



# THE SELFISH GENE

— GEN EGOIS —



RICHARD  
DAWKINS



# THE SELFISH GENE

———— (GEN EGOIS) ————

## **Undang-Undang Republik Indonesia Nomor 28 Tahun 2014 tentang Hak Cipta**

### **Lingkup Hak Cipta**

#### **Pasal 1**

Hak Cipta adalah hak eksklusif pencipta yang timbul secara otomatis berdasarkan prinsip deklaratif setelah suatu ciptaan diwujudkan dalam bentuk nyata tanpa mengurangi pembatasan sesuai dengan ketentuan peraturan perundang-undangan.

### **Ketentuan Pidana**

#### **Pasal 113**

- (1) Setiap Orang yang dengan tanpa hak melakukan pelanggaran hak ekonomi sebagaimana dimaksud dalam Pasal 9 ayat (1) huruf i untuk Penggunaan Secara Komersial dipidana dengan pidana penjara paling lama 1 (satu) tahun dan/atau pidana denda paling banyak Rp100.000.000 (seratus juta rupiah).
- (2) Setiap Orang yang dengan tanpa hak dan/atau tanpa izin Pencipta atau pemegang Hak Cipta melakukan pelanggaran hak ekonomi Pencipta sebagaimana dimaksud dalam Pasal 9 ayat (1) huruf c, huruf d, huruf f, dan/atau huruf h untuk Penggunaan Secara Komersial dipidana dengan pidana penjara paling lama 3 (tiga) tahun dan/atau pidana denda paling banyak Rp500.000.000,00 (lima ratus juta rupiah).
- (3) Setiap Orang yang dengan tanpa hak dan/atau tanpa izin Pencipta atau pemegang Hak Cipta melakukan pelanggaran hak ekonomi Pencipta sebagaimana dimaksud dalam Pasal 9 ayat (1) huruf a, huruf b, huruf e, dan/atau huruf g untuk Penggunaan Secara Komersial dipidana dengan pidana penjara paling lama 4 (empat) tahun dan/atau pidana denda paling banyak Rp1.000.000.000,00 (satu miliar rupiah).
- (4) Setiap Orang yang memenuhi unsur sebagaimana dimaksud pada ayat (3) yang dilakukan dalam bentuk pembajakan, dipidana dengan pidana penjara paling lama 10 (sepuluh) tahun dan/atau pidana denda paling banyak Rp4.000.000.000,00 (empat miliar rupiah).

# THE SELFISH GENE

———— (GEN EGOIS) ————

RICHARD DAWKINS



Jakarta:  
KPG (Kepustakaan Populer Gramedia)

**The Selfish Gene**

Richard Dawkins

Hak terjemahan bahasa Indonesia pada KPG  
(Kepustakaan Populer Gramedia)

KPG 591701438

Cetakan pertama, November 2017

Judul asli

**The Selfish Gene**

Copyright © Richard Dawkins 1989

Diterjemahkan dari *The Selfish Gene: 40th Anniversary Edition* (4th ed.), 2016

**Penerjemah**

K. El-Kazhiem

**Penyunting**

Ninus D. Andarnuswari

Andya Primanda

**Penataletak**

Aldy Akbar

**Perancang sampul**

Leopold Adi Surya

DAWKINS, Richard

**The Selfish Gene**

Jakarta; KPG (Kepustakaan Populer Gramedia), 2017

v + 402 hlm.; 15 cm x 23 cm

ISBN: 978-602-424-728-7

Dicetak oleh PT Gramedia

Isi di luar tanggung jawab percetakan

# DAFTAR ISI

|  |     |
|--|-----|
| PENGANTAR EDISI 30 TAHUN <i>THE SELFISH GENE</i> | 1   |
| PRAKATA EDISI PERTAMA                            | 11  |
| PENGANTAR EDISI PERTAMA                          | 15  |
| PRAKATA EDISI KEDUA                              | 19  |
| <br>   |     |
| MENGAPA ADA MANUSIA?                             | 25  |
| REPLIKATOR                                       | 41  |
| GULUNGAN KEKAL                                   | 53  |
| MESIN GEN  | 85  |
| AGRESI: STABILITAS DAN MESIN EGOIS               | 113 |
| PERTALIAN GEN                                    | 143 |
| KELUARGA BERENCANA                               | 173 |
| PERTARUNGAN ANTARGENERASI                        | 191 |
| PERTARUNGAN ANTARJENIS KELAMIN                   | 213 |
| KAMU GARUK PUNGGUNGKU, AKU GARUK PUNGGUNG MU     | 253 |
| MEME: REPLIKATOR BARU                            | 285 |
| ORANG BAIK SAMPAI DULUAN                         | 307 |
| JANGKAUAN LUAS GEN                               | 345 |
| <br>   |     |
| EPILOG EDISI ULANG TAHUN KE-40                   | 381 |
| DAFTAR PUSTAKA                                   | 391 |





# PENGANTAR

## EDISI 30 TAHUN

### *THE SELFISH GENE*

Hampir separo usia telah saya lewatkan bersama *The Selfish Gene*, dan itu membuat saya merasa bumi, entah itu baik atau tidak. Selama bertahun-tahun, dengan ketujuh buku saya berikutnya yang juga telah terbit, penerbit mengirim saya untuk berkeliling mempromosikan buku tersebut. Banyak pembaca yang antusias menyambut buku baru saya, yang mana pun juga, dan mengajukan pertanyaan-pertanyaan cerdas. Kemudian mereka mengantri dan meminta saya menandatangani... *The Selfish Gene*. Sebagian memang membeli buku baru saya. Istri saya menghibur dengan mengatakan bahwa orang-orang yang baru saja menemukan seorang penulis biasanya cenderung mencari buku pertamanya. Setelah membaca *The Selfish Gene*, pasti mereka akan mencari jalan hingga tiba ke bayi terakhir, yang sedang jadi kesayangan sang penulis.

Saya bakal lebih keberatan dengan itu andaikata saya dapat menyatakan bahwa *The Selfish Gene* telah sangat ketinggalan zaman dan perlu dilupakan. Sayangnya (dari satu sudut pandang) saya tidak bisa. Rincian-rincian telah berubah dan contoh-contoh faktual makin banyak. Namun, selain kekecualian yang akan saya bahas sebentar lagi, hampir

tak ada bagian dalam buku itu yang membuat saya harus tergesa menariknya kembali atau minta maaf atasnya. Arthur Cain, almarhum Profesor Zoologi di Liverpool dan salah satu tutor yang menginspirasi saya di Oxford sekitar 1960-an, menjelaskan *The Selfish Gene* pada 1976 sebagai "buku anak muda". Dia sengaja mengutip komentar seseorang tentang karya A.J. Ayer, *Language, Truth and Logic*. Saya merasa tersanjung dengan perbandingan itu, meski tahu bahwa Ayer telah menarik kembali sebagian besar apa yang dia tulis dalam buku pertamanya. Saya hampir tidak bisa melewatkan isyarat Cain yang menunjukkan bahwa pada akhirnya saya harus melakukan hal yang sama.

Saya akan memulai dengan memikirkan kembali judulnya. Pada 1975, melalui perantaraan teman saya, Desmond Morris, saya menunjukkan sebagian isi buku itu yang telah selesai kepada Tom Maschler, sesepuh di dunia penerbitan London. Kami membahas seputar buku itu di kamarnya di Jonathan Cape. Dia menyukai isinya tapi tidak judulnya. "Egois—*selfish*," katanya, adalah "kata yang negatif". Mengapa tidak menyebutnya Gen Abadi, *The Immortal Gene*? Kata "abadi"—*immortal*—adalah "kata positif". Keabadian informasi genetis adalah tema utama buku itu dan "gen abadi" hampir sama menariknya dengan "gen egois" (tak satu pun dari kami waktu itu yang melihat adanya pengaruh karya Oscar Wilde, *The Selfish Giant*). Kini saya pikir Maschler mungkin benar. Banyak kritikus, terutama yang gencar dan mempelajari filsafat, memilih untuk membaca buku lewat judulnya saja. Tak diragukan lagi, cara ini cukup baik untuk membaca *The Tale of Benjamin Bunny* atau *The Decline and Fall of the Roman Empire*, tapi saya bisa dengan mudah menyatakan bahwa *The Selfish Gene* saja, tanpa catatan kaki yang berupa buku itu sendiri, mungkin memberikan kesan yang tak memadai atas seluruh isinya. Hari ini, penerbit Amerika bakal bersikeras memberikan subjudul.

Cara terbaik untuk menjelaskan judulnya adalah dengan menentukan penekanan. Apabila penekanannya di "egois" maka Anda akan berpikir buku ini adalah tentang keegoisan, sementara isinya mencurahkan lebih banyak perhatian kepada altruisme. Yang benar, kata yang mesti diberi penekanan di judulnya adalah "gen", dan biarkan saya menjelaskannya. Debat utama dalam Darwinisme menyangkut unit yang benar-benar diseleksi: jenis entitas apakah yang dapat bertahan hidup, atau tidak, sebagai konsekuensi seleksi alam. Unit tersebut akan menjadi, kurang-lebih dengan sendirinya, "egois". Altruisme mungkin unggul di tataran

lain. Apakah seleksi alam memilih spesies? Andaikan memang demikian, kita bisa mengharapkan individu organisme berperilaku altruistik demi "kepentingan spesies". Organisme itu mungkin membatasi kelahiran anaknya untuk menghindari kelebihan populasi, atau tidak berburu demi melestarikan persediaan mangsa untuk masa depan. Kesalahpahaman terhadap Darwinisme yang sedemikian meluas itulah yang awalnya memprovokasi saya untuk menulis.

Atau apakah seleksi alam, seperti yang saya utarakan di sini, memilih gen? Jika demikian, kita tidak perlu heran kalau menemukan individu organisme yang berperilaku secara altruistik "demi kepentingan gen". Itu dilakukan, misalnya, dengan memberi makan dan melindungi kerabat yang cenderung memiliki salinan gen yang sama. Altruisme kerabat tersebut hanyalah satu cara gen egois menerjemahkan dirinya menjadi altruisme individual. Buku ini menjelaskan cara kerjanya, bersama-sama dengan timbal balik (resiprokasi), sumber altruisme utama lain di teori Darwin. Jika saya harus menulis ulang buku ini, karena belakangan saya menganut "prinsip kecacatan" Zahavi/Grafen, saya juga harus memberikan ruang untuk gagasan Amotz Zahavi bahwa sumbangan altruistik bisa jadi sinyal dominasi bergaya Potlatch: "Lihatlah betapa unggulnya saya ketimbang Anda, sehingga saya mampu menyumbang kepada Anda!"

Izinkan saya mengulangi dan memperluas pertimbangan di balik pemilihan kata "egois" di judul buku ini. Pertanyaan kritisnya adalah di tingkat mana dalam hierarki kehidupan yang tak pelak merupakan tingkat "egois", tempat seleksi alam bertindak? Spesies yang egoiskah? Kelompok yang egoiskah? Organisme egois? Ekosistem egois? Sebagian besar bisa diajukan, dan sebagian besar telah dianggap benar oleh sementara orang, tapi semuanya salah. Mengingat pesan Darwinian akan diringkas dalam ungkapan *Sesuatu* yang Egois, sesuatu itu ternyata adalah gen dan buku ini menjabarkan argumentasinya. Terlepas Anda menerima argumen itu atau tidak, demikianlah penjelasan atas judul tersebut.

Saya harap penjelasan di atas mengatasi kesalahpahaman yang lebih serius. Namun demikian, jika dilihat lagi, saya sendiri telah melakukan kecerobohan mengenai pokok bahasan yang sama. Ini dapat ditemukan terutama dalam Bab 1 dan dicontohkan oleh kalimat, "Mari kita coba ajarkan kemurahan hati dan altruisme karena kita terlahir egois." Tidak ada yang salah dengan ajaran kemurahan hati dan altruisme tapi "terlahir egois" adalah menyesatkan. Sebagian penjelasannya begini: baru pada

1978 saya mulai berpikir jernih tentang perbedaan antara "kendaraan" (biasanya organisme) dan "replikator" yang menaiki bagian dalamnya (gen, pada praktiknya: seluruh permasalahan itu dijelaskan dalam bab 13, yang ditambahkan dalam Edisi Kedua). Harap hapus dalam benak Anda kalimat celaka itu dan yang lain-lain yang serupa dengannya, dan silakan gantikan dengan sesuatu yang sejalan dengan paragraf ini.

Mengingat kekeliruan saya yang berbahaya itu, dengan mudah saya melihat bagaimana judul bisa disalahpahami dan ini adalah salah satu alasan mengapa mungkin sebaiknya saya mengganti judulnya menjadi *The Immortal Gene*. Pilihan lain bisa jadi *The Altruistic Vehicle*. Mungkin yang terakhir ini bakal terlalu misterius, namun bagaimanapun, pertentangan antara gen dan organisme sebagai para pesaing unit seleksi alam akan dapat dituntaskan (pertentangan yang menyibukkan Ernst Mayr hingga akhir hayatnya). Tidak diragukan lagi bahwa ada dua jenis unit seleksi alam. Gen adalah unit dalam arti replikator. Organisme adalah unit dalam arti kendaraan. Keduanya penting. Tidak ada yang perlu dikecilkan. Mereka mewakili dua jenis unit yang benar-benar berbeda dan kita akan putus asa serta kebingungan jika tidak mengenali perbedaannya.

Alternatif lain yang bagus untuk *The Selfish Gene* adalah *The Cooperative Gene*. Kedengarannya secara paradoks berlawanan, tapi sebagian penting buku ini membeberkan suatu bentuk kerja sama yang terjadi antara gen-gen yang egois. Ini sama sekali tidak berarti bahwa kelompok gen meraih keberhasilan dengan mengorbankan anggotanya, atau dengan mengorbankan kelompok lain. Sebaliknya, masing-masing gen dipandang mengejar agendanya sendiri-sendiri dengan gen-gen lain yang berada bersamanya dalam lumbung gen—sejumlah kandidat untuk percampuran seksual dalam suatu spesies. Gen-gen lain itu adalah bagian lingkungan tempat setiap gen bertahan hidup, sebagaimana cuaca, pemangsa dan mangsa, bakteri tanah dan tetumbuhan menjadi bagian lingkungan. Dari sudut pandang masing-masing gen, gen "latar belakang" adalah kawan-kawan satu tubuh dalam perjalanannya dari generasi ke generasi. Dalam jangka pendek, itu berarti anggota-anggota lain dalam genom. Dalam jangka panjang, itu berarti kumpulan gen lainnya yang ada dalam lumbung gen spesies. Oleh karena itu, seleksi alam memastikan bahwa kumpulan-kumpulan gen yang saling cocok—hampir dapat dikatakan bekerja sama—unggul kalau hadir bersama-sama. Evolusi "gen kooperatif" ini tidak pernah melanggar prinsip dasar gen egois. Bab 5

mengembangkan gagasan tersebut dengan menggunakan analogi awak regu pendayung dan Bab 13 membahasnya lebih lanjut lagi.

Sekarang, mengingat bahwa seleksi alam terhadap gen egois cenderung mendukung kerja sama antargen, harus diakui ada beberapa gen yang tidak melakukan hal itu dan bekerja melawan kepentingan seluruh genom. Beberapa penulis menyebut mereka gen pembangkang, lainnya menyebut gen ultra-egois, tapi sisanya lagi menyebut mereka "gen egois" saja—ini kesalahpahaman tentang perbedaan halusnya dengan gen-gen yang bekerja sama dalam kartel-kartel yang mementingkan diri sendiri. Contoh gen ultra-egois adalah gen yang mengendalikan meiosis, dan "DNA parasit" yang awalnya diusulkan dalam Bab 3 kemudian dikembangkan lebih lanjut oleh berbagai penulis dengan istilah "DNA egois". Penemuan contoh-contoh gen ultra-egois yang baru dan semakin aneh telah terjadi pada tahun-tahun sejak buku ini pertama kali diterbitkan.\*

*The Selfish Gene* telah dikritik karena personifikasi antropomorfisnya, dan itu pun perlu penjelasan, bahkan permintaan maaf. Saya menggunakan dua tingkat personifikasi: gen dan organisme. Personifikasi gen seharusnya tidak menjadi masalah karena tidak ada orang waras yang percaya molekul DNA memiliki kepribadian sadar, dan tidak ada pembaca yang akan menyalahkan seorang penulis karena berkhayal demikian. Saya pernah mendapat kehormatan mendengarkan pakar besar dalam biologi molekuler, Jacques Monod, bicara tentang kreativitas dalam sains. Saya lupa kata-kata persisnya tapi kurang-lebih Monod mengatakan bahwa ketika dia berusaha memecahkan masalah kimia, dia akan bertanya kepada dirinya sendiri, apa yang akan dia lakukan jika dia adalah elektron. Peter Atkins, dalam bukunya yang menakjubkan, *Creation Revisited*, menggunakan personifikasi yang sama kala mempertimbangkan pembiasan berkas cahaya yang melintasi media dengan indeks bias lebih tinggi sehingga memperlambat lajunya. Sorot cahaya berperilaku seolah-olah mencoba meminimalisir waktu yang dibutuhkan untuk melakukan perjalanan ke titik akhir. Atkins membayangkannya sebagai penjaga pantai yang sedang menyelamatkan perenang yang tenggelam. Haruskah dia berenang langsung menuju

---

\* Austin Burt & Robert Trivers (2006), *Genes in Conflict: the biology of selfish element* (Harvard University Press), terbit belakangan hingga tak dapat dimasukkan dalam cetakan pertama edisi ke-2 buku ini. Buku Burt & Trivers tak pelak akan menjadi sumber definitif mengenai pokok permasalahan tersebut.

perenang? Tidak, karena dia bisa lari lebih cepat daripada berenang dan lebih baik dia lebih banyak menempuh jarak ke sana lewat daratan. Haruskah dia lari ke titik pantai tepat di seberang sarasannya sehingga meminimalkan waktu berenang? Lebih baik, tapi belum yang terbaik. Perhitungan (jika dia punya waktu untuk melakukannya) akan memperlihatkan sudut optimum yang menghasilkan kombinasi ideal lari cepat diikuti berenang yang pasti lebih lambat. Atkins menyimpulkan:

Itulah perilaku cahaya yang melewati media yang lebih padat. Tapi bagaimana cahaya bisa tahu sebelumnya manakah jalan paling pendek? Dan lagi pula, mengapa cahaya harus peduli?

Atkins mengembangkan pertanyaan-pertanyaan itu dalam pemaparan yang menarik dengan inspirasi dari teori kuantum.

Personifikasi semacam itu bukan semata-mata perangkat pengajaran kuno. Personifikasi juga dapat membantu ilmuwan profesional untuk mendapatkan jawaban yang benar saat menghadapi godaan yang menyesatkan menuju kesalahan. Demikian pula yang terjadi dengan kalkulasi Darwinian mengenai altruisme dan egoisme, kerja sama dan permusuhan. Sangatlah mudah untuk mendapatkan jawaban yang salah. Personifikasi gen, jika dilakukan dengan cermat dan hati-hati, ternyata sering menjadi rute terpendek untuk menyelamatkan seorang ahli teori Darwin agar tak tenggelam dalam kekacauan. Tatkala mencoba untuk berhati-hati itulah saya terdorong oleh contoh dari seorang pakar, W.D. Hamilton, salah satu dari empat pahlawan yang disebutkan dalam buku ini. Dalam satu makalah tahun 1972 (tahun saat saya mulai menulis *The Selfish Gene*), Hamilton menulis:

Suatu gen diuntungkan dalam seleksi alam bila kumpulan replikanya membentuk bagian yang terus membesar di lumbung gen secara keseluruhan. Kita akan mengamati gen yang dianggap mempengaruhi perilaku sosial pembawanya. Jadi, untuk sementara waktu, mari kita coba menggambarannya secara lebih jelas dengan memberikan sifat kecerdasan dan kebebasan memilih kepada gen. Bayangkan bahwa gen sedang mempertimbangkan masalah peningkatan jumlah replikanya, dan bayangkan bahwa dia dapat memilih di antaranya....

Itulah semangat yang tepat untuk membaca *The Selfish Gene*.

Personifikasi organisme bisa lebih bermasalah. Sebab, tak seperti gen, organisme memiliki otak sehingga bisa memiliki motif egois atau altruistik sungguhan dalam pengertian subjektif yang dapat kita kenali.

Suatu buku berjudul *The Selfish Lion* mungkin benar-benar membingungkan tapi *The Selfish Gene* seharusnya tidak demikian. Sebagaimana kita dapat menempatkan diri dalam posisi berkas cahaya yang memilih jalur optimal dengan cerdas melalui serangkaian lensa dan prisma, atau gen yang memilih jalur optimal dari generasi ke generasi; demikian pula, kita dapat membayangkan singa betina yang memperhitungkan suatu strategi perilaku optimal untuk kelangsungan hidup jangka panjang gennya. Hadiah pertama Hamilton untuk biologi adalah matematika yang presisi, yang nyatanya mesti digunakan individu Darwinian seperti singa ketika mengambil keputusan demi memaksimalkan kelangsungan hidup jangka panjang gen-gennya. Dalam buku ini saya menggunakan padanan lisan informal kalkulasi keputusan demikian—di dua tingkat.

Dalam Bab Persaingan Antargenerasi, kita berpindah cepat dari satu tingkat ke tingkat lainnya:

Kita telah mempertimbangkan kondisi ketika sang induk mendapat untung dengan membiarkan anaknya yang lemah mati. Kita mungkin secara intuitif mengira bahwa si lemah sendiri harus terus berjuang sampai titik darah penghabisan, tapi teorinya tidak selalu memprediksi demikian. Begitu si lemah menjadi demikian payah, sehingga harapan hidupnya berkurang sampai ke titik di mana manfaat yang didapat dari investasi induk terhadap dirinya kurang daripada setengah manfaat yang didapat dari potensi investasi yang sama terhadap anak lain, si lemah harus mati dengan tulus dan legawa. Itulah hal terbaik yang dapat dia beri bagi gen-gennya.

Itu semua merupakan introspeksi tingkat individual. Asumsinya bukanlah bahwa si lemah memilih apa yang membuatnya senang atau apa yang enak baginya. Lebih tepatnya, individu dalam dunia Darwinian diasumsikan membuat perhitungan *seandainya* mengenai apa yang terbaik bagi gen-gennya. Paragraf di bawah ini meneruskannya hingga menjadi gamblang lewat perubahan cepat ke personifikasi tingkat gen:

Artinya, gen yang memberikan instruksi kepada tubuh, "Tubuh, jika kau lebih lemah daripada saudara-saudaramu, menyerahlah dan mati", justru bisa sangat sukses di lumbung gen karena ada kemungkinan 50 persen gen itu berada di dalam tubuh tiap saudara dan saudarinya yang selamat, sementara peluangnya bertahan di dalam tubuh si lemah juga sangat kecil.

Kemudian paragraf itu segera beralih kembali ke si lemah yang introspektif:

Seharusnya ada titik ujung dalam perjalanan si lemah. Sebelum mencapai titik itu dia harus terus berjuang. Segera setelah dia mencapai titik ujung, dia harus menyerah dan membiarkan dirinya dijadikan santapan oleh saudara dan induk.

Saya benar-benar percaya bahwa dua tingkat personifikasi ini tidak membingungkan bila dibaca sepenuhnya dalam konteks. Kedua tataran "perhitungan seandainya" sampai ke kesimpulan yang sama persis jika dilakukan dengan benar: memang itulah kriteria untuk menilai kebenaran keduanya. Jadi, saya rasa saya tidak akan menghapuskan personifikasi jika sekarang saya harus menuliskan buku ini lagi.

Menarik kembali isi buku adalah satu hal. Melupakan isinya sesudah membaca adalah hal lain. Apa yang harus kita lakukan dengan putusan berikut ini dari seorang pembaca di Australia?

Menarik, tapi kadang-kadang saya berharap tak pernah membacanya... Di satu tingkat, saya mampu merasakan keajaiban yang jelas dilihat Dawkins dalam cara kerja proses-proses yang kompleks tersebut... Tapi pada saat yang sama sebagian besar diri saya menyalahkan *The Selfish Gene* untuk serangkaian depresi yang saya derita selama satu dasawarsa lebih... Saya tidak pernah yakin tentang pandangan spiritual saya dalam hidup, tapi saya berusaha menemukan sesuatu yang lebih dalam—mencoba untuk percaya walaupun tak cukup mampu. Dan saya dapati bahwa buku ini menyingkirkan segala gagasan samar saya dalam kebimbangan tersebut serta mencegah gagasan-gagasan itu berkembang utuh lebih jauh. Akibatnya, saya mengalami krisis pribadi yang cukup besar beberapa tahun yang lalu.

Sebelumnya saya telah menyebutkan sepasang tanggapan serupa dari para pembaca:

Penerbit asing buku pertama saya mengaku dia tidak bisa tidur selama tiga malam setelah membacanya. Dia sangat terganggu oleh apa yang dilihatnya sebagai pesan suram yang dingin. Yang lain pernah bertanya kepada saya bagaimana saya sanggup bangun pada pagi hari. Seorang guru dari satu negeri yang jauh menulis kepada saya dengan nada mencela karena seorang murid datang kepadanya sambil menangis setelah membaca buku yang sama; buku itu meyakinkan si murid bahwa hidup itu kosong dan tanpa tujuan. Sang guru menyarankan kepada si murid untuk tidak memperlihatkan buku



itu ke teman-temannya, karena takut buku itu akan mencemari mereka dengan pesimisme nihilistik yang sama (*Unweaving the Rainbow*).\*\*

Jika sesuatu itu benar, khayalan sebanyak apapun tak bisa menyangkalnya. Itu hal pertama yang harus saya katakan, tapi yang kedua hampir sama pentingnya. Saya meneruskan:

Agaknya memang tidak ada tujuan dalam takdir jagat raya, tapi apakah kita benar-benar mengikatkan harapan dalam hidup ke takdir jagat raya? Tentu saja tidak, jika kita orang waras. Hidup kita diatur oleh segala macam ambisi dan persepsi manusia yang lebih dekat dan hangat. Menuduh sains merampok kehangatan yang membuat hidup layak dijalani sungguh konyol dan keliru, sungguh berlawanan langsung dengan perasaan saya sendiri dan sebagian besar ilmuwan yang sedang aktif bekerja. Dan saya hampir putus asa gara-gara salah sangka ini.

Kecenderungan yang sama untuk menghajar si pembawa pesan ditampilkan oleh para kritikus lain yang keberatan dengan apa yang mereka lihat sebagai dampak sosial, politik atau ekonomi *The Selfish Gene* yang tak menyenangkan. Segera setelah Mrs. Thatcher meraih kemenangannya yang pertama dalam Pemilu 1979, kawan saya Steven Rose menuliskan yang berikut di *New Scientist*:

Saya tidak menyiratkan bahwa Saatchi dan Saatchi mempekerjakan tim ahli sosiobiologi untuk menuliskan pidato Thatcher, atau bahkan bahwa para tokoh tertentu dari Oxford dan Sussex mulai bersukacita atas ekspresi praktis kebenaran sederhana mengenai gen egois yang telah mereka perjuangkan untuk disampaikan kepada kita. Hadirnya teori terkini yang secara kebetulan bersamaan dengan peristiwa politik sesungguhnya lebih berantakan ketimbang itu. Namun, saya percaya bahwa ketika sejarah pergerakan ke kanan pada akhir 1970-an akhirnya ditulis, dari hukum dan ketertiban sampai moneterisme

---

\*\* *Unweaving the Rainbow (Science, Delusion and the Appetite for Wonder)* adalah buku Richard Dawkins yang terbit tahun 1998, membahas hubungan antara sains dan seni dari sudut pandang ilmuwan. Dawkins membahas kekeliruan persepsi bahwa sains dan seni bertentangan. Didorong oleh tanggapan terhadap buku-bukunya *The Selfish Gene* dan *The Blind Watchmaker* di mana pembaca membenci pandangan naturalistik dunianya, dan melihatnya sebagai perampas makna kehidupan, Dawkins merasa perlu untuk menjelaskan bahwa, sebagai seorang ilmuwan, dia melihat dunia penuh keajaiban dan sumber kesenangan. Kesenangan ini tidak terlepas darinya karena dia tidak menganggap penyebab dari keajaiban-keajaiban itu adalah tindakan ilahi yang tak terjelaskan, melainkan hukum alam yang dapat dimengerti.

dan serangan (yang lebih kontradiktif) terhadap statisme, maka pergeseran dalam tren sains, walaupun hanya dari model seleksi kelompok ke model seleksi kekerabatan dalam teori evolusi, akhirnya akan terlihat sebagai bagian gelombang yang membawa kaum pendukung Thatcher, serta konsep mereka tentang sifat dasar manusia gaya abad ke-19 yang kaku, kompetitif, dan xenofobik, ke puncak kekuasaan.

"Tokoh dari Sussex" itu ialah mendiang John Maynard Smith, yang saya dan Steven Rose sama-sama kagumi. Dengan khas, John Maynard Smith menanggapi dalam sepucuk surat kepada *New Scientist*: "Apa yang harus kita lakukan, mengotak-atik rumus?" Salah satu pesan utama *The Selfish Gene* (diperkuat oleh esai *A Devil's Chaplain*) adalah bahwa kita tidak harus melandaskan nilai-nilai kita kepada Darwinisme, kecuali secara negatif. Otak kita telah berevolusi hingga sampai ke titik di mana kita mampu memberontak terhadap gen kita yang egois. Fakta bahwa kita dapat melakukannya jelas terlihat saat kita menggunakan kontrasepsi. Prinsip yang sama bisa dan seharusnya berlaku di skala yang lebih luas.

Berbeda dengan Edisi Ke-2 terbitan 1989, Edisi *Anniversary* ini tidak menambah bahan baru, kecuali pengantar ini dan beberapa kutipan resensi yang dipilih oleh editor kebanggaan saya, Latha Menon, yang mengedit ketiga edisi buku ini. Tidak ada selain Latha yang mampu mengisi posisi Michael Rodgers yang bergelar "*K-selected Editor Extraordinary*", yang begitu yakin akan buku ini hingga kegigihannya menjadi tenaga pendorong edisi pertama.

Edisi ini juga merestorasi prakata asli dari Robert Trivers, dan itu merupakan sumber kegembiraan tersendiri bagi saya. Saya telah menyebutkan Bill Hamilton sebagai salah seorang dari empat pahlawan intelektual dalam buku ini. Bob Trivers adalah salah seorang lainnya. Gagasannya mendominasi sebagian besar Bab 9, 10 dan 12, dan seluruh Bab 8. Prakatanya bukan hanya merupakan pengantar yang digarap dengan indah bagi buku ini: tak seperti biasa, Trivers memilih media itu untuk mengumumkan gagasan cemerlang baru kepada dunia, teorinya tentang evolusi tipu daya diri. Saya sangat berterima kasih kepadanya karena telah mengizinkan prakata aslinya memeriahkan Edisi *Anniversary* ini.

*Richard Dawkins*  
*Oxford, Oktober 2005*

# PRAKATA

## EDISI PERTAMA

Buku ini sebaiknya dibaca hampir-sebagai karya fiksi ilmiah. Dia disajikan untuk membangkitkan imajinasi pembacanya. Tapi buku ini bukanlah fiksi, melainkan murni sains. Entah klise atau tidak, "lebih ganjil daripada fiksi" mengungkapkan persisnya apa yang saya rasakan tentang kebenaran. Kita adalah mesin yang bertahan hidup dan diprogram sedemikian rupa untuk melestarikan molekul egois yang dikenal sebagai gen. Kebenaran ini masih menakjubkan bagi saya. Meskipun telah lama mengetahuinya, tampaknya saya tidak pernah sungguh-sungguh terbiasa. Salah satu harapan saya adalah berhasil membuat orang-orang lain ikut takjub.

Saya membayangkan tiga jenis pembaca yang selalu ikut mengawasi di belakang saya saat saya menulis. Saya persembahkan karya ini kepada mereka. *Pertama*, pembaca umum, orang awam. Untuk mereka, saya berusaha meniadakan jargon teknis dan menyediakan penjelasan di mana saya harus menggunakan istilah tertentu. Bahkan kini saya berpendapat sebaiknya jargon-jargon tersebut dihilangkan dari jurnal akademik pula. Saya perkirakan bahwa orang awam tidak menguasai bidang keilmuan khusus, tapi mereka bukan orang bodoh. Siapa pun bisa mempopulerkan sains bila berupaya menyederhanakannya. Karena

itu, saya berusaha mempopulerkan gagasan yang rumit dengan menggunakan bahasa non-matematis sekaligus tanpa mengaburkan esensinya. Saya tidak tahu seberapa berhasil saya dalam hal itu, juga dalam salah satu ambisi saya yang lain: menjadikan buku ini sedemikian menghibur dan memukau karena pokok bahasannya memang layak diangkat secara demikian. Menurut saya, biologi harus terlihat menarik tak ubahnya kisah misteri; kisah misteri adalah biologi itu sendiri. Saya tak berani memastikan bahwa saya telah menyampaikan tak lebih ketimbang sekeping kecil saja dari keasyikan yang ditawarkan oleh pokok bahasan ini.

Pembaca *kedua* yang saya bayangkan adalah pakar. Si pakar ialah kritikus tajam dan pedas yang mengeluhkan beberapa analogi dan kiasan yang saya gunakan. Kata-kata favoritnya adalah "dengan pengecualian", "tapi di sisi lain", dan "ugh". Saya mendengarkan dia dengan penuh perhatian dan bahkan menulis ulang satu bab sepenuhnya berdasar kritiknya, tapi tetap saja pada akhirnya saya mesti menuliskan kisah saya dengan cara saya sendiri. Dan sang pakar tetap tak akan betul-betul puas dengan cara saya menempatkan segala sesuatu. Namun harapan terbesar saya adalah bahwa dia pun akan dapat menemukan sesuatu yang baru di sini; mungkin cara baru dalam memandang gagasan-gagasan yang telah akrab; mungkin bahkan rangsangan bagi gagasan-gagasan barunya sendiri. Jika harapan ini terlalu tinggi, bolehkah setidaknya saya berharap buku ini akan menghibur si pakar saat berada dalam kereta?

Jenis pembaca *ketiga* yang ada dalam benak saya adalah mahasiswa, yang tengah beralih dari awam menjadi pakar. Jika dia belum mengambil keputusan tentang bidang apa yang akan dia pilih sebagai keahliannya, saya berharap dapat mendorong dia untuk mempertimbangkan bidang saya, zoologi. Ada alasan yang lebih baik untuk mempelajari zoologi ketimbang potensi kegunaannya dan kegemaran umum terhadap dunia hewan. Alasan ini adalah bahwa kita, hewan, adalah mesin paling rumit dan sempurna rancangannya di alam semesta yang kita ketahui. Kalau dikatakan seperti itu, sukar membayangkan mengapa orang-orang malah belajar hal lain! Bagi mereka yang telah berkomitmen untuk mendalami zoologi, saya harap buku ini memberi sumbangsih yang bernilai secara edukatif. Si mahasiswa masih harus menelusuri makalah-makalah asli dan buku-buku teknis yang saya gunakan sebagai landasan dalam karya saya. Mungkin dia akan menemukan sumber-sumber asli

yang sulit untuk dicerna. Semoga tafsir non-matematis saya dapat membantu sebagai pengantar dan penghubung.

Jelas ada bahaya yang muncul saat saya berusaha memikat tiga jenis pembaca. Saya hanya bisa mengatakan bahwa saya sangat menyadari adanya bahaya tersebut, tapi tampaknya itu tak sampai mengalahkan manfaat upaya saya demi ketiga jenis pembaca yang ada.

Saya adalah seorang ahli etologi dan buku ini berisi tentang perilaku hewan. Bahwa saya berutang kepada tradisi etologi yang menempa saya, hal itu sudah jelas. Secara khusus, Niko Tinbergen pasti tidak menyadari sejauh mana pengaruhnya pada saya yang selama dua belas tahun bekerja di bawah bimbingannya di Oxford. Ungkapan "mesin kelestarian" (*survival machine*), meski bukan berasal dari dirinya, pantas kalau berasal dari dirinya. Namun belakangan ini etologi disegarkan oleh invasi gagasan segar dari sumber-sumber yang biasanya tidak dianggap etologis. Buku ini sebagian besar didasari gagasan-gagasan baru itu. Para pencetusnya telah diakui secara selayaknya dalam teks buku ini; tokoh-tokoh utamanya ialah G.C. Williams, J. Maynard Smith, W.D. Hamilton, dan R.L. Trivers.

Beberapa orang menyarankan judul yang kemudian, sembari mengucapkan terima kasih kepada mereka, saya gunakan sebagai judul bab. John Krebs mengusulkan "Gulungan Kekal" (*Immortal Coils*); Desmond Morris "Mesin Gen" (*The Gene Machine*); Tim Clutton-Brock dan Jean Dawkins secara terpisah, "Pertalian Gen" (*Genesmanship*), dan teriring permohonan maaf kepada Stephen Potter.

Pembaca khayalan bisa saja berguna sebagai sasaran harapan dan aspirasi yang luhur, tapi tentu dia kalah praktis dibanding pembaca dan kritikus betulan. Saya kecanduan merevisi, dan saya menyodori Marian Dawkins draf demi draf halaman yang ditulis ulang, tak terhitung jumlahnya. Pengetahuannya tentang kepustakaan biologi dan pemahamannya tentang isu-isu teoretis, serta dorongannya yang tanpa henti dan dukungan moralnya, sangatlah penting bagi saya. John Krebs juga membaca seluruh draf buku. Dia tahu lebih banyak tentang pokok bahasan ini daripada saya dan tulus serta murah hati dalam memberikan nasihat dan saran. Glenys Thomson dan Walter Bodmer mengkritik pembahasan saya tentang topik-topik genetika secara ramah namun tegas. Saya khawatir revisi saya mungkin masih belum sepenuhnya memuaskan mereka, tapi saya harap setidaknya sudah cukup baik. Saya sangat berterima kasih atas waktu dan kesabaran mereka. John Dawkins sangat jeli terhadap gaya bahasa yang menyesatkan dan membuat saran

konstruktif yang sangat baik untuk penyusunan ulang kata-kata. Saya tak bisa mengharapkan seorang awam cerdas yang lebih cocok ketimbang Maxwell Stamp. Dengan tajam dia menemukan kelemahan besar dalam gaya penulisan draf awal yang akhirnya memberikan banyak masukan untuk versi final. Orang-orang lain yang secara konstruktif mengkritik bab tertentu atau memberikan saran menurut kepakaran mereka adalah John Maynard Smith, Desmond Morris, Tom Maschler, Nick Blurton Jones, Sarah Kettlewell, Nick Humphrey, Tim Clutton-Brock, Louise Johnson, Christopher Graham, Geoff Parker, dan Robert Trivers. Pat Searle dan Stephanie Verhoeven bukan hanya trampil dalam pengetikan melainkan juga turut menyemangati saya dengan bekerja sepenuh hati. Akhirnya, saya ingin berterima kasih kepada Michael Rodgers dari Oxford University Press yang bukan hanya membantu dengan kritikan, melainkan juga bekerja jauh melampaui kewajibannya dalam mengawasi seluruh aspek produksi buku ini.

*Richard Dawkins*  
1976

# PENGANTAR

## EDISI PERTAMA

**S**impanse dan manusia melalui kurang-lebih 99,5 persen sejarah evolusi yang sama. Namun sebagian besar pemikir manusia beranggapan bahwa simpanse merupakan makhluk buruk rupa yang aneh dan tak penting sekaligus mengira bahwa diri mereka sendiri merupakan batu lompatan menuju Kemahakuasaan. Tidak demikian dengan seorang evolusionis. Tidak ada landasan objektif untuk mengunggulkan satu spesies di atas yang lain. Simpanse dan manusia, kadal dan jamur, semua berevolusi selama sekitar tiga miliar tahun melalui proses yang dikenal sebagai seleksi alam. Dalam setiap spesies, beberapa individu meninggalkan keturunan lebih banyak ketimbang yang lain sehingga ciri-ciri warisan (gen) mereka yang sukses bereproduksi menjadi lebih banyak dalam generasi berikutnya. Ini dinamakan seleksi alam: reproduksi gen yang diferensial dan tidak acak. Seleksi alam telah membangun kita, dan itulah yang harus kita selami jika ingin paham tentang identitas kita.

Meskipun teori Darwin tentang evolusi melalui seleksi alam sangat penting bagi studi perilaku sosial (terutama bila dipadukan dengan teori genetika Mendel), nyatanya teori itu sering kali diabaikan. Ada gerakan yang tumbuh dalam ilmu-ilmu sosial, dicurahkan untuk membangun

pandangan dunia sosial dan psikologis pra-Darwin atau pra-Mendel. Bahkan dalam biologi pun, pengabaian dan penyalahgunaan teori Darwin begitu menakjubkan. Apa pun alasannya, ada bukti bahwa perkembangan yang aneh itu akan segera berakhir. Pekerjaan besar Darwin dan Mendel telah diteruskan oleh makin banyak ilmuwan, di antaranya R.A. Fisher, W.D. Hamilton, G.C. Williams, dan J. Maynard Smith. Kini untuk pertama kalinya gugusan teori sosial berdasarkan seleksi alam yang penting ini disajikan dalam bentuk sederhana dan populer oleh Richard Dawkins.

Dawkins mengkaji satu demi satu tema utama dalam teori sosial: konsep altruistik dan perilaku egois, definisi genetis kepentingan pribadi, evolusi perilaku agresif, teori kekerabatan (termasuk hubungan induk-anak dan evolusi serangga sosial), teori rasio jenis kelamin, altruisme timbal balik, penipuan, dan seleksi alam atas perbedaan antarjenis kelamin. Dengan keyakinan yang berasal dari penguasaan landasan teori, Dawkins membentangkan karya baru dengan kejernihan dan gaya yang mengagumkan. Sebagai orang yang sepenuhnya mendalami biologi, dia menyajikan sekelumit bacaan yang kaya dan menarik dari dunia tersebut. Bilamana berbeda pendapat dengan karya terpublikasi (seperti ketika mengkritik kekeliruan saya), dia hampir selalu tepat sasaran. Dawkins juga berusaha keras membuat jernih logika argumennya sehingga pembaca, dengan menerapkan logika yang diberikan, dapat memperluas argumennya (bahkan untuk menantang Dawkins sendiri). Misalnya, jika seni menipu merupakan bagian mendasar dalam komunikasi hewan (seperti pendapat Dawkins) maka harus ada seleksi yang kuat untuk mengenali penipuan. Pada gilirannya seleksi itu mestinya memilih sekian derajat penipuan diri dan mengakibatkan sebagian fakta dan motif menjadi tak disadari sehingga—lewat tanda-tanda halus kesadaran diri—tidak membongkar tipu daya yang sedang dipraktikkan. Dengan demikian, pandangan konvensional bahwa seleksi alam mendukung sistem saraf yang menghasilkan gambaran semakin akurat atas dunia pastilah suatu pandangan yang sangat naif akan evolusi mental.

Kemajuan terbaru dalam teori sosial telah cukup besar untuk menimbulkan huru-hara kontra-revolusioner kecil. Telah dikabarkan, misalnya, bahwa perkembangan baru-baru ini sesungguhnya merupakan bagian konspirasi berulang untuk menghambat kemajuan sosial, dengan membuat kemajuan tersebut tampak mustahil secara genetis. Pemikiran lemah yang serupa telah dirangkai bersama-sama untuk menghasilkan



kesan bahwa teori sosial Darwinian sangat reaksioner dalam hal dampak politiknya. Tentu itu sangat tidak benar. Kesetaraan genetis jenis kelamin, untuk pertama kalinya, ditegaskan oleh Fisher dan Hamilton. Teori dan data kuantitatif dari serangga sosial menunjukkan bahwa tidak ada kecenderungan inheren sang induk untuk mendominasi keturunan (atau sebaliknya). Konsep investasi induk dan pilihan betina juga memberikan dasar yang objektif dan tidak bias untuk memandang perbedaan jenis kelamin; ini kemajuan besar, dibanding upaya-upaya populer untuk mendasarkan kekuatan dan hak-hak perempuan ke belantara identitas biologis yang tak berfungsi. Singkatnya, teori sosial Darwinian memberikan kita kilasan simetri dan logika yang mendasari hubungan sosial yang, jika kita pahami lebih dalam, niscaya merevitalisasi pemahaman politik kita serta memberi dukungan intelektual bagi sains dan kedokteran psikologi. Dalam prosesnya, akan kita dapatkan pula pemahaman yang lebih mendalam mengenai banyak akar penderitaan kita.

*Robert L. Trivers*  
*Harvard University, Juli, 1976*



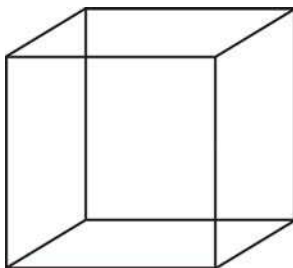
# PRAKATA

## EDISI KEDUA

Selama belasan tahun sejak *The Selfish Gene* diterbitkan, pesan Utama buku ini telah menjadi sesuatu yang ortodoks dan klasik. Ini aneh, meski tidak langsung jelas. Buku ini bukanlah buku yang ketika pertama diterbitkan diserang karena dianggap revolusioner kemudian terus menarik banyak pengikut hingga menjadi ortodoks dan kita heran mengapa dulu diributkan. Sebaliknya. Sejak awal, resensi-resensinya sangat mendukung dan buku ini tidak dipandang sebagai sesuatu yang kontroversial. Reputasinya sebagai sumber perselisihan butuh waktu bertahun-tahun untuk tumbuh, sampai kini buku ini dianggap secara luas sebagai karya ekstremisme radikal. Namun, sepanjang tahun-tahun itu, selama *reputasi* ekstremisme buku ini meningkat, *isi* sesungguhnya justru semakin tidak ekstrem dan semakin lama semakin menjadi pengetahuan umum.

Teori Gen Egois (*Selfish Gene Theory*) sejatinya adalah teori Darwin yang disampaikan dengan cara yang tidak Darwin pilih, meski saya rasa dia akan segera mengenali betapa jituanya cara ini dan senang dibuatnya. Teori itu sebenarnya pengembangan logis neo-Darwinisme ortodoks yang diekspresikan dengan penggambaran baru yang bukan berfokus ke

individu organisme, melainkan menggunakan sudut pandang gen terhadap alam. Ini cara memandang yang berbeda, bukan teori yang berbeda. Di halaman-halaman pembuka karya saya yang lain, *The Extended Phenotype*, saya menjelaskannya dengan menggunakan kiasan kubus Necker.



Ini adalah pola dua dimensi goresan tinta di atas kertas, tapi dipersepsikan sebagai kubus tiga dimensi yang transparan. Tataplah selama beberapa detik dan dia akan berubah menghadap ke arah yang berbeda. Teruslah melakukannya sampai dia berbalik kembali ke kubus yang semula. Kedua kubus itu sama cocoknya dengan data dua dimensi di retina sehingga otak bisa bolak-balik antara keduanya. Tidak ada yang lebih benar daripada yang lain. Yang saya maksudkan adalah ada dua cara untuk memandang seleksi alam, yaitu dengan sudut pandang gen dan sudut pandang individu organisme. Apabila dipahami dengan baik, keduanya setara; dua pandangan terhadap kebenaran yang sama. Anda dapat beralih dari satu ke yang lain dan itu tetap merupakan neo-Darwinisme yang sama.

Kini saya pikir kiasan itu terlalu berhati-hati. Ketimbang mengusulkan teori baru atau menggali fakta baru, seringkali kontribusi paling penting seorang ilmuwan adalah menemukan cara baru untuk melihat teori atau fakta terdahulu. Model kubus Necker sesungguhnya menyesatkan karena menyarankan dua cara melihat yang sama baiknya. Lebih pastinya lagi, kiasan itu sebagian saja benar: "sudut", tidak seperti teori, tidak dapat dinilai dengan percobaan; kita tidak dapat menggunakan segala kriteria verifikasi dan falsifikasi yang telah akrab bagi kita. Tapi perubahan cara pandang dapat mencapai sesuatu yang lebih besar daripada teori. Perubahan cara pandang dapat menghadirkan suatu iklim berpikir yang baru, di mana banyak teori menarik dapat diuji, dan fakta-fakta yang tak terbayangkan pun terungkap. Model kubus Necker sepenuhnya melewatkan hal itu. Meskipun berhasil

menangkap gagasan tentang perubahan perspektif, kubus Necker gagal menggambarkan nilainya. Yang kita perbincangkan bukanlah perubahan cara pandang yang setara, melainkan, dalam kasus-kasus yang ekstrem, suatu perubahan wujud.

Saya hendak langsung menyangkal status demikian apabila dikaitkan dengan kontribusi saya. Namun demikian, karena alasan semacam itulah saya memilih untuk tidak membuat pemisahan yang jelas antara sains dan "populerisasi"-nya. Menguraikan gagasan-gagasan yang sampai sekarang muncul hanya dalam kepustakaan teknis adalah seni yang sulit. Dibutuhkan lika-liku bahasa yang baru dan cerdas serta kiasan yang mencerahkan. Jika Anda mendorong pembaruan bahasa dan kiasan sampai cukup jauh, maka Anda akan memperoleh cara baru dalam melihat sesuatu. Dan cara baru tersebut, menurut saya, bisa memberikan kontribusi yang orisinal untuk sains. Einstein sendiri tidaklah buruk dalam mempopulerkan sains, saya sering menduga bahwa kiasan-kiasannya yang begitu hidup bukan hanya membantu kita semua. Bukankah kiasan-kiasan itu juga memacu kejeniusannya yang kreatif?

Darwinisme dari sudut pandang gen tersirat dalam tulisan-tulisan R.A. Fisher dan para pelopor besar neo-Darwinisme lainnya pada awal 1930-an, dan dibuat gamblang oleh W.D. Hamilton dan G.C. Williams pada 1960-an. Bagi saya, wawasan mereka memang visioner walaupun ungkapan-ungkapan mereka sangat ringkas dan agak tanggung. Saya yakin suatu versi lain yang diperkuat dan dikembangkan lebih lanjut akan bisa meletakkan segala tentang kehidupan di tempatnya yang sesuai, dalam hati maupun otak. Saya bakal menulis buku yang menjunjung tinggi cara pandang gen atas evolusi. Buku itu akan berkonsentrasi ke contoh-contoh perilaku sosial, untuk membantu mengoreksi aliran seleksionisme kelompok yang saat itu tanpa disadari merasuki Darwinisme populer. Saya memulai menulis buku itu pada 1972 ketika pemadaman listrik akibat perselisihan industri mengganggu laboratorium penelitian saya. Pemadaman itu sayangnya (dari satu sudut pandang) berakhir setelah saya baru merampungkan dua bab. Kemudian saya menangguk proyek tersebut sampai mendapatkan cuti sabatikal pada 1975. Sementara itu, teorinya terus berkembang, terutama berkat John Maynard Smith dan Robert Trivers. Sekarang saya melihat bahwa masa itu adalah salah satu masa misterius ketika gagasan-gagasan baru melayang di udara. Saya menulis *The Selfish Gene* dalam suatu keadaan yang menyerupai demam kegembiraan.

Ketika Oxford University Press mendekati saya untuk meminta menulis edisi kedua, mereka menyatakan bahwa revisi halaman per halaman secara konvensional dan komprehensif tidaklah diperlukan. Menurut pemikiran mereka, ada beberapa buku yang jelas ditakdirkan menjalani serangkaian edisi, dan *The Selfish Gene* bukanlah salah satunya. Edisi pertamanya mengandung kualitas kaum muda pada masa ketika naskahnya ditulis. Ada sekepul revolusi luar negeri, seberkas fajar yang membahagiakan ala Wordsworth sang penyair. Sayang sekali kalau harus mengubah anak muda itu, menggemukkannya dengan fakta-fakta baru atau menguruskannya dengan komplikasi dan kewaspadaan. Jadi, teks aslinya harus dipertahankan, lengkap dengan segala cacat celanya, kata ganti yang seksis (di edisi asli—*Peny.*), dan lain-lain. Catatan di akhir akan memuat koreksi, tanggapan, dan perkembangan. Ada pula bab-bab baru, mengenai pokok-pokok yang keanyarannya pada masanya sendiri bakal menyampaikan suasana dan semangat fajar revolusi. Hasilnya adalah bab 12 dan 13. Untuk dua bab ini, saya mengambil inspirasi dari dua buku dalam bidang ini yang paling mengasyikkan bagi saya selama tahun-tahun yang menyelingi edisi pertama dan kedua. Pertama, karya Robert Axelrod, *The Evolution of Cooperation*, karena menawarkan semacam harapan untuk masa depan. Kedua, buku saya sendiri *The Extended Phenotype*, karena bagi saya buku itu telah mendominasi tahun-tahun tersebut dan menurut saya mungkin merupakan tulisan saya yang terbaik.

Judul bab "Orang Baik Sampai Dulu" dipinjam dari program televisi BBC, *Horizon*, yang saya bawakan pada 1985. Acara itu adalah dokumenter lima puluh menit tentang pendekatan ala teori permainan untuk evolusi kerja sama, diproduksi oleh Jeremy Taylor. Pembuatan film ini, juga film yang lain, *The Blind Watchmaker*, oleh produser yang sama membuat saya memandang profesinya dengan penghargaan baru. Pada saat-saat terbaiknya, para produser *Horizon* (beberapa program mereka dapat ditonton di Amerika, kerap kali dikemas ulang dengan nama *Nova*) menyulap diri menjadi pakar-pakar dalam pokok bahasan yang tengah diangkat. Bab 12 berutang lebih daripada sekadar judul terhadap pengalaman saya bekerja begitu dekat dengan Jeremy Taylor dan tim *Horizon*, dan saya amat bersyukur.

Belakangan ini saya baru tahu tentang satu fakta yang tidak menyenangkan: ada ilmuwan-ilmuwan berpengaruh yang punya kebiasaan menaruh nama mereka di publikasi yang mereka tidak ikut kerjakan. Rupanya beberapa ilmuwan senior mengklaim bahwa mereka

ambil bagian dalam penulisan bersama, meski kontribusi mereka adalah menyediakan ruangan, uang hibah, atau membaca naskah sebagai editor. Sepengetahuan saya, mungkin ada orang-orang yang seluruh reputasi sainsnya dibangun melalui karya para mahasiswa dan kolega! Saya tidak tahu apa yang bisa dilakukan untuk memerangi kecurangan ini. Mungkin setiap editor jurnal harus mewajibkan kesaksian bertandatangan tentang apa yang dikerjakan setiap penulis. Tapi bukan itu persoalannya. Alasan mengapa saya mengangkat masalah ini adalah untuk menciptakan kontras. Helena Cronin telah berbuat banyak untuk memperbaiki setiap baris—setiap kata—sehingga seharusnya dia, kalau tidak karena penolakannya yang keras kepala, disebut sebagai penulis bersama semua bagian baru dalam buku ini. Saya sungguh berterima kasih kepada dia dan menyayangkan penghargaan saya harus terbatas di ucapan ini. Saya juga berterima kasih kepada Mark Ridley, Marian Dawkins, dan Alan Grafen atas saran dan kritik konstruktif di bagian-bagian tertentu. Thomas Webster, Hilary McGlynn, dan yang lain-lain di Oxford University Press yang sudah menenggang segala ulah dan penundaan saya.

*Richard Dawkins*  
1989





## BAB 1

# MENGAPA ADA MANUSIA?

**K**ehidupan cerdas di suatu planet berkembang menjadi dewasa saat pertama kali menggali alasan keberadaannya sendiri. Andai makhluk superior dari antariksa mengunjungi Bumi, pertanyaan pertama mereka untuk menilai tingkat peradaban kita adalah: "Sudahkah mereka tahu tentang evolusi?" Selama tiga miliar tahun lebih, organisme hidup telah ada di Bumi tanpa pernah tahu mengapa mereka ada, sebelum akhirnya salah satu di antara mereka menyadarinya. Namanya Charles Darwin. Mungkin orang lain telah mendapat petunjuk tentang kebenaran itu, tapi Darwinlah yang pertama kali menuliskan pemaparan yang koheren dan dapat dipertanggungjawabkan mengenai mengapa kita ada. Darwin memungkinkan kita untuk memberikan jawaban yang masuk akal bagi si anak penasaran yang pertanyaannya menjadi judul bab ini. Kita tidak lagi harus lari ke takhayul ketika menghadapi pertanyaan-pertanyaan besar berikut: Apakah hidup ada maknanya? Mengapa kita ada? Apakah manusia itu? Setelah mengajukan pertanyaan yang terakhir ini, seorang ahli zoologi terkemuka G.G. Simpson mengutarakan: "Inti hal yang ingin saya kemukakan adalah bahwa semua upaya untuk

menjawab pertanyaan itu sebelum tahun 1859 tidaklah berharga sehingga akan lebih baik jika kita abaikan saja sepenuhnya."<sup>1</sup>

Hari ini teori evolusi sudah tak diragukan, sama seperti teori bahwa Bumi berputar mengelilingi Matahari. Tapi dampak utuh revolusi Darwin belum disadari secara luas. Zoologi masih menjadi subjek minoritas di perguruan tinggi, dan mereka yang memilih untuk mempelajarinya pun sering membuat keputusan itu tanpa memahami makna filosofisnya yang mendalam. Filsafat dan bidang yang dikenal sebagai "humaniora" masih diajarkan seolah-olah Darwin tidak pernah hidup. Tidak diragukan lagi itu akan berubah seiring waktu. Walau demikian, buku ini tidak dimaksudkan sebagai advokasi umum Darwinisme. Sebaliknya, buku ini hendak menjelajahi konsekuensi teori evolusi untuk perkara tertentu. Tujuan saya adalah mengkaji biologi egoisme (perilaku mengutamakan kepentingan pribadi di atas kepentingan pihak lain) dan altruisme (perilaku mengutamakan kepentingan pihak lain di atas kepentingan pribadi).

Terlepas dari kepentingan akademiknya, kepentingan kemanusiaan pokok bahasan itu sangat jelas. Kepentingan itu menyentuh setiap aspek kehidupan sosial kita, cinta dan benci kita, pertarungan dan kerja sama kita, cara kita memberi dan mencuri, keserakahan dan kemurahan hati kita. Ini klaim yang bisa saja dibuat dalam karya Lorenz, *On Aggression*; Ardrey, *The Social Contract*; dan Eibl-Eibesfeldt, *Love and Hate*. Masalahnya dengan buku-buku itu adalah kekeliruan total para penulisnya. Mereka keliru karena tidak memahami bagaimana kerja evolusi. Mereka berasumsi secara keliru bahwa yang penting dalam evolusi adalah kepentingan spesies (atau kelompok), bukan kepentingan individu (atau gen). Sungguh ironis bahwa Ashley Montagu harus mengkritik Lorenz sebagai "keturunan langsung pemikir-pemikir 'alam bergigi dan bercakar merah' (*nature red in tooth and claw*) dari abad ke-19". Sepemahaman saya atas pandangan Lorenz tentang evolusi, dia bakal sepakat dengan Montagu yang menolak dampak ungkapan terkenal Tennyson itu.<sup>2</sup> Tidak seperti mereka berdua, saya pikir frase "alam bergigi dan bercakar merah" secara mengagumkan meringkas pemahaman modern kita akan seleksi alam.

Sebelum memulai argumen saya sendiri, saya ingin menjelaskan secara singkat argumen itu argumen macam apa dan bukan argumen macam apa. Jika kita diberitahu bahwa seorang laki-laki menjalani hidup yang panjang dan makmur di dunia gangster di Chicago, kita berhak menebak dia orang macam apa. Kita tak akan heran jika dia

memiliki kualitas seperti ketangguhan, kecepatan jari untuk menarik pelatuk pistol, dan kemampuan untuk menarik teman-teman setia. Itu bukanlah deduksi yang sempurna, tapi Anda dapat membuat beberapa kesimpulan tentang karakter seorang laki-laki jika Anda mengetahui kondisi tempat dia bertahan hidup dan meraih kemakmuran. Argumen buku ini adalah bahwa kita, dan semua hewan lainnya, adalah mesin yang diciptakan oleh gen kita. Seperti suksesnya gangster Chicago, gen kita juga berhasil bertahan di dunia yang sangat sarat persaingan, kadang sampai selama jutaan tahun. Itu membuat kita berhak mengharapkan kualitas tertentu dalam gen kita. Saya akan menyatakan bahwa kualitas utama yang dapat diharapkan dalam gen yang sukses adalah keegoisan tanpa ampun (*ruthless selfishness*). Gen egois ini biasanya akan menimbulkan egoisme dalam perilaku individu. Namun, seperti yang akan kita lihat, ada keadaan khusus ketika gen dapat mencapai tujuan pribadinya dengan cara mengembangkan bentuk altruisme terbatas di tingkat individu hewan. "Khusus" dan "terbatas" adalah kata-kata penting dalam kalimat barusan. Walaupun kita sangat ingin percaya yang sebaliknya, cinta universal dan kesejahteraan spesies secara keseluruhan adalah konsep yang sama sekali tidak masuk akal secara evolusioner.

