

# Seleksjon ved konsekvenser – og konsekvensene av seleksjon

Dag O. Hessen

Institutt For Biovitenskap, UiO

Grunnrisset i Charles Darwins evolusjonsmekanisme er følgende: Alle individer av en art har visse ulikheter, og disse ulikhetene er i noen grad arvbare. Det er også over tid et fødselsoverskudd hos alle arter der bare en viss andel av individene som fødes vil vokse opp og selv reproducere. Og hvem er dette? Vel, det er nok et element av tilfeldighet, men statistisk vil det være de med de arveanleggene som svarer best på omgivelsenes krav. Dette gjør at evolusjonen under et gitt seleksjonstrykk vil ha en retning, og når forskjellene blir store nok vil vi kunne få reproduksjonsbarrierer og dermed artsdannelse. Dette er gjerne når ulike populasjoner av arter lever atskilt under forskjellige seleksjonsbetingelser.

Det genetiske grunnprinsippet ved biologisk evolusjon er at de genutgaver (alleler) eller de kombinasjoner av genutgaver som begunstiger bæreren og etterkommerne over tid vil øke i frekvens. Mutasjoner er den mest kjente årsak til dannelsen av nye og potensielt gunstige genvarianter, men det finnes en rekke andre mekanismer som både kan gi raskere evolusjon og nytt råmateriale for seleksjonskreftene å arbeide videre med. Dette kan være både delvise eller hele genomdupliseringer som ved polyploidi og forskjellige genomiske omrokkinger (se f. eks. Hessen 2015), men grunnprinsippet er uansett at evolusjon skjer som følge av at genomet blir utmeislet gjennom seleksjon. Og genotypen (oppskriften) konstituerer fenotypen (produktet).

Fenotypen er imidlertid ikke bare det somatiske eller kroppslige, men hele det repertoar en organisme kan spille på, inkludert atferd. Atferd kommer evolusjonært i en slags mellomstilling siden den kan være ”hardwired” i form av en sjablongmessig respons gjerne kalt instinkter, men også fleksibel og et resultat av erfaring eller læring. Selv fleksibel læring er imidlertid også dypest sett konstituert av evolusjon og genom, i alle fall *evnen* til læring, men spesielt på gruppenivå eller samfunn blir det ikke lenger en enkelt og rettlinjert årsakssammenheng fra gen til respons. Jo mer sosialt komplekst et samfunn er, desto mer åpenbart blir dette – og da selvsagt i særdeleshet hos vår egen art.

I sin artikkel *Selection by Consequences* fra 1981 lanserer Skinner imidlertid det han omtaler som en annen type seleksjon – seleksjon ved konsekvenser (eller ”operant conditioning”) der responsen ikke bare er knyttet direkte til en hendelse eller erfaring, men til hvordan konsekvensen av denne virker tilbake. Barnet vet, om ikke annet så ved egen erfaring, at det er lurt å holde hånden borte fra den varme platen, og tilpasser sin atferd deretter. Spørsmålet er om dette kan ses som del av en seleksjonsprosess. Det kan det åpenbart dersom det gagnar individet å ha denne typen atferdstilpassning og at dette fremmer ”fitness”. Det er jo i realiteten hva læring dreier seg om, og det vil som oftest dreie seg om en *iterativ prosess*, altså en tilbakekoblingsløkke der praksis stadig forbedres. Noe av essensen i Skinners perspektiv er altså at responser ikke bare påvirkes passivt

Korrespondanse kan adresseres til: [d.o.hessen@ibv.uio.no](mailto:d.o.hessen@ibv.uio.no)

gjennom tilpasning til et sett ytre miljøbetingelser, men kan virke tilbake og selv påvirke seleksjonsfaktorene. Dette tangerer det Richard Dawkins kalte "den utvidede fenotype", der en organisme kan påvirke sine omgivelser og sin egen evolusjon ved å påvirke det ytre miljø (beverdemninger, maurtuer, byer...). I kulturell evolusjon synes det også åpenbart at dette er en sentral mekanisme – straks vi så at vann og gjødsel ga mer avling kunne gjødslingspraksis og vanningsystemer raffineres. Dette har også en seleksjonseffekt på gruppenivå fordi de grupper eller samfunn som drev det lengst på de områder som sikret gruppens overlevelse vis-a-vis andre grupper, enten det var matproduksjon, indre samhold eller for den saks skyld produksjon av våpen, ville dominere over andre grupper med svakere sosial struktur.

