som är sociobiologins ankare. Etologin har visat en benägenhet till terminologisk yvighet med sina "fixed action patterns"[5], "innate releasing mechanisms", "action specific energy" etc., som tyvärr låter mer imponerande än de är. Lorenz' "hydrauliska instinktsteori" har inte varit till någon större glädje. Dålig evolutionsteoretisk skolning har ofta lett till lösligt tal, t. ex. att djur handlar "för artens bästa" o. dyl. Den grymme Wilson spår att både den jämförande psykologin och etologin kommer att ätas upp av neuro- och sinnesfysiologi från ena sidan och sociobiologi från den andra. Hans summering lyder: "The future, it seems clear, cannot be with the ad hoc-terminology, crude models, and curve-fitting that characterize most of contemporary ethology and comparative psychology". (*Sociobiology,* s. 6.)

Etologin har varit ojämförligt mycket mer fruktbar än jämförande psykologi och huvudparten psykologisk forskning över huvud taget. Etologerna har gett oss de första naturalistiska djurstudierna värda namnet. Utan den skatt av rigoröst observerat naturligt beteende, som etologerna ackumulerat under årens lopp, skulle sociobiologin med all sin relativa teoretiska sofistikation hänga helt och hållet i luften.

Bortsett från klassikerna av von Frisch, Lorenz och Tinbergen kan I. Eibl-Eibesfeldts *Ethology, the Biology of Behavior,* 1975, anbefallas. Den ger en bra sammanfattning och översikt av modern etologi. På svenska finns Eric Fabricius' utmärkta introduktion *Jämförande etologi,* 1973. En kort, men användbar historik finns i W. H. Thorpes *The Origins and Rise of Ethology,* 1979. Den nya underdisciplinen humanetologi har ägnats en fet och ojämn samlingsvolym kallad *Human Ethology: Claims and Limits of a New Discipline* redigerad av von Cranach m. fl., 1979. H Callans *Ethology and Society,* 1970, är en socialantropologisk kritik av etologins relevans när det gäller att beskriva mänskligt beteende: den kan betraktas som en modest förövning till kultur- och socialantropologernas ymniga invändningar mot sociobiologernas pretentioner.

SOCIOBIOLOGI

Terminologi

I den allmänna debatten har ordet sociobiologi bara förekommit sedan 1975, då Wilsons mastodontvolym med samma namn en

EDWARD O. WILSON
Foto Dorothy I. Crossley.

gång för alla satte begreppet på kartan. Själva termen myntades 1946 av etologen John P. Scott. (1948 använde antropologen och lingvisten C. F. Hockett termen oberoende av Scott.) Under 50-talet föreslog Scott, som var sekreterare i den inflytelserika "Committee for the Study of Animal Behavior", mer officiellt att "sociobiologi" borde begagnas för att beskriva en interdisciplinär vetenskap omfattande biologi (i synnerhet ekologi och fysiologi), psykologi och sociologi. 1950—70 användes "sociobiologi" sporadiskt i den vetenskapliga litteraturen tillsammans med analoga termer som "biosociologi" och "djursociologi".

Slutkapitlet i Wilsons *The Insect Societies,* 1971, bär rubriken *The Prospect for a Unified Sociobiology.* Han skriver: "När samma parametrar och kvantitativa teori begagnas för att analysera både

termitkolonier och flockar av rhesusapor, kommer vi att ha en enad sociobiologisk vetenskap ... Formulerandet av en sociobiologisk teori är, enligt min uppfattning, ett av de stora lösbara biologiska problemen under de närmaste 20 eller 30 åren." (S. 458.)

Wilson hade till egen belåtenhet löst problemet fyra år senare, då den nya disciplinen sjösattes under blandade hurra- och burop. I England, sociobiologins andra hemland, lånar man ogärna neologismer från barbarerna i västerled, utan föredrar, antagligen fåvitskt, att kalla den inhemska varianten "behavioural ecology". Vilka den unga vetenskapens framtida öden än må bli lär den få flyta eller sjunka under sociobiologisk flagg och med E. O. Wilson som permanent galjonsfigur. Wilson är sociobiologins främste profet och lärdaste encyklopediker, om än inte dess mest originelle tänkare eller främste analytiker.

Från gruppselektion till själviska gener

> The facts demonstrate unequivocally that adaptions have arisen, capable of modifying the fitness of the individual in the overriding interests of group survival. To deny this, it seems to me, is to bury one's head in the sand.
> (*V. C. Wynne-Edwards,* 1968, cit. efter A. H. Halsey, 1977.)

Den kritiska granskning av evolutionsteorin, med följande teoretiska omorientering, som bl. a. resulterade i sociobiologi, kan med något godtycke dateras till 1962. Då publicerade den engelske ekologen V. C. Wynne-Edwards ett 650-sidigt opus med titeln *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour.* Han framlade där en lika fantasieggande som förbluffande tes, nämligen att individuella djur beter sig så att deras aktiviteter gynnar den grupp de tillhör. Han menade att populationer som på ett odisciplinerat sätt överexploaterar sina födoresurser löper stor risk att dö ut. Därför måste evolutionen ha frambringat adaptioner som gör att populationer utövar kontroll över sin konsumtion av livsviktiga resurser.

Den kritiska mekanismen för att upprätthålla jämvikten (homeostas genom negativ feed-back) var enligt Wynne-Edwards födelsekontroll. Nativiteten begränsas genom att vissa individer lever i celibat, andra uppskjuter fortplantningen, minskar kullstorleken, ökar intervallet mellan kullarna etc., med det goda resultatet att

överbefolkning förebyggs. Denna tilltalande idé (precis vad mänskligheten borde göra, men inte gör) förutsätter en hög grad av självuppoffring från de individer som *altruistiskt* begränsar sin fortplantning *för gruppens bästa.*

Wynne-Edwards försökte komma förbi denna svårighet genom att postulera en gruppselektion, varigenom altruistiska beteenden kunde väljas ut därför att de tillförde den grupp som altruisten ingår i tillräckligt stora urvalsfördelar för att kompensera den solidariska individens förlust av "darwinian fitness". Wynne-Edwards illustrerade sin tes med ett väldigt faktamaterial, hämtat från hela djurriket. Hans kätterska idéer tvingade biologerna att tänka igenom evolutionsteorin ordentligt. Framför allt gällde det att fastslå vilken den avgörande enhet är som det naturliga urvalet verkar på — populationen (gruppen), individen eller vad?

Darwinismen hade alltid präglats av en viss suddighet på denna grundläggande punkt. Det är lätt att säga "survival of the fittest", det är betydligt knepigare att besvara motfrågan "the fittest what"? På det hela taget är det dock klart att klassisk darwinism baseras på individers differentiella fortplantningsresultat, trots förekommande slappa formuleringar av "för artens bästa"-typ. Wynne-Edwards' ledande kritiker var G. C. Williams. Denne gav 1966 ut en bok som blivit något av en bibel för den nya biologin: *Adaption and Natural Selection,* med undertiteln A Critique of some Current Evolutionary Thought.

Summan av hans och andra kritikers invändningar är att Wynne-Edwards' teori visserligen är teoretiskt möjlig, men ytterst osannolik av följande skäl:

a) Om gruppen är urvalets viktigaste enhet, måste vissa grupper dö ut snabbare än andra. I praktiken dör grupper inte ut tillräckligt snabbt för att göra gruppselektionen till en väsentlig faktor i utvecklingen. Individen dör snabbare än gruppen, därför måste individuell selektion vara den dominerande faktorn.

b) Om gruppselektionen skall kunna fungera, måste grupperna leva isolerade från varandra — annars finns det inget som hindrar självska individer från att invadera en altruistisk grupp. Väl där kommer inkräktarens genotyp att sprida sig som en löpeld. I naturen är sådan isolering grupper emellan ovanlig. Det är viktigt att inse att vi här har att göra med en biologiskt-logisk asymmetri; *en altruistisk grupp kan alltid "besmittas" av en egoistisk immi-*

grant eller mutant och kommer då att övergå från altruism till egoism. Motsatsen gäller inte — självviska grupper är immuna mot altruistiska invasioner och mutationer. För att gruppselektionshypotesen skall fungera måste man göra extrema och orealistiska antaganden, främst rörande den hastighet med vilken grupper likvideras.

Senare datasimuleringar (Uyenoyama M. & Feldman M. W. 1980) har visat att gruppmodellen är teoretiskt möjlig, men bara under villkor som är mycket ovanliga i naturen — gruppselektion opererar möjligen intergenomiskt och på fylogenetiska nivåer högre än arten, samt mellan mänskiga samhällen. Gruppselektionshypotesen inledde en vitaliserad och fördjupad teoridebatt, som fastslog att individen är evolutionsprocessens huvudaktör.[6]

Kin selection

> Släkten är bäst — blod är tjockare än vatten — nepotismens höga visa.

År 1964 publicerade den engelske zoologen W. D. Hamilton två biomatematiska uppsatser, med den gemensamma titeln The Genetical Evolution of Social Behavior (*Journal of Theoretical Biology,* 7: 1—52). De 50 sifferbemängda sidorna har fått oöverskådliga konsekvenser för utvecklingen inom den biologiska beteendevetenskapen. Hamilton gav sig på ett problem, som förorsakat redan Darwin avsevärda bekymmer — existensen av sterila kaster hos samhällsbyggande insekter. Denna extrema form av självförnekande altruism, där sterila arbetare slavar för den fertila modern-drottningen tycks ju strida mot det naturliga urvalets principer. Hamilton visade att arbetarnas sterilitet kunde förklaras av de hymenoptera insekternas (steklarnas) haplodiploida genetiska system. Arbetarna (sterila honor) är mer släkt med sina systrar (0,75), som de vårdar, än de skulle vara med sina barn (0,5) om de hade några. Långt ifrån att dra evolutionära nitlotter, ökar de sin fitness genom att vara ofruktsamt hjälpsamma.

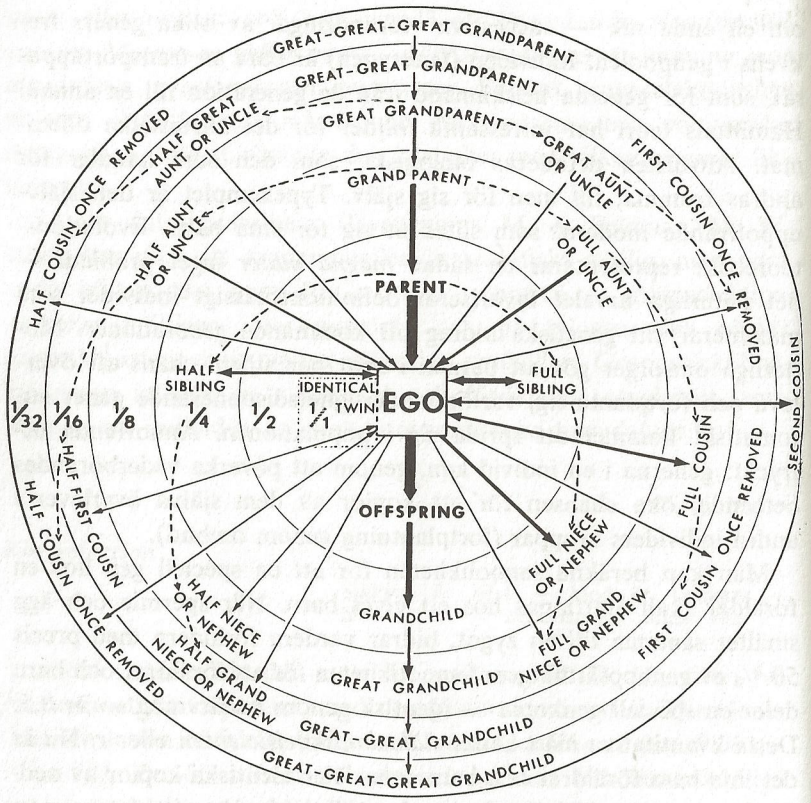
Tonvikten i Hamiltons resonemang ligger på gener snarare än på individen. Gener är evolutionsprocessens varaktigaste beståndsdelar; individer, populationer, arter och ekosystem förgår, men (vissa) gener består. I populationsgenetiken handlar utvecklingen

om en enda sak — successiva förändringar av olika geners frekvens i genpoolen. Individen (fenotypen) är bara en transportapparat, som för generna helskinnade från en generation till en annan. Hamiltons teori har intressanta följder för det altruistiska dilemmat. Altruisten definieras biologiskt, som den som handlar för andras fromma, till men för sig själv. Typexemplet är den självuppoffrande modern, som sliter ut sig för sina barn. Evolutionsteoretiskt representerar en sådan *magna mater* inget problem — det naturliga urvalet favoriserar definitionsmässigt individer som maximerar sitt genetiska bidrag till kommande generationer. Moderliga omsorger gör att barnen i snitt har större chans att överleva och fortplanta sig, varför moderlighetsdisponerande gener automatiskt kommer att sprida sig i populationen. Annorlunda uttryckt: generna i en individ kan, genom att påverka vederbörandes beteende, öka chansen för att kopior av dem själva överlever i andra individers kroppar (fortplantning genom ombud).

Man kan beräkna sannolikheten för att en speciell gen hos en förälder skall återfinnas hos ett givet barn. När spermie och ägg smälter samman till en zygot, bidrar vardera föräldern med precis 50 % av genuppsättningen. Sannolikheten för att föräldrar och barn delar en speciell genkopia — identisk genom nedärvning — är 0,5. Detta kvantitativa mått kallas *släktskapskoefficienten* eller *r*. Nu är det inte bara föräldrar och barn som delar identiska kopior av nedärvda gener — det gör även andra släktingar i statistiska proportioner som framgår av tabellen:

föräldrar och barn: r = 0,5
enäggstvillingar: r = 1
helsyskon: r = 0,5
halvsyskon: r = 0,25
mor/farföräldrar och barnbarn: r = 0,25
morbror och nevö, etc.: r = 0,25
kusiner: r = 0,125

Individen kan kopiera sina gener även indirekt via syskon, fastrar, avsigkomna morbröder, kusiner m. fl. Här öppnar sig biologiskt acceptabla möjligheter för en begränsad form av altruism. Under vissa specifika förhållanden kan man hjälpa sig själv (biologiskt) genom att hjälpa andra. Denna infallsvinkel gör att t. ex.



SLÄKTSKAPSKOEFFICIENTSCHEMA
ur Richard D. Alexander, "Darwinism and Human Affairs", 1979.