Maka kita kembali ke perkara yang ingin saya tegaskan, tentang apa yang *bukan* maksud buku ini. Saya tidak menganjurkan moralitas yang didasari evolusi.<sup>3</sup> Yang ingin saya jelaskan adalah bagaimana segala sesuatu berevolusi. Saya tidak memberitahu bagaimana kita manusia harus berperilaku secara moral. Saya menekankan itu karena saya terancam disalahpahami oleh banyak sekali orang yang tidak bisa membedakan pernyataan keyakinan mengenai apa yang terjadi dan pembelaan atas apa yang seharusnya terjadi. Saya sendiri merasa bahwa masyarakat yang hanya didasari hukum gen universal yang egois tanpa ampun akan menjadi masyarakat yang sangat buruk. Namun, sayangnya, sebesar apa pun kita menyesalkan sesuatu, itu tidak akan menghilangkan keberadaannya. Buku ini terutama dimaksudkan untuk menjadi bacaan yang menarik, tapi jika Anda ingin menarik moral darinya, bacalah sebagai suatu peringatan. Berhati-hatilah jika Anda, seperti saya, ingin membangun masyarakat di mana masing-masing individu bekerja sama dengan murah hati dan tak mementingkan diri sendiri sehingga tercapailah kemaslahatan bersama; Anda hampir tak bisa mengharapkan bantuan dari sifat-sifat biologis. Mari kita coba *mengajarkan* kemurahan hati dan altruisme karena kita dilahirkan egois. Mari kita memahami

apa yang dikehendaki oleh gen-gen egois kita sendiri. Mungkin setidaknya kita akan memiliki kesempatan untuk mengotak-atik rancang gen, sesuatu yang tidak pernah dibayangkan oleh spesies lain.

Sebagai konsekuensi pernyataan tentang ajar-mengajar itu, sangatlah keliru—meski kekeliruan ini sangat lazim—untuk menyangka bahwa sifat warisan genetis dengan sendirinya sudah tetap dan tak dapat diubah. Gen bisa memerintahkan diri kita untuk menjadi egois, tapi kita tidak selalu terpaksa mematuhi sepanjang hidup kita. Mungkin saja kita lebih sulit untuk belajar altruisme ketimbang kalau kita diprogram secara genetis untuk menjadi altruistik. Di antara hewan, manusia menjadi unik karena didominasi oleh budaya dan pengaruh lain yang dipelajari dan diwariskan. Beberapa orang mengatakan bahwa budaya begitu penting sehingga gen, entah egois atau tidak, hampir tidak relevan untuk memahami sifat manusia. Sebagian lain tidak setuju. Itu semua tergantung pada di mana posisi Anda dalam perdebatan antara alam vs pengasuhan (*nature versus nurture*) sebagai penentu sifat manusia. Dan ini membawa saya ke hal kedua yang bukan merupakan maksud buku ini: buku ini bukanlah pembelaan terhadap salah satu posisi dalam kontroversi alam/pengasuhan. Tentu saya punya pendapat tentang hal itu, tapi saya tidak akan mengungkapkannya kecuali sejauh itu tersirat dalam pandangan atas kebudayaan yang akan saya utarakan di bab terakhir. Jika gen ternyata benar-benar sama sekali tidak relevan bagi penentuan perilaku manusia modern, jika kita benar-benar merupakan yang satu-satunya di antara hewan dalam hal ini, setidaknya kita masih bisa mempelajari hukum yang mengecualikan kita. Dan jika spesies kita tidak seluarbiasa yang kita kira, maka semakin pentinglah bagi kita untuk mempelajari hukum itu.

Hal ketiga yang bukan merupakan maksud buku ini adalah pemaparan deskriptif rinci mengenai perilaku manusia atau spesies hewan lainnya. Saya akan menggunakan rincian faktual hanya sebagai contoh ilustrasi. Saya tidak akan mengatakan: "Jika Anda melihat perilaku monyet, Anda akan mendapatinya sangat egois sehingga kemungkinan perilaku manusia juga egois." Logika argumen "gangster Chicago" saya agak berbeda. Tepatnya seperti ini. Manusia dan monyet telah berevolusi melalui seleksi alam. Jika Anda melihat cara seleksi alam bekerja, sepertinya terlihat bahwa apa pun yang telah berevolusi melalui seleksi alam haruslah egois. Oleh karena itu, kala melihat perilaku monyet, manusia, dan semua makhluk hidup lainnya, kita mesti mengharapkan akan mendapati bahwa memang perilaku semua

mahluk hidup itu egois. Bila perkiraan kita ternyata salah, bila ternyata perilaku manusia benar-benar altruistik, maka kita akan dihadapkan dengan sesuatu yang membingungkan, sesuatu yang perlu penjelasan.

Sebelum melangkah lebih jauh, kita memerlukan definisi. Suatu entitas, seperti monyet, dikatakan altruistik jika berperilaku sedemikian rupa untuk meningkatkan kesejahteraan entitas lainnya dengan mengorbankan kesejahteraan sendiri. Perilaku egois memiliki efek sebaliknya. "Kesejahteraan" (*welfare*) didefinisikan sebagai "kemungkinan bertahan hidup", bahkan jika efeknya terhadap peluang hidup dan mati yang sesungguhnya sangat kecil sehingga *seolah* bisa diabaikan. Salah satu konsekuensi mengejutkan versi modern teori Darwin adalah pengaruh-pengaruh kecil yang tampaknya sepele, terhadap kemungkinan untuk bertahan hidup, dapat berdampak besar kepada evolusi. Ini karena ada banyak waktu yang tersedia bagi pengaruh itu untuk menghasilkan dampak yang dapat dirasakan.

Perlu disadari bahwa definisi di atas tentang altruisme dan egoisme adalah definisi *perilaku*, bukan subjektif. Di sini saya tidak menyibukkan diri dengan psikologi motif. Saya tidak akan berdebat tentang apakah orang-orang yang berperilaku altruistik "sebenarnya" berperilaku begitu karena motif egois yang disembunyikan atau berasal dari bawah sadar. Mungkin benar dan mungkin tidak, mungkin kita tidak akan pernah tahu, yang pasti buku ini bukanlah tentang persoalan itu. Definisi saya hanya berhubungan dengan apakah efek suatu tindakan menurunkan atau menaikkan prospek kelangsungan hidup pihak yang altruistik dan prospek kelangsungan hidup penerima manfaat.

Mendemonstrasikan efek perilaku terhadap peluang kelangsungan hidup jangka panjang adalah perkara rumit. Dalam praktiknya, kala kita menerapkan definisi itu ke perilaku nyata, maka kita harus menggunakan kata "tampaknya". Suatu tindakan yang tampaknya altruistik adalah tindakan yang, di permukaannya, seolah-olah cenderung membuat si altruis lebih mungkin (betapapun sedikitnya) mati sedangkan yang menerima manfaat tindakan itu lebih mungkin bertahan hidup. Kalau diamati lebih dekat, acapkali tindakan yang tampaknya altruisme sesungguhnya keegoisan terselubung. Sekali lagi, saya tidak bermaksud mengatakan bahwa motif yang sesungguhnya mendasari adalah keegoisan, tapi efek nyata tindakan itu terhadap prospek kelangsungan hidup berkebalikan dengan apa yang awalnya kita pikir.

Saya akan memberikan beberapa contoh perilaku yang tampaknya egois dan tampaknya altruistik. Sulit untuk menekan kebiasaan pikiran

subjektif ketika kita berhadapan dengan spesies kita sendiri, jadi saya hendak memilih contoh dari hewan lain sebagai gantinya. Yang pertama adalah beberapa contoh perilaku egois individu hewan.

Burung camar kepala hitam bersarang dalam koloni-koloni besar, dengan jarak antarsarang hanya beberapa meter. Ketika baru saja menetas, anak-anak mereka mungil, tak berdaya, dan mudah ditelan. Sangat umum bagi camar untuk menunggu sampai tetangganya pergi, mungkin untuk mencari ikan, dan kemudian menerkam salah satu anak tetangganya dan menelannya bulat-bulat. Camar itu memperoleh makanan bergizi baik tanpa harus susah-payah menangkap ikan dan tak harus meninggalkan sarangnya sendiri tanpa perlindungan.

Yang lebih terkenal adalah kanibalisme belalang sembah betina yang brutal. Belalang sembah adalah serangga karnivora yang besar. Mereka biasanya makan serangga yang lebih kecil seperti lalat, tapi juga menyerang hampir apa pun yang bergerak. Ketika mereka kawin, si pejantan dengan hati-hati merayap ke atas si betina, menaikinya, dan bersanggama. Jika si betina mendapat kesempatan, dia akan memangsa si pejantan; dimulai dengan menggigit putus kepala si pejantan, entah ketika didekati, atau segera setelah dinaiki, atau setelah mereka berpisah. Mungkin yang tampak paling masuk akal adalah dia mestinya menunggu sampai kopulasi selesai sebelum mulai memakan si pejantan. Namun, hilangnya kepala tampaknya tidak menghentikan sisa tubuh pejantan beraktivitas seksual. Berhubung kepala serangga adalah tempatnya pusat-pusat saraf yang berfungsi sebagai penghambat, mungkin saja si betina malah meningkatkan kinerja seksual pejantan dengan memakan kepala si pejantan.<sup>4</sup> Jika demikian, itu merupakan manfaat tambahan. Manfaat paling utamanya adalah memperoleh makanan bergizi.

Kata "egois" mungkin tampak kurang kuat untuk tindakan ekstrem seperti kanibalisme, meski selaras dengan definisi kita. Mungkin kita lebih bisa bersimpati dengan perilaku penakut penguin kaisar di Antartika. Mereka berdiri di tepi air, ragu-ragu sebelum menyelam karena takut akan bahaya anjing laut pemangsa. Andai salah satu dari mereka mau menyelam, sisanya akan tahu apakah di sana benar ada anjing laut. Tentu saja tidak ada yang mau menjadi kelinci percobaan sehingga mereka saling menunggu; kadang-kadang mereka berusaha saling dorong sampai ada yang tercebut.

Perilaku egois yang lebih umum bisa berupa sekadar penolakan untuk berbagi beberapa sumber daya berharga seperti makanan, wilayah,

atau pasangan seksual. Sekarang giliran beberapa contoh perilaku yang tampaknya altruistik.

Perilaku menyengat lebah pekerja adalah pertahanan yang sangat efektif terhadap perampok madu. Namun, lebah yang menyengat adalah pejuang berani mati. Ketika lebah menyengat, organ dalam vitalnya biasanya terrobek hingga keluar dari tubuh dan lebah tersebut mati tak lama kemudian. Misi bunuh diri itu mungkin menyelamatkan stok pangan penting milik koloninya, tapi si lebah sendiri tidak ikut menikmati keuntungannya. Sesuai dengan definisi kita, ini adalah tindakan altruistik. Ingatlah bahwa kita tidak berbicara tentang motif sadar. Motif itu bisa ada atau tidak, baik dalam contoh ini maupun contoh kegoisan, tapi sama sekali tidak relevan dengan definisi kita.

Mengorbankan nyawa untuk pihak lain jelas sesuatu yang altruistik, tapi begitu juga menanggung sedikit risiko demi pihak lain. Ketika burung-burung kecil melihat pemangsa seperti elang sedang terbang, mereka membunyikan "kicau alarm" yang khas, yang membuat seluruh kawanan melakukan tindakan mengelak yang tepat. Ada bukti tak langsung bahwa burung yang membunyikan alarm menempatkan dirinya dalam bahaya karena menarik perhatian predator. Itu hanya risiko tambahan yang kecil, tapi setidaknya sekilas memenuhi syarat sebagai tindakan altruistik menurut definisi kita.

Tindakan altruisme hewan yang paling umum dan paling mencolok dilakukan oleh induk, terutama induk betina, terhadap anak. Para induk bisa mengerami telur, baik dalam sarang maupun dalam tubuh sendiri, merepotkan diri sendiri untuk memberi makan anak-anaknya, dan menanggung risiko besar untuk melindungi anak dari pemangsa. Ini salah satu contoh: banyak burung yang bersarang di tanah melakukan apa yang disebut "pertunjukan pengalihan" ketika pemangsa seperti rubah mendekat. Induk burung berjalan terpincang-pincang menjauhi sarang, mengangkat lemah satu sayap seolah-olah patah. Pemangsa menganggap ada mangsa yang lebih mudah sehingga beralih dari anak-anak burung. Induk burung akhirnya berhenti berpura-pura dan melompat ke udara tepat pada waktunya untuk menghindari terkaman rubah. Si induk mungkin telah menyelamatkan nyawa para penghuni kecil dalam sarangnya, tapi dia membahayakan dirinya sendiri.

Saya tidak berusaha untuk membuat kesimpulan dengan bercerita. Contoh-contoh yang terpilih bukanlah bukti serius untuk generalisasi yang pantas. Cerita-cerita itu hanya ditujukan sebagai gambaran apa yang saya maksud dengan perilaku altruistik dan egois di tingkat

individu. Buku ini akan menunjukkan bagaimana egoisme individual maupun altruisme individual dijelaskan oleh hukum dasar yang saya sebut sebagai egoisme gen (*gene selfishness*). Namun pertama-tama, saya harus berhadapan dengan satu penjelasan keliru untuk altruisme yang telah dikenal luas, bahkan diajarkan di sekolah-sekolah.

Penjelasan itu didasarkan pada kesalahpahaman, yang telah saya sebutkan, bahwa makhluk hidup berevolusi untuk melakukan hal-hal demi "kebaikan spesies" atau "kebaikan kelompok". Sangat mudah untuk melihat bagaimana gagasan ini bermula dalam biologi. Sebagian besar kehidupan hewan dicurahkan untuk reproduksi, dan sebagian besar tindakan altruistis pengorbanan diri yang diamati di alam dilakukan oleh induk terhadap anak-anaknya. "Menjaga kelangsungan spesies" adalah eufemisme umum untuk reproduksi, dan tidak diragukan lagi merupakan *konsekuensi* reproduksi. Hanya dibutuhkan sedikit perentangan logika untuk menyimpulkan bahwa "fungsi" reproduksi adalah "untuk" menjaga kelangsungan spesies. Dari sini, yang dibutuhkan hanyalah salah langkah yang pendek saja untuk menyimpulkan bahwa secara umum hewan akan berperilaku demikian untuk menjaga kelangsungan spesies. Altruisme terhadap sesama anggota spesies tampaknya tinggal mengikuti saja.

Jalur pemikiran tersebut dapat dinyatakan dalam istilah Darwinian yang samar-samar. Evolusi bekerja melalui seleksi alam dan seleksi alam berarti kelangsungan hidup bagi "yang paling sesuai" (*fittest*). Tapi apakah kita bicara tentang individu yang paling sesuai, ras yang paling sesuai, spesies yang paling sesuai, atau apa? Untuk beberapa tujuan, itu tidaklah amat penting. Namun, ketika kita bicara tentang altruisme, hal itu jelas penting. Jika yang saling bersaing dalam apa yang disebut Darwin "perjuangan demi keberadaan" adalah spesies, tampaknya individu paling-paling dianggap sebagai pion dalam permainan yang harus dikorbankan bila kepentingan spesies yang lebih besar secara keseluruhan membutuhkannya. Dengan kata lain yang sedikit lebih terhormat, suatu kelompok, seperti spesies atau populasi dalam suatu spesies, yang anggota-anggotanya siap mengorbankan diri demi kesejahteraan kelompok, bisa lebih cenderung bertahan tidak punah dibanding kelompok pesaing yang anggota-anggotanya mendahulukan kepentingan pribadi. Oleh karena itu, dunia dipenuhi terutama oleh kelompok-kelompok yang terdiri atas individu-individu yang rela berkorban. Ini adalah teori "seleksi kelompok" (*group selection*) yang sekian lama dianggap benar oleh para ahli biologi yang tidak akrab



dengan rincian teori evolusi, dan diperkenalkan kepada khalayak dalam buku terkenal karya V.C. Wynne-Edwards, dan dipopulerkan oleh Robert Ardrey dalam *The Social Contract*. Adapun teori alternatifnya yang ortodoks biasanya disebut "seleksi individu", meski saya pribadi lebih suka berbicara mengenai seleksi gen.

Jawaban cepat dari "penganut seleksi individu" bagi argumen di atas bisa jadi seperti berikut. Bahkan dalam kelompok altruis, hampir pasti ada minoritas yang menolak untuk mengorbankan diri. Jika ada satu pemberontak egois, yang siap mengeksploitasi altruisme anggota lain, maka dia dengan sendirinya lebih mungkin bertahan hidup dan memiliki keturunan dibanding yang lain. Masing-masing keturunannya akan cenderung mewarisi sifat egoisnya. Setelah beberapa generasi dalam seleksi alam, "kelompok altruistik" akan dipenuhi individu-individu egois dan tak akan dapat dibedakan dari kelompok egois. Bahkan jika kita menerima kemungkinan kecil adanya kelompok yang awalnya altruistik murni tanpa pemberontak, sangatlah sulit untuk melihat apa yang bisa menghentikan individu-individu egois bermigrasi dari kelompok egois terdekat dan, melalui pernikahan silang, mencemari kemurnian kelompok altruistik.

Penganut teori seleksi individu akan mengakui adanya kepunahan kelompok, dan bahwa kemungkinan kepunahan kelompok dipengaruhi oleh perilaku individu di dalamnya. Dia bahkan mungkin akan mengakui bahwa *andai* individu-individu dalam suatu kelompok dianugerahi kemampuan untuk melihat masa depan, mereka akan melihat bahwa dalam jangka panjang mereka lebih baik meredam keserakahan egois dalam rangka mencegah kehancuran seluruh kelompok. Berapa kali pernyataan itu dikatakan kepada kaum pekerja Inggris selama beberapa tahun terakhir? Namun kepunahan kelompok adalah proses yang lambat dibandingkan dinamika cepat kompetisi individual. Bahkan ketika kelompok perlahan-lahan dan secara tak terelakkan melemah, individu-individu egois bertahan dalam jangka pendek dengan mengorbankan individu altruis. Warga Inggris bisa jadi diberkati dengan kemampuan memandang ke depan, atau tidak; yang pasti evolusi buta terhadap masa depan.

Walaupun teori seleksi kelompok kini hanya memperoleh sedikit dukungan dari jajaran ahli biologi profesional yang memahami evolusi, teori itu memang memiliki daya tarik intuitif yang besar. Generasi demi generasi mahasiswa zoologi terkejut kala masuk universitas dan menemukan bahwa teori itu bukanlah pandangan ortodoks. Mereka

tidak bisa disalahkan, lantaran dalam diktat panduan guru *Nuffield Biology*, ditulis untuk guru sekolah biologi tingkat lanjutan di Inggris, kita temukan yang berikut ini: "Di antara hewan berderajat tinggi, ada perilaku berupa tindakan bunuh diri individual guna menjamin kelangsungan spesies." Penulis anonimnya tak sadar bahwa dia telah mengatakan sesuatu yang kontroversial. Dalam hal ini, dia mendapat kawan pemenang Nobel. Konrad Lorenz dalam *On Aggression*, bicara tentang fungsi perilaku agresif yang "menjaga kelestarian spesies". Salah satu fungsi itu adalah memastikan hanya individu paling sesuai yang diizinkan untuk berkembang biak. Ini contoh sempurna argumen yang berputar-putar, tapi yang saya tekankan di sini adalah bahwa gagasan seleksi kelompok begitu mendarah daging sehingga Lorenz, seperti halnya penulis *Nuffield Guide*, jelas tidak menyadari bahwa pernyataan-pernyataannya bertentangan dengan teori Darwin ortodoks.

Baru-baru ini saya mendengar contoh yang sama kocaknya dalam satu acara televisi BBC, yang biasanya sangat baik, tentang laba-laba Australia. "Pakar" dalam program tersebut mengamati bahwa sebagian besar bayi laba-laba menjadi mangsa spesies lain sehingga dia menyimpulkan: "Mungkin inilah tujuan sebenarnya keberadaan mereka, karena hanya sedikit yang dibutuhkan bagi spesies ini untuk bertahan hidup!"

Robert Ardrey, dalam *The Social Contract*, menggunakan teori seleksi kelompok untuk menjelaskan seluruh tatanan sosial secara umum. Dia jelas menganggap manusia sebagai spesies yang telah menyimpang dari kodrat hewannya. Paling tidak, Ardrey telah mengerjakan PR-nya. Dia layak mendapat pengakuan bahwa keputusannya untuk tidak setuju dengan teori ortodoks dilakukan secara sadar.

Mungkin salah satu daya tarik terbesar teori seleksi kelompok adalah bahwa teori itu sepenuhnya selaras dengan cita-cita moral dan politik sebagian besar kita. Mungkin kita sering berperilaku egois sebagai individu, tapi pada saat-saat idealistik kita menghormati dan mengagumi orang-orang yang menempatkan kesejahteraan orang lain terlebih dahulu. Namun kita agak bingung mengenai seberapa luas kita ingin menafsirkan kata "lain". Seringkali altruisme dalam kelompok sejalan dengan keegoisan antarkelompok. Inilah dasar serikat buruh. Di tataran lain, bangsa adalah penerima keuntungan utama tindakan altruistik pengorbanan diri, dan laki-laki muda diharapkan mati sebagai individual demi membela kemuliaan kelompok yang lebih besar, yaitu

negara mereka secara keseluruhan. Selain itu, mereka didorong untuk membunuh orang lain yang tak mereka ketahui apa-apa tentangnya kecuali bahwa dia anggota bangsa yang berbeda. (Anehnya, seruan pada masa damai terhadap individu untuk membuat beberapa pengorbanan kecil dalam upaya meningkatkan standar hidup tampaknya kurang berdampak dibandingkan daya tarik masa perang di mana tiap individu rela mengorbankan nyawa).

Baru-baru ini muncul reaksi terhadap rasialisme dan patriotisme, serta kecenderungan untuk menjadikan spesies manusia secara keseluruhan sebagai objek rasa persaudaraan kita. Perluasan sasaran altruisme kita yang humanis ini punya konsekuensi menarik, yang lagi-lagi tampaknya menopang gagasan "demi kebaikan spesies" dalam evolusi. Kaum liberal dalam politik, yang biasanya merupakan juru bicara etika spesies yang paling percaya diri, sekarang mendapat cemoohan terbesar dari mereka yang meluaskan cakupan altruisme lebih jauh, sampai meliputi spesies lain. Jika saya mengatakan bahwa saya lebih tertarik mencegah pembantaian paus daripada memperbaiki kondisi perumahan bagi orang-orang, saya mungkin akan membuat beberapa teman saya terguncang.

Perasaan bahwa anggota spesies kita layak diistimewakan dalam pertimbangan moral ketimbang anggota spesies lain adalah perasaan yang berusia tua dan tertanam dalam. Membunuh orang di luar perang adalah kejahatan paling serius yang dianggap biasa dilakukan. Satu-satunya hal yang lebih dilarang oleh budaya kita adalah memakan orang (bahkan jika orang itu sudah mati). Namun, toh kita suka menyantap anggota spesies lain. Banyak di antara kita enggan menyetujui hukuman mati yang diputuskan pengadilan atas penjahat manusia yang paling kejam sekalipun, sementara kita senang-senang saja menyetujui penembakan tanpa pengadilan terhadap hewan hama yang tak begitu mengganggu. Bahkan kita pun membunuh anggota spesies tak berbahaya lainnya sebagai sarana rekreasi dan hiburan. Janin manusia, yang tak lebih berperasaan ketimbang amoeba, menikmati penghormatan dan perlindungan hukum jauh melebihi yang diberikan kepada simpanse dewasa. Padahal simpanse juga punya perasaan dan pemikiran, serta—menurut bukti eksperimental mutakhir—mungkin mampu mempelajari sebetulnya bahasa manusia. Hanya karena termasuk spesies kita, janin seketika diberi hak dan keistimewaan tersendiri. Apakah etika "spesiesisme", menggunakan istilah Richard Ryder, dapat diletakkan di dasar logis yang lebih kuat ketimbang "rasisme", saya tidak tahu. Yang

saya tahu adalah etika spesiesisme tidak punya landasan yang layak dalam biologi evolusi.

Kekisruhan dalam etika manusia mengenai di tingkat mana altruisme itu baik—keluarga, bangsa, ras, spesies, atau semua makhluk hidup—tecermin di kekisruhan yang sepadan dalam biologi, mengenai di tingkat mana altruisme diharapkan sesuai dengan teori evolusi. Bahkan penganut teori seleksi grup tidak akan terkejut saat mendapati para anggota satu kelompok berbuat jahat terhadap anggota kelompok lain: dengan cara demikian, seperti serikat pekerja atau tentara, mereka mendukung kelompok mereka sendiri dalam perjuangan memperebutkan sumber daya yang terbatas. Tapi kemudian layak dipertanyakan bagaimana para penganut seleksi kelompok memutuskan tingkat *mana* yang penting. Jika seleksi berlangsung di antara kelompok-kelompok dalam spesies yang sama, dan antarspesies, mengapa tidak juga antara kelompok-kelompok yang lebih besar? Spesies-spesies dikelompokkan bersama menjadi genus, genus-genus menjadi ordo, dan ordo-ordo menjadi kelas. Singa dan antelop, keduanya anggota kelas mamalia seperti kita. Tidakkah seharusnya kita mengharapkan singa menahan diri supaya tak membunuh antelop "demi kepentingan bersama mamalia"? Tentunya mereka justru harus berburu burung atau reptil untuk mencegah kepunahan kelas. Tapi kemudian bagaimana dengan kebutuhan untuk melestarikan seluruh filum vertebrata?

Bisa saja saya mengajukan *reductio ad absurdum* untuk menunjukkan masalah-masalah dalam teori seleksi kelompok, tapi keberadaan altruisme individu masih harus dijelaskan. Ardrey melangkah jauh dengan mengatakan bahwa seleksi kelompok adalah satu-satunya penjelasan yang memungkinkan untuk perilaku seperti "*stotting*", melentingkan tubuh ke udara dengan empat tungkai menjulur lurus ke bawah, yang dilakukan gazele Thomson. Lompatan yang begitu kuat dan mencolok di depan pemangsa itu bisa kita samakan dengan kicauan burung yang dilakukan untuk memperingatkan kawanannya akan adanya bahaya, meski si pemberi peringatan justru menarik perhatian pemangsa. Kita bertanggungjawab untuk menjelaskan lentingan gazele itu dan semua fenomena serupa, dan itulah yang akan saya hadapi dalam bab-bab selanjutnya.

Sebelum itu saya harus membela keyakinan saya pribadi bahwa cara terbaik untuk melihat evolusi adalah melalui seleksi yang terjadi di tingkat paling rendah. Keyakinan saya itu sangat dipengaruhi oleh karya G.C. Williams, *Adaptation and Natural Selection*. Gagasan utama yang

akan saya manfaatkan telah dinyatakan lebih dulu oleh A. Weismann pada pergantian abad ke-20, sebelum gen ditemukan, yaitu doktrinnya tentang "kesinambungan plasma nutfah" (*continuity of the germ-plasm*). Saya berpendapat bahwa unit dasar seleksi, dan dengan demikian unit kepentingan pribadi, bukanlah spesies, atau kelompok, atau bahkan individu, melainkan gen, unit hereditas.<sup>5</sup> Bagi beberapa pakar biologi mungkin ini awalnya terdengar ekstrem. Saya harap ketika mereka memandang sebagaimana saya maksudkan, mereka akan setuju bahwa pandangan itu pada dasarnya ortodoks, walaupun diungkapkan dengan cara yang asing. Argumen tersebut membutuhkan waktu untuk berkembang dan kita harus mulai dari awal, dengan asal-usul kehidupan itu sendiri.

## CATATAN AKHIR

1. Beberapa orang, bahkan yang tidak religius, tersinggung dengan kutipan Simpson. Saya setuju bahwa saat Anda pertama kali membacanya, kutipan itu terdengar kaku, kurang ajar, dan tidak toleran. Sedikit mirip ucapan Henry Ford, "Sejarah itu kurang-lebih omong kosong". Tapi, selain jawaban agama (saya hafal bunyinya, Anda tak perlu menghakimi saya), kala Anda benar-benar ditantang untuk memikirkan jawaban pra-Darwin bagi pertanyaan "Apakah manusia itu?", "Apakah arti hidup?", "Untuk apa kita ada?", bisakah Anda memikirkan jawaban yang kini tidak tak berharga selain karena nilai sejarahnya? Kita semua bisa. Ada hal-hal yang memang sekadar keliru saja, dan sebelum 1859, demikian pula semua jawaban atas pertanyaan-pertanyaan itu.
2. Alfred, Lord Tennyson ialah penyair Inggris abad ke-19. Salah satu bait puisinya yang terkenal adalah "*Who trusted God was love indeed/And love Creation's final law/Tho' nature, red in tooth and claw/With ravine, shriek'd against his creed.*" Banyak yang memaknai bait itu sebagai peringatan bagi manusia bahwa alam sejatinya brutal—*Peny*.
3. Kritikus kadang-kadang salah paham terhadap *The Selfish Gene* yang dianggap menganjurkan keegoisan sebagai suatu prinsip hidup! Yang lain, mungkin karena mereka membaca buku sebatas judulnya saja, atau tidak pernah berhasil melewati dua halaman pertama, mengira saya mengatakan bahwa keegoisan dan cara-cara keji lainnya, suka tidak suka, merupakan bagian tak terpisahkan di sifat kita. Memang mudah untuk jatuh ke dalam kesalahan ini jika, sebagaimana yang telah terjadi pada banyak orang tanpa alasan jelas, Anda mengira bahwa "determinisme" genetis adalah permanen—mutlak dan tidak dapat diubah. Faktanya, gen "menentukan" perilaku hanya dalam arti statistik. Satu analogi bagus adalah generalisasi yang diterima secara luas bahwa "langit merah pada malam hari adalah kebahagiaan bagi para gembala"—ungkapan Inggris lama mengenai prakiraan cuaca dan hari cerah. Mungkin ini fakta statistik bahwa warna merah di langit ketika Matahari terbenam menandakan hari cerah esoknya, tapi kita tidak akan bertaruh banyak di hal itu. Kita tahu betul bahwa cuaca dipengaruhi banyak faktor dengan cara yang sangat kompleks. Setiap prakiraan cuaca bisa mengandung kekeliruan. Prakiraan cuaca adalah prakiraan statistik saja. Kita tidak melihat senja merah sebagai pertanda tak terbantahkan yang memastikan cuaca cerah pada hari berikutnya, tidak juga kita harus berpikir

bahwa gen secara mutlak menentukan segala sesuatu. Tidak ada bukti bahwa pengaruh gen tidak dapat dengan mudah diputarbalikkan oleh pengaruh lain. Untuk pembahasan utuh tentang “determinisme genetis” dan mengapa kesalahpahaman muncul, lihatlah bab kedua *The Extended Phenotype* dan makalah saya, “Sociobiology: The New Storm in a Teacup”. Saya dituduh telah mengklaim bahwa semua manusia pada dasarnya adalah gangster Chicago! Namun, poin penting dari analogi saya tentang Chicago gangster tentu saja adalah:

pengetahuan tentang jenis dunia tempat seorang manusia berhasil menyejahterakan dirinya dapat memberitahu Anda sesuatu tentang orang itu. Ini tidak ada hubungannya dengan kualitas tertentu gangster Chicago. Saya bisa juga menggunakan analogi seorang laki-laki yang naik menjadi pucuk pimpinan Gereja Inggris atau dipilih masuk ke Athenaeum. Apa pun itu, subjek analogi saya bukanlah manusia, melainkan gen.

Saya telah mendiskusikan perkara ini dan kesalahpahaman lainnya yang terlalu harfiah dalam makalah saya, “In defence of selfish genes”, sumber kutipan di atas.

Saya harus menambahkan bahwa komentar politik dalam bab ini membuat saya tak nyaman manakala membaca ulang pada 1989. “Berapa kali pernyataan itu [kebutuhan untuk meredam keserakahan egois demi mencegah kehancuran seluruh kelompok] dikatakan kepada kaum pekerja Inggris selama beberapa tahun terakhir?” membuat saya terdengar seperti anggota partai Konservatif! Pada 1975, ketika buku ini ditulis, pemerintah sosialis yang telah saya bantu lewat dukungan suara dalam pemilu sedang berjuang mati-matian melawan inflasi 23 persen, dan jelas sangat khawatir tentang tuntutan upah tinggi. Komentar saya bisa saja dikutip dari pidato Menteri Tenaga Kerja pada waktu itu. Inggris kemudian memiliki pemerintahan kanan baru, yang mengangkat kekejaman dan keegoisan hingga ke status ideologi, dan saya menyayangkan bahwa kata-kata saya tampaknya menjadi terdengar ganas jika dihubungkan dengan itu. Itu tidak berarti saya menarik kembali apa yang saya sampaikan. Kepicikan egois tetap punya konsekuensi tak menyenangkan yang telah saya sebutkan. Namun jika ingin mencari contoh tentang kepikikan berpikir yang egois di Inggris, kita pertama-tama tidak akan menengok ke kelas pekerja. Sesungguhnya, yang paling baik adalah sama sekali tidak membebani karya sains dengan komentar politik. Komentar politik cepat sekali menjadi basi. Tulisan-tulisan para ilmuwan yang meleak politik dari era 1930-an—J.B.S. Haldane dan Lancelot Hogben, misalnya—hari ini terasa tercemar oleh komentar-komentar tajam yang sekarang tak sesuai zaman.

4. Saya pertama kali mengetahui fakta aneh tentang serangga jantan ini ketika mendengarkan kuliah penelitian seorang rekan mengenai alat haji (Trichoptera). Dia berkata ingin mengembangkan serangga itu dalam penangkaran, namun meski sudah berusaha keras dia belum berhasil. Mendengar itu, profesor entomologi kami menggerutu di barisan depan, seolah-olah rekan saya telah mengabaikan hal yang paling jelas: “Apakah Anda belum mencoba mencopot kepala mereka?”
5. Sejak menuliskan manifesto seleksi gen, saya telah berpikir-pikir lagi, apakah ada *jenis* seleksi tingkat lebih tinggi yang sesekali beroperasi selama evolusi jangka panjang? Saya mesti menambahkan bahwa ketika saya mengatakan “tingkat lebih tinggi”, ini tidak berarti terkait dengan “seleksi kelompok”. Saya berbicara tentang sesuatu yang jauh lebih halus dan jauh lebih menarik. Yang saya rasakan sekarang adalah, bukan hanya beberapa individu organisme lebih mampu bertahan hidup daripada yang lain, melainkan juga kelas-kelas organisme mungkin lebih mampu *berevolusi* ketimbang yang lain. Tentu saja, evolusi yang kita bicarakan di sini tetaplah evolusi yang sama, yang terjadi melalui seleksi gen. Mutasi tetap diperhitungkan berdasarkan dampaknya terhadap kelangsungan hidup dan keberhasilan reproduksi individu. Namun mutasi baru yang besar dalam rancangan dasar embriologi juga dapat membuka pintu baru evolusi yang membentang luas selama jutaan tahun ke depan. Bisa jadi ada semacam seleksi tingkat tinggi terhadap embriologi yang mendukung evolusi: proses seleksi yang mendukung

kemampuan berevolusi (*evolvability*). Jenis seleksi ini bahkan bisa jadi bersifat kumulatif dan dengan demikian progresif, tak seperti seleksi kelompok. Gagasan-gagasan ini dijabarkan dalam makalah saya, “The Evolution of Evolvability”, yang sebagian besar terinspirasi oleh Blind Watchmaker, program komputer simulasi aspek-aspek evolusi.





## BAB 2

# REPLIKATOR

Pada mulanya adalah kesederhanaan. Menjelaskan bagaimana alam semesta yang sederhana berawal bahkan sudah cukup sulit. Saya kira telah disetujui pula bahwa lebih sulit lagi menjelaskan kemunculan mendadak tatanan yang kompleks dan diperlengkapi dengan segala hal—kehidupan, atau entitas yang mampu menciptakan kehidupan. Teori evolusi Darwin, melalui seleksi alam, memuaskan karena menunjukkan cara di mana kesederhanaan bisa berubah menjadi kompleksitas, bagaimana atom-atom yang tak beraturan mengelompokkan diri menjadi pola yang lebih kompleks sampai akhirnya membuat manusia. Darwin memberikan solusi, satu-satunya yang mungkin yang telah diajukan, bagi persoalan mendalam eksistensi kita. Saya akan mencoba untuk menjelaskan teori besar itu dalam cara yang lebih umum ketimbang biasanya, diawali dengan masa sebelum evolusi itu sendiri dimulai.

"Kelestarian yang paling sesuai" (*survival of the fittest*) Darwin merupakan kasus istimewa dari hukum yang lebih umum, yaitu hukum kelestarian hal yang stabil (*survival of the stable*). Alam semesta dihuni oleh hal-hal yang stabil. Suatu hal yang stabil adalah kumpulan atom

yang cukup tahan lama atau cukup lazim sehingga layak disemati nama. Ada kumpulan atom yang unik seperti Gunung Matterhorn, yang bertahan lama sehingga layak diberi nama. Atau bisa juga suatu *kelas* entitas, seperti tetes air hujan yang cukup lazim sehingga berhak mendapat nama kolektif, bahkan jika masing-masing tetes air hujan berumur pendek. Hal-hal yang kita lihat di sekitar kita dan yang menurut kita membutuhkan penjelasan—bebatuan, galaksi, gelombang laut—hingga taraf tertentu, sedikit banyak merupakan pola-pola atom yang stabil. Gelembung sabun cenderung bulat karena gelembung itu merupakan konfigurasi stabil untuk lapisan tipis yang berisi gas. Dalam pesawat antariksa, air stabil dalam bentuk tetesan bulat, tapi di Bumi, di mana ada gravitasi, permukaan yang stabil untuk air diam adalah datar dan horisontal. Kristal garam cenderung kubus karena itu cara stabil untuk mengemas ion natrium dan ion klorida bersama-sama. Di Matahari, atom hidrogen, atom yang paling sederhana, berfusi membentuk atom helium karena dalam kondisi yang berlaku di sana konfigurasi helium lebih stabil. Atom lainnya yang bahkan lebih kompleks terbentuk di bintang-bintang di seluruh jagat raya sejak "ledakan besar", yang menurut teori yang berlaku sekarang mengawali alam semesta. Itulah asal-usul segala unsur dunia kita.

Kadang-kadang ketika saling bertemu, atom-atom saling mengaitkan diri bersama dalam reaksi kimia untuk membentuk molekul, yang bisa jadi lebih atau kurang stabil. Molekul bisa berukuran sangat besar. Kristal seperti berlian dapat dianggap sebagai molekul tunggal, yang stabil tapi juga yang sangat sederhana karena struktur internal atomnya berulang tanpa henti. Dalam organisme hidup modern, ada molekul-molekul besar lain yang sangat kompleks. Kompleksitas tersebut tampak di beberapa tingkatan. Hemoglobin darah kita adalah molekul protein yang khas, dibangun dari rantai molekul yang lebih kecil, yakni asam amino, masing-masing berisi beberapa lusin atom yang tersusun dalam pola tertentu. Dalam molekul hemoglobin terdapat 574 molekul asam amino. Asam-asam amino tersusun dalam empat rantai, yang saling berjalın membentuk struktur tiga dimensi globular yang rumit dan menakjubkan. Model molekul hemoglobin terlihat menyerupai semak duri yang padat. Namun, tak seperti semak duri, pola itu bukan pola serampangan, melainkan struktur yang pasti, yang berulang dengan cara yang sama, tanpa ranting atau cabang yang melenceng dari jalur, lebih daripada enam ribu juta juta kali dalam tubuh manusia rata-rata. Bentuk molekul protein hemoglobin yang menyerupai semak duri yang

presisi itu sangatlah stabil dalam arti dua rantai yang terdiri atas urutan asam amino yang sama akan cenderung, seperti dua pegas, berakhir membentuk pola gulungan tiga dimensi yang benar-benar identik. Semak duri hemoglobin dalam tubuh Anda terus bermunculan dalam bentuk "pasti" dengan laju sekitar empat ratus juta kali per detik, sementara yang lain dihancurkan dengan laju yang sama.

Hemoglobin adalah molekul modern yang menggambarkan prinsip bahwa atom cenderung membentuk pola stabil. Yang relevan di sini adalah bahwa, sebelum kedatangan kehidupan di Bumi, beberapa evolusi molekul yang sederhana bisa saja terjadi karena proses fisika dan kimia biasa. Tidak perlu ada rancangan, tujuan, atau arah. Jika sekelompok atom dalam tingkat energi tertentu membentuk suatu pola maka atom-atom itu akan cenderung tetap stabil dalam pola demikian. Bentuk paling awal seleksi alam hanyalah seleksi atas bentuk stabil dan kemusnahan yang tidak stabil. Tidak ada misteri. Itu terjadi dengan sendirinya.

Tentu saja itu tidak berarti bahwa Anda dapat menjelaskan keberadaan entitas serumit manusia dengan prinsip yang sama begitu saja. Tidak ada gunanya Anda mengambil sejumlah atom dan mencampuradukkan semuanya dengan ditambah energi dari luar sampai kemudian membentuk suatu pola, dan tiba-tiba jadilah Adam! Anda dapat membuat satu molekul yang terdiri atas beberapa lusin atom dengan cara itu, tapi seorang manusia terdiri atas lebih daripada seribu juta juta juta atom. Untuk membuat seorang manusia, Anda harus bekerja dengan kocokan biokimia Anda untuk jangka waktu yang begitu lama sehingga seluruh umur alam semesta tampak seperti kedipan mata, dan Anda belum tentu berhasil juga. Di sinilah teori Darwin, dalam bentuknya yang paling umum, datang menjadi penyelamat. Teori Darwin mengambil alih dari titik di mana kisah mengenai proses terbentuknya molekul secara lambat berakhir menggantung.

Cerita tentang asal-usul kehidupan yang akan saya kupas memang spekulatif; jelas tidak ada orang yang menyaksikan bagaimana peristiwa itu berlangsung. Ada sejumlah teori tandingan, tapi semua teori itu memiliki ciri tertentu yang sama. Penjelasan yang akan saya berikan merupakan penjelasan yang disederhanakan dan mungkin tak luput terlalu jauh dari kenyataannya.<sup>1</sup>

Kita tidak tahu apa bahan baku kimia yang berlimpah di Bumi sebelum adanya kehidupan, tapi di antara kemungkinan yang masuk akal adalah air, karbon dioksida, metana, dan amonia. Semuanya

merupakan senyawa sederhana yang diketahui ada di beberapa planet lain di sistem tata surya kita. Para ahli kimia telah mencoba menciptakan tiruan kondisi kimia kala Bumi masih muda. Mereka menempatkan zat-zat sederhana dalam bejana dan menyediakan sumber energi seperti cahaya ultraviolet atau percik listrik—simulasi petir purba. Setelah beberapa minggu, sesuatu yang menarik biasanya ditemukan dalam bejana: sup coklat encer yang mengandung sejumlah besar molekul yang lebih kompleks ketimbang yang sebelumnya dimasukkan ke dalam wadah tersebut. Asam amino, khususnya, telah ditemukan; inilah blok pembangun protein, salah satu dari dua kelas besar molekul biologis. Sebelum percobaan itu dilakukan, asam amino yang terbentuk secara alamiah telah diperkirakan sebagai gejala hadirnya kehidupan. Jika asam amino terdeteksi, katakanlah, di Mars, adanya kehidupan di planet itu akan tampak kian pasti. Namun, setelah itu dia perlu melibatkan beberapa gas sederhana di atmosfer dan beberapa gunung berapi, sinar Matahari, atau cuaca berpetir. Baru-baru ini, simulasi-simulasi laboratorium dari kondisi kimia Bumi sebelum datangnya kehidupan menghasilkan senyawa organik yang disebut purin dan pirimidin. Keduanya merupakan blok pembangun molekul genetik, DNA itu sendiri.

Proses serupa dengan yang di atas telah melahirkan "sup purba" yang diyakini para ahli biologi dan ahli kimia membentuk lautan pada kurun waktu tiga sampai empat miliar tahun yang lalu. Senyawa-senyawa organik kemudian terkonsentrasi secara lokal, mungkin dalam buih-buih yang mengering sepanjang pantai, atau dalam tetesan-tetesan kecil yang tersuspensi. Di bawah pengaruh energi seperti cahaya ultraviolet dari Matahari, senyawa-senyawa itu bergabung menjadi molekul-molekul yang lebih besar. Hari ini, molekul organik besar tidak akan bertahan cukup lama sampai dapat diperhatikan: molekul itu akan cepat dimakan dan diuraikan oleh bakteri atau makhluk hidup lainnya. Namun bakteri dan kita datang belakangan, dan pada masa itu molekul organik yang besar bisa melayang tanpa gangguan di dalam kaldu yang mengental.

Di suatu titik, molekul yang sangat luar biasa terbentuk secara tak sengaja. Kita akan menyebutnya si *Replikator*. Dia belum tentu merupakan molekul paling besar atau paling kompleks yang pernah ada, tapi dia punya kemampuan luar biasa untuk dapat membuat replika atau salinan dirinya sendiri. Itu memang seperti kebetulan yang tampaknya kecil kemungkinannya terjadi. Memang begitu. Memang amat sangat kecil kemungkinannya. Sepanjang hidup manusia, hal-hal

yang kecil kemungkinannya terjadi seperti itu dapat diperlakukan praktisnya sebagai hal yang mustahil. Itu sebabnya Anda tidak akan pernah memenangkan hadiah besar dalam taruhan sepakbola. Namun, dalam perkiraan kita sebagai manusia tentang apa yang mungkin dan yang mustahil, kita tidak terbiasa berurusan dengan rentang waktu ratusan juta tahun. Jika Anda bertaruh setiap minggu selama seratus juta tahun, sangat mungkin Anda memenangkan beberapa *jackpot*.

Sebenarnya, membayangkan molekul yang membuat salinannya sendiri tidaklah sesulit awalnya, dan dia hanya mesti muncul satu kali. Bayangkanlah replikator ini sebagai cetakan utama. Bayangkanlah replikator sebagai molekul besar yang terdiri atas rantai kompleks berbagai macam blok pembangun molekul. Blok pembangun yang kecil itu tersedia secara berlimpah dalam sup di sekeliling cetakan tersebut. Sekarang anggaplah setiap blok pembangun memiliki kecenderungan melekat ke bagian yang cocok dengannya. Setiap kali satu blok pembangun dari luar sup melekat di samping satu bagian replikator yang cocok dengannya, dia akan cenderung tetap melekat di sana. Blok-blok pembangun yang menempelkan diri dengan cara demikian secara otomatis akan tertata dalam urutan yang mengikuti urutan di replikator itu sendiri. Maka mudah untuk membayangkan mereka bergabung guna membentuk rantai stabil seperti sosok replikator yang asli. Proses ini dapat berlanjut sebagai penumpukan ke atas yang progresif, lapis demi lapis. Begitulah cara kristal terbentuk. Di sisi lain, dua rantai bisa terpecah, sehingga kita memiliki dua replikator yang masing-masing bisa terus membuat salinan lebih lanjut.

Kemungkinan yang lebih kompleks adalah bahwa setiap blok pembangun memiliki kecocokan bukan terhadap yang sejenis, tapi kecocokan timbal-balik dengan jenis lain. Kemudian replikator akan bertindak sebagai model awal, bukan untuk menjadi salinan identik melainkan semacam "negatif" yang pada gilirannya membuat ulang salinan yang sama persis dengan positif yang asli. Untuk tujuan pembahasan kita, tidaklah penting apakah proses replikasi aslinya positif-negatif atau positif-positif, meski perlu dicatat kembali bahwa padanan modern replikator pertama, molekul DNA, menggunakan replikasi positif-negatif. Yang penting adalah tiba-tiba sejenis "stabilitas" baru hadir di dunia. Sebelumnya, ada kemungkinan bahwa tidak ada jenis molekul kompleks tertentu yang sangat berlimpah dalam sup. Masing-masing bergantung kepada blok pembangun yang secara kebetulan berhimpun membentuk konfigurasi tertentu yang stabil.

Begitu replikator lahir, dia pasti menyebarkan salinannya dengan cepat di seluruh lautan hingga blok pembangun molekul yang lebih kecil menjadi sumber daya langka dan molekul besar lainnya semakin jarang terbentuk.

Tampaknya kita mendapat populasi besar replika yang identik. Namun sekarang kita harus menyebutkan satu ciri penting setiap proses penyalinan; dia tidak sempurna. Kesalahan akan terjadi. Saya harap tidak ada salah cetak dalam buku ini, tapi jika jeli Anda mungkin akan menemukan satu atau dua. Kesalahan itu mungkin tidak akan betul-betul mendistorsi makna kalimat karena menjadi kesalahan "generasi pertama". Namun, bayangkan hari-hari sebelum adanya percetakan, ketika buku-buku seperti Alkitab disalin dengan tulisan tangan. Semua juru tulis, betapapun berhati-hati, bisa membuat beberapa kesalahan, dan tidak sedikit yang sengaja melakukan "perbaikan". Jika semua disalin dari satu sumber saja, maknanya mungkin tidak akan jauh menyimpang. Namun, saat salinan dibuat dari salinan lain, yang pada gilirannya dibuat dari salinan lain, kekeliruan demi kekeliruan pun menjadi semakin serius dan terakumulasi. Kita cenderung menganggap penyalinan yang acak-acakan itu buruk. Dalam kasus dokumen manusia, sulit untuk memikirkan contoh di mana kesalahan dapat digambarkan sebagai perbaikan. Saya kira para cendekiawan Septuaginta setidaknya bisa dikatakan telah memulai sesuatu yang besar saat mereka salah menerjemahkan kata bahasa Ibrani untuk "perempuan muda" menjadi kata dalam bahasa Yunani yang berarti "perawan", sehingga tertulislah nubuat: "Lihatlah perawan yang akan mengandung dan melahirkan seorang anak laki-laki...."<sup>2</sup> Bagaimanapun juga, seperti yang akan kita lihat, penyalinan yang tak akurat dalam replikasi biologis dapat menghasilkan perbaikan nyata dan bagi evolusi kehidupan yang progresif, ketidaktepatan penyalinan mesti terjadi. Kita tidak tahu seberapa akurat molekul replikator asli membuat salinannya. Keturunan modernnya, molekul DNA, luar biasa tepat dibandingkan dengan proses penyalinan berketepatan tinggi terbaik yang dilakukan manusia. Namun bahkan molekul DNA pun kadang-kadang membuat kesalahan, dan pada akhirnya kesalahan-kesalahan itulah yang membuat evolusi bisa terjadi. Mungkin pula replikator asli jauh lebih acak-acakan, tapi bagaimanapun kita bisa yakin bahwa kesalahan telah dilakukan dan kesalahan itu bersifat kumulatif.

Tatkala salinan yang tak tepat telah dibuat dan disebarkan, sup purba pun terisi oleh populasi yang terdiri bukan atas replika identik,

melainkan beberapa ragam molekul replikator, yang semuanya "keturunan" leluhur yang sama. Apakah sebagian ragam lebih banyak daripada yang lain? Hampir pasti iya. Beberapa ragam lebih stabil daripada yang lain. Molekul tertentu, begitu terbentuk, lebih susah terurai lagi dibandingkan yang lain. Jenis itu menjadi relatif banyak dalam sup, bukan hanya sebagai konsekuensi logis langsung "panjangnya usia" mereka, melainkan juga karena tersedia waktu yang panjang untuk membuat salinan mereka sendiri. Jadi replikator-replikator berumur panjang cenderung menjadi lebih banyak, dan kalau keadaan lainnya tidak berubah, mestinya ada "tren evolusi" ke arah umur lebih panjang dalam populasi molekul.

Namun mungkin keadaan lain tak selalu sama, sehingga ciri lain ragam replikator yang mestinya penting dalam penyebarannya di seluruh populasi, adalah kecepatan replikasi atau "fekunditas" (*fecundity*). Jika molekul replikator tipe A membuat salinan diri sendiri rata-rata seminggu sekali, sedangkan tipe B membuat salinan sekitar satu jam sekali, tidaklah sulit untuk melihat bahwa molekul tipe A segera akan kalah jumlah dibanding molekul tipe B; bahkan jika tipe A hidup lebih lama daripada tipe B. Oleh karena itu, mungkin ada "tren evolusi" ke arah "fekunditas" molekul yang lebih tinggi dalam sup. Ciri ketiga molekul replikator yang pasti akan lolos seleksi adalah keakuratan replikasi. Jika molekul tipe X dan tipe Y bertahan dalam jangka waktu yang sama dan bereplikasi dengan kecepatan yang sama, tapi X membuat kesalahan rata-rata tiap sepuluh replikasi sementara Y membuat kesalahan hanya setiap seratus replikasi, Y jelas akan menjadi lebih banyak. Kelompok X dalam populasi bukan hanya akan kehilangan "keturunan" yang menyimpang, melainkan juga semua keturunannya keturunan itu, yang aktual maupun potensial.

Jika Anda sudah mengetahui sesuatu tentang evolusi, Anda mungkin menemukan sesuatu yang kurang pas dalam perkara barusan. Bisakah kita mendamaikan gagasan bahwa kesalahan penyalinan merupakan prasyarat penting bagi terjadinya evolusi dengan pernyataan bahwa seleksi alam mendukung penyalinan yang sangat akurat (*high-fidelity*)? Jawabannya adalah, meskipun evolusi mungkin dianggap "baik", khususnya karena kita adalah produknya, sesungguhnya tidak ada yang "ingin" berevolusi. Evolusi adalah sesuatu yang terjadi begitu saja di luar segala upaya replikator (dan hari ini gen) untuk mencegahnya. Jacques Monod mengutarakan pokok gagasan itu dengan sangat baik dalam kuliah Herbert Spencer-nya, setelah berkomentar sarkastis:

"Aspek menarik lain teori evolusi adalah semua orang mengira dirinya paham teori itu."

Kembali ke sup purba, kolam itu mestinya telah dipadati oleh ragam molekul yang stabil; dalam arti entah individu molekul individu berumur panjang, atau direplikasi dengan cepat, atau direplikasi secara akurat. Tren evolusi menuju tiga jenis stabilitas itu berlangsung dalam arti berikut: jika Anda mengambil sampel sup itu pada dua waktu yang berbeda, sampel yang terakhir akan berisi proporsi ragam dengan umur panjang/fekunditas/ketepatan penyalinan yang lebih tinggi. Pada dasarnya itulah yang dimaksud para ahli biologi dengan evolusi ketika berbicara tentang makhluk hidup, dan mekanismenya sama; itulah yang disebut seleksi alam.

Haruskah kemudian kita mengatakan bahwa molekul replikator yang asli itu "hidup"? Siapa yang peduli? Saya bisa berkata kepada Anda, "Darwin adalah orang terhebat yang pernah hidup," dan Anda mungkin berkata, "Tidak, Newton-lah yang terhebat," tapi saya harap kita tidak akan memperpanjang perdebatan. Intinya adalah, bagaimanapun perdebatan itu diselesaikan, tidak ada kesimpulan sungguh-sungguh penting yang akan terpengaruh oleh hasilnya. Fakta riwayat dan pencapaian Newton serta Darwin tidak akan berubah terlepas apakah kita melabeli mereka "orang hebat" atau tidak. Demikian pula, kisah molekul replikator mungkin berlangsung seperti cara saya menceritakannya, terlepas apakah kita memilih untuk menyebutnya "hidup" atau tidak. Penderitaan manusia diakibatkan karena terlalu banyak di antara kita yang tidak dapat memahami bahwa kata-kata hanya alat untuk kita gunakan, dan bahwa semata-mata kehadiran kata "hidup" dalam kamus tidak berarti harus mengacu ke sesuatu yang pasti di dunia nyata. Entah mereka hidup atau tidak, replikator-replikator awal adalah leluhur kehidupan; bapak pendiri kita.

Benang merah penting selanjutnya dalam argumen saya, yang juga ditekankan Darwin sendiri (walau dia membahas hewan dan tumbuhan, bukan molekul) adalah *kompetisi*. Sup purba tidak mampu mendukung molekul replikator dalam jumlah tak terbatas. Satu alasannya adalah ukuran Bumi ini terbatas, tapi faktor-faktor pembatas lain juga penting. Dalam gambaran kita tentang replikator yang bertindak sebagai model awal, kita mengandaikannya terendam dalam sup yang kaya akan molekul-molekul blok pembangun kecil yang diperlukan untuk membuat replikasi. Namun, ketika replikator menjadi banyak, blok-blok pembangun mestinya digunakan sedemikian rupa sampai ke tingkat



sehingga blok-blok itu menjadi sumber daya yang langka dan amat berharga. Ragam atau jenis replikator yang berbeda pasti harus bersaing memperebutkan blok-blok itu. Kita telah mempertimbangkan faktor-faktor yang akan meningkatkan jumlah jenis replikator yang unggul. Kita sekarang dapat melihat bahwa varietas yang kurang unggul mestinya *berkurang* banyak karena kompetisi, dan akhirnya banyak garis keturunan mereka yang punah. Di antara berbagai ragam replikator, ada perjuangan untuk mempertahankan keberadaan. Mereka tidak tahu bahwa mereka sedang berjuang atau bahwa mereka mengkhawatirkan keberadaan mereka. Perjuangan itu dilakukan tanpa kemarahan; tanpa perasaan apa pun. Namun, mereka sungguh berjuang, dalam arti setiap salah salin yang mengakibatkan tingkat stabilitas baru yang lebih tinggi, atau cara baru untuk mengurangi stabilitas pihak pesaing, secara otomatis dipertahankan dan dilipatgandakan. Proses perbaikan itu berlangsung kumulatif. Cara-cara untuk meningkatkan stabilitas sendiri dan menjatuhkan stabilitas pesaing menjadi lebih rumit dan efektif. Bahkan mungkin beberapa di antara mereka "menemukan" cara untuk menguraikan molekul pesaing secara kimiawi dan menggunakan blok pembangun yang didapat dari proses itu untuk membuat salinan dirinya sendiri. Prototipe karnivora itu memperoleh makanan sekaligus menyingkirkan pesaing. Replikator-replikator lain mungkin menemukan cara untuk melindungi diri sendiri, baik secara kimiawi ataupun dengan membangun benteng fisik yang terbuat dari protein di sekitar mereka. Mungkin begitu caranya sel hidup pertama kali muncul. Replikator mulai bukan sekadar hidup, melainkan juga membangun wadah bagi diri sendiri; kendaraan bagi kelangsungan hidup mereka. Replikator-replikator yang selamat adalah mereka yang membangun mesin kelestarian (*survival machine*) untuk ditempati. Mesin kelestarian yang pertama mungkin hanya berupa selubung pelindung. Namun kehidupan semakin lama semakin keras seiring pihak pesaing bangkit dengan mesin kelestarian yang lebih baik dan lebih ampuh. Mesin-mesin itu pun semakin besar dan semakin canggih, sementara prosesnya kumulatif dan progresif.

Apakah perbaikan bertahap dalam teknik dan kiat yang digunakan replikator untuk memastikan kelestarian hidupnya di dunia ada ujungnya? Selalu ada banyak waktu untuk perbaikan. Mesin pelestarian diri aneh macam apakah yang dihadirkan dalam periode satu milenium? Setelah empat ribu juta tahun kemudian, bagaimana nasib replikator kuno? Mereka tidak mati karena mereka-lah penguasa seni bertahan

hidup pada masa lalu. Tapi jangan mencari mereka mengapung di laut lepas, mereka telah sejak lama melepaskan kebebasan yang santai itu. Sekarang mereka berkerumun dalam koloni-koloni besar, aman dalam robot raksasa yang lamban,<sup>3</sup> tertutup dari dunia luar dan berkomunikasi dengan dunia itu melalui rute yang penuh liku, serta memanipulasinya dengan pengendali jarak jauh. Mereka berada dalam diri Anda dan saya; mereka menciptakan tubuh dan akalbudi kita; dan kelestarian keberadaan mereka adalah alasan utama eksistensi kita. Mereka telah mengarungi perjalanan yang panjang, para replikator itu. Kini mereka disebut gen, dan kita adalah mesin kelestarian mereka.