Eksempelene på direkte seleksjon (effekter på genomet) som en konsekvens av kulturell evolusjon er økt produksjon av amylase og dermed evne til å bryte ned melkesukker hos folkegrupper som har holdt kveg og økt evne til å fordøye stivelse (som følge av økt bruk av korn i kostholdet) (for dette og mange andre eksempler på biologisk og kulturell sam-evolusjon, se Laland m. fl. 2010). Det er åpenbart, som Skinner diskuterer grundig, at dette er mekanismer som har mest for seg hos sosiale organismer, men er denne typen innsikt i konsekvenser av handlinger noe som er særegent for mennesket, eller finnes den også hos andre arter? (se Lindholm 2015).

I sin bok *Das sogenannte Böse* (1960) diskuterer Konrad Lorenz hvordan aggresjon innen gruppen dempes gjennom en serie ritualer, ofte poserende, som dels er konfliktdempende, dels avskrekkende. På et vis må også dette bygge på seleksjon ved konsekvenser fordi konsekvensene ved åpen kamp om revier, posisjon eller partner både er kostnadskreven og risikofylt, og dermed noe det er lurt å unngå så sant det er mulig. Det betyr selvsagt ikke at både somatiske trekk som store gevir, kroppsstørrelse eller andre attributter er uten kostnader, heller

ikke rituell skyggeboksing, men den er i alle fall sjelden direkte dødelig. Dermed er den iboende "vissheten" om de potensielle konsekvensene av åpen kamp et mektig seleksjonspress for de mest bisarre ritualer i dyreverdenen.

Hos oss selv vil enhver atferd ifølge Skinner være resultat av seleksjon på tre nivåer: 1) De klassiske effektene av naturlig seleksjon, 2) Tilbakekoblingene og forsterkningene fra konsekvensene (reinforcement), og 3) Sosial eller kulturell evolusjon (se også Vignes og Holden 2006). Herunder må også "memer" høre hjemme (kulturelt overførte ideer, tanker, trender etc., se Dawkins, 1976; Dennett 1995; eller Blackmore 1999), og som Skinner (1981) diskuterer vil for eksempel pre-moralsk atferd forsterkes gjennom religiøse, generelt normative eller juridiske påbud og forbud. Interessant nok hevder Skinner at disse tre nivåene hører hjemme i hver sin fagdisiplin, henholdsvis biologi, psykologi og antropologi (og sosiologi ville nok mange mene). Skinner var dermed en pioner i koblingen mellom biologisk evolusjon og kulturell evolusjon, selv om det er en tematikk som også andre har diskutert. Om kulturell evolusjon nærmest er å betrakte som en forlengelse av biologien (som Wilson 1975 og Dennett 1998 vil mene) eller noe helt annet, har også vært gjenstand for hissige debatter. Skinner selv er klar på at den ultimate mekanisme i bunnen av alt dette er naturlig seleksjon, men det er åpenbart at det er mange kulturelle endringer som vil kunne virke tilbake på genomet, og sånn sett være en reell seleksjonsfaktor i biologisk forstand, jfr eksemplene med laktase og amylase over. Raske endringer i moter, stilarter, musikktrender og så videre vil derimot kunne betraktes som rent kulturelle memmer. Dypest sett er det lett å si seg enig med Skinner i at helt i bunnen befinner det seg et biologisk fundament, all den tid også vårt talent for å dyrke fram ulike kulturelle memmer nødvendigvis må ha et nevrologisk og fysiologisk og dermed et genetisk grunnlag. Sånn sett er natur og kultur siamesiske tvil-

linger. Kultur er åpenbart en konsekvens av seleksjon og er dermed ikke helt frikoblet fra vår natur, selv om hele debatten omkring sosiobiologi og senere evolusjonær psykologi dreier seg om nettopp dette (Wilson 1975). Det er unødvendig å påpeke at mange kulturelle uttrykksformer ikke kan koblet direkte til en genotyp, og at selv om evolusjonsbiologer og evolusjonære psykologer kan levere interessante perspektiver på mange kulturelle fenomener, så kan de ikke gi noen uttømmende analyse.