Dawkins föredrar att tala om själviska gener i stället för själviska individer. Eller med Hamiltons ord: "The social behaviour of a species, evolves in such a way that in each distinct behaviour-evoking situation, the individual will seem to value his neighbour's fitness against his own, according to the coefficients of genetic relationships appropriate to that situation."

Det klassiska begreppet "darwinian fitness", som är individcentrerat, har nu allmänt ersatts av "inclusive fitness". Det är ett mått på individens totala bidrag till genpoolen och bildar ett slags genetisk bläckfisk, som inkluderar ego + 0,5 × mina syskon + 0,125 × × mina kusiner etc. (Problematiken är utförligt och kritiskt behandlad i Dawkins nya bok *The Extended Phenotype,* 1982.) Ett sätt att öka sin inclusive fitness är alltså att vara vänlig mot släktingar fast vänligheten bör vara diskriminerande och stå i proportion till släktskapens närhet.

För att ta ett extremt och osannolikt exempel: Antag att det existerar en gen som disponerar bäraren till att offra livet för att rädda släktingar i nöd. En kopia av denna "Carnegie-gen" går förlorad varje gång altruisten begår sin bragd. Likafullt kan den öka i mängd om varje sådan aktion räddar livet på mer än 2 syskon (r = 0,5) eller fler än 8 kusiner (r = 0,125).

J. B. S. Haldane insåg detta förhållande redan i början av 30-talet. Han tillfrågades vid ett pubbesök om han, i egenskap av darwinist, var beredd att offra livet för en bror. Efter snabba beräkningar på baksidan av ett kuvert svarade han prompt: "Nej, men för 3 bröder eller 9 kusiner." Till skillnad från Haldane är djur oförmögna att utföra genetiska beräkningar och därefter handla evolutionärt rationellt. "Vad som händer är helt enkelt att genpoolen fylls med gener som influerar kroppar på ett sådant sätt att de handlar *som om* de hade gjort sådana beräkningar." (Dawkins.)

Kin-selection-teorin är ett av sociobiologins viktigaste bålverk. Numera stärks den av empiriska studier av vitt skilda djurgrupper — från insekter till primater. Den har visat sig giltig för så varierande beteenden som parningssystem, kooperativ yngelvård och varningsläten. Den är ett vasst analytiskt verktyg när man skall bena upp de nepotistiska och pseudonepotistiska system som blomstrar i alla mänskliga samhällen. "Enligt inclusive fitness-teorin har vi utvecklats till att vara extremt effektiva nepotister . . . eftersom vi är programmerade till att satsa all vår möda, ja i själva verket våra liv i fortplantningens tjänst." (R. Alexander, 1979.)[7]

Reciprok altruism eller egoism à deux

År 1859 talade Darwin om det "låga motivet" att hjälpa andra i förhoppningen om att själv få tillbaka gentjänster med råge. På denna trygga grund murar den teoretiska biologins enfant terrible Robert Trivers upp sin hypotes om *reciprok altruism.* (The Evolution of Reciprocal Altruism i *Quarterly Rewiev of Biology,* nr 46 1971.) Trivers utökar det altruistiska spelrummet långt utanför den familjekrets där *kin-selection* fungerar. Reciprok altruism kan

även förekomma mellan medlemmar av olika arter — t. ex. en honungsgök och en honungsgrävling. En förutsättning är att altruistiskt beteende lönar sig.

Altruisten måste kunna räkna med ett större mått altruism i utbyte. Då ökar han sin *inclusive fitness* genom att vara hjälpsam. Båda parter i den altruistiska transaktionen vinner, när gåvan är mer värd för mottagaren än för givaren — en förutsättning är att gengåvan kan garanteras. Eftersom inclusive-fitness-principen alltid gäller, bör gengåvan från främlingar vara väsentligt större, under det att mycket närstående släktingar kan hjälpas mot ringa eller när det gäller barn — i värsta fall — intet vederlag.

Beträffande altruism mellan obesläktade anför Trivers ett tänkt exempel, där en person kan rädda en annan från att drunkna. Antag att den drunknande löper en 50-procentig risk att dö och att räddaren kan förhindra detta till priset av en 10-procentig risk att själv stryka med. Om han kan räkna med att i sin tur bli räddad av den räddade i ett liknande, framtida tillstånd, bör han helt krasst välja hjältemodet. Båda parter har då bytt en 50-procentig dödsrisk mot en 10-procentig — vilket är god evolutionsekonomi.

En fältstudie ger exempel på ömsesidig altruism hos olivbabianerna. (Packer: Reciprocal Altruism in *Papio anubis,* i *Nature,* 265, 1977.) När en hona anfäktas av brunst (estrus), tas hon snabbt om hand av en friare (en dominant hanne), som sedan svartsjukt bevakar henne i väntan på ägglossningen, då han vill ha ensamrätt till parning. Mindre lyckligt lottade hannar (obesläktade), som saknar eggande damsällskap, kan då ingå ett oheligt förbund. Den ena kumpanen muckar gräl med fästmannen och invecklar honom i strid — hans kompis för samtidigt honan till skyddad plats och fullbordar sin gräsliga gärning. Packers siffror visar att kumpanerna i sådana operationer byter tjänster enligt teorin om reciprok altruism.

Reciprok altruism är karakteristisk för mänskliga samhällen. Sociala system, där medlemmarna är invecklade i livlig och långvarig byteshandel av skilda slag, samt har förmågan att känna igen alla tänkbara motparter, befordrar sådana ömsesidigt bindande förhållanden. Det måste också finnas möjligheter att straffa bedrägliga individer. Systemet är alltid sårbart — det kan invaderas av bedragare, som tar emot utan att ge tillbaka. Den som, ostraffad, praktiserar en sådan osolidarisk strategi kammar snabbt in stora vinster i inclusive fitness. I naturens ekonomi är det saligare att taga än att giva.

Enligt den alltid lika lättsinnige Trivers kommer nu urvalet att främja förmågan att avslöja bedragare, vilket i sin tur leder till att bedragarna blir mer avancerade — ett typexempel på en evolutionär kapprustningsspiral. Trivers anser att mänskliga egenskaper som vänskap, tacksamhet, sympati, tillit och dåligt samvete är delar av ett mentalt system som utvecklats genom behovet att upptäcka och kontrollera svekligt handlande hos andra. I vår tid av atomiserade och alienerade samhällen, där utbytet människor emellan blivit allt mer anonymt, är den allsmäktiga penningen den främsta garanten för att skapa ömsesidigt bindande relationer.

Trivers syn på ärlighetens och sanningens villkor bland de högre primaterna framgår av följande citat: (från förordet till Dawkins' *The Selfish Gene*): "For example, if (as Dawkins argues) deceit is fundamental to animal communication, then there must be strong selection to spot deception, rendering some facts and motives unconscious, so as not to betray — by the subtle signs of self-knowledge — the deception being practiced. Thus, the conventional view, that natural selection favors nervous systems which produce ever more accurate images of the world, must be a very naive view of mental evolution."

Spelteori och evolutionärt stabila strategier (ESS)

År 1944 publicerade matematikern John von Neumann och ekonomen O. Morgenstern *Theory of Games and Economic Behavior.* Där utvecklades en teori som Neumann först formulerat 1928. Spelteorin beskriver inte bara sociala fenomen, utan även en teknik för att göra "rationella" och "goda" val med hänsyn till egenintresset, som ofta står i bjärt motsättning till andras intressen. Aggressioner, konflikter och egoism — kort sagt allas kamp mot alla — formaliseras inom ramen för en strikt axiomatisk teori.[8]

I uppsatsen Game Theory and the Evolution of Animal Conflict, 1972, användes spelteorin för första gången på beteendebiologiska problem. John Maynard Smith, Englands ledande evolutionsteoretiker, gav därmed upphov till en sofistikerad litteratur, där djurs beteende analyseras i spelteoretiska termer. Denna strategiska modell är en av sociobiologins hörnstenar.

Begreppet *evolutionärt stabil strategi,* förkortat ESS, intar en central position i Smiths arbete. En strategi är evolutionärt stabil om ingen muterad variant kan leda till ett bättre fortplantningsresultat. Det kan finnas fler än en optimal strategi. Inom en population kan det existera ett antal olika former, eller strategiska alternativ, som uppnår ett jämviktsläge — om de förekommer i vissa proportioner — då det individuella urvalet inte gynnar den ena på den andras bekostnad. Populationen är balanserad eller stabil, eftersom man inte kan förvänta sig förändringar i fördelningen mellan de olika strategierna.

ESS kan definieras som en oslagbar strategi — om flertalet individer i en population begagnar den, kan den inte övertrumfas. Den bästa, enskilda strategin är alltid beroende av majoritetens förehavanden. Eftersom varje individ försöker maximera sin egen framgång utvecklas den strategi som blir varaktigt bestående så att den inte kan överträffas. Urvalet kommer under sådana förhållanden att verka konserverande. Vid drastiska miljöförändringar kan korta episoder av instabilitet uppstå, men snart framvaskas en ny ESS. Urvalet kommer normalt att bestraffa avvikare.

ESS-teorin medger att fler optimala strategier existerar sida vid sida. Ett exempel: En tänkt population består av två typer, "hökar" och "duvor". När en hök möter en artfrände slåss de okontrollerat tills endera vinner eller blir allvarligt sårad. Duvor å andra sidan kämpar på ett rent rituellt manér, tills någon blir uttråkad och ger upp. De retirerar alltid inför verklig aggression; en duva har ingen chans mot en hök.

Om man åsätter utfallet av de olika strategierna godtyckliga, numeriska värden, framgår att varken total duvaktighet eller total hökaktighet kan vara en ESS för en given population — det måste vara en särskild blandning av bådadera. En ren duvpopulation är instabil, eftersom det individuella urvalet skulle gynna hökmutationer, som snabbt skulle kamma in stora vinster. Inte heller ett renodlat höksamhälle är stabilt, eftersom selektionstrycket där — skenbart paradoxalt — skulle gynna en pacifistisk duvstrategi.

Vid en viss, fixerad proportion duvor/hökar föreligger emellertid jämvikt, och en individ kan inte öka sin fitness genom att konvertera från duva till hök, eller vice versa. Selektionen kommer alltså att vidmakthålla populationen i ett tillstånd av polymorf stabilitet. I ett räkneexempel kvantifieras konfrontationernas utgång enligt följande godtyckliga poängskala: Vinst + 50 p, förlust 0 p, allvarlig skada eller död — 100 p, förlorad tid — 10 p. Man skulle kunna vänta sig att populationen kommer att svänga vilt mellan utpräglad duvaktighet och lika utpräglad hökaktighet, men det visar sig (matematiskt) finnas en evolutionärt stabil situation då proportionen duvor/hökar = 5 : 7. I det läget tjänar ingen på att mutera till den motsatta strategin, eftersom både duvor och hökar har en genomsnittlig utdelning på 6¼ p.

Modellen visar att populationer kan överleva långsiktigt och stabilt med en avvägd blandning av ritualiserad/homeopatisk aggressivitet och verklig/livsfarlig sådan, vilket stämmer bra med empiriska observationer av naturliga djursamhällen.[9]

Individen behöver inte binda sig permanent för en enda strategi, utan kan enligt ESS-teorin alternera mellan duv- och hökbeteende i proportionerna 5:7. Det visar sig att gruppens bästa inte kan spela stor roll i urvalet (jfr gruppselektionshypotesen). Från gruppens synpunkt vore en ren, oblandad duvstrategi en nåd att stilla bedja om. Om alla var duvor skulle ingen dödas eller bli allvarligt skadad i konflikter, enda förlusten skulle vara tidsspillan i samband med det rituella piruetterandet. Den genomsnittliga utdelningen skulle faktiskt stiga från 6¼ till 15 p!

I verkligheten finns inga fredsriken, djur slåss när det är nödvändigt — även till döds, vilket stämmer bra med teorin om individuell selektion. M. Smith har vidareutvecklat sin evolutionära spelteori till att tackla alltmer komplicerade och varierade beteenden, senast i boken *Evolution and the Theory of Games,* 1982. För ögonblicket kan man säga att de spelteoretiska modellerna är plausibla och fascinerande, med ett tillämpningsområde som sträcker sig från näringssökande och val av sexualpartner till hur individen disponerar sina resurser under olika stadier i livscykeln. Det empiriska underlaget är beklagligtvis hitintills ganska magert.

Det spelteoretiska, liksom det marknadsekonomiska greppet förutsätter att djur beter sig optimalt. Det viktigaste argumentet för "optimalitetspostulatet" är att organismer genom det naturliga urvalet bör bli maximalt effektiva på att sprida sina gener, vilket innebär att beteenden som främjar detta syfte är optimalt utformade. En invändning är att det i verkligheten inte finns någon enda bästa lösning på ett givet problem, i synnerhet inte när värdet av en lösning beror på andras göranden och låtanden. Alla

förklaringar som förutsätter att adaptioner är optimala riskerar att hamna i panglosseri. Människans förmåga att uppfinna ad hoc-förklaringar är utan gräns — ett välbekant, viktorianskt exempel är att flamingos fått sin färg för att bättre smälta in i solnedgången. Problemet kommer att diskuteras utförligare nedan.

Evolutionär ekologi och beteendeekologi

> Kampen för tillvaron är kampen om den fria energin. (*Ludvig Bolzmann.*)

Under 30- och 40-talen sysslade ekologin med att beskriva, klassificera och etikettera olika ekologiska komponenter. Först när dessa grunddata nödtorftigt insamlats, blev det möjligt att formulera mer allmänna hypoteser, vilkas implikationer kunde utsättas för den brutala konfrontationen med fakta. Resultatet blev och blir ofta en tragedi i Spencers mening: A beautiful hypothesis killed by an ugly fact (enl. T. H. Huxley). Aldrig så eleganta matematiska modeller, som bygger på felaktiga biologiska förutsättningar, kan inte förväntas spegla verkligheten, och gör det inte heller. Ekologin är en ung och därför "mjuk" vetenskap, som saknar fysikens och kemins precision och väl prövade teorier. Den har få goda data och många oprövade hypoteser. Levande system är ohjälpsamt komplicerade, vilket gör det svårt att konstruera experiment som entydigt skiljer ut orsak och verkan.