## CATATAN AKHIR

1. Ada banyak teori tentang asal-usul kehidupan. Ketimbang membahas semuanya, saya memilih satu saja untuk menggambarkan gagasan utama saya dalam *The Selfish Gene*. Namun saya tidak ingin memberikan kesan bahwa teori itu adalah kandidat satu-satunya atau bahkan yang terbaik. Bahkan, dalam *The Blind Watchmaker*, saya sengaja memilih teori yang berbeda untuk tujuan yang sama, yaitu teori tanah liat yang diajukan A.G. Cairns-Smith. Dalam kedua buku, saya tidak berkomitmen ke hipotesis tertentu. Jika menulis buku lainnya, saya mungkin sebaiknya mengambil kesempatan untuk mencoba menjelaskan sudut pandang yang lain lagi, seperti sudut pandang pakar matematika kimia Jerman, Manfred Eigen, dan rekan-rekannya. Yang selalu ingin saya sampaikan adalah sesuatu mengenai ciri fundamental yang harus ada dalam inti setiap teori yang bagus tentang asal-usul kehidupan di planet mana pun, terutama gagasan tentang entitas genetis yang dapat mereplikasi diri.
2. Beberapa orang yang resah telah mempertanyakan kesalahan penerjemahan “perempuan muda” menjadi “perawan” dalam nubuat Alkitab, serta menuntut jawaban dari saya. Zaman sekarang, menyinggung agama adalah urusan yang berbahaya sehingga sebaiknya saya memenuhi permintaan mereka. Sebenarnya itu menyenangkan karena para ilmuwan tidak bisa sering-sering bergumul dengan debu sampai puas di perpustakaan, memanjakan diri dalam catatan kaki akademik. Perkara itu sesungguhnya diketahui dengan baik oleh para sarjana Alkitab dan tidak dibantah oleh mereka. Kata Ibrani-nya dalam Kitab Yesaya adalah המלע (almah), yang disepakati berarti “perempuan muda” tanpa menyiratkan keperawanan. Jika yang dimaksudkan adalah “perawan”, kata הַלְוִיָּהּ (bethulah) seharusnya bisa digunakan (kata bahasa Inggris “maiden” yang bermakna ambigu menggambarkan betapa mudahnya meluncur di antara dua makna). “Mutasi” itu terjadi ketika terjemahan Yunani pra-Kristen yang dikenal sebagai Septuaginta menerjemahkan “almah” menjadi Παρθένος “parthenos”,

yang biasanya memang berarti perawan. Matius (tentu bukan Matius sang Rasul dan murid Yesus, melainkan penulis Injil Matius yang hidup jauh setelah era Yesus) mengutip Yesaya dalam apa yang tampaknya turunan versi Septuaginta (dari lima belas kata Yunani dalam kalimat berikut, semuanya, kecuali dua, identik). Dia berkata, “Semuanya itu terjadi demikian supaya terlaksana apa yang dikatakan Tuhan melalui nabi-Nya, yaitu, ‘Seorang perawan akan mengandung dan melahirkan seorang anak laki-laki. Anak itu akan dinamakan Imanuel.’” (Matius 1:22–23, terjemahan Alkitab Bahasa Indonesia Sehari-hari (1985)). Di kalangan sarjana Kristen diterima secara luas bahwa kisah kelahiran Yesus dari seorang perawan adalah sisipan belakangan, yang diperkirakan dilakukan oleh para murid berbahasa Yunani agar nubuat (hasil salah terjemahan itu) harus dipenuhi. Versi-versi lain seperti *New English Bible* secara tepat mencantumkan “perempuan muda” dalam Yesaya. Secara tepat, mereka juga membiarkan kata “perawan” dalam Injil Matius karena di sana *New English Bible* menerjemahkan dari versi bahasa Yunaninya. (*Tambahan penyunting*: Ada juga versi lain terjemahan Indonesia Alkitab, misalnya Terjemahan Baru (1974) yang menggunakan kata “anak dara”, bukan “perawan”, di Matius 1:23)

3. Paragraf yang terdengar tinggi ini (kemewahan yang langka—yah, cukup langka) dikutip dan dikutip kembali dengan girang sebagai bukti kefanatikan saya akan “determinisme genetis”. Sebagian permasalahannya terletak di asosiasi kata “robot” yang populer meski keliru. Kini kita hidup pada zaman keemasan elektronik dan robot bukan lagi benda bodoh yang kaku dan tak fleksibel, melainkan punya kapasitas untuk belajar, memiliki kecerdasan, dan menjadi kreatif. Ironisnya, bahkan sejak 1920 saat Karel Capek menciptakan kata itu, “robot” merupakan sosok mekanis yang akhirnya memiliki perasaan manusiawi, seperti jatuh cinta. Orang-orang yang berpikir bahwa robot dengan sendirinya lebih “deterministik” daripada manusia sesungguhnya keliru (kecuali bila mereka religius, sehingga konsisten berpendapat bahwa manusia memiliki karunia ilahi berupa kehendak bebas yang tidak didapatkan oleh mesin). Jika, seperti kebanyakan kritikus yang menyerang paragraf “robot lamban” saya, Anda tidak religius, hadapiilah pertanyaan berikut. Anda pikir Anda siapa jika bukan robot, biarpun yang berisi mekanisme paling rumit? Saya membahas semua itu dalam buku *The Extended Phenotype*.

Kekeliruan itu diperparah oleh “mutasi” lain yang penting. Sama seperti anggapan teologis bahwa Yesus mesti lahir dari seorang perawan, begitu pula, ada anggapan demonologis bahwa seorang penganut “determinisme genetis” yang baik harus percaya bahwa gen “mengontrol” setiap aspek perilaku kita. Saya menulis tentang replikator genetis: “mereka menciptakan tubuh dan akalbudi kita”. Kalimat itu dikutip secara keliru (misalnya dalam *Not in Our Genes* oleh Rose, Kamin & Lewontin, serta sebelumnya dalam makalah ilmiah Lewontin) sehingga berbunyi, “mereka *mengendalikan* tubuh dan akalbudi kita” (cetak miring dari saya). Dalam konteks tulisan saya, jelas apa yang dimaksud dengan “menciptakan” dan itu sangat berbeda dengan “mengendalikan”. Nyatanya, siapa pun bisa melihat bahwa gen tidak mengendalikan ciptaannya dalam arti yang dikecam sebagai “determinisme”. Kita dengan mudah (atau cukup mudah) menampik gen-gen kita setiap kali menggunakan kontrasepsi.



## BAB 3

# GULUNGAN KEKAL

**K**ita adalah mesin kelestarian, tapi kata "kita" tidak berarti hanya manusia. Kata itu mencakup semua hewan, tumbuhan, bakteri, dan virus. Jumlah keseluruhan mesin kelestarian di muka Bumi amat sulit dihitung dan bahkan jumlah seluruh spesies yang ada tidaklah diketahui. Serangga saja, misalnya, jumlah spesiesnya yang hidup sekarang diperkirakan sekitar tiga juta sementara jumlah individunya bisa mencapai jutaan kali lebih banyak.

Bermacam-macam mesin kelestarian muncul dengan ragam organ dalam dan luar yang beraneka rupa. Gurita jelas berbeda dengan tikus, dan keduanya berbeda dengan pohon ek. Namun, dalam hal susunan kimia dasar, mereka cukup serupa, khususnya dalam hal replikator yang mereka bawa, yaitu gen, yang pada dasarnya merupakan jenis molekul yang sama di diri kita semua—dari bakteri sampai gajah. Kita semua adalah mesin kelestarian bagi replikator yang sama—molekul yang disebut DNA—tapi ada banyak cara untuk hidup di dunia dan para replikator telah membangun beraneka mesin untuk memanfaatkan cara-cara itu. Kera merupakan mesin yang melanggengkan kehidupan gen di atas pepohonan sedangkan ikan adalah mesin yang melanggengkan

kehidupan gen dalam air. Bahkan ada cacing kecil yang melanggengkan gen dalam tatakan bir Jerman. DNA bekerja dengan cara yang misterius.

Demi penjelasan yang sederhana, saya memberikan kesan bahwa gen modern, yang terbuat dari DNA, secara umum sama dengan para replikator awal dalam sup purba. Bagi argumen saya, sebenarnya itu tidak penting, tapi bisa jadi tidak benar. Replikator awal mungkin kerabat molekul DNA, atau bisa juga sama sekali berbeda. Jika sama sekali berbeda, maka kita bisa berkata bahwa mesin kelestariannya mestinya diambil alih oleh DNA pada satu tahap belakangan. Kalau memang demikian, replikator awal telah hancur seluruhnya karena tak ada jejaknya pada era mesin kelestarian modern. Terkait itu, A.G. Cairns-Smith mengutarakan pendapatnya yang menarik bahwa para leluhur kita, replikator-replikator pertama, bisa jadi bukanlah molekul organik sama sekali, melainkan kristal-kristal mineral non-organik—mineral, serpih-serpih lempung yang kecil. Namun, entah perampas atau bukan, DNA kini berkuasa tanpa dapat diganggu gugat, kecuali, seperti yang saya nyatakan secara coba-coba di Bab 11, pengambilalihan kekuasaan yang baru sekarang tengah dimulai.

Molekul DNA merupakan rangkaian panjang yang terdiri atas blok-blok pembangun, yaitu molekul kecil yang disebut nukleotida. Seperti halnya molekul protein yang terangkai dari rantai asam amino, molekul DNA pun terangkai dari rantai nukleotida. Saking kecilnya, molekul DNA tak dapat dilihat dengan mata telanjang, tapi bentuk persisnya telah berhasil diketahui melalui cara-cara tak langsung. Molekul itu terdiri atas sepasang rantai nukleotida yang berulir menjadi spiral anggun; "ulir ganda" (*double helix*); "gulungan kekal" (*immortal coil*). Blok-blok pembangun nukleotida tersedia hanya dalam empat jenis, yang namanya masing-masing bisa disingkat menjadi A, T, C, dan G. Rangkaian itu juga ditemui di flora dan fauna. Yang membedakan adalah susunan untaiannya. Blok G di manusia identik dalam segala hal dengan blok G di siput. Namun, urutan blok pembangun manusia bukan hanya berbeda dari siput, melainkan juga berbeda antara sesama manusia (kecuali dalam kasus kembar identik).

DNA hidup dalam tubuh kita. DNA tidak terkonsentrasi di bagian tertentu tapi menyebar di seluruh sel. Ada miliaran sel yang membentuk tubuh manusia, dan dengan perkecualian yang bisa kita abaikan, setiap satu sel mengandung salinan sempurna DNA tubuh seorang manusia. DNA dapat dianggap sebagai serangkaian instruksi tentang bagaimana tubuh manusia dibentuk; instruksi itu ditulis dalam aksara nukleotida

A, T, C, G. Ibaratnya, dalam tiap ruangan di gedung raksasa, ada rak buku yang menyimpan cetak biru sang arsitek untuk seluruh bangunan itu. Rak buku itu berada dalam bagian sel bernama nukleus (inti sel). Cetak biru sang arsitek, dalam hal manusia, terdiri atas 46 volume—berbeda dengan spesies lainnya. Volume itu disebut kromosom. Kita dapat melihat kromosom di bawah mikroskop dengan bentuk seperti benang panjang. Gen-gen terletak berurutan di sepanjang benang tersebut. Sulit mengetahui di mana satu gen berakhir dan yang berikutnya berawal; dan mungkin mengetahuinya juga kurang penting. Untungnya, bab ini akan memperlihatkan bahwa itu memang tidak penting untuk tujuan kita.

Saya akan memanfaatkan kiasan cetak biru ini, dan secara bebas mencampur bahasa kiasan dengan kenyataannya. Istilah "volume" akan digunakan untuk menggantikan kromosom. "Halaman" kadang akan digunakan untuk menggantikan gen, walaupun pemisahan antara satu gen dan gen yang lainnya lebih tak jelas ketimbang pemisahan antara satu halaman dan halaman lain dalam buku. Kiasan ini akan kita bawa ke mana-mana. Bila sudah tidak pas lagi, saya akan memperkenalkan kiasan lainnya. Namun, dalam pembahasan kita, tentu tidak ada "arsitek". Rangkaian instruksi DNA disusun oleh seleksi alam.

Molekul-molekul DNA melakukan dua hal penting. *Pertama*, replikasi, artinya molekul DNA menciptakan salinannya sendiri. Replikasi telah berlangsung tanpa henti sejak awal mula kehidupan dan kini molekul DNA sangat canggih dalam melakukannya. Sebagai seorang manusia dewasa, Anda terdiri atas jutaan triliun sel, tapi ketika masih berada dalam kandungan Anda hanya berupa satu sel tunggal, yang dibekali dengan satu salinan cetak biru si arsitek. Sel ini membelah diri menjadi dua dan masing-masing menerima salinan cetak birunya sendiri-sendiri. Pembelahan berikutnya menghasilkan jumlah sel menjadi 4, 8, 16, 32 dan seterusnya hingga miliaran. Dalam setiap pembelahan, rancangan DNA disalin dengan tepat, hampir tanpa kekeliruan.

Bicara tentang duplikasi DNA adalah satu hal. Namun, jika DNA adalah rangkaian cetak biru untuk membangun tubuh, bagaimana rancangan itu diterapkan? Bagaimana DNA diterjemahkan dalam merekayasa tubuh? Ini membawa saya ke hal penting kedua yang dilakukan DNA. Molekul-molekul DNA mengawasi pembuatan molekul jenis lain, yaitu protein. Hemoglobin yang telah saya sebutkan di bab sebelumnya adalah satu contoh di antara beraneka molekul-molekul protein. Pesan yang tertulis dalam kode DNA, dalam empat huruf aksara

nukleotida, diterjemahkan dengan cara mekanis sederhana ke dalam aksara lain, yaitu aksara asam amino yang kemudian melafalkan molekul protein.

Pembuatan protein memang tampaknya jauh dari pembuatan tubuh, tapi itulah langkah kecil pertama yang menuju ke arah sana. Protein bukan hanya membangun banyak bagian fisik tubuh, melainkan juga melakukan pengendalian ketat atas seluruh proses kimiawi di dalam sel, secara selektif menghidupkan dan mematikan sel pada waktu dan tempat yang tepat. Bagaimana persisnya itu berujung ke perkembangan bayi adalah kisah yang akan diungkapkan oleh para pakar embriologi setelah pencarian selama puluhan atau mungkin ratusan tahun lagi. Namun itulah fakta tentang protein. Gen-gen tidak mengontrol pembangunan tubuh secara langsung dan pengaruhnya hanya berjalan satu arah: ciri yang diperoleh semasa hidup tidak diwariskan. Tidak peduli berapa banyak pengetahuan dan kebijaksanaan yang Anda dapat selama hidup, tidak satu pun akan diwarisi keturunan Anda secara genetis. Setiap generasi baru memulai dari awal. Tubuh adalah cara gen untuk melestarikan gen tanpa berubah.

Dalam evolusi, makna penting fakta bahwa gen mengendalikan perkembangan embrio adalah bahwa gen setidaknya bertanggungjawab sebagian atas kelangsungan hidupnya sendiri pada masa depan, sebab kelangsungan hidupnya bergantung ke efisiensi tubuh yang dia bantu bangun dan tempati. Dulu sekali, seleksi alam berupa kelangsungan hidup replikator-replikator yang berbeda, mengambang bebas dalam sup purba. Kini, seleksi alam meloloskan replikator yang pandai membangun mesin kelestarian, gen-gen yang ahli dalam seni pengendalian perkembangan embrio. Dalam hal ini, replikator tidaklah lebih sadar ataupun lebih bertujuan ketimbang dulu. Proses seleksi otomatis, yang sama sejak zaman dulu, antara molekul-molekul yang saling bersaing atas dasar panjangnya usia, kesuburan, dan keakuratan dalam membuat salinan masih berlangsung secara membuta dan niscaya sebagaimana pada masa yang telah jauh berlalu itu. Gen tidak memiliki pandangan ke depan. Gen tidak membuat rencana masa depan. Gen semata *ada*, sebagian lebih ada daripada yang lain, dan itu saja. Namun, kualitas yang menentukan umur panjang gen dan kesuburannya tidak sesederhana pada masa lalu. Sama sekali tidak.

Dalam beberapa tahun terakhir—sekitar enam ratus juta tahun, atau sekitar itu—para replikator telah mencapai kemenangan penting dalam hal teknologi mesin kelestarian, seperti otot, jantung, dan mata



(yang berevolusi beberapa kali secara independen). Sebelum itu, mereka secara radikal mengubah ciri dasar cara hidup mereka sebagai replikator, yang harus dipahami bila kita hendak melangkah maju dengan argumen ini.

Yang pertama-tama perlu dipahami tentang replikator modern adalah mereka sangat suka berkelompok. Suatu mesin kelestarian adalah kendaraan yang berisi bukan hanya satu gen, melainkan ribuan gen. Pembuatan tubuh adalah upaya kerja sama yang rumit sehingga hampir mustahil kontribusi masing-masing gen dapat diuraikan satu per satu.<sup>1</sup> Satu gen akan memberikan efek yang berbeda terhadap bagian-bagian tubuh yang berbeda pula. Satu bagian tubuh dipengaruhi oleh banyak gen dan efek satu gen tergantung interaksinya dengan banyak gen lain. Beberapa gen bertindak sebagai gen induk yang mengendalikan cara kerja sekelompok gen lain. Sebagai analogi, setiap halaman cetak biru menjadi referensi ke berbagai bagian bangunan dan setiap halaman itu hanya dapat dipahami dalam keterkaitannya dengan banyak halaman lain.

Kerumitan hubungan saling ketergantungan antargen mungkin membuat Anda bertanya-tanya, mengapa kita menggunakan kata "gen"? Mengapa tidak menggunakan kata kolektif seperti "kompleks gen"? Jawabannya adalah, untuk banyak tujuan, itu gagasan yang bagus. Tapi jika kita memandang dengan cara lain, masuk akal juga untuk menganggap kompleks gen terbagi-bagi menjadi replikator-replikator, atau gen-gen, yang masing-masing terpisah. Ini disebabkan fenomena seks. Efek reproduksi seksual adalah pencampuran dan pengocokan gen. Artinya, setiap satu tubuh individu merupakan kendaraan sementara untuk satu kombinasi gen yang berumur pendek. *Kombinasi* gen yang merupakan satu tubuh individu mungkin berumur pendek, tapi gen itu sendiri berpotensi berumur panjang. Jalan hidup gen-gen melintas berbagai generasi dan saling bersilangan secara terus-menerus. Satu gen bisa dianggap sebagai unit yang berhasil bertahan hidup melalui sejumlah besar tubuh individu. Demikianlah argumen utama yang akan dikembangkan dalam bab ini. Argumen ini ditolak oleh beberapa rekan yang paling saya hormati, dengan sedemikian keras kepalanya sehingga Anda harus memaafkan saya jika bersikeras untuk menjelaskannya! Pertama, saya harus menjelaskan secara singkat perihal fakta seks.

Saya telah menjelaskan bahwa cetak biru untuk membuat tubuh manusia terbagi dalam 46 volume. Nyatanya, itu adalah penyederhanaan yang berlebihan. Kenyataannya lebih aneh. Ke-46 kromosom itu

terdiri atas 23 *pasang* kromosom. Kita bisa mengatakan bahwa, dalam inti setiap sel, ada dua set alternatif dari 23 volume cetak biru itu. Sebut saja Volume 1a dan 1b, Volume 2a dan 2b, dan seterusnya sampai Volume 23a dan 23b. Tentu saja identifikasi angka yang saya gunakan untuk volume dan nantinya halaman adalah murni kesewenangan saya.

Kita menerima setiap kromosom utuh dari masing-masing orangtua kita, di mana testis atau ovariumnya merakit kromosom itu. Volume 1a, 2a, 3a,... misalnya, datang dari ayah. Volume 1b, 2b, 3b,... berasal dari ibu. Praktiknya sulit dilakukan, tapi secara teori Anda bisa melihat dengan mikroskop 46 kromosom dalam satu sel Anda, dan mencari tahu mana 23 kromosom yang berasal dari ayah Anda dan mana 23 yang berasal dari ibu Anda.

Kromosom yang berpasangan tidak selalu bersinggungan secara fisik satu sama lain, atau bahkan berdekatan satu sama lain sepanjang hidup mereka. Lantas dalam arti apa mereka "berpasangan"? Dalam arti bahwa setiap volume yang berasal dari ayah dapat dipandang sebagai pasangan alternatif volume tertentu yang berasal dari ibu. Misalnya, Halaman 6 Volume 13a dan Halaman 6 Volume 13b bisa menentukan warna mata; mungkin yang satu mengatakan "biru", sementara yang lain mengatakan "coklat".

Kadang-kadang ada dua halaman alternatif yang identik, tapi dalam kasus lain seperti contoh kita tentang warna mata, isinya berbeda. Jika keduanya "menyarankan" sesuatu yang bertentangan, apa yang dilakukan oleh tubuh kita? Jawabannya bervariasi. Terkadang pembacaan yang satu mengungguli yang lain. Dalam contoh warna mata di atas, orang tersebut kenyataannya akan bermata coklat: instruksi untuk membuat mata menjadi biru diabaikan dalam pembangunan tubuh. Namun, itu tak menghentikan kedua gen untuk terus diwariskan ke generasi mendatang. Gen yang diabaikan disebut gen *resesif*. Kebalikan gen resesif adalah gen *dominan*. Gen untuk mata coklat dominan terhadap gen mata biru. Seseorang memiliki mata biru hanya jika kedua salinan halaman yang relevan sepakat merekomendasikan mata biru. Biasanya, kala dua gen alternatif tidak identik, yang terjadi adalah semacam kompromi—tubuh dibangun dengan kadar rata-rata, atau terjadi sesuatu yang sama sekali berbeda.

Ketika dua gen, seperti gen mata coklat dan mata biru, bersaing untuk satu slot dalam kromosom yang sama, mereka disebut *alel*. Untuk tujuan kita, kata alel identik dengan saingan. Bayangkan jika volume

cetak biru sang arsitek berupa binder yang halamannya dapat dilepas dan dipertukarkan. Setiap Volume 13 harus memiliki Halaman 6, tapi ada beberapa kemungkinan Halaman 6 yang bisa saja menyelip di antara Halaman 5 dan Halaman 7. Satu versi berkata "mata biru", versi lain mungkin berkata "mata coklat"; dan mungkin ada versi-versi lain dalam populasi yang menyebut warna lain, misalnya hijau. Mungkin ada setengah lusin alel alternatif di posisi Halaman 6 kromosom ke-13 yang tersebar di seluruh populasi secara keseluruhan. Setiap orang hanya memiliki dua kromosom Volume 13. Oleh karena itu, dia bisa punya maksimal dua alel di slot Halaman 6. Seperti orang bermata biru, orang itu mungkin memiliki dua salinan alel yang sama, atau bisa juga memiliki dua alel yang dipilih dari setengah lusin alternatif yang tersedia dalam populasi umum.

Tentu Anda tidak bisa secara harfiah memilih sendiri gen Anda dari kumpulan gen yang tersedia bagi seluruh populasi. Sepanjang waktu seluruh gen terkumpul dalam mesin-mesin kelestarian. Gen kita diberikan sedikit kepada kita saat pembuahan dan tidak ada yang bisa kita lakukan dengannya. Namun demikian, dalam jangka panjang, gen-gen dalam populasi secara umum dapat disebut *lambung gen* (*gene pool*). Lambung gen sebenarnya istilah teknis yang digunakan oleh ahli genetika. Lambung gen adalah abstraksi yang bermanfaat karena seks mencampuradukkan gen-gen, meski dengan cara yang terorganisir. Khususnya, sesuatu yang mirip dengan melepas dan mempertukarkan satu atau sejumlah halaman dari binder memang benar berlangsung, sebagaimana yang akan kita saksikan.

Saya telah menjelaskan pembagian sel menjadi dua sel baru, normalnya, masing-masing menerima salinan lengkap 46 kromosom. Pembelahan sel normal ini disebut *mitosis*. Tapi ada pembelahan sel jenis lain yang disebut *meiosis*, yang terjadi hanya dalam produksi sel-sel kelamin; sperma atau telur. Sel-sel sperma dan telur merupakan keunikan tersendiri; bukannya mengandung 46 kromosom, mereka hanya berisi 23. Tentu ini persis setengah dari 46—dan dengan pas akan menyatu dalam proses pembuahan seksual untuk membuat individu baru! Meiosis adalah jenis khusus pembelahan sel, terjadi hanya dalam testis dan ovarium di mana sel dengan set ganda berisi 46 kromosom membelah untuk membentuk sel-sel kelamin berisi 23 kromosom (jumlah kromosom manusia selalu digunakan untuk ilustrasi).

Satu sel sperma, dengan 23 kromosomnya, dibuat di testis melalui meiosis salah satu sel dengan 46 kromosom di sana. Yang mana dari 23 kromosom yang dimasukkan ke dalam satu sel sperma? Satu sel sperma tak hanya harus mendapatkan 23 kromosom saja; sel itu tidak boleh mendapatkan dua salinan Volume 13 dan jangan sampai tidak mendapatkan satu pun salinan Volume 17. Secara teoretis mungkin saja seseorang membekali salah satu spermanya dengan kromosom yang berasal dari, katakanlah, seluruhnya pihak ibu, yaitu Volume 1b, 2b, 3b, ..., 23b. Dalam peristiwa yang kecil kemungkinannya itu, anak hasil pembuahan sperma itu akan mewarisi separo gennya dari nenek pihak ayah, dan tak satu pun gen dari kakek pihak ayah. Namun, pada kenyataannya, distribusi kromosom borongan semacam itu jarang terjadi. Kenyataannya jauh lebih rumit. Ingatlah bahwa volume (kromosom) dianggap sebagai binder yang berisi kertas-kertas yang dapat dilepas. Yang terjadi, selama pembuatan sperma, halaman-halaman tunggal, atau lebih tepatnya penggalan-penggalan beberapa halaman, dilepas dan dipertukarkan dengan penggalan yang terkait volume alternatifnya. Jadi satu sel sperma tertentu mungkin menyusun Volume 1-nya dengan mengambil 65 halaman pertama Volume 1a, sedangkan halaman 66 sampai akhir berasal dari Volume 1b. Ke-22 volume lainnya dalam sel sperma itu akan dibuat dengan cara yang sama. Dengan demikian, setiap sel sperma yang dibuat oleh seorang individu adalah unik walaupun semua sel spermanya merakit 23 kromosom dari keping-keping rangkaian 46 kromosom yang sama. Sel telur pun dibuat dengan cara yang sama dalam ovarium, dan semuanya juga unik.

Mekanisme nyata pencampuran itu cukup dipahami dengan baik. Selama pembuatan sperma (atau telur), keping-keping dari tiap kromosom paternal secara fisik memisahkan diri dan bertukar tempat secara tepat dengan keping kromosom maternal padanannya. (Ingat bahwa kita berbicara tentang kromosom yang berasal dari orangtua individu yang membuat sperma itu, yaitu kakek-nenek paternal dari anak yang akhirnya lahir dari pembuahan oleh sperma itu). Proses pertukaran keping kromosom disebut pindah silang (*crossing-over*). Ini penting sekali untuk keseluruhan argumen buku ini. Artinya, jika Anda menggunakan mikroskop dan melihat kromosom di salah satu sperma Anda sendiri (atau telur jika Anda perempuan), sia-sia saja untuk mencoba mengidentifikasi kromosom yang awalnya berasal dari ayah dan kromosom yang awalnya datang dari ibu. (Sangat berbeda halnya

dengan kasus sel-sel tubuh biasa.) Satu kromosom dalam sperma tampak seperti jahitan perca, mosaik gen maternal dan gen paternal.

Kiasan halaman untuk gen pun mulai tak berfungsi di sini. Dalam binder, selembarnya bisa dilepas, dimasukkan, atau ditukar, tapi bagian-bagian satu halaman tidak. Namun kompleks gen hanyalah suatu untaian panjang aksara nukleotida, tidak dibagi-bagi ke dalam halaman tersendiri yang jelas. Yang pasti, ada simbol-simbol khusus untuk AKHIR PESAN RANTAI PROTEIN dan AWAL PESAN RANTAI PROTEIN yang ditulis dalam empat huruf aksara yang sama dengan pesan protein itu sendiri. Di antara dua tanda baca itu, ada kode instruksi untuk membuat satu protein. Jika ingin, kita dapat mendefinisikan satu gen sebagai urutan huruf nukleotida yang terletak antara simbol AWAL dan AKHIR, dan membentuk kode untuk satu rantai protein. Kata *sistron* (*cistron*) telah digunakan untuk unit yang didefinisikan dengan cara seperti itu dan beberapa orang menggunakan kata gen bergantian dengan sistron. Namun, proses pindah silang tidak mengindahkan batasan-batasan antara sistron. Pemisahan dapat terjadi di dalam sistron sekaligus antarsistron. Seolah-olah cetak biru si arsitek ditulis bukan di halaman-halaman, melainkan 46 gulungan pita. Sistron panjangnya tidak tetap. Satu-satunya cara untuk mengetahui di mana satu sistron berakhir dan sistron berikutnya dimulai hanyalah dengan membaca simbol-simbol di pita; mencari AKHIR PESAN dan AWAL PESAN. Pindah silang ibarat mengambil pita paternal dan maternal yang cocok serta memotongnya lalu mempertukarkan bagian-bagian yang berposisi sama, terlepas dari apa yang tertulis di atasnya.

Di judul buku ini, kata gen bukan berarti sistron tunggal, melainkan sesuatu yang lebih halus. Definisi saya tidak akan sesuai untuk selera semua orang, tapi tidak ada definisi universal yang disepakati tentang gen. Bahkan jikalau ada, tidak ada definisi yang suci. Kita dapat mendefinisikan satu kata sesuka kita untuk tujuan kita sendiri, asalkan kita melakukannya dengan jelas dan tegas. Definisi yang ingin saya gunakan berasal dari G.C. Williams.<sup>2</sup> Gen didefinisikan sebagai sepenggal bahan kromosomal yang berpotensi bertahan selama bergenerasi-generasi sehingga memadai untuk berfungsi sebagai unit seleksi alam. Memakai kata-kata dari bab sebelumnya, gen adalah replikator dengan ketepatan tingkat tinggi (*high-fidelity*). Kemampuan canggih itu adalah cara lain untuk mengatakan "usia panjang dalam bentuk salinan", dan saya akan menyingkatnya menjadi usia panjang saja. Definisi itu membutuhkan penjelasan.

Berdasarkan definisi apa pun, gen pastilah suatu penggalan kromosom. Pertanyaannya adalah, seberapa besar penggalan itu—seberapa banyak di gulungan pita? Bayangkan urutan huruf kode yang saling berdekatan di pita. Sebutlah urutan itu *unit genetis*. Unit genetis itu mungkin urutan sepuluh huruf dalam satu sistron; mungkin juga urutan delapan sistron; mungkin pula bermula dan berakhir di pertengahan sistron. Dia akan tumpang tindih dengan unit genetis lainnya. Dia akan mencakup unit-unit yang lebih kecil dan menjadi bagian unit yang lebih besar. Tidak peduli seberapa panjang atau pendek, dalam penyusunan argumen buku ini, itulah yang akan kita panggil unit genetis. Dia hanyalah sepotong kromosom, secara fisik tidak berbeda dari kromosom lainnya.

Kita sampai di titik penting. Semakin pendek suatu unit genetis, semakin lama—dalam hitungan generasi—dia mungkin bertahan hidup. Khususnya, semakin kecil peluangnya untuk terbelah karena pindah silang. Misalkan rata-rata kromosom utuh menjalani satu pindah silang setiap kali sperma atau sel telur dibuat oleh pembelahan meiosis, dan pindah silang ini dapat terjadi di mana saja di sepanjang kromosom. Jika kita mempertimbangkan unit genetis yang sangat besar, katakanlah setengah panjang kromosom, ada 50 persen kemungkinan bahwa unit tersebut akan dibelah pada setiap meiosis. Jika unit genetis itu hanya 1 persen dari panjang kromosom, kita bisa berasumsi bahwa dia hanya memiliki 1 persen kemungkinan untuk dibelah dalam satu pembelahan meiosis. Ini berarti unit genetis tersebut dapat mengharapkan kelangsungan hidup dalam sejumlah besar generasi keturunan. Satu sistron berkemungkinan jauh lebih kecil terbelah ketimbang 1 persen panjang kromosom. Bahkan sekelompok sistron yang saling bertetangga dapat berharap hidup selama banyak generasi sebelum dibubarkan oleh proses pindah silang.

Rata-rata harapan hidup satu unit genetis dapat secara pas dinyatakan dalam jumlah generasi, yang pada gilirannya berarti bertahun-tahun. Jika kita mengambil kromosom utuh sebagai satu unit genetis, maka hidupnya hanya berlangsung selama satu generasi. Misalkan kromosom Anda nomor 8a yang diwariskan dari ayah Anda. Kromosom itu dibuat di dalam salah satu testis ayah Anda, tak lama sebelum Anda dibuahi. Kromosom itu belum pernah ada dalam sejarah dunia. Dia diciptakan melalui proses meiosis acak, dibentuk dari keping-keping kromosom yang berasal dari kakek-nenek paternal Anda. Dia ditempatkan di dalam salah satu sperma, dan dia unik. Sperma itu

adalah satu dari beberapa juta sperma, armada besar yang terdiri atas kapal-kapal kecil, berlayar bersama menuju ibu Anda. Sperma satu ini (kecuali jika Anda kembar non-identik) adalah satu-satunya yang berlabuh di salah satu telur ibu Anda—itu sebabnya Anda ada. Unit genetis yang sedang kita bayangkan, kromosom 8a Anda, mulai mereplikasi dirinya sendiri bersama dengan seluruh materi genetis Anda lainnya. Sekarang dia ada, dalam bentuk salinan, di seluruh tubuh Anda. Tapi pada gilirannya nanti ketika Anda memiliki anak, kromosom 8a Anda akan hancur kala Anda memproduksi telur (atau sperma). Potongan-potongannya akan dipertukarkan dengan potongan-potongan kromosom 8b Anda dari pihak ibu. Dalam satu sel kelamin, kromosom nomor 8 yang baru akan tercipta, mungkin "lebih baik" daripada yang lama, mungkin "lebih buruk", tapi, kecuali dalam kejadian yang nyaris mustahil, jelas berbeda dan benar-benar unik. Rentang hidup satu kromosom adalah satu generasi.

Bagaimana dengan rentang hidup unit genetis yang lebih kecil, katakanlah 1/100 panjang kromosom 8a Anda? Unit genetis ini juga datang dari ayah Anda, tapi sangat mungkin awalnya tidak dibentuk di dalam dirinya. Mengikuti alur logika sebelumnya, ada kemungkinan 99 persen bahwa ayah Anda menerimanya utuh dari salah satu orangtuanya. Misalkan itu dari ibunya, nenek Anda. Sekali lagi, ada kemungkinan 99 persen bahwa nenek Anda mewarisinya utuh dari salah satu orangtuanya. Akhirnya, jika kita menelusuri garis keturunan satu unit genetis kecil cukup jauh ke belakang, maka kita akan menemui pencipta aslinya. Di tahap tertentu, unit genetis tersebut pastilah diciptakan untuk pertama kalinya di dalam testis atau ovarium salah satu leluhur Anda.

Saya perlu jelaskan arti khusus kata "menciptakan" yang saya gunakan. Sub-unit kecil yang membentuk unit genetis, yang sedang kita bayangkan, sangat mungkin telah ada sejak jauh pada masa lalu. Unit genetis kita diciptakan pada waktu tertentu, hanya dalam arti bahwa *tatanan* tertentu sub-unit itu yang menjadi definisinya tak ada sebelum waktu itu. Momen penciptaan Anda mungkin terjadi baru-baru ini, misalnya di salah satu kakek atau nenek Anda. Tapi jika kita mempertimbangkan unit genetis yang sangat kecil, mungkin dia pertama kali dirakit di leluhur yang lebih jauh, mungkin leluhur pra-manusia yang mirip kera. Selain itu, unit genetis kecil dalam diri Anda bisa melesat sama jauhnya ke masa depan, melintas sepanjang garis keturunan Anda dalam keadaan utuh.

Ingat juga bahwa garis keturunan satu individu membentuk bukan hanya satu garis, melainkan garis bercabang-cabang. Siapa pun leluhur yang "menciptakan" bagian tertentu kromosom 8a Anda, sangat mungkin bahwa dia memiliki banyak keturunan lain selain Anda. Salah satu unit genetis Anda juga bisa hadir di sepupu Anda. Unit genetis itu mungkin ada di dalam diri saya, diri Presiden, dan anjing Anda karena kita semua punya leluhur yang sama jika kita telusuri masa lalu cukup jauh. Selain itu, unit kecil yang sama bisa saja dirakit berulang kali secara terpisah dan kebetulan: jika unit itu kecil, kebetulannya tidaklah terlalu mustahil. Namun, kerabat dekat Anda pun tidak mungkin memiliki satu kromosom utuh yang sama dengan Anda. Semakin kecil unit genetis, semakin besar kemungkinannya bahwa individu lain juga memilikinya—semakin mungkin dia hadir berkali-kali di dunia, dalam bentuk salinan.

Peluang beberapa sub-unit yang sebelumnya telah ada untuk bersatu melalui pindah silang adalah cara biasa untuk membentuk unit genetis baru. Cara lainnya—yang sangat penting dalam evolusi meskipun terjadi sangat jarang—disebut mutasi titik (*point mutation*). Mutasi ini merupakan kekeliruan yang sebanding dengan satu salah cetak huruf dalam buku. Kejadian ini sangat langka. Namun, jelas, semakin panjang satu unit genetis, semakin mungkin dia diubah oleh mutasi di suatu titik di sepanjang bagian-bagiannya.

Kekeliruan atau mutasi langka lain, yang memiliki konsekuensi jangka panjang, disebut *inversi*. Sepotong kromosom melepaskan diri di kedua ujungnya, berputar balik, dan melekatkan diri kembali dalam posisi terbalik. Berdasarkan analogi sebelumnya, kejadian ini akan menyebabkan beberapa penomoran ulang halaman. Kadang-kadang penggalan kromosom bukan semata-mata berbalik, melainkan juga melekat kembali ke bagian kromosom yang sama sekali berbeda, atau bahkan menggabungkan diri dengan kromosom yang lain sekalian. Ini sebanding dengan pemindahan segepok halaman dari satu volume ke volume lain. Pentingnya kekeliruan semacam ini adalah bahwa, walaupun biasanya menjadi bencana, terkadang kekeliruan itu dapat berujung ketersambungan rapat antara potongan-potongan materi genetis yang kebetulan bekerja sama dengan baik. Mungkin dua sistron yang memiliki efek menguntungkan hanya ketika mereka berdua hadir bersama—saling melengkapi atau memperkuat satu sama lain—didekatkan satu sama lain dengan cara inversi. Kemudian seleksi alam mungkin cenderung mendukung "unit genetis" yang terbentuk lewat



cara demikian sehingga dia akan menyebar di seluruh populasi masa depan. Ada kemungkinan bahwa selama bertahun-tahun, kompleks gen secara luas disusun ulang atau "diedit" dengan cara demikian.

Salah satu contoh paling apik tentang hal di atas adalah fenomena yang dikenal sebagai *mimikri*. Beberapa kupu-kupu rasanya tidak enak. Mereka biasanya berwarna cerah dan khas dan burung-burung belajar untuk menghindari mereka lewat tanda-tanda visual yang berfungsi sebagai "peringatan" itu. Sementara itu, kupu-kupu spesies lain yang rasanya lebih enak mengambil keuntungan. Mereka *menirukan* kupu-kupu yang tak enak. Mereka lahir dengan terlihat seperti kupu-kupu tak enak dalam hal warna dan bentuk (tapi tidak dalam hal cita rasa). Mereka kerap menipu manusia naturalis, juga burung-burung. Burung yang pernah mencicipi kupu-kupu yang sangat tidak enak akan cenderung menghindari kupu-kupu yang tampak serupa. Ini termasuk kupu-kupu yang mampu melakukan mimikri sehingga gen mimikri sangat diuntungkan oleh seleksi alam. Itulah caranya mimikri berevolusi.

Ada banyak spesies kupu-kupu berasa tak enak dan tak semua terlihat serupa. Kupu-kupu peniru tidak bisa menyerupai mereka semua: dia harus meniru satu spesies tertentu saja. Secara umum, spesies peniru merupakan spesialis dalam peniruan satu spesies yang rasanya tak enak. Namun, ada spesies peniru yang melakukan sesuatu sangat aneh. Beberapa individu meniru satu spesies berasa tak enak sedangkan individu lainnya meniru spesies berasa tak enak lainnya. Individu yang merupakan peniru setengah-setengah atau mencoba menirukan dua spesies akan segera dimakan; tapi jenis setengah-setengah ini tidak dilahirkan. Seperti halnya satu individu pasti jantan atau pasti betina, begitu juga individu kupu-kupu peniru pasti meniru salah satu spesies atau yang lainnya. Satu kupu-kupu bisa menyerupai spesies A sementara saudaranya meniru spesies B.

Tampaknya satu gen menentukan apakah individu akan meniru spesies A atau spesies B. Tapi bagaimana satu gen saja dapat menentukan seluruh aspek mimikri yang beraneka ragam—warna, bentuk, pola, cara terbang? Jawabannya adalah satu gen dalam arti sistron mungkin tidak dapat melakukannya. Namun, dengan "pengeditan" yang dicapai melalui inversi dan penyusunan ulang secara kebetulan, sekelompok besar gen yang sebelumnya terpisah bergabung bersama-sama di satu kromosom. Seluruh klaster itu berperilaku seperti satu gen—memang, berdasarkan definisi kita, dia adalah satu gen—dan memiliki alel yang sebetulnya merupakan klaster lain. Satu klaster berisi sistron yang berhubungan

dengan peniruan spesies A; klaster lain berisi sistron yang berhubungan dengan peniruan spesies B. Setiap klaster jarang sekali bisa diuraikan oleh proses pindah silang sehingga kupu-kupu yang setengah-setengah tidak pernah terlihat di alam, tapi sesekali muncul jika kupu-kupu dikembangbiakkan di laboratorium dalam jumlah besar.

Saya menggunakan kata gen dengan maksud untuk menyebut unit genetis yang cukup kecil sehingga dapat bertahan sepanjang sejumlah besar generasi dan didistribusikan dalam bentuk banyak salinan. Ini bukanlah definisi kaku yang harus begitu atau tidak sama sekali, melainkan semacam definisi yang umum, seperti "besar" dan "tua". Semakin besar peluang sepotong kromosom dibelah melalui pindah silang, atau diubah oleh beragam mutasi, semakin dia tidak memenuhi syarat untuk disebut gen dalam arti yang saya gunakan. Satu sistron bisa jadi memenuhi kualifikasi, tapi demikian juga unit-unit yang lebih besar. Selusin sistron bisa jadi saling berdekatan rapat di satu kromosom sehingga untuk tujuan kita mereka membentuk satu unit genetis yang berusia panjang. Klaster mimikri kupu-kupu adalah contoh yang bagus. Saat sistron-sistron meninggalkan satu tubuh dan masuk ke tubuh lain, kala menaiki sel sperma atau telur dalam perjalanan menuju generasi selanjutnya, mereka kemungkinan akan mendapati bahwa kendaraan itu juga berisi tetangga dekat mereka dari perjalanan sebelumnya, teman seperjalanan lama yang pernah berlayar bersama mereka dalam pengarungan panjang tubuh-tubuh leluhur pada masa silam. Sistron-sistron yang bertetangga di kromosom yang sama membentuk rombongan erat yang terdiri atas rekan-rekan seperjalanan, yang sering bersama-sama naik ke kendaraan yang sama ketika waktu meiosis tiba.

Jika ingin tepat, buku ini sebaiknya diberi judul bukan *The Selfish Cistron* atau *The Selfish Chromosome*, melainkan *The Slightly Selfish Big Bit of Chromosome and Even More Selfish Little Bit of Chromosome*. Tapi judul seperti tadi tak menarik, sehingga dengan mendefinisikan gen sebagai secuil kromosom yang berpotensi untuk bertahan selama banyak generasi, saya menjuduli buku ini *The Selfish Gene*.

Kini kita tiba di titik di mana kita meninggalkan akhir Bab 1. Di sana kita melihat bahwa keegoisan memang diharapkan dalam entitas apa pun yang berhak menerima gelar sebagai unit dasar seleksi alam. Kita melihat bahwa beberapa orang menganggap spesies sebagai unit seleksi alam, yang lain menganggapnya populasi atau kelompok di dalam spesies, dan yang lain lagi menganggap unit itu adalah individu. Saya sendiri lebih suka menganggap gen sebagai unit fundamental

seleksi alam sehingga dengan demikian gen juga merupakan unit fundamental kepentingan diri. Apa yang telah saya lakukan sekarang adalah *mendefinisikan* gen sedemikian rupa sehingga saya harus benar!

Seleksi alam dalam bentuknya yang paling umum berarti perbedaan kelangsungan hidup berbagai entitas. Sebagian entitas hidup, yang lain mati, tapi, agar kematian yang selektif itu berdampak bagi dunia, ada syarat tambahan yang harus dipenuhi. Setiap entitas harus ada dalam bentuk banyak salinan dan setidaknya beberapa di antaranya harus punya *potensi* bertahan hidup—dalam bentuk salinan—untuk jangka waktu yang signifikan selama masa evolusi. Unit genetis kecil memiliki sifat-sifat itu, tapi individu, kelompok, dan spesies tidak. Gregor Mendel telah berjasa besar menunjukkan bahwa unit-unit hereditas dalam praktiknya dapat diperlakukan sebagai partikel-partikel independen yang tak bisa dipecah. Kini kita tahu bahwa pengertian ini sedikit terlalu sederhana. Bahkan satu sistron terkadang dapat membelah dan dua gen di kromosom yang sama tidak sepenuhnya independen. Yang telah saya lakukan adalah mendefinisikan gen sebagai unit yang *mendekati* kondisi ideal di mana dia tidak dapat dipecah lagi. Suatu gen bukannya tidak dapat terpecah, melainkan jarang terpecah. Gen jelas hadir ataupun jelas tidak hadir dalam tubuh satu individu. Satu gen melakukan perjalanan secara utuh dari kakek ke cucu, melintasi langsung generasi perantara tanpa digabungkan dengan gen lain. Jika gen terus-menerus bercampur satu sama lain, maka seleksi alam seperti yang kita pahami saat ini tidak mungkin terjadi. Kebetulan hal itu terbukti semasa hidup Darwin, dan Darwin sempat khawatir karena pada masa itu ada anggapan bahwa hereditas merupakan proses pencampuran. Penemuan Mendel sudah diterbitkan dan seharusnya bisa meredakan kekhawatiran Darwin, tapi sayangnya Darwin tidak pernah tahu tentang karya Mendel. Tampaknya tak seorang pun membaca tulisan Mendel sampai bertahun-tahun setelah Darwin maupun Mendel meninggal. Mendel mungkin tidak menyadari pentingnya temuannya; kalau sadar, mungkin saja dia menyurati Darwin.

Aspek lain sifat partikel gen adalah gen tidak menjadi uzur; peluang gen mati kala berumur satu juta tahun atau seratus tahun sama saja. Gen melompat dari tubuh ke tubuh, dari generasi ke generasi, memanipulasi tubuh demi tubuh dengan caranya sendiri dan untuk tujuannya sendiri, meninggalkan serangkaian tubuh yang fana sebelum tubuh-tubuh itu dirusak usia dan mati.

Gen itu abadi, atau, lebih tepatnya, didefinisikan sebagai entitas genetis yang mendekati keabadian. Kita, individu mesin kelestarian di dunia, bisa saja hidup selama beberapa puluh tahun. Namun harapan hidup gen di muka Bumi mesti diukur bukan dalam puluhan tahun, melainkan dalam ribuan dan jutaan tahun.

Dalam spesies yang bereproduksi secara seksual, tubuh individu merupakan unit genetis yang terlalu besar dan terlalu pendek umurnya untuk memenuhi syarat sebagai unit seleksi alam yang signifikan.<sup>3</sup> Kelompok individu merupakan unit yang lebih besar lagi. Kalau berdasarkan gen, individu dan kelompok menyerupai awan di langit atau badai debu di padang pasir. Keduanya merupakan kumpulan sementara, sangat tidak stabil sepanjang masa evolusi. Populasi bisa saja bertahan lama, tapi terus-menerus bercampur dengan populasi lain sehingga kehilangan identitas. Populasi juga menjadi sasaran perubahan evolusioner dari dalam. Suatu populasi bukanlah entitas yang cukup tersendiri untuk menjadi unit seleksi alam, tidak cukup stabil dan khas untuk "terpilih" dengan mengalahkan populasi lain.

Satu tubuh individu tampaknya cukup khas selama dia hidup, tapi, sayangnya, berapa lamakah itu? Setiap individu unik. Anda tidak bisa menjalankan evolusi dengan memilih di antara entitas ketika hanya ada satu salinan setiap entitas! Reproduksi seksual bukanlah replikasi. Sama seperti populasi yang terkontaminasi oleh populasi lain, keturunan seorang individu terkontaminasi oleh keturunan pasangan seksualnya. Anak-anak Anda hanyalah setengah Anda, cucu Anda hanya seperempat Anda. Dalam beberapa generasi, yang paling dapat Anda harapkan adalah sejumlah besar keturunan, tiap orangnya mengandung sepenggal kecil dari Anda—beberapa gen—walaupun sebagian mereka mungkin menyandang nama keluarga Anda juga.

Individu tidaklah stabil; dia fana. Kromosom pun diacak dan terlupakan, seperti sejumlah kartu di tangan yang kemudian dibagikan. Tapi kartu-kartu itu sendiri berhasil melampaui proses pengacakan. Kartu adalah gen. Gen-gen tidak hancur oleh pindah silang, mereka hanya berganti pasangan dan bergerak lagi. Tentu saja mereka bergerak lagi. Itu pekerjaan mereka. Mereka adalah replikator dan kita mesin kelestarian mereka. Ketika kita telah memenuhi fungsi kita maka kita akan disingkirkan. Tapi gen adalah penghuni waktu geologis: gen bertahan selamanya.

Gen, seperti berlian, bertahan selamanya, tapi tidak dalam cara yang sama seperti berlian. Individu kristal berlian bertahan, sebagai

pola atom yang tak berubah. Molekul DNA tidak memiliki kekekalan semacam itu. Hidup setiap molekul fisik DNA cukup pendek—mungkin hitungannya bulan, jelas tidak sampai seumur hidup seseorang. Namun, secara teori, molekul DNA dapat hidup dalam bentuk *salinan* dirinya sendiri selama seratus juta tahun. Selain itu, seperti cetakan kuno pada masa sup purba, salinan gen tertentu bisa tersebar ke seluruh dunia. Perbedaanannya adalah bahwa versi modern dikemas rapi di dalam tubuh mesin kelestarian.

Yang saya lakukan adalah menunjukkan potensi gen untuk mendekati keabadian, dalam bentuk salinan, sebagai ciri yang mendefinisikan dirinya. Mendefinisikan gen sebagai sistron tunggal itu bagus untuk beberapa keperluan, tapi untuk keperluan teori evolusi definisi itu perlu diperluas lagi. Seberapa jauh perluasannya ditentukan oleh tujuan kita. Kita ingin mencari unit praktis seleksi alam. Untuk melakukan itu, kita mulai dengan mengidentifikasi ciri-ciri yang harus dimiliki unit seleksi alam yang berhasil. Dari bab sebelumnya, ciri-ciri itu adalah panjang umur, kesuburan, dan ketepatan salinan. Kemudian kita sekadar mendefinisikan "gen" sebagai entitas terbesar yang, setidaknya berpotensi memiliki ciri-ciri tersebut. Gen adalah replikator berumur panjang, dan ada dalam banyak salinan. Gen tidaklah berumur panjang secara tak terbatas. Berlian saja tidak abadi secara harfiah, sementara sistron dapat dibelah dua oleh pindah silang. Gen didefinisikan sebagai penggalan kromosom yang cukup pendek sehingga dapat bertahan, secara potensial, *cukup lama* sehingga dapat berfungsi sebagai unit seleksi alam yang signifikan.

Seberapa lama sesungguhnya "cukup lama" itu? Tidak ada jawaban yang singkat dan tegas. Tergantung seberapa keras "tekanan" seleksi alam. Artinya, tergantung seberapa mungkin unit genetis "buruk" akan mati dibandingkan alelnya yang "baik". Ini merupakan persoalan rincian kuantitatif yang bervariasi dari contoh ke contoh. Unit praktis seleksi alam yang terbesar—gen—biasanya akan ditemukan terletak di suatu tempat di antara skala sistron dan kromosom.

Potensi keabadian membuat gen menjadi kandidat utama unit dasar seleksi alam. Namun sekarang tiba saatnya untuk menekankan kata "potensi". Gen *sanggup* hidup selama jutaan tahun, tapi banyak gen baru yang bahkan tidak berhasil melampaui generasi pertama. Sedikit gen baru berhasil melakukannya, sebagian karena beruntung, tapi terutama karena memiliki apa yang diperlukan dan itu artinya gen itu pandai membuat mesin kelestarian. Gen-gen itu berefek terhadap

perkembangan embrio dari tiap tubuh tempat mereka berada, sedemikian rupa sehingga tubuh itu sedikit lebih mungkin hidup dan berbiak ketimbang jika berada di bawah pengaruh gen saingan atau alel. Sebagai contoh, gen "baik" mungkin menjamin kelangsungan hidupnya dengan cenderung menyediakan kaki yang panjang bagi tubuh-tubuh yang ditempafnya; kaki yang membantu tubuh-tubuh itu melarikan diri dari pemangsa. Ini adalah contoh khusus, bukan universal. Lagi pula, kaki panjang tidak selalu menguntungkan. Bagi tikus tanah, kaki panjang merepotkan. Ketimbang berputar-putar di tempat memikirkan rincian, dapatkah kita memikirkan kualitas *universal* yang kita harap ditemukan dalam semua gen baik (yaitu yang berumur panjang)? Sebaliknya, apa ciri yang langsung menandakan suatu gen "buruk", yang berumur pendek? Mungkin ada beberapa ciri universal, tapi ada satu yang khususnya sangat relevan dengan buku ini: di tingkat gen, altruisme pastilah buruk dan egoisme baik. Ini konsekuensi definisi kita tentang altruisme dan egoisme. Gen bersaing langsung dengan alelnya untuk bertahan hidup karena alel di lumbung gen merupakan pesaing dalam berebut tempat di kromosom generasi mendatang. Setiap gen yang berperilaku sedemikian rupa untuk meningkatkan peluang kelangsungan hidupnya di lumbung gen, sambil mengorbankan alelnya, akan dengan sendirinya, secara tautologis, cenderung bertahan hidup. Gen adalah unit dasar keegoisan.

Pesan utama bab ini telah dinyatakan. Namun saya telah mengesampingkan beberapa komplikasi dan asumsi tersembunyi. Komplikasi pertama telah disebutkan secara singkat. Semandiri dan sebebap apa pun gen-gen dalam perjalanan mereka dari satu generasi ke generasi lain, mereka bukanlah agen-agen yang mandiri dan bebas dalam kendali terhadap perkembangan embrio. Mereka berkolaborasi dan berinteraksi dengan cara yang kompleks, baik antara satu sama lain maupun dengan lingkungan luar. Ungkapan seperti "gen untuk kaki panjang" atau "gen untuk perilaku altruistik" adalah kiasan yang enak dipakai, tapi penting untuk dipahami maksudnya. Tidak ada gen yang sendirian membuat kaki, entah panjang ataupun pendek. Pembentukan kaki adalah hasil kerja sama banyak gen. Pengaruh dari lingkungan luar juga sangat diperlukan: bagaimanapun, kaki terbuat dari asupan makanan! Namun, mungkin ada satu gen tunggal, yang *kalau semua keadaan lain tak berubah*, cenderung membuat kaki lebih panjang daripada kalau alel lain gen tersebut yang membuat kakinya.

Sebagai analogi, bayangkanlah pengaruh pupuk, seperti nitrat, ke pertumbuhan gandum. Semua orang tahu bahwa tumbuhan gandum tumbuh lebih besar kalau dipupuk nitrat. Tapi tak seorang pun akan begitu bodoh untuk mengklaim bahwa dengan sendirinya nitrat dapat menumbuhkan gandum. Benih, tanah, cahaya, air, dan berbagai mineral pun jelas diperlukan. Namun, jika semua faktor lainnya dijaga konstan, bahkan jika dibiarkan bervariasi dalam takaran tertentu, penambahan nitrat tetap akan membuat tumbuhan gandum tumbuh lebih besar. Begitu pula dengan satu gen dalam pertumbuhan embrio. Pertumbuhan embrio dikendalikan oleh jejaring hubungan yang saling terpaut begitu rumit sehingga tak mungkin kita membedahnya di sini. Tidak ada satu faktor, genetis ataupun lingkungan, yang dapat dianggap sebagai "penyebab tunggal" bagian tubuh bayi mana pun. Semua bagian bayi memiliki jumlah penyebab yang hampir tak terbatas. Namun, *perbedaan* antara satu bayi dan lain, misalnya perbedaan panjang kaki, bisa dengan mudah ditelusuri ke salah satu atau beberapa perbedaan sebelumnya yang sederhana, baik dalam lingkungan ataupun gen. *Perbedaanlah* yang penting dalam perjuangan kompetitif untuk bertahan hidup; dan perbedaan yang dikendalikan secara genetislah yang penting dalam evolusi.

Dari sudut pandang satu gen, alel-alelnya merupakan saingan mematikan, tapi gen-gen lain hanyalah bagian lingkungannya, sama dengan suhu, makanan, predator, atau kawan. Efek gen tergantung lingkungan, dan itu mencakup gen-gen lain. Kadang-kadang gen punya satu efek berkat keberadaan serangkaian gen yang mendampinginya, kadang-kadang efeknya sama sekali berbeda berkat keberadaan serangkaian gen berbeda. Seluruh tatanan gen dalam tubuh merupakan semacam iklim atau latar belakang genetis yang memodifikasi dan mempengaruhi efek setiap gen.

Bagaimanapun, sekarang tampaknya kita memiliki paradoks. Jika membangun bayi adalah upaya kerja sama yang rumit, dan jika setiap gen membutuhkan ribuan gen lain untuk menyelesaikan tugas, bagaimana kita bisa merekonsiliasi fakta itu dengan gambaran saya mengenai gen yang tidak bisa terpecah, melompat seperti kambing gunung dari tubuh ke tubuh seiring waktu: agen kehidupan yang bebas, lepas, dan mengejar kepentingan pribadi? Apakah itu semua omong kosong? Tidak sama sekali. Mungkin saya sedikit terbawa perasaan dengan paragraf-paragraf yang berpanjang-panjang, tapi saya tidak

bicara omong kosong dan sesungguhnya tidak ada paradoks. Kita bisa menjelaskannya dengan analogi lain.

Seorang pendayung sendirian tidak dapat memenangkan lomba dayung Oxford dan Cambridge. Dia membutuhkan delapan rekan. Masing-masing adalah spesialis yang selalu duduk di bagian tertentu dalam perahu—depan, tengah, belakang, dst. Mendayung perahu adalah usaha bersama, tapi beberapa orang tetap saja lebih mahir daripada yang lain. Misalkan seorang pelatih harus memilih awak yang ideal dari sekelompok calon pendayung; beberapa mengkhususkan diri di posisi pendayung depan, yang lain mengkhususkan diri di posisi pendayung tengah, dan seterusnya. Misalkan dia membuat seleksi sebagai berikut. Setiap hari dia mengumpulkan tiga kelompok untuk uji coba lomba mendayung dengan cara memilih secara acak orang di setiap posisi dan menyuruh tiga kelompok itu berlomba mendayung perahu. Setelah beberapa minggu, mulai kelihatan bahwa perahu yang menang cenderung ditumpangi orang-orang yang itu-itu juga. Mereka pun dicatat sebagai pendayung yang baik. Individu-individu lain mungkin selalu ditemukan dalam kelompok pendayung yang lebih lambat, dan mereka akhirnya ditolak. Namun, seorang pendayung yang luar biasa hebat pun kadang-kadang bisa menjadi anggota kelompok yang lambat, baik karena anggota lainnya payah ataupun karena nasib buruk—misalnya angin yang merugikan. Hanya berdasarkan *rata-rata* sajalah orang-orang yang terbaik cenderung berada dalam perahu pemenang.

Para pendayung adalah gen. Para pesaing yang memperebutkan setiap kursi dalam perahu adalah alel yang berpotensi menempati slot yang sama di sepanjang kromosom. Mendayung cepat ibarat membangun tubuh yang berhasil bertahan hidup. Cuaca adalah lingkungan luar. Seluruh calon adalah lumbung gen. Dalam hal kelangsungan hidup tubuh, semua gennya dapat dianggap berada dalam perahu yang sama. Banyak gen baik mendapatkan kawan gen buruk dan mendapati dirinya berbagi tubuh dengan gen mematikan, yang membunuh si tubuh pada masa kecil. Kemudian gen yang baik hancur bersama dengan yang lain. Tapi itu hanya satu tubuh dan replika gen baik hidup dalam tubuh lain yang tak punya gen mematikan. Banyak salinan gen baik hancur karena kebetulan berbagi tubuh dengan gen buruk dan banyak yang binasa karena nasib buruk lainnya, katakanlah ketika tubuh mereka disambar petir. Namun, dengan sendirinya, nasib, entah baik maupun buruk, menerpa secara acak dan gen yang *secara konsisten* ada di pihak yang kalah tidaklah tak beruntung; dia gen yang buruk.



Salah satu kualitas baik seorang pendayung adalah kemampuan kerja sama tim, kemampuan untuk menyesuaikan diri dan bekerja sama dengan seluruh awak. Ini mungkin sama pentingnya dengan otot yang kuat. Seperti yang kita lihat dalam kasus kupu-kupu, seleksi alam mungkin secara tidak sadar "mengedit" kompleks gen dengan cara inversi dan pergerakan besar penggalan kromosom lain sehingga mengumpulkan gen yang bekerja sama dengan baik dalam kelompok-kelompok yang berdekatan. Tapi mungkin juga gen-gen yang sama sekali tidak terkait satu sama lain secara fisik dapat dipilih berdasarkan kesesuaian bersama. Satu gen, yang bekerja sama dengan baik dengan sebagian besar gen lainnya yang mungkin dijumpai di dalam banyak tubuh, akan cenderung memiliki keunggulan.

Sebagai contoh, sejumlah ciri itu pas untuk tubuh karnivora yang efisien, di antaranya gigi tajam untuk memotong, usus yang tepat untuk mencerna daging, dan banyak hal lainnya. Di sisi lain, herbivora yang efisien membutuhkan gigi rata untuk menggiling dan usus yang jauh lebih panjang dengan kimia pencernaan yang berbeda. Di lumbung gen herbivora, gen baru mana pun yang memberikan gigi pemakan daging yang tajam tidak akan sukses. Ini bukan karena makan daging merupakan gagasan yang buruk, tapi karena Anda tidak bisa makan daging dengan efisien kecuali Anda juga memiliki usus yang tepat dan semua ciri lainnya untuk pola hidup memakan daging. Gen yang menumbuhkan gigi tajam pemakan daging bukanlah gen yang buruk dari sananya. Dia hanya gen buruk di dalam lumbung gen yang didominasi oleh gen untuk ciri herbivora.