Skinner trekker sine betraktninger om seleksjon ved konsekvenser over til konsekvenser for samfunnsutvikling i en mer anvendt retning. Hvordan kan dette for eksempel fremme altruistiske handlinger til fellesskapets beste? Her finnes flere veier. En mulighet er altruistiske handlinger motivert av slektskapsseleksjon (Maynard Smith 1964, 1979) slik man ser hos sosiale insekter og grupper av beslektede individer, som vinner på altruisme fordi de deler gener. Formodentlig er familiegruppen utgangspunktet for sosialitet, empati, altruisme og moral, selv om normativ altruisme og moral må antas å være unikt menneskelig (Batson 2001; Wilson 2015).

Så kan altruisme (eller rettere altruistisk atferd) fremmes av sanksjons- eller belønningsmekanismer. Dette finner vi også i stor grad hos sosiale dyr, fra vampyrflaggermus til sjimpanser. Snikerne, egoistene og *bad guys* gjenkjennes og straffes, mens de som hjelper selv blir hjulpet. Slik resiprok altruisme kan være uavhengig av genetisk slektskap (Trivers 1971). Her vil typisk forventningene til konsekvensene av en gitt handling, enten det er straff eller belønning, virke tilbake på forekomsten av ulike handlinger innen gruppen. Et av de få tidlige forsøk med primater som ble utført for å teste potensiell altruisme hos dyr ble utført på rhesusaper (gjengitt i Børresen, 1996). To aper ble plassert i hvert sitt forsøksbur uten direkte kontakt, men med mulighet for innsyn i hverandres bur. Ape A lærte etter kort tid å skaffe seg mat ved å trekke i en lenke. Så

ble ape B satt i naboburet, og ble nå tilført et elektrisk støt hver gang A dro i lenken for å skaffe seg mat. A kunne samtidig bivåne B's smertereaksjon, og ville da stå overfor valget mellom å sulte eller dra i lenken og skaffe seg mat, men da på bekostning av B's åpenbare smerte. Et flertall av apene avsto fra å skaffe seg mat i en viss periode, inntil den økende sulten overvant ubehaget (?) ved naboens lidelse. Den tilsynelatende virkelig altruist gikk uten mat i 12 dager, før den ga etter og trakk i lenken. En mer hobbesiansk tolkning kunne være at gjensidighetskulturen allerede er så sterkt utviklet hos rhesusaper at A's altruisme ikke var utløst av empati, men av frykten for senere sanksjoner fra B (gitt at B skjønnte sammenhengen) - altså en handling basert på mulige konsekvenser. Enda et nivå her som Skinner peker på er altruisme styrt av samfunnets normer, heroiske handlinger i krig, martyrdød, ja i og for seg kamikazeflygere og selvmordsbombere også, som ofrer seg for "den gode sak" – da ut fra formodningen om at det ligger en potensiell belønning her også, i form av et godt ettermæle i det dennesidige eller et godt liv i det hinsidige.