Den enda ekologiska hypotes som har karaktär av naturlag är "det naturliga urvalet", som gäller för biologin i sin helhet. Den "ekologi" som frodas i massmedia och i olika klorofyllkolorerade politiska rörelser är mestadels en pseudovetenskaplig blandning av hypokondri, kvasireligiös upphetsning och antiintellektuellt tomprat. Om vi lämnar "gyn-ekologi" och liknande vidunderligheter åt deras öden, genomgick vetenskapen ekologi en snabb utveckling under 50-, 60- och 70-talen, till stor del inspirerad av Robert H. MacArthurs arbeten. Det ekologiska modellbyggeriet, som påbörjats under 20-talet av A. J. Lotka och V. Volterra, blir alltmer matematiskt sofistikerat. Modellerna är visserligen våldsamt förenklade, men deras deduktiva konsekvenser kan rutinmässigt prövas i datasimuleringar och därefter mot verkligheten. Orealistiska modeller kan då ersättas av mindre orealistiska, med viss anknytning till sinnevärlden. Kloka ekologer inser att de fortfarande kan lära sig en hel del genom att helt enkelt observera t. ex. djur, innan de mentalt upplöser dem i flöden av organiskt kol.

Den dynamiska nya ekologin har försökt integrera den populationsgenetiskt baserade evolutionsteorin. Två inflytelserika *textbooks* från 70-talet är *Ecology: An Evolutionary Approach,* av J. M. Emlen, 1973, respektive *Evolutionary Ecology,* av E. R. Pianka, 2nd ed., 1979. Allra bäst uttrycks den moderna ekologins avsikter i titeln på en bok författad av rörelsens förgrundsgestalt G. E. Hutchinson: *The Ecological Theatre and the Evolutionary Play,* 1965.

Jämförande studier

Jämförande studier är eller borde vara en självklarhet för den som studerar evolutionära adaptioner. Bara genom komparativa undersökningar kan man bilda sig en uppfattning om spännvidden av naturligt förekommande anpassningar. När man frågar sig varför en viss art beter sig som den gör, är det djupare sett samma fråga som varför arten X skiljer sig från arten Y. X är solitär, Y lever i grupp, X är monogam, Y är polygam etc. Fältstudier visar att närbesläktade arter ofta beter sig mycket olika. Den sannolika förklaringen är att skillnaderna uppkommit genom olika ekologiska urvalstryck.

Den första systematiska och framgent mönsterbildande studien i denna genre, utfördes av den engelske etologen John H. Crook 1964. (The Evolution of Social Organization and Visual Communication in Weaverbirds [Ploceinae], *Behaviour, Suppl.* 10, 1—178.) Studien omfattar ett 90-tal arter vävarfåglar. Dessa finkar förekommer tvärs över Afrika och Asien och är ganska likartade, men de uppvisar en del slående olikheter i social organisation. Vissa bygger kamouflerade bon i stora försvarade revir, medan andra bygger väl synliga bon och häckar i stora kolonier. Vissa lever monogamt, medan andra är polygama. Vad är orsaken till dessa skillnader?

Crooks metod var att söka efter korrelationer mellan ekologiska faktorer och social organisationsform. Han koncentrerade sig på tre ekologiska variabler: typ av föda — distribution och rikligt — typ av boplatser, samt rovdjurstryck. Hans analys visade

att vävarfåglar organisatoriskt sönderfaller i två huvudkategorier.

1) Arter som lever i skog tenderar att vara insektätare, söka sin föda var för sig, försvara relativt stora revir och bygga ensamma, kamouflerade (kryptiska) bon. De är monogama, hannar och honor har likformig, oansenlig fjäderskrud.

2) Arter som lever på savannen tenderar att vara fröätare, söka sin föda i flock och häcka i kolonier, där de bygger iögonenfallande bon. De är polygama, och fjäderdräkten skiljer sig mellan könen: honorna är oansenliga, medan hannarna är mer bjärt färgade.

Hur kan ekologin påverka både morfologi och beteende på detta drastiska sätt? Enligt Crooks analys har tillgången på föda och trycket från rovdjur varit de viktigaste selektionsfaktorer som drivit fram dessa skilda sociala system. Hans argument kan i korthet sammanfattas som följer:

1) I skogen är insekter vitt utspridda, det är därför rationellt att jaga ensam och att försvara sina jaktmarker i form av ett revir. Eftersom födan är svårfångad, måste båda föräldrarna hjälpas åt med att mata ungarna — därav parbildningen och monogamin. Eftersom både hanne och hona regelbundet besöker boet, måste båda vara oansenliga för att undvika att attrahera rovdjur. Kamouflerade och vitt spridda bon minskar också risken för angrepp.

2) På savannen förekommer frön fläckvis i stor rikedom. Det är effektivare att lokalisera sådana sporadiskt förekommande kornbodar kollektivt, eftersom flocken kan avspana ett större område — födans ymnighet minskar konkurrensen inom gruppen. I öppen terräng går det inte att dölja bona, varför vävarna försöker finna skydd genom att hänga upp dem i t. ex. taggiga akacior. Det är långt mellan sådana lämpliga träd vilket tvingar många fåglar att häcka i samma träd. Inom kolonin kämpar hannarna om de bästa boplatserna, de som lägger beslag på de gynnsammaste lägena attraherar många honor, under det att hannar som drivs till utkanten får leva i celibat. Eftersom tillgången på föda är relativt riklig, kan honorna ensamma föda upp ungarna, vilket befriar hannarna från barnomsorgen. De kan i stället ägna sig åt att kurtisera andra honor. Don Juan-beteendet har gynnat utvecklingen av en mer färgstark fjäderskrud och ett polygynt parningssystem.

Crooks banbrytande arbete har inspirerat många andra forskare

till liknande studier. David Lack (världens främste ornitolog) utvidgade analysmetoden till att omfatta samtliga fåglar i *Ecological Adaptions for Breeding in Birds,* 1968. Peter Jarman sorterade upp 74 arter afrikanska hovdjur — från dik-dikar på tre kg till bufflar på ett ton — i fem ekosociala kategorier (The Social Organization of Antelope in Relation to their Ecology, *Behaviour* 48, 1974.)

Crook själv grep sig, tillsammans med J. S. Gartlan, an uppgiften att systematisera ett stort antal primater i fem "adaptiva grader" på grundval av diet, habitat, natt-, respektive dagaktivitet etc. (Evolution of Primate Societies, *Nature* 210, 1966.) Primatgruppen sträcker sig från små skogslevande, nattaktiva, solitära insektätare till stora, huvudsakligen växtätande savannlevande apor, som håller ihop i stora grupper, karakteriserade av stark konkurrens mellan hannar (om honor) och utpräglad sexuell dimorfism. Denna pionjärstudie av primaternas organisation har kritiserats för schematisk förenkling. En betydligt mer avancerad och nyanserad version har nyligen producerats av etologerna T. H. Clutton-Brock och P. H. Harvey: Primate Ecology and Social Organization, *Journal of Zoology,* London 1977.

Sammanfattningsvis är beteendeekologin en av de mest spännande och livaktiga orienteringarna inom beteendevetenskapen. Vad som nu krävs är fler, bättre och framför allt långvarigare (flergenerationers) fältstudier, medan djur ännu pryder vår planet. Djurens sociala system, som tidigare tett sig som ett kaleidoskopiskt virrvarr av godtyckligt varierande beteendemönster, börjar nu anta ett överskådligt och logiskt mönster, baserat på grundtemat utveckling genom naturligt urval av individer, som i sin tur genererar sociala system, vilka maximerar de ingående individernas fitness.

Ytterligare några viktiga studier i ämnet är: C. H. Orians, On the Evolution of Mating Systems in Birds and Mammals, i *American Naturalist,* 103, 1969; J. H. Crook m. fl., Mammalian Social Systems, i *Animal Behaviour,* 24, 216—74. Allmänna översikter av värde är: J. L. Brown, *The Evolution of Behavior,* 1975; John Alcock, *Animal Behavior,* 2nd ed., 1979; J. R. Krebs & N. B. Davies, *Behavioural Ecology,* 1978, och *An Introduction to Behavioural Ecology,* 1981; Robert May (ed.), *Theoretical Ecology,* 2nd ed., 1981; D. H. Morse, *Behavioral Mechanisms in Ecology,*

1980. Utmärkta artmonografier: L. David Mech, *The Wolf,* 1970; V. Geist, *Mountain Sheep,* 1971; H. Kruuk, *The Spotted Hyena,* 1972; George B. Shaller, *The Mountain Gorilla,* 1963, och *The Serengeti Lion,* 1972; B. Heinrich, *Bumblebee Economics,* 1979; T. Clutton-Brock m. fl., *Red Deer: The Behavior and Ecology of Two Sexes,* 1982. Bland primatstudierna märks: I. de Vore, *Primate Behavior,* 1965; D. Morris, *Primate Ethology,* 1967; Napier & Napier, *A Handbook of Living Primates,* 1969; A. Jolly, *The Evolution of Primate Behaviour,* 1972; Hamburger & McCown, *The Great Apes,* 1979; I. S. Bernstein & E. O. Smith (eds.), *Primate Ecology and Human Origins,* 1979; S. O. Harding & G. Teleki (eds.), *Omnivorous Primates,* 1980; S. Chevalier-Skolnikoff & F. E. Poirier (eds.), *Primate Bio-Social Development . . .,* 1977; J. Altmann, *Baboon Mothers and Infants,* 1980.

Gener och beteende

> To avoid stating how far I belive in Materialism, say only that emotions, instincts, degrees of talent, which are hereditary are so because brain of child resembles parents stock. (Darwin, *Notebook,* August 1838.)

Kanske svårast av alla frågor rörande beteendets evolution är hur gener kan inverka på beteendet, så att det maximerar individens inclusive fitness. Det är många led mellan ett DNA-fragment i ett befruktat ägg och beteendet hos det vuxna djuret. Det är långt ifrån klarlagt exakt hur generna kontrollerar beteendeutvecklingens detaljer, men det är uppenbart att olika djur faktiskt utvecklar olika beteendemönster, vilket alla som har erfarenheter av ett antal olika hundraser kan intyga.

Föreställningen att själsförmögenheter och temperament delvis bestäms av arvsfaktorer går tillbaka åtminstone till Platon (som anbefaller ett slags elitistisk eugenik i *Staten*) och fick en renässans när Charles Darwins kusin F. Galton 1869 publicerade sin *Hereditary Genius.* Specialdisciplinen beteendegenetik är däremot av sent datum. Först under 60-talet började biologer, psykologer, psykiatrer och ett fåtal sociologer uppmärksamma att de hade ett gemensamt intresse av att studera gener som en möjlig källa till individuella beteendevariationer. En monografi med titeln *Behavior Genetics* av J. L. Fuller och W. R. Thompson, publicerad 1960,

anses ha definierat ämnet, som därefter tillväxt exponentiellt.

Traditionellt har medfödda beteenden ansetts vara arvsbestämda och inlärda beteenden miljöbestämda. Genetisk information ansågs nödvändig för utvecklingen av instinkter men inte för inlärt beteende. Här finns ursprunget till den seglivade "arv-eller-miljö-kontroversen", där olika egenskaper anses förorsakade antingen av genetiska faktorer (arv) *eller* erfarenheten (miljö). I denna antingen-eller-version är frågeställningen fullkomligt meningslös. En genotyp utan byggnadsmaterial från miljön kan aldrig realisera en fenotyp, och den kommer följaktligen att förbli en genotyp. Miljöns byggnadsmaterial förblir utan genetisk information, som organiserar dess sammansättning under utvecklingen, i sin tur en oorganiserad hög molekyler.

Utvecklingen av varje individuell aspekt — vare sig det gäller utseende, fysiologi eller beteende, kort sagt allting — sker i växelverkan mellan genetisk information och den miljö som tillhandahåller material för utvecklingen. Alla beteenden — från de fasta och stereotypa till de höggradigt flexibla — vilar på genetisk grund. Ett vanligt missförstånd är att instinkter måste vara medfödda i bokstavlig mening, dvs föreligga fixa och färdiga vid födelsen. Teoretiskt kan en helt förprogrammerad typ av beteende utlösas först i medelåldern; det vore inte mer egendomligt än att en förpuppad larv är genetiskt programmerad att genomgå metamorfosen till fjäril.

François Jacob formulerar det så här: "När organismer blir mer komplexa, när deras nervsystem får större betydelse, förser genetiska instruktioner dem med nya möjligheter, t. ex. förmågan att minnas eller att lära sig. Emellertid spelar programmet en roll även vid dessa fenomen — vid inlärning t. ex. bestämmer det vad som kan läras och vid vilket livsstadium inlärningen kan ske; när det gäller minnet begränsar det arten, mängden och varaktigheten av det ihågkomna. Programmets rigiditet varierar alltså beroende på typen av operationer. Vissa instruktioner utförs bokstavligt. Andra realiseras indirekt genom kapaciteter och potentialer. Ytterst är det dock programmet självt som bestämmer sin egen grad av flexibilitet och skalan av möjliga variationer". (*La logique du vivant,* s. 210.)

Motsättningen mellan instinkt och inlärning är en falsk förenkling: det finns slutna och öppna instinkter, begränsad och

flexibel inlärning. I mycket allmänna termer kan nervsystemet sägas operera enligt fyra huvudprinciper:

1. När signalen x förekommer i omgivningen, reagera: A (sluten instinkt).

2. När signalen x förekommer, reagera: A och lagra information från konsekvenserna för framtida modifikation av A — feedback — (öppen instinkt).

3. När informationen y förekommer i omgivningen, lagra den för att komplettera utvecklingen av reaktionen B (begränsad inlärning).

4. Om en viss typ av flera möjliga handlingar medför en känsla av tillfredsställelse, utför handlingen oftare. Om handlingen leder till negativa konsekvenser, utför den sällan eller inte alls (flexibel inlärning eller öppen programmering).

(En intressant analys av medfödda och inlärda "värdens" roll som beslutskriterier, i en cybernetisk modell av det mänskliga nervsystemets operationer, presenterar G. E. Pugh i sin förbisedda bok *The Biological Origin of Human Values,* 1977.)

Alla varianter av beteende är m. a. o. beroende av den genetiska information som utformar nervsystemet. Även de mest flexibla beteenden förutsätter ett nervsystem, vars specialiserade processer äger rum enligt bestämda regler och inom givna gränser. Olika typer av beteenden löser den skiftande mångfald av problem som olika djurarter konfronteras med. I vissa situationer är rigida instinkter den bästa strategin, i andra en flexibel inlärningsförmåga. Detta har mindre med djurets hjärnstorlek — eller fylogenetiska position mellan amöba och människa — att göra än med typen av ekologiska problem. ("It is absurd to talk of one animal being higher than another. We consider those, where the cerebral structure, intellectual faculties, most developed, as highest. — A bee doubtless would where instincts were." — Darwin, 1837.)