Gagasan ini demikian rumit karena "lingkungan" gen sebagian besar terdiri atas gen lain, yang masing-masingnya sendiri dipilih karena kemampuannya untuk bekerja sama dengan lingkungan-nya yang terdiri atas gen lain. Analogi yang memadai untuk membahas gagasan yang rumit ini memang ada, tapi bukan dari pengalaman sehari-hari. Analogi itu adalah analogi dengan "teori permainan" (*game theory*) manusia, yang akan diperkenalkan di Bab 5 sehubungan dengan persaingan agresif antara individu hewan. Karena itu, saya menunda pembahasan lebih lanjut tentang pokok gagasan itu sampai akhir Bab 5 dan kembali ke pesan utama bab ini. Pesan tersebut adalah bahwa yang sebaiknya dianggap sebagai unit dasar seleksi alam bukan spesies, bukan populasi, atau bahkan individu, melainkan beberapa unit kecil materi genetis yang pas disebut sebagai gen. Landasan argumennya, seperti yang telah disebutkan, adalah asumsi bahwa gen berpotensi abadi sementara tubuh

dan semua unit lebih tinggi lainnya bersifat sementara. Asumsi itu bersandar di dua fakta: fakta reproduksi seksual dan pindah silang, serta fakta kematian individu. Fakta-fakta itu tak dapat disangkal. Tapi itu tidak mencegah kita untuk bertanya mengapa fakta-fakta itu tidak dapat disangkal. Mengapa kita dan kebanyakan mesin kelestarian lainnya melakukan reproduksi seksual? Mengapa kromosom kita berpindah silang? Dan mengapa kita tidak hidup selamanya?

Pertanyaan mengapa kita mati karena usia tua adalah pertanyaan yang kompleks dan rincian jawabannya berada di luar cakupan buku ini. Selain alasan-alasan khusus, beberapa alasan yang lebih umum telah diajukan. Sebagai contoh, satu teori mengatakan bahwa penuaan merupakan akumulasi kesalahan penyalinan yang merugikan dan kerusakan gen lain yang terjadi selama masa hidup individu. Teori lain dari Sir Peter Medawar adalah contoh baik pemikiran evolusi sebagai seleksi gen.<sup>4</sup> Medawar pertama-tama menolak argumen tradisional seperti: "Individu tua mati sebagai tindakan altruisme bagi seluruh spesies karena jika mereka tetap hidup sedangkan mereka terlalu jompo untuk bereproduksi, mereka akan memenuhi-dunianya tanpa ada gunanya." Medawar menunjukkan bahwa pernyataan itu adalah argumen berputar-putar yang mengasumsikan apa yang dicoba untuk dibuktikan, yaitu bahwa hewan tua terlalu uzur untuk bereproduksi. Argumen itu juga merupakan penjelasan seleksi kelompok atau seleksi spesies yang naif, walaupun bagian itu dapat diformulasikan ulang secara lebih elegan. Teori Medawar sendiri memiliki logika yang indah. Kita bisa menjabarkannya sebagai berikut.

Kita telah menanyakan apa saja ciri paling umum gen "baik" dan kita putuskan bahwa "egois" adalah salah satunya. Namun, kualitas umum lain di gen yang berhasil adalah kecenderungan untuk menunda kematian mesin kelestariannya, setidaknya sampai setelah reproduksi. Tidak diragukan lagi beberapa kerabat Anda meninggal semasa kanak-kanak, tapi tak satu pun dari leluhur Anda pada masa silam mengalaminya. Leluhur tidak mati muda!

Gen yang membuat pemiliknya mati disebut gen letal (mematikan). Adapun gen yang semi-letal memiliki efek melemahkan sehingga membuat kematian karena beberapa penyebab lain menjadi lebih mungkin. Setiap gen memberikan efek maksimum terhadap tubuh pada tahap tertentu kehidupan, tak terkecuali gen letal dan semi-letal. Kebanyakan gen menjalankan pengaruh selama masa janin, yang lain selama masa kanak-kanak, lainnya lagi selama dewasa muda, lainnya

lagi pada usia pertengahan, dan lainnya lagi saat lanjut usia. (Pikirkan bahwa ulat dan kupu-kupu yang awalnya ulat memiliki tatanan gen yang sama persis). Jelas bahwa gen letal akan cenderung tersingkir dari lumbung gen. Tapi jelas juga bahwa gen letal yang bertindak belakangan akan lebih stabil di dalam lumbung gen ketimbang gen letal yang bertindak lebih awal. Gen yang mematikan bagi tubuh tua mungkin masih berhasil di lumbung gen, asalkan efek memamatkannya tidak muncul sampai setelah tubuh setidaknya sempat bereproduksi. Misalnya, gen yang membuat tubuh tua mengembangkan kanker dapat diteruskan ke banyak keturunan karena individu-individu itu akan bereproduksi sebelum mereka menderita kanker. Di sisi lain, gen yang membuat tubuh dewasa muda mengembangkan kanker tidak akan diteruskan ke banyak keturunan, sedangkan gen yang membuat anak-anak mengembangkan kanker yang fatal tidak akan diteruskan ke keturunan sama sekali. Maka menurut teori itu, pelapukan karena uzur hanyalah produk sampingan akumulasi gen letal yang bertindak lambat dan gen semi-letal di lumbung gen, yang lolos dari seleksi alam hanya karena efeknya baru muncul ketika tua.

Aspek yang ditekankan Medawar sendiri adalah bahwa seleksi akan mendukung gen yang efeknya menunda kerja gen lain yang mematikan dan juga akan mendukung gen yang efeknya mempercepat efek gen baik. Bisa jadi sebagian besar evolusi terdiri atas perubahan-perubahan yang dikendalikan secara genetis terhadap waktu dimulainya aktivitas gen.

Perlu diperhatikan bahwa teori itu tidak perlu berasumsi bahwa reproduksi terjadi pada usia tertentu saja. Dengan asumsi awal bahwa semua individu punya peluang yang sama untuk memiliki anak pada usia berapa pun, teori Medawar dengan cepat memprediksi akumulasi gen yang lambat bertindak dan merugikan dalam lumbung gen, dan kecenderungan berkurangnya reproduksi pada usia tua akan mengikuti sebagai konsekuensi sekunder.

Sebagai sampingan, salah satu ciri menarik teori ini adalah bahwa dia membawa kita menuju beberapa spekulasi yang menarik. Misalnya, berdasarkan teori itu, jika kita ingin meningkatkan rentang usia manusia, ada dua cara yang bisa kita pakai untuk melakukannya. *Pertama*, kita dapat melarang reproduksi sebelum usia tertentu, katakanlah empat puluh. Setelah beberapa abad, batas usia itu dinaikkan menjadi lima puluh, dan seterusnya. Bisa dibayangkan bahwa rentang umur manusia bisa didorong hingga mencapai beberapa abad dengan cara demikian.

Namun saya tidak bisa membayangkan ada orang yang serius ingin menjalankan kebijakan tersebut.

*Kedua*, kita bisa mencoba "menipu" gen supaya mengira bahwa tubuh yang dihuninya lebih muda daripada yang sebenarnya. Dalam praktiknya, itu artinya mengidentifikasi perubahan dalam lingkungan kimiawi internal tubuh yang terjadi selama proses penuaan. Salah satu perubahan itu mungkin saja "isyarat" yang "menyalakan" gen letal yang bertindak belakangan. Dengan simulasi ciri-ciri kimia tubuh muda, mungkin saja kita mencegah kerja gen berbahaya yang bertindak belakangan. Yang menarik, sinyal-sinyal kimiawi usia tua itu sendiri, dalam arti normal, tidak mesti berbahaya. Misalnya, katakan secara kebetulan suatu zat S lebih banyak ditemukan dalam tubuh individu tua daripada tubuh individu muda. Zat S itu sendiri mungkin tidaklah berbahaya, mungkin berupa zat dalam makanan yang menumpuk dalam tubuh dari waktu ke waktu. Namun secara otomatis gen yang kebetulan menimbulkan efek merugikan kalau ada S, namun biasanya berefek menguntungkan, bakal unggul dalam seleksi sehingga ada dalam lumbung gen, dan pada dasarnya akan *menjadi* gen "untuk" mati karena usia tua. Obatnya sederhana, yaitu menghilangkan S dari tubuh.

Yang revolusioner dalam gagasan di atas adalah bahwa S sendiri hanyalah "label" untuk usia tua. Dokter mana pun, yang memperhatikan bahwa konsentrasi tinggi zat S cenderung menyebabkan kematian, mungkin akan mengira S sebagai semacam racun dan akan memeras otak untuk menemukan kaitan sebab-akibat langsung antara S dan kerusakan tubuh. Tapi dalam kasus contoh hipotesis saya, dia hanya membuang-buang waktu!

Mungkin juga ada zat Y, "label" untuk usia muda dalam arti bahwa zat itu lebih banyak ditemukan dalam tubuh individu muda dibandingkan tubuh tua. Sekali lagi, sangat mungkin seleksi memilih gen yang akan berefek menguntungkan kalau ada Y, tapi berbahaya tanpa kehadiran Y. Tanpa memiliki cara untuk mengetahui apakah S atau Y itu, kita hanya bisa membuat prediksi umum bahwa semakin kita bisa meniru ciri-ciri tubuh muda dalam tubuh tua, seremeh apapun ciri-ciri itu, semakin mungkin kita memperpanjang usia tubuh tua.

Saya harus menekankan bahwa yang barusan hanya spekulasi berdasarkan teori Medawar. Meskipun boleh dikata teori Medawar secara logis mesti mengandung sejumlah kebenaran, itu tidak berarti bahwa teori itulah penjelasan yang tepat untuk setiap contoh praktis penuaan. Yang penting bagi tujuan kita kini adalah pandangan evolusi

sebagai seleksi gen tidak kesulitan menjelaskan kecenderungan individu untuk mati ketika menua. Asumsi kematian individu, yang terletak di jantung argumen kita dalam bab ini, mendapatkan pembenaran dalam kerangka teori Medawar.

Asumsi lain yang saya kesampingkan, yaitu keberadaan reproduksi seksual dan pindah silang, lebih sulit untuk dicari pembenarannya. Pindah silang tidak selalu harus terjadi. Lalat buah jantan tidak mengalaminya. Ada pula gen yang memiliki efek meredam pindah silang di lalat buah betina. Jika kita membiakkan populasi lalat yang seluruhnya memiliki gen itu, *kromosom* dalam "kolam kromosom" akan menjadi unit dasar seleksi alam yang tak terbagi-bagi lagi. Bahkan, jika kita mengikuti definisi kita hingga sampai ke kesimpulan logisnya, keseluruhan kromosom harus dianggap sebagai satu "gen".

Namun toh alternatif bagi seks memang ada. Lalat hijau betina dapat menghasilkan keturunan hidup tanpa pejantan, tiap-tiapnya berisi gen yang semuanya berasal dari induk betina. (Kebetulan, satu embrio di dalam "rahim" induknya bisa memiliki embrio yang lebih kecil di dalam rahimnya sendiri. Jadi, lalat hijau betina bisa melahirkan anak betina dan cucu betina secara bersamaan, keduanya setara dengan kembar identiknya sendiri.) Banyak tumbuhan berkembang biak secara vegetatif dengan bertunas. Dalam hal ini, kita bisa lebih memilih untuk bicara tentang *pertumbuhan*, bukan reproduksi; tapi jika Anda pikirkan baik-baik, toh hanya ada sedikit perbedaan antara pertumbuhan dan reproduksi non-seksual. Keduanya terjadi melalui pembelahan sel mitosis yang sederhana. Kadang-kadang tumbuhan yang dihasilkan melalui reproduksi vegetatif terlepas dari tumbuhan induknya. Dalam kasus lain, pohon elm misalnya, bagian yang menghubungkannya tetap utuh. Bahkan satu hutan elm bisa dianggap sebagai satu individu!

Jadi pertanyaannya adalah: jika lalat hijau dan pohon elm tidak melakukannya, mengapa kita semua yang lainnya bersusah-payah mencampur gen kita dengan gen pihak lain sebelum kita membuat bayi? Memang kelihatannya itu cara yang aneh untuk melangkah maju. Mengapa dulu muncul seks, penyimpangan aneh replikasi langsung itu? Apa gunanya seks?<sup>5</sup>

Itu pertanyaan yang sangat sulit dijawab oleh evolusionis. Upaya paling serius untuk menjawabnya melibatkan penalaran matematika yang canggih. Terus terang saya akan menghindarinya, kecuali untuk mengatakan satu hal. Setidaknya sebagian kesulitan yang ditemui para ahli teori ketika menjelaskan evolusi seks muncul dari fakta bahwa

mereka biasanya berpikir individu berusaha memaksimalkan jumlah gennya yang bertahan hidup. Kalau dipandang begitu, seks tampak sebagai paradoks karena seks merupakan cara yang "tak efisien" bagi individu untuk menyebarkan gennya: setiap anak hanya memiliki 50 persen gen individu itu, 50 persen lainnya disediakan oleh pasangan seksualnya. Kalau saja, seperti lalat hijau, dia menghasilkan anak-anak yang merupakan replika persis dirinya sendiri, dia akan meneruskan 100 persen gennya ke generasi berikutnya dalam tubuh setiap keturunan. Paradoks itu rupanya mendorong beberapa ahli teori untuk merangkul seleksi kelompok karena relatif mudah untuk memikirkan manfaat seks di tingkat kelompok. Sebagaimana yang dikatakan secara jitu oleh W.F. Bodmer, seks "memudahkan akumulasi mutasi menguntungkan yang muncul secara terpisah di individu-individu yang berbeda ke satu individu."

Walau demikian, paradoks di atas tampaknya menjadi tak terlalu aneh jika kita mengikuti argumen buku ini dan memperlakukan individu sebagai mesin kelestarian buatan suatu konfederasi berumur pendek yang terdiri atas gen-gen yang berumur panjang. "Efisiensi" dari sudut pandang individu secara keseluruhan jadi terlihat tidak relevan. Seksualitas versus non-seksualitas akan dianggap sebagai atribut di bawah kendali gen tunggal, seperti mata biru versus mata coklat. Gen "untuk" seksualitas memanipulasi semua gen lain untuk tujuan-tujuan egoisnya sendiri. Begitu pula gen untuk pindah silang. Bahkan ada gen—disebut mutator—yang memanipulasi tingkat kekeliruan penyalinan gen. Dengan sendirinya, kekeliruan penyalinan akan sangat merugikan gen yang keliru disalin. Tapi jika kekeliruan itu menguntungkan gen mutator egois yang menyebabkannya, mutator dapat menyebar di seluruh lumbung gen. Demikian pula, jika pindah silang memberikan manfaat bagi gen pindah silang, maka itulah penjelasan yang memadai bagi keberadaan pindah silang. Dan jika reproduksi seksual, ketimbang reproduksi non-seksual, memberikan manfaat bagi gen untuk reproduksi seksual, maka itulah penjelasan yang memadai untuk keberadaan reproduksi seksual. Apakah ada keuntungan atau tidak bagi seluruh gen lainnya di individu tidaklah terlalu relevan. Dilihat dari sudut pandang gen egois, seks tidak aneh-aneh amat.

Bahayanya, itu semakin dekat dengan argumen berputar-putar karena keberadaan seksualitas merupakan pra-kondisi untuk seluruh rantai penalaran yang mengarah ke anggapan bahwa gen merupakan unit seleksi. Saya percaya ada cara untuk meloloskan diri dari jebakan

berputar itu, tapi buku ini bukanlah tempat untuk menelusuri persoalan tersebut. Seks itu ada. Seks itu nyata. Konsekuensi seks dan pindah silang adalah bahwa unit genetis yang kecil dapat dianggap sebagai hal terdekat dengan gagasan kita mengenai agen evolusi yang independen dan fundamental.

Seks bukanlah satu-satunya paradoks yang menjadi lebih jelas begitu kita belajar untuk berpikir dalam kerangka gen egois. Misalnya, ternyata jumlah DNA dalam organisme lebih besar daripada yang semata-mata dibutuhkan untuk membangun organisme tersebut: sebagian besar DNA tidak pernah diterjemahkan menjadi protein. Dari sudut pandang individu organisme, itu tampak aneh. Jika "tujuan" DNA adalah mengatur pembuatan tubuh, maka keberadaan sejumlah besar DNA yang tidak melakukannya itu mengherankan. Pada ahli biologi memeras otak untuk berusaha mencari tahu apa sesungguhnya guna DNA yang berlebih itu. Tapi, dari sudut pandang gen egois itu sendiri, tidak ada paradoks. "Tujuan" DNA sesungguhnya adalah bertahan hidup, tak lebih dan tak kurang. Cara paling sederhana untuk menjelaskan DNA berlebih adalah menganggapnya sebagai parasit atau setidaknya penumpang yang tak berbahaya sekaligus tak berguna; yang mendumpleng di mesin kelestarian yang diciptakan oleh DNA lainnya.<sup>6</sup>

Beberapa orang keberatan dengan apa yang mereka lihat sebagai sudut pandang evolusi yang sangat berpusat di gen. Lagi pula, menurut mereka, individu utuh-lah, dengan segala gen miliknya, yang sesungguhnya hidup atau mati. Saya harap saya telah cukup memberi penjelasan dalam bab ini untuk memperlihatkan bahwa sesungguhnya tidak ada pertentangan. Sama seperti satu perahu utuh menang atau kalah dalam perlombaan dayung, memang individu-lah yang hidup atau mati, dan pelaksanaan *langsung* seleksi alam hampir selalu terjadi di tingkat individu. Namun konsekuensi jangka panjang kematian dan keberhasilan reproduksi individu yang tidak terjadi secara acak terwujud dalam perubahan frekuensi gen di lumbung gen. Dengan pengecualian, bagi replikator-replikator modern, lumbung gen berperan sama seperti sup purba bagi replikator-replikator awal. Seks dan pindah silang berefek melestarikan sifat cair di padanan modern sup purba itu. Karena seks dan pindah silang, lumbung gen pun terus teraduk dengan baik dan gen-gen pun teracak sebagian. Evolusi adalah proses di mana beberapa gen di lumbung gen menjadi lebih banyak sementara yang lain menjadi lebih sedikit. Apabila kita mencoba menjelaskan evolusi suatu ciri, seperti perilaku altruistis, seyogianya kita membiasakan untuk

bertanya kepada diri sendiri: "Apakah efek yang dimiliki ciri itu terhadap frekuensi gen di lumbung gen?" Kadang-kadang bahasa gen menjadi sedikit membosankan dan, demi membuatnya ringkas serta menarik, kita terjerumus ke dalam kiasan. Namun, kita harus selalu skeptis terhadap kiasan kita sendiri untuk memastikan supaya kiasan itu dapat diterjemahkan kembali ke dalam bahasa gen jika diperlukan.

Sejauh yang berkenaan dengan gen, lumbung gen hanyalah semacam sup baru tempat gen hidup. Yang berubah adalah saat ini gen bekerja sama dengan kelompok-kelompok pendamping yang silih-berganti berasal dari lumbung gen, guna membangun satu demi satu mesin kelestarian yang fana. Dalam bab berikutnya, kita akan beralih ke mesin kelestarian itu sendiri, dan gagasan bahwa gen bisa dikatakan mengendalikan perilaku mesin tersebut.

## CATATAN AKHIR

1. Berikut adalah jawaban saya atas kritik "atomisme" genetis. Tepatnya antisipasi, bukan jawaban, karena saya menyatakannya sebelum muncul kritik tersebut! Saya minta maaf karena harus mengutip pendapat saya sendiri sepenuhnya, tapi bagian-bagian yang relevan dalam *The Selfish Gene* tampaknya begitu mudah dilewatkan! Misalnya, dalam esai "Caring Groups and Selfish Genes" (dimuat di *In the Panda's Thumb*), S.J. Gould menyatakan:

Tidak ada gen "untuk" bagian morfologi yang begitu jelas seperti tempurung lutut kiri atau kuku jari tangan Anda. Tubuh tidak dapat diatomisasi menjadi bagian-bagian yang masing-masingnya dibangun oleh satu gen saja. Ratusan gen berkontribusi terhadap pembuatan sebagian besar bagian tubuh...

Gould menuliskannya sebagai kritik terhadap *The Selfish Gene*. Tapi lihatlah kata-kata saya:

Pembuatan tubuh adalah upaya kerja sama yang rumit sehingga hampir mustahil kontribusi masing-masing gen dapat diuraikan satu per satu. Satu gen akan memberikan efek yang berbeda terhadap bagian-bagian tubuh yang berbeda pula. Satu bagian tubuh dipengaruhi oleh banyak gen dan efek satu gen tergantung interaksinya dengan banyak gen lain.

Dan lagi:

Semandiri dan sebebas apa pun gen-gen dalam perjalanan mereka dari satu generasi ke generasi lain, mereka bukanlah agen-agen yang mandiri dan bebas dalam kendali terhadap perkembangan embrio. Mereka berkolaborasi dan berinteraksi dengan cara yang kompleks, baik antara satu sama lain maupun dengan lingkungan luar. Ungkapan seperti "gen untuk kaki panjang" atau "gen untuk perilaku altruistik" adalah kiasan yang enak dipakai, tapi penting untuk dipahami maksudnya. Tidak ada gen yang sendirian



membuat kaki, entah panjang ataupun pendek. Pembentukan kaki adalah hasil kerja sama banyak gen. Pengaruh dari lingkungan luar juga sangat diperlukan: bagaimanapun, kaki terbuat dari asupan makanan! Namun, mungkin ada satu gen tunggal, yang *kalaupun semua keadaan lain tak berubah*, cenderung membuat kaki lebih panjang daripada kalau alel lain gen tersebut yang membuat kakinya.

Saya memperluas pokok pemikiran saya dalam paragraf berikutnya dengan suatu analogi efek pupuk terhadap pertumbuhan gandum. Seolah-olah Gould begitu yakin, terlebih dulu, bahwa saya seorang penganut atomisme yang naif, sehingga dia mengabaikan paragraf-paragraf panjang di mana saya mengajukan pokok pemikiran interaksionisme yang persis sama dengan apa yang dia tekankan belakangan.

Gould melanjutkan:

Dawkins akan membutuhkan kiasan lain: gen-gen membentuk kaukus, bersekutu, mengalah supaya bisa bergabung dengan kelompok, dan mempertimbangkan berbagai kemungkinan lingkungan.

Dalam analogi saya tentang mendayung, saya sudah melakukan persisnya apa yang direkomendasikan Gould kemudian. Lihatlah bagian tentang mendayung untuk melihat juga mengapa Gould, yang saya setuju dalam banyak hal, keliru kala menegaskan bahwa seleksi alam “menerima atau menolak seluruh organisme karena rangkaian-rangkaian bagian yang saling berinteraksi dengan cara yang rumit memberikan keuntungan”. Penjelasan yang sesungguhnya tentang “sifat kooperatif” gen adalah bahwa:

Gen diseleksi bukan sebagai gen yang baik dalam keadaan sendirian, melainkan sebagai gen yang bekerja baik dengan latar belakang gen lain di lumbung gen. Gen yang baik harus sesuai dengan dan melengkapi gen-gen lain yang berbagi serangkaian panjang tubuh dengannya.

Saya telah menuliskan jawaban yang lebih lengkap terhadap kritik atas atomisme genetis tersebut dalam *The Extended Phenotype*.

## 2. Kata-kata yang digunakan William dalam *Adaptation and Natural Selection* adalah:

Saya menggunakan istilah gen untuk mengatakan “apa yang berpisah dan bergabung kembali dengan frekuensi yang dapat diperkirakan.”... Gen dapat didefinisikan sebagai sembarang informasi warisan dengan bias seleksi yang menguntungkan atau tidak menguntungkan, yang sepadan dengan beberapa kali lipat laju perubahan endogen-nya.

Buku Williams kini secara luas, dan tepat, dianggap sebagai klasik, dihormati oleh para “pakar sosiobiologi” sekaligus para kritikus sosiobiologi. Saya pikir Williams jelas tidak pernah menganggap dirinya mengajukan sesuatu yang baru atau revolusioner dalam “seleksionisme gen” yang dicetuskannya; pada 1976 saya pun tidak. Kami berdua berpikir bahwa kami hanya menegaskan kembali prinsip dasar Fisher, Haldane, dan Wright, para pendiri “neo-Darwinisme” pada 1930-an. Namun demikian, mungkin karena bahasa kami yang tanpa kompromi, beberapa orang termasuk Sewall Wright sendiri rupanya menolak pandangan kami bahwa “gen adalah unit seleksi”. Alasan mereka pada dasarnya adalah bahwa seleksi alam memandang organisme, bukan gen di dalamnya. Tanggapan saya terhadap pandangan seperti pandangan Wright itu tercantum dalam *The Extended Phenotype*. Pemikiran mutakhir Williams tentang persoalan gen sebagai unit seleksi, dalam tulisannya “Defense of Reductionism in Evolutionary Biology”, jitu seperti biasa. Karya beberapa ahli filsafat, misalnya, D.L. Hull, K. Sterelny & P. Kitcher, serta M. Hampe & S.R. Morgan, baru-baru ini juga memberikan sumbangsih berguna untuk mengklarifikasi isu seputar “unit-unit seleksi”. Sayangnya, banyak ahli filsafat lain yang kebingungan.

3. Mengikuti Williams, saya menegaskan efek pemecah meiosis dalam argumen saya bahwa organisme individu tidak dapat berperan sebagai replikator dalam seleksi alam. Kini saya melihat bahwa ini hanya separo ceritanya. Separo sisanya diuraikan dalam *The Extended Phenotype* dan dalam makalah saya “Replicators and Vehicles”. Jika efek pemecah meiosis adalah keseluruhan ceritanya, organisme yang bereproduksi secara aseksual seperti serangga ranting betina akan menjadi replikator yang sesungguhnya, atau semacam gen raksasa. Tapi jika serangga ranting mengalami perubahan—katakanlah kehilangan kaki—maka perubahan itu tidak diwariskan ke generasi mendatang. Gen sajalah yang terus diwariskan dari generasi ke generasi, entah melalui reproduksi seksual atau aseksual. Oleh karena itu, gen betul-betul merupakan replikator. Dalam kasus serangga ranting yang aseksual, seluruh genom (himpunan seluruh gen) adalah replikator. Tapi serangga ranting itu sendiri bukan. Tubuh serangga ranting tidak dibentuk sebagai replika tubuh generasi sebelumnya. Tubuh dalam sembarang generasi serangga ranting tumbuh dari telur, di bawah arahan genom, yang *merupakan* replika genom generasi sebelumnya.

Semua salinan cetak buku ini akan sama antara yang satu dan yang lainnya. Semuanya adalah replika, tapi bukan replikator. Mereka semua replika bukan karena saling menyalin, melainkan karena semua disalin dari pelat cetak yang sama. Buku-buku tidak menciptakan garis keturunan salinan, di mana sebagian salinan menjadi leluhur yang lain. Garis keturunan salinan akan ada jika kita fotokopi selembur halaman buku, lalu memfotokopi hasil fotokopi itu, lalu memfotokopi hasil fotokopinya hasil fotokopi itu, dan seterusnya. Dalam garis keturunan halaman-halaman itu, akan ada hubungan leluhur/keturunan. Cacat baru yang muncul di suatu tempat di sepanjang rangkaian salinan itu akan dimiliki bersama oleh para keturunan, tapi tidak oleh para leluhur. Rangkaian leluhur/keturunan semacam ini berpotensi mengalami evolusi.

Selintas, bergenerasi-generasi serangga ranting tampaknya membentuk satu garis keturunan replika. Namun, jika Anda mencoba-coba mengubah satu anggota garis keturunan itu (misalnya dengan menghilangkan kaki), perubahan tersebut tidak diwariskan ke keturunan selanjutnya. Sebaliknya, jika Anda mencoba-coba dan mengubah satu anggota garis keturunan genom (misalnya dengan memberi sinar X), perubahan yang terjadi bisa diwariskan ke keturunan berikutnya. Ketimbang efek pemecah pada meiosis, itulah yang merupakan alasan fundamental untuk mengatakan bahwa organisme individu bukanlah “unit seleksi” —bukan replikator yang sesungguhnya. Inilah salah satu konsekuensi terpenting dari fakta yang diakui secara universal bahwa teori pewarisan sifat “Lamarck” sesungguhnya salah.

4. Saya dicela (tentu bukan oleh Williams sendiri atau bahkan dengan sepengetahuannya) karena mengaitkan teori penuaan itu ke P.D. Medawar, bukan G.C. Williams. Memang benar bahwa banyak ahli biologi, terutama di Amerika, mengetahui teori tersebut melalui makalah Williams tahun 1957, “Pleiotropy, Natural Selection, and the Evolution of Senescence”. Benar pula bahwa Williams memperluas teori itu melampaui Medawar. Bagaimanapun, saya menilai bahwa Medawar melontarkan inti dasar gagasan tersebut pada 1952 dalam *An Unsolved Problem in Biology* dan pada 1957 dalam *The Uniqueness of the Individual*. Saya harus menambahkan bahwa pengembangan Williams atas teori tersebut sangat membantu karena pengembangan itu memperjelas satu langkah penting dalam argumen (pentingnya “pleiotropi” atau efek gen yang berlipat ganda), yang tidak ditekankan secara eksplisit oleh Medawar. W.D. Hamilton akhir-akhir ini bahkan membawa teori ini lebih jauh dalam makalahnya, “The Moulding of Senescence by Natural Selection”. Kebetulan saya mendapat banyak surat menarik dari dokter-dokter, tapi saya rasa tidak ada yang mengomentari spekulasi saya tentang tindakan “memperdaya” gen supaya menganggap tubuh yang ditempatinya lebih muda. Gagasan itu bagi saya tetaplah tidak terdengar bodoh. Dan jika benar, tidakkah secara medis gagasan itu bisa penting?
5. Persoalan tentang apa guna seks itu masihlah pelik, terlepas dari adanya beberapa buku yang menggugah, terutama karya M.T. Ghiselin, G.C. Williams, J. Maynard Smith, dan G. Bell, serta satu buku yang diedit oleh R. Michod & B. Levin. Bagi saya, gagasan baru yang paling

menggairahkan adalah teori parasit W.D. Hamilton, yang telah dijelaskan dalam bahasa non-teknis oleh Jeremy Cherfas & John Gribbin dalam *The Redundant Male*.

6. Pendapat saya, bahwa DNA berlebih dan tak diterjemahkan mungkin merupakan parasit egois, diterima dan dikembangkan oleh para ahli biologi molekular (lihat makalah Orgel & Crick, atau Doolittle & Sapienza), dengan sebutan “DNA Egois” (*Selfish DNA*). S.J. Gould dalam *Hen’s Teeth and Horse’s Toes* mengeluarkan klaim yang provokatif (bagi saya!) bahwa, terlepas dari asal-usul sejarah gagasan DNA egois, “Teori-teori gen egois dan DNA egois amat berbeda dalam struktur penjelasan yang menjabarkan keduanya.” Menurut saya, penalaran itu keliru tapi menarik; kebetulan, demikian pula biasanya penalaran saya menurut pendapat Gould, seperti dia bilang sendiri ke saya. Setelah pembukaan mengenai “reduksionisme” dan “hierarki” (yang menurut saya tidak salah tapi juga tidak menarik, seperti biasa), dia meneruskan:

Gen egois yang dikemukakan Dawkins meningkat frekuensinya karena berefek ke tubuh, yang membantu mereka untuk memperjuangkan hidup. DNA egois meningkat frekuensinya justru karena alasan yang berkebalikan—karena tidak berefek apa pun kepada tubuh....

Saya melihat perbedaan yang dibuat Gould, tapi saya tidak melihatnya sebagai sesuatu yang mendasar. Sebaliknya, saya masih melihat DNA egois sebagai kasus istimewa dalam keseluruhan teori gen egois, sumber gagasan DNA egois itu sendiri. (Di titik ini, keistimewaan kasus DNA egois, mungkin bisa dilihat lebih jelas di Bab 10 buku ini ketimbang di bagian Bab 3 yang dikutip oleh Doolittle & Sapienza, serta Orgel & Crick. Ngomong-ngomong, Doolittle & Sapienza menggunakan istilah “gen egois”, bukan “DNA egois” dalam judul artikel mereka). Biarkan saya menanggapi Gould dengan analogi berikut. Gen yang memberikan warna kuning berselang-seling hitam di tawon meningkat frekuensinya karena pola warna (“peringatan”) itu merangsang otak hewan lainnya. Gen yang memberikan warna kuning berselang-seling hitam di harimau meningkat frekuensinya “karena alasan yang persis berlawanan”—karena secara ideal pola warna (penyamaran) itu tidak merangsang otak hewan lain sama sekali. Memang ada perbedaan di sini, yang sangat dekat (di tataran hierarki yang berbeda) dengan perbedaan Gould, tapi itu perbedaan rincian yang sangat halus. Sebaiknya kita tidak perlu mengklaim bahwa kedua kasus itu “amat berbeda dalam struktur penjelasan yang menjabarkan keduanya”. Orgel & Crick sungguh tepat sasaran kala membuat analogi antara DNA egois dan telur burung kukuk: telur kukuk toh tidak terdeteksi karena terlihat persis seperti telur burung inang.

Kebetulan, edisi terbaru *Oxford English Dictionary* mencantumkan makna baru “*selfish*” sebagai “Dalam hal gen atau yang berkaitan dengan materi genetis: cenderung lestari atau menyebar, meski tidak berefek ke fenotipenya”. Itu definisi “DNA egois” singkat yang mengagumkan dan kutipan pendukung keduanya sungguh-sungguh berkenaan dengan DNA egois. Walau demikian, menurut pendapat saya, sangat disayangkan bahwa frasa akhirnya berbunyi “meski tidak berefek ke fenotipenya”. Gen-gen egois *bisa saja* tidak berefek ke fenotipe, tapi banyak yang berefek. Silakan saja bagi para pakar kamus kalau mau mengklaim bahwa mereka bermaksud membatasi makna di atas ke “DNA egois”, yang memang tidak berefek fenotipik. Namun, kutipan pendukung pertama, yang diambil dari *The Selfish Gene*, mencakup gen egois yang memiliki efek fenotipik. Toh tidak pada tempatnya jika saya mencari-cari cacat dan cela kalau sudah mendapat kehormatan dikutip dalam *Oxford English Dictionary*.

Saya telah membahas DNA egois lebih jauh dalam *The Extended Phenotype*.



## BAB 4

# MESIN GEN

Mesin kelestarian awalnya merupakan wadah gen yang pasif. Wadah itu menyediakan sekadar dinding perlindungan bagi gen dari serangan kimiawi lawan-lawan mereka dan dari kehancuran akibat tabrakan molekul secara acak. Pada awalnya, wadah-wadah itu "memakan" molekul organik yang bebas tersedia di dalam sup. Kehidupan yang mudah itu berakhir ketika makanan organik di dalam sup, yang terbentuk lambat laun di bawah pengaruh energi Matahari selama berabad-abad, terserap habis. Satu cabang besar mesin kelestarian, yang kini disebut tumbuhan, mulai menggunakan cahaya Matahari secara langsung untuk membangun molekul rumit dari molekul sederhana, menjalankan proses-proses sintesis dalam sup purba dengan kecepatan jauh lebih tinggi. Satu cabang lain, yang kini disebut hewan, "menemukan" bagaimana cara mengeksploitasi kerja kimiawi tumbuhan, baik dengan memangsa tumbuhan maupun hewan lain. Kedua cabang mesin kelestarian ini mengembangkan semakin banyak kiat untuk meningkatkan efisiensi dalam beragam cara hidup sehingga cara-cara bertahan hidup yang baru terus bermunculan. Ranting-ranting baru berkembang dari cabang-cabang itu, masing-masing menguasai cara hidup khusus: di laut, di daratan, di udara, di

bawah tanah, di atas pohon, di dalam tubuh makhluk hidup lainnya. Segala percabangan itu memunculkan keanekaragaman hewan dan tumbuhan yang luar biasa, yang membuat kita takjub hari ini.

Baik hewan maupun tumbuhan berevolusi menjadi tubuh-tubuh yang memiliki banyak sel, salinan utuh semua gen yang didistribusikan ke tiap sel. Kita tidak tahu kapan, mengapa, atau berapa kali secara independen evolusi tubuh multisel terjadi. Beberapa peneliti menggunakan kiasan koloni, menggambarkan tubuh sebagai koloni sel. Saya lebih suka membayangkan tubuh sebagai koloni *gen* sementara sel merupakan unit pekerja yang pas untuk industri kimia gen.

Mungkin tubuh memang koloni gen, namun dalam perilakunya, tidak dapat disangkal bahwa tubuh memperoleh individualitasnya sendiri. Suatu hewan bergerak sebagai keseluruhan yang terkoordinasi, sebagai kesatuan. Secara subjektif saya merasa sebagai kesatuan, bukan sebagai koloni. Memang sudah diharapkan demikian. Seleksi mendukung gen yang saling berkerjasama. Dalam persaingan berebut sumber daya yang langka, dalam upaya tanpa henti untuk memangsa mesin kelestarian yang lain, mestinya ada keunggulan bagi keberadaan pusat koordinasi utama, bukan anarki, dalam tubuh komunal. Kini koevolusi gen yang bersifat timbal-balik dan rumit telah berjalan sedemikian rupa sehingga sifat komunal mesin kelestarian individu hampir tidak bisa dikenali. Dan memang, banyak ahli biologi yang tidak mengenalinya sehingga tidak akan setuju dengan saya.

Untungnya, demi apa yang disebut para jurnalis sebagai "kredibilitas", ketidaksetujuan itu umumnya bersifat akademis. Sebagaimana kita tak perlu membahas kuantum dan zarah dasar kala membicarakan cara kerja mobil, begitu juga saat kita membahas perilaku mesin kelestarian, terus menyeret-nyeret gen dalam pembicaraan justru membosankan dan tak perlu. Dalam praktiknya, biasanya untuk perkiraan kita bisa saja menganggap tubuh individu sebagai agen "yang mencoba" meningkatkan jumlah semua gennya dalam generasi masa depan. Saya akan menggunakan bahasa praktis saja. Kecuali dinyatakan berbeda, "perilaku altruistik" dan "perilaku egois" maksudnya perilaku yang dilakukan satu tubuh hewan terhadap tubuh hewan yang lain.

Bab ini adalah tentang *perilaku* (*behaviour*)—kiat gerakan cepat yang utamanya dimanfaatkan oleh cabang mesin kelestarian yang berupa hewan. Hewan menjadi kendaraan gen yang aktif dan penuh tenaga: mesin gen. Ciri khas perilaku, sesuai pemahaman ahli biologi, adalah cepat. Tumbuhan bergerak, tapi sangat lambat. Bila dilihat dalam

film berkecepatan tinggi, tumbuhan yang merambat tampak seperti hewan yang aktif. Namun, gerak tumbuhan sesungguhnya adalah pertumbuhan yang tidak dapat diputarbalikkan. Hewan, di sisi lain, telah mengembangkan cara bergerak yang ratusan ribu kali lebih cepat. Selain itu, gerakan yang hewan lakukan dapat berbalik dan berulang secara tak terbatas.

Perangkat yang dikembangkan hewan untuk mencapai gerakan cepat adalah otot. Otot adalah mesin yang, seperti mesin uap dan mesin pembakaran internal, menggunakan energi yang tersimpan dalam bahan bakar kimia untuk menghasilkan gerakan mekanis. Perbedaannya adalah bahwa daya mekanis langsung dari otot dihasilkan dalam bentuk tegangan, bukan tekanan gas seperti dalam kasus mesin uap dan mesin pembakaran internal. Namun otot memang seperti mesin dalam hal bahwa dia acapkali mengerahkan dayanya menggunakan kawat, tuas, dan engsel. Dalam diri kita, tuasnya adalah tulang, kawatnya adalah tendon, dan engselnya persendian. Cukup banyak yang diketahui tentang persisnya kerja otot secara molekuler, tapi saya merasa persoalan yang lebih menarik adalah tentang bagaimana kontraksi otot *diatur waktunya*.

Pernakah Anda mengamati kerumitan mesin buatan, misalnya mesin pemintal atau jahit, mesin tenun, pabrik pengisian botol otomatis, atau mesin pemadat jerami? Tenaga penggeraknya datang dari luar, misalnya motor elektrik atau traktor. Tapi yang jauh lebih mencengangkan adalah pengaturan waktu kerjanya yang rumit. Katup membuka dan menutup dalam urutan yang benar, jari baja dengan cekatan mengikat simpul di seputar jerami, kemudian pada saat yang tepat pisau muncul dan langsung memotong-motong ikatan jerami. Di banyak mesin buatan, penghitungan waktu yang tepat dicapai berkat hasil penemuan yang brilian bernama poros nok atau poros bubungan. Poros itu mengubah gerakan rotasi sederhana menjadi pola operasi yang berirama dan rumit melalui roda yang berbentuk khusus atau eksentrik. Prinsip kerjanya serupa dengan kotak musik. Mesin lain seperti alat musik kalliope dan pianola menggunakan gulungan kertas atau lubang-lubang yang berpola di kartu. Baru-baru ini telah terjadi kecenderungan untuk menggantikan mekanisme pengaturan waktu yang sederhana semacam itu dengan pengatur waktu elektronik. Komputer digital adalah contoh perangkat elektronik besar dan serbaguna yang dapat digunakan untuk menghasilkan pola gerak dengan pengaturan waktu yang kompleks.

Komponen dasar mesin elektronik modern seperti komputer adalah semikonduktor, yang salah satu bentuk umumnya adalah transistor.

Mesin kelestarian tampaknya telah melampaui model kartu berlubang sekaligus poros bubungan. Alat yang digunakan untuk mengatur waktu gerak lebih mirip dengan komputer elektronik, meskipun jelas berbeda dalam pengoperasian dasarnya. Unit dasar komputer biologis, sel saraf atau neuron, memiliki cara kerja internal yang sungguh sangat berbeda dengan transistor. Memang kode yang digunakan neuron untuk berkomunikasi satu sama lain secepatnya mirip kode pulsa komputer digital, tapi neuron merupakan unit pengolahan data yang jauh lebih canggih daripada transistor. Bukannya hanya tiga tangkai koneksi dengan komponen lain, satu neuron saja dapat memiliki puluhan ribu tangkai koneksi semacam itu. Neuron lebih lambat daripada transistor, tapi lebih maju dalam hal miniaturisasi, suatu tren yang telah mendominasi industri elektronik selama dua puluh tahun terakhir. Itu tampak jelas dari fakta bahwa ada sepuluh miliar neuron di dalam otak manusia: Anda hanya bisa mengemas sekian ratus transistor ke dalam tempurung kepala.

Tumbuhan tidak memerlukan neuron karena hidup tanpa bergerak, tapi neuron ditemukan di sebagian besar kelompok hewan. Neuron boleh jadi "ditemukan" sejak awal dalam evolusi hewan dan diwarisi oleh semua kelompok, atau ditemukan kembali beberapa kali secara terpisah.

Neuron pada dasarnya adalah sel, dengan nukleus dan kromosom seperti sel-sel yang lain. Tapi dinding sel neuron terentang memanjang, tipis, seperti benang. Seringkali neuron memiliki sehelai "benang" sangat panjang yang disebut akson. Meskipun lebar akson sangat mikroskopis, panjangnya bisa bermeter-meter: ada akson yang berukuran sepanjang leher jerapah. Akson-akson biasanya terikat bersama-sama menjadi banyak untaian dalam kabel tebal yang disebut saraf. Semuanya membawa pesan dari satu bagian tubuh ke bagian lain, agak mirip dengan sistem *trunking* dalam telepon, yang mengatur banyak kanal untuk banyak pengguna. Neuron lain memiliki akson pendek dan berada di konsentrasi padat jaringan saraf yang disebut ganglia atau, bila berukuran sangat besar, otak. Fungsi otak dapat disamakan dengan fungsi komputer.<sup>1</sup> Disamakan dalam arti bahwa kedua jenis mesin itu menghasilkan pola keluaran yang rumit setelah analisis pola masukan yang juga rumit, dan setelah mengacu ke informasi yang tersimpan.



Cara utama otak memberikan kontribusi bagi keberhasilan mesin kelestarian adalah dengan mengendalikan dan mengkoordinasi kontraksi otot. Untuk melakukan itu, otak perlu kabel yang mengarah ke otot-otot dan kabel itu disebut saraf motorik. Namun cara itu hanya berujung pelestarian gen yang efektif apabila pengaturan waktu kontraksi otot memiliki suatu hubungan dengan pengaturan waktu peristiwa di dunia luar. Otot-otot rahang perlu berkontraksi hanya ketika rahang menampung sesuatu yang layak digigit, sementara otot kaki berkontraksi dalam pola lari hanya ketika ada sesuatu yang layak didekati atau di jauhi dengan berlari. Karena alasan itu, seleksi alam telah mendukung hewan-hewan yang kemudian dilengkapi dengan organ-organ indera, perangkat yang menerjemahkan pola peristiwa fisik di dunia luar menjadi kode pulsa neuron. Otak terhubung dengan organ indera—mata, telinga, kuncup pengecap, dll—melalui kabel yang disebut saraf sensorik. Cara kerja sistem sensorik sangatlah memusingkan karena sistem itu dapat melakukan tugas pengenalan pola yang jauh lebih canggih ketimbang mesin buatan manusia yang terbaik dan termahal; jika tidak demikian, juru ketik akan mubazir, dikalahkan oleh mesin pengenalan wicara atau mesin pembaca tulisan tangan. Manusia juru ketik masih diperlukan selama bertahun-tahun yang akan datang.

Bisa jadi ada masanya ketika organ-organ inderawi berkomunikasi secara kurang-lebih langsung dengan otot; bahkan anemon laut hari ini tidak jauh dari keadaan tersebut karena itu efisien untuk cara hidupnya. Tapi untuk mencapai hubungan yang lebih rumit dan tak langsung antara pengaturan waktu peristiwa di dunia luar dan pengaturan waktu kontraksi otot, dibutuhkan semacam otak sebagai perantara. Satu langkah maju evolusi adalah "penemuan" memori atau ingatan. Melalui perangkat itu, pengaturan waktu kontraksi otot dapat dipengaruhi bukan hanya oleh peristiwa pada masa lalu yang dekat, melainkan juga peristiwa pada masa lalu yang jauh. Memori, atau penyimpanan, juga merupakan bagian penting komputer digital. Memori komputer lebih bisa diandalkan ketimbang memori manusia, tapi kapasitasnya lebih kecil dan jauh lebih tak canggih dalam hal teknik penarikan informasi.

Salah satu ciri perilaku mesin kelestarian yang paling mencolok adalah seolah tampak memiliki tujuan. Dengan ini saya bukan hanya bermaksud mengatakan bahwa membantu gen hewan agar bertahan hidup adalah tindakan yang diperhitungkan dengan baik, walaupun memang demikian. Saya berbicara tentang analogi yang lebih dekat dengan perilaku manusia yang selalu hendak mencapai suatu tujuan.

Bila kita menyaksikan hewan sedang "mencari" makanan atau pasangan atau anak yang hilang, kita tak tahan untuk tidak menghubungkannya dengan perasaan subjektif yang kita alami sendiri bila berada di posisi itu. Ini bisa mencakup "keinginan" akan suatu objek, "gambaran mental" objek yang diinginkan, "sasaran", atau "tujuan yang dapat dipandang". Masing-masing kita mengetahui, dari bukti introspeksi kita sendiri, bahwa setidaknya dalam satu mesin kelestarian modern, keberadaan tujuan itu mengembangkan ciri yang kita sebut "kesadaran" (*consciousness*). Saya bukanlah seorang filsuf yang cukup fasih untuk membahas apa makna kesadaran, tapi untungnya itu tak penting bagi tujuan kita saat ini karena mudah saja untuk bicara tentang mesin yang berperilaku *seolah* termotivasi oleh tujuan, dan membiarkan pertanyaan tentang apakah mesin itu sungguh sadar tetap tak terjawab. Mesin-mesin itu pada dasarnya sangat sederhana, dan prinsip-prinsip perilaku yang bertujuan namun tak sadar sangat lazim dalam ilmu teknik. Contoh klasiknya, mesin uap Watt.

Prinsip dasar yang terlibat disebut umpan balik negatif (*negative feedback*), yang wujudnya beraneka ragam. Pada umumnya yang terjadi adalah yang berikut. "Mesin bertujuan" (*purpose machine*), yaitu mesin yang berperilaku seolah-olah punya tujuan yang disadari, dilengkapi dengan sejenis alat ukur yang mengukur kesenjangan antara kondisi saat ini dan kondisi "yang diinginkan". Mesin itu dibangun sedemikian rupa sehingga semakin besar kesenjangan itu, semakin keras pula dia bekerja. Dengan cara itu, secara otomatis, mesin akan cenderung mengecilkan kesenjangan—inilah mengapa sebutannya umpan balik *negatif*—dan bisa berhenti bekerja setelah keadaan "yang diinginkan" tercapai. Mesin uap Watt terdiri atas sepasang bola yang diputar-putar oleh uapnya. Setiap bola berada di ujung lengan berengsel. Semakin cepat bola berputar, semakin gaya sentrifugal mendorong lengan menuju posisi horizontal, kecenderungan yang dilawan oleh gravitasi. Lengan-lengan itu terhubung ke katup pengatur uap yang masuk ke dalam mesin, sedemikian rupa sehingga uap akan terhalang kalau lengan mendekati posisi horizontal. Jadi, jika mesin bekerja terlalu cepat, sebagian uap akan terhalang dan mesin akan cenderung melambat. Jika mesin terus melambat, katup akan secara otomatis mengalirkan uap dan dia akan menjadi cepat lagi. Mesin bertujuan seperti ini sering bergoyang-goyang karena kinerja yang berlebihan dan tenggang waktu (*time-lag*), dan pekerjaan insinyur mencakup pembuatan perangkat pelengkap untuk mengurangi goyangan itu.

Bagi mesin Watt, keadaan "yang diinginkan" adalah kecepatan rotasi tertentu. Jelas, mesin itu tidak menginginkannya secara sadar. "Tujuan"-nya mesin semata-mata didefinisikan sebagai keadaan yang cenderung dituju. Mesin bertujuan yang modern menggunakan perluasan prinsip-prinsip dasar seperti umpan balik negatif untuk mencapai perilaku "seperti hidup" (*lifelike*) yang lebih kompleks. Peluru kendali, misalnya, tampak seperti aktif mencari sasaran. Begitu sasaran berada dalam jangkauan, peluru kendali terlihat mengejar sasaran itu dengan memperhitungkan upaya sasaran mengelak dan menghindar, dan terkadang bahkan "memprediksi" atau "mengantisipasi" gerak sasaran. Rinciannya tak perlu dibahas di sini. Perilaku peluru kendali melibatkan beragam jenis umpan balik negatif, "umpan maju" (*feed-forward*), dan prinsip-prinsip lain yang sangat dipahami para insinyur dan yang kini diketahui terlibat secara luas dalam kerja tubuh makhluk hidup. Tidak perlu diduga ada sesuatu yang menyerupai kesadaran, walaupun orang awam, menyaksikan perilaku rudal yang seolah penuh pertimbangan dan bertujuan, bisa tak percaya bahwa benda itu tidak berada di bawah kendali langsung pilot manusia.

Ada kesalahpahaman umum bahwa, karena mesin seperti peluru kendali awalnya dirancang dan dibangun oleh manusia sadar, maka peluru itu pastilah betul-betul di bawah kontrol langsung manusia sadar. Varian lain sesat pikir itu adalah "komputer tidak sungguh-sungguh bermain catur karena mesin itu hanya dapat melakukan apa yang diperintahkan oleh manusia yang mengoperasikannya". Perlu kita pahami sesat pikir tersebut karena mempengaruhi pemahaman kita tentang pengertian bagaimana gen dapat dikatakan "mengontrol" perilaku. Catur komputer merupakan contoh yang cukup baik untuk menyampaikan pokok pemikiran itu. Jadi saya akan membahasnya secara singkat.

Komputer belum bermain catur sebaik Grand Master manusia, tapi telah mencapai standar amatir yang baik. Lebih tepatnya, kita mesti mengatakan bahwa *program* telah mencapai standar amatir yang baik, karena program permainan catur tidak rewel dengan fisik komputer yang digunakan untuk mengeksekusi keterampilannya. Lalu apa peranan manusia pemrogram? *Pertama*, dia sama sekali tidak memanipulasi komputer setiap saat ibarat dalang memainkan wayang. Itu namanya curang. Dia membuat program, meletakkan program di dalam komputer, dan program itu pun berjalan sendiri: tidak ada lagi intervensi manusia, kecuali lawan yang mengetikkan langkah bidaknya sendiri. Apakah si

pemrogram mungkin mengantisipasi semua langkah yang mungkin dan menyediakan daftar panjang berisi langkah-langkah yang baik, setiap langkah untuk setiap kemungkinan? Hampir bisa dipastikan tidak, karena jumlah probabilitas langkah catur begitu banyak sehingga sebelum daftar itu bisa dilengkapi dunia akan lebih dulu kiamat. Karena alasan yang sama, komputer tidak mungkin bisa diprogram untuk mengujicoba "dalam pikirannya" setiap langkah yang mungkin dan semua langkah tindak lanjut yang mungkin, hingga dia menemukan strategi kemenangan. Ada lebih banyak kemungkinan permainan catur ketimbang jumlah atom di galaksi kita. Maka, sekian saja tentang non-solusi remeh-temeh bagi masalah pemrograman komputer untuk bermain catur. Catur sesungguhnya merupakan masalah yang luar biasa sulit dan tidaklah mengherankan bahwa program-program yang terbaik belum mencapai status Grand Master.

Peran sesungguhnya seorang pemrogram lebih seperti peran ayah yang mengajari anaknya bermain catur. Pemrogram memberitahu komputer langkah-langkah dasar permainan, tidak secara terpisah untuk setiap posisi awal yang mungkin, tapi berupa aturan-aturan yang disampaikan secara singkat. Pemrogram tidak secara harfiah mengatakan dalam bahasa biasa bahwa "menteri melangkah diagonal", tapi dia mengatakan sesuatu yang secara matematis sama dengan itu, misalnya, walaupun lebih singkat: "Koordinat baru menteri diperoleh dari koordinat lama, dengan menambahkan konstanta yang sama, meski tidak harus dengan tanda plus/minus yang sama, ke koordinat  $x$  lama maupun koordinat  $y$  lama". Kemudian dia mungkin memprogram beberapa "saran", yang ditulis dalam jenis bahasa matematis atau bahasa logis yang sama, tapi dalam istilah manusia sepadan dengan petunjuk seperti "jangan membiarkan rajamu tak terjaga", atau trik-trik berguna seperti sapuan ganda dengan kuda (*forking*). Perinciannya luar biasa menarik tapi kita akan terbawa terlalu jauh. Yang penting, ketika bermain, komputer itu berjalan sendiri dan tidak mendapatkan bantuan dari penciptanya. Yang bisa dilakukan pemrogram adalah mengatur komputer sebaik mungkin *sebelumnya*, dengan keseimbangan yang tepat antara daftar pengetahuan yang spesifik dan petunjuk mengenai strategi serta teknik permainan.

Gen juga mengontrol perilaku mesin kelestariannya, bukan secara langsung seperti dalang, melainkan secara tak langsung seperti pemrogram komputer. Yang bisa dilakukan gen adalah mempersiapkan segalanya terlebih dahulu; kemudian mesin kelestarian hidup sendiri

dan gen hanya dapat duduk pasif di dalamnya. Mengapa gen begitu pasif? Mengapa gen tidak mengambil kendali dan mengambil alih sepanjang waktu? Jawabannya adalah gen tidak bisa, karena masalah tenggang waktu. Ini paling baik diperlihatkan oleh analogi lain yang diambil dari fiksi ilmiah. Drama televisi dan novel *A for Andromeda* karya Fred Hoyle dan John Elliot adalah kisah yang mengasyikkan dan, seperti semua fiksi sains yang baik, didasari beberapa poin sains menarik. Anehnya, karya itu hampir tidak menyebutkan secara eksplisit pokok-pokok pemikiran paling penting yang mendasarinya tersebut. Saya berharap para penulisnya tidak akan keberatan jika saya membeberkannya di sini.

Ada suatu peradaban 200 tahun cahaya jauhnya, di rasi bintang Andromeda.<sup>2</sup> Penghuninya ingin menyebarkan budaya ke dunia-dunia yang jauh. Bagaimana cara terbaik untuk melakukannya? Perjalanan langsung sama sekali tidak bisa dilakukan. Kecepatan cahaya berlaku sebagai batasan teoretis tertinggi untuk gerak berpindah dari satu tempat ke tempat lain di alam semesta, sedangkan pertimbangan mekanis memberlakukan batasan yang jauh lebih rendah pada praktiknya. Lagi pula, bisa jadi tidak semua dunia layak dikunjungi, dan bagaimana mengetahui arah mana untuk dituju? Radio adalah cara yang lebih baik untuk berkomunikasi dengan seluruh alam semesta, karena jika ada cukup daya untuk menyiarkan sinyal Anda ke segala arah, bukan satu arah saja, Anda akan menjangkau sejumlah besar dunia (jumlahnya meningkat sebanding dengan kuadrat jarak perjalanan sinyal itu). Gelombang radio bergerak dalam kecepatan cahaya, yang berarti sinyalnya membutuhkan waktu 200 tahun untuk mencapai Bumi dari Andromeda. Masalahnya, dengan jarak semacam itu Anda tidak akan pernah bisa mengadakan percakapan. Bahkan jika Anda mengabaikan fakta bahwa setiap pesan berikutnya dari Bumi akan dikirimkan oleh orang-orang yang terpisah dua belas generasi, sia-sia saja mengupayakan komunikasi melewati jarak sejauh itu.

Permasalahan itu akan bertambah serius bagi kita: dibutuhkan sekitar empat menit bagi gelombang radio untuk melakukan perjalanan antara Bumi dan Mars. Tak diragukan bahwa penjelajah antariksa harus berubah dari cara bicara yang biasa, yaitu dalam kalimat pendek secara bergantian, dan harus menggunakan senandika atau monolog yang panjang; lebih seperti surat daripada percakapan. Sebagai contoh lain, Roger Payne menunjukkan bahwa akustik laut memiliki sifat yang khas, artinya "lagu" paus yang sangat lantang secara teoretis dapat terdengar

hingga di seluruh dunia asalkan paus itu berenang di kedalaman tertentu. Tidak diketahui apakah paus memang berkomunikasi satu sama lain dengan rentang jarak yang sangat jauh, tapi jika ya, mereka pastilah menghadapi kesulitan seperti dengan penjelajah antariksa di Mars. Kecepatan suara dalam air sedemikian rupa sehingga dibutuhkan hampir dua jam bagi lagu itu untuk melintasi Samudera Atlantik dan bagi balasannya untuk diterima. Saya mengajukan itu sebagai penjelasan bagi fakta bahwa sebagian paus melantunkan solilokui terus-menerus, tanpa mengulang, selama delapan menit. Kemudian mereka kembali ke awal lagu dan mengulanginya berkali-kali, dengan tiap siklus berlangsung selama delapan menit.

Pada penghuni Andromeda dalam kisah di atas melakukan hal yang sama. Karena tidak ada gunanya menunggu jawaban, mereka mengumpulkan segala sesuatu yang ingin mereka sampaikan ke dalam pesan besar yang tak terputus, kemudian menyiarkannya ke antariksa, berulang-ulang, tiap beberapa bulan. Namun pesan mereka sangat berbeda dengan pesan paus. Pesan penghuni Andromeda terdiri atas kode instruksi untuk membangun dan memprogram suatu komputer raksasa. Tentu saja instruksi itu tidak dalam bahasa manusia, tapi hampir semua kode dapat dipecahkan oleh kriptografer andal, terutama jika para perancang kode ingin agar kode itu mudah dipecahkan. Sesudah diterima oleh teleskop radio Jodrell Bank, pesan itu akhirnya diterjemahkan, kemudian komputer dibangun dan programnya dijalankan. Hasilnya hampir bencana bagi umat manusia karena niat penghuni Andromeda tidaklah seluruhnya altruistik dan komputer itu sedang dalam perjalanan menguasai seluruh dunia sebelum pahlawan kita menghancurkannya dengan kapak.

Dari sudut pandang kita, pertanyaan menariknya adalah dalam pengertian apa penghuni Andromeda dapat dikatakan memanipulasi peristiwa di Bumi? Mereka tidak punya kendali langsung sepanjang waktu terhadap apa yang dilakukan komputer itu; mereka bahkan tidak punya cara untuk mengetahui bahwa komputer itu telah dirakit karena informasi itu akan memerlukan 200 tahun untuk sampai ke tangan mereka. Keputusan dan tindakan komputer sepenuhnya berdiri sendiri. Komputer itu bahkan tidak bisa bertanya ke perancangannya untuk meminta petunjuk kebijakan umum. Semua instruksinya harus disertakan sejak awal karena adanya rintangan waktu 200 tahun. Pada prinsipnya, komputer itu diprogram mirip seperti komputer pemain catur, tapi dengan keluwesan dan kapasitas yang lebih besar untuk

menyerap informasi lokal. Itu karena programnya harus dirancang bukan hanya untuk bekerja di Bumi, melainkan juga di setiap dunia yang memiliki teknologi maju, namun kondisinya tidak dapat diketahui oleh penghuni Andromeda.

