在腦子中共有的概念的主要基礎。按定義說，人們闡述這個學說的不同方式不是覓母的組成部分。如果達爾文學說能夠再分割成小一些的組成部分，而有些人相信 A 部分而不相信 B 部分，另一些人相信 B 部分而不相信 A 部分，這樣，AB 兩部分應該看成是兩個獨立的覓母。如果相信 A 部分的人大部同時相信 B 部分——用遺傳的術語來說，這些覓母是密切連鎖在一起的——那麼，為了方便起見，可以把它們當作一個覓母。

讓我們把覓母和基因的類比繼續進行下去。我在這本書中自始至終強調不能把基因看作是自

覺的、有目的的行為者。可是，盲目的自然選擇使它們的行為好像帶有目的性。因此，用帶有目的性的語言來描繪基因的活動，正如使用速記一樣有其方便之處。例如當我們說「基因試圖增加它們在未來基因庫中的數量」，我們的真正意思是「凡是由於基因本身的行為而使自己在未來的基因庫中的數量增加，這樣的基因往往就是我們在這個世界上所看到的那些發生作用的基因。」正如我們為了方便起見把基因看成是積極的、為其自身的生存進行有目的的工作的行為者，我們同樣可以把覓母視為具有目的性的行為者。基因也好，覓母也好，都沒有任何神秘之處。我們說它們具有目的性不過是一種比喻的說法。我們已經看到，在論述基因的時候，這種比喻說法是有成效的。我們對基因甚至用了「自私」、「無情」這樣的詞彙。我們清楚地知道，這些說法僅

僅是一種比喻的說法。我們是否可以本著同樣的精神去尋找自私的、無情的覓母呢？

這裡牽涉到有關競爭的性質這樣一個問題。凡是存在有性生殖的地方，每一個基因都特別同它的等位基因進行競爭，這些等位基因就是它們與之爭奪染色體上同一位置的對手。覓母似乎不具備相當於染色體的東西，也不具備相當於等位基因的東西。我認為在某種微不足道的意義上來說，許多概念可以說是具有「對立面」的。但一般地說，覓母和早期的複製分子相似，它們在原始湯中渾渾沌沌地自由漂蕩，而不像現代基因那樣，在染色體的隊伍裡整齊地配對成雙。那麼這樣說來，覓母究竟如何在相互競爭？如果它們沒有等位覓母，我們能說它們「自私」或「無情」

嗎？回答是我們可以這麼說，因為在某種意義上說，覓母之間可能進行某種類型的競爭。

任何一個使用數字計算機的人都知道計算機的時間和記憶存儲空間是非常寶貴的。在許多的大型計算機中心，這些時間和空間事實上是以金額來計算成本的。或者說，每個計算機使用者可以分配到一段以秒計算的時間和一部分以「字數」計算的空間。覓母存在於人的腦子裡，腦子就是計算機。時間可能是一個比存儲空間更重要的限制因素，因此是激烈競爭的對象。人的腦子以及由其控制的軀體，只能同時進行一件或少數幾件工作。如果一個覓母要控制人腦的注意力，它必須為此排除其他「對手」覓母的影響。成為覓母競爭對象的其他商品是無線電和電視時間、廣告面積、報紙版面以及圖書館裡的書架面積。

我們在第三章裡已經看到，基因庫裡可以產生相互適應的基因復合體。與蝴蝶模擬行為有關的一大組基因在同一條染色體上如此緊密相連，以致我們可以把它們視為一個基因。在第五章，我們談到一組在進化上穩定的基因這個較為複雜的概念。在肉食動物的基因庫裡，相互配合的牙齒、腳爪、腸胃以及感覺器官得以形成，而在草食動物的基因庫裡，出現了另一組不同的穩定特性。在覓母庫裡會不會出現類似的情況呢？譬如說，上帝覓母是否已同其他的覓母結合在一起，而這種結合的形式是否有助於參加這些結合的各個覓母的生存？也許我們可以把一個有組織的教堂，連同它的建築、儀式、律法、音樂、藝術以及成文的傳統等視為一組相互適應的、穩定的、相輔相成的覓母。