Den vanliga uppfattningen att inlärning i sig är överlägsen instinkten är ogenomtänkt. Instinkter fungerar bra om det finns ett pålitligt förhållande mellan t. ex. en signal från omvärlden och en automatisk reaktion. Bland fördelarna kan följande noteras: a) Djuret behöver ingen erfarenhet, vars inhämtande tar tid och energi i anspråk för att utföra den biologiskt korrekta handlingen. Detta gäller speciellt livsviktiga handlingar — t. ex. reaktionen inför ett rovdjur. b) Instinkter kräver inga komplicerade nerv-

"I DAG SA HAN SITT FÖRSTA ORD: PTERODACTYL."
Teckning av Al Ross.

kretsar för informationslagring och beteendemodifikation och är därför neurologiskt ekonomiska och driftsäkra.

Inlärningsförmågan i sin tur har nackdelar lika väl som fördelar. Den kräver ett dyrbart och omfattande nervsystem. Människans utpräglade läraktighet anses vanligen vara avhängig vår stora hjärna. Hjärnvävnad är dyr i drift — trots att den bara utgör 2 % av kroppsvikten använder den 15 % av hjärtverksamheten och 20 % av syrekonsumtionen.

Hjärnan är ytterst känslig för utvecklingsstörningar, många s. k. en-genseffekter, som beror av en enda muterad allel, ger upphov till fatala hjärnskador. Vårt aktiverande motivationssystem, som normalt belönar och bestraffar oss på ett biologiskt funktionellt sätt, kan bryta samman, vilket leder till handikappande mentalsjukdomar o. dyl. En mindre elaborerad och massiv hjärna av enklare design skulle vara mindre resursslukande och antagligen okänsligare för skador och driftstörningar. Man får förmoda att generna delar Humes uppfattning om hjärnderivatet: "Förnuft är och bör vara passionernas slav." Gener kan dock knappast oreser-

verat applådera sådana påhitt som neutronbomber och p-piller.

Det är praktiskt att dela upp beteendegenetiken i två delar. Den ena sysslar med i vilken utsträckning skillnaden mellan individer i en population kan hänföras till deras gener (IQ-distribution etc.), den andra med den process som ligger mellan gener och ett beteende. Den är lång, och de exakta mekanismerna för hur gener påverkar beteende är okända. Grovt förenklat torde det ske via en orsakskedja av typ: Regulatorgener → strukturgener → enzymer → cellmetabolism → fysiologiska processer i organismer → beteende. Att gener de facto påverkar beteendet hos så olika organismer som bananflugor och människor kan i dag inte förnekas av någon kompetent bedömare.

I västvärlden är det sedan 30-talet en överideologisk trossats att beteende och biologi är ojämförliga storheter och att aldrig mötas de två. Den obotfärdiga lilla falang som hävdat att beteende i viss utsträckning står under genetisk påverkan drevs under jorden av Watson & Co och har, till följd av Hitler & Co, där förblivit ända till långt in på 70-talet. Den regerande miljöortodoxin anser sig moderat och okontroversiell — alla människor av god vilja ansluter sig automatiskt. Förespråkarna för den hereditära positionen är däremot extremister som drivs av dubiösa politiska motiv. I sociobiologidebatten har den logiskt meningslösa tillvitelsen "biologisk determinism" varit ett av kritikernas flitigast använda tillhyggen.

Eftersom det i vår kultur finns en tendens att insupa tesen om miljöns allmakt med modersmjölksersättningen, är det viktigt att klargöra positionens verkliga innebörd. Ingen biolog som förfäktat arvets betydelse har någonsin påstått att människans beteende kan beskrivas uteslutande som resultatet av ett fixt genetiskt program — det skulle vara biologiskt nonsens. Alla "arvsyndare" accepterar ett stort, till mycket stort miljöinflytande som en självklarhet. (Wilson är i *On Human Nature,* 1978, beredd att tillskriva kulturen upp till 90 % av *variationerna* i mänskligt beteende.)

Det är i stället "miljöpartiet" som intar en synnerligen extrem position genom att utesluta genetiska determinanter. I introduktionen till sin antisociobiologiska generalmobilisering — antologin *Sociobiology Examined* — repeterar den oförbätterligt oläraktige A. Montagu sin lika välkända som osammanhängande litania: "... [genetisk inverkan] ... a notion that founders on the fact of

the unique educability of humankind. Not a tabula rasa by any means, but *full of potentialities* which have a firm genetic basis [?], but *which are completely malleable under the shaping influences of culture.* ... Educability is the species-trait ... *humans are polymorphously educable which is to say that they are capable of learning anything and everything it is possible to learn.*" [Kurs. och klamrar här.] — Glada nyheter för lärarkåren!

Liknande och andra fnoskigheter har under ett halvsekel utminuterats i generösa doser som den uppenbarade sanningen inom beteende- och samhällsvetenskaperna — med känt resultat. Att hävda att all mänsklig beteendevariation är kultur- och miljöbetingad innebär att den mänskliga naturen överallt är identisk — ett påstående i flagrant motsättning till den samlade genetiska kunskapen — en ståndpunkt som knappast kan kallas självklar. Uppfattningen att beteendet är opåverkat av "inneboende orsaker" har oreflekterat, eller snarare medvetslöst, accepterats som respektive vetenskapers grundläggande premiss, inte som vad det verkligen är: en synnerligen avvikande biologisk teori!

Filosofen Mary Midgley skriver: "Att hävda att människan är obegränsat anpassningsbar — antingen generellt eller i något speciellt avseende — är inte att utesluta biologin från resp. teori. Det är att hävda existensen av vissa remarkabla biologiska mekanismer, som gör denna grad av anpasslighet möjlig ... hypotesen om komplett anpassbarhet måste försvaras om den skall kunna upprätthållas, och den måste göra det på främmande territorium. Den som t. ex. på allvar vill bevisa att hela skalan av mänskliga sexuella beteenden har frambringats uteslutande genom kulturell betingning skulle ha ett fruktansvärt livsverk framför sig, varav åtminstone hälften måste anslås till fysiologiska studier för att bevisa att de fysiologiska orsaker som synbarligen är verksamma i verkligheten — på något mysteriöst sätt inte är det och därför saknar betydelse." (*Rival Fatalisms: The Hollowness of the Sociobiology Debate,* 1979.)

Den beteendegenetiska och psykobiologiska litteraturen befinner sig i explosiv utveckling. Följande introduktioner är användbara: C. U. M. Smith, *The Brain,* 1970; E. P. Seligman & J. L. Hager, *Biological Boundaries of Learning,* 1972; McClearn & de Fries, *An Introduction to Behavioral Genetics,* 1973; H. J. Eysenck, *The Biological Basis of Personality,* 1967; M. S. Gazzaniga & C. Blake-

more (eds.), *Handbook of Psychobiology,* 1975; U. Neisser, *Cognition and Reality,* 1975; R. B. Masterton m. fl. (eds.), *Evolution of Brain and Behavior in Vertebrates,* 1976; H. R. Pulliam & C. Dunford, *Programmed to Learn . . .,* 1980; S. Springer & G. Deutsch, *Left Brain Right Brain,* 1981; P. C. Reynolds, *On the Evolution of Human Behavior,* 1981; *Progress in Psychobiology — Readings from Scientific American,* 1976; J. L. Fuller & W. R. Thompson, *Behavior Genetics,* 2nd ed., 1978; J. Z. Young, *Programs of the Brain,* 1978; J. H. Crook, *The Evolution of Human Consciousness,* 1980.

Den nya syntesen: sociobiologi

Sociobiologin är resultatet av ett dynamiskt skede inom biologisk forskning på skilda områden — inte ett excentriskt påhitt av en Harvardentomolog med myror på hjärnan. 1975 sammanfattade och organiserade Wilson en stor mängd spridda data och teorier till ett encyklopediskt kompendium: *Sociobiology — The New Synthesis* har haft ungefär samma funktion som Julian Huxleys *Evolution — The New Synthesis,* 1942. Båda verken samlade ihop och konsoliderade föregående decenniums revolutionerande nytänkande — båda verkade som ett koordinerande fokus för många tidigare disparata forskningsprojekt och inspirerade därmed till snabb vidareutveckling inom många grenar av evolutionsbiologin.

En ännu mer exakt analogi till Wilsons försök att skapa en fast anknytning mellan en biosocial beteendevetenskap och evolutionsteorin är G. G. Simpsons *Tempo and Mode in Evolution* (1944), som gav den i dubbel bemärkelse fossila paleontologin en massiv injektion evolutionsteori, vilket resulterade i de dammiga benknotornas snabba och dramatiska uppblomstring. En av sociobiologins argaste kritiker, den understundom briljanta paleontologen S. J. Gould, apostroferar insatsen med följande vackra ord: ". . . Paleontology's status as an evolutionary discipline has been upgraded to respectability and far beyond during the past 30 years. If Cinderella has moved from the kitchen to the dance, we must thank Simpson for supplying the glass-slipper." (Mayr & Provine [eds.], *The Evolutionary Synthesis.*)

Samme Gould är numera ivrigt sysselsatt med att försöka knuffa in sociobiologin i själva spisen, samtidigt som han med sin betydande fiffighet (medelst marxistiska tå- och existentialistiska hälamputationer) bistår de fula beteendevetenskapliga styvsystrarna i deras med allt gällare röst framförda krav på att vara glasskons enda legitima ägare. I egenskap av evolutionsbiolog sammanfattar han sin uppfattning om människans natur genom att citera sartrösen Beauvoirs praktfloskel: Vi är (kan man tänka sig) "l'être dont i'être est de n'être pas". (G. är uppenbarligen en mycket "sammansatt" person, som ". . . learned his Marxism, literally at his daddy's knee". — *Science,* 2 jan. 1981.)

Den moderna evolutionsbiologins enande kraftcentrum är populationsgenetiken. Därifrån utgår ett antal underavdelningar som systematik, paleontologi, morfologi, embryologi, ekologi etc. Sociobiologins målsättning är att etablera studiet av djurens sociala beteende som en ny subdisciplin i denna syskonskara. Wilson är helt klar på denna punkt: "This book makes an attempt to codify sociobiology into a branch of evolutionary biology and particularly of modern population biology." (*Sociobiology,* s. 4.) Oavsett vilka obehagligheter sociobiologin är må frambringa, är den helt ortodox i förhållande till evolutionsteorin. Sent omsider fullföljer den även Darwins intentioner att analysera beteendet i termer av evolution genom naturligt urval.

I Thomas Kuhns numera ofrånkomliga terminologi är sociobiologerna alltså inga eldsprutande ikonoklaster, utan typiska 9—5-knegare, som utför "normal" vetenskap inom ett väl etablerat "paradigm": Forskningen "baseras på de framgångar vetenskapen uppnått i det förgångna, framgångar som något vetenskapligt samfund vid ett speciellt tillfälle betraktar som grunden för sin fortsatta verksamhet". (*De vetenskapliga revolutionernas struktur,* sv. övers. av Örjan Björkhem, 1981.)

Den svettiga sociobiologidebatten påminner dock mer om de stresstillstånd och troskriser som Kuhn associerar med paradigmskiften och intellektuella omvälvningar. Kuhns teorier är naturligtvis inte heliga men en förklaring i hans anda till sociobiologins samtidigt ortodoxa och kätterska status kan vara att ett biologiskt accepterat paradigm först nu tvingar sig på det allmänna medvetandet — där det är allt annat än acceperat. (Enl. M. Masterman använder Kuhn ordet "paradigm" i 23 olika betydelser.)

Sociobiologins kritiker har naturligtvis beväpnat sig med Poppers famösa "demarkationskriterium" — ett mycket tveeggat svärd i händerna på den bedagade trion antropologi, sociologi och psyko-

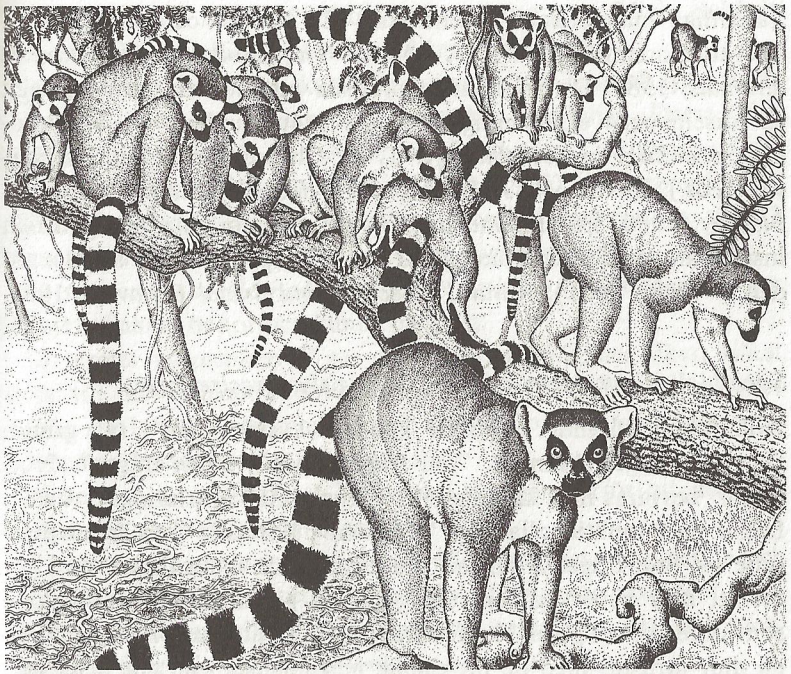
logi, som under ett sekels vattentrampande inte lyckats häva sig upp ur det preparadigmatiska urslemmet. Värdet av Poppers vetenskapsteori är numer kraftigt ifrågasatt.[10] Popper ger en uppskruvad och smickrande bild av vetenskap, bedriven i en anda av självuppoffrande rationalitet, där vetenskapsmännen ivrigt försöker torpedera sina egna älsklingshypoteser; verklighetsanknytningen är, som inte minst Kuhn visat, problematisk.