Sama seperti penghuni Andromeda yang harus memiliki komputer di Bumi untuk mengambil keputusan harian demi kepentingan mereka, gen kita juga harus membangun otak. Namun, gen bukanlah penghuni Andromeda yang mengirimkan instruksi dalam bentuk kode; gen adalah instruksi itu sendiri. Alasan mengapa gen tidak bisa menggerakkan kita secara langsung juga sama: tenggang waktu. Gen bekerja dengan mengendalikan sintesis protein. Itu cara ampuh untuk memanipulasi dunia, tapi jalannya lambat. Dibutuhkan berbulan-bulan untuk perlahan-lahan mengatur protein guna membangun embrio. Di sisi lain, perilaku merupakan gerak cepat. Perilaku terjadi pada skala waktu bukan bulan, melainkan detik dan sepersekian detik. Sesuatu terjadi di dunia, burung terbang rendah, gemerisik rumput menyibak keberadaan mangsa, dan dalam sekian milidetik sistem saraf berderak dalam aksi, otot melompat, dan nyawa suatu hewan terselamatkan—atau hilang. Gen tidak memiliki reaksi seketika seperti itu. Seperti para penghuni Andromeda, gen hanya dapat melakukan yang terbaik *sebelumnya* dengan membangun komputer eksekutif yang bekerja cepat bagi mereka dan memprogramnya lebih dulu dengan aturan serta "masukan" untuk mengatasi peristiwa sebanyak yang dapat "diantisipasi". Namun kehidupan, seperti permainan catur, memberi terlalu banyak kemungkinan peristiwa untuk diantisipasi. Seperti pembuat program catur, gen harus "menginstruksikan" mesin kelestariannya bukan dalam rincian khusus, melainkan dalam bentuk strategi dan trik hidup yang umum.<sup>3</sup>

J.Z. Young mengatakan bahwa gen harus mengerjakan tugas yang setara dengan prediksi. Ketika embrio mesin kelestarian sedang dibangun, masalah dan ancaman bahaya hidupnya terletak pada masa depan. Siapa yang bisa mengatakan karnivora apa yang merangkak di balik semak di belakangnya atau mangsa gesit apa yang akan melesat dengan pola zigzag? Manusia peramal tidak bisa, gen pun tidak. Namun beberapa prediksi umum dapat dihasilkan. Gen beruang kutub dapat secara aman memperkirakan bahwa masa depan mesin kelestariannya yang belum dilahirkan adalah masa depan yang dingin. Gen tidak memikirkannya sebagai ramalan, gen tidak berpikir sama sekali: gen sekadar merancang lapisan rambut tebal karena itulah yang selalu dilakukan gen itu dalam tubuh-tubuh sebelumnya dan itulah sebabnya

gen beruang kutub masih ada di dalam lumbung gen. Gen itu juga memprediksi bahwa tanah akan bersalju dan prediksi itu mewujudkan dalam pembuatan lapisan rambut berwarna putih yang menjadi penyamaran bagi hewan itu. Jika iklim kawasan Artika berubah sedemikian cepat sehingga bayi beruang kutub mendapati dirinya terlahir di gurun tropis, prediksi gen akan salah dan dia akan membayar akibatnya. Si beruang muda akan mati dan gen di dalamnya pun demikian.

Prediksi dalam dunia yang kompleks adalah persoalan untung-untungan. Setiap keputusan yang diambil oleh mesin kelestarian adalah perjudian. Urusan gen adalah memprogram otak sebelumnya sehingga rata-rata otak mengambil keputusan yang benar. Mata uang yang digunakan dalam kasino evolusi adalah kelangsungan hidup, khususnya kelangsungan hidup gen, tapi untuk banyak tujuan kelangsungan hidup individu merupakan pendekatan yang dapat diterima. Jika Anda turun ke kolam untuk minum, maka risiko Anda dimangsa hewan buas yang hidup dengan mengintai buruan di sekitar kolam itu meningkat. Jika Anda tidak turun ke kolam, maka Anda akan meninggal karena kehausan. Akan selalu ada risiko di setiap pilihan yang Anda ambil dan Anda harus mengambil keputusan yang memaksimalkan peluang kelangsungan hidup gen Anda dalam jangka panjang. Mungkin keputusan terbaik adalah menunda minum hingga Anda benar-benar haus lalu Anda pergi dan minum sebanyak-banyaknya hingga tak haus lagi untuk waktu yang lama. Dengan demikian Anda mengurangi kunjungan ke kolam air, tapi Anda harus menghabiskan waktu lama dengan kepala tertunduk ketika akhirnya minum. Alternatifnya, taruhan terbaiknya bisa juga minum sedikit-sedikit dan sering, menyeruput seteguk secepat kilat sambil lari melewati kolam air. Mana strategi bertaruh yang paling baik bergantung bermacam-macam hal yang rumit, terutama kebiasaan berburu para pemangsa, yang dengan sendirinya berevolusi agar menjadi efisien dan maksimal dari sudut pandang mereka. Perhitungan atas berbagai kemungkinan harus dilakukan. Tapi, tentu saja, kita tak harus berpikir bahwa hewan-hewan membuat perhitungan secara sadar. Yang harus dipercaya adalah bahwa individu-individu, yang gennya membangun otak sedemikian rupa sehingga otak itu cenderung memutuskan dengan tepat, alhasil lebih mungkin bertahan hidup, dan dengan demikian lebih mungkin menyebarkan gen yang sama.



Kita dapat membawa kiasan perjudian lebih jauh. Seorang penjudi mesti memikirkan tiga kuantitas utama: taruhan, peluang, dan hadiah. Jika hadiahnya sangat besar, penjudi itu bersiap untuk mengajukan taruhan besar. Seorang penjudi yang mempertaruhkan segala yang dia punya dalam satu lemparan tunggal bersiaga untuk memperoleh keuntungan besar. Dia juga siap rugi besar, tapi rata-rata petaruh besar tak lebih baik ataupun lebih buruk nasibnya dibanding pemain lain yang bermain untuk memenangkan taruhan kecil. Perbandingannya yang sepadan adalah antara spekulan dan investor yang bermain aman di pasar saham. Dalam beberapa hal, pasar saham adalah analogi yang lebih baik daripada kasino lantaran kasino sengaja diakali untuk menguntungkan bandar (yang berarti petaruh besar rata-rata akan berakhir lebih miskin ketimbang petaruh kecil; dan petaruh kecil lebih miskin ketimbang mereka yang tidak berjudi sama sekali. Tapi ini karena alasan yang tidak berhubungan dengan pembahasan kita). Dengan mengabaikan rekayasa bandar itu, baik permainan taruhan besar maupun taruhan kecil tampak masuk akal. Apakah ada hewan penjudi yang bermain dengan taruhan besar dan yang lain yang bermain secara lebih konservatif? Dalam Bab 9 kita akan melihat bahwa pejantan kerap digambarkan sebagai penjudi dengan risiko tinggi dan taruhan tinggi sementara betina sebagai investor yang bermain aman, terutama di spesies yang berpoligami yang pejantannya bersaing berebut betina. Para naturalis yang membaca buku ini mungkin bisa memikirkan spesies mana yang dapat digambarkan sebagai pemain berisiko tinggi dan bertaruh besar, serta spesies lain yang bermain secara lebih konservatif. Saya sekarang kembali ke tema yang lebih umum tentang bagaimana gen membuat "prediksi" tentang masa depan.

Satu cara bagi gen agar dapat memecahkan masalah pembuatan prediksi di lingkungan yang agak tak terduga adalah dengan merancang kapasitas belajar. Di sini, program itu bisa mengambil wujud instruksi berikut kepada mesin kelestarian: "Berikut ini adalah daftar hal-hal yang didefinisikan sebagai kenikmatan: rasa manis di mulut, orgasme, suhu sedang, anak yang tersenyum. Dan ini adalah daftar hal-hal tak nikmat: berbagai macam rasa sakit, mual, perut kosong, anak yang menjerit-jerit. Jika Anda kebetulan harus melakukan sesuatu yang diikuti oleh salah satu hal tak nikmat, jangan lakukan lagi, tapi di sisi lain ulangi lagi tindakan yang diikuti dengan kenikmatan." Keuntungan pemograman semacam itu adalah memangkas jumlah aturan rinci yang harus dirancang di program asli; dan juga mampu mengatasi perubahan

lingkungan yang tidak bisa diprediksi secara rinci sejak awal. Di sisi lain, prediksi tertentu tetap harus dibuat. Dalam contoh kita, gen memprediksi bahwa rasa manis di mulut dan orgasme itu "baik" dalam arti bahwa makan gula dan bersanggama cenderung bermanfaat bagi kelangsungan hidup gen. Kemungkinan sakarin (gula buatan) dan masturbasi tidak diantisipasi oleh gen menurut contoh itu; demikian pula bahaya konsumsi gula berlebihan yang tersedia di lingkungan kita dalam jumlah sangat besar yang tak alami.

Strategi pembelajaran telah digunakan dalam beberapa program permainan catur komputer. Program-program itu bekerja semakin baik sesudah makin banyak bermain melawan manusia atau komputer lainnya. Meskipun dilengkapi dengan seperangkat aturan dan taktik, mereka juga memiliki kecenderungan acak yang dirancang di dalam prosedur pengambilan keputusan. Mereka merekam keputusan masa lalu, dan setiap kali memenangkan pertandingan, mereka meningkatkan bobot taktik yang dipakai sebelum terjadi kemenangan. Dengan demikian, kali berikutnya mereka akan sedikit lebih cenderung untuk menggunakan taktik serupa.

Salah satu metode yang paling menarik dalam memprediksi masa depan adalah simulasi. Jika seorang jenderal ingin tahu apakah rencana militer tertentu akan lebih baik daripada alternatifnya, maka dia punya masalah prediksi. Ada hal-hal yang tidak diketahui dalam cuaca, semangat pasukannya sendiri, dan kemungkinan serangan balik musuh. Satu cara untuk mencari tahu apakah rencana itu ampuh adalah dengan mencoba melaksanakannya dan mengamati hasilnya, tapi menggunakan uji coba untuk semua perencanaan yang terbayangkan bukanlah sesuatu yang masuk akal, karena jumlah prajurit muda yang siap mati "demi membela tanah air" terbatas dan kemungkinan rencana sangatlah banyak. Lebih baik menguji berbagai rencana dengan menggunakan geladi daripada dengan langsung mempertaruhkan nyawa orang. Uji coba itu bisa jadi berwujud latihan pertempuran skala penuh antara "Utara" dan "Selatan" dengan menggunakan amunisi kosong, tapi bahkan latihan seperti itu memakan biaya besar dan waktu yang panjang. Permainan perang yang lebih hemat bisa dijalankan dengan tentara timah dan tank mainan yang ditempatkan di permukaan peta besar.

Sekarang, komputer mengambil alih sebagian besar fungsi simulasi, bukan hanya dalam strategi militer, melainkan di segala bidang di mana prediksi masa depan dibutuhkan; bidang-bidang seperti ekonomi,

sosiologi, ekologi, dan banyak lainnya. Tekniknya bekerja seperti berikut. Model suatu aspek dunia dibuat di komputer. Ini bukan berarti bahwa jika Anda membongkar komputer Anda akan melihat miniatur kecil di dalamnya, dengan bentuk yang sama seperti objek yang disimulasikan. Komputer pemain catur tidak punya "gambaran mental" di dalam memori yang berbentuk papan catur dengan bidak-bidak di atasnya. Papan catur dan posisi bidak akan diwakili oleh daftar angka kode elektronik. Bagi kita, peta adalah model suatu bagian dunia dalam skala miniatur, dijadikan dua dimensi. Di dalam komputer, peta direpresentasikan oleh daftar kota dan tempat-tempat lain, masing-masing dengan dua angka—koordinat lintang dan bujurnya. Namun tidak masalah bagaimana rupa model dunia di dalam benak komputer, asalkan dapat dioperasikan, dimanipulasi, dipakai menjalankan percobaan, dan dilaporkan kembali kepada operator manusia dalam bahasa yang bisa mereka mengerti. Melalui simulasi, kita bisa mengetahui apakah akan menang atau kalah dalam pertempuran uji coba, apakah pesawat simulasi bisa terbang atau jatuh, dan apakah kebijakan ekonomi simulasi berujung kemakmuran atau kehancuran. Dalam setiap kasus, seluruh proses terjadi di dalam komputer dalam secuplik waktu dari yang dibutuhkan dalam kehidupan nyata. Tentu saja, ada model dunia yang baik dan yang buruk, dan yang baik pun hanyalah perkiraan. Simulasi sebanyak apa pun tak dapat memprediksi persisnya apa yang akan terjadi dalam kenyataan, tapi simulasi yang baik jauh lebih mending ketimbang uji coba yang buta. Simulasi dapat disebut juga sebagai ujicoba yang diwakilkan (*vicarious trial and error*), istilah yang sayangnya ditemukan oleh para ahli psikologi yang membuat percobaan dengan tikus.

Jika simulasi adalah gagasan yang sangat bagus, maka kita mungkin berpikir bahwa mesin kelestarian mestinya telah menemukannya terlebih dulu. Lagi pula, mesin itu menciptakan banyak teknik rekayasa manusia yang lain jauh sebelum kita hadir: lensa fokus dan reflektor parabola, analisis frekuensi gelombang suara, pengendali motor servo, sonar, penyimpanan sementara untuk informasi masuk, dan banyak lagi lainnya yang tak terhitung jumlahnya dan begitu panjang istilahnya, serta tak penting untuk dirinci. Bagaimana dengan simulasi? Bila Anda sendiri menghadapi keputusan yang sulit dan melibatkan banyak kemungkinan peristiwa yang tidak diketahui pada masa depan, Anda memasuki se bentuk simulasi. Anda *membayangkan* apa yang akan terjadi jika Anda menjalani setiap alternatif yang Anda punya. Anda

membangun model di kepala Anda, bukan tentang segala sesuatu yang ada di dunia, melainkan tentang serangkaian entitas terbatas yang menurut Anda sepertinya relevan. Bisa jadi Anda melihatnya dengan sangat jelas, atau bisa jadi Anda melihat dan memanipulasi abstraksinya dengan gaya tertentu. Dalam kedua kasus itu, tidak mungkin bahwa di suatu tempat di otak Anda, terdapat model sungguhan peristiwa yang Anda bayangkan. Namun, sama seperti dengan komputer, rincian tentang bagaimana otak Anda menggambarkan model dunianya tak terlalu penting dibandingkan fakta bahwa otak mampu memprediksi kemungkinan peristiwa-peristiwa. Mesin kelestarian yang dapat membuat simulasi masa depan melompat lebih maju ketimbang mesin kelestarian yang hanya bisa belajar berdasarkan coba-coba (*trial and error*). Masalahnya coba-coba yang benar adalah boros waktu dan tenaga. Masalahnya coba-coba yang salah adalah sering berakibat fatal. Simulasi lebih aman sekaligus lebih cepat.

Evolusi kemampuan simulasi tampaknya berpuncak di kesadaran subjektif (*subjective consciousness*). Mengapa itu harus terjadi, bagi saya, merupakan misteri terbesar yang dihadapi biologi modern. Tidak ada alasan untuk menganggap bahwa komputer elektronik sadar ketika menjalankan simulasi sesuatu, meski harus kita akui bisa saja kelak komputer akan memiliki kesadaran. Mungkin kesadaran bangkit ketika simulasi dunia oleh otak menjadi sedemikian purna sehingga harus menyertakan model dirinya sendiri.<sup>4</sup> Jelas, tubuh dan organ mesin kelestarian harus menjadi bagian-bagian penting simulasi dunianya; mungkin untuk alasan yang sama, simulasi itu sendiri bisa dianggap sebagai bagian dunia yang akan disimulasikan. Kata lain untuknya mungkin memang "kesadaran diri" (*self-awareness*), tapi menurut saya itu bukan penjelasan yang sepenuhnya memuaskan tentang evolusi kesadaran; sebagian karena penjelasan itu melibatkan regresi yang tak berkesudahan—jika ada modelnya model, mengapa tidak ada modelnya modelnya model...?

Apapun masalah filosofis yang diajukan oleh kesadaran, untuk keperluan kisah ini, kesadaran dapat dianggap sebagai titik puncak kecenderungan evolusioner menuju emansipasi mesin kelestarian sebagai eksekutif pengambil keputusan; terbebas dari belenggu tuannya, gen. Otak bukan hanya bertanggung jawab atas urusan kegiatan sehari-hari mesin kelestarian, melainkan juga telah menguasai kemampuan untuk memprediksi masa depan dan bertindak sesuai dengan prediksi itu. Otak bahkan memiliki kemampuan untuk memberontak terhadap

perintah gen, misalnya menolak punya anak sebanyak yang dia mampu. Namun dalam hal ini manusia adalah kasus yang sangat khusus.

Apakah kaitan semua itu dengan altruisme dan egoisme? Saya sedang mencoba untuk membangun gagasan bahwa perilaku hewan, baik altruistis ataupun egois, berada di bawah kendali gen dalam arti tak langsung, walaupun sangat kuat. Dengan mengatur bagaimana mesin kelestarian dan sistem sarafnya mesti dibangun, gen mengarahkan kekuasaan tertinggi atas perilaku. Namun, keputusan sepanjang waktu tentang apa yang harus dilakukan selanjutnya diambil oleh sistem saraf. Gen adalah pembuat kebijakan utama; otak adalah eksekutif. Namun, seiring otak semakin berkembang, dia mengambil alih lebih banyak dan lebih banyak lagi pengambilan keputusan yang aktual, menggunakan trik seperti pembelajaran dan simulasi dalam melakukannya. Kesimpulan logis untuk tren evolusi ini, yang belum dicapai oleh spesies lain, adalah bahwa gen memberikan seperangkat instruksi kebijakan umum kepada mesin kelestarian: lakukan apa pun yang Anda pikir paling baik supaya kita tetap hidup.

Analogi dengan komputer dan pengambilan keputusan oleh manusia boleh-boleh saja. Namun sekarang kita harus kembali ke Bumi dan mengingat bahwa evolusi sebenarnya terjadi dalam tahap demi tahap melalui perbedaan kelangsungan hidup gen-gen di lumbung gen. Oleh karena itu, agar pola perilaku—altruistis atau egois—berevolusi, gen "untuk" perilaku tersebut perlu lebih berhasil bertahan hidup dalam lumbung gen ketimbang gen saingan atau alel "untuk" perilaku yang berbeda. Gen untuk perilaku altruistis berarti setiap gen yang mempengaruhi perkembangan sistem saraf sedemikian rupa sehingga membuatnya cenderung berperilaku altruistis.<sup>5</sup> Apakah ada bukti eksperimental untuk pewarisan genetis perilaku altruistis? Tidak, tapi itu tak mengherankan karena penelitian terhadap genetika perilaku sangat sedikit. Izinkan saya menceritakan satu penelitian terhadap pola perilaku yang kebetulan tidak jelas-jelas altruistis, tapi cukup kompleks sehingga sangat menarik. Ini berguna sebagai model tentang bagaimana perilaku altruistis mungkin diwariskan.

Lebah madu menderita penyakit infeksi yang disebut *foul brood*. Penyakit ini menyerang larva di dalam sel sarang. Di antara berbagai galur lebah domestik yang dibudidayakan oleh peternak lebah, sebagian lebih berisiko kena *foul brood* dibanding yang lain, dan ternyata perbedaan antar-galur, setidaknya dalam beberapa kasus, terletak di perilaku. Ada yang disebut galur higienis, yang cepat membasmi wabah

dengan mengisolasi larva yang terinfeksi, menariknya dari sel, dan melemparkannya ke luar sarang. Galur yang rentan penyakit ini tidak mempraktikkan pembunuhan bayi dengan alasan higienis. Perilaku yang muncul dalam tindakan higienis di atas cukup rumit. Para pekerja harus menemukan sel berisi larva yang terjangkit, melepaskan tutup lilin dari sel, mengeluarkan larva, menariknya melalui pintu sarang, dan membuangnya ke tumpukan sampah.

Melakukan percobaan genetika dengan lebah adalah urusan yang cukup rumit karena berbagai alasan. Lebah pekerja sendiri biasanya tidak bereproduksi sehingga Anda harus melakukan pembuahan silang antara ratu lebah dari satu galur dengan lebah pejantan dari galur lain, kemudian melihat perilaku para lebah pekerja keturunannya. Itulah yang dilakukan W.C. Rothenbuhler. Rothenbuhler menemukan bahwa seluruh generasi hibrida pertama adalah galur non-higienis: perilaku higienis induk mereka tampaknya lenyap. Namun, sesungguhnya gen higienis itu masih ada, hanya saja bersifat resesif seperti gen manusia untuk mata biru. Saat Rothenbuhler "menyilangkan balik" (*back-cross*) hibrida generasi pertama dengan galur higienis murni (lagi-lagi, tentu menggunakan lebah ratu dan lebah pejantan), dia memperoleh hasil yang paling apik. Anak-anak koloni lebah itu terbagi ke dalam tiga kelompok. Kelompok pertama menunjukkan perilaku higienis yang sempurna; yang kedua tidak menunjukkan perilaku higienis sama sekali; dan yang ketiga hanya setengah higienis. Kelompok terakhir ini membuka tutup segel lilin tempayak yang sakit, tapi tidak menindaklanjuti dan membuang si tempayak. Rothenbuhler menduga bahwa mungkin ada dua gen yang terpisah, satu gen untuk membuka tutup lilin dan satu lagi gen untuk membuang. Galur higienis yang normal memiliki kedua gen itu sedangkan galur yang rentan memiliki alel, gen pesaing, keduanya. Hibrida yang hanya setengah jalan mungkin memiliki gen pembuka tutup lilin (berdosis ganda), tapi tidak memiliki gen pembuang. Rothenbuhler menduga bahwa kelompok lebah eksperimentalnya yang tampaknya benar-benar non-higienis mungkin mencakup subkelompok yang memiliki gen pembuang, tapi tidak dapat menampilkannya karena mereka tidak memiliki gen pembuka tutup lilin. Dia memastikan itu secara elegan dengan membuka segel lilinnya sendiri. Benar saja, setengah dari lebah non-higienis kemudian menunjukkan perilaku membuang tempayak seperti biasanya.<sup>6</sup>

Cerita di atas menggambarkan sejumlah pokok gagasan penting yang muncul di bab sebelumnya. Tampak bahwa kita boleh-boleh saja

bicara mengenai "gen untuk perilaku ini dan itu" bahkan jika kita tidak tahu sedikit pun tentang rantai kimia sebab-akibat embrionik yang muncul dari gen dan berujung di perilaku. Rantai sebab-akibat itu bahkan dapat melibatkan pembelajaran. Sebagai contoh, bisa jadi gen pembuka tutup lilin menjalankan pengaruhnya dengan membuat lebah doyan makan lilin yang terinfeksi. Ini berarti, menurut lebah, memakan penutup lilin yang menutupi korban penyakit adalah sesuatu yang nikmat sehingga mereka akan cenderung mengulangnya. Bahkan jika cara kerja gen itu memang demikian, gen itu tetaplah merupakan gen "membuka penutup", asalkan, selama faktor lain tetap sama, lebah yang memiliki gen tersebut akan membuka penutup lilin sementara lebah yang tidak memilikinya tidak akan melakukan hal tersebut.

Kedua, hasil tadi menggambarkan fakta bahwa gen "bekerja sama" dalam memberi pengaruh terhadap perilaku mesin kelestarian komunal. Gen yang membuang larva tidak akan berguna kecuali jika disertai oleh gen yang membuka segel lilin, dan sebaliknya. Namun, percobaan genetika menunjukkan sama jelasnya bahwa dua gen itu pada prinsipnya terpisah dalam perjalanan mereka dari generasi ke generasi. Dalam hal tugas mereka yang bermanfaat, Anda dapat menganggap mereka sebagai unit tunggal yang bekerja sama, tapi sebagai gen yang bereplikasi mereka adalah dua agen yang bebas dan independen.

Untuk keperluan perdebatan, spekulasi tentang gen "untuk" melakukan beragam hal itu perlu. Jika saya bicara, misalnya, tentang gen hipotetis "untuk menyelamatkan rekan yang tenggelam", dan menurut Anda konsep seperti itu sukar dipercaya, ingatlah kisah tentang lebah higienis. Ingatlah bahwa kita tidak bicara tentang gen sebagai penyebab utama tunggal segala kontraksi otot yang kompleks, integrasi sensorik, dan bahkan keputusan sadar, yang terlibat dalam penyelamatan seseorang yang tenggelam. Kita tidak sedang bicara tentang persoalan apakah pengaruh pembelajaran, pengalaman, atau lingkungan memasuki perkembangan perilaku. Yang harus Anda akui adalah mungkin saja satu gen membangun tubuh yang lebih mungkin menyelamatkan seseorang yang sedang tenggelam ketimbang alelnya, asalkan semua kondisi lain sama dan banyak gen penting lain serta faktor lingkungan ada. Perbedaan antara dua gen pada dasarnya bisa merupakan perbedaan tipis dalam beberapa variabel kuantitatif sederhana. Rincian proses perkembangan embrionik, walaupun menarik, tidaklah relevan dengan pertimbangan evolusioner. Konrad Lorenz telah menyatakan hal itu dengan baik.

Gen adalah pemrogram utama, dan dia memprogram demi kelangsungan hidupnya. Gen dinilai berdasarkan keberhasilan programnya dalam menghadapi semua bahaya yang dihadirkan oleh kehidupan terhadap mesin kelestariannya dan hakimnya adalah hakim kejam di pengadilan kelangsungan hidup. Kita nanti akan bahas cara-cara kelangsungan hidup gen didukung oleh apa yang tampak sebagai perilaku altruistik. Tapi prioritas pertama mesin kelestarian, dan otak yang mengambil keputusan untuk itu, adalah persoalan kelangsungan hidup individu dan reproduksi. Semua gen dalam "koloni" bakal menyetujui prioritas-prioritas tersebut. Oleh karena itu, hewan-hewan melakukan segalanya demi menemukan dan menangkap makanan; menghindari ditangkap dan dimakan pemangsa; menghindari penyakit dan kecelakaan; melindungi diri dari kondisi iklim yang tidak menguntungkan; menemukan anggota lawan jenis dan membujuknya untuk kawin; dan memberi keturunan mereka keunggulan yang sama dengan yang mereka nikmati sendiri. Saya tidak akan memberikan contoh—jika Anda mau cari, amati saja baik-baik hewan liar berikutnya yang Anda jumpai. Namun saya ingin menyebutkan satu jenis perilaku tertentu karena kita akan perlu merujuk kepadanya lagi bila kita bicara tentang altruisme dan egoisme. Inilah perilaku yang secara luas dinamai *komunikasi*.<sup>7</sup>

Suatu mesin kelestarian bisa dikatakan telah berkomunikasi dengan mesin kelestarian lain bila tindakan itu mempengaruhi perilakunya atau kondisi sistem sarafnya. Ini bukan definisi yang ingin saya pertahankan untuk waktu yang lama, tapi cukup bagus untuk tujuan sekarang. Yang saya maksud pengaruh adalah pengaruh sebab-akibat langsung. Contoh komunikasi sangat banyak: bunyi burung, katak, dan jangkrik: ekor bergoyang-goyang dan rambut berdiri pada anjing; "seringai" pada simpanse; gerakan tubuh dan bahasa manusia. Sejumlah besar tindakan mesin kelestarian memajukan kesejahteraan gen-nya secara tidak langsung dengan mempengaruhi perilaku mesin kelestarian lainnya. Hewan-hewan melakukan begitu banyak cara untuk membuat komunikasi efektif. Kicau burung mempesona dan menyihir generasi demi generasi manusia. Saya telah menyebutkan lagu misterius paus bungkuk yang bahkan lebih rumit lagi, dengan jangkauannya yang luar biasa, frekuensi yang mencakup seluruh spektrum pendengaran manusia dari gemuruh subsonik hingga lengkingan ultrasonik. Jangkrik melipatgandakan lantangannya lagu dengan menyanyi di liang yang digali hati-hati berbentuk kerucut ganda yang melebar, atau seperti megafon.



Lebah menari dalam gelap untuk memberikan informasi yang akurat kepada lebah lain tentang arah dan jarak makanan, suatu pencapaian komunikasi yang hanya dapat disaingi oleh bahasa manusia.

Secara tradisional, pakar etologi menganggap bahwa sinyal komunikasi berkembang demi kepentingan bersama baik pengirim maupun penerima. Misalnya, anak ayam mempengaruhi perilaku ibunya dengan berbunyi nyaring ketika tersesat atau kedinginan. Bunyi anak ayam biasanya memiliki efek langsung memanggil induk, yang lantas membimbing anak ayam kembali ke kawanannya. Perilaku itu bisa dikatakan berkembang demi kepentingan bersama dalam arti bahwa seleksi alam mendukung anak ayam yang menciap ketika terpisah dari rombongan, juga induk ayam yang menanggapi ciapan dengan tepat.

Jika ingin (meski tidak harus), kita dapat menganggap bahwa sinyal seperti ciapan di atas memiliki makna atau membawa informasi: dalam kasus ini, "Saya tersesat." Peringatan tanda bahaya yang diberikan oleh burung-burung, yang saya sebutkan dalam Bab 1, bisa dikatakan menyampaikan informasi, "Ada elang." Hewan yang menerima informasi tersebut dan bertindak berdasarkan itu diuntungkan. Oleh karena itu, informasi tersebut dapat dikatakan benar. Tapi apakah hewan pernah mengkomunikasikan informasi palsu; apakah hewan pernah berbohong?

Gagasan bahwa hewan berbohong rentan disalahpahami, maka saya harus mencoba mengantisipasinya. Saya ingat pernah menghadiri kuliah yang diberikan oleh Beatrice dan Allen Gardner tentang simpanse mereka yang terkenal bisa "berbicara", Washoe (menggunakan American Sign Language, bahasa isyarat Amerika, dan kemampuan itu berpotensi sangat menarik minat mahasiswa bahasa). Ada beberapa filsuf di antara penonton, dan dalam diskusi setelah kuliah, mereka sangat bersemangat dengan pertanyaan apakah Washoe bisa berbohong? Saya kira Beatrice dan Allen Gardner percaya ada hal-hal yang lebih menarik untuk dibicarakan dan saya setuju dengan mereka. Dalam buku ini, saya menggunakan kata-kata seperti "memperdaya" dan "berbohong" dalam arti yang jauh lebih lugas dibandingkan dengan yang dimaksud para filsuf. Mereka tertarik dengan niat sadar untuk menipu. Saya semata-mata berbicara hanya tentang efek yang secara fungsional setara dengan tipu daya. Jika burung menggunakan sinyal "Ada elang" ketika tidak benar-benar ada elang sehingga membuat rekan-rekannya kabur ketakutan, meninggalkan burung itu untuk menghabiskan semua makanan mereka, kita bisa mengatakan bahwa dia berbohong. Kita tidak akan bermaksud mengatakan bahwa si burung secara sengaja

berniat melakukan tipu daya. Yang tersirat hanyalah bahwa si burung pembohong memperoleh makanan dengan mengorbankan burung-burung lain, dan alasan burung lain terbang menjauh adalah karena mereka bereaksi atas pekikan si pembohong yang seolah menandakan kehadiran elang.

Banyak serangga yang dapat dimakan, seperti kupu-kupu dari bab sebelumnya, memperoleh perlindungan dengan meniru penampilan luar serangga lain yang rasanya menjijikkan atau yang berbau menyengat. Kita sendiri sering tertipu dan menyangka bahwa lalat kibar yang bergaris kuning-hitam adalah lebah. Beberapa lalat peniru lebah bahkan lebih sempurna tipu dayanya. Pemangsa juga menipu. Ikan sungut gada menunggu dengan sabar di dasar laut, membaur dengan lingkungan sekitar. Satu-satunya bagian tubuhnya yang mencolok adalah secuil daging yang meliuk seperti cacing di ujung "kail" yang panjang, mencuat dari atas kepala. Bila ikan mangsa kecil datang mendekat, sungut gada akan membuat umpannya yang mirip cacing menari di depan si ikan kecil dan memikatnya hingga turun ke daerah mulut yang tersembunyi. Tiba-tiba ikan sungut gada membuka rahangnya, lalu ikan kecil tersedot masuk dan dilahap. Si sungut gada melakukan tipu daya, memanfaatkan kecenderungan ikan kecil untuk mendekati benda yang menggeliat seperti cacing. Sungut gada berkata, "Ini ada cacing" dan ikan kecil mana pun yang "percaya" dimangsa dengan cepat.

Beberapa mesin kelestarian mengeksplotasi hasrat seksual mesin kelestarian lain. Anggrek lebah memancing lebah untuk bersanggama dengan kelopak bunganya, karena bentuknya sangat mirip lebah betina. Yang didapatkan anggrek dari tipu daya itu adalah penyerbukan karena lebah yang tertipu oleh dua anggrek secara kebetulan akan membawa serbuk sari dari satu anggrek ke anggrek yang lain. Kunang-kunang (yang sebetulnya adalah kumbang) menarik pasangan dengan mengedip-ngedipkan cahaya. Setiap spesies memiliki pola kelip pendek-panjang tersendiri sehingga menghindari kebingungan pengenalan antarspesies dan konsekuensi hibridisasi yang berbahaya. Sama seperti pelaut yang melihat pola-pola kilasan lampu mercusuar tertentu, demikian juga kunang-kunang mencari kode pola kelip spesiesnya sendiri. Betina genus *Photuris* "menemukan" bahwa mereka dapat memikat pejantan genus *Photinus* jika menirukan kode kedipan cahaya *Photinus* betina. Ini yang mereka lakukan. Kala *Photinus* jantan tertipu sehingga datang mendekat, secepat kilat dia dimakan oleh *Photuris* betina. Nyanyian Lorelei mungkin terlintas dalam pikiran,<sup>8</sup> tapi orang

Cornwall, Inggris, pasti lebih teringat dengan cara-cara penjarah kapal pada masa lalu, menggunakan lentera untuk memikat kapal hingga mendekat ke karang-karang kemudian menjarah barang yang tumpah keluar dari kapal yang kandas.

Bilamana suatu sistem komunikasi berkembang, selalu ada bahaya bahwa sebagian pihak akan mengeksploitasi sistem itu untuk kepentingannya sendiri. Kalau memegang pandangan evolusi demi "kebaikan spesies", tentu kita menyangka bahwa pembohong dan penipu adalah spesies yang berbeda: pemangsa, buruan, parasit, dan sebagainya. Namun kita tak perlu heran bila kebohongan, tipu daya, dan eksploitasi komunikasi muncul kapan saja kepentingan gen individu yang berbeda-beda berpisah jalan. Ini akan mencakup individu-individu spesies yang sama. Seperti yang akan kita lihat, bahkan bisa saja anak-anak akan menipu induk, suami mengkhianati istri, dan saudara sekandung saling membohongi.

Bahkan kepercayaan bahwa sinyal komunikasi hewan awalnya berevolusi demi kepentingan bersama dan kemudian dimanfaatkan oleh pihak yang berniat buruk adalah kepercayaan yang terlalu sederhana. Bisa jadi semua komunikasi hewan mengandung unsur tipu daya sejak awal karena semua interaksi hewan melibatkan setidaknya suatu konflik kepentingan. Bab berikutnya akan memperkenalkan cara berpikir yang ampuh tentang konflik kepentingan dari sudut pandang evolusioner.

## CATATAN AKHIR

1. Pernyataan seperti ini membuat para kritikus yang berpikir secara harfiah menjadi cemas. Mereka betul, tentu saja, ketika berkata otak berbeda dengan komputer dalam banyak hal. Metode kerja internal otak, misalnya, sangat berbeda dengan komputer jenis tertentu yang telah dikembangkan teknologi kita. Ini sama sekali tidak mengurangi kebenaran pernyataan saya tentang analogi keduanya dalam hal fungsi. Secara fungsional, otak melakukan peran seperti komputer—pengolahan data, pengenalan pola, penyimpanan data dalam jangka pendek dan panjang, koordinasi operasi, dan sebagainya.

Sementara kita membahas komputer, komentar saya tentang benda itu telah menjadi sesuatu yang usang—ini menakutkan atau memuaskan, tergantung pandangan Anda. Saya menulis bahwa, “Anda hanya dapat mengemas beberapa ratus transistor ke dalam tempurung kepala.” Transistor kini dipasang dalam rangkaian terpadu. Jumlah transistor yang bisa dimasukkan ke dalam tengkorak hari ini bisa mencapai miliaran. Saya juga menyatakan bahwa komputer yang bermain catur telah mencapai standar amatir yang baik. Hari ini program catur yang mengalahkan semua orang, kecuali grand master, sudah bisa ditemukan dalam komputer rumah yang murah, sedangkan program-program terbaik kini menjadi tantangan serius bagi para grand master. Misalnya, berikht komentar koresponden catur untuk *Spectator*, Raymond Keene, dalam edisi 7 Oktober 1988:

Komputer mengalahkan pemain bergelar masih merupakan hal yang sensasional, tapi mungkin tak lama lagi tidak. Monster logam paling seram yang menantang otak manusia sejauh ini bernama “Deep Thought”, tak pelak lagi suatu penghormatan bagi Douglas Adams. Aksi Deep Thought yang terakhir adalah meneror lawan-lawan manusianya dalam kejuaraan US Open pada Agustus di Boston. Saya belum tahu peringkat prestasi keseluruhan DT, yang akan menjadi pembuktian mutlak atas pencapaiannya dalam suatu kompetisi sistem Swiss terbuka, tapi saya telah melihat kemenangan Deep Thought yang mengesankan atas Igor Ivanov yang perkasa dari Kanada, seseorang yang pernah mengalahkan Anatoly Karpov! Ikuti baik-baik; bisa jadi inilah masa depan catur.

Paragraf di atas diikuti laporan mengenai langkah demi langkah permainan tersebut. Ini reaksi Keene untuk langkah Deep Thought ke-22 :

Langkah yang indah... Gagasannya adalah membawa ratu ke tengah... dan konsep itu mengarah ke kemenangan yang sangat cepat... Hasil yang mengejutkan... Sayap ratu hitam kini benar-benar dihancurkan oleh penetrasi ratu putih.

Langkah tanggapan Ivanov dijabarkan sebagai berikut:

Langkah putus asa, yang tak dipedulikan komputer dengan sombongnya... Penghinaan terbesar. DT mengabaikan ratunya yang dimakan, memilih bergerak untuk meraih skakmat dalam sekejap... Hitam menyerah.

Deep Thought tak hanya pemain catur kelas dunia. Menurut saya, yang hampir lebih mencengangkan adalah bahasa kesadaran manusia yang mesti digunakan komentatornya. Deep Thought digambarkan “dengan sombongnya tak mempedulikan” “langkah putus asa Ivanov”. Deep Thought digambarkan “agresif”. Keene menyebutkan bahwa Ivanov “mengharapkan” hasil tertentu, tapi bahasanya menunjukkan bahwa dia akan sama senangnya bila menggunakan kata seperti “mengharapkan” untuk Deep Thought. Secara pribadi saya menanti-nanti program komputer yang memenangkan kejuaraan dunia. Kemanusiaan membutuhkan pelajaran dalam soal kerendahan hati.

2. *A for Andromeda* dan sekuelnya, *Andromeda Breakthrough*, tidaklah konsisten tentang apakah peradaban antariksa itu berasal dari *galaksi* Andromeda yang sangat jauh, atau bintang yang lebih dekat dalam rasi Andromeda seperti yang saya katakan. Dalam novel pertama, planet itu

ditempatkan sejauh 200 tahun cahaya, masih dalam lingkup galaksi kita sendiri. Namun, dalam sekuelnya, makhluk antariksa yang sama berlokasi di galaksi Andromeda, yang jaraknya sekitar 2 juta tahun cahaya. Pembaca saya dapat menggantikan “200” dengan “2 juta” sesuai selera. Untuk tujuan saya, relevansi cerita itu tetap sama.

Fred Hoyle, penulis senior kedua novel di atas, ialah seorang ahli astronomi terkemuka dan penulis cerita fiksi ilmiah favorit saya, *The Black Cloud*. Wawasan sains luar biasa yang dikerahkan dalam novel-novelnya sangat kontras dengan serentetan buku terbarunya yang ditulis bersama-sama dengan C. Wickramasinghe. Kesalahpahaman mereka dalam menafsirkan Darwinisme (sebagai teori yang hanya berisi kebetulan) dan serangan sengit mereka terhadap Darwin sendiri tidak membantu spekulasi mereka, yang menarik namun mustahil, tentang asal-usul kehidupan antarplanet. Para penerbit seharusnya paham bahwa keunggulan seorang ilmuwan dalam satu bidang tidak berarti dia ahli dalam bidang lain. Dan selama kesalahpahaman itu ada, ilmuwan unggul seharusnya menahan diri untuk tidak menyalahgunakannya.

3. Langkah strategis ini untuk membicarakan tumbuhan, atau hewan, atau gen, di mana seolah-olah dia secara sadar mengupayakan yang terbaik untuk meningkatkan keberhasilannya—misalnya, menggambarkan “pejantan sebagai penjudi dengan taruhan tinggi dan risiko tinggi dan betina sebagai investor yang bermain aman”—telah menjadi lazim di kalangan para ahli biologi yang sedang aktif. Ini adalah bahasa kepraktisan yang tidak berbahaya, kecuali kalau digunakan orang-orang yang tak dibekali pengetahuan cukup untuk memahaminya. Atau terlalu lengkap pengetahuannya sehingga salah memahaminya? Saya, misalnya, sama sekali tidak paham artikel yang mengkritik *The Selfish Gene* dalam jurnal *Philosophy*, oleh seseorang bernama Mary Midgley, sejak kalimat pertamanya: “Gen tidak bisa menjadi egois atau tak egois, tak ubahnya atom tak bisa cemburu, gajah tak bisa abstrak, atau biskuit tak bisa teleologis.” Artikel saya, “In Defence of Selfish Genes” dalam edisi berikutnya di jurnal yang sama, merupakan tanggapan lengkap terhadap artikel yang keji dan berlebihan tersebut. Tampaknya beberapa orang, dengan perangkat filsafat yang berlebihan, tidak bisa menahan diri untuk tidak menggunakan ilmu mereka untuk mengorek-ngorek di tempat yang tak tepat. Saya teringat ucapan P.B. Medawar tentang daya tarik “fiksi filsafat” bagi “sejumlah besar manusia, kerap dengan selera keilmuan dan kesusastraan yang maju, yang terdidik jauh melampaui kapasitas mereka untuk melakukan pemikiran analitis.”
4. Saya mendiskusikan gagasan tentang otak yang melakukan simulai dunia dalam Kuliah Gifford saya tahun 1988 yang berjudul “Worlds in Microcosm”. Saya masih belum tahu pasti apakah gagasan itu benar-benar dapat membantu kita dengan masalah besar kesadaran itu sendiri, tapi saya mengaku saya senang gagasan itu menarik perhatian Sir Karl Popper dalam Kuliah Darwinnya. Filsuf Daniel Dennett menawarkan teori kesadaran yang melangkah lebih jauh dengan kiasan simulasi komputer. Untuk memahami teori Dennett, kita harus memahami dua gagasan teknis dari dunia komputer: gagasan tentang mesin virtual dan perbedaan antara prosesor serial dan paralel. Pertama-tama saya harus menjelaskan keduanya terlebih dulu.

Komputer adalah mesin yang nyata, perangkat keras dalam kotak. Namun komputer menjalankan program yang membuatnya tampak seperti mesin lain, mesin virtual. Sejak lama, itu telah berlaku bagi semua komputer, namun komputer modern yang “ramah pengguna” memperjelas pokok gagasannya dengan sangat baik. Pada waktu penulisan buku ini, secara luas disetujui bahwa pemimpin pasar komouter ramah pengguna adalah Apple Macintosh. Keberhasilannya adalah berkat seperangkat program yang membuat mesin perangkat kerasnya—yang mekanismenya seperti komputer lain, sangat rumit dan tidak selaras dengan intuisi manusia—*terlihat* seperti mesin yang berbeda: mesin virtual. Mesin virtual ini khususnya dirancang untuk berhubungan dengan otak dan tangan manusia. Mesin yang dikenal sebagai Macintosh User Interface itu memang dapat dikenali sebagai mesin. Ada tombol dan pengendali yang dapat digeser seperti pada perangkat stereo *hi-fi*. Namun Macintosh juga mesin *virtual*. Tombol dan pengendali gesernya tidak terbuat dari logam atau plastik. Tombol dan pengendali itu adalah

gambar di layar dan Anda menekan atau menggesernya dengan menggerakkan jari virtual di layar. Sebagai manusia Anda merasa penuh kendali karena Anda terbiasa menggerakkan apa saja di sekitar dengan menggunakan jari. Saya telah menjadi seorang pemrogram dan pengguna intensif berbagai komputer digital selama dua puluh lima tahun, dan saya dapat bersaksi bahwa menggunakan Macintosh (atau penirunya) merupakan pengalaman yang secara kualitatif berbeda dengan penggunaan jenis komputer apa pun yang lebih awal. Ada perasaan alami, tak perlu banyak berusaha; ibaratnya mesin virtual itu hampir seperti perpanjangan tubuh Anda sendiri. Hingga batas tertentu, mesin virtual itu memungkinkan Anda menggunakan intuisi, tak perlu melihat buku pedoman.

Sekarang saya beralih ke gagasan latar satunya lagi yang perlu kita ambil dari ilmu komputer, gagasan mengenai prosesor serial dan paralel. Komputer digital masa kini sebagian besar menggunakan prosesor serial. Komputer berprosesor serial memiliki satu pabrik kalkulasi yang terpusat, satu leher botol yang harus dilalui seluruh data saat diproses. Komputer dapat menciptakan ilusi seolah melakukan banyak hal secara bersamaan karena kerjanya begitu cepat. Komputer serial mirip master catur yang seolah bermain dengan dua puluh lawan “secara bersamaan” padahal sesungguhnya bergantian menghadapi lawan-lawannya. Tak seperti master catur itu, komputer berpindah-pindah tugas begitu cepat dan dengan diam-diam sehingga tiap pengguna manusia berilusi menikmati perhatian eksklusif sang komputer. Walau demikian, sesungguhnya komputer itu menanggapi para penggunaanya secara berseri.

Baru-baru ini, sebagai bagian upaya untuk meningkatkan kecepatan kinerja yang lebih gila lagi, para insinyur telah membuat mesin prosesor paralel. Salah satunya adalah Edinburgh Supercomputer dan saya telah mendapat kehormatan untuk mengunjunginya. Superkomputer itu terdiri atas rangkaian paralel ratusan “transputer”, yang masing-masingnya setara dengan kemampuan komputer *desktop* kontemporer. Superkomputer bekerja dengan mengambil permasalahan yang telah disiapkan, membagi-baginya menjadi tugas-tugas yang lebih kecil dan dapat ditangani secara independen, dan mengirimkan tugas-tugas itu kepada kelompok-kelompok transputer. Jajaran transputer mengambil setiap sub-masalah, memecahkannya, mengumpulkan jawaban, dan melapor untuk menerima tugas baru. Sementara itu, jajaran transputer lainnya juga memberikan laporan beserta solusi mereka. Dengan demikian, seluruh bagian superkomputer mendapatkan solusi akhir berkali-kali lipat lebih cepat ketimbang komputer serial biasa.

Saya berkata bahwa komputer serial biasa dapat menciptakan ilusi seolah menjadi prosesor paralel dengan memindah-mindah “perhatiannya” secara cukup cepat ke sejumlah tugas. Kita memang bisa mengatakan bahwa ada prosesor paralel *virtual* yang duduk di atas perangkat keras serial. Gagasan Dennett adalah otak manusia melakukan hal yang persis sebaliknya. Perangkat keras otak pada dasarnya paralel, seperti mesin Edinburgh itu. Dan mesin itu menjalankan perangkat lunak yang dirancang untuk menciptakan ilusi pemrosesan serial: mesin virtual serial yang memproses secara berseri dan menempati arsitektur paralel. Ciri yang menonjol di pengalaman subjektif berpikir, menurut Dennett, adalah arus kesadaran “satu-demi-satu” yang berurutan, seperti karya James Joyce. Dennett percaya kebanyakan hewan tidak memiliki pengalaman serial dan menggunakan otak mereka dengan modus prosesor paralel yang tak berkembang. Tak diragukan bahwa otak manusia juga menggunakan arsitektur paralel secara langsung untuk beragam tugas rutin dalam rangka menjaga mesin kelestarian terus berdetak. Namun, di samping itu, otak manusia mengembangkan mesin virtual berperangkat lunak untuk simulasi ilusi prosesor serial. Akalbudi manusia, dengan arus kesadarannya yang berseri, adalah suatu mesin virtual; cara “ramah pengguna” untuk merasakan pengalaman menggunakan otak. Tak ubahnya “Macintosh User Interface” merupakan cara yang ramah pengguna untuk merasakan pengalaman menggunakan komputer fisik di dalam kotak abu-abu.

Kurang jelas mengapa kita, manusia, membutuhkan mesin virtual serial, ketika spesies lain tampak cukup senang dengan mesin paralel mereka yang polos. Mungkin ada sesuatu yang

secara fundamental bersifat serial dalam tugas-tugas lebih sulit yang harus dilakukan oleh manusia, atau mungkin Dennett keliru ketika menganggap kita sendirian melakukannya. Lebih lanjut, Dennett percaya bahwa perkembangan perangkat lunak serial umumnya telah menjadi fenomena budaya; lagi-lagi tidak jelas bagi saya mengapa harus demikian. Namun, saya harus menambahkan bahwa, pada saat penulisan buku saya, makalah Dennett belum diterbitkan dan pemaparan saya berlandaskan ingatan atas Kuliah Jacobsen-nya pada 1988 di London. Saya sarankan agar pembaca menyimak pemaparan Dennett sendiri bila makalah itu diterbitkan, jangan mengandalkan keterangan dari saya yang pasti tak sempurna dan berdasarkan kesan, bahkan mungkin berlebihan.

Ahli psikologi Nicholas Humphrey juga telah mengembangkan hipotesis yang menggoda tentang bagaimana evolusi kemampuan simulasi boleh jadi telah berujung pada kesadaran. Dalam bukunya, *The Inner Eye*, Humphrey mengajukan secara meyakinkan bahwa hewan yang sangat sosial seperti kita dan simpanse telah menjadi ahli-ahli psikologi. Otak harus menangani dan membuat simulasi banyak aspek dunia. Namun sebagian besar aspek dunia cukup sederhana dibandingkan dengan otak itu sendiri. Hewan sosial hidup di dunia bersama hewan lainnya, dunia berisi calon pasangannya, saingannya, mitranya, dan musuhnya. Untuk bertahan hidup dan berhasil di dalam dunia seperti itu, Anda harus jago memprediksi apa yang akan dilakukan individu-individu lain selanjutnya. Memprediksi apa yang akan terjadi di dunia yang tidak bergerak adalah hal yang sepele dibandingkan dengan memprediksi apa yang akan terjadi di dunia yang sosial. Ahli psikologi akademis, bekerja secara ilmiah, sesungguhnya tidak begitu terampil memprediksi perilaku manusia. Kawan akrab, menggunakan gerakan halus otot-otot wajah dan isyarat lainnya, acap kali lebih pandai membaca serta menebak pikiran dan perilaku seseorang. Humphrey percaya bahwa keahlian “ahli psikologi alami” telah sangat berkembang di hewan sosial, hampir seperti mata tambahan atau organ rumit lainnya. “Mata batin” (*inner eye*) adalah organ sosial-psikologis yang berkembang, sama halnya dengan mata sesungguhnya sebagai organ visual.

Sejauh ini saya berpendapat bahwa penalaran Humphrey amat meyakinkan. Humphrey melanjutkan dengan menyatakan bahwa mata batin bekerja dengan memeriksa diri (*self-inspection*). Setiap hewan melihat ke dalam dirinya, melihat perasaan dan emosinya sendiri, sebagai sarana untuk memahami perasaan dan emosi hewan lain. Organ psikologis itu bekerja dengan memeriksa diri. Saya tidak begitu yakin apakah saya setuju gagasan itu membantu kita memahami kesadaran, tapi Humphrey adalah seorang penulis yang elegan yang menulis karya persuasif.

5. Terkadang orang kesal mengenai gen “untuk” altruisme, atau perilaku lain yang sepertinya rumit. Mereka mengira (tapi keliru) bahwa dalam suatu pengertian kompleksitas perilaku pastilah tercakup dalam gen tersebut. Bagaimana bisa ada satu gen untuk altruisme kalau yang dilakukan gen adalah menyandi satu rantai protein? Demikian mereka bertanya. Namun, bicara soal gen “untuk” sesuatu sesungguhnya adalah bicara soal *perubahan* di gen yang menyebabkan *perubahan* sesuatu. Satu perbedaan *genetis*, yang mengubah beberapa rincian molekul dalam sel, menyebabkan *perbedaan* dalam proses embriodik yang sudah rumit, dan dengan demikian dalam perilaku pula.

Misalnya, di burung, gen mutan “untuk” tindakan altruisme memberi makan saudara (adik) sesarang jelas tidak akan menjadi satu-satunya yang bertanggungjawab atas pola perilaku rumit yang sama sekali baru. Gen itu justru akan mengubah pola perilaku yang sudah ada dan mungkin sudah rumit. Mungkin pendahulu dalam kasus ini adalah perilaku induk. Burung sudah memiliki perangkat saraf rumit yang diperlukan untuk memberi makan anak. Perilaku ini, pada gilirannya, dibangun sepanjang bergenerasi-generasi seiring evolusi yang perlahan, tahap demi tahap, dari leluhur hingga mereka sendiri. (Kebetulan, mereka yang skeptis tentang gen untuk pemberian makan oleh saudara sering tidak konsisten: mengapa mereka tidak bersikap skeptis tentang gen untuk pemberian makan oleh induk yang sama rumitnya?) Pola perilaku yang sudah

ada—dalam hal ini pemberian makan oleh induk—akan diperantarai oleh aturan sederhana seperti, “Beri makan semua yang bercriap dan menganga di sarang.” Maka, gen “untuk memberi makan adik-adik” dapat bekerja dengan mempercepat usia ketika aturan sederhana itu mulai dilaksanakan. Bayi burung yang membawa gen memberi makan adik sebagai mutasi baru akan sekadar mengaktifasikan aturan “beri makan”-nya sedikit lebih awal ketimbang burung biasa. Burung itu akan memperlakukan siapapun yang bercriap dan menganga di sarang induknya—adik-adiknya sendiri—seolah-olah mereka bercriap dan menganga di sarangnya sendiri atau anak-anaknya. Jauh dari inovasi perilaku rumit yang sama sekali baru, “memberi makan adik” awalnya muncul sebagai varian tipis dalam pengaturan waktu perkembangan perilaku yang sudah ada. Seperti yang kerap terjadi, sesat pikir muncul bila kita melupakan pentingnya gradualisme dalam evolusi, fakta bahwa evolusi penyesuaian makhluk hidup melangkah maju melalui perubahan struktur yang ada dalam langkah demi langkah.

6. Jika ada catatan kaki dalam buku aslinya, maka salah satunya akan dicurahkan untuk menjelaskan—seperti yang dilakukan dengan cermat oleh Rothenbuhler sendiri—bahwa hasil penelitian lebah itu tidaklah rapi dan apik. Dari banyak koloni yang menurut teori seharusnya tidak memperlihatkan perilaku higienis, satu koloni melakukannya. Dalam ungkapan Rothenbuhler sendiri, “Kami tidak dapat mengabaikan hasil ini, betapun inginnya, tapi kami mendasarkan hipotesis genetis itu ke data lainnya.” Mutasi di koloni anomali adalah penjelasan yang memungkinkan, meski belum tentu benar.
7. Sekarang saya tidak puas dengan penjelasan mengenai komunikasi hewan tersebut. John Krebs dan saya telah mengemukakan argumen kami dalam dua artikel bahwa sebagian besar sinyal hewan sebaik-baiknya dianggap tidak bersifat informatif dan tidak pula memperdaya, tapi *manipulatif*. Sinyal adalah alat hewan memanfaatkan kekuatan otot hewan lainnya. Nyanyian burung bulbul bukanlah informasi, apalagi informasi yang memperdaya. Bebunyian itu adalah wicara yang persuasif, menghipnotis, dan menyihir. Argumen semacam itu dibawa ke kesimpulan logisnya dalam *The Extended Phenotype*, dan sebagiannta saya rangkum dalam Bab 13 buku ini. Krebs dan saya berpendapat bahwa sinyal berevolusi dari hubungan timbal-balik antara apa yang kami sebut pembacaan pikiran dan manipulasi. Amotz Zahavi menggunakan pendekatan yang sangat berbeda terhadap seluruh perkara sinyal hewan. Dalam catatan di Bab 9, saya mendiskusikan pandangan Zahavi secara jauh lebih simpatik dibandingkan dalam edisi pertama buku ini.
8. Lorelei dalam legenda Jerman dikaitkan dengan bunyi yang keluar dari tebing-tebing batu di tepi laut atau sungai besar, disebabkan adanya tiupan angin. Dalam legenda, bunyi itu dikatakan sebagai nyanyian putri duyung, Lorelei, yang memikat kapal-kapal untuk mendekat. Kemudian kapal-kapal tersebut hancur karena menabrak batu karang di bawah tebing. (*Penerj.*)



## BAB 5

# AGRESI: STABILITAS DAN MESIN EGOIS

Bab ini terutama membicarakan topik agresi (*aggression*) yang sangat banyak disalahpahami. Kita akan terus memperlakukan individu sebagai mesin egois, yang diprogram untuk berbuat apa saja yang terbaik bagi gennya secara keseluruhan. Ini bahasa kepraktisan. Di akhir bab, kita akan kembali ke bahasa gen tunggal.

Bagi suatu mesin kelestarian, mesin lainnya (yang bukan merupakan anaknya atau kerabat dekatnya) adalah bagian lingkungannya, seperti batu atau sungai atau sepotong makanan. Mesin lain adalah sesuatu yang bisa menghalangi atau dimanfaatkan. Namun, dalam satu hal, mesin kelestarian berbeda dengan batu atau sungai: dia bisa menghantam balik. Ini karena mesin lain juga mempercayakan masa depannya kepada gen-gen abadinya dan akan melakukan apa pun untuk melestarikan gen-gen itu. Seleksi alam mendukung gen yang mengendalikan mesin kelestariannya sedemikian rupa sehingga mesin itu memanfaatkan yang terbaik di lingkungan. Ini termasuk memanfaatkan sebaik mungkin mesin kelestarian lainnya, baik dari spesies yang sama atau tidak.

Dalam beberapa kasus, mesin kelestarian sepertinya tak banyak saling mengganggu. Misalnya, tikus mondok dan burung hitam tidak

saling memangsa, tidak saling kawin, dan tidak berebut ruang hidup. Meskipun demikian, mestinya kita tidak memperlakukan seolah keduanya benar-benar terpisah. Mereka bisa saja memperebutkan sesuatu, mungkin cacing tanah. Ini tidak berarti Anda akan melihat tikus mondok dan burung hitam berebut cacing seolah sedang tarik tambang; burung hitam bisa saja tak pernah melihat satu pun tikus mondok sepanjang hidupnya. Namun, jika Anda menyapu bersih populasi tikus mondok, pengaruhnya terhadap burung hitam mungkin sangat dramatis, meskipun saya tidak bisa menebak seperti apa rincian, atau lewat jalur mana pengaruh itu sampai ke burung hitam.

Berbagai spesies mesin kelestarian saling mempengaruhi dengan beraneka cara. Mungkin mereka adalah pemangsa atau buruan, parasit atau inang, para kompetitor yang bersaing memperebutkan sumber makanan. Mereka mungkin dieksploitasi dengan cara yang khusus, seperti ketika lebah dimanfaatkan oleh bunga sebagai pembawa serbuk sari dalam proses penyerbukan.

Mesin kelestarian dalam spesies yang sama cenderung saling mengganggu secara lebih langsung. Ini berlaku karena banyak alasan. Salah satunya adalah bahwa separo populasi spesies kita bisa berpotensi menjadi pasangan kita serta induk yang bekerja keras dan dapat dieksploitasi bagi anak-anak kita. Alasan lainnya adalah para anggota spesies yang sama, karena mirip satu sama lain, mesin-mesin yang melestarikan gen di tempat yang sama, dengan cara hidup yang serupa pula, khususnya merupakan pesaing langsung dalam memperebutkan sumber daya untuk hidup. Bagi burung hitam, tikus mondok bisa menjadi pesaing, tapi dia tidak sepenting pesaing lain yaitu sesama burung hitam. Tikus tanah dan burung hitam bisa saja berebut cacing, tapi sesama burung hitam memperebutkan cacing *dan* segala hal penting lainnya. Karena alasan-alasan yang akan kita simak, biasanya pejantan yang bersaing memperebutkan betina. Ini berarti pejantan bisa membantu gennya bila dia melakukan sesuatu yang merugikan bagi pejantan lain yang memperebutkan betina dengan dia.

Dengan demikian, keputusan logis bagi mesin kelestarian sepertinya adalah membunuh saingannya, atau lebih baik lagi, memangsanya. Walaupun pembunuhan dan kanibalisme terjadi di alam, keduanya bukan sesuatu yang selazim seperti yang dikira oleh tafsir naif teori gen egois. Bahkan Konrad Lorenz, dalam *On Aggression*, menekankan sifat menahan diri dan kejantanan dalam pertarungan binatang. Baginya, pertarungan binatang tampak seperti turnamen resmi, dimainkan

berdasarkan aturan-aturan seperti tinju atau anggar. Hewan-hewan bertarung dengan sarung tinju dan pedang tumpul. Ancaman dan gertakan menggantikan perkelahian sampai mati. Sikap menyerah diakui oleh para pemenang, yang kemudian menahan diri untuk tidak memberi pukulan atau gigitan maut seperti yang diprediksi oleh teori naif itu.

Tafsir tentang agresi hewan yang menahan diri dan formal seperti di atas dapat diperdebatkan. Secara khusus, tentunya keliru untuk menuduh *Homo sapiens* sebagai satu-satunya spesies yang membunuh sesamanya, satu-satunya pewaris tabiat Kain (Qabil), dan tuduhan-tuduhan melodramatis serupa. Penekanan seorang naturalis terhadap kekerasan atau pengekangan agresi hewan sebagian bergantung kepada jenis hewan yang dia amati dan sebagian lagi kepada prasangkanya tentang evolusi—Lorenz adalah seseorang yang percaya pada evolusi "demi kebaikan spesies". Bahkan jika itu dibesar-besarkan, pandangan penggunaan sarung tinju dalam perkelahian hewan tampaknya masih ada benarnya. Sepintas itu terlihat seperti sebetulnya altruisme. Teori gen egois pastilah sulit menjelaskannya. Mengapa hewan tidak langsung saja membunuh pesaing yang sesama anggota spesiesnya setiap kali ada kesempatan?