I forlengelsen av dette berører Skinner også indirekte hva som er seleksjonsenheten – et gammelt og uavklart stridstema også innen evolusjonsbiologien. Er det gener, individer eller grupper, eller et samspill mellom alle tre nivåer? Grensene mellom den klart ego-sentrerte teori om inkluderende tilpasning ("inclusive fitness"), og gruppe-seleksjon er ikke nødvendigvis så skarpe. Hamilton, som gjennom sine tidlige arbeider (Hamilton 1964a, 1964b) i høy grad bidro til å sette fokus på genetisk slektskap som forutsetning for samarbeid, konkluderer i senere arbeider (Hamilton, 1971, 1996) med at "altruistiske gener" kan aggregere innen grupper (gitt visse betingelser), noe som vil neddempe betydningen av slektskapsforhold innad i gruppen. En rekke aspekter ved den menneskelige kultur, hvor "memer" og ikke gener står sentralt, bærer i større grad preg av gruppe-seleksjon enn individseleksjon. Kulturelle

nyvinninger vil raskt komme alle gruppens (samfunnets) medlemmer til gode, uansett innbyrdes slektskapsforhold. Flere klassiske eksempler på denne type kulturell spredning fra enkeltindivid til gruppe finnes også fra primatstudier (De Waal 1996, 2013). Det mest kjente er studiet av sjimpansers bruk av redskaper for å knekke nøtter og harde frukter, og studier av makakenes vasking av søtpoteter (se bl.a. McGrew, Marchant og Nishida, 1996).

Balansen og den potensielle konflikten mellom individets og gruppens interesser går igjen på alle organisatoriske nivåer, fra gener til celler til individ til lokalsamfunnet og staten (se f. eks Wilson og Hessen 2014). På alle disse nivåene er det en latent konflikt mellom lavere og høyere nivå, og særlig mellom individ og gruppe. Allikevel synes kollektivet å ha noen fordeler som gjør det opportunt for individet å innordne seg, det er ganske enkelt mer å hente ved å stå innenfor enn utenfor. Derfor er flercellet liv mer avansert enn encellet, derfor står man sterkere som medlem av en klan eller en gruppe enn alene, derfor er sosiale organismer jevnt over mer suksessfylte, men det er på alle nivåer en balanse mellom individets interesser versus fellesskapets og sentralt spørsmål er hvor stort og heterogent et felleskap kan bli uten å miste sin indre koherens og splittes opp.

Om jeg tolker Skinner riktig er det mest relevante operative nivå på "operant selection" en form for konsekvensdrevet seleksjon av samfunnet der ikke seleksjonskreftene rår blindt i form av *laissez faire* og markeds-krefter, men konsekvensetikken virker tilbake og bestemmer samfunnet evolusjon i god eller dårlig retning. Han mistolker riktignok Darwin når han sier at "Darwin og Spencer trodde at seleksjon nødvendigvis leder til perfektjon...", i alle fall Darwin var svært klar på at evolusjonen ikke er retningsbestemt på denne måten at den nødvendigvis alltid er på vei mot noe høyere eller bedre, men det er selvsagt slik at også samfunnsutviklingen kan bevege seg både mot det bedre eller verre. Spørsmålet er i hvilken grad vi kan påvirke

denne retningen; "Må vi vente til seleksjonen løser problemer knyttet til overbefolkning, utarming av ressursene, forurensning og et potensielt atomkrigs-Holocaust, eller kan vi ta de nødvendige skritt for å sikre vår framtid" (Skinner 1981). Han er naturligvis verken den første eller siste som har stilt akkurat det spørsmålet, og han mener at vi må "transendere seleksjonen" for å nå dette målet. Det er knapt noe kontroversielt synspunkt, men det er i noen grad basert på forestillingen om en viss form for kollektiv genetisk determinisme hos mennesket som art, og det misantropiske syn at vår "egentlige" natur er en selvcentrert og aggressiv villdyrnatur under en skjørt lag av kulturell lakk. Imidlertid er gode og dårlige trekk ganske jevnt fordelt, og som også Darwin påpekte er empati og sosialitet faktisk fremtredende trekk ved mennesket, vi er jo tross alt selektert fram som sosiale organismer der dette er helt nødvendige egenskaper. Dermed er også moral noe som kommer innenfra, like mye som utenfra eller ovenfra, selv om moralen kan katalyseres også normativt av kulturelle trender. Vi er det Frans De Waal kalte den "schizofrene ape" (De Waal 2013) fordi vi har denne dualismen mellom egoisme og altruisme, å tenke "jeg" eller "vi", eventuelt "oss" og "de", men vi er også fra naturens side bedre enn vi ofte tror. Kunsten er å dyrke fram betingelser som stimulerer våre gode sider og evnen til å tenke på et større "vi", herunder også kommende generasjoner og andre arter. Her har Skinner selvsagt rett, spørsmålet er bare hvordan?