Den mindre idealistiska vetenskapsteoretikern D. Hull gör följande kommentar apropå försöken att kväva sociobiologin i sin linda med hjälp av metodologiska strypsnaror: ". . . why methodological criticisms have been so ineffectual in science. One reason is obvious: At any time in the history of science, scientists have a set of stock objections that they raise to any new theory, regardless of its contents and merits. These stock objections tend to be both extremely empirical and highly hypocritical. They are applicable, if at all, only to scientific theories as finished products. They are totally useless in assessing newly emerging theories". (*Scientific Bandwagon or Travelling Medicine Show?,* 1978.) Logiska stormästare har upprepade gånger påpekat att sociobiologin är a) ofalsifierbar, b) falsk.

En mer resonabel kritik hävdar att sociobiologin inte är någon teori utan ett *forskningsprogram* (i Lakatos' mening), dvs ett slags allmänna riktlinjer för hur vi skall bygga upp teorier inom ett visst område. Det bör sociobiologerna kunna acceptera med jämnmod, eftersom den fanatiskt rigoröse Sir Karl "har kommit till slutsatsen att darwinismen inte är en testbar vetenskaplig teori, utan ett *metafysiskt forskningsprogram* — ett möjligt 'framework' för testbara vetenskapliga teorier". (Popper, i Ayala & Dobzhansky, 1974.)

Poppers uttalande har blivit ett av kreationisternas favorittillhyggen mot evolutionsteorin. Den penibla situationen har tvingat honom att göra offentlig avbön: "I have changed my mind about the testability and the logical status of the theory of natural selection; and I am glad to have an opportunity to make a recantation." (*Dialectica,* 32, 344, 1978.)

För att avsluta denna utflykt i epistemologins förtunnade atmosfär kan det vara värt att påpeka att Poppers egen vetenskapsmetodologi — "Conjectures and Refutations" and all that — inte är en vetenskaplig teori enligt hans eget kriterium, dvs den kan inte



LEMURER
Teckning (detalj) av Sarah Landry i Edward O. Wilsons "Sociobiology", 1975.

falsifieras av empiriska data. Popper talar inte om hur vetenskap faktiskt bedrivs, utan hur den enligt hans oförgripliga mening *borde* bedrivas. Relationerna mellan vetenskapsfilosofer och vetenskapsmän påminner mest om den mellan de skällande hundarna och karavanen, som gravitetiskt oberörd skrider förbi.

Trots sin ringa ålder har sociobiologin redan genererat en omfattande litteratur, som dessutom fördubblas med allt kortare intervall. Wilsons *Sociobiology* är fortfarande den mest substantiella introduktionen (för den late föreligger en förkortad upplaga 1980). En kort och populär introduktion är D. Barash, *Sociobiology and Behavior,* 1977. R. Dawkins *The Selfish Gene,* 1976, är en lysande, men delvis kontroversiell popularisering av komplicerade, men

väsentliga matematiska resonemang. En lättläst och attraktivt illustrerad orientering är J. T. Bonners *The Evolution of Culture in Animals,* 1980. De viktigaste teoretiska uppsatserna, som bidragit till disciplinens utformning, finns bekvämt samlade i två antologier, *Readings in Sociobiology.* T. H. Clutton-Brock och T. Harvey (eds.), 1978, och J. Hunt (ed.), *Selected Readings in Sociobiology,* 1980. En imponerande volym med originalbidrag direkt inspirerade av det sociobiologiska forskningsprogrammet är Alexander & Tinkle (eds.), *Natural Selection and Social Behavior,* 1981.

Sociobiologi: problem och metodologiska preciseringar

Alla frågor rörande beteende kan grovt delas upp i två grundläggande frågeställningar: "hur-frågor" och "varför-frågor". Hur-frågor besvaras med kausala eller "proximala" förklaringar, varför-frågor med funktionella eller "ultimala". Forskare som är intresserade av "hur-frågeställningar" undersöker de mekanismer som gör att ett djur beter sig som det gör i en given situation. Forskare som intresserar sig för "varför-frågor", vill veta *varför* vederbörande djur utrustas med de proximala mekanismer som gör beteendet möjligt, kort sagt vilken *funktion* beteendet fyller. Det är mycket viktigt att noga hålla isär proximala och ultimala förklaringar, annars följer nästan oundvikligt missförstånd, som ger upphov till livaktiga pseudodebatter.

Varför gillar flertalet människor sötsaker? Den proximala förklaringen är att människor gillar den söta smaken, som de finner lustbetonad, vilket leder till konsumtion eller överkonsumtion av födoämnen med hög sockerhalt. Denna förkärlek beror i sin tur på sinnesreceptoriska och neurofysiologiska förhållanden, som gör att gottgrisarna dels uppfattar sött som sött (vilket inte är ett objektivt givet faktum), dels finner sensationen av sötma tillfredsställande.

Den ultimala förklaringen till varför dessa fysiologiska dispositioner alls existerar kan låta ungefär så här: Sockerarter är en viktig energikälla; våra primatförfäder, som övervägande levde av frukt, mådde bättre av att äta mogen, energirik, dvs söt frukt, än omogen, dvs sur, vilket gynnade individer som kunde urskilja och föredra sötaktig smak. Förkärleken för sötsaker är ett bra exempel på adaption som varit ändamålsenlig under för människan ut-

vecklingsmässigt normala förhållanden, men som blivit dubbelt ofunktionell i gottkioskepoken — fetma och karies.

Enligt Niko Tinbergen kan frågan varför besvaras på fyra olika, biologiskt relevanta nivåer, som noga bör särskiljas. Dessa Tinbergens "fyra frågor" (On Aims and Methods of Ethology, *Zeitschrift für Tierpsychologie,* 20, 410—33, 1963) kan exemplifieras av frågan: Varför sjunger koltrasten *(Turdus merula)* om våren? Beroende av förklaringsnivån är svaren formulerade i:

1) termer av *överlevnadsvärde eller funktion.* Koltrasten sjunger för att attrahera honor och kunna para sig.

2) termer av *orsaker.* T. ex. därför att dagslängden ökar, vilket leder till att koncentrationen av vissa hormoner förändras, eller därför att luften strömmar genom strupen på ett visst sätt, som förorsakar membranvibrationer etc.

3) termer av *utveckling.* Koltrasten sjunger därför att den lärt sig konsten av föräldrar eller grannar.

4) termer av *evolutionär historia.* Sångfåglarnas välljudande och komplicerade sång har utvecklats från urfåglarnas primitiva ljudrepertoar, som antagligen bara bestod av enkla varnings- och lockrop, som fallet är hos i dag levande primitiva fåglar.

Om man inte håller isär förklaringarna kommer "diskussioner" av följande typ lätt till stånd. A: Flyttfåglarna flyttar söderut på hösten för att söka rikligare tillgång på föda. B: Visst inte, de flyttar därför att den avtagande dagsljusperioden inverkar på deras neuroendokrina system.

Sociobiologin är mest intresserad av ultimala förklaringar (punkt 1), dvs. av beteendets funktion, hur det bidrar till individens överlevnad och fortplantning. Det evolutionärt sociobiologiska perspektivet fokuseras på frågor som: Vilket är beteendets adaptiva betydelse? Vilken är den evolutionära basen för socialt beteende? Vilka fördelar medför den kollektiva existensen för individen? Hur hävdar sig den samhällslevande individen i konkurrensen med andra individer? Kort sagt, vilka är de proximala orsakernas ultimala orsaker? Eller, ännu kortare, varför existerar beteendet x y z över huvud taget?

Skillnaden mellan proximala och ultimala orsaksförklaringar kan också formuleras i termer av taktik versus strategi. Taktiska beslut fattas i syftet att uppnå ett överordnat, strategiskt mål. Det strategiska målet är maximering av inclusive fitness, taktiska åt-

gärder för att uppnå målet är olika hormonella, neurala och andra fysiologiska mekanismer och utvecklingsprocesser — innefattande (beroende på arten och omständigheterna) mottaglighet för tidiga erfarenheter, individuell inlärningsförmåga och sociala traditioner. Målet är alltid detsamma, men taktiken varierar beroende på situationen; ibland är egoistiskt beteende taktiskt riktigt, andra gånger altruistiskt. Taktikens riktighet kan bara bedömas i anslutning till målsättningen. Slutsats: Det naturliga urvalet gäller den färdiga produkten, inte produktens tillkomstsätt.

Terminologiska missuppfattningar

Sociobiologerna har beskyllts för terminologisk lösaktighet och genomgående benägenhet för antropomorfism. Den sociobiologiska jargongen innehåller ord som altruistisk, självisk, bedräglig, våldtäkt, slaveri, kannibalism, som ogenerat används om djuriska förhållanden (vissa tillskrivs t. o. m. molekyler). En slapp terminologi är ofta ett symtom på slappt och suddigt tänkande. Men än vanligare är att en pretentiös och skenbart precis vetenskaplig nomenklatur begagnas för att skapa en illusion av vetenskaplig precision där denna är helt obefintlig. Samhälls- och beteendevetenskaperna excellerar i denna form av systematiskt missbruk av en för ändamålet enkom skapad terminologi. En kyss blir inte mer vetenskaplig genom att beskrivas som en kvadrolabial inhalationssmack (Fakiren).

Sociobiologiska glosor används som ett slags stenografiska förkortningar för att i görlig mån undvika mödosamma och stilistiskt oformliga parafraser. En mening som "Ungar har utvecklats till att begära mer föda än föräldrarna är villiga att ge" kan översättas till denna vetenskapliga version: "Under utvecklingens förlopp har selektionen verkat på genetiskt betingade differenser i tiggeribeteendet, så att en intensifiering av beteendet har favoriserats. Denna intensifiering av beteendet har gynnats i en sådan utsträckning att tiggerinivån hos varje individuell avkomma överstiger den som vore optimal ur föräldrarnas synpunkt."

Det är heller inget mystiskt med uttryck som "en gen för altruism". Visserligen har ingen hitintills lyckats isolera genetiska mutanter som manifesterar sig i skillnader i altruistiskt beteende, men altruistiska gener är inte principiellt mer konstiga än påvisade gener som bestämmer t. ex. kopulationshastighet hos bananflugor eller hygieniskt beteende hos bin.[11] Med altruistiska gener menas inte mer än att individer i besittning av dessa kommer att bete sig mer altruistiskt än individer med alternativa alleler. Genen eller generna kan utöva sin påverkan på ett mycket enkelt sätt, t. ex. genom att få djuret att fördröja inmundigandet av ett nedlagt byte. Om detta innebär att andra individer får en chans att äta mer mat, då är genen de facto en gen som disponerar för altruism.

Invändningen att begrepp som altruistisk, för att inte tala om transvestit, homosexuell, våldtäkt etc., är skamlösa antropomorfismer, som enligt Lloyd Morgans heliga kanon är helt illegitima i samband med djurbeteenden (dvs man bör undvika att tolka en handling som resultatet av en högre psykisk funktions verksamhet, om den kan tolkas som resultatet av en lägres. [LM 1894]) beror på en sammanblandning av förklaringsnivåer (Tinbergens punkt 1 och 2).

Termerna avser inte att beskriva de *kausala mekanismer* som förorsakar beteendet, utan beteendets *funktionella konsekvenser*. När en anddrake "våldtar" en andmadam, injicerar han sin sperma under våldsamma former, utan att först utföra de sedvanliga parningsritualer som enligt andetikett bör föregå kopulation. Termen våldtäkt är en i sammanhanget adekvat beskrivning av beteendets konsekvenser: sociobiologen gör därmed ingen som helst bedömning av beteendets motivationsbasis, vare sig det gäller anddrakar eller DNA-molekyler.

Reduktionism igen

> For nature is pleased with simplicity, and affects not the pomp of superfluous causes. (Newton, *Principia.*)

En lika allmän som till innebörden oklar beskyllning mot sociobiologin är att den är reduktionistisk. Metafysisk reduktionism har behandlats ovan. Återstår att säga några ord om *metodologisk* reduktionism, som sociobiologin öppet praktiserar. Det är en smula absurt att klandra en disciplin med vetenskapliga pretentioner för reduktionistiska tendenser, eftersom hela det vetenskapliga företaget till sin natur är reduktionistiskt. Det finns mig veterligen ingen holistisk kemi, fysik etc. Detta är välbekant

för alla praktiserande vetenskapsmän, t. ex. för sociobiologins fiende nr 1, R. Lewontin, som säger:

Praktiskt taget all modern vetenskap är baserad på en modell som Descartes introducerade i del V av *Discours de la méthode,* 1637. Den cartesianska världen är en maskin, och alla dess bitar och delar är i sig själva små urverksmekanismer. Organismer kan förstås genom att man sönderdelar dem och studerar deras funktioner för att därefter montera ihop dem igen och se hur delarna inordnar sig i och skapar helheten. På detta reduktionistiska program och den reduktionistiska metafysik som ligger bakom beror de enorma vetenskapliga framstegen sedan 1600-talet. Dessförinnan medförde oviljan mot att dissekera system i sina beståndsdelar att de förblev mysteriösa "organiska" helheter var och en med sin egen oanalyserbara karaktär; allt som var möjligt var beskrivning. Det är den cartesianska metodens triumf att så mycket av världen kan beskrivas och manipuleras som omkombinationer av elementära krafter och strukturer. (*The Sciences,* Jul/Aug 1981, s. 23.)

Samma uppfattning har Einstein och Popper. Den senare skriver bl. a.: "Vetenskapsmän måste vara reduktionister i den meningen att ingenting är så framgångsrikt i vetenskapen som en framgångsrik reduktion . . . En framgångsrik reduktion är kanske den mest framgångsrika av alla tänkbara vetenskapliga förklaringar, eftersom den uppnår vad Meyerson (1908, 1930) betonade: 'Det okändas identifikation med det kända'. . . . Vetenskapsmän *måste* oavsett filosofisk attityd till holismen välkomna reduktionismen som *metod* . . ." (Scientific Reduction and the Essential Incompleteness of All Science, i F. J. Ayala och T. Dobzhansky (eds.), *The Philosophy of Biology,* 1974.)

Sällsamt genetiskt mellanspel

> I have a feeling that if your structure (av DNA-molekylen) is true . . . then all hell will break loose, and theoretical biology will enter a most tumultuos phase. (M. Delbrück i brev till J. D. Watson 14/4 1953.)