Jawaban umumnya adalah ada biaya dan ada keuntungan yang dihasilkan dari kekerasan langsung, dan itu bukan hanya dalam hal waktu dan energi yang sudah jelas. Singkatnya, katakanlah bahwa *B* dan *C* adalah para pesaing saya dan kemudian saya kebetulan bertemu dengan *B*. Boleh jadi masuk akal bagi saya sebagai individu egois untuk membunuhnya. Tapi tunggu. *C* juga pesaing saya sekaligus pesaing *B*. Dengan membunuh *B*, saya berpotensi menguntungkan *C* dengan menghilangkan salah satu pesaingnya. Mungkin lebih baik saya biarkan *B* hidup karena mungkin dia akan bersaing atau bertarung dengan *C* sehingga secara tak langsung menguntungkan saya. Hikmah contoh hipotesis sederhana ini adalah bahwa tidak ada kegunaan jelas dari membunuh lawan secara tidak pilih-pilih. Dalam suatu sistem kompetisi yang besar dan rumit, melenyapkan satu pesaing dalam arena tidak selalu merupakan hal yang baik: para pesaing lain bisa saja mendapatkan keuntungan lebih besar dibanding kita karena kematian itu. Inilah jenis pelajaran berat yang telah dipelajari oleh para petugas pengendalian hama. Anda menghadapi masalah hama pertanian yang serius, Anda menemukan cara yang baik untuk memusnahkannya, lalu dengan gembira melakukannya, kemudian mendapati bahwa hama lain

diuntungkan oleh pemusnahan hama tersebut; lebih diuntungkan ketimbang pertanian Anda dan Anda berada dalam situasi yang lebih buruk ketimbang sebelumnya.

Di sisi lain, membunuh atau setidaknya bertarung dengan pesaing tertentu dengan cara pilih-pilih sepertinya rencana yang baik. Jika *B* adalah gajah laut yang memiliki harem besar berisi banyak betina dan jika saya, gajah laut lainnya, dapat mengambil harem *B* dengan membunuhnya, mungkin saya harus berusaha melakukannya. Namun, ada biaya dan risiko, bahkan dalam kekerasan yang terseleksi. *B* sebaiknya melawan balik, guna mempertahankan propertinya yang berharga. Jika saya memulai perkelahian, kemungkinannya berujung kematian bagi saya, demikian pula bagi *B*. Bahkan kemungkinan saya yang mati lebih besar. *B* menguasai sumber daya yang berharga, itulah sebabnya saya ingin melawan dia. Tapi kenapa *B* menguasai sumber daya itu? Mungkin karena dia menang dalam suatu pertempuran. Mungkin dia telah mengalahkan penantang-penantang lain sebelum saya. Mungkin dia jago bertarung. Bahkan jika saya memenangkan pertarungan dan mendapatkan haremnya, bisa saja saya terluka sedemikian parah sehingga saya tidak dapat menikmati hasilnya. Selain itu, pertempuran menghabiskan waktu dan energi. Dua hal itu sebaiknya disimpan untuk sementara waktu. Jika saya berkonsentrasi mencari makan dan menghindari masalah untuk sementara, saya akan tumbuh lebih besar dan lebih kuat. Pada akhirnya, saya akan melawan *B* untuk merebut haremnya. Namun, saya bisa punya kesempatan lebih baik untuk menang jika saya menunggu, ketimbang jika terburu-buru.

Solilokui subjektif itu hanyalah cara untuk menunjukkan bahwa keputusan untuk bertarung atau tidak, idealnya harus didahului dengan perhitungan "untung-rugi" yang rumit, biarpun tidak secara sadar. Tidak semua potensi keuntungan berada di sisi keputusan untuk bertarung, meski tidak diragukan lagi sebagian memang ada di sana. Demikian pula, ketika berkelahi ada untung-rugi yang pada dasarnya dapat dianalisis di balik setiap keputusan taktis: apakah sebaiknya mempergencar pertarungan atau meredamnya. Itu telah lama disadari secara samar-samar oleh para pakar etologi, tapi J. Maynard Smith-lah, bukan ahli etologi, yang mengekspresikan gagasan itu secara jernih dan tegas. Berkolaborasi dengan G.R. Price dan G.A. Parker, Maynard Smith menggunakan cabang matematika yang dikenal sebagai Teori Permainan (*Game Theory*). Gagasan-gagasan anggun mereka dapat diungkapkan

dengan kata-kata tanpa penggunaan simbol matematika, meski dengan sedikit mengorbankan keketatannya.

Konsep penting yang diperkenalkan Maynard Smith adalah strategi evolusi yang stabil (*evolutionarily stable strategy*), suatu gagasan yang dia runut kembali ke W.D. Hamilton dan R.H. MacArthur. "Strategi" adalah kebijakan perilaku yang diprogram terlebih dulu. Contoh strategi adalah: "Serang lawan; jika dia melarikan diri kejarlah; jika dia membalas serangan larilah." Perlu disadari bahwa kita tidak membayangkan strategi sebagai sesuatu yang secara sadar dipikirkan oleh individu. Ingat bahwa kita membayangkan hewan sebagai mesin kelestarian dengan komputer terprogram yang mengendalikan otot. Mengekspresikan strategi sebagai serangkaian instruksi sederhana dalam bahasa kita hanyalah cara yang memudahkan kita membayangkannya. Melalui suatu mekanisme yang belum kita ketahui, hewan berperilaku seolah-olah mengikuti instruksi itu.

Strategi evolusi yang stabil atau SES didefinisikan sebagai strategi yang, jika sebagian besar anggota populasi menggunakannya, tidak dapat dikalahkan oleh strategi alternatif.<sup>1</sup> Ini gagasan yang halus dan penting. Cara lain untuk menyatakannya adalah dengan mengatakan bahwa strategi terbaik bagi suatu individu tergantung apa yang sedang dilakukan mayoritas populasi. Karena seluruh populasi sisanya terdiri atas individu-individu, yang masing-masing berusaha memaksimalkan keberhasilannya sendiri, maka satu-satunya strategi yang bertahan adalah strategi yang, begitu berevolusi, tidak dapat dikalahkan oleh individu mana pun yang menyimpang. Sesudah suatu perubahan lingkungan yang besar, mungkin ada periode ketidakstabilan evolusioner yang singkat, bahkan mungkin perubahan dalam populasi. Namun, begitu SES tercapai, dia akan menjadi mapan: seleksi akan memusnahkan penyimpangan yang terjadi.

Untuk menerapkan gagasan itu kepada agresi, pertimbangkan salah satu kasus hipotesis Maynard Smith yang paling sederhana. Misalkan hanya ada dua macam strategi pertempuran dalam populasi suatu spesies, disebut strategi *elang* (*hawk*) dan *merpati* (*dove*). (Nama-nama ini mengacu ke penggunaan konvensional dan tidak berhubungan dengan kebiasaan elang dan merpati asli: merpati sebetulnya burung yang agak agresif.) Individu mana pun di populasi hipotetis kita tergolong elang atau merpati. Elang selalu bertarung keras tanpa batasan, hanya mundur kalau terluka parah. Merpati sekadar mengancam dengan cara konvensional yang bermartabat, tidak pernah menyakiti

siapa pun. Jika elang memulai perkelahian, merpati cepat kabur dan dengan demikian tidak pernah terluka. Jika elang bertarung dengan sesama elang, keduanya akan terus bertarung sampai salah satu terluka parah atau mati. Jika merpati melawan merpati lain, tidak ada yang terluka; mereka saling adu lagak selama beberapa waktu hingga salah satu capek atau memutuskan tak peduli lagi kemudian mundur. Untuk sementara, kita asumsikan bahwa tidak ada sama sekali cara bagi individual untuk tahu sebelumnya apakah lawannya elang atau merpati. Dia hanya bisa tahu dengan bertarung dan dia tidak memiliki memori perkelahian masa lalu dengan individu tertentu untuk dijadikan patokan.

Sekarang, secara manasuka, kita berikan "nilai" kepada kontestan. Katakanlah 50 untuk menang, 0 untuk kalah, -100 untuk terluka parah, dan -10 untuk membuang-buang waktu selama adu lagak yang lama. Angka-angka itu anggaplah dapat diubah secara langsung menjadi mata uang kelangsungan hidup gen. Individu yang mendapat nilai tinggi, yang memiliki rata-rata hasil yang tinggi, adalah individu yang meninggalkan banyak gen di dalam lumbung gen. Angka nilai yang sesungguhnya tidak penting bagi analisis kita, tapi nilai itu membantu kita untuk memikirkan masalah ini.

Yang penting adalah kita *tidak* tertarik mengenai apakah elang akan cenderung mengalahkan merpati ketika keduanya bertarung. Kita sudah tahu jawabannya: elang akan selalu menang. Namun kita ingin tahu apakah elang atau merpati yang merupakan strategi evolusi yang stabil. Jika salah satu dari mereka adalah SES sedangkan yang lainnya bukan, kita mesti memperkirakan bahwa yang merupakan SES akan berkembang. Keberadaan dua SES dimungkinkan pula secara teoretis. Itu kiranya benar jika, apa pun strategi mayoritas populasi, entah elang atau merpati, strategi terbaik bagi individu mana pun adalah mengikuti mayoritas. Dengan demikian, populasi akan cenderung tetap di tingkat manapun di antara dua kondisi stabil yang dicapainya pertama kali secara kebetulan. Namun, seperti yang akan kita lihat, tak satu pun dari kedua strategi tersebut, elang atau merpati, yang akan menjadi stabil secara evolusioner dengan sendirinya, sehingga kita sebaiknya tidak berharap salah satu dari keduanya akan berevolusi. Untuk menunjukkan hal itu, kita harus menghitung rata-rata hasil akhir.

Misalkan kita punya populasi yang terdiri sepenuhnya atas merpati. Setiap kali mereka bertarung, tidak ada yang terluka. Pertarungan terdiri atas ritual turnamen yang berkepanjangan, mungkin adu melotot, yang berakhir kalau salah satu undur diri. Pemenang mendapat nilai 50

karena memperoleh sumber daya yang diperebutkan, tapi dia membayar denda sebesar -10 karena membuang-buang waktu selama pertandingan sehingga secara keseluruhan skornya 40 poin. Yang kalah juga dihukum -10 karena membuang-buang waktu. Rata-rata, satu individu merpati dapat berharap memenangkan separo dari seluruh pertarungan dan kalah di sisanya. Oleh karena itu, rata-rata hasil merpati per pertarungan adalah rata-rata antara +40 dan -10, yaitu +15. Maka setiap individu merpati dalam suatu populasi merpati tampaknya baik-baik saja.

Sekarang misalkan muncul satu elang akibat mutasi dalam populasi. Karena dia satu-satunya elang di sana, setiap pertarungannya adalah melawan merpati. Elang selalu mengalahkan merpati sehingga dia mencetak +50 poin dalam setiap pertarungan, dan ini hasil rata-ratanya. Dia menikmati keuntungan yang sangat besar dari merpati, yang hasil rata-rata bersihnya hanya +15. Alhasil, gGen elang dengan cepat akan menyebar di seluruh populasi. Tapi setiap elang jadi tidak bisa lagi memastikan lawannya adalah merpati. Contoh ekstremnya, jika gen elang menyebar sedemikian sukses sehingga seluruh populasi kini terdiri atas elang, semua pertarungan maka menjadi pertarungan elang. Sekarang segalanya berbeda. Saat elang berjumpa dengan elang, salah satu dari mereka terluka parah sehingga mendapat nilai -100, sedangkan pemenang mendapatkan +50. Setiap elang dalam populasi elang dapat berharap memenangkan separo dari seluruh pertarungan dan kalah di sisanya. Oleh karena itu, rata-rata hasil yang diharapkan adalah rata-rata antara +50 dan -100, yaitu -25. Sekarang pertimbangkan merpati tunggal dalam populasi elang. Yang pasti, dia akan kalah dalam semua pertarungan, tapi di sisi lain dia tidak pernah terluka. Hasil rata-ratanya adalah 0 dalam populasi elang sedangkan hasil rata-rata elang dalam populasi elang adalah -25. Dengan demikian, gen merpati akan cenderung menyebar di seluruh populasi.

Dari cara saya menceritakannya, tampak seolah-olah akan ada gerak naik turun terus-menerus dalam populasi. Gen elang akan merayap naik ke puncak; lalu sebagai konsekuensi mayoritas elang, gen merpati akan mendapatkan keuntungan dan jumlahnya meningkat sampai sekali lagi gen elang merajai, dan seterusnya. Namun, tidak harus naik turun seperti itu yang terjadi. Ada rasio stabil elang banding merpati. Untuk sistem poin manasuka yang kita gunakan, rasio stabilnya, jika Anda hitung, adalah 5/12 merpati dan 7/12 elang. Ketika rasio stabil tercapai, hasil rata-rata untuk elang persis sama dengan hasil rata-rata untuk merpati. Oleh karena itu, seleksi tidak mendukung salah satu dari

mereka lebih daripada yang lain. Jika jumlah elang dalam populasi mulai meningkat sehingga rasionya tidak lagi  $7/12$ , merpati akan mulai mendapatkan keuntungan ekstra sehingga rasio akan kembali ke keadaan stabil. Sebagaimana akan kita dapati bahwa rasio jenis kelamin yang stabil adalah  $50:50$ , demikian juga rasio stabil elang banding merpati dalam contoh ini adalah  $7:5$ . Dalam kedua kasus, jika ada naik turun di sekitar titik stabil, perubahan itu pastilah kecil saja.

Sepintas itu mungkin terdengar seperti seleksi kelompok, tapi sesungguhnya bukan. Kedengarannya seperti seleksi kelompok karena kita jadi bisa membayangkan populasi dengan keseimbangan stabil yang akan tercapai kembali sesudah ada gangguan. Namun SES adalah konsep yang jauh lebih rumit ketimbang seleksi kelompok. Ini tidak ada hubungannya dengan lebih berhasilnya sebagian kelompok dibanding yang lain. Itu dapat digambarkan dengan baik menggunakan sistem nilai manasuka dalam hipotesis kita. Hasil rata-rata untuk individu dalam populasi stabil yang terdiri atas  $7/12$  elang dan  $5/12$  merpati, ternyata  $6\frac{1}{4}$  ! Itu berlaku, entah individunya elang atau merpati. Nah,  $6\frac{1}{4}$  jauh lebih kecil daripada hasil rata-rata untuk merpati dalam populasi merpati ( $+15$ ). Kalau saja semua individu setuju menjadi merpati, setiap individu akan mendapat manfaat. Dengan seleksi kelompok sederhana, kelompok mana pun yang semua individunya bersama-sama sepakat menjadi merpati akan jauh lebih berhasil daripada kelompok pesaing yang berada di rasio SES. (Sebetulnya, satu konspirasi yang terdiri atas semata-mata merpati bukanlah kelompok yang paling berhasil yang mungkin ada. Dalam kelompok yang terdiri atas  $1/6$  elang dan  $5/6$  merpati, hasil rata-rata per pertarungan adalah  $16\frac{2}{3}$ . Inilah konspirasi paling sukses yang mungkin ada, tapi untuk keperluan saat ini kita dapat mengabaikannya. Konspirasi merpati semata yang lebih sederhana, dengan hasil rata-rata  $+15$  untuk setiap individu, akan jauh lebih baik untuk setiap individu ketimbang rasio SES.) Oleh karena itu, teori seleksi kelompok akan memprediksi kecenderungan evolusi menuju konspirasi merpati total karena *kelompok* yang berisi  $7/12$  elang akan kalah sukses. Namun masalahnya konspirasi, bahkan yang menguntungkan semua orang dalam jangka panjang, adalah rentan penyalahgunaan. Memang benar bahwa setiap individu akan mendapat hasil lebih baik dalam kelompok merpati total ketimbang dalam grup SES. Namun, sayangnya, dalam konspirasi merpati, satu elang akan sangat berhasil sehingga tidak ada yang dapat menghentikan evolusi elang. Dengan demikian konspirasi itu sudah pasti akan



dihancurkan oleh pengkhianatan dari dalam. SES itu stabil bukan karena sangat baik bagi individu-individu yang berpartisipasi di dalamnya, melainkan karena dia kebal terhadap pengkhianatan dari dalam.

Manusia bisa saja masuk ke dalam pakta atau konspirasi yang menguntungkan semua individu, bahkan jika itu tidak stabil dalam arti SES. Namun itu hanya mungkin terjadi karena setiap individu menggunakan wawasan *sadar* ke masa depan dan mampu melihat bahwa mematuhi aturan pakta itu menguntungkan bagi kepentingan jangka panjangnya sendiri. Bahkan dalam pakta manusia, selalu ada bahaya bahwa seseorang akan berupaya mendapatkan banyak keuntungan *jangka pendek* dengan melanggar pakta, dan godaan untuk melakukan itu bisa tak tertahankan. Mungkin contoh terbaiknya adalah penetapan harga. Semua pemilik stasiun pengisian bahan bakar memiliki kepentingan jangka panjang untuk menetapkan standar harga bensin di nilai yang sengaja ditinggikan. Kesepakatan penetapan harga, berdasarkan pertimbangan sadar atas kepentingan jangka panjang, bisa bertahan untuk waktu yang cukup lama. Namun kadang-kadang ada yang menyerah kepada godaan untuk mendapatkan laba cepat dengan menurunkan harga bensin yang dijualnya. Segera saja para tetanggameniklutinya dan gelombang penurunan harga menyebar di seluruh negeri. Sayangnya, bagi kita, para pemilik stasiun pengisian bahan bakar kembali sadar akan kepentingan masa depan dan mereka menjalin kesepakatan penetapan harga baru. Jadi, bahkan dalam kehidupan manusia, spesies yang dikaruniai kemampuan sadar untuk meninjau masa depan, kesepakatan atau konspirasi berdasarkan kepentingan jangka panjang yang terbaik selalu berada di pinggir jurang akibat risiko pengkhianatan dari dalam. Di antara hewan liar, yang dikendalikan oleh gen-gen yang saling bertarung, lebih sulit untuk melihat bagaimana strategi konspirasi demi kepentingan bersama bisa berkembang. Kita tak perlu heran jika menjumpai strategi evolusi yang stabil di mana-mana.

Dalam contoh sebelum ini, kita membuat asumsi sederhana bahwa setiap individu adalah entah elang atau merpati. Kita mendapatkan hasil rasio stabil elang banding merpati. Dalam praktiknya, itu berarti bahwa rasio stabil gen elang banding gen merpati akan tercapai di dalam lumbung gen. Istilah teknis genetika untuk keadaan tersebut adalah polimorfisme stabil. Dalam hal matematikanya, SES yang persis sama dapat dicapai tanpa polimorfisme sebagai berikut. Jika *setiap individu*

mampu bersikap baik seperti elang maupun merpati dalam setiap pertarungan, akan tercapai SES di mana semua individu memiliki *probabilitas* berperilaku seperti elang, yaitu 7/12 dalam contoh kita. Dalam praktiknya, itu artinya setiap individu memasuki setiap pertarungan setelah membuat keputusan acak apakah dalam kesempatan ini dia akan berperilaku seperti elang atau merpati. Acak, tapi dengan bias 7:5 condong ke elang. Adalah penting bahwa keputusan tersebut harus acak, meskipun hasilnya condong ke elang. Acak dalam arti bahwa pesaing tidak punya cara untuk tahu bagaimana lawannya akan berperilaku dalam suatu pertarungan. Misalnya, tak ada gunanya bermain seperti elang dalam tujuh pertarungan berturut-turut, kemudian bermain seperti merpati dalam lima pertarungan berturut-turut, dan seterusnya. Jika ada individu yang memakai urutan sederhana itu, lawan-lawannya akan cepat mengetahui dan memanfaatkannya. Cara untuk mengambil keuntungan dari strategi urutan yang sederhana itu adalah dengan bermain seperti elang hanya kalau Anda tahu lawan Anda akan bermain seperti merpati.

Cerita elang dan merpati tentu merupakan cerita sederhana yang naif. Cerita itu hanyalah "model", sesuatu yang tidak benar-benar terjadi di alam, tapi membantu kita memahami hal-hal yang memang terjadi di alam. Model bisa sangat sederhana, seperti yang cerita tadi, namun tetap berguna untuk memahami suatu pokok gagasan atau mendapatkan gambaran tentang sesuatu. Model sederhana dapat dijabarkan dan secara bertahap dibuat menjadi lebih kompleks. Jika segalanya berjalan dengan baik, seiring makin kompleksnya model, makin mirip model itu dengan dunia nyata. Satu cara untuk mengembangkan model elang dan merpati adalah dengan memperkenalkan beberapa strategi lagi. Bukan hanya strategi elang dan merpati yang ada. Ada strategi lain yang lebih kompleks, diperkenalkan oleh Price dan Maynard Smith, disebut *Retaliator*.

Retaliator bermain seperti merpati pada awal tiap pertarungan. Artinya, dia tidak menyerang habis-habisan seperti elang, tapi bertanding dengan ancaman. Namun jika lawannya menyerang, dia membalas. Dengan kata lain, retaliator berperilaku seperti elang bila dia diserang oleh elang dan seperti merpati bila dia bertemu merpati. Ketika dia bertemu retaliator lain, dia bermain seperti merpati. Retaliator adalah ahli strategi kondisional. Perilakunya tergantung pada perilaku lawannya.

Ahli strategi kondisional lainnya disebut Penggencet (*Bully*). Penggencet berperilaku seperti elang sampai dia mendapat serangan

balik. Lalu dia segera melarikan diri. Satu lagi strategi kondisional adalah retaliator-penyidik (*Prober-retaliator*). Pada dasarnya, retaliator-penyidik adalah seperti retaliator, tapi kadang-kadang dia mencoba mempergencar pertarungan. Dia kukuh berperilaku seperti elang jika lawannya tidak melawan. Di sisi lain, jika lawannya melawan balik dia beralih menjadi merpati. Jika diserang, dia membalas seperti retaliator biasa.

Jika kelima strategi yang telah saya sebutkan di atas dilepas bebas bersama-sama dalam simulasi komputer, hanya satu di antara lima, yaitu retaliator, yang muncul sebagai strategi evolusi yang stabil.<sup>2</sup> Retaliator-penyidik hampir stabil. Merpati tidak stabil karena populasi merpati akan diserang oleh elang dan penggencet. Elang tidak stabil karena populasi elang akan diserang oleh merpati dan penggencet. Penggencet tidak stabil karena populasi penggencet akan diserang oleh elang. Dalam populasi retaliator, tidak ada strategi lain yang lebih baik ketimbang retaliator itu sendiri. Namun, merpati berhasil sama baiknya dalam populasi retaliator. Ini berarti, kalau hal lain setara, jumlah merpati dapat perlahan-lahan meningkat. Jika jumlah merpati naik sampai ke batas yang signifikan, retaliator-penyidik (juga elang dan penggencet) akan mulai mengambil keuntungan karena mereka lebih untung kalau melawan merpati ketimbang kalau retaliator melawan merpati. Retaliator-penyidik itu sendiri, tidak seperti elang dan penggencet, hampir merupakan SES dalam arti bahwa dalam populasi retaliator-penyidik hanya ada satu strategi lain yang lebih baik, yaitu retaliator, itu pun lebih baik sedikit saja. Maka kita bisa beranggapan bahwa campuran retaliator dan retaliator-penyidik akan cenderung mendominasi, dengan sedikit naik turun antara keduanya, terkait dengan naik turun jumlah minoritas kecil merpati. Sekali lagi, kita tidak harus berpikir dalam kerangka polimorfisme di mana setiap individu selalu memainkan satu strategi atau strategi lainnya. Setiap individu dapat memainkan campuran kompleks antara retaliator, retaliator-penyidik, dan merpati.

Kesimpulan teoretis itu tidak jauh dari apa yang sebenarnya terjadi di sebagian besar hewan liar. Dalam satu pengertian, kita telah menjelaskan aspek "sarung tinju" dalam agresi hewan. Tentu saja perinciannya tergantung jumlah pasti "nilai" yang diberikan untuk menang, terluka parah, membuang-buang waktu, dan sebagainya. Di antara gajah laut, hadiah untuk pemenang bisa jadi hak nyaris monopoli atas harem besar berisi banyak betina. Maka nilai pemenang harus

tinggi. Tak heran bahwa perkelahian berjalan ganas dan kemungkinan cedera serius juga tinggi. Biaya membuang-buang waktu mungkin bisa dianggap kecil dibandingkan dengan biaya terluka dan manfaat menang. Di sisi lain, untuk burung kecil di iklim dingin, biaya membuang-buang waktu sangatlah besar. Gelatik batu kelabu, ketika memberi makan anak-anaknya, perlu menangkap rata-rata satu mangsa per tiga puluh detik. Setiap detik siang hari sangat berharga. Bahkan waktu relatif singkat yang terbang dalam pertarungan elang vs elang barangkali harus dianggap lebih mahal daripada risiko burung kecil itu terluka. Sayangnya, kini kita masih terlalu sedikit tahu untuk bisa menentukan angka realistis biaya dan keuntungan yang didapat dari berbagai kejadian di alam.<sup>3</sup> Kita harus berhati-hati untuk tidak menarik kesimpulan yang semata keluar dari pemilihan angka suka-suka. Kesimpulan umumnya yang penting adalah bahwa SES akan cenderung berevolusi, bahwa SES tidaklah sama dengan yang dapat dicapai oleh konspirasi kelompok secara optimum, dan bahwa akal sehat dapat menyesatkan.

Jenis lain permainan perang yang dipertimbangkan Maynard Smith adalah "perang adu ketahanan" (*war of attrition*). Perang ini bisa dianggap muncul dalam spesies yang tidak pernah terlibat dalam pertempuran berbahaya, mungkin spesies berpelindung lengkap yang sulit dicerai. Segala perselisihan dalam spesies ini diselesaikan dengan cara adu lagak. Sebuah pertarungan selalu berakhir dengan kemenangan satu pesaing atau yang lain mundur. Untuk menang, yang harus Anda lakukan adalah mempertahankan posisi dan memelototi lawan sampai akhirnya dia melarikan diri. Jelas tidak ada hewan yang sanggup terus-menerus menebar ancaman; ada hal-hal penting yang harus dilakukan di tempat lain. Sumber daya yang diperebutkan bisa saja berharga, tapi tidak berharga tak terhingga. Sumber daya itu hanya layak dibayar dengan menghabiskan sejumlah tertentu waktu, dan seperti dalam lelang, setiap individu hanya siap membayar sesuai kemampuan. Waktu adalah mata uang dalam lelang dengan dua penawar itu.

Misalkan semua individu sudah tahu terlebih dulu persisnya berapa lama waktu yang layak dihabiskan demi sumber daya tertentu, misalnya betina. Individu termutasi yang siap bertahan sedikit lebih lama akan selalu menang. Jadi, strategi mempertahankan batas penawaran tetap tidaklah stabil. Bahkan jika nilai sumber daya bisa diperkirakan secara sempurna, dan semua individu memberikan penawaran di nilai yang tepat, strategi itu tidaklah stabil. Dua individu yang menawar menurut

strategi maksimal itu bakal menyerah tepat pada saat yang sama dan tak satu pun di antara mereka yang bakal mendapatkan sumber daya itu! Maka, akan lebih menguntungkan bagi individu untuk menyerah tepat pada awal daripada membuang waktu dalam pertarungan. Lagi pula, perbedaan penting antara perang adu ketahanan dan lelang yang sesungguhnya adalah dalam adu ketahanan kedua pihak sama-sama membayar harganya tapi hanya salah satu yang mendapatkan barangnya. Oleh karena itu, dalam populasi penawar maksimal, strategi menyerah pada awal akan berhasil dan menyebar di seluruh populasi. Sebagai konsekuensi, keuntungan bakal mulai datang ke individu yang tidak langsung menyerah tapi menunggu beberapa detik dulu sebelum menyerah. Strategi ini bakal berhasil kalau dipakai melawan individu-individu yang langsung menyerah dan sedang mendominasi dalam populasi. Seleksi alam kemudian akan mendukung perpanjangan waktu yang makin lama sampai sekali lagi mendekati nilai maksimal yang dimungkinkan nilai ekonomi sejati sumber daya yang diperebutkan.

Sekali lagi, menggunakan kata-kata, kita telah meyakinkan diri kita untuk membayangkan naik turun dalam suatu populasi. Sekali lagi, analisis matematis memperlihatkan bahwa itu tidaklah tepat. Ada strategi evolusi yang stabil yang dapat dinyatakan sebagai rumus matematika, tapi dalam kata-kata penjelasannya adalah berikut ini. Setiap individu bertindak dalam waktu yang *tak terduga*. Tak terduga dalam kesempatan manapun, tepatnya, tapi rata-ratanya mendekati nilai sumber daya yang sesungguhnya. Misalnya, suatu sumber daya sesungguhnya hanya bernilai lima menit peragaan. Di SES, individu tertentu mana pun dapat terus beraksi selama lebih daripada lima menit, atau kurang daripada lima menit, atau tepat lima menit. Yang penting lawannya tidak punya cara untuk tahu berapa lama dia mesti siap melawan dalam kesempatan itu.

Jelas, dalam perang adu ketahanan sangatlah penting bahwa individu-individu tidak boleh memperlihatkan tanda kapan mereka akan menyerah. Siapapun yang menunjukkan tanda-tanda menyerah, meski hanya lewat getaran kumis sekalipun, akan langsung rugi. Jika, katakanlah, kumis yang bergetar kebetulan merupakan tanda tepercaya bahwa langkah mundur akan terjadi dalam satu menit berikutnya, maka bakal ada strategi kemenangan yang sangat sederhana: "Jika kumis lawan Anda bergetar, tunggulah satu menit, terlepas dari apa pun rencana Anda sebelumnya untuk menyerah. Jika kumis lawan Anda belum bergetar dan Anda memasuki satu menit waktu yang Anda

niatkan untuk menyerah, segeralah menyerah dan jangan buang waktu lagi. Jangan pernah sampai kumis Anda sendiri bergetar." Jadi, seleksi alam akan cepat menghukum kumis yang bergetar dan tanda serupa pada masa depan. Wajah pemain poker (*poker face*) yang tak pernah menunjukkan tanda mengalah akan berevolusi.

Lantas mengapa wajah poker, mengapa tidak berbohong langsung sekalian? Sekali lagi, berbohong tidaklah stabil. Anggaplah misalnya mayoritas individu berperilaku garang hanya kalau betul-betul bermaksud untuk bertahan lama dalam adu ketahanan. Jelas trik tandingannya akan berevolusi: individu-individu akan segera menyerah kalau melihat lawan menjadi garang. Namun kemudian individu pembohong bisa mulai berevolusi. Individu yang sesungguhnya tidak bermaksud bertahan lama akan menjadi garang sesekali dan menuai kemenangan yang mudah dan cepat. Maka, gen pembohong akan menyebar. Bila pembohong menjadi mayoritas, maka seleksi akan mendukung individu yang tak mempan digertak para pembohong. Kemudian populasi pembohong akan kembali menyusut. Dalam perang adu ketahanan, berbohong tidak lebih stabil secara evolusioner ketimbang bertindak jujur. Wajah pemain poker-lah yang stabil secara evolusioner. Menyerah, jika tiba waktunya, akan terjadi dengan cepat dan tak terduga.

Sejauh ini kita hanya mempertimbangkan apa yang disebut Maynard Smith pertarungan "simetris". Artinya, kita mengasumsikan bahwa para petarung identik dalam segala hal kecuali strategi pertempuran. Elang dan merpati diasumsikan sama kuat, memiliki senjata dan zirah yang sama kuat, dan mendapatkan hasil yang sama dari kemenangan. Itu asumsi yang mudah untuk membuat model, tapi tidak terlalu realistis. Parker dan Maynard Smith kemudian mempertimbangkan pertarungan asimetris. Sebagai contoh, jika individu bervariasi dalam ukuran dan kemampuan bertarung, dan setiap individu mampu mengukur kapasitas pesaing dibandingkan dengan diri sendiri, apakah semua itu berpengaruh terhadap SES yang muncul? Tentu saja.

Tampaknya ada tiga macam asimetri. Yang *pertama* baru saja kita jumpai: individu-individu bisa berbeda dalam ukuran atau perangkat tempur. *Kedua*, individu-individu bisa berbeda dalam hal berapa banyak yang mereka dapatkan dari kemenangan. Misalnya, pejalan tua, yang hidupnya mungkin tidak lama lagi, tidak akan rugi banyak jika terluka dibandingkan pejalan muda yang kehidupan reproduksinya masih panjang ke depan.

*Ketiga*, konsekuensi aneh teori ini adalah bahwa asimetri yang murni manasuka dan tampaknya tak relevan dapat memunculkan SES, karena dapat digunakan untuk menyelesaikan pertarungan dengan cepat. Misalnya, biasanya satu kontestan tiba di lokasi pertarungan lebih awal daripada yang lain. Sebut saja yang datang lebih awal "penduduk" dan yang datang belakangan "penyusup". Untuk argumen ini, saya mengasumsikan bahwa tidak ada keuntungan umum yang melekat ke status "penduduk" atau "penyusup". Seperti yang akan kita lihat, ada alasan praktis mengapa asumsi ini bisa jadi tidak benar, tapi bukan itu intinya. Intinya adalah bahkan jika tidak ada alasan umum untuk menganggap penduduk memiliki keuntungan lebih ketimbang penyusup, suatu SES yang bergantung ke asimetri itu sendiri akan cenderung berevolusi. Analoginya yang sederhana adalah seperti manusia yang menyelesaikan sengketa secara cepat dan tanpa keributan dengan melempar koin.

Strategi kondisional: "serang jika Anda penduduk; mundur jika Anda penyusup" dapat menjadi SES. Karena asimetrinya dianggap manasuka, strategi yang berlawanan: "mundur jika Anda penduduk; serang jika Anda penyusup" dapat menjadi stabil pula. Manakah di antara dua SES yang akan dipakai dalam populasi tertentu tergantung yang mana yang mencapai mayoritas terlebih dahulu. Setelah mayoritas individu memakai salah satu dari dua strategi kondisional ini, siapa saja yang menyimpang akan disingkirkan oleh seleksi alam. Dengan sendirinya, strategi mayoritas menjadi SES.

Umpama semua individu memainkan "penduduk menang dan penyusup kabur". Ini berarti mereka akan memenangkan separo dari seluruh pertarungan dan kalah di separo sisanya. Mereka tidak akan pernah terluka dan tidak akan pernah membuang-buang waktu lantaran semua sengketa langsung diselesaikan oleh aturan manasuka. Sekarang pertimbangkan munculnya pemberontak baru yang termutasi. Umpama dia memainkan strategi elang murni, selalu menyerang dan tidak pernah mundur. Dia akan menang saat lawannya adalah penyusup. Tapi saat lawannya adalah penduduk, dia berisiko besar cedera. Dia akan mendapatkan rata-rata hasil yang lebih rendah daripada individu yang bermain menurut aturan SES. Pemberontak yang mencoba strategi kebalikan "mundur jika Anda penduduk, serang jika Anda penyusup" akan mendapatkan situasi lebih buruk. Bukan hanya sering terluka, dia juga akan jarang memenangkan pertarungan. Namun, misalkan lewat peristiwa kebetulan individu yang memainkan strategi kebalikan berhasil

menjadi mayoritas. Dengan demikian, strategi mereka akan menjadi norma stabil dan penyimpangan dari *strategi itu* akan mendatangkan kerugian. Dapat dibayangkan, jika kita mengamati suatu populasi selama beberapa generasi, sesekali kita akan melihat serangkaian pembalikan dari tatanan stabil yang satu ke tatanan stabil yang lain.

Walau demikian, dalam kehidupan nyata, asimetri yang sungguh-sungguh manasuka mungkin tidak ada. Misalnya, penduduk mungkin cenderung memiliki keunggulan praktis dibanding penyusup. Penduduk bisa memiliki pengetahuan yang lebih baik tentang medan lokal. Penyusup mungkin terengah-engah kehabisan napas karena dia habis bergerak menuju arena pertarungan sementara penduduk sudah ada di sana dari semula. Ada alasan yang lebih abstrak mengenai mengapa, dari dua keadaan stabil tersebut, hanya satu yang tampaknya lebih mungkin terjadi di alam, yaitu "penduduk menang, penyusup mundur". Itu karena strategi kebalikannya, "penyusup menang, penduduk mundur" memiliki kecenderungan inheren untuk hancur sendiri—itulah yang disebut Maynard Smith sebagai strategi paradoks. Dalam setiap populasi yang menggunakan SES paradoks itu, individu-individu akan selalu berusaha supaya tak pernah menjadi penduduk: mereka akan selalu berusaha menjadi penyusup dalam semua pertarungan. Dan mereka hanya dapat mencapainya dengan bergerak terus tanpa henti, dengan sia-sia! Terlepas dari waktu dan energi yang akan dikeluarkan, tren evolusi itu, dengan sendirinya, cenderung mengarah ke kemusnahan kategori "penduduk". Dalam populasi stabil lainnya, yaitu "penduduk menang, penyusup kalah", seleksi alam akan mendukung individu yang berusaha keras menjadi penduduk. Bagi masing-masing individu, itu artinya bercokol di sepetak tanah, meninggalkannya sejarang mungkin dan terlihat "mempertahkannya". Seperti yang kini banyak diketahui, perilaku demikian biasa diamati di alam, umumnya disebut "pertahanan teritorial".

Demonstrasi terbagus yang saya tahu tentang bentuk asimetri perilaku tersebut disediakan oleh ahli etologi besar, Niko Tinberger, dalam percobaan yang sangat cerdas dan sederhana.<sup>4</sup> Tinbergen memiliki akuarium berisi dua ikan punggung duri (*stickleback*) jantan. Masing-masing membangun sarang di ujung-ujung akuarium yang saling berlawanan dan "membela" wilayah di sekitar sarangnya. Tinbergen menempatkan masing-masing pejantan itu dalam tabung kaca yang besar dan mendekatkan dua tabung tersebut, kemudian mengamati selagi kedua ikan berusaha bertarung melalui kaca. Dan hasilnya



menarik. Kala dia menggeser dua tabung itu mendekati sarang ikan *A*, pejantan *A* mengambil postur menyerang dan pejantan *B* berusaha mundur. Namun ketika dia memindahkan kedua tabung itu ke wilayah pejantan *B*, kondisi berbalik. Dengan hanya memindahkan dua tabung dari satu ujung akuarium ke ujung yang lain, Tinbergen mampu menentukan pejantan mana yang menyerang dan mana yang mundur. Kedua ikan itu jelas memakai strategi kondisional sederhana: "serang jika Anda penduduk, mundur jika Anda penyusup".

Ahli biologi sering bertanya apa "keuntungan" biologis perilaku membela daerah kekuasaan. Banyak jawaban telah diajukan dan beberapa di antaranya akan disebutkan nanti. Tapi kita sekarang dapat melihat bahwa pertanyaan itu sendiri mungkin tidak diperlukan. "Pertahanan" teritorial bisa jadi sekadar SES yang muncul karena asimetri waktu kedatangan yang biasanya terjadi dalam hubungan antara dua individu dan sepetak wilayah.

Agaknya jenis asimetri bukan manasuka yang paling penting adalah asimetri dalam ukuran dan kemampuan bertarung secara umum. Ukuran besar belum tentu menjadi kualitas terpenting untuk bisa memenangkan pertarungan, tapi mungkin menjadi salah satunya. Jika yang bertubuh lebih besar di antara dua petarung selalu menang, dan jika setiap individu tahu pasti apakah dia lebih besar atau lebih kecil daripada lawannya, hanya satu strategi yang masuk akal: "Jika lawan lebih besar daripada Anda, segeralah lari. Bertarunglah dengan orang-orang yang lebih kecil daripada Anda." Jika pentingnya ukuran tak dapat dipastikan, segalanya akan sedikit lebih rumit. Jika ukuran besar hanya memberi sedikit keuntungan, strategi yang sebelumnya saya sebutkan masih stabil. Namun, jika risiko cederanya serius, masih ada kemungkinan strategi kedua, "strategi paradoks" kedua. Bunyinya: "Pilih pertarungan dengan lawan yang lebih besar daripada Anda dan larilah dari lawan yang lebih kecil daripada Anda!" Jelas mengapa strategi tadi disebut paradoks. Tampaknya benar-benar bertentangan dengan akal sehat. Alasan mengapa dia dapat menjadi stabil adalah berikut ini. Dalam populasi yang terdiri sepenuhnya atas pemakai strategi paradoks, tidak akan ada yang terluka. Itu karena dalam setiap pertarungan salah satu peserta, yaitu yang lebih besar, selalu melarikan diri. Individu termutasi yang berukuran rata-rata, yang memainkan strategi "masuk akal", yaitu memilih lawan yang lebih kecil, terlibat dalam pertarungan yang meningkat secara serius dengan separo individu yang dia jumpai. Ini karena dia akan menyerang jika berjumpa dengan individu yang

lebih kecil ketimbang dirinya; sementara individu yang lebih kecil berbalik menyerang dengan ganas karena menggunakan strategi paradoks. Meskipun strategi yang masuk akal lebih mungkin menang daripada yang paradoks, dia tetap berisiko kalah besar dan terluka parah. Karena mayoritas populasi menggunakan strategi paradoks, pengguna strategi yang masuk akal lebih mungkin terluka dibandingkan sembarang pengguna strategi paradoks.

Meskipun strategi paradoks bisa menjadi stabil, mungkin itu hanya terjadi dalam spekulasi akademis. Para petarung paradoks hanya akan mendapatkan hasil rata-rata lebih tinggi jika mereka mengalahkan jumlah petarung masuk akal secara besar-besaran. Sulit dibayangkan bagaimana keadaan itu bisa muncul pada awalnya. Bahkan jika itu terjadi, rasio petarung masuk akal banding petarung paradoks dalam populasi hanya harus sedikit condong ke arah pihak masuk akal sebelum mencapai "zona atraksi" SES yang lain, SES masuk akal. Zona atraksi adalah himpunan rasio populasi di mana, dalam hal ini, pemakai strategi masuk akal-lah yang memiliki keuntungan: sekali mencapai zona ini, populasi akan niscaya tersedot menuju titik stabil strategi masuk akal. Kiranya sangat menarik bila ditemukan contoh SES paradoks di alam liar, tapi saya ragu apakah kita benar-benar bisa berharap demikian. (Saya bicara terlalu cepat. Setelah saya menuliskan kalimat terakhir tersebut, Profesor Maynard Smith meminta saya memperhatikan deskripsi berikut tentang perilaku laba-laba sosial Meksiko, *Oecobius civitas*, oleh J.W. Burgess: "Jika seekor laba-laba terganggu dan didesak mundur, dia akan melesat di atas bebatuan dan, tanpa adanya celah kosong untuk bersembunyi, bisa mencari perlindungan di tempat persembunyian laba-laba lain anggota spesies yang sama. Jika laba-laba lain berada di tempatnya ketika penyusup datang, dia bukannya menyerang melainkan melesat keluar dan mencari tempat berlindung baru bagi dirinya sendiri. Jadi, begitu laba-laba pertama diganggu, proses perpindahan dari jaring ke jaring secara berurutan berlangsung selama beberapa detik, dan ini sering menyebabkan sebagian besar laba-laba dalam suatu kesatuan kelompok berpindah dari rumah sendiri ke tempat lain yang asing bagi mereka." [Social Spiders, *Scientific American*, Maret 1976] Ini paradoks dalam arti yang sesuai dengan strategi "penduduk mundur, penyusup menyerang").<sup>5</sup>

Bagaimana jika individu mempertahankan beberapa memori hasil pertarungannya di masa lalu? Ini tergantung pada apakah memorinya spesifik atau umum. Jangkrik memiliki memori umum tentang apa yang

terjadi dalam pertarungan-pertarungan yang telah berlalu. Jangkrik yang baru memenangkan sejumlah besar pertarungan menjadi lebih mirip elang, sedangkan jangkrik yang baru kalah secara beruntun menjadi cenderung mirip merpati. Itu ditunjukkan dengan apik oleh R.D. Alexander. Dia menggunakan model peraga berbentuk jangkrik untuk mengalahkan jangkrik sungguhan. Setelah perlakuan itu, jangkrik sungguhan lebih mungkin kalah dalam pertarungan melawan jangkrik sungguhan lainnya. Setiap jangkrik dapat dianggap terus-menerus memperbarui perkiraan mengenai kemampuan bertarungnya sendiri dibanding rata-rata individu lain dalam populasi. Jika hewan seperti jangkrik, yang bekerja dengan memori umum tentang pertarungan masa lalu, dikumpulkan bersama-sama dalam satu kelompok tertutup untuk beberapa waktu, sejenis hierarki dominasi mungkin terbentuk.<sup>6</sup> Seorang pengamat dapat mengetahui peringkat tiap individu. Individu berperingkat rendah dalam tatanan itu cenderung menyerah terhadap individu yang berperingkat lebih tinggi. Tidak perlu menganggap individu-individu itu saling mengenal. Yang terjadi hanyalah bahwa individu yang terbiasa menang menjadi semakin lebih mungkin menang sementara individu yang terbiasa kalah menjadi semakin lebih mungkin kalah. Bahkan jika individu-individu mulai dengan menang atau kalah secara acak sama sekali, mereka cenderung terpilah-milah sendiri ke dalam urutan peringkat. Ini kebetulan memiliki efek penurunan jumlah pertarungan serius dalam kelompok secara bertahap.

Saya harus menggunakan frasa "sejenis hierarki dominasi" karena banyak orang menggunakan istilah hierarki dominasi untuk kasus-kasus yang melibatkan pengakuan individu. Dalam kasus ini, memori pertarungan masa lalu sifatnya khusus, bukan umum. Jangkrik tidak mengenali satu sama lain sebagai individu, tapi ayam betina dan monyet bisa mengenal individu. Jika Anda monyet, maka monyet yang telah mengalahkan Anda dulu kemungkinan akan mengalahkan Anda kelak. Strategi terbaik bagi individu untuk menghadapi individu lain yang telah mengalahkannya adalah dengan bersikap relatif mirip merpati. Jika sekelompok ayam betina yang belum pernah saling bertemu dikumpulkan, biasanya ada banyak perkelahian yang terjadi. Setelah beberapa saat, pertarungan berhenti, meski bukan untuk alasan yang sama seperti jangkrik. Dalam kasus ayam betina, sebabnya adalah karena setiap individu belajar "mengenali posisinya" dibanding individu-individu lain. Ini kebetulan bermanfaat bagi kelompok secara keseluruhan. Sebagai indikator, telah diamati dalam kelompok ayam

betina yang mapan, di mana pertarungan sengit jarang terjadi, produksi telur lebih tinggi ketimbang kelompok ayam yang keanggotaannya terus-menerus berubah, di mana pertarungan lebih sering terjadi. Ahli biologi sering bicara tentang keuntungan biologis atau "fungsi" hierarki dominasi sebagai cara untuk mengurangi agresinya terang-terangan dalam kelompok. Namun, itu cara yang keliru untuk mengemukakannya. Hierarki dominasi *per se* tidak dapat dikatakan memiliki "fungsi" dalam arti evolusioner karena hierarki itu sifat kelompok, bukan individu. Pola perilaku individu yang mewujudkan menjadi hierarki dominasi, bila dilihat di tingkat kelompok, dapat dikatakan memiliki fungsi. Tapi lebih baik lagi jika kata "fungsi" ditinggalkan sekalian dan masalah ini dipikirkan dalam kerangka SES dalam pertarungan asimetris di mana terdapat pengakuan individual dan memori.

Kita telah membahas pertarungan antara anggota-anggota spesies yang sama. Bagaimana dengan pertarungan antarspesies? Seperti yang kita lihat sebelumnya, anggota spesies yang berbeda bukan merupakan pesaing langsung jika dibandingkan dengan anggota spesies yang sama. Untuk alasan ini, kita bisa berharap di antara mereka ada lebih sedikit perselisihan atas sumber daya. Misalnya, burung robin mempertahankan teritorinya dari robin lain, tapi tidak dari burung gelatik batu kelabu. Kita dapat menggambar peta wilayah individu robin yang berbeda di satu pohon dan menempatkan peta wilayah gelatik batu di atasnya. Wilayah dua spesies itu tumpang tindih dengan cara yang sama sekali tidak saling mempengaruhi. Mereka bisa saja ada di planet-planet yang berbeda.

Namun, ada cara lain di mana kepentingan individu-individu beda spesies saling bertentangan dengan sangat tajam. Misalnya, singa ingin memakan tubuh kijang, tapi kijang punya rencana yang sangat berbeda untuk tubuhnya. Ini biasanya tidak dianggap sebagai perebutan sumber daya, tapi secara logis sulit untuk tidak melihat ke arah situ. Sumber daya yang dimaksud adalah daging. Gen singa "menginginkan" daging sebagai makanan bagi mesin kelestariannya. Gen kijang menginginkan daging sebagai organ dan otot yang bekerja untuk mesin kelestariannya. Kedua penggunaan daging itu bentrok sehingga ada konflik kepentingan.

Rekan se-spesies satu individu terbuat dari daging juga. Mengapa relatif jarang terjadi kanibalisme? Seperti yang kita lihat dalam kasus camar kepala hitam, burung dewasa kadang-kadang memakan anak burung se-spesiesnya. Namun karnivora dewasa tidak pernah terlihat aktif mengejar individu dewasa se-spesies dengan maksud untuk

memangsa. Mengapa tidak demikian? Kita masih begitu terbiasa berpikir dalam kerangka pandangan evolusi " demi kebaikan spesies " sehingga sering lupa mengajukan pertanyaan yang sepenuhnya masuk akal seperti: " Mengapa singa tidak berburu singa lain ? " Pertanyaan sejenis lainnya yang jarang ditanyakan adalah: " Mengapa kijang melarikan diri dari singa, bukan berbalik menyerang ? "

Alasan singa tidak berburu singa lainnya adalah karena hal itu tidak akan menjadi strategi evolusi yang stabil untuk mereka. Strategi kanibal tidak akan stabil karena alasan yang sama dengan strategi elang dalam contoh sebelumnya. Ada terlalu banyak bahaya perlawanan. Ini lebih kecil kemungkinannya berlaku dalam pertarungan antarspesies; inilah sebabnya mengapa begitu banyak hewan buruan yang lari ketimbang berbalik menyerang. Mungkin alasannya berasal dari fakta bahwa, dalam interaksi antara dua hewan beda spesies, ada asimetri dasar yang lebih besar daripada antara anggota spesies yang sama. Bilamana ada asimetri yang kuat dalam pertarungan, SES cenderung berupa strategi kondisional yang terkait asimetri. Strategi yang mirip dengan " jika Anda lebih kecil larilah; jika Anda lebih besar seranglah " sangat mungkin berevolusi dalam pertarungan antarspesies lantaran ada begitu banyak asimetri yang tersedia. Singa dan kijang telah mencapai semacam stabilitas lewat divergensi evolusioner, yang makin lama makin memperkuat asimetri pertarungan yang asli. Singa dan kijang telah menjadi sangat mahir dalam seni mengejar dan melarikan diri. Kijang termutasi yang memakai strategi " bertahan dan lawan " dalam menghadapi singa tidak akan berhasil dibandingkan kijang pesaing yang menghilang di balik cakrawala.

Saya punya firasat bahwa bisa jadi kita akan melihat kembali penemuan konsep SES sebagai salah satu kemajuan yang paling penting dalam teori evolusi sejak Darwin.<sup>7</sup> SES berlaku di mana pun kita menemukan konflik kepentingan, dan itu berarti hampir di mana-mana. Mahasiswa yang mempelajari perilaku hewan telah mulai terbiasa bicara tentang sesuatu yang disebut " tatanan sosial ", dan sudah terlalu sering tatanan sosial suatu spesies diperlakukan sebagai suatu entitas yang berdiri sendiri, dengan " keuntungan " biologisnya sendiri. Satu contoh yang telah saya berikan sebelum ini adalah " hierarki dominasi ". Saya yakin kita bisa mencerna asumsi tersembunyi penganut seleksi kelompok di balik sejumlah besar pernyataan yang dikeluarkan pakar-pakar biologi tentang tatanan sosial. Untuk pertama kalinya, konsep SES Maynard Smith akan memungkinkan kita melihat dengan jelas bagaimana

sekumpulan entitas egois yang independen dapat menyerupai entitas tunggal yang terorganisir. Saya pikir ini akan berlaku, bukan hanya di tatanan sosial dalam spesies, melainkan juga di "ekosistem" dan "komunitas" yang terdiri atas banyak spesies. Dalam jangka panjang, saya berharap konsep SES akan merevolusi ilmu ekologi.

Kita juga dapat menerapkan SES ke perkara yang dikesampingkan di Bab 3, yang muncul dari analogi regu pendayung dalam perahu (mewakili gen dalam tubuh), yang membutuhkan semangat tim yang baik. Gen diseleksi, bukan karena "baik" secara sendirian, melainkan karena bekerja dengan baik dalam hubungannya dengan gen lain yang menjadi latarnya di dalam lumbung gen. Gen yang baik harus cocok dengan gen lain dan melengkapi gen lain dalam tubuh demi tubuh yang dihuni bersama. Gen untuk gigi pengunyah tumbuhan adalah gen yang baik di lumbung gen spesies herbivora, tapi merupakan gen yang buruk di lumbung gen spesies karnivora.

Bisa saja membayangkan bahwa kombinasi gen yang pas diseleksi bersama-sama *sebagai suatu unit*. Dalam contoh kasus mimikri kupu-kupu dalam Bab 3, tampaknya itulah yang terjadi. Namun kekuatan konsep SES adalah dia dapat memungkinkan kita untuk melihat bagaimana sejenis hasil yang sama dapat dicapai oleh seleksi murni di tingkat gen yang independen. Gen itu tidak harus terhubung ke kromosom yang sama.

Analogi pendayung kurang berhasil menjelaskan gagasan di atas. Yang paling mendekati adalah yang berikut. Andaikan, dalam satu awak yang sukses, para pendayung harus mengkoordinasikan tugas lewat pembicaraan. Lebih lagi, andaikan dalam kelompok pendayung yang dapat dipilih oleh pelatih ada beberapa orang yang hanya berbicara bahasa Inggris dan beberapa orang yang hanya berbicara bahasa Jerman. Orang Inggris bukan selalu merupakan pendayung yang lebih baik atau lebih buruk daripada orang Jerman. Tapi, karena pentingnya komunikasi, regu campuran cenderung akan memenangkan lebih sedikit perlombaan ketimbang yang hanya beranggotakan orang Inggris atau Jerman saja.

Sang pelatih tidak menyadari hal itu. Yang dia lakukan adalah membongkar pasang regu dayungnya, memberikan nilai kepada individu yang memenangkan perlombaan, dan menandai individu-individu yang mendayung di perahu yang kalah. Sekarang, apabila kelompok yang tersedia baginya kebetulan didominasi oleh orang Inggris, maka setiap orang Jerman yang naik ke perahu kemungkinan akan menyebabkan

kekalahan karena komunikasi tidak lancar. Sebaliknya, jika kelompok itu kebetulan didominasi oleh orang Jerman, seorang Inggris akan cenderung menyebabkan perahu yang dia naiki kalah. Yang akan muncul sebagai regu terbaik secara keseluruhan adalah salah satu dari dua keadaan stabil—murni Inggris atau murni Jerman, tidak bercampur baur. Sepintas tampaknya seolah-olah pelatih memilih satu kelompok bahasa utuh *sebagai unit*. Namun bukan itu yang dia lakukan. Yang dia lakukan adalah menyeleksi individu pendayung berdasarkan kemampuan untuk menang lomba. Kebetulan kecenderungan bagi seorang individu untuk menang tergantung orang-orang dari mana yang hadir di kelompok. Kandidat minoritas secara otomatis gugur, bukan karena mereka pendayung buruk, melainkan semata-mata karena mereka kandidat minoritas. Demikian pula, fakta bahwa gen diseleksi berdasarkan kecocokan bersama tidak *harus* berarti bahwa kelompok-kelompok gen diseleksi sebagai unit, sebagaimana dalam kasus kupu-kupu. Seleksi di tingkat rendah terhadap gen tunggal dapat memberikan kesan adanya seleksi di tingkat-tingkat yang lebih tinggi.

Dalam contoh itu, seleksi mendukung keseragaman sederhana. Lebih menarik lagi, gen-gen dapat dipilih karena mereka saling melengkapi. Sebagai analogi, misalkan awak yang seimbang idealnya terdiri atas empat orang pengguna tangan kanan dan empat orang kidal. Sekali lagi kita asumsikan bahwa pelatih, yang tidak menyadari fakta itu, memilih semata-mata berdasarkan "prestasi". Sekarang, jika kelompok calon kebetulan didominasi oleh pengguna tangan kanan, maka setiap individu yang kidal akan cenderung mendapat keuntungan: dia cenderung menyebabkan perahu tempat dia berada meraih kemenangan sehingga dia akan terlihat sebagai pendayung yang baik. Sebaliknya, dalam kelompok yang didominasi oleh prang kidal, pengguna tangan kanan akan memiliki keuntungan. Ini mirip dengan kasus elang yang berhasil dalam populasi merpati dan merpati yang berhasil dalam populasi elang. Perbedaannya adalah di sana kita bicara tentang interaksi antara tubuh individu—mesin yang egois—sedangkan di sini kita bicara, lewat analogi, tentang interaksi antargen di dalam tubuh.

Seleksi buta sang pelatih atas pendayung yang "baik" pada akhirnya akan berujung di regu ideal yang terdiri atas empat orang kidal dan empat pengguna tangan kanan. Kelihatannya seolah dia memilih mereka sebagai unit yang lengkap dan seimbang. Menurut saya terlalu dangkal untuk berpikir bahwa pelatih itu memilih di tingkat yang lebih rendah, di tingkat calon-calon yang independen. Keadaan yang secara evolusioner

stabil ("strategi" dalam konteks ini menyesatkan), yang terdiri atas empat kidal dan empat pengguna tangan kanan, muncul semata-mata sebagai konsekuensi seleksi tingkat rendah atas dasar prestasi yang terlihat.

Lambung gen adalah lingkungan gen dalam jangka panjang. Gen yang "baik" secara buta diseleksi sebagai mereka yang bertahan hidup di dalam lambung gen. Ini bukan teori; bukan pula fakta yang telah teramati; ini tautologi. Pertanyaan menariknya adalah apa yang membuat suatu gen menjadi gen "baik"? Sebagai perkiraan pertama, saya berkata bahwa apa yang membuat gen menjadi "baik" adalah kemampuannya untuk membangun mesin kelestarian yang efisien—tubuh. Sekarang kita harus memperbaiki pernyataan itu. Lambung gen akan menjadi *serangkaian gen yang secara evolusioner stabil*, yang didefinisikan sebagai lambung gen yang tidak dapat diserang oleh gen baru. Kebanyakan gen baru yang muncul, baik oleh mutasi maupun penyortiran ulang maupun imigrasi, dengan cepat akan disingkirkan oleh seleksi alam: tatanan stabil ditegakkan kembali. Kadang-kadang gen baru berhasil menyerang rangkaian itu: berhasil menyebar di dalam lambung gen. Ada masa ketidakstabilan yang transisional, yang menghasilkan tatanan stabil baru—sedikit evolusi telah terjadi. Lewat analogi strategi agresi, populasi bisa saja memiliki lebih daripada satu titik stabil, dan kadang-kadang bisa beralih dari yang satu ke yang lain. Evolusi progresif bisa jadi bukan langkah menanjak yang ajek melainkan serangkaian langkah terpisah dari satu tataran stabil ke tataran stabil lainnya.<sup>8</sup> Populasi secara keseluruhan bisa saja terlihat seolah-olah berperilaku seperti unit tunggal yang mengatur dirinya sendiri. Namun ilusi itu diciptakan oleh seleksi yang terjadi di tingkat gen tunggal. Gen diseleksi berdasarkan "prestasi". Namun prestasi dinilai berdasarkan kinerja terkait latar belakang berupa tatanan yang secara evolusioner stabil, yaitu lambung gen yang ada sekarang.

Dengan berfokus ke interaksi agresif antarindividu, Maynard Smith mampu membeberkan perkara dengan jelas. Memang mudah untuk memikirkan rasio stabil tubuh elang dan tubuh merpati karena tubuh adalah benda besar yang bisa kita lihat. Namun interaksi yang terjadi antara gen-gen yang bertempat di dalam tubuh-tubuh yang *berbeda* hanyalah puncak gunung es. Mayoritas besar interaksi yang signifikan antara gen di dalam rangkaian yang secara evolusioner stabil—lambung gen—justru berlangsung *di dalam* tubuh individu. Interaksi itu sulit dilihat karena berlangsung di dalam sel, terutama sel-sel embrio yang



tengah berkembang. Tubuh yang terintegrasi dengan baik bisa ada karena merupakan produk serangkaian gen egois yang stabil secara evolusioner.

Namun saya mesti kembali ke tingkat interaksi antarhewan yang merupakan topik utama buku ini. Untuk memahami agresi, kita sengaja memperlakukan individu hewan sebagai mesin egois yang independen. Toh model itu tak berlaku lagi kala individu-individu yang bersangkutan merupakan kerabat dekat—saudara, sepupu, induk-anak. Itu karena kerabat saling berbagi gen yang sama dalam jumlah besar. Dengan demikian, setiap gen egois memiliki loyalitas yang terbagi antara tubuh-tubuh yang berbeda. Ini akan dijelaskan di bab berikutnya.