讓我舉一個具體的例子來說明問題。教義中有一點對強迫信徒遵守教規是非常有效的，那就是罪人遭受地獄火懲罰的威脅。很多小孩，甚至有些成年人都相信，如口果他們違抗神父的規定，他們死後要遭受可怕的折磨。這是一種惡劣透頂的騙取信仰的手段，它在整個中世紀，甚至直至今今天，為人們帶來心理上的極大的痛苦。但這種手段非常有效。這種手段可能是一個受過深刻心理學訓練，懂得怎樣灌輸宗教信仰的馬基雅維裡式的牧師經過深思熟慮的傑作。然而，我懷疑這些牧師是否有這樣聰明。更為可能的是，不具自覺意識的覓母由於具有成功的基因所表現出的那種虛假的冷酷性，而保證了自身的生存。地獄火的概念只不過是由於具有深遠的心理影響，而取得其固有的永恆性。它和上帝覓母連結在一起，

因為兩者互為補充，在覓母庫中相互促進對方的生存。

宗教覓母復合體的另一個組成部分稱為信仰。這裡指的是盲目的信仰，即在沒有確鑿的證據的情況下，或者甚至在相反的證據面前的信仰。人們講述過多疑的托馬斯的故事，並不是為了讓我們讚美托馬斯，而是讓我們通過對比來讚美其他的使徒。托馬斯要求看到證據。對某些種類的覓母來說，沒有什麼東西比尋求證據的傾向更加危險了。其他的使徒並不需要什麼證據，而照樣能夠篤信無疑，因此這些使徒被捧出來作為值得我們做倣的對象。促使人們盲目信仰的覓母以簡單而不自覺的辦法阻止人們進行合理的調查研究，從而取得其自身的永恆性。

盲目信仰的人什麼事都幹得出。如果有人相信另一個上帝，或者即使他也相信同一個上帝，但膜拜的儀式不同，盲目信仰可以驅使人們判處這個人死刑。可以把他釘死在十字架上，可以把他燒死在火刑柱上，可以用十字軍戰士的利劍刺死他，也可以在貝魯特的街頭槍決他，或者在貝爾法斯特的酒吧間裡炸死他。促使人們盲目信仰的覓母有其自己的冷酷無情的繁殖手段。這對愛國主義的和政治上的盲目信仰以及宗教上的盲目信仰都是一樣的。

覓母和基因常常相互支持、相互加強。但它們有時也要發生矛盾。例如獨身主義大概是不能遺傳的。促使個體實行獨身主義的基因在基因庫裡肯定沒有出路，除非在十分特殊的情況下，如在群居昆蟲的種群中。然而，促使個體實行獨身

主義的覓母在覓母庫裡是能夠取得成功的。譬如說，假使一個覓母的成功嚴格地取決於人們需要多少時間才能把這個覓母主動地傳播給其他人。那麼從覓母的觀點來看，把時間化在其他工作上而不是試圖傳播這個覓母的行為都是在浪費時間。收師在小伙子尚未決定獻身於什麼事業的時候就把獨身主義的覓母傳給他們。傳播的媒介是人的各種影響，口頭的言語，書面的文字和人的榜樣等等。現在，為了便於把問題辨明，讓我們假定這樣的情況：某個牧師結了婚，結婚生活削弱了他影響他的教徒的力量，因為結婚生活佔據了他一大部分時間和精力。事實上，人們正是以這種情況作為正式的理由要求做牧師的必須奉行獨身主義。如果情況果真是這樣，那麼促使人們實行獨身主義的覓母的生存價值要比促使人們結婚的覓母的生存價值大。當然，對促使人們實行獨身

主義的基因來說，情況恰恰相反。如果牧師是覓母的生存機器，那麼，獨身主義是他應擁有的一個有效的屬性。在一個由相互支持的各種宗教覓母組成的巨大復合體中，獨身主義不過是一個小夥伴而已。

我猜想，相互適應的覓母復合體和相互適應的基因復合體具有同樣的進化方式。自然選擇有利於那些能夠為其自身利益而利用其文化環境的覓母。這個文化環境包括其他的覓母，它們也是被選擇的對象。因此，覓母庫逐漸取得一組進化上穩定的屬性，這使得新的覓母難以入侵。

我在描述覓母的時候可能消極的一面講得多些，但它們也有歡樂的一面。我們死後可以遺留給後代的東西有兩種：基因和覓母。我們是作為基因機器而存在的，我們與生俱來的任務就是把