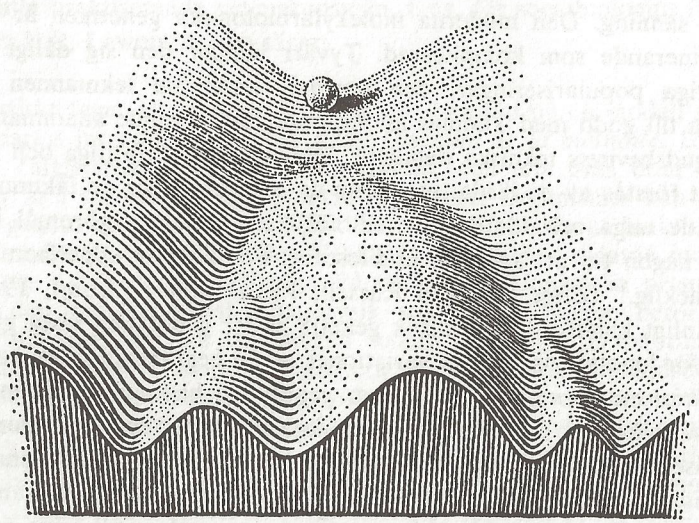
För den molekylärbiologiska maffian kan livets konstitution sammanfattas i travestin "Government of the genes, by the genes, for the genes".[12] Sociobiologerna och alla som accepterar den uppfiffade evolutionsteorin måste i stort instämma i denna fundamentala sanning. Den moderna molekylärbiologiska genetiken är lika fascinerande som komplicerad. Tyvärr lämpar den sig dåligt för hurtiga populariseringar, den normalt ambitiöse lekmannen får hålla till godo med Thomas av Aquinos råd (rörande anammandet av gudsbevisets tekniska detaljer): "Bevisen är svårfattliga och kan blott förstås av de lärda: men tron är nödvändig för de fåkunniga, för de unga och för de som till följd av praktiska göromål icke har någon tid att ägna sig åt filosofin. För dem är uppenbarelsen tillräcklig." (Efter Bertrand Russell, *Västerlandets filosofi,* 1945.)

Enligt klassisk mendeliansk genetik sätter genotypen vissa gränser för fenotypens möjliga variationer — en begränsning som kallas *reaktionsnormen.* Den miljö som genotypen hamnar i bestämmer alltså vilken av dess potentiellt möjliga fenotyper som kommer att realiseras. Den exakta relationen mellan genotyp och fenotyp är inte klarlagd. Ibland kan olika genotyper resultera i samma fenotyp och omvänt identiska genotyper ge upphov till olika fenotyper. Relationen mellan geno- och fenotyp är m. a. o. variabel — ungefär som den som råder mellan rökning och lungcancer. För att förstå sambandet mellan arv och miljö är C. H. Waddingtons visuella modell av "det epigenetiska landskapet" till hjälp.

Individens utveckling beskrivs som ett epigenetiskt landskap, där fenotypens utveckling sker längs en dalgång. Variationer i miljön kan förskjuta utvecklingen från den ursprungliga dalgången uppför sluttningen, vilket kan leda till att kulan rullar vidare i en grenande dalgång, men kulan tenderar att återgå — inte till ursprungsläget, eftersom processen är irreversibel — utan till en framförliggande position i den kanaliserade utvecklingsprocessen. Dalgångarna i figuren utgör tillsammans den genetiskt utstakade reaktionsnormen, kulan är den faktiskt realiserade fenotypen vid en given tidpunkt.

Vissa egenskaper är *stabila,* t. ex. ögonfärg, förekomsten av ryggrad och många fysiska karakteristika — det fordras utpräglade miljövariationer för att rubba kulan från det utstakade loppet enligt minsta motståndets lag. Andra egenskaper är *labila,* dvs mer miljökänsliga, t. ex. om man talar svenska eller kinesiska — vilket innebär att även ringa miljödifferenser kan slå igenom i distinkt fenotypisk variation.

I genetikens barndom blomstrade en pedagogiskt mönstergill teori rörande relationerna mellan gener och egenskaper hos feno-



EPIGENETISKT LANDSKAP
Illustration i C. H. Waddington, "The Evolution of an Evolutionist", 1975.

typer, nämligen att varje egenskap bestämdes av en enda gen. Teorin förutsatte att kromosomerna otvetydigt kan uppspaltas i ett definitivt antal distinkta gener — modell pärlor uppträdda på en tråd — och att fenotypen, den faktiskt existerande organismen, på motsvarande sätt kan delas upp i ett korresponderande antal distinkta egenskaper eller karakteristika. I detta idealtillstånd råder då en 1:1-relation mellan gener och egenskaper.

Den drömmen om en fulländad symmetri var naturligtvis för god för denna världen. Det visar sig snart att en given fenotyp godtyckligt kan delas upp i egenskaper enligt ett obegränsat antal olika system. Än värre — gener med vitt skilda positioner i genomet påverkar ofta samma egenskap, s. k. multipla gener. Bananflugans ögonfärg influeras t. ex. av gener vid 90 olika loci. Anhängare av 1:1-teorin tvingas därför att antingen hävda att 90 gener är en enda gen, alternativt att bananflugans ögonkulör sönderfaller i 90 olika egenskaper. En enda gen påverkar dessutom ofta ett stort antal skilda egenskaper — ett fenomen känt som pleiotropi. Tillkommande komplikationer i form av epistatiska effekter m. m. har

helt ruinerat den klassiska teorins rätkluvenhet.

I den mendelianska genetiken var genen ett teoretiskt begrepp — en fiktion med helt okänd kemisk och fysisk struktur. Den 25 april 1953 publicerade två forskare, J. D. Watson och F. H. C. Crick, en två sidor lång artikel i *Nature* (171, 737—8), daterade den 2 april. Den började med orden: "We wish to suggest a structure for the salt deoxyribose nucleic acid (D. N. A.). This structure has novel features which are of considerable biological interest." I slutet av artikeln står: "It has not escaped our notice that the specific pairing we have postulated immediately suggests a possible copying mechanism for the genetic material."

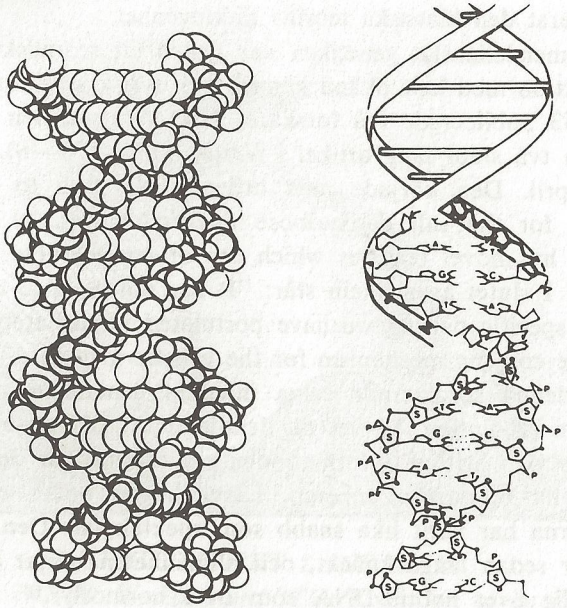
Med denna sordinerade salva inleddes genetikens molekylärbiologiska revolution. Vi vet nu detaljerat att DNA-molekylen är bärare av den ärftliga informationen och därmed är den yttersta funktionella biologiska enheten. Utvecklingen under de senaste decennierna har varit lika snabb som spektakulär. Den genetiska koden är sedan länge knäckt, och allmänheten börjar bli nästan lika orolig över hybrid-DNA som över hormoslyr.[13]

Den teoretiska mendelianska genen är nu reducerad till en molekylärbiologisk enhet kallad *cistron*. (Pedanter insisterar på att en mendeliansk gen måste ersättas av tre begrepp: cistron, muton och recon.) Den hypotetiska enheten har förvandlats till en välkänd fysisk, kemisk struktur. En gen är ett DNA-segment som framställer en enda molekylär produkt — en RNA-molekyl.

Den fulländade parasiten

I början tycktes Watson-Crick-modellen stämma med den ärevördiga föreställningen enligt vilken generna liknade pärlor uppträdda på ett band. Varje nukleotidtriplett i DNA kodar för en aminosyra (via RNA) och en kedja av aminosyror bildar ett protein. Förhoppningsvis var det bara att läsa av kromosomerna som man läser en sammanhängande, meningsbärande text. Icke. Hos högre organismer (eukaryoter) befinner sig det genetiska materialet i ett tillstånd av redaktionellt kaos. Många gener kommer styckevis och delt, skilda åt av DNA-sekvenser som inte kopieras till RNA. Många proteiner kodas av delsekvenser som är utlokaliserade på flera kromosomer (t. ex. humant immunoglobulin).

Bara en ringa del av DNA kodar för något protein över huvud



DNA-SPIRALER
tecknade på två olika sätt. Ur Michael Ruse, "Is Science Sexist?", 1981.

taget. Hos människan mer än 1, men mindre än 2 %. Mycket av det återstående består, såvitt bekant, av senilt upprepat (hundratill tusentals gånger) meningslöst stammande. Detta s. k. repetitiva DNA tillhör 2 klasser. Den första är s. k. "högeligen upprepat" eller "satellit-DNA", vars sekvenser repeteras upp till flera miljoner gånger. Ca 5 % av humant DNA faller inom denna klass — ingen har en aning om orsakerna. Den andra klassen är s. k. "medelupprepat" eller "intermediärt DNA", vilket utgör 15—30 % av t. ex. människors och bananflugors genom. Det förekommer i ett 10-tal till några hundra kopior, ofta spridda mellan olika kromosomer.

Den skandalösa genetiska anarkin är desto mer förödmjukande som lägre varelser (prokaryoter), t. ex. blågröna alger och bakterier, vilka saknar cellkärna och härbärgerar allt sitt DNA i en enda kromosom, beter sig betydligt mer disciplinerat. En ljusglimt för ressentimentfylla eukaryoter är att enligt senaste rön även

"SJÄLVISKT DNA"
tecknat av Linda Angeloff-Sapieza i "Nature", April 17, 1980.

prokaryoterna är infekterade av s. k. "transposoner" eller "hoppande gener" som synbarligen inte assisterar bacillerna, utan existerar uteslutande för sin egen skull.

Många forskare har utan framgång rådbråkat sina hjärnor för att hitta en funktionell förklaring till den stora mängden ickespecifikt, repetitivt DNA. I april 1980 publicerade två forskarpar (L. Orgel & F. Crick och W. Doolittle & C. Sapienza) en ny, lika häpnadsväckande som sinister teori i *Nature* (April, 17). Att det inte rörde sig om ett nihilistiskt aprilskämt garanteras av *Natures* alltigenom seriösa natur och F. Cricks status; många kolleger betraktar honom som den störste biologiske teoretikern sedan Darwin. Den nya lösningen på DNA-mysteriet var, med en blandad metafor, ett veritabelt alexandershugg med Occams rakkniv: de (medel)repetitiva DNA-sekvenserna har ingen funktion alls. De existerar uteslutande för sin egen skull och är, i Kants mening, icke medel för någonting, utan rena självändamål. Crick, som tydligen inte imponeras av det kategoriska imperativet, kallar dem helt rått för "junk"-DNA, skräp-DNA.

Det nya fenomenet överöstes snabbt med en hel svärm nedsättande epitet — förutom "skräp-" förekommer "ignorant", "irrelevant", "parasitiskt", "själviskt", och "egocentriskt" DNA. Det vanligaste smeknamnet har blivit självisk DNA, bildat i analogi med Dawkins självisk a gen. Precis som självisk a gener sprider sig i populationen för att de är mästare i konsten att överleva och kopiera sig (naturligt urval), så sprider sig självisk t DNA inom genomet i kraft av sin fenomenala kopieringsförmåga. Det är inte till någon nytta för cellen, utan innebär rimligen en viss kostnad — vilket gör det till ett slags intracellulär parasit i stil med virus.

Jämförelsen med självisk a gener haltar i ett viktigt avseende. Dessa konkurrerar med sina alleler om samma locus i genomet, under det att självisk t DNA sprider sig lateralt inom genomet.

Självviska gener överlever därför att de har sådana effekter på kroppar som bidrar till att hjälpa dem i kampen för tillvaron. Självviskt DNA överlever därför att det *inte* har någon effekt på kroppen — fenotypen — och därför är "osynligt" för det naturliga urvalet. Det kan inte elimineras, eftersom det saknar fenotypisk effekt. Doolittle och Sapienza säger: "If there are ways in which mutation can increase the probability of survival within cells, *without effect* on organismal phenotype, the sequences whose only 'function' is self-preservation, will inevitably arise and be maintained . . ." (Titeln på Orgels och Cricks uppsats är Selfish DNA: The Ultimate Parasite.)

Kroppar försvarar sig som bekant mot virus och andra parasiter genom immunsystemet, det ligger därför nära till hands att misstänka att det "arbetande" genomet försöker motverka spridningen av parasitiskt DNA på ett analogt sätt. Det medelrepetitiva, parasitiska DNA:t förekommer typiskt i några tiotal kopior, inte i tusen- eller miljontals, vilket antagligen skulle leda till kroppens — värddjurets — undergång: parasit-DNA beter sig m. a. o. som en intelligent parasit, inriktad på moderat, långsiktig utsugning under ordnade former. Proportionerna "hederligt" till "självviskt" DNA avspeglar antagligen en evolutionär kapplöpning inom genomet. Som Orgel och Crick säger: "The main facts are, at first sight, so odd that only a somewhat unconventional idea is likely to explain them."

John Hartung föreslår i en uppsats med den tankeväckande titeln Genome Parliaments and Sex with the Red Queen (i Alexander & Tinkle, *Natural Selection and Social Behavior,* 1981) att Wynne-Edwards' förkättrade teori om gruppselektion kanske skulle kunna äreräddas om den användes på det intergenomiska planet. Inom en (sexuell) organism är varje könscell som inte lyckats förena sig med en kompletterande sådan och åstadkomma en framgångsrikt reproducerande ny organism dömd att döden dö.

Eftersom bara ett av flera miljoner (ägg), eller en av flera miljarder (spermier) lyckas, kan man tänka sig att de utvalda tu som förmår bilda nytt liv (förena sig i en zygot) kanske kammar hem högsta vinsten just därför att de innehöll mindre självviska parasitgener än sina mer utsugna konkurrenter. — Curiouser and curiouser! Eller för att citera ett annat visdomsord: "Life is not only more curious than we think, but more curious than we can think."