## CATATAN AKHIR

1. Sekarang saya ingin menyampaikan gagasan penting tentang SES dengan cara yang lebih sederhana sebagai berikut. SES adalah strategi yang berhasil baik melawan salinan dirinya sendiri. Pembenerannya begini. Suatu strategi yang sukses adalah strategi yang mendominasi populasi. Dengan demikian, strategi itu akan cenderung berjumpa dengan salinan dirinya. Oleh karena itu, strategi itu tidak akan terus berhasil kecuali dia berhasil melawan salinan dirinya. Definisi ini tidak memiliki presisi yang sematematis definisi Maynard Smith dan tidak dapat menggantikan definisinya, karena sebenarnya tidak lengkap. Namun, definisi di atas masih bernilai karena secara intuitif meringkas gagasan dasar SES.

Cara berpikir SES telah lebih menyebar di kalangan ahli biologi sekarang dibanding ketika bab ini ditulis. Maynard Smith sendiri telah meringkas perkembangannya hingga 1982 dalam bukunya *Evolution and Theory of Games*. Geoffrey Parker, seorang kontributor utama dalam bidang itu, telah menulis makalah yang sedikit lebih mutakhir. *The Evolution of Cooperation* karya Robert Axelrod telah memanfaatkan teori SES, tapi saya tidak akan membahasnya di sini karena salah satu dari dua bab baru saya umumnya ditujukan untuk menjelaskan karya Axelrod. Tulisan-tulisan saya sendiri tentang topik teori SES sejak edisi pertama buku ini adalah artikel yang berjudul “Good Strategy or Evolutionarily Stable Strategy?” dan makalah gabungan tentang tawon penggali (*digger wasp*) yang dibahas setelah ini.

2. Pernyataan tersebut, sayangnya, keliru. Ada kesalahan dalam makalah asli Maynard Smith dan Price, dan saya mengulangnya dalam bab ini, bahkan memperparahnya dengan membuat pernyataan yang agak bodoh bahwa retaliator-penyidik “nyaris” merupakan SES (jika suatu strategi “nyaris” merupakan SES, maka itu bukan SES dan masih bisa diserang). Retaliator sepiantas terlihat seperti SES karena dalam populasi retaliator tidak ada strategi lain yang lebih baik. Namun, merpati berhasil sama baiknya karena, dalam populasi retaliator, perilakunya

tidak dapat dibedakan dari perilaku retaliator. Oleh karena itu, merpati dapat masuk ke dalam populasi. Yang menjadi masalah adalah apa yang terjadi selanjutnya. J.S. Gale dan L.J. Eaves melakukan simulasi komputer dinamis di mana mereka mengambil suatu populasi hewan model melalui sejumlah besar generasi evolusi. Mereka menunjukkan bahwa SES yang sebenarnya dalam permainan itu adalah justru campuran stabil antara elang dan penggencet. Ini bukan satu-satunya kesalahan dalam literatur awal tentang SES yang telah terungkap karena percobaan dinamis jenis itu. Contoh lain yang bagus adalah kesalahan saya sendiri, dibahas dalam catatan saya untuk Bab 9.

3. Sekarang kita memiliki beberapa pengukuran lapangan yang baik tentang biaya dan manfaat di alam, yang telah dihubungkan dengan model SES tertentu. Salah satu contohnya yang terbaik datang dari tawon emas besar penggali (*great golden digger wasp*) di Amerika Utara. Tawon penggali bukan tawon sosial yang biasa kita kenal, yang umumnya tawon betina pekerja mandul. Setiap tawon penggali betina bekerja untuk dirinya sendiri dan dia mengabdikan hidupnya untuk menyediakan rumah dan makanan bagi larvanya secara terus-menerus. Biasanya, tawon penggali betina mulai dengan menggali lubang-lubang panjang di dalam tanah, yang dasarnya berupa ruang kosong. Kemudian dia pergi berburu mangsa (dalam hal ini, belalang daun). Begitu mendapatkan mangsa, tawon menggunakan sengatan untuk melumpuhkan mangsa dan menyeretnya kembali ke dalam liang. Setelah terkumpul empat atau lima belalang daun, dia meletakkan telur di atas tumpukan mangsanya dan menutup liang. Telur kemudian menetas menjadi larva yang langsung mendapat makanan dari tubuh belalang daun. Mangsanya memang dilumpuhkan saja, tidak dibunuh, supaya tidak busuk sehingga dapat dimakan hidup-hidup dan masih segar. Kebiasaan mengerikan seperti itulah, pada tawon Ichneumon yang berkerabat dengan tawon penggali, yang memicu Darwin untuk menulis: "Saya tidak bisa meyakinkan diri sendiri bahwa Tuhan yang Maha Pengasih dan Maha Kuasa sengaja menciptakan Ichneumonidae dengan maksud supaya memberinya makan dengan tubuh ulat hidup...." Padahal dia bisa saja menggunakan contoh koki Prancis yang merebus lobster hidup-hidup untuk menambah kelezatan rasa. Kembali ke kehidupan tawon penggali betina, tawon itu merupakan makhluk soliter walaupun beberapa betina bisa bekerja secara terpisah di wilayah yang sama. Kadang-kadang mereka menempati liang sesamanya, ketimbang bersusah payah menggali liang baru.

Dr. Jane Brockmann ialah pakar tawon yang setara dengan Jane Goodall untuk simpanse. Brockmann datang dari Amerika untuk bekerja dengan saya di Oxford, membawa catatannya yang amat panjang tentang tiap peristiwa dalam kehidupan dua populasi tawon betina yang diidentifikasi secara individual. Catatannya begitu lengkap sehingga anggaran waktu individu tawon dapat diketahui. Waktu adalah komoditas ekonomi: semakin banyak waktu yang dihabiskan untuk satu kegiatan dalam kehidupan, semakin sedikit yang tersedia untuk kegiatan lain. Alan Grafen bergabung dengan kami dan mengajarkan bagaimana untuk berpikir secara tepat tentang ongkos waktu dan manfaat reproduktif. Kami menemukan bukti adanya SES campuran dalam permainan yang dijalankan antara tawon betina dalam populasi di New Hampshire, meski kami gagal menemukan bukti tersebut dalam populasi lain di Michigan. Singkatnya, tawon New Hampshire punya dua strategi: entah Menggali sarang sendiri atau Masuk ke sarang yang telah digali tawon lain. Menurut penafsiran kami, tawon dapat memperoleh keuntungan dengan Masuk karena beberapa sarang ditinggalkan oleh penggali aslinya dan dapat digunakan kembali. Tidak ada gunanya untuk masuk ke sarang yang sudah ditempati, tapi tawon tidak punya cara untuk tahu mana yang sudah ditempati, mana yang sudah ditinggalkan. Dia berisiko menempati liang yang ditempati tawon lain selama sehari-hari. Pada akhirnya, dia bisa pulang dan mendapati liangnya telah tertutup, segala upayanya sia-sia—penghuni lain telah meletakkan telurnya dan akan menuai hasilnya. Jika ada terlalu banyak aksi masuk liang dalam suatu populasi, liang yang tersedia menjadi langka, peluang penghuni ganda meningkat, dan, dengan demikian Menggali sarang lebih bermanfaat. Sebaliknya, jika ada banyak tawon yang menggali liang, ketersediaan liang yang tinggi pun mendukung aksi masuk liang. Ada frekuensi kritis aksi masuk liang dalam populasi, di mana Menggali dan Masuk sama-

sama menguntungkan. Jika frekuensi yang sesungguhnya di bawah frekuensi kritis, maka seleksi alam akan mendukung Masuk liang karena ada pasokan liang yang ditinggalkan. Jika frekuensi yang sesungguhnya lebih tinggi ketimbang frekuensi kritis, liang yang tersedia pun kurang dan seleksi alam mendukung Menggali. Jadi keseimbangan dipertahankan dalam populasi. Bukti kuantitatifnya yang terperinci menunjukkan bahwa keadaan itu sungguh merupakan SES campuran; setiap individu tawon memiliki kemungkinan Menggali atau Masuk, bukan hanya Menggali atau hanya Masuk.

4. Demonstrasi yang bahkan lebih jelas daripada demonstrasi Tinbergen atas “penduduk selalu menang” datang dari penelitian N.B. Davies terhadap kupu-kupu kayu berbintik. Karya Tinbergen dikerjakan sebelum teori SES ditemukan sedangkan tafsir SES saya dalam edisi pertama buku ini dibuat dengan kilas balik. Sementara itu, Davies meneliti kupu-kupu menggunakan bantuan teori SES. Dia menyadari bahwa individu kupu-kupu jantan di Wytham Wood, dekat Oxford, mempertahankan petak yang terkena cercah cahaya Matahari. Betina tertarik dengan cahaya Matahari sehingga petak yang terkena cercah cahaya Matahari adalah sumber daya berharga, sesuatu yang layak diperebutkan. Ada lebih banyak kupu-kupu jantan ketimbang petak yang ada dan kelebihan jumlah pejantan itu menunggu di kanopi dedaunan. Dengan menangkap kupu-kupu jantan dan melepaskannya satu per satu, Davies menunjukkan bahwa individu yang tiba pertama di petak bercercah cahaya Matahari dianggap sebagai “pemilik” petak. Pejantan mana pun yang tiba berikutnya diperlakukan sebagai “penyusup”. Si penyusup selalu, tanpa perkecualian, lekas mengakui kekalahan sehingga sang pemilik menjadi satu-satunya pengendali. Dalam percobaan terakhirnya yang elegan, Davies berhasil “memperdaya” kedua jenis kupu-kupu sehingga mereka “mengira” merekalah “pemilik” sementara yang lainnya “penyusup”. Hanya dalam kondisi itulah pertarungan yang serius berlangsung berkepanjangan. Ngomong-ngomong, dalam semua kasus ini saya bicara seolah ada sepasang kupu-kupu saja, untuk memudahkan. Yang terjadi sesungguhnya adalah sampel statistik yang terdiri atas banyak pasangan, tentunya.
5. Insiden lain yang bisa dibayangkan menggambarkan SES paradoks tercatat dalam surat untuk koran *The Times* (London, 7 Desember 1977) dari Mr. James Dawson: “Selama beberapa tahun saya telah memperhatikan bahwa camar yang menggunakan tiang bendera sebagai pos pengamatan selalu memberi ruang bagi camar lain yang ingin mendarat di tiang, tak peduli perbandingan besar kedua burung itu.”

Contoh strategi paradoks terbaik yang saya tahu melibatkan babi ternak di dalam kotak Skinner. Strategi ini stabil dalam arti yang sama dengan SES, tapi lebih baik disebut SPS (Strategi Perkembangan yang Stabil, *Developmentally Stable Strategy*) karena muncul selama masa hidup hewan, bukan selama masa evolusi. Kotak Skinner adalah suatu perangkat di mana hewan belajar untuk memberi makan dirinya sendiri dengan menekan tuas. Makanannya akan disajikan secara otomatis. Ahli psikologi percobaan terbiasa menempatkan merpati atau tikus dalam kotak Skinner kecil, di mana hewan-hewan itu segera belajar untuk menekan tuas kecil demi ganjaran berupa makanan. Babi dapat belajar hal yang sama dalam kotak Skinner yang lebih besar dengan menekan tuas sederhana (Saya menyaksikan film tentang itu dan saya ingat betul betapa kerasnya saya tertawa). B.A. Baldwin dan G.B. Meese melatih babi-babi di dalam kandang Skinner, tapi ada tambahan lain. Moncong tuas berada di salah satu ujung kandang; pemasok makanan di ujung yang lain. Jadi babi harus menekan tuas lalu berlari ke ujung kandang yang lain untuk mendapatkan makanan, buru-buru kembali ke tuas, dan begitu seterusnya. Itu terdengar baik-baik saja, tapi Baldwin dan Meese menempatkan beberapa pasang babi di dalam sana. Babi-babi itu menjadi bisa saling mengeksploitasi. Babi “budak” bolak-balik menekan tuas. Babi “majikan” duduk di dekat pemasok makanan dan melahap makanan begitu tersaji. Pasangan-pasangan babi itu kemudian menjadi mapan dalam pola relasi “budak/majikan” seperti ini, yang satu bekerja dan lari bolak-balik sementara yang satu lagi makan sebagian besar makanan yang ada.

Sekarang paradoksnya. Label “majikan” dan “budak” ternyata terbalik-balik. Bilamana sepasang babi menjadi mapan dalam pola yang stabil, babi yang akhirnya berperan sebagai “majikan” atau “peran pengeksploitasi” adalah babi yang, dalam semua hal lain, subordinat. Babi yang disebut “budak”, yang bekerja banting-tulang, adalah babi yang biasanya dominan. Siapa pun yang tahu tentang babi itu akan menduga bahwa, sebaliknya, babi yang dominan adalah sang majikan, yang makan-makan saja, sementara babi yang subordinat pastilah si budak yang bekerja keras dan hampir-hampir tidak makan.

Bagaimana pembalikan yang paradoks itu muncul? Sangatlah mudah untuk memahaminya begitu Anda mulai berpikir dalam kerangka strategi stabil. Yang harus kita lakukan hanyalah mencuitkan gagasan itu dari jangka waktu evolusioner menjadi jangka waktu perkembangan individu, skala waktu di mana hubungan antara dua individu berkembang. Strategi “yang dominan duduk menunggu makanan; bawahan bekerja menekan tuas” terdengar masuk akal, tapi tidak stabil. Babi yang menjadi bawahan, setelah menekan tuas, akan berlari hanya untuk menemukan babi yang dominan menjaga tempat makanan dan tidak mungkin disingkirkan. Maka babi bawahan akan segera berhenti menekan tuas karena perilakunya tidak akan pernah mendapat ganjaran. Namun, sekarang mari mempertimbangkan strategi sebaliknya: “yang dominan bekerja menekan tuas; yang bawahan duduk menunggu makanan”. Strategi ini akan menjadi stabil walaupun hasilnya paradoks, yaitu babi bawahan mendapatkan sebagian besar makanan. Yang diperlukan hanyalah sebaiknya ada *sedikit* makanan yang tersisa untuk babi dominan saat dia merangsek dari ujung lain kandang. Begitu tiba, dia tidak memiliki kesulitan untuk mengusir bawahannya dari tempat makanan. Selama ada remah makanan yang tersisa untuk menjadi ganjarannya, kebiasaannya menekan tuas dan dengan demikian, secara kebetulan membuat kenyang si bawahan, akan terus dilakukan. Dan kebiasaan babi bawahan, bersandar malas-malasan di dekat tempat makanan, juga mendapat ganjaran. Jadi, “strategi” berikut, “jika dominan berperilakulah sebagai ‘budak’, jika bawahan berperilakulah sebagai ‘majikan’,” akan mendapat ganjaran dan menjadi stabil.

6. Ted Burk, waktu itu mahasiswa saya, menemukan bukti lebih lanjut tentang jenis hierarki pseudo-dominasi tersebut di jangkrik. Dia juga menunjukkan bahwa jangkrik jantan akan merayu betina jika dia baru saja memenangkan pertarungan melawan jantan lain. Ini mestinya disebut “Duke of Marlborough Effect”, berdasarkan satu bagian dalam buku harian Duchess Marlborough pertama: “Yang Mulia kembali dari perang hari ini dan menyenangkan diriku dua kali dengan masih memakai sepatu larsnya.” Alternatif namanya bisa diajukan berdasarkan liputan berikut dari majalah *New Scientist* tentang perubahan kadar hormon maskulin testosteron: “Kadarnya meningkat dua kali lipat di pemain tenis selama 24 jam sebelum pertandingan besar. Setelah itu, kadarnya tetap tinggi di pemenang, tapi langsung menurun di pecundang.”
7. Kalimat ini sedikit berlebihan. Reaksi saya mungkin berlebihan terhadap fakta bahwa gagasan tentang SES lazim diabaikan dalam kepustakaan biologi kontemporer, khususnya di Amerika. Misalnya saja, istilah tersebut tidak muncul di mana pun dalam karya penting E.O. Wilson, *Sociobiology*. Sekarang gagasan SES itu tidak lagi diabaikan sehingga saya dapat mengambil pandangan yang lebih bijaksana dan tak terlalu berapi-api. Anda sesungguhnya tidak harus menggunakan bahasa SES, asalkan Anda berpikir cukup jernih. Tapi SES membantu untuk berpikir jernih, terutama dalam kasus-kasus tersebut—pada praktiknya hampir semua kasus—di mana pengetahuan terperinci mengenai genetika tidak tersedia. Kadang-kadang dikatakan bahwa model SES menganggap reproduksi adalah sesuatu yang aseksual, tapi pernyataan ini menyesatkan jika dipahami sebagai asumsi positif reproduksi aseksual versus seksual. Lebih tepatnya adalah model SES tidak perlu repot untuk berkomitmen tentang perincian sistem genetis. Sebaliknya, model itu berasumsi bahwa, dalam arti yang samar-samar, kemiripan melahirkan kemiripan. Untuk banyak keperluan, asumsi tersebut cukup memadai. Bahkan kesamar-samarannya dapat bermanfaat karena dengan demikian dia fokus ke hal yang penting dan bukan ke rincian, seperti dominasi genetis, yang biasanya tidak diketahui dalam kasus-

kasus tertentu. Pemikiran SES paling berguna dalam peran negatif, membantu kita menghindari kesalahan teoretis yang mungkin menggoda kita.

8. Paragraf ini merupakan ringkasan suatu cara untuk mengekspresikan apa yang kini dikenal luas sebagai kesetimbangan tersela (*punctuated equilibrium*). Saya malu karena, ketika menuliskan dugaan saya, seperti banyak ahli biologi di Inggris saat itu, saya benar-benar tidak tahu tentang teori tersebut walaupun telah dipublikasikan tiga tahun sebelumnya. Semenjak itu, misalnya dalam *The Blind Watchmaker*, saya menjadi cukup kesal—mungkin terlalu kesal—melihat sambutan berlebihan terhadap teori kesetimbangan tersela. Jika hal ini telah melukai perasaan siapa pun, saya menyesal. Mereka mungkin perlu tahu bahwa, setidaknya pada 1976, saya tidak bermaksud buruk.



## BAB 6

# PERTALIAN GEN

Apakah sesungguhnya gen egois itu? Gen bukan hanya wujud fisik sepotong kecil DNA. Sama seperti di dalam sup purba, gen adalah *semua replika* bagian kecil tertentu DNA, yang tersebar di seluruh dunia. Jika kita membebaskan diri kita sendiri untuk bicara tentang gen seolah-olah dia memiliki tujuan sadar, jika kita selalu meyakinkan diri kita bahwa kita dapat menerjemahkan bahasa kita yang tak sempurna ini ke dalam istilah-istilah yang dapat dipercaya kalau mau, maka kita dapat mengajukan pertanyaan berikut: apakah yang hendak diperbuat oleh gen egois? Dia berusaha menjadi lebih banyak di dalam lumbung gen. Pada dasarnya, gen egois melakukan itu dengan membantu memprogram tubuh-tubuh yang dia tempati untuk bertahan hidup dan bereproduksi. Namun, sekarang kita menekankan "dia" merupakan agen-agen yang terdistribusi, ada di banyak individu yang berbeda pada waktu yang sama. Pokok pemikiran kunci bab ini adalah bahwa gen bisa membantu *replika* dirinya yang ada di tubuh-tubuh lain. Jika memang demikian, tindakan itu akan tampak sebagai altruisme individual, walaupun ternyata diakibatkan oleh gen egois.

Pertimbangkan gen yang membuat manusia jadi albino. Sebetulnya ada beberapa gen yang dapat menimbulkan albinisme, tapi saya hanya bicara tentang salah satunya. Gen ini resesif; artinya dia harus hadir dalam dosis ganda agar seseorang menjadi albino. Ini berlaku bagi 1 banding 20.000 di antara kita. Tapi gen albino hadir dalam dosis tunggal, dalam sekitar 1 banding 70 di antara kita, dan orang-orang yang memilikinya bukan albino. Karena didistribusikan di banyak individu, suatu gen seperti gen albino, secara teori, dapat membantu kelangsungan hidupnya sendiri di dalam lumbung gen dengan memprogramkan tubuhnya untuk berperilaku altruistik terhadap tubuh albino lainnya, karena mereka mengandung gen yang sama. Gen albino seharusnya tak keberatan jika beberapa tubuh yang dia huni mati, asalkan dengan kematian mereka gen itu membantu tubuh-tubuh lain yang mengandung gen yang sama untuk bertahan hidup. Jika gen albino dapat membuat salah satu tubuhnya menyelamatkan nyawa sepuluh tubuh albino lainnya, maka kematian si martir dibalas dengan meningkatnya jumlah gen albino di lumbung gen.

Haruskah kita kemudian berharap para albino berbuat baik terhadap sesama albino? Sebenarnya jawabannya mungkin tidak. Untuk melihat mengapa tidak, untuk sementara kita harus meninggalkan kiasan kita tentang gen sebagai agen sadar karena dalam konteks ini kiasan itu akan menyesatkan. Kita harus menerjemahkannya kembali ke dalam istilah-istilah yang dapat dipercaya, walaupun lebih panjang. Gen albino tidak betul-betul "ingin" bertahan hidup atau membantu gen albino lainnya. Tapi jika gen albino secara kebetulan menyebabkan tubuh-tubuhnya berperilaku altruistik terhadap albino lainnya, maka secara otomatis, mau tidak mau, gen itu akan menjadi lebih banyak di lumbung gen sebagai hasilnya. Namun agar itu terjadi, gen harus punya dua efek yang terpisah terhadap tubuh. Dia bukan hanya harus memberikan efek kulit yang sangat pucat yang seperti biasa, melainkan juga harus memberikan kecenderungan untuk menjadi altruistik secara selektif terhadap individu dengan kulit yang sangat pucat. Gen yang berefek ganda seperti itu, jika ada, akan sangat sukses dalam populasi.

Sebagaimana yang saya tekankan dalam Bab 3, memang benar bahwa gen bisa memiliki efek ganda. Secara teoretis, mungkin bisa muncul gen yang memberikan "label" yang terlihat dari luar seperti kulit pucat, atau janggut hijau, atau apa pun yang mencolok, dan juga kecenderungan untuk menjadi baik khususnya terhadap segala label yang terlihat itu. Mungkin, memang, tapi tidak semudah itu. Janggut



hijau sama mungkinnya untuk dihubungkan dengan kecenderungan mengembangkan kuku kaki yang tumbuh ke dalam, atau ciri lain apapun, dan kesukaan terhadap janggut hijau sama mungkinnya untuk muncul bersama dengan ketidakmampuan untuk mengendus wangi kembang. Kemungkinannya kecil satu gen yang sama akan menghasilkan label yang tepat sekaligus altruisme yang tepat. Namun demikian, apa yang dapat disebut Efek Altruisme Janggut Hijau itu secara teori mungkin ada.

Label manasuka seperti janggut hijau adalah satu cara agar gen bisa "mengenali" salinan dirinya dalam individu berbeda. Apakah ada cara lain? Satu cara langsung adalah sebagai berikut. Pemilik suatu gen altruistis hanya bisa dikenali semata-mata oleh fakta bahwa dia melakukan tindakan altruistis. Suatu gen di lumbung gen dapat berhasil jika dia "mengatakan" sesuatu yang sepadan dengan: "Tubuh, jika A tenggelam akibat berusaha menyelamatkan orang lain supaya tidak tenggelam, maka melompatlah dan selamatkan A." Alasan mengapa gen yang demikian dapat berhasil adalah karena ada peluang yang lebih besar ketimbang rata-rata bahwa A memiliki gen altruistis penyelamat nyawa yang sama. Fakta bahwa A terlihat berusaha menyelamatkan orang lain adalah "label", sama dengan janggut hijau. Memang kurang manasuka dibanding janggut hijau, tapi tampaknya tetap tidak masuk akal. Apakah ada cara masuk akal agar gen bisa "mengenali" salinannya dalam tubuh lain?

Jawabannya ya. Sangat mudah untuk menunjukkan bahwa *kerabat dekat*—anggota keluarga inti—punya peluang lebih besar ketimbang rata-rata untuk berbagi gen. Sejak lama telah jelas bahwa inilah mengapa altruisme induk terhadap anak begitu umum. R.A. Fisher, J.B.S. Haldane, dan terutama W.D. Hamilton menyadari bahwa hal yang sama berlaku untuk kerabat lainnya—saudara kandung, keponakan, sepupu. Jika satu individu meninggal untuk menyelamatkan sepuluh kerabat dekatnya, satu salinan gen altruisme mungkin lenyap, tapi banyak salinan gen yang sama terselamatkan.

"Banyak" agak kurang jelas. Demikian pula "kerabat dekat". Kita dapat melakukan yang lebih baik ketimbang itu, seperti yang ditunjukkan Hamilton. Dua makalah Hamilton pada 1964 termasuk kontribusi paling penting yang pernah ditulis untuk etologi sosial, dan saya tidak pernah bisa mengerti mengapa keduanya diabaikan begitu saja oleh para ahli etologi (nama Hamilton bahkan tidak muncul dalam indeks dua buku teks utama etologi, yang diterbitkan pada 1970).<sup>1</sup> Untungnya ada tanda-

tanda baru mengenai ketertarikan orang-orang terhadap gagasan Hamilton. Makalah-makalah Hamilton agak matematis, tapi mudah untuk memahami prinsip-prinsip dasarnya secara intuitif, tanpa matematika yang ketat; walaupun harus ada beberapa penyederhanaan. Yang hendak kita hitung adalah probabilitas atau peluang bahwa dua individu, misalkan kakak-beradik, berbagi gen tertentu.

Agar sederhana, saya akan berasumsi bahwa kita bicara tentang gen yang langka di lumbung gen secara keseluruhan.<sup>2</sup> Sebagian besar orang sama-sama memiliki "gen untuk tidak menjadi albino", entah mereka berkerabat atau tidak. Alasan mengapa gen itu sangat jamak adalah, di alam, albino kurang bisa bertahan hidup dibandingkan non-albino karena, misalnya, paparan cahaya Matahari membuat mereka silau dan relatif cenderung tidak melihat pemangsa yang mendekat. Kita tidak sedang berusaha menjelaskan maraknya gen yang "baik" di dalam lumbung gen, seperti gen untuk tidak menjadi albino. Kita ingin dapat menjelaskan keberhasilan gen secara khusus sebagai akibat altruismenya. Oleh karena itu, kita dapat berasumsi bahwa, setidaknya pada tahap awal proses evolusi ini, gen-gen itu langka. Sekarang, poin pentingnya, bahkan gen yang langka dalam populasi secara keseluruhan, umumnya ada di banyak anggota satu keluarga. Saya mengandung sejumlah gen yang jarang ada dalam populasi secara keseluruhan, Anda juga mengandung gen yang langka dalam keseluruhan populasi. Peluang bahwa kita berdua mengandung gen langka yang sama memang sangat kecil. Namun, kemungkinan besar adik saya mengandung gen langka tertentu yang serupa dengan yang ada di dalam tubuh saya. Begitu juga, kemungkinan besar adik Anda membawa gen langka yang sama dengan Anda. Peluangnya dalam hal ini tepat 50 persen, dan mudah untuk menjelaskannya.

Misalkan Anda mengandung satu salinan gen G. Anda menerima G entah dari ayah atau dari ibu Anda (untuk kenyamanan, kita dapat mengabaikan berbagai kemungkinan langka—bahwa G adalah mutasi baru, bahwa kedua orangtua Anda memilikinya, atau bahwa kedua orangtua Anda memiliki dua salinan gen G tersebut). Katakanlah, ayah Anda yang memberi gen itu. Maka setiap sel tubuh ayah Anda yang normal berisi satu salinan G. Sekarang, Anda ingat bahwa saat seorang laki-laki mengeluarkan sperma, dia memberikan separo gennya. Oleh karena itu, ada 50 persen kemungkinan sperma yang menghasilkan adik Anda menerima gen G. Di sisi lain, jika Anda menerima gen G dari ibu Anda, penalaran yang persis sama menunjukkan bahwa separo telurnya

pastilah mengandung gen G; sekali lagi, ada kemungkinan 50 persen kakak Anda membawa G. Ini berarti jika Anda punya 100 saudara kandung, sekitar 50 di antara mereka akan memiliki gen langka tertentu yang Anda bawa. Ini juga berarti bahwa, jika Anda memiliki 100 gen langka, sekitar 50 ada di dalam salah satu tubuh saudara kandung Anda.

Anda dapat melakukan perhitungan yang sama untuk setiap derajat kekerabatan yang Anda suka. Satu hubungan yang penting adalah hubungan antara orangtua/induk dan anak. Jika Anda memiliki satu salinan gen H, peluang salah satu anak Anda memiliki gen itu adalah 50 persen karena separo sel kelamin Anda mengandung H, dan setiap anak terbuat dari salah satu sel kelamin itu. Jika Anda memiliki satu salinan gen I, peluang ayah Anda juga memiliki I adalah 50 persen karena Anda menerima setengah gen Anda dari dia dan setengah dari ibu Anda. Agar memudahkan, kita akan menggunakan indeks *derajat kekerabatan* (*relatedness*) yang menggambarkan peluang gen dimiliki bersama oleh dua kerabat. Derajat kekerabatan antara dua saudara kandung adalah  $\frac{1}{2}$  karena setengah gen yang dimiliki satu saudara akan ditemukan dalam yang lain. Ini adalah angka rata-rata: lewat undi-undian meiosis, mungkin saja sepasang saudara kandung berbagi gen dalam jumlah yang lebih banyak atau lebih sedikit daripada itu. Sementara itu, derajat kekerabatan antara orangtua dan anak selalu persis  $\frac{1}{2}$ .

Rasanya agak membosankan harus berhitung-hitung. Jadi, ini dia aturan umum yang mudah untuk memperkirakan derajat kekerabatan antara dua individu A dan B. Anda bisa memanfaatkannya untuk menuliskan surat wasiat Anda atau untuk menafsirkan kemiripan-kemiripan yang terlihat dalam keluarga Anda sendiri. Ini berlaku di semua kasus yang sederhana tapi tidak berlaku bilamana terjadi perkawinan inses, dan di serangga tertentu, seperti yang akan kita lihat.

Pertama, identifikasi *leluhur bersama* A dan B. Misalnya, leluhur bersama sepasang sepupu derajat pertama adalah kakek dan nenek mereka. Begitu Anda menemukan leluhur yang sama, tentunya secara logis benar bahwa semua leluhurnya pun adalah leluhur A dan B. Namun kita abaikan semuanya, kecuali leluhur bersama yang paling terakhir. Dalam pengertian itu, sepupu derajat pertama hanya memiliki dua leluhur yang sama. Jika B adalah keturunan langsung A, misalnya cicitnya, maka A sendirilah "leluhur bersama" yang kita cari.

Setelah menemukan leluhur bersama *A* dan *B*, hitung *jarak generasinya* sebagai berikut. Mulai dari *A*, telusuri naik silsilah keluarga sampai Anda menemukan leluhur bersama lalu turun lagi ke *B*. Jumlah langkah ketika menaiki kemudian menuruni silsilah kembali itulah yang disebut jarak generasi. Misalnya, jika *A* adalah paman *B*, jarak generasinya adalah 3. Leluhur bersamanya adalah, katakanlah, ayah *A* dan kakek *B*. Mulai dari *A*, Anda harus memanjat satu generasi untuk mencapai leluhur bersama. Kemudian untuk turun ke *B* Anda harus turun dua generasi di sisi lain. Oleh karena itu, jarak generasinya adalah  $1 + 2 = 3$ .

Setelah menemukan jarak generasi antara *A* dan *B* lewat leluhur bersama, hitunglah bagian kekerabatan mereka yang menjadi tanggung jawab si leluhur. Untuk melakukan itu, kalikan  $\frac{1}{2}$  dengan  $\frac{1}{2}$  untuk setiap langkah jarak generasi. Jika jarak generasi adalah 3, berarti hitunglah  $\frac{1}{2} \times \frac{1}{2} \times \frac{1}{2}$  atau  $(\frac{1}{2})^3$ . Jika jarak generasi melalui nenek moyang tertentu sama dengan  $g$  langkah, porsi derajat kekerabatan yang disebabkan leluhur itu adalah  $(\frac{1}{2})^g$ .

Tapi itu hanya satu bagian kekerabatan antara *A* dan *B*. Jika mereka memiliki lebih daripada satu leluhur bersama, kita harus menambahkan angka yang sama untuk setiap leluhur. Biasanya jarak generasi untuk semua leluhur bersama sepasang individu itu sama. Oleh karena itu, setelah memperhitungkan derajat kekerabatan antara *A* dan *B* yang disebabkan oleh satu leluhur, yang harus Anda lakukan pada praktiknya adalah mengalikan dengan jumlah leluhur. Sepasang sepupu derajat pertama, misalnya, memiliki dua leluhur bersama dan jarak generasi lewat masing-masing leluhur adalah 4. Oleh karena itu, derajat kekerabatan mereka adalah  $2 \times (\frac{1}{2})^4 = \frac{1}{8}$ . Jika *A* adalah cicik *B*, maka jarak generasinya adalah 3 dan jumlah "leluhur" bersamanya adalah 1 (si *B* sendiri) sehingga derajat kekerabatannya adalah  $1 \times (\frac{1}{2})^3 = \frac{1}{8}$ . Secara genetis, sepupu derajat pertama Anda setara dengan seorang cicik. Sama, Anda sama mungkin "menyerupai" paman Anda (kekerabatan =  $2 \times (\frac{1}{2})^3 = \frac{1}{4}$ ) seperti Anda menyerupai kakek Anda (kekerabatan =  $1 \times (\frac{1}{2})^2 = \frac{1}{4}$ ).

Untuk hubungan kekerabatan yang jauh seperti sepupu derajat ketiga ( $2 \times (\frac{1}{2})^8 = 1/128$ ), kita mendekati probabilitas dasar bahwa gen tertentu yang dimiliki oleh *A* akan dimiliki juga secara acak oleh sembarang individu dalam populasi. Sepupu derajat ketiga hampir sepadan dengan sembarang orang sejauh berkenaan dengan gen altruistik. Sepupu derajat kedua (kekerabatan =  $1/32$ ) hanya sedikit

lebih istimewa; sepupu pertama agak istimewa ( $\frac{1}{8}$ ). Saudara kandung, orangtua dan anak-anak sangat istimewa ( $\frac{1}{2}$ ), sedangkan kembar identik (derajat kekerabatan = 1) sama istimewanya dengan diri sendiri. Paman, bibi, keponakan, kakek-nenek, cucu, dan saudara tiri ada di posisi menengah dengan derajat kekerabatan  $\frac{1}{4}$ .

Sekarang kita berada dalam posisi untuk bicara tentang gen altruisme kekerabatan (*kin-altruism*) secara jauh lebih presisi. Gen untuk mengorbankan diri demi menyelamatkan lima sepupu tidak akan menjadi lebih banyak dalam populasi, tapi gen yang menyelamatkan lima saudara kandung atau sepuluh sepupu derajat pertama bisa saja. Persyaratan minimum supaya gen altruistik yang cenderung bunuh diri dianggap berhasil adalah dia harus menyelamatkan lebih daripada dua saudara kandung (atau anak atau orangtua), atau lebih daripada empat saudara tiri (atau paman, bibi, keponakan, kakek-nenek, cucu), atau lebih daripada delapan sepupu derajat pertama, dan seterusnya. Gen demikian, rata-rata, cenderung terus hidup di dalam tubuh individu-individu yang diselamatkan oleh si altruis sehingga membalas setimpal kematian si altruis itu sendiri.

Jika seorang individu dapat yakin bahwa seseorang tertentu adalah kembaran identiknya, maka dia sebaiknya peduli kesejahteraan kembarannya sebagaimana dia peduli terhadap kesejahteraan dirinya sendiri. Gen untuk altruisme kembar pasti dibawa oleh kedua individu kembar itu sehingga jika yang satu meninggal secara heroik untuk menyelamatkan yang lain, gen itu akan terus hidup. Armadillo bergaris sembilan lahir sebagai kembar empat identik. Sejauh yang saya tahu, tidak ada laporan tentang pengorbanan diri yang dilakukan anak armadillo muda, tapi telah ditunjukkan bahwa altruisme yang kuat jelas dapat diharapkan, dan itu mungkin layak untuk diamati oleh orang yang pergi ke Amerika Selatan.<sup>3</sup>

Kita sekarang dapat melihat bahwa pengasuhan orangtua/induk hanyalah kasus altruisme kekerabatan yang istimewa. Secara genetis, individu dewasa seharusnya mencurahkan pengasuhan dan perhatian yang sama terhadap adik kandungnya yang yatim-piatu seperti halnya terhadap anak-anaknya sendiri. Derajat kekerabatan dengan adik kandung dan dengan anak kandung persis sama,  $\frac{1}{2}$ . Sehubungan dengan seleksi gen, gen untuk perilaku altruistik kakak kandung mestinya punya peluang yang sama bagusnya untuk menyebar dalam populasi seperti gen perilaku altruistik orangtua/induk. Dalam praktiknya, itu penyederhanaan yang berlebihan karena berbagai alasan

yang akan kita bahas nanti, dan pengasuhan kakak di alam tidaklah selazim pengasuhan orangtua/induk. Namun, inti pemikiran yang ingin saya sampaikan di sini adalah bahwa, secara *genetis*, tidak ada yang istimewa tentang hubungan orangtua/anak kalau dibandingkan dengan hubungan kakak/adik kandung. Fakta bahwa orangtua yang menurunkan gen kepada anak-anak, sementara kakak tidak menurunkan gennya kepada adiknya, tidaklah relevan karena kakak-beradik ini menerima replika identik gen-gen yang sama dari orangtua yang sama.

Beberapa orang menggunakan istilah *seleksi kerabat* (*kin selection*) untuk membedakan jenis seleksi alam ini dengan seleksi kelompok (perbedaan kelestarian antarkelompok) dan seleksi individu (perbedaan kelestarian antarindividu). Seleksi kerabat menjelaskan altruisme dalam keluarga; semakin dekat hubungan, semakin kuat seleksi. Tidak ada yang salah dengan istilah itu, tapi sayangnya mungkin harus ditinggalkan karena adanya penyalahgunaan akhir-akhir ini, yang mungkin membingungkan ahli biologi selama bertahun-tahun yang akan datang. E.O. Wilson, dalam karyanya yang sebetulnya mengagumkan, *Sociobiology: The New Synthesis*, mendefinisikan seleksi kerabat sebagai kasus istimewa seleksi kelompok. Dia punya diagram yang jelas menunjukkan bahwa dia memikirkan seleksi kerabat sebagai peralihan antara "seleksi individu" dan "seleksi kelompok" dalam arti konvensional—arti yang saya gunakan dalam Bab 1. Sekarang, seleksi kelompok—bahkan berdasarkan definisi Wilson sendiri—berarti perbedaan kelestarian antarkelompok individu. Tentu saja boleh dikatakan keluarga adalah suatu jenis kelompok yang istimewa. Namun inti argumen Hamilton adalah bahwa perbedaan antara keluarga dan non-keluarga tidaklah ketat dan tegas, tapi hanya soal probabilitas matematis. Teori Hamilton tidak mengatakan bahwa hewan harus bersikap secara altruistik terhadap semua "anggota keluarga" dan bersikap egois terhadap semua yang lain. Tidak ada garis yang pasti untuk memilah antara keluarga dan non-keluarga. Kita tidak harus memutuskan apakah, misalnya, sepupu derajat kedua harus dihitung masuk keluarga atau di luar: kita hanya menganggap sepupu kedua mestinya berpeluang 1/16 kali lebih mungkin menerima altruisme dibandingkan keturunan langsung atau saudara kandung. Seleksi kerabat *bukanlah* kasus khusus seleksi kelompok.<sup>4</sup> Seleksi kerabat adalah konsekuensi khusus seleksi gen.

Bahkan ada kelemahan yang lebih serius dalam definisi Wilson mengenai seleksi kerabat. Wilson dengan sengaja tidak melibatkan

keturunan langsung: keturunan langsung tak dia anggap kerabat!<sup>5</sup> Tentu saja Wilson tahu bahwa keturunan adalah kerabat orangtuanya, tapi dia memilih untuk tidak melibatkan teori seleksi kerabat guna menjelaskan pengasuhan altruistik orangtua/induk terhadap keturunan sendiri. Tentu Wilson berhak untuk menentukan definisi sesukanya, tapi definisi itu sangat membingungkan, dan saya berharap Wilson akan mengubahnya dalam edisi mendatang bukunya yang berpengaruh. Dari sudut pandang genetis, pengasuhan orangtua/induk dan altruisme kakak-adik berevolusi berdasarkan alasan yang persis sama: dalam kedua kasus itu, gen altruistik hadir di tubuh penerima altruisme.

Saya meminta permakluman pembaca terhadap sedikit cercaan di atas, dan sekarang saya kembali ke cerita utama. Sejauh ini, saya telah agak menyederhanakan beberapa hal dan sekarang saatnya untuk memperkenalkan beberapa kualifikasi. Saya telah berbicara secara sederhana tentang gen pengorbanan diri untuk menyelamatkan nyawa sejumlah kerabat yang derajat kekerabatannya diketahui secara persis. Jelas, dalam kehidupan nyata, hewan tidak dapat diharapkan untuk menghitung berapa banyak persisnya kerabat yang mereka selamatkan, atau melakukan perhitungan Hamilton dalam kepala, walaupun tahu siapa saja saudara kandung dan sepupunya. Dalam kehidupan nyata, bunuh diri dan "penyelamatan nyawa" harus diganti dengan *statistik risiko* kematian, baik diri sendiri maupun orang lain. Bahkan mungkin sepupu derajat ketiga layak diselamatkan apabila risikonya bagi diri sendiri sangat kecil. Namun, toh baik Anda maupun kerabat yang hendak Anda selamatkan suatu hari nanti akan mati juga. Setiap individu memiliki "tingkat harapan hidup" (*life expectancy*) yang dapat dikalkulasikan oleh seorang aktuaris walau dengan sedikit kemungkinan kesalahan. Menyelamatkan nyawa seorang kerabat yang akan segera mati karena usia tua akan kurang berdampak bagi lumbung gen, ketimbang menyelamatkan nyawa seorang kerabat yang sama dekatnya namun masih akan berumur panjang.

Perhitungan simetris kita yang rapi mengenai derajat kekerabatan harus dimodifikasi oleh pertimbangan-pertimbangan aktuarial yang mporak-porandakan. Secara genetis, kakek-nenek dan cucu memiliki alasan yang sama untuk berperilaku altruistik satu sama lain karena masing-masing berbagi gen yang sama. Tapi, jika cucu memiliki harapan hidup yang lebih tinggi, gen altruisme kakek untuk cucu memiliki keuntungan selektif yang lebih tinggi ketimbang gen altruisme cucu untuk kakek. Memang mungkin saja manfaat bersih membantu kerabat

jauh yang muda melebihi manfaat bersih membantu kerabat dekat yang tua. (Tentu, harapan hidup kakek-nenek tak selalu lebih rendah ketimbang cucu. Dalam spesies dengan tingkat kematian bayi yang tinggi, yang sebaliknya justru berlaku.)

Melanjutkan analogi aktuaria, individu dapat dianggap sebagai penjamin asuransi jiwa. Satu individu dapat diharapkan berinvestasi atau mempertaruhkan sebagian asetnya dalam hidup individu lain. Dia memperhitungkan kekerabatannya dengan individu lain, dan juga apakah individu itu "risiko yang baik" dalam hal harapan hidup, dibandingkan dengan harapan hidup si penjamin. Persisnya, kita mestinya menyebutnya "harapan reproduksi" bukan "harapan hidup", atau lebih terperinci lagi, "harapan kapasitas umum untuk menguntungkan gen sendiri pada masa depan". Kemudian agar perilaku altruistik berkembang, risiko bersih altruis harus lebih kecil daripada keuntungan bersih penerima dikalikan derajat kekerabatan. Risiko dan manfaat harus dihitung dengan cara-cara aktuaria yang rumit yang telah saya uraikan.

Namun, betapa rumitnya perhitungan yang harus dilakukan oleh mesin kelestarian yang sederhana, terutama ketika terburu-buru!<sup>6</sup> Bahkan ahli biologi matematis terkenal, J.B.S. Haldane (dalam makalah tahun 1955 di mana dia mengantisipasi Hamilton dengan mengajukan penyebaran gen untuk menyelamatkan kerabat dekat dari tenggelam), berkata: "...dalam dua kesempatan ketika saya telah menyelamatkan seseorang yang mungkin akan tenggelam (dengan risiko yang sangat kecil bagi diri saya sendiri) saya tidak punya waktu untuk membuat perhitungan seperti itu." Untungnya, sebagaimana yang juga diketahui Haldane, kita tidak perlu menganggap bahwa mesin kelestarian melakukan kalkulasi demikian secara sadar di kepalanya. Sama seperti kita dapat menggunakan penggaris hitung (*slide rule*) tanpa menyadari bahwa sesungguhnya kita sedang menggunakan algoritme, begitu juga hewan dapat diprogram sebelumnya sedemikian rupa sehingga berperilaku *seolah-olah* telah melakukan perhitungan yang rumit.

Itu tak terlalu sulit dibayangkan. Ketika seseorang melempar bola tinggi-tinggi di udara dan menangkapnya lagi, dia berperilaku seolah-olah telah memecahkan satu set persamaan diferensial dalam memprediksi lintasan bola. Padahal belum tentu dia tahu atau peduli apa itu persamaan diferensial, tapi toh itu tak mempengaruhi keahliannya melempar bola. Di satu tingkat bawah sadar, sesuatu yang secara fungsional setara dengan perhitungan matematika sedang berlangsung.



Demikian pula, ketika seseorang mengambil keputusan yang sulit setelah menimbang semua pro dan kontra, serta semua konsekuensi keputusan yang bisa dia bayangkan, dia sedang melakukan fungsi yang setara dengan kalkulasi "bobot total" (*weighted sum*) yang besar, seperti yang biasa dilakukan komputer.

Jika kita harus memprogram komputer untuk simulasi model mesin kelestarian yang membuat keputusan apakah berperilaku altruistik atau tidak, maka mungkin kita harus melakukannya kira-kira seperti berikut. Kita harus membuat daftar semua alternatif yang mungkin dilakukan hewan. Kemudian, untuk masing-masing alternatif pola perilaku alternatif, kita memprogram perhitungan bobot total. Segala macam manfaat akan ditandai plus; semua risiko akan ditandai minus; dan baik manfaat maupun risiko akan *ditimbang bobotnya* dengan dikalikan dengan indeks derajat kekerabatan yang sesuai sebelum dijumlahkan. Untuk lebih mudahnya, kita dapat memulai dengan mengabaikan bobot lain, seperti usia dan kesehatan. Karena "derajat kekerabatan" individu dengan dirinya sendiri adalah 1 (artinya, dia memiliki 100 persen gennya sendiri, jelas), risiko dan manfaat terhadap dirinya sendiri tidak akan diabaikan sama sekali, tapi akan diberikan bobot penuh dalam perhitungan. Seluruh hasil penjumlahan untuk suatu pola perilaku alternatif akan terlihat seperti ini: Manfaat bersih pola perilaku = Manfaat bagi pribadi - Risiko bagi pribadi + Manfaat bagi saudara kandung - Risiko bagi saudara kandung + Manfaat bagi saudara kandung lainnya - Risiko bagi saudara kandung lain + Manfaat bagi sepupu pertama - Risiko bagi sepupu pertama + Manfaat bagi anak - Risiko bagi anak + dan seterusnya.

Hasil penjumlahan di atas adalah angka yang disebut nilai manfaat bersih pola perilaku yang dimaksud. Selanjutnya, hewan model itu menghitung jumlah yang setara untuk tiap alternatif pola perilaku dalam perbendaharaan perilakunya. Akhirnya, dia memilih pola perilaku yang mendapat nilai manfaat bersih paling besar. Bahkan jika semua skor yang keluar hasilnya negatif, dia mestinya masih akan memilih perilaku dengan nilai tertinggi, yang terbaik di antara yang terburuk. Ingat bahwa setiap tindakan positif melibatkan konsumsi energi dan waktu, yang keduanya bisa saja dihabiskan untuk melakukan hal-hal lain. Jika tidak melakukan apa-apa muncul sebagai "perilaku" dengan skor manfaat bersih tertinggi, hewan model itu pun tidak akan melakukan apa-apa.

Berikut contoh yang sangat disederhanakan, kali ini dinyatakan dalam bentuk solilokui subjektif, bukan simulasi komputer. Saya hewan

yang telah menemukan rumpun berisi delapan jamur. Setelah memperhitungkan nilai gizinya dan mengurangi sesuatu untuk sedikit risiko kemungkinan beracun, saya memperkirakan bahwa masing-masing jamur itu bernilai +6 unit (unit ini adalah hasil manasuka seperti di bab sebelumnya). Jamur-jamur itu begitu besar sehingga saya hanya mampu melahap tiga saja. Haruskah saya memberitahu hewan lain apa yang saya temukan, dengan memanggil yang lainnya agar mereka mendapatkan makanan? Siapa yang ada dalam jangkauan pendengaran panggilan itu? Katakanlah kakak B (derajat kekerabatannya dengan saya adalah  $\frac{1}{2}$ ), sepupu C (derajat kekerabatannya dengan saya  $\frac{1}{8}$ ), dan D (tidak ada hubungan kekerabatan tertentu: derajat kekerabatannya dengan saya hanya jumlah kecil yang praktis dapat dianggap nol). Nilai manfaat bersih bagi saya jika saya diam saja tentang temuan saya adalah +6 untuk tiap jamur yang saya makan, yaitu totalnya +18. Manfaat bersih jika saya memanggil kawan-kawan saya perlu sedikit perhitungan. Delapan jamur akan dibagi sama rata di antara empat dari kami. Hasil untuk saya dari dua yang saya makan sendiri akan menjadi masing-masing +6 unit, yaitu totalnya +12. Namun, saya juga akan mendapatkan hasil kalau kakak dan sepupu saya masing-masing makan dua jamur, karena kami saling berbagi gen yang sama. Maka nilainya  $(1 \times 12) + (\frac{1}{2} \times 12) + (\frac{1}{8} \times 12) + (0 \times 12) = +19\frac{1}{2}$ . Sementara itu, untuk perilaku egois yang berlawanan dengan altruisme di atas, manfaat bersihnya adalah +18: bedanya sedikit, tapi keputusannya jelas. Saya harus memanggil kawanan saya; altruisme saya dalam hal ini akan menguntungkan gen egois saya.

Saya telah membuat asumsi yang disederhanakan bahwa individu hewan melakukan apa yang terbaik bagi gennya. Apa yang sebenarnya terjadi adalah lumbung gen menjadi penuh dengan gen yang mempengaruhi tubuh sedemikian rupa sehingga tubuh berperilaku seolah-olah melakukan perhitungan seperti di atas.

Bagaimanapun, perhitungan tersebut hanya perkiraan pertama yang sangat dini atas apa yang seharusnya ideal. Perkiraan itu mengabaikan banyak hal, termasuk usia individu yang bersangkutan. Juga, jika saya baru saja makan enak sehingga saya cuma kuat makan satu jamur lagi, manfaat bersih yang didapat dari memanggil kawanan akan lebih besar ketimbang jika saya sedang kelaparan. Tak akan ada habisnya penyesuaian penghitungan yang dapat dicapai dalam dunia yang terbaik dari semua dunia yang mungkin. Namun kehidupan nyata tidak dijalani dalam dunia yang terbaik dari semua dunia yang mungkin. Kita tidak

bisa mengharapkan hewan sungguhan untuk memperhitungkan setiap rincian terbaru demi menghasilkan keputusan optimal. Kita akan menemukan, lewat pengamatan dan percobaan di alam liar, seberapa jauh hewan sungguhan dapat mendekati analisis biaya-manfaat yang ideal.

Hanya untuk memastikan agar kita tidak kelewat asyik sendiri dengan contoh-contoh subjektif, mari sejenak kembali ke bahasa gen. Tubuh yang hidup adalah mesin yang diprogram oleh gen yang telah bertahan hidup. Gen-gen yang bertahan hidup melakukannya dalam kondisi yang cenderung *rata-rata* mirip dengan lingkungan spesies di masa lalu. Oleh karena itu, "perkiraan" biaya dan manfaat didasari "pengalaman" masa lalu, seperti halnya dalam pengambilan keputusan manusia. Namun, "pengalaman" dalam hal ini memiliki arti khusus, yaitu pengalaman gen, atau, lebih tepatnya, kondisi kelangsungan hidup gen pada masa lalu. (Karena gen juga memberikan kapasitas belajar bagi mesin kelestariannya, beberapa perkiraan biaya dan manfaat dapat dikatakan berdasarkan pengalaman individu juga). Selama kondisi tidak berubah terlalu drastis, perkiraannya akan menjadi perkiraan yang baik bagi mesin, dan mesin kelestarian akan cenderung membuat keputusan yang rata-rata tepat. Jika kondisi berubah secara radikal, mesin kelestarian akan cenderung membuat keputusan yang keliru dan gennya akan menanggung akibatnya. Memang betul; keputusan manusia berdasarkan informasi yang usang cenderung salah.

Perkiraan kekerabatan bisa salah dan tak pasti. Dalam perhitungan kita yang terlalu disederhanakan sejauh ini, kita bicara seolah-olah mesin kelestarian *tahu* siapa yang berkerabat dengannya dan seberapa dekat kekerabatan itu. Dalam kehidupan nyata, pengetahuan seperti itu sesekali memang mungkin ada, tapi yang lebih sering terjadi derajat kekerabatan hanya dapat diperkirakan sebagai jumlah rata-rata. Contohnya, *A* dan *B* bisa saja saudara kandung, bisa juga saudara tiri. Derajat kekerabatan mereka adalah  $\frac{1}{4}$  atau  $\frac{1}{2}$ , tapi karena kita tidak tahu apakah mereka saudara kandung atau saudara tiri, angka efektif yang dapat dipakai adalah rata-rata, yaitu  $\frac{3}{8}$ . Apabila dipastikan bahwa mereka memiliki ibu yang sama, tapi peluang bahwa mereka memiliki ayah yang sama adalah  $\frac{1}{10}$ , maka kepastian bahwa mereka adalah saudara tiri sebesar 90 persen dan kepastian bahwa mereka adalah saudara kandung sebesar 10 persen. Derajat kekerabatan efektif mereka adalah  $\frac{1}{10} \times \frac{1}{2} + \frac{9}{10} \times \frac{1}{4} = 0,275$ .

Tapi, ketika kita yakin bahwa kepastian itu sebesar 90 persen, sesungguhnya itu kepastian siapa? Apakah yang kita maksud naturalis manusia setelah pengamatan lapangan yang panjang 90 persen yakin, atau yang kita maksud hewan 90 persen yakin? Dengan sedikit keberuntungan, keduanya bisa jadi merupakan hal yang hampir sama. Untuk melihatnya, kita harus berpikir bagaimana hewan sesungguhnya bisa memperkirakan siapa kerabat dekat mereka.<sup>7</sup>

Kita tahu siapa kerabat kita karena diberitahu, karena kita memberi mereka nama, karena kita menikah secara formal, dan karena kita menulis catatan dan kenangan indah. Banyak ahli antropologi sosial disibukkan dengan "kekerabatan" dalam masyarakat yang mereka pelajari. Mereka tidak mengamati kekerabatan genetis yang riil, tapi gagasan kekerabatan secara budaya dan subjektif. Adat manusia dan ritual suku sama-sama mengutamakan kekerabatan; pemujaan leluhur adalah praktik yang lazim, kewajiban dan loyalitas kepada keluarga mendominasi sebagian besar kehidupan. Pertikaian antarkeluarga dan perang antarsuku dengan mudah dapat ditafsirkan berdasarkan teori genetika Hamilton. Tabu inses membuktikan kesadaran kekerabatan manusia yang besar, walaupun manfaat genetis tabu itu tidak ada hubungannya dengan altruisme; itu diduga berkaitan dengan efek gen resesif yang merugikan, yang muncul bersama dengan perkawinan sedarah. (Karena suatu alasan, para ahli antropologi tidak suka penjelasan itu).<sup>8</sup>

Bagaimana cara hewan liar "tahu" siapa kerabat mereka, atau, dengan kata lain, aturan perilaku seperti apa yang dapat mereka ikuti, yang secara tidak langsung membuat mereka bisa tahu tentang kekerabatan? Aturan untuk "bersikap baiklah kepada kerabat Anda" tidak menjawab pertanyaan tentang bagaimana hubungan kekerabatan bisa dikenali. Hewan harus diberi aturan sederhana untuk bertindak oleh gennya, aturan yang tidak mesti melibatkan kognisi yang tahu segalanya tentang tujuan akhir suatu tindakan, tapi aturan itu harus bisa bekerja, setidaknya dalam kondisi rata-rata. Manusia akrab dengan aturan-aturan, dan begitu kuatnya aturan-aturan itu sehingga jika kita berpikir sempit kita mematuhi aturan itu sendiri, bahkan saat kita dapat melihat dengan baik bahwa semua itu tidak mesti ada gunanya bagi kita ataupun orang lain. Misalnya, sebagian orang Yahudi dan Muslim yang ortodoks lebih suka kelaparan daripada melanggar larangan memakan daging babi. Apakah aturan praktis sederhana yang dapat dipatuhi oleh

hewan yang, dalam kondisi normal, secara tidak langsung akan memberikan efek menguntungkan bagi kerabat dekat?

Jika hewan memiliki kecenderungan untuk berperilaku altruistik terhadap individu yang secara fisik mirip dengan mereka, maka secara tidak langsung mungkin mereka melakukan kebaikan bagi kerabat mereka. Banyak hal akan tergantung kepada rincian spesies yang bersangkutan. Aturan seperti itu, bagaimanapun juga, akan berujung keputusan yang "benar" dalam arti statistik. Jika kondisi berubah, misalnya jika suatu spesies mulai hidup dalam kelompok yang lebih besar, maka aturan itu bisa berujung pada keputusan yang keliru. Dapat dibayangkan bahwa prasangka rasial dapat diterjemahkan sebagai generalisasi irasional atas kecenderungan seleksi kekerabatan yang cenderung mengidentifikasi individu-individu yang secara fisik menyerupai diri sendiri, dan berperilaku jahat terhadap individu yang tampak berbeda.

Dalam spesies yang anggotanya tidak banyak bergerak, atau yang anggotanya bergerak bersama dalam kelompok kecil, ada peluang bagus bahwa setiap individu yang Anda temui secara acak adalah kerabat yang cukup dekat dengan Anda. Dalam keadaan demikian, aturan "Bersikap baiklah terhadap sesama anggota spesies yang Anda temui" dapat memiliki nilai bertahan hidup yang positif, dalam arti bahwa gen yang membuat pemiliknya cenderung mematuhi aturan akan bisa menjadi lebih banyak di dalam lumbung gen. Mungkin inilah mengapa perilaku altruistik begitu sering dijumpai pada gerombolan monyet dan rombongan paus. Paus dan lumba-lumba akan tenggelam jika mereka tidak dapat menghirup udara. Bayi paus dan paus terluka, yang tidak dapat berenang ke permukaan air, akan diselamatkan dan diangkat oleh kawan-kawan dalam rombongan. Tidak diketahui apakah paus memiliki cara untuk mengetahui siapa kerabat dekatnya, tapi ada kemungkinan bahwa itu tidak menjadi soal. Bisa jadi secara keseluruhan peluang bahwa anggota rombongan yang mana pun mempunyai hubungan kekerabatan begitu besar sehingga altruisme layak dilakukan. Kebetulan, ada setidaknya satu kisah yang bisa dipastikan kebenarannya tentang perenang manusia yang diselamatkan oleh lumba-lumba liar. Itu bisa dianggap sebagai kesalahan penerapan aturan untuk menyelamatkan anggota rombongan yang tenggelam. "Definisi" aturan tentang anggota rombongan yang tenggelam bisa berbunyi seperti berikut: "Benda panjang yang menggelepar-gelepar dan tercekik di dekat permukaan."

Babun jantan dewasa telah diamati mau mempertaruhkan hidupnya untuk membela seluruh kelompoknya melawan pemangsa seperti macan tutul. Sangat mungkin bahwa setiap babun jantan dewasa memiliki, rata-rata, sejumlah besar gen yang juga ada di anggota-anggota lain dalam kelompok. Gen yang "berkata": "Jika Anda kebetulan pejantan dewasa, lawanlah macan tutul untuk mempertahankan kelompok", dapat menjadi lebih banyak di dalam lumbung gen. Sebelum meninggalkan contoh yang kerap dikutip ini, rasanya adil jika saya tambahkan bahwa setidaknya satu otoritas yang dihormati melaporkan fakta-fakta yang sangat berbeda. Menurut dia, pejantan dewasa adalah yang pertama kabur kalau macan tutul muncul.

Anak ayam mencari makan bersama kelompok keluarga, semua mengikuti induk betinanya. Mereka melakukan dua panggilan utama. Selain berciap nyaring dan panjang, seperti yang sudah saya sebutkan, mereka juga berciap merdu pendek-pendek selagi makan. Ciap-ciap yang efeknya memanggil bantuan induknya diabaikan oleh anak-anak ayam lain. Namun, anak ayam lain tertarik kepada ciap pendek-pendek. Ini berarti kala satu anak ayam menemukan makanan, ciapnya menarik anak ayam lain untuk mendatangi makanan itu pula: dalam istilah contoh sebelumnya, ciap pendek itu adalah panggilan untuk memberitahukan adanya makanan (*food call*). Seperti dalam kasus sebelumnya, yang terlihat sebagai altruisme anak ayam itu dapat dengan mudah dijelaskan menggunakan seleksi kekerabatan. Karena di alam semua anak ayam adalah saudara kandung, gen untuk mengeluarkan ciap pemberitahuan adanya makanan akan menyebar, asalkan biayanya bagi si penciap kurang daripada setengah manfaat bersih bagi anak ayam lainnya. Karena manfaat itu dibagi bersama kepada seluruh kelompok saudara kandung, yang biasanya berjumlah di atas dua, tidak sulit untuk membayangkan kondisi itu diwujudkan. Tentu saja, aturan itu salah sasaran dalam situasi peternakan di mana ayam harus mengerami telur yang bukan telurnya sendiri, bahkan bisa saja telur kalkun atau bebek. Baik ayam maupun anak-anaknya tidak diharapkan untuk dapat menyadari hal itu. Perilaku mereka telah terbentuk di bawah kondisi yang biasanya berlaku di alam, dan di alam biasanya tidak ditemukan pihak asing di sarang Anda.