## Referanser

- Batson, C. D. (1991). *The altruism question: Towards a social-psychological answer*. New York: Psychology Press
- Børresen, B. (1996). *Den ensomme apen*. Oslo: Gyldendal.
- Blackmore, Susan. (1999). *The meme machine*. New York: Oxford University Press.
- Cockburn, A. (1998). Evolution of helping

- behavior in cooperatively breeding birds. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 29, 141-177.
- Cosmides, L. (1989). The logic of social exchange: Has natural selection shaped how humans reason? Studies with the Wason selection task. *Cognition*, 31, 187-276.
- Darwin, C. R. (1871/1981). *The descent of man, and selection in relation to sex*. Princeton, NJ: Princeton University Press.
- Dawkins, R. (1976). *The selfish gene*. New York: Oxford University Press
- Dennett, D. C. (1995). *Darwin's dangerous idea: Evolution and the meanings of life*. Harmondsworth, UK: Penguin.
- De Waal, F. B. M. (1996). *Good natured: The origins of right and wrong in humans and other animals*. Cambridge: Harvard University Press.
- De Waal, F. (2013). *The Bonobo and the atheist: In search of humanism among the primates*. New York: W.W. Norton & Co.
- Hamilton, W. D. (1964a). The genetical evolution of social behaviour I. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 1-16.
- Hamilton, W. D. (1964b). The genetical evolution of social behaviour II. *Journal of Theoretical Biology*, 7, 17-52.
- Hamilton, W. D. (1971). Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology*, 31, 295-311.
- Hamilton, W. D. (1996). *The narrow roads of gene land*. Oxford: W.H. Freeman/ Spektrum.
- Hessen, D.O. (2015). Noncoding DNA as a phenotypic driver. *Evolutionary Biology*, 42, 427-431.
- Laland, K.N., Odling-Smee, J. & Myles, S. (2010). How culture shaped the human genome: bringing science and the human sciences together. *Nature Reviews*, 11, 137-148.
- Lindholm, M. (2015). DNA dispose, but subjects decide. Learning and the extended synthesis. *Biosemiotics*, 8, 443-461
- Lorenz, K. (1963). *Das sogenannte Böse*. Wien: Dr. G. Borotha-Schoeler Verlag.
- Maynard Smith, J. (1964). Group selection and kin selection. *Nature*, 201, 1145-1147.
- Maynard Smith, J. (1979). Game theory and the evolution of behaviour. *Proceedings of the Royal Society of London, B* 205, 475-488.
- Maynard Smith, J. (1988). *Did Darwin get it right? Essays on games, sex and evolution*. London: Penguin Books.
- McGrew, W. C., Marchant, L. F. & Nishida, T. (1996). *Great ape societies*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Nowak, M. A. & Sigmund, K. (1998). The dynamics of indirect reciprocity. *Journal of Theoretical Biology*, 194, 561-574.
- Skinner, B.F. (1981). Selection by consequences. *Science*, 213, 501-504.
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly Review of Biology*, 46, 35-57.
- Vignes, T. og Holden, B. (2006). Kulturell seleksjon: Hva er det og innebærer det et eget prinsipp for seleksjon? *Norsk Tidsskrift for Atferdsanalyse*, 33, 141-154
- Wilkinson, G.S. (1988). Reciprocal altruism in bats and other mammals. *Ethiology and Sociobiology*, 9, 85-100.
- Wilson, E.O. (1975). *Sociobiology, the new synthesis*. Harvard University Press, 1975.
- Wilson, D.S. (2015). *Does altruism exist? Culture, genes, and the welfare of others*. Yale University Press.
- Wilson, D.S. and Hessen, D.O. (2014). Blueprint for the Global Village. *Cliodynamics*, 5, 123-157.