Efter dessa spekulativa utsvävningar ter sig de sociobiologiska resonemangen ytterst jordbundna. Sociobiologin förutsätter inte genetisk determinism vilket ofta hävdas, utan bara ett genetiskt inflytande som är större än 0 på beteendet. Om en egenskap har heritabilitets- (ärvbarhets-) värdet 1, betyder det att all variation inom populationen beror på genotypiska olikheter och att miljöinflytandet på variationerna är obefintligt. Är värdet 0 är all existerande variation ett resultat av miljöpåverkan, dvs genetiska differenser mellan individerna har ingen betydelse för denna speciella egenskap.

Eftersom människan inte är något unikt djur som lyckats emancipera sig från sina gener, kan man tryggt förutsätta att hennes beteende står under ett genetiskt inflytande som är större än 0. Hela föreställningen att människan med uppgåendet i kulturen sågat av generna är rent absurd. Neurobiologen G. S. Stent säger kort och gott: "Within the context of biology as a branch of natural science, *and upon proper consideration of any conceivably scientifically valid relation between the genome and phenome* [min kurs.] transcendence of the genes is no more possible than natural selection of the unfit." (G. S. Stent [ed.], *Morality as a Biological Phenomenon,* 1980.)

En annan källa till förvirring är frågan om hur många gener olika individer egentligen delar med varandra. Schimpans och människa delar (enl. King & Wilson, 1975) 99 % av det *genetiska materialet,* vilket inte nödvändigtvis betyder att vi till 99 % har *identiska gener.* Det är teoretiskt möjligt för två genom att dela 99 % av det genetiska materialet utan att ha en enda identisk gen. I verkligheten delar vi flertalet gener med våra ludna kusiner, som genom den nya molekylära tidtagningstekniken snabbt har ryckt oss närmare.[14] Enligt den ortodoxa uppfattningen lämnade människans förfäder aphuset för 20 till 15 miljoner år sedan, i dag dateras utvandringen till för 7—4 miljoner år sedan.[15]

Enligt sociobiologisk definition obesläktade människor delar mer än 90 % av sina gener. Alla gener blir inte föremål för samma hårda urval, det gäller gener som förekommer i alternativa alleler, m. a. o. i heterozygotiskt tillstånd. Majoriteten av gener existerar i homozygotiska genloci. Dessa fixerade gener löper ingen

risk att elimineras i urvalet och deltar så att säga utom tävlan, dvs så länge ávelsgruppen eller arten består. (Dessutom hotas deras position av mutationer.) Människan har enligt en beräkning ca 100 000 strukturella genloci och en genomsnittlig heterozygoticitet på 6,7 % — varje människa är i genomsnitt heterozygotisk för ca 6 700 genloci. Det är urvalets primära målgrupp.

Att alla människor delar mer än 90 % av sina gener borde underminera *kin-selection*-hypotesen. Så är emellertid inte fallet. När man anger släktskapskoefficienten mellan t. ex. helsyskon till 0,5, refererar detta till sannolikheten för att en delad gen är nedärvd från samma kopia hos deras närmaste gemensamma förfader. Det förhållandet att syskonen delar mer än 90 % av sina gener med alla medmänniskor gör inte att det kvittar lika om de är altruistiska mot varandra och andra närstående, eller mot vilken som helst främling.

Om en altruist sprider sin välvilja på måfå i populationen, kommer alla genotyper att i genomsnitt tillföras samma mått av "fitnessbefrämjande" assistans, vilket i sin tur inte leder till någon evolutionär förändring. Genfrekvensen kan bara förändras genom differentiella fitnessförbättringar. Oavsett den allmänna graden av genetisk likhet mellan populationens medlemmar kommer därför ett altruistiskt beteende bara att spridas om det företrädesvis riktas mot närstående. Kärleken som inte söker de sina saknar evolutionär betydelse — diskrimination är lösenordet.

> What a book, a devil's chaplain might write on the clumsy, wasteful, blundering, low and horribly cruel works of Nature. (Darwin.)
>
> Selection is not so much the preservation of the fit as it is the destruction of the unfit. For the fit it is not so much a conquering invasion as a lucky escape. (Eugène Marias, *The Soul of the Ape*, skriven sannolikt 1922, utgiven 1969.)
>
> The punctuational view implies, among other things, that evolution is often ineffective at perfecting the adaptions of animals and plants; that there is no real ecological balance of nature; that most largescale evolutionary trends are not produced by the gradual reshaping of established species, but are the net results of many rapid steps of evolution, not all of which have moved in the same direction. (Steven M. Stanley, *The New Evolutionary Timetable*, 1981.)

Den matematiska utformningen av modern genetik och avancerad biologisk teoribildning över huvud taget ger ofta upphov till ytterst orealistiska modeller och scenarier, som i värsta fall påminner om elementarpartikelfysikens tilltagande egendomligheter. Det är alltid klokt att betrakta ekvationsarkitektoniska skapelser med Einsteins ord i minnet: "I den mån matematiska lagar refererar till verkligheten, är de inte säkra, och i den mån de är säkra, refererar de inte till verkligheten." Genernas intrikata kadrilj i ekvationernas underland hotar ibland att dölja och bortförklara den evolutionära verklighet som består av elefantens snabel, fladdermössens ekolodning och känguruns dubbla livmoder.

Genetiken är ytterst bara intressant i den mån den hjälper oss att förklara ". . . how the innumerable species inhabiting this world have been modified, so as to aquire that perfection of structure and coadaption which most justly excites our admiration". (Darwin 1859.)

Modern beteendeekologi och sociobiologi beskriver ofta maximala villkor och optimala adaptioner. Intresset är så starkt inriktat på formaliserade och idealiserade modeller, att avvikelser från teorierna riskerar att ignoreras. Noterade avvikelser blir ofta avfärdade som "brus" i systemet, ovidkommande olägenheter, som besudlar i övrigt fulländade matematiska formler. I sitt hälsnings-

anförande vid en internationell genetikkongress fångade presidenten Kurt Stern perfekt denna anda av genetisk idealism med orden: "Ett lejons ägg och spermier är lejonet självt, avskalat alla efemära attribut . . ."

Primatologerna J. och J. Baldwin ger följande kommentar: "Denna form av genetisk idealism låter oss förgäta allt 'schabbel' och alla ofullkomligheter som inverkar när det växande lejonet får för litet mat, lider av en allvarlig infektion, en skadad tass eller en traumatisk inlärningsupplevelse. Den genetiska idealismens strategi är tilltalande för dem som vill tro att genetiska orsaker kan förklara 'allting viktigt' rörande beteende. Schabblet och bruset är oväsentliga, efemära ofullkomligheter; den platonska essensen förklaras av generna.

De 'själviska generna' uppfattas som livsdramats designer, regissör och koreograf. När avvikelser som inte förklaras av genetiska faktorer är betydande, kan det emellertid vara ovist att förbise dem. Även om det platonska lejonet skulle 'realiseras' under villkor av optimal nutrition och kroppsträning, samt minimala inslag av sjukdomar och skador, skulle det inte kunna överleva på vår sköna, men ofullkomliga planet. Den genetiska koden skulle inte sätta det i stånd att jaga byte, att döda och samordna sina aktiviteter med andra flockmedlemmar, eftersom dessa färdigheter är ett resultat av det ontogenetiska bidraget till beteendet." (The Phylogenetic and Ontogenetic Variables that Shape Behavior and Social Organization, i I. S. Bernstein & E. O. Smith (eds.), *Primate Ecology and Human Origin,* 1979.)

C. H. Waddington har envetet kritiserat tendensen att betrakta fenotypen som ett negligibelt epifenomen till genotypen, en benägenhet som han anser karakteristisk för hela neodarwinismen.[16] Inför hotet om en frigid och artificiell genplatonism frestas man instämma med galghumoristen Morgenstern: "Lass die Molekülen rasen, / was sie auch zusammanknobeln! / Lass das Tüfteln, lass das Hobeln, / Heilig halte die Ekstasen." (C. Morgenstern.)

Är adaptioner optimala, eller lever vi i den bästa av alla världar?

Evolutionsteorin förklarar två av biosfärens mest påtagliga aspekter — dels den fantastiska mångfalden och variationen av levande

varelser, dels också organismernas subtila anpassningar till sina respektive livsvillkor. Livsformernas ändamålsenliga utformning har varit en källa för spekulationer, åtminstone sedan Aristoteles' *Djurens naturhistoria.* Under kristen tid förklarades denna underbara ändamålsenlighet helt naturligt som ett Guds verk.

Detta tema var kärnpunkten i den s. k. naturteologin, som i de skapade varelsernas fiffiga konstruktion varseblev ymniga bevis på att Gud var både kompetent och god. Ett klassiskt verk i genren, som Darwin kunde utantill, var Paleys *Natural Theology,* 1802. Ärkediakonen utvecklade med avsevärt skarpsinne, i ljuset av det tidiga 1800-talets kunskaper om mekanik, optik, kemi och anatomi, sin vision av Gud den gode ingenjören. Andra exempel är de åtta avhandlingar, som tillsammans bildar de s. k. Bridgewatertreatises, ägnade åt att bevisa "Guds i Skapelsen uppenbarade Allmagt, Vishet och Godhet". (Sv. övers. 1841.)

I intervallen mellan Darwin och de yttersta dagarnas ekosofi var naturens roll som fromhetsmanande kontemplationsobjekt starkt reducerad. I *Catch* 22 för Yossarian en teologisk debatt med sin älskarinna, löjtnant Scheisskopfs promiskuösa maka. Yossarian är inte imponerad av skapelsen: "Herre Gud, hur mycket vördnad kan man ha för ett Högsta Väsen, som finner det nödvändigt att inkludera sådana fenomen som slem och tandlossning i Sitt gudomliga skapelsesystem?

Vad i hela friden hade Han i sitt perversa, onda och skatologiska sinne, när han berövade gamlingar tarmkontrollen? Varför i fridens dar skapade Han någonsin smärtan?" Fru Scheisskopf, som är en vacklande anhängare av naturteologin, svarade triumferande: "Smärta är ett viktigt symtom. Smärta är en varning till oss om kroppsliga faror." Yossarian replikerar argt: "Oh ja, Han var verkligen hygglig när Han gav oss smärtan! . . . Varför kunde Han inte använt en ringklocka för att varna oss i stället, eller en av Sina änglakörer? Eller ett system av blå och röda neonrör mitt i pannan på varje människa? Varenda jukeboxkonstruktör värd sitt salt kunde ha klarat av det. Varför kunde inte Han?"

För att värna sin tro tar fru Scheisskopf då till knytnävarna. Yossarian frågar förvånat varför hon blir så upprörd, hon tror ju inte på Gud heller. Hon svarar med förintande kvinnlig logik: "Det gör jag inte heller — men den Gud jag inte tror på är en god Gud, en rättvis Gud, en barmhärtig Gud. Han är inte den elake

och enfaldige Gud, som du försöker göra honom till."

David Hume var inne på liknande hädiska tankegångar när han undrade om världen verkligen var ett rimligt uttryck för ett *högre* väsens planerade verksamhet. "Kanske är denna vår värld bara det första famlande försöket av någon barngud, som därefter övergivit den, skamsen över sin tafatthet, kanske är den en produkt av en underordnad lägre gudom och föremål för hans överordnades löje, eller verket av någon pensionerad guds ålderdomssvaghet och senilitet, som fortsatt sitt lopp efter skaparens död . . ." (*Dialogues Concerning Natural Religion,* V, 1779, skriven 1751.)

Inte oväntat kommer den mest koncisa naturteologiska kommentaren från djävulens egen lexikograf A. Bierce: "Gud skapade världen på sex dagar och blev arresterad på den sjunde." (Den oauktoriserade versionen.)

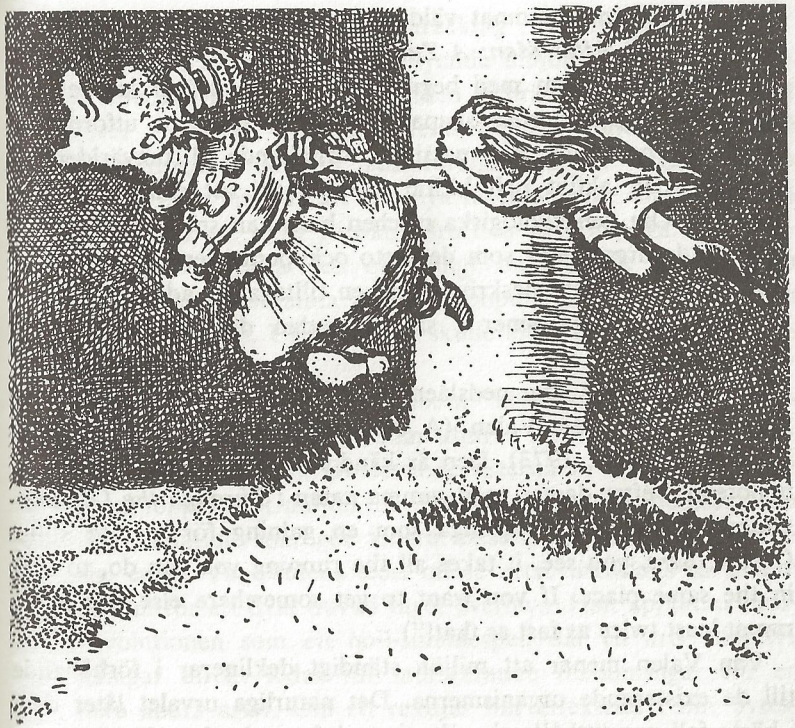
Stendhal konstaterar i mer irenisk anda: "Den enda ursäkten för Gud är den att han inte existerar."

Vetenskapliga adaptionsteorier

> False facts are highly injurious to the progress of science, for they often endure long: but false views, if supported by some evidence, do little harm, for every one takes a salutary pleasure in proving their falseness and when this is done, one path towards error is closed and the road to truth is often at the same time opened. (Darwin 1871.)

Enligt den vetenskapliga uppfattningen om adaptioner ställer yttervärlden vissa "problem" som organismerna måste "lösa". Evolution genom naturligt urval är den mekanism som knådar fram lösningarna. Genom en process av evolutionära förändringar finner organismerna bättre och bättre lösningar på sina "problem", vilket resulterar i att de till slut blir väl anpassade. Denna adaptionsteori förutsätter en existerande yttervärld, som tillhandahåller de problem på vilka adaptionerna är lösningar. Biologer besväras, till skillnad från fysiker och filosofer, sällan av allvarliga tvivel rörande yttervärldens existens.