我們的基因一代一代地傳下去。但我們在這個方面的功績隔了三代就被人忘懷。你的兒女，甚至你的孫子或孫女可能和你相像，也許在臉部特徵方面，在音樂才能方面，在頭髮的顏色方面等等。但每過一代，你傳給後代的基因要減少一半。這樣下去，不消多久，它們所佔的比例會越來越小，直至達到無足輕重的程度。我們的基因可能是不朽的，但體現在我們每一個人身上的基因集體遲早要消亡。伊麗莎白二世是征服者英王威廉一世的直系後裔。然而在她身上非常可能找不到一個來自老國王的基因。我們不應指望生殖能帶來永恆性。

但如果你能為世界文明作出貢獻，如果你有一個精闢的見解或作了一個曲子，發明了一個火花塞，寫了一首詩，所有這些都能完整無損地流

傳下去。即使你的基因在共有的基因庫裡全部分解後，這些東西仍能長久存在，永不湮滅。蘇格拉底在今天的世界上可能還有一兩個活著的基因，也可能早就沒有了，但正如威廉斯所說的，誰對此感到興趣呢？蘇格拉底、萊奧納多、哥白尼、馬可尼等人的覓母復合體在今天仍盛行於世，歷久而彌堅。

不管我提出的覓母理論帶有多大的推測性，其中有一點卻是非常重要的，在此我想再次強調一下。當我們考慮文化特性的進化以及它們的生存價值時，我們有必要弄清楚，我們所說的生存指的是誰的生存。我們已經看到，生物學家習慣於在基因的水平上（或在個體、群體或物種的水平上，這要看各人的興趣所在）尋求各種有利條件。我們至今還沒有考慮過的一點是，一種文化

特性可能是按其自己的方式形成的。理由很簡單，因為這種方式對其自身有利。

我們無需尋求如宗教、音樂、祭神的舞蹈等種種特性在生物學上的一般生存價值，儘管這些價值也可能存在。基因一旦為其生存機器提供了能夠進行快速模仿活動的頭腦，覓母就會自動地接管過來。我們甚至不必假定模仿活動具有某種遺傳上的優越性，儘管這樣做肯定會帶來方便。必不可少的條件是，腦子應該能夠進行模仿活動：那時就會形成充分利軍這種能力的覓母。

現在我就要結束新複製基因這個論題，並以審慎的樂觀口吻結束本書。人類的一個非凡的特徵——自覺的預見能力——可能歸因於覓母的進貨，也可能與覓母無關。自私的基因（還有，如果你不反對我在本章所作的推測，覓母）沒有預見能

力。它們都是無意識的、盲目的複製基因。它們進行自身複製，這個事實，再加上其他一些條件，意味著不管願意不願意，它們將趨向於某些特性的進化過程。這些特性，在本書的特殊意義上說，可以稱為是自私的。我們不能指望，一個簡單的複製實休，不管是基因或是覓母，會放棄其短期的自私利益，即使從長遠觀點來看，它這樣做也是合算的。我們在有關進犯性行為的一章裡已看到這種情況。即使一個「鴿子集團」對每一個個體來說比進化上的穩定策略來得有利，自然選擇還是有利於 ESS。

人類可能還有一個非凡的特徵——表現真誠無私的利他行為的能力。我但願如此，不過我不準備就這一點進行任何形式的辯論，也不打算對這個特徵是否可以歸因於覓母的進化妄加猜測。我

要說明的一點是，即使我們著眼於陰暗面而假定人基本上是自私的，我們的自覺的預見能力——我們在想像中模擬未來的能力——能夠防止我們縱容盲目的複製基因而幹出那些最壞的、過分的自私行為。我們至少已經具備了精神上的力量去照顧我們的長期自私利益而不僅僅是短期自私利益。我們可以看到參加「鴿手集團」所能帶來的長遠利益，而且我們可以坐下來討論用什麼方法能夠使這個集團取得成功。我們具備足夠的力量去抗拒我們那些與生俱來的自私基因。在必要時，我們也可以抗拒那些灌輸到我們腦子裡的自私覓母。我們甚至可以討論如何審慎地培植純粹的、無私的利他主義——這種利他主義在自然界裡是沒有立足之地的，在世界整個歷史上也是前所未有的。我們是作為基因機器而被建造的，是作為覓母機器而被培養的，但我們具備足夠的力量去反對我

們的締造者。在這個世界上，只有我們，我們人類，能夠反抗自私的複製基因的暴政。