En organisms livsproblematik utgörs av dess ekologiska nisch — en flerdimensionell beskrivning av organismens totala livsmiljö och livssätt. Bl. a. R. Lewontin har påpekat att detta synsätt leder



ALICE OCH DEN RÖDA DROTTNINGEN
i Lewis Carrols "Through the Looking-Glass". Teckning av Mervyn Peake.

till vissa svårigheter. Om evolutionen är den process genom vilken organismer anpassar sig till sina respektive nischer, så måste nischerna existera före organismerna. Det måste finnas tomma nischer som väntar på att fyllas av nya arter, skapade av evolutionen.

En nisch kan bara definieras operationellt i relation till den organism som faktiskt lever i den. I frånvaro av existerande organismer med vissa faktiska relationer till den givna verkligheten finns det inget som hindrar en från att dela upp världen i ett oändligt och godtyckligt antal tomma nischer. Är det verkligen en meningsfull utsaga att t. ex. nischen för gräsätande ormar är tom? (Ett fascinerande, halvseriöst försök att visa vad som kommer att hända när människan och hennes symbiotiska parasiter har elimi-

nerats och därmed lämnat väldiga livsutrymmen tomma skisseras av D. Dixon i *After Man: A Zoology of the Future, 1981.*)

Ett annat problem med begreppet "tom nisch" är att det inte inbegriper organismernas skapande roll vid nischens utformning. Organismerna är inte helt passiva i förhållande till omvärlden, de påverkar den aktivt och bidrar därmed till att skapa sin egen livsmiljö. Om den ekologiska nischen bara kan specificeras i relation till de organismer som de facto ockuperar den, kan evolutionen inte utan vidare beskrivas som en tilltagande adaptiv process, eftersom alla organismer i så fall redan definitionsmässigt är adapterade.

En lika elegant som nedslående lösning har utarbetats av amerikanen Leigh Van Valen (A New Evolutionary Law, i *Evol. Theory,* 1 1—30, 1973). Den är känd som "den Röda Drottning-hypotesen" efter damen med samma namn i *Through the Looking-Glass,* som tvingades springa som en galning för att stå stilla. ("Now, *here,* you see, it takes all the running *you* can do, to stay in the same place. If you want to get somewhere else, you must run at least twice as fast as that!")

Van Valen menar att miljön ständigt deklinerar i förhållande till de existerande organismerna. Det naturliga urvalet låter dem i bästa fall upprätthålla sin adaptionsnivå — absoluta förbättringar är en ren utopi. Bevis som stöder denna "statiska" modell kommer från undersökningar av olika arters evolutionära livslängd, insamlade från många skilda utvecklingslinjer. Om urvalet verkligen ökade organismernas anpassning till omvärlden, borde arter som existerat länge vara de bäst anpassade, eftersom de haft tid att ackumulera många förbättringar. Sådana beprövade arter borde ha en större chans att överleva en stipulerad tidsperiod än nya.

Data stöder inte denna förväntan. Sannolikheten för att en art skall dö ut tycks vara karakteristisk för den djurgrupp arten tillhör, men orelaterad till den tid den existerat.[17] Det naturliga urvalet förbättrar inte systematiskt levande varelsers adaptioner och därmed långsiktiga överlevnadschanser, utan åstadkommer bara en sådan grad av förändringar att arten lyckas "hänga med" i en ständigt skiftande miljö. För att inte bli akterseglad måste arten förfoga över tillräckligt stor genetisk variation av rätt sort för att kunna generera rätt adaption vid rätt tillfälle. (Mer än 99 % av alla arter som existerat är utdöda)

Teorin om s. k. "environmental tracking", där organismerna med andan i halsen förföljer den undflyende miljön, ställer problemet tomma nischer i ny belysning. Världen är bräddfylld av organismer som lever i nischer, vilka definieras av sina innebyggare. Små miljöförändringar leder till små förändringar av organismernas livsvillkor. Detta innebär att den nya nisch som de måste anpassa sig till kommer att ligga ganska nära den ursprungliga. De organismer som skall inta den obetydligt modifierade nya nischen måste sannolikt härstamma från den population som levde i den ursprungliga nischen. Utvecklingen skulle alltså ske trevande, gradvis och odramatiskt.

Nischen glider här långsamt igenom "nischrymden", innefattande en långsamt föränderlig art, som alltid är på efterkälken och därför litet "missanpassad". De levande arterna är slutligen dömda att förlora loppet mot miljön, då de inte lyckas uppmobilisera den genetiska variation som gör vidare existens möjlig. Sammanfattningsvis: enligt Van Valens teori måste arter utvecklas så snabbt de bara kan för att över huvud taget överleva. Han uppfattar dessutom evolutionen som ett noll-summespel, där en arts adaptiva förbättringar direkt leder till motsvarande försämringar för en eller flera andra arter. Om ett rovdjur blir effektivare, blir bytesdjuret automatiskt mer sårbart.

Sådana *ko-evolutionära* kapplöpningar mellan jägare och jagad brukar vara ganska stabila, med bytet en noslängd före. En förklaring till denna harmoni är den s. k. "livet-eller-middagen-principen". Kaniner springer fortare än rävar, eftersom kaninen springer för livet medan räven bara springer för sin middag. "En räv som har förlorat en kapplöpning mot en kanin kan fortfarande fortplanta sig. Ingen kanin har någonsin fortplantat sig efter att ha förlorat en kapplöpning mot en räv. Rävar som ofta missar sitt byte svälter ihjäl, men de kanske har lyckats fortplanta sig en smula dessförinnan." (R. Dawkins och J. R. Krebs, Arms Races Between and Within Species, i *Proceedings of the Royal Society,* 1979, 262, 481—511.) Selektionstrycket verkar därför hårdare på kaninens förmåga att undkomma rävar än på rävars förmåga att hinna i fatt kaniner.

Adaptioner utvecklas alltså inte mot större fulländning. Van Valens teori är dåliga nyheter för eventuellt överlevande anhängare av 1800-talets evangelium — i Spencers ord "progress is not

an accident but a necessity... Surely must man become perfect". Doktorerna Leibniz och Pangloss bör också känna sig betryckta i sin himmel.

Ett noll-summe-samhälle under den röda drottningens färla är däremot en idé helt i Schopenhauers anda. Han hävdade i polemik mot Leibniz' teodicé att denna världen — långt ifrån att vara den bästa av alla tänkbara världar — bevisligen var den sämsta, eftersom den över huvud taget inte skulle kunna vara om den vore blott grandet sämre, och han konkluderade helt logiskt att lyckan existerar i mineralriket.

Van Valens teori har en stor svaghet: den kan inte förklara de explosiva perioder av artmultiplikation som t. ex. inträffade när marina organismer tog sig upp på land — tidigare en hel mosaik av tomma nischer. Problemet dyker alltså upp igen.

Alla förändringar leder inte till bättre anpassning, det är en av G. C. Williams' huvudteser (1966). Orsaker till icke adaptiva förändringar kan vara:

a) S. k. allometrisk eller differentiell tillväxt, som indirekt kan ge upphov till strukturer utan funktion för utvecklingen. Människans haka har föreslagits vara en sådan struktur.

b) S. k. pleiotropa gener, dvs gener som påverkar fenotypen på flera olika sätt, kan ha en fitnessbefrämjande effekt och då hänger de andra verkningarna med av bara farten, även om de är milt skadliga. En sådan pleiotrop bieffekt kan vara den att vi dör.[18]

c) Vissa förändringar existerar samtidigt med andra lösningar på samma problem — ingen är optimal och ingen får någon utslagsgivande betydelse. En marsekolog som studerade jorden och observerade att svenskar kör på höger sida av vägen, under det att engelsmännen kör till vänster, skulle kunna försjunka i djupsinniga, men fruktlösa grubblerier över vilka ekologiska korrelat som kunde förklara respektive beteendes adaptiva betydelse.

d) Många evolutionära förändringar är antagligen slumpmässiga utslag av stokastiska processer i genomet. Omfattningen av dessa "adaptivt neutrala mutationer" och fenomen som "liftande gener" är föremål för en intensiv och delvis bitter debatt.

För beteende i synnerhet gäller att populationer utvecklas under ständigt skiftande selektionstryck. Vid en tidpunkt är ett visst tryck det mest akuta, när en rimlig anpassning uppnåtts minskar det trycket och ersätts av ett nytt, som i sin tur blir det primära

selektionstrycket. Populationen utdanas av än det ena, än det andra trycket, vilket gör att morfologiska och beteendemässiga reaktioner anhopas i en historisk sekvens. Sådana adaptiva historier bildar artens fylogeni, och i den mån den avspeglas i det nuvarande genetiska systemet bör vissa av individens attribut vara anpassningar till förgångna "primära" tryck snarare än aktuella sådana.

Beteendet är alltså resultatet av en växelverkan mellan individens reaktioner på den gällande situationen och det genetiska arvet. En poäng som Monod formulerat i frasen "varje levande varelse är också ett fossil" eller i D. Hamburgs version "en av urmänniskornas kvarlevor är den moderna människan". Ett sista varningsord i den anti-panglossianska kampanjen kommer från primatologen H. Kummer: "Diskussioner om adaptioner ger ibland intrycket att varje observerad egenskap hos en art — definitionsmässigt — måste vara en idealisk adaption. I själva verket är allt vi kan säga med visshet att den måste vara *tolerabel* [kurs. här], eftersom den inte lett till utdöende. Evolutionen är trots allt inte trolleri." (H. Kummer, *Group Techniques of Ecological Adaption,* 1971.)

Det finns dock starka heuristiska motiv för antagandet att adaptioner är rimligt adaptiva och till och med för det extrema antagandet att de är optimala. För det första har optimalitetsargument ideligen hjälpt oss att bättre förstå kända adaptioner och att upptäcka okända. Det andra och avgörande argumentet är att det inte finns något annat rimligt kriterium för det biologiska forskningsprogrammet. Lewontin, en av adaptionsbegreppets mest skoningslösa kritiker medger: "En svagare variant av evolutionära förklaringar som förklarar en viss fraktion av fallen som adaptioner och hänför resten till allometri, pleiotropi, slumpmässig genfixering etc., ... skulle vara fullkomligt otestbar. Biologerna skulle få full frihet att praktisera adaptionsprogrammet i de lätta fallen och lämna resten på slumpens sophög. I en mening är biologerna därför tvungna att arbeta med utgångspunkt från det extrema adaptionistiska programmet, eftersom alternativen, som tvivelsutan verkar i många fall, är otestbara i de speciella fallen." (Adaption, *Scientific American,* Sept. 1980.)

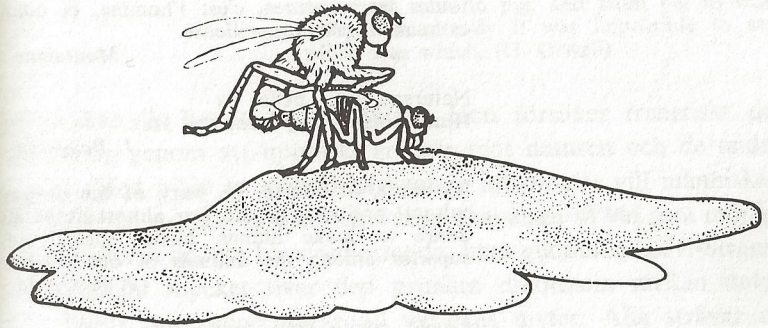
Den nya beteendebiologin har inom loppet av några få år producerat omfattande och djupgående både teoretiska och empiriska

studier av djurens sociala liv. Den rikhaltiga teoriutvecklingen har stimulerat en mångfasetterad forskning rörande aspekter av socialt beteende som tidigare aldrig undersökts, eller ens anats. Evolutionsteoretiker, matematiska modellbyggare och fältarbetare arbetar för första gången koordinerat och integrerat. Sociobiologin, som famnar över hela fältet — från molekylärgenetik till samhällsvetenskaper — har förvisso producerat sitt kvantum våghalsiga och prematura generaliseringar, men förtjänsterna överväger klart. Den nya disciplinen är onekligen något teoriberusad och behöver en kraftig dos tillnyktrande empiri i form av väl konstruerade experiment och framför allt av många och långa fältstudier mitt ute i den ateoretiska bushen.

Den funktionella förklaringsmodellen har en avgörande fördel vid studiet av beteende. Den gör det möjligt att konstruera teoretiska modeller av idealiska adaptioner, som sedan kan jämföras med evolutionens hantverk i verkligheten. En sådan mönstergill, kvantifierad studie är G. A. Parkers Searching for Mates (i Krebs and Davies, 1978). Hans studieobjekt var kopulerande dyngflugor lystrande till det förtrollande latinska namnet *Scatophaga stercoraria*. Parker medger: "Studying flies mating on cowpats may seem a rather extreme perversion", men ursäktar sig med att "theories benefit much from empirical substantiation". Med en hängivenhet, som filistern antagligen finner malplacerad, konstaterar han att hannarna enligt teoretiskt matematiska beräkningar optimalt borde betäcka honorna i 41 minuter. Det fältmässiga genomsnittet visade sig vara 36 minuter. En mycket hyfsad approximation.

För tvåhundra år sedan hade en naturfilosof, som konfronterat två flugor i en delikat situation, nöjt sig med observationen att den övre var en hanne och den undre, en hona och att de förmodligen höll på att förmera sig. För drygt hundra år sedan insåg Darwin att hannar i allmänhet kämpar om honornas gunst. Han skulle ha noterat att hannarna var större än honorna och att det antagligen var ett exempel på "sexuellt urval".

För tio år sedan skulle en evolutionärt inriktad biolog ha funnit att hannen klamrar sig fast vid honan även efter det han injicerat sina självska gener och förklarat påhängsenheten med att hannen bevakar honan medan hon lägger sina ägg och förhindrar konkurrens från en senare älskare. (Sist till pumpen befruktar 80 % av äggen.) I dag söker biologerna förklara var-

för hannen betäcker honan i ca 40 minuter, inte 10, 20, eller 60 — eller 156, vilket är den genomsnittliga tid det tar för honan att lägga samtliga ägg.

Denna successiva utveckling i reduktionistisk riktning — från ytlig beskrivning till detaljerad, kvantitativ analys av det speciella fallet, i kombination med breda generaliseringar rörande beteendets fitnessbefrämjande funktioner representerar en triumf för vetenskapen i allmänhet och ett genombrott för beteendevetenskapen i synnerhet.