Walaupun demikian, toh kesalahan semacam yang di atas kadang-kadang terjadi di alam. Dalam spesies yang hidup dalam kelompok atau kawanan, anak yang yatim piatu bisa diadopsi oleh betina asing, yang kemungkinan besar yang telah kehilangan anaknya sendiri. Peneliti

monyet kadang-kadang menggunakan kata "bibi" untuk induk betina yang mengadopsi anak. Dalam kebanyakan kasus, tidak ada bukti bahwa dia benar-benar seorang "bibi", atau bahkan kerabat: jika para peneliti monyet tahu akan gen, sebagaimana seharusnya, mereka tidak akan menggunakan kata penting seperti "bibi" dengan begitu ceroboh. Dalam kebanyakan kasus, mungkin kita harus menganggap adopsi, betapapun mengharukannya, sebagai penerapan aturan yang salah sasaran. Itu karena si betina yang murah hati itu tidak menguntungkan gennya sendiri dengan mengasuh si yatim piatu. Dia membuang-buang waktu dan energi yang seharusnya dapat dia investasikan dalam hidup kerabatnya sendiri, khususnya calon anak-anaknya. Ini diduga kesalahan yang terjadi terlalu jarang dalam seleksi alam sehingga alam tidak perlu "repot-repot" mengubah aturannya dengan membuat naluri keibuan menjadi lebih selektif. Ngomong-ngomong, dalam banyak kasus, adopsi seperti itu tidak terjadi dan anak yatim piatu dibiarkan mati.

Ada satu contoh kesalahan yang begitu ekstrem sehingga Anda mungkin lebih suka untuk menganggapnya bukan sebagai kesalahan sama sekali, melainkan sebagai bukti yang menentang teori gen egois. Ini kasus induk monyet betina yang berduka, yang disaksikan mencuri bayi dari induk lain dan menjaganya. Saya melihatnya sebagai kekeliruan ganda karena pengadopsi tidak hanya membuang-buang waktu sendiri; dia juga melepaskan induk pesaing dari beban membesarkan anak dan mebbuat si induk pesaing dapat memiliki anak lagi lebih cepat. Sepertinya itu adalah contoh penting yang layak diselidiki secara menyeluruh. Kita perlu tahu seberapa sering terjadinya; apa kemungkinan derajat kekerabatan rata-rata antara pengadopsi dan anak adopsi; bagaimana sikap ibu kandung anak tersebut—lagi pula, dia yang diuntungkan jika anaknya *harus* diadopsi; apakah si ibu sengaja memperdaya betina muda yang naif sehingga mau mengadopsi anak-anaknya? (Telah diduga juga bahwa si pengadopsi dan si pencuri bayi mungkin diuntungkan dengan memperoleh praktik berharga dalam seni membesarkan anak.)

Sebuah contoh penerapan melenceng naluri keibuan yang sengaja direkayasa dilakukan oleh burung kukuk (*cuckoo*), dan parasit pengeraman lainnya (*brood-parasite*)—burung yang meletakkan telurnya di sarang burung lain. Kukuk mengeksploitasi aturan yang diikuti induk burung: "Berbuat baiklah terhadap burung kecil mana pun yang ada di sarang yang Anda bangun." Terlepas dari kukuk, biasanya aturan ini efeknya menguntungkan, yaitu membatasi altruisme kepada

kerabat terdekat. Faktanya adalah sarang burung begitu terisolasi antara satu sama lain sehingga apa yang ada di dalam sarang sendiri hampir pasti selalu anak sendiri. Camar hering dewasa tidak bisa mengenali telur sendiri dan akan dengan senang hati mengerami telur camar lain, juga telur kayu tiruan jika manusia menggantinya untuk percobaan. Di alam, mengenali telur tidaklah penting bagi camar hering karena telur tidak bisa menggelinding cukup jauh sampai bergabung dengan telur lain di sarang tetangga, beberapa meter jauhnya. Namun, camar biasanya mengenali anak-anaknya: tak seperti telur, anak-anak burung bisa keluyuran dan bisa dengan mudah tiba-tiba sampai di sarang tetangga, kerap dengan akhir yang fatal seperti dijelaskan dalam Bab 1.

Sementara itu burung guillemot mengenali telurnya sendiri dengan cara mencermati pola bercak telur dan secara aktif memilah mana telurnya sendiri selagi mengeram. Kemungkinan ini terjadi karena mereka bersarang di atas bebatuan yang datar, di mana telur berisiko menggelinding dan bercampur baur. Lalu, bisa ditanyakan, mengapa mereka repot-repot memilah dan hanya mengerami telur sendiri? Tentunya jika semua memastikan bahwa setiap burung mengerami sembarang telur, tidaklah terlalu penting apakah tiap induk betina mengerami telurnya sendiri atau milik induk lain. Ini adalah argumen penganut seleksi kelompok. Pertimbangkan apa yang akan terjadi jika muncul kelompok lingkaran pengasuh anak. Rata-rata guillemot menetasakan satu telur sekali eraman. Ini artinya supaya lingkaran pengasuhan anak bersama berhasil, tiap guillemot dewasa harus mengerami rata-rata satu telur. Sekarang, misalkan salah satu dari mereka berbuat curang dan menolak mengerami telur. Bukannya membuang-buang waktu mengerami telur, dia bisa menghabiskan waktunya untuk bertelur lebih banyak. Dan dalam tatanan itu induk lain yang lebih altruistik akan menjaga anak-anak itu untuknya. Mereka akan terus setia mematuhi aturan: "Jika Anda melihat telur menggelinding di dekat sarang Anda, bawa masuk dan segera erami." Jadi, gen untuk menipu sistem akan menyebar dalam populasi dan lingkaran pengasuhan anak akan gagal.

Mungkin ada yang berkata, "Bagaimana jika burung yang jujur membalas dengan menolak diperas dan tegas memutuskan untuk mengerami satu telur dan hanya satu telur?" Itu mestinya akan menggagalkan si induk curang, dia akan melihat telur-telurnya tergeletak di bebatuan tanpa ada yang mengerami. Seharusnya hal itu akan membuatnya kembali ke aturan. Sayangnya tidak. Karena kita meng-



andaikan bahwa pengeram tidak memilih-milih antara satu telur dan yang lain, jika burung yang jujur mempraktikkan skema di atas untuk menolak kecurangan, telur-telur yang akhirnya diabaikan bisa saja telurnya sendiri atau telur si curang; keduanya sama mungkin. Si curang tetap mendapatkan keuntungan karena dia bertelur lebih banyak dan memiliki lebih banyak anak yang bertahan hidup. Satu-satunya cara bagi guillemot yang jujur untuk mengalahkan yang curang adalah dengan lebih aktif mengenali dan mengerami telurnya sendiri. Artinya, berhenti bersikap altruistik dan mengurus kepentingan pribadi.

Meminjam bahasa Maynard Smith, "strategi" adopsi altruistik bukan merupakan strategi evolusi yang stabil. Tidak stabil dalam arti bahwa tindakan itu dapat dikalahkan strategi egois pesaing dengan cara bertelur lebih banyak ketimbang jatah biasanya dan menolak mengerami telur sendiri. Pada gilirannya, strategi egois itu juga tidak stabil karena strategi altruistik yang dimanfaatkannya tidak stabil sehingga akan lenyap. Satu-satunya strategi evolusi yang stabil bagi guillemot adalah mengenali telur sendiri dan mengerami telur sendiri secara eksklusif. Inilah yang terjadi.

Spesies-spesies burung penyanyi yang menjadi korban parasit burung kukuk telah melawan balik, dalam hal ini bukan dengan mempelajari penampakan telur mereka sendiri, tapi secara naluriah dengan memilah telur yang bertanda khas spesiesnya. Karena mereka tidak terancam parasitisme anggota spesies mereka sendiri, tindakan itu efektif.<sup>9</sup> Namun, kukuk pada gilirannya membalas dengan membuat telurnya semakin mirip telur burung penyanyi dalam hal warna, ukuran, dan tanda. Ini contoh kebohongan, dan kerap berhasil. Hasil perlombaan senjata evolusioner itu merupakan penyempurnaan mimikri yang luar biasa di telur kukuk. Kita bisa menganggap bahwa sebagian telur dan bayi kukuk "ketahuan", dan mereka yang tak ketahuan bisa terus hidup untuk menghasilkan generasi telur kukuk berikutnya. Jadi, gen untuk tipu daya yang lebih efektif menyebar di dalam lumbung gen kukuk. Begitu juga, burung inang parasit kukuk yang memiliki mata cukup tajam untuk mendeteksi ketidaksempurnaan dalam mimikri telur kukuk adalah burung yang keturunannya terbanyak di dalam lumbung gen mereka sendiri. Jadi mata yang tajam dan skeptis itu diwariskan kepada generasi berikutnya. Itu contoh bagus tentang bagaimana seleksi alam dapat mempertajam pemilahan aktif, dalam hal ini pemilahan terhadap spesies lain yang anggotanya berusaha sekeras mungkin untuk menggagalkan si pemilah.

Sekarang mari kita kembali ke perbandingan antara "perkiraan" hewan mengenai kekerabatannya dengan anggota lain dari kelompoknya, dan perkiraan terkait oleh seorang naturalis yang ahli dalam bidangnya. Brian Bertram telah menghabiskan bertahun-tahun mempelajari biologi singa di Taman Nasional Serengeti. Berdasarkan pengetahuannya tentang kebiasaan reproduksi singa, Bertram telah memperkirakan derajat kekerabatan rata-rata antarindividu dalam satu kelompok singa pada umumnya. Fakta-fakta yang dia gunakan untuk membuat perkiraan seperti berikut. Sekelompok singa umumnya terdiri atas tujuh betina dewasa yang merupakan anggota tetap dan dua pejantan dewasa yang tidak tetap. Sekitar separo betina dewasa melahirkan masing-masing satu angkatan pada waktu yang sama dan mengasuhnya bersama-sama sehingga sulit untuk membedakan bayi-bayi itu milik siapa. Satu angkatan umumnya terdiri atas tiga anak singa. Para ayah mendapat jatah mengasuh anak-anak secara bersama-sama pula. Betina muda menetap di dalam kelompok dan menggantikan betina tua yang mati atau pergi. Pejantan muda dikeluarkan dari kelompok ketika menginjak remaja. Bila pejantan muda menjadi dewasa, dia berkeliling dari satu kawanan ke kawanan lain bersama satu atau sekelompok kecil singa jantan lain, dan tidak akan kembali ke keluarga asalnya.

Dengan menggunakan asumsi ini dan yang lain, Anda dapat melihat bahwa kita bisa menghitung angka rata-rata derajat kekerabatan dua individu singa dalam kelompok. Bertram mendapat angka 0,22 untuk sepasang singa jantan yang dipilih secara acak dan 0,15 untuk sepasang betina. Artinya, para pejantan dalam satu kelompok rata-rata sedikit kurang dekat ketimbang saudara tiri, sedangkan para betina sedikit lebih dekat ketimbang sepupu derajat pertama.

Tentu, setiap pasangan individu bisa jadi saudara kandung sepenuhnya, tapi Bertram tidak memiliki cara untuk mengetahui hal ini, dan berani bertaruh bahwa si singa juga tidak tahu. Di sisi lain, angka rata-rata yang diperkirakan Bertram tersedia bagi singa-singa itu dalam arti tertentu. Jika angka-angka itu umum bagi rata-rata kelompok singa, maka gen yang membuat singa jantan bersikap terhadap pejantan lain seolah mereka hampir saudara tiri akan memiliki nilai bertahan hidup yang positif. Gen yang bertindak terlalu jauh dan membuat pejantan bersikap ramah terhadap sembarang pejantan lain seperti kepada saudara kandung rata-rata akan mendapat sanksi, seperti halnya gen yang tidak cukup ramah, misalnya memperlakukan pejantan lain seperti sepupu derajat kedua. Jika fakta-fakta kehidupan singa itu seperti yang

dikatakan Bertram dan, ini juga penting, telah berlangsung seperti itu selama banyak generasi, maka kita bisa menganggap bahwa seleksi alam telah mendukung derajat altruisme yang sesuai dengan derajat rata-rata kekerabatan dalam suatu kelompok. Inilah maksud saya saat mengatakan bahwa perkiraan kekerabatan oleh hewan dan naturalis yang baik bisa cukup mirip.<sup>10</sup>

Jadi, kita simpulkan bahwa derajat kekerabatan yang "sesungguhnya" mungkin kurang penting dalam evolusi altruisme ketimbang *perkiraan* derajat kekerabatan yang bisa didapatkan hewan. Fakta ini mungkin merupakan kunci untuk memahami mengapa pengasuhan induk jauh lebih lazim dan lebih kuat di alam daripada altruisme antarsaudara, juga mengapa hewan bisa menghargai diri sendiri lebih tinggi bahkan ketimbang beberapa saudara kandungnya. Singkatnya, apa yang saya katakan adalah, selain indeks derajat kekerabatan, kita harus mempertimbangkan sesuatu seperti indeks "kepastian". Meskipun hubungan induk/anak tidak lebih dekat secara genetis daripada hubungan kakak/adik, kepastiannya lebih besar. Wajar saja bila Anda lebih yakin tentang siapa anak-anak Anda daripada siapa saudara Anda. Dan Anda bisa lebih yakin lagi tentang siapa diri Anda sendiri!

Kita telah membahas burung curang di antara guillemot dan kita akan membahas lebih lanjut tentang si curang, penipu, dan eksploitasi dalam bab-bab berikutnya. Di dunia di mana individu lain terus-menerus mencari peluang mengeksploitasi altruisme yang diseleksi berdasarkan kekerabatan, dan menggunakannya untuk kepentingan sendiri, maka mesin kelestarian harus mempertimbangkan siapa yang dapat dipercaya, yang dapat benar-benar diyakini. Jika *B* benar-benar adik saya, maka saya harus merawatnya hingga setengah sebanyak saya merawat diri sendiri, dan sepenuhnya sebanyak saya merawat anak saya sendiri. Namun, bisakah saya yakin bahwa dia adik saya sebagaimana saya yakin anak saya adalah anak saya sendiri? Bagaimana saya tahu dia adik saya?

Jika *C* ialah kembar identik saya, maka saya harus merawatnya dua kali lebih banyak ketimbang saya merawat anak saya, bahkan saya mestinya menghargai nyawanya tak kurang seperti saya menghargai nyawa saya sendiri.<sup>11</sup> Tapi bisakah saya yakin tentang dia? Memang dia terlihat seperti saya, tapi bisa jadi kami hanya berbagi gen untuk bentuk wajah. Tidak, saya tidak akan mengorbankan hidup saya untuk *C* karena, meski *mungkin saja* dia memiliki 100 persen gen saya, saya *tahu* pasti bahwa saya mengandung 100 persen gen saya. Jadi, saya lebih berharga

bagi saya ketimbang C. Saya adalah satu-satunya individu yang bisa dipercaya oleh gen-gen egois saya. Dan meskipun idealnya satu gen untuk keegoisan individual dapat digantikan oleh gen altruistis pesaing untuk menyelamatkan setidaknya satu kembar identik, dua anak atau saudara kandung, atau setidaknya empat cucu, dll, gen untuk egoisme individual memiliki keunggulan besar perihal *kepastian* identitas individual. Gen pesaing, untuk altruisme kekerabatan, berisiko membuat kesalahan identitas, baik secara tidak disengaja maupun lewat rekayasa dengan trik dan parasit. Oleh karena itu, kita mesti menganggap egoisme individual di alam ada hingga taraf yang lebih besar ketimbang yang dapat diprediksi oleh pertimbangan kekerabatan genetis saja.

Pada banyak spesies, ibu bisa lebih yakin tentang anaknya daripada ayah. Ibu-lah yang mengeluarkan telur, yang nyata, dapat dilihat, atau mengandung anak. Dia memiliki peluang bagus untuk tahu dengan pasti pembawa gennya sendiri. Ayah malah jauh lebih rentan terhadap tipu daya. Oleh karena itu, bisa diduga bahwa ayah tak akan mengeluarkan upaya merawat anaknya sebanyak ibu. Kita akan melihat bahwa ada alasan-alasan lain untuk mengharapkan hal yang sama, dalam bab "Persaingan Antarjenis Kelamin" (Bab 9). Demikian pula, nenek dari pihak ibu bisa lebih yakin tentang cucunya daripada nenek dari pihak ayah, dan bisa diduga menunjukkan altruisme yang lebih ketimbang nenek dari pihak ayah. Ini karena dia bisa yakin tentang anak-anak dari anak perempuannya, tapi anak laki-laknya bisa jadi telah ditipu. Kakek dari pihak ibu hanya bisa sama yakinnya tentang cucunya seperti nenek dari pihak ayah lantaran keduanya dapat mengantisipasi satu generasi kepastian dan satu generasi ketidakpastian. Sama halnya, paman dari pihak ibu mestinya lebih tertarik pada kesejahteraan keponakannya daripada paman dari sisi ayah, dan pada umumnya mestinya sama altruistisnya dengan para bibi. Sesungguhnya, dalam masyarakat dengan tingkat perselingkuhan yang tinggi, paman dari pihak ibu seharusnya lebih altruistis daripada "ayah" si paman punya alasan lebih kuat untuk percaya kekerabatannya dengan si anak. Dia tahu bahwa ibu anak itu setidaknya saudara tirinya. Ayah "sah" anak itu tidak tahu apa-apa. Saya tidak tahu bagaimana membuktikan prediksi ini, tapi saya menawarkannya dengan harapan orang lain mungkin akan atau telah memulai mencari bukti-bukti. Mungkin ahli antropologi sosial khususnya punya hal-hal menarik untuk diungkapkan.<sup>12</sup>

Kembali ke fakta bahwa altruisme orangtua/induk lebih lazim daripada altruisme antarsaudara kandung, memang tampaknya masuk

akal untuk menjelaskan itu berdasarkan "masalah identifikasi". Namun, ini tidak menjelaskan asimetri mendasar dalam hubungan orangtua/anak itu sendiri. Orangtua peduli kepada anak-anaknya lebih daripada anak-anak peduli kepada orangtua, walaupun hubungan genetis mereka simetris dan kepastian kekerabatan antara kedua pihak sama besarnya. Satu alasannya adalah orangtua berada dalam posisi praktis yang lebih baik untuk membantu anak-anaknya, karena lebih tua dan lebih kompeten dalam menghadapi persoalan hidup. Bahkan jika bayi ingin memberi makan orangtuanya, pada praktiknya dia tidak bisa melakukannya dengan baik.

Dalam hubungan orangtua/anak terdapat jenis asimetri lain yang tidak berlaku pada hubungan kakak/adik. Anak-anak selalu lebih muda daripada orangtua/induk. Ini artinya, walau tidak selalu, mereka memiliki harapan hidup yang lebih lama. Seperti yang saya tekankan di atas, harapan hidup merupakan variabel penting yang harus masuk dalam "perhitungan" hewan saat dia "memutuskan" apakah hendak berperilaku altruistis atau tidak. Di spesies di mana anak-anak memiliki rata-rata harapan hidup yang lebih panjang daripada induk, setiap gen untuk altruisme anak akan dirugikan. Gen itu akan merekayasa pengorbanan diri yang altruistis demi individu yang lebih dekat dengan kematian karena usia tua ketimbang dirinya sendiri. Sebaliknya, gen untuk altruisme induk memiliki keunggulan, dengan mempertimbangkan faktor harapan hidup.

Kadang orang mengatakan bahwa seleksi kerabat itu bagus sebagai teori, tapi hanya ada sedikit contohnya yang bekerja dalam praktik. Kritik itu hanya dapat diajukan oleh orang yang tidak mengerti apa arti seleksi kerabat. Kenyataannya, semua contoh perlindungan anak dan perawatan induk, semua organ tubuh yang terkait, kelenjar susu, kantong kanguru, dan sebagainya, adalah contoh kerja seleksi kerabat di alam. Para kritikus itu tentu akrab dengan pengasuhan parental yang sangat lazim, tapi mereka gagal untuk memahami bahwa pengasuhan parental sama-sama contoh seleksi kerabat seperti halnya altruisme kakak/adik. Saat mereka berkata ingin contoh, maksudnya adalah mereka ingin contoh selain pengasuhan parental, dan memang benar bahwa contoh-contoh seperti itu kurang lazim. Saya telah menjelaskan mengapa bisa demikian. Sebenarnya saya bisa berusaha lebih keras mengutip contoh-contoh altruisme kakak/adik—memang ada, sedikit. Tapi saya ingin tidak melakukannya karena itu akan memperkuat gagasan yang keliru (yang disukai, seperti yang kita lihat, oleh Wilson)

bahwa seleksi kekerabatan adalah melulu tentang hubungan *selain* hubungan orangtua/anak.

Alasan kekeliruan di atas telah membesar sebagian besar ada dalam sejarah. Manfaat evolusioner pengasuhan parental sangatlah jelas sehingga kita tidak harus menunggu Hamilton menunjukkannya. Itu telah dipahami sejak era Darwin. Ketika Hamilton mendemonstrasikan kesetaraan genetis hubungan lain, dan makna evolusionernya, dia tentu harus mengangkat hubungan-hubungan lain itu. Secara khusus, dia mengambil contoh dari serangga sosial seperti semut dan lebah, di mana hubungan kakak/adik sangat penting, seperti akan kita lihat dalam bab berikutnya. Bahkan saya pernah mendengar orang-orang berkata bahwa teori Hamilton *hanya* berlaku pada serangga sosial!

Jika ada orang yang tidak mau mengakui bahwa pengasuhan parental adalah contoh seleksi kerabat yang sedang bekerja, maka dia bertanggungjawab untuk merumuskan teori umum seleksi alam yang memprediksi altruisme orangtua/induk tapi *tidak* memprediksi altruisme antara kerabat. Saya pikir dia akan gagal.

## CATATAN AKHIR

1. Makalah Hamilton tahun 1964 tidak lagi diabaikan. Sejarah pengabaianya pada awal publikasi dan pengakuan terhadapnya yang belakangan akan menjadi bahan kajian kuantitatif tersendiri yang menarik, studi kasus dalam suatu "meme" ke dalam lumbung meme. Saya melacak kemajuan meme itu dalam Bab 11.
2. Asumsi bahwa kita sedang bicara tentang gen yang langka dalam populasi secara keseluruhan adalah trik yang sedikit curang, untuk membuat pengukuran derajat kekerabatan mudah dijelaskan. Salah satu prestasi utama Hamilton adalah menunjukkan bahwa kesimpulannya berlaku *terlepas* gen terkait itu langka atau umum. Ini ternyata aspek teorinya yang sulit dipahami oleh orang-orang.

Masalah pengukuran derajat kekerabatan membuat kita tersandung seperti berikut ini. Dua anggota suatu spesies, entah berasal dari keluarga yang sama atau tidak, biasanya saling berbagi 90 persen lebih gen mereka. Lalu apa yang kita bicarakan saat mengatakan bahwa derajat kekerabatan antara saudara kandung itu  $\frac{1}{2}$  atau antara sepupu derajat pertama itu  $\frac{1}{8}$ ? Jawabannya adalah saudara kandung berbagi  $\frac{1}{2}$  gen mereka *selain* 90 persen (atau berapa pun) yang dimiliki semua individu bersama-sama. Ada semacam kekerabatan dasar, yang dimiliki bersama semua anggota suatu spesies; dan di tingkat yang lebih rendah, dimiliki bersama dengan spesies lain. Altruisme diharapkan di antara individu-individu yang derajat kekerabatannya lebih tinggi daripada derajat kekerabatan dasar itu, berapa pun derajat kekerabatan dasar tersebut.

Dalam edisi pertama, saya menghindari masalah itu dengan menggunakan trik bicara tentang gen langka. Ini tepat tapi tidak cukup. Hamilton sendiri menulis tentang gen yang “identik lewat keturunan”, tapi ini memunculkan kesulitan tersendiri, seperti ditunjukkan Alan Grafen. Para penulis lain bahkan tidak mengakui ada persoalan dan hanya berbicara tentang persentase mutlak gen yang sama, yang merupakan kesalahan pasti dan serius. Pembahasan ceroboh semacam itu menyebabkan kesalahpahaman yang serius. Misalnya, seorang ahli antropologi terkemuka, dalam kritiknya yang tajam atas “sosiobiologi” yang diterbitkan pada 1978, berpendapat bahwa jika kita menganut seleksi kekerabatan secara serius maka kita harus berharap semua manusia menjadi altruistis satu sama lain karena semua manusia berbagi 99 persen lebih gen mereka. Saya telah memberikan tanggapan singkat untuk kesalahan itu dalam tulisan saya, “Twelve Misunderstandings of Kin Selection” (Kesalahpahaman Nomor 5). Kesebelas kesalahpahaman lainnya juga layak ditengok.

Alan Grafen memberikan apa yang mungkin menjadi solusi definitif bagi masalah pengukuran derajat kekerabatan dalam makalahnya, “Geometric View of Relatedness”, yang tidak akan saya jelaskan di sini. Dalam makalah lain, “Natural Selection, Kin Selection and Group Selection”, Grafen menjernihkan masalah lainnya yang lazim dan penting, yaitu penyalahgunaan luas konsep Hamilton yang disebut “*inclusive fitness*”. Dia juga memberitahu kita cara yang benar dan salah untuk menghitung biaya dan manfaat kekerabatan genetis.

3. Tentang armadilo, tidak ada kabar perkembangan terbaru, tapi beberapa fakta baru yang spektakuler telah terkuak mengenai kelompok hewan “klon” lain—kutu daun (*aphid*). Telah lama diketahui bahwa kutu daun bereproduksi secara aseksual maupun seksual. Jika Anda melihat kerumunan kutu daun di satu tumbuhan, kemungkinannya adalah mereka semua klon betina yang identik, sedangkan yang ada di tumbuhan lain adalah anggota klon yang berbeda. Secara teoretis, kondisi itu ideal untuk evolusi altruisme seleksi kekerabatan. Namun tidak ada contoh aktual altruisme kutu daun yang diketahui sampai ditemukannya “prajurit” steril di spesies kutu daun Jepang oleh Shigeyuki Aoki pada 1977, terlambat untuk dimasukkan dalam edisi pertama buku ini. Sejak itu Aoki telah menemukan fenomena tersebut dalam sejumlah spesies yang berbeda dan memiliki bukti yang kuat bahwa “prajurit” telah berevolusi setidaknya empat kali secara terpisah dalam berbagai kelompok kutu daun.

Secara singkat, cerita Aoki sebagai berikut. “Prajurit” kutu daun merupakan kasta yang secara anatomis berbeda, seperti halnya kasta-kasta serangga sosial tradisional seperti semut. Prajurit adalah larva yang tidak sepenuhnya matang menjadi dewasa, sehingga mandul. Dia tidak terlihat atau berperilaku seperti rekan sebayanya yang non-prajurit, meskipun secara genetis identik. Prajurit biasanya lebih besar daripada non-prajurit; kaki depannya ekstra besar sehingga dia terlihat mirip kalajengking dan dia memiliki tanduk tajam yang mengarah ke depan dari kepala. Prajurit menggunakan senjata-senjata ini untuk bertarung dan membunuh calon pemangsa. Prajurit sering tewas akibat bertarung, tapi walaupun tidak, prajurit masih bisa dianggap altruistis karena dia steril.

Sehubungan dengan keegoisan gen, apa yang sedang terjadi di sini? Aoki tidak menyebutkan secara tepat apa yang menentukan individu mana yang menjadi prajurit steril dan mana yang menjadi dewasa dengan fungsi reproduksi normal, tapi kita bisa mengatakan bahwa perbedaan itu pastilah karena faktor lingkungan, bukan genetis—jelas, karena prajurit mandul dan kutu daun normal di satu tumbuhan identik secara genetis. Namun pasti ada gen untuk kapasitas peralihan terkait lingkungan menuju salah satu dari dua jalur perkembangan. Mengapa seleksi alam menyukai gen-gen itu, meski beberapa di antaranya berakhir di tubuh prajurit mandul dan dengan demikian tidak diwariskan? Karena, berkat para prajurit, salinan gen yang sama tersimpan di tubuh non-prajurit yang bereproduksi. Alasannya sama untuk semua serangga sosial (lihat Bab 10), kecuali di serangga sosial lainnya seperti semut atau rayap, gen di individu “altruis” yang mandul hanya memiliki peluang *statistik* untuk membantu salinan dirinya sendiri dalam tubuh non-mandul reproduktif. Gen kutu daun yang altruistis menikmati kepastian,

bukan hanya probabilitas statistik, karena kutu daun prajurit adalah klon saudaranya yang reproduktif, yang diuntungkan. Dalam beberapa hal, kutu daun Aoki menyediakan ilustrasi kehidupan nyata yang apik untuk kekuatan gagasan Hamilton.

Haruskah kutu daun lantas digolongkan dalam klub eksklusif serangga yang benar-benar sosial, yang secara tradisional dihuni oleh semut, lebah, tawon, dan rayap? Entomologi konservatif dapat menolaknya atas berbagai alasan. Kutu daun tidak memiliki ratu yang berumur panjang, misalnya. Selain itu, sebagai klon sejati, kutu daun tidaklah lebih “sosial” ketimbang sel-sel tubuh Anda. Ada satu hewan yang makan tumbuhan. Kebetulan tubuhnya secara fisik terbagi-bagi menjadi kutu daun-kutu daun yang terpisah, yang sebagiannya berperan defensif, seperti sel-sel darah putih di dalam tubuh manusia. Serangga sosial yang “sejati”, menurut argumen itu, bekerja sama walaupun tidak menjadi bagian organisme yang sama, sedangkan kutu daun Aoki bekerja sama karena mereka bagian “organisme” yang sama. Saya tidak bisa rewel menanggapi isu semantik ini. Sepertinya, bagi saya, asalkan Anda memahami apa yang terjadi di antara semut, kutu daun, dan sel manusia, Anda seharusnya bebas menyebut mereka sosial atau tidak. Saya sendiri lebih suka menyebut kutu daun Aoki sebagai organisme sosial, bukan bagian organisme tunggal. Ada sifat penting organisme tunggal yang dimiliki satu individu kutu daun, namun tidak dimiliki kelompok klon. Argumen ini dijabarkan dalam *The Extended Phenotype*, dalam bab berjudul “Rediscovering the Organism”, dan juga dalam bab baru buku ini, “Pencapaian Panjang Gen”.

4. Kebingungan tentang perbedaan antara seleksi kelompok dan seleksi kekerabatan belum juga hilang. Bahkan mungkin bertambah parah. Saya tetap memegang komentar-komentar saya, tapi, lewat pilihan kata yang ceroboh, saya mengemukakan kekeliruan saya sendiri yang terpisah di edisi pertama buku ini. Aslinya saya berkata (ini salah satu dari sedikit hal yang saya ubah dalam teks edisi ini): “Kita hanya menganggap sepupu derajat kedua mestinya cenderung menerima sebanyak 1/16 altruisme yang diterima keturunan atau saudara kandung.” Sebagaimana dikatakan oleh S. Altmann, ini jelas salah. Salah untuk alasan yang tidak ada hubungannya dengan pokok gagasan yang ingin saya kemukakan. Jika binatang altruistik punya kue untuk diberikan kepada kerabat, sama sekali tidak ada alasan baginya untuk memberikan seiris kepada tiap kerabat, dengan ukuran irisan yang ditentukan oleh kedekatan kekerabatan. Bahkan itu absurd karena semua anggota spesies, belum lagi spesies lain, setidaknya merupakan kerabat jauh yang masing-masing dapat mengklaim remah-remah yang dijatah rapi. Sebaliknya, jika ada kerabat dekat di sekitarnya, tidak ada alasan untuk memberikan kue kepada kerabat jauh. Karena kerumitan lain seperti hukum kenaikan hasil yang berkurang (*law of diminishing returns*), kue itu seharusnya diberikan utuh kepada kerabat terdekat yang ada. Apa yang saya maksud tentu saja, “Kita hanya menganggap sepupu derajat kedua mestinya berpeluang menerima 1/16 altruisme yang diterima keturunan atau saudara kandung.” Inilah yang sekarang berlaku.
5. Saya mengungkapkan harapan agar E.O. Wilson mengubah definisinya tentang seleksi kerabat dalam tulisan-tulisannya mendatang dengan memasukkan keturunan sebagai “kerabat”. Saya senang saat mengetahui dalam bukunya, *On Human Nature*, frasa bermasalah “selain keturunan” telah dihilangkan—dan saya tidak sedang mengklaim itu jasa saya. Wilson menambahkan, “Meskipun kerabat didefinisikan mencakup keturunan, istilah seleksi kerabat biasanya digunakan hanya jika setidaknya beberapa kerabat lain, seperti kakak, adik, atau orangtua, juga terkena dampaknya.” Ini sayangnya merupakan pernyataan akurat tentang penggunaan biasanya oleh para ahli biologi, yang semata mencerminkan fakta bahwa banyak ahli biologi masih kurang memahami seleksi kerabat secara mendasar. Mereka *masih* keliru menganggapnya sebagai sesuatu yang ekstra dan esoteris, di luar “seleksi individu” biasa. Sesungguhnya tidak demikian. Seleksi kerabat mengikuti asumsi dasar neo-Darwinisme sebagaimana malam mengikuti siang.



6. Kesalahpahaman bahwa teori seleksi kerabat menuntut kemampuan perhitungan yang tidak realistis oleh hewan diungkit kembali dengan keras oleh generasi demi generasi. Tak hanya mahasiswa muda pula. *The Use and Abuse of Biology* karya ahli antropologi sosial terkemuka Marshall Sahlins mestinya bisa diabaikan saja kalau tidak dielu-elukan sebagai “serangan berbobot” terhadap “sosiobiologi”. Kutipan berikut, dalam konteks apakah seleksi kerabat dapat bekerja pada manusia, hampir terlalu indah untuk menjadi nyata:

Ngomong-ngomong, perlu dikomentari bahwa masalah-masalah epistemologis yang dihadirkan oleh kurangnya dukungan linguistik untuk menghitung  $r$ , koefisien hubungan kekerabatan, merupakan cacat serius dalam teori seleksi kekerabatan. Konsep pecahan sangat langka dalam bahasa-bahasa dunia, baru muncul muncul di peradaban Indo-Eropa kuno di Timur Dekat dan Jauh, tapi umumnya tidak ditemukan di kalangan yang disebut orang-orang primitif. Masyarakat pemburu dan pengumpul makanan umumnya tidak memiliki sistem hitung melebihi satu, dua, dan tiga. Saya menahan diri untuk tidak mengomentari masalah lebih besar tentang bagaimana hewan mencari tahu hasil dari perhitungan  $r$  [ego, sepupu pertama] =  $1/8$ .

Ini bukan pertama kalinya saya mengutip bagian yang sangat gamblang di atas. Sekalian saya kutipkan jawaban saya sendiri yang agak tidak ramah untuk itu, dari “Twelve Misunderstandings of Kin Selection”:

Sayang sekali Sahlins menyerah kepada godaan “menahan diri untuk tidak mengomentari” tentang bagaimana seharusnya hewan “mencari tahu”  $r$ . Absurdnya gagasan yang hendak dia jadikan bulan-bulanan seharusnya membuat alarm di kepala kita berbunyi. Cangkang siput adalah spiral logaritmik indah, tapi di mana siput menyimpan tabel hitung-hitungannya; bagaimana caranya dia membaca tabel itu, toh lensa matanya tak memiliki “dukungan linguistik” untuk menghitung  $m$ , koefisien pembiasan? Bagaimana tumbuhan hijau “mencari tahu” rumus klorofil?

Faktanya adalah jika Anda berpikir dengan cara Sahlins tentang anatomi, fisiologi, atau hampir semua aspek biologi, bukan hanya perilaku, Anda akan tiba di tempat yang sama: masalah yang tidak nyata. Perkembangan embriologis suatu bagian hewan atau tumbuhan membutuhkan matematika yang rumit untuk definisi lengkapnya, tapi itu bukan berarti bahwa hewan atau tumbuhan itu harus menjadi ahli matematika yang pintar! Pohon yang sangat tinggi biasanya memiliki akar tunjang yang melebar seperti sayap di dasar batangnya. Di spesies mana pun, semakin tinggi pohonnya, semakin lebar akar tunangnya. Telah diterima secara luas bahwa bentuk dan ukuran akar tunjang mendekati spesifikasi optimal ekonomis untuk menjaga tegaknya pohon, meski seorang insinyur akan membutuhkan matematika yang cukup canggih untuk menunjukkan ini. Tidak akan pernah terpikir oleh Sahlins atau siapa pun untuk meragukan teori di balik bentuk akar tunjang itu hanya dengan alasan pohon tidak memiliki keahlian matematis untuk melakukan perhitungan. Lantas mengapa dia mempermasalahkan seleksi kerabat? Tidak mungkin karena yang dibahas adalah perilaku dan bukan anatomi; ada banyak contoh perilaku lain (selain seleksi kerabat, maksud saya) yang dapat diterima Sahlins dengan senang hati tanpa mengajukan keberatan “epistemologis”-nya. Misalnya, ilustrasi saya sendiri tentang perhitungan rumit yang dalam arti tertentu harus kita lakukan setiap kali menangkap bola. Kita jadi bertanya-tanya: apakah ada ilmuwan sosial yang cukup senang dengan teori seleksi alam secara umum, tapi, untuk alasan aneh yang mungkin berhubungan dengan sejarah bidangnya, getol mencari kesalahan—*apa saja*—dari *khususnya teori seleksi kerabat*?

7. Seluruh subjek pengenalan kerabat telah ramai diperbincangkan sejak buku ini ditulis. Hewan, termasuk diri kita sendiri, tampaknya menunjukkan kemampuan yang sangat halus untuk membedakan kerabat dan yang bukan kerabat, sering dengan menggunakan bau. Satu buku baru-baru ini, *Kin Recognition in Animals*, merangkum apa yang kini diketahui. Bab tentang manusia yang ditulis oleh Pamela Wells menunjukkan bahwa pernyataan di atas (“Kita tahu siapa kerabat kita karena kita diberitahu”) sepertinya perlu ditambah: setidaknya ada bukti sementara bahwa kita mampu menggunakan berbagai isyarat nonverbal, termasuk bau keringat

kerabat kita. Seluruh topik itu, bagi saya, disimbolkan oleh kutipan dengan apa dia mengawali bab itu:

all good kumrads you can tell  
by their altruistic smell  
e.e. cummings

Sesama kerabat mungkin perlu saling mengenali untuk alasan selain altruisme. Mereka mungkin juga ingin mencapai keseimbangan antara perkawinan antarkerabat dan perkawinan dengan luar kerabat, seperti yang akan kita lihat dalam catatan berikutnya.

8. Gen letal adalah yang membunuh pemiliknya. Gen letal resesif, seperti semua gen resesif lain, tidak muncul efeknya kecuali ada dalam dosis ganda. Gen letal resesif bertahan di lumbung gen karena kebanyakan individu yang memilikinya hanya memiliki satu salinan sehingga tidak pernah merasakan efeknya. Gen apa pun yang letal itu langka, karena jika menjadi lazim dia bertemu dengan salinan dirinya sendiri dan membunuh pembawanya. Namun ada banyak jenis gen letal sehingga kita masih bisa mewarisinya. Ada beragam perkiraan mengenai berapa banyak gen berbeda yang bersembunyi dalam lumbung gen manusia. Beberapa buku menyebut rata-rata ada dua gen letal per orang. Jika seorang laki-laki kawin dengan seorang perempuan, peluangnya adalah gen letal keduanya tidak akan saling cocok dan anak-anak mereka tidak akan menderita. Tapi, jika kakak kawin dengan adik, atau ayah dengan anak perempuan, kejadiannya akan mengkhawatirkan. Betapapun langkanya gen letal resesif saya dalam populasi pada umumnya, dan betapapun langkanya gen letal resesif saya dalam populasi pada umumnya, ada peluang besar bahwa gen letal milik dia dan milik saya itu sama. Jika Anda jumlahkan hasilnya, untuk setiap gen letal resesif yang saya miliki, jika saya mengawini adik saya, maka satu dari delapan keturunan kami akan lahir dalam keadaan mati, atau mati muda. Kebetulan, secara genetis, meninggal pada masa remaja lebih “mematikan” ketimbang saat lahir: bayi yang mati ketika lahir tidak membuang banyak waktu dan energi penting orangtuanya. Namun, bagaimanapun Anda melihatnya, inses kerabat dekat bukan hanya sedikit merusak, melainkan juga berpotensi bencana. Seleksi untuk menghindari inses secara aktif bisa sekuat tekanan seleksi apa pun yang ada di alam.

Ahli antropologi yang keberatan dengan penjelasan Darwinian perihai menghindari inses mungkin tidak menyadari kuatnya kasus Darwinian yang mereka hadapi. Argumen mereka kadang-kadang begitu lemah seolah menandakan permohonan yang putus asa. Mereka lazimnya berkata, misalnya, “Jika seleksi Darwinian benar-benar membangun rasa jijik yang naluriah dalam diri kita terhadap inses, kita tidak akan perlu melarangnya. Tabu hanya tumbuh karena manusia memiliki hasrat inses. Jadi, larangan inses tidak mungkin memiliki fungsi ‘biologis’, itu pasti ‘sosial’.” Keberatan ini seperti yang berikut ini: “Mobil tidak perlu dikunci di kunci kontak karena sudah ada kunci di pintu mobil. Oleh karena itu, kunci kontak tidak mungkin menjadi perangkat antimaling, benda itu pasti maknanya murni ritual!”

Ahli antropologi juga gemar menekankan bahwa budaya yang berbeda memiliki tabu yang berbeda, bahkan definisi kekerabatan yang berbeda. Mereka tampaknya berpikir bahwa fakta itu pun mengurangi bobot argumen Darwinian untuk menjelaskan penghindaran inses. Namun, kita bisa saja sekaligus berkata bahwa hasrat seksual tidak mungkin merupakan adaptasi Darwinian karena budaya yang berbeda lebih suka bersanggama dalam posisi yang berbeda pula. Bagi saya, sangat masuk akal bahwa penghindaran inses pada manusia, sebagaimana di hewan lain, merupakan konsekuensi seleksi Darwinian yang kuat.

Kawin dengan orang yang secara genetis dekat dengan Anda tidak hanya buruk. Perkawinan dengan non-kerabat yang terlalu jauh (*outbreeding*) juga dapat menjadi buruk karena ketidaksesuaian genetis antara tipe yang berbeda. Persisnya di mana posisi menengah yang ideal tidaklah mudah diperkirakan. Apakah sebaiknya Anda kawin dengan sepupu derajat pertama Anda? Dengan sepupu derajat kedua atau ketiga Anda? Patrick Bateson berusaha bertanya

kepada burung puyuh Jepang, di mana preferensi mereka di sepanjang spektrum. Dalam set ujicoba yang disebut “Amsterdam Apparatus”, burung puyuh dipancing untuk memilih di antara anggota lawan jenis yang berjajar di balik jendela etalase. Mereka lebih memilih sepupu derajat pertama dibanding saudara sekandung dan burung yang tak berkerabat dekat. Penelitian lebih lanjut menunjukkan bahwa puyuh muda mempelajari ciri rekan-rekan dalam satu angkatan eraman dan kelak cenderung memilih pasangan seksual yang agak mirip rekan satu angkatan, tapi tidak terlalu mirip.

Burung puyuh tampaknya menghindari inses karena secara internal kurang memiliki hasrat terhadap puyuh yang tumbuh dewasa bersamanya. Hewan lain melakukannya dengan mengikuti hukum-hukum sosial, aturan persebaran yang diberlakukan secara sosial. Singa jantan remaja, misalnya, dikeluarkan dari kawanan tempat lahirnya di mana ada kerabat betina yang bisa menggodanya. Dia kawin hanya jika berhasil menaklukkan kawanan lain. Dalam masyarakat simpanse dan gorila, betina mudalah yang cenderung pergi untuk mencari pasangan di kelompok lain. Kedua pola persebaran tersebut, serta sistem puyuh, dapat ditemukan di antara beragam budaya spesies kita sendiri.

9. Ini mungkin berlaku untuk sebagian besar spesies burung. Walau demikian, kita tidak perlu heran bila menemukan beberapa burung menjadi parasit di sarang anggota spesiesnya sendiri. Fenomena ini ditemukan di semakin banyak spesies, terutama dewasa ini seiring munculnya teknik molekuler baru untuk menetapkan siapa berkerabat dengan siapa. Sebenarnya, teori gen egois menyatakan hal itu niscaya lebih sering terjadi daripada yang kita tahu sejauh ini.
10. Penekanan Bertram terhadap seleksi kerabat sebagai penggerak utama kerja sama dalam kawanan singa telah ditentang oleh C. Packer dan A. Pusey. Packer dan Pusey mengklaim bahwa dalam banyak kawanan singa, dua pejantannya tidaklah berkerabat. Packer dan Pusey menunjukkan bahwa altruisme timbal-balik (*reciprocal altruism*) setidaknya sama mungkinnya dengan seleksi kekerabatan sebagai penjelasan kerja sama pada singa. Mungkin dua sisi itu ada benarnya. Bab 12 nanti menekankan bahwa timbal-balik dapat berkembang hanya bila pada awalnya ada cukup banyak pihak yang melakukan timbal-balik (resiprokator). Itu memastikan bahwa ada peluang besar bahwa calon mitra merupakan resiprokator. Hubungan kekerabatan mungkin cara yang paling jelas supaya itu bisa terjadi. Kerabat cenderung mirip satu sama lain, sehingga bahkan jika frekuensi kritis tidak terpenuhi dalam populasi umum, altruisme timbal-balik bisa ditemukan dalam keluarga. Mungkin kerja sama antarsinga berawal dengan efek kekerabatan seperti yang disarankan Bertram, dan ini memberikan kondisi yang diperlukan sehingga timbal-balik didukung. Ketidaksepakatan atas singa ini dapat diselesaikan hanya dengan fakta, dan biasanya fakta hanya memberitahu kita tentang kasus tertentu, bukan argumen teoretis umum.
11. Sudah banyak dipahami bahwa kembaran identik secara teoretis sama berharganya bagi Anda seperti diri Anda sendiri—selama kembaran itu terjamin betul-betul identik. Yang tidak begitu dipahami adalah bahwa hal yang sama berlaku pula kepada ibu yang terjamin monogami. Jika Anda tahu pasti bahwa ibu Anda akan terus menghasilkan anak-anak ayah Anda, dan hanya anak-anak ayah Anda, maka secara genetis ibu Anda sama berharganya bagi Anda seperti kembaran identik, atau seperti diri Anda sendiri. Bayangkan diri Anda sebagai mesin penghasil keturunan. Maka, ibu Anda yang monogami merupakan mesin penghasil saudara kandung (penuh), dan saudara kandung penuh secara genetis sama berharganya bagi Anda seperti anak Anda. Tentu saja itu mengabaikan segala macam pertimbangan praktis. Misalnya, ibu Anda lebih tua daripada Anda, walaupun apakah ini membuat ibu Anda menjadi taruhan yang lebih baik atau buruk daripada Anda, bagi reproduksi masa depan itu tergantung keadaan-keadaan tertentu—kita tidak bisa membuat aturan umumnya.

Argumen di atas mengasumsikan bahwa ibu Anda dapat diandalkan untuk terus memproduksi anak-anak ayah Anda, bukan anak-anak pejalan lain. Sejauh mana dia bisa diandalkan untuk

itu tergantung sistem perkawinan spesies. Jika Anda adalah anggota spesies yang biasa melakukan hubungan seksual dengan pasangan berbeda-beda (*promiscuous*), Anda jelas tidak bisa memastikan bahwa keturunan ibu Anda adalah saudara kandung penuh. Bahkan dalam kondisi yang idealnya monogami, ada satu kondisi yang tampaknya tak terhindarkan yang cenderung membuat ibu Anda ibarat taruhan yang lebih buruk daripada Anda sendiri. Ayah Anda mungkin meninggal. Jika ayah Anda meninggal, maka ibu Anda tidak dapat diharapkan untuk terus memproduksi anak-anak ayah Anda, bukan?

Sebenarnya dia bisa. Keadaan yang memungkinkan itu terjadi jelas sangat menarik bagi teori seleksi kekerabatan. Sebagai mamalia, kita terbiasa dengan gagasan kelahiran menyusul kopulasi dalam interval waktu yang tetap dan agak pendek. Seorang laki-laki bisa menjadi ayah setelah meninggal dunia, tapi hanya sampai batas waktu sembilan bulan setelah dia meninggal (kecuali dengan bantuan pembekuan dalam bank sperma). Namun, ada beberapa kelompok serangga yang betinanya menyimpan sperma di dalam dirinya sepanjang hidup, mengeluarkannya sedikit-sedikit untuk membuahi telur, seringkali bertahun-tahun setelah kematian pasangannya. Jika Anda adalah anggota spesies yang melakukan itu, Anda dapat benar-benar sangat yakin bahwa ibu Anda akan terus menjadi “taruhan genetis” yang bagus. Semut betina hanya kawin sekali saja dalam hidupnya semasa muda, ketika terbang bersama pasangannya. Betina itu kemudian kehilangan sayapnya dan tidak pernah kawin lagi. Memang, dalam banyak spesies semut, ada betina yang kawin beberapa kali dengan sejumlah pejantan ketika terbang. Namun, jika Anda kebetulan termasuk salah satu dari spesies yang betinanya selalu monogami, Anda betul-betul dapat menganggap ibu Anda, setidaknya, sama baiknya seperti Anda sendiri sebagai taruhan genetis. Sisi baik menjadi semut muda, tak seperti mamalia muda, tak penting apakah ayah Anda mati atau tidak (hampir pasti pejantan semut mati setelah kopulasi). Anda bisa cukup yakin bahwa sperma ayah Anda terus hidup setelah dia mati dan ibu Anda dapat terus menghasilkan saudara kandung untuk Anda.

Oleh karena itu, jika kita tertarik pada asal-usul evolusi pengasuhan saudara kandung dan fenomena seperti serangga prajurit, kita harus memperhatikan dengan saksama spesies-spesies yang betinanya menyimpan sperma pejantan sepanjang hidup. Dalam kasus semut, lebah, dan tawon, yang akan kita bahas dalam Bab 10 nanti, terdapat kekhususan genetis—haplodiploidi—yang mungkin cenderung membuat mereka menjadi sangat sosial. Apa yang saya ajukan di sini adalah bahwa haplodiploidi bukan satu-satunya faktor penyebab. Cara hidup dengan menyimpan sperma setidaknya sama pentingnya. Dalam kondisi ideal, hal itu dapat membuat seorang ibu secara genetis sangat berharga dan sama layaknya atas bantuan “altruistik” seperti halnya kembaran identik.

12. Komentar tersebut sekarang membuat saya sungguh malu. Sesudahnya saya mempelajari bahwa para ahli antropologi sosial bukan hanya punya pendapat tentang “efek saudara laki-laki ibu”: banyak di antara mereka yang membicarakan hal itu saja selama bertahun-tahun! Efek yang saya “prediksi” itu adalah fakta empiris di sejumlah besar budaya yang telah dikenal baik oleh para ahli antropologi selama beberapa dasawarsa. Lebih jauh, ketika saya menyarankan hipotesis spesifik bahwa “dalam masyarakat dengan tingkat perselingkuhan yang tinggi, paman dari pihak ibu harus lebih altruistik daripada ‘ayah’ karena mereka memiliki lebih banyak alasan untuk percaya bahwa mereka berkerabat dengan si anak,” saya mengabaikan fakta bahwa Richard Alexander sudah menyarankan hal yang sama (catatan kaki yang menyatakannya disertakan dalam cetakan lanjutan edisi pertama buku ini). Hipotesis itu telah diuji dengan hasil yang baik, antara lain oleh Alexander sendiri, dengan menggunakan penghitungan kuantitatif dari kepustakaan antropologi.

## BAB 7

# KELUARGA BERENCANA

Mudah untuk melihat mengapa beberapa orang memisahkan pengasuhan parental dari jenis altruisme hasil seleksi kerabat lainnya. Pengasuhan parental terlihat seperti bagian integral reproduksi, sementara (misalnya) altruisme terhadap keponakan tidak. Saya pikir memang ada perbedaan penting yang tersembunyi di situ, tapi orang-orang keliru mengenai apa perbedaannya. Mereka menempatkan reproduksi dan pengasuhan parental di satu sisi dan jenis altruisme lain di sisi lainnya. Namun, saya ingin menunjukkan perbedaan antara *menghadirkan individu-individu baru ke dunia*, di satu sisi, dan *mengasuh individu-individu yang ada* di sisi lain. Saya akan menyebut dua aktivitas itu masing-masing pengandungan anak (*child-bearing*) dan pengasuhan anak (*child-caring*). Suatu mesin kelestarian harus membuat dua jenis keputusan yang cukup berbeda: keputusan pengasuhan dan keputusan pengandungan. Saya menggunakan kata keputusan untuk menyebut langkah strategis bawah sadar. Keputusan untuk pengasuhan gambarannya seperti ini: "Ada anak; kekerabatannya dengan saya adalah begini dan begitu; peluang meninggalnya jika saya tidak memberinya makan adalah sekian dan sekian; haruskah saya memberinya makan?" Sementara itu, keputusan

pengandungan adalah seperti ini: "Haruskah saya mengambil apa pun langkah yang dibutuhkan untuk menghadirkan individu baru ke dunia; haruskah saya bereproduksi?" Hingga taraf tertentu, pengasuhan dan pengandungan akan saling bersaing memperebutkan waktu dan sumber daya lain milik individu: individu itu harus membuat pilihan: "Apakah saya akan mengasuh anak ini atau mengandung yang baru?"

Tergantung rincian ekologis suatu spesies, berbagai campuran strategi pengasuhan dan pengandungan dapat menjadi strategi evolusi yang stabil. Satu hal yang dalam evolusi tidak bisa stabil adalah strategi pengasuhan *murni*. Jika semua individu mengabdikan diri sendiri untuk melakukan pengasuhan anak-anak yang sudah ada sedemikian rupa sehingga mereka tidak pernah menghadirkan individu baru ke dunia, populasi akan cepat diserbu oleh individu-individu mutan dengan spesialisasi pengandungan. Pengasuhan hanya dapat menjadi strategi evolusi yang stabil sebagai bagian strategi campuran—setidaknya sedikit pengandungan harus terjadi.

Spesies yang paling akrab bagi kita—mamalia dan burung—cenderung merupakan pengasuh yang hebat. Suatu keputusan untuk mengandung anak baru biasanya diikuti dengan keputusan untuk mengasuhnya. Ini karena pengandungan dan pengasuhan dalam praktiknya begitu kerap berjalan bersamaan sehingga orang mencampuradukkan keduanya. Namun, dari sudut pandang gen egois, sebagaimana yang telah kita lihat, pada prinsipnya tidak ada perbedaan antara mengasuh bayi Anda sendiri dan mengasuh saudara kandung Anda yang masih bayi. Bayi-bayi itu kedudukannya hampir setara sebagai kerabat Anda. Jika Anda harus memilih untuk memberi makan salah satunya saja, secara genetis tidak ada alasan mengapa Anda harus mengutamakan anak kandung Anda ketimbang adik kandung Anda. Namun, di sisi lain, dengan sendirinya Anda tidak bisa mengandung adik Anda. Anda hanya dapat mengasuh adik setelah ada pihak lain yang menghadirkannya ke dunia. Dalam bab sebelum ini kita melihat bagaimana individu mesin kelestarian idealnya memutuskan, apakah harus bertindak altruistik terhadap individu lain yang telah ada. Dalam bab ini kita melihat bagaimana mereka memutuskan, apakah harus menghadirkan individu baru ke dunia.

Dalam perkara inilah kontroversi "seleksi kelompok" yang saya sebutkan dalam Bab 1 memanas. Itu karena Wynne-Edwards, yang terutama bertanggung jawab karena menyebarluaskan gagasan seleksi kelompok, melakukannya dalam konteks teori "mengatur populasi".

Wynne-Edwards menyatakan bahwa individu-individu hewan secara sengaja dan altruistis mengurangi tingkat kelahiran demi kebaikan keberadaan kelompok secara keseluruhan.<sup>1</sup>

Hipotesis tadi sangat menarik karena sangat cocok dengan apa yang sebaiknya dilakukan individu manusia. Umat manusia memiliki terlalu banyak anak. Ukuran populasi bergantung kepada empat hal: kelahiran, kematian, imigrasi, dan emigrasi. Mempertimbangkan populasi dunia secara keseluruhan, imigrasi dan emigrasi tidak terjadi, yang ada tinggal kelahiran dan kematian. Selama rata-rata jumlah anak per pasangan lebih besar daripada dua individu yang bertahan hidup untuk bereproduksi, jumlah bayi yang lahir akan cenderung meningkat selama bertahun-tahun secara semakin cepat. Dalam setiap generasi, bukannya naik secara tetap, populasi terus meningkat sebesar proporsi tertentu dari ukuran yang sudah tercapai. Karena ukuran itu sendiri semakin besar, ukuran kenaikan pun semakin besar. Jika jenis pertumbuhan seperti itu dibiarkan tak terkendali, populasi manusia akan menjadi luar biasa besar dengan cepat.

Kebetulan, sesuatu yang kadang-kadang tidak disadari bahkan oleh orang-orang yang khawatir tentang masalah kependudukan, adalah bahwa pertumbuhan penduduk tergantung *kapan* orang memiliki anak dan berapa banyak yang mereka miliki. Karena populasi cenderung meningkat dengan proporsi tertentu *per generasi*, akibatnya, jika Anda menjauhkan jarak antargenerasi maka populasi akan tumbuh lebih lambat per tahun. Slogan yang bertuliskan "Dua anak cukup" bisa saja diubah menjadi "Mulailah pada usia tiga puluh". Namun, bagaimanapun, percepatan pertumbuhan penduduk adalah masalah serius.

Mungkin kita semua telah melihat contoh-contoh perhitungan mencengangkan yang dapat digunakan untuk mendudukkan perkara ini dengan jelas. Sebagai contoh, populasi Amerika Latin kini adalah sekitar 300 juta orang, dan sudah banyak penduduknya yang menderita kurang gizi. Namun jika populasi terus meningkat pada jumlah yang sekarang, maka akan dibutuhkan waktu kurang dari 500 tahun untuk mencapai titik di mana orang-orang, berdesakan dalam posisi berdiri, membentuk karpet manusia yang padat di seluruh wilayah benua itu. Demikianlah, bahkan jika kita anggap mereka sangat kurus, itu bukan asumsi yang tidak realistis. Dalam 1.000 tahun dari sekarang, mereka akan perlu saling injak bahu satu sama lain, dengan lapisan mencapai jutaan. Dalam 2.000 tahun, gunung manusia, tumbuh ke antariksa dengan kecepatan cahaya, akan mencapai tepian semesta yang diketahui.

Tentu tidak lolos dari pengamatan Anda bahwa itu perhitungan hipotetis! Karena alasan-alasan praktis, kejadiannya tidak akan betul-betul seperti itu. Sebagian alasan itu adalah kelaparan, wabah penyakit, dan perang; *atau*, jika kita beruntung, pengendalian kelahiran. Tidak ada gunanya berpaling ke kemajuan dalam ilmu pertanian—"revolusi hijau" dan sejenisnya. Peningkatan produksi pangan dapat mengatasi masalah sebentar saja, tapi secara matematis jelas tidak dapat menjadi solusi jangka panjang. Bahkan, seperti kemajuan di dunia kedokteran yang memicu krisis, peningkatan pangan justru bisa memperparah masalah dengan mempercepat pertumbuhan populasi. Kenyataan logis sederhananya, tanpa adanya emigrasi massal ke antariksa, dengan beberapa juta roket yang lepas landas tiap detik, angka kelahiran yang tidak terkontrol akan menyebabkan naiknya angka kematian secara mengerikan. Sulit untuk percaya bahwa kebenaran sederhana itu tidak dipahami oleh para pemimpin yang melarang pengikutnya untuk menggunakan metode kontrasepsi yang efektif. Mereka lebih memilih cara "alami" pembatasan populasi, dan cara alami itulah persisnya yang bakal mereka dapatkan. Namanya kelaparan.

Namun, tentu saja, kegelisahan yang dibangkitkan oleh perhitungan jangka panjang seperti di atas didasari kepedulian terhadap kesejahteraan masa depan spesies kita secara keseluruhan. Manusia (sebagiannya) memiliki pandangan sadar ke depan untuk melihat jauh ke konsekuensi kelebihan populasi yang mengerikan itu. Asumsi dasar buku ini adalah mesin kelestarian umumnya dipandu oleh gen egois, yang pastinya tidak bisa diharapkan untuk melihat ke masa depan, atau memikirkan kesejahteraan spesies secara keseluruhan. Di situlah Wynne-Edwards berpisah jalan dengan para penganut teori evolusi ortodoks. Dia percaya ada cara di mana kontrol kelahiran yang sungguh altruistik dapat berevolusi.

Satu poin penting yang tidak ditekankan dalam tulisan-tulisan Wynne-Edwards, atau dalam tulisan Ardrey yang mempopulerkan pandangannya, adalah bahwa ada sekumpulan besar fakta yang telah disepakati dan tidak diperdebatkan. Sudah jelas bahwa populasi hewan tidak tumbuh dengan laju spektakuler walau secara teoretis bisa. Kadang-kadang populasi hewan liar agak stabil, dengan angka kelahiran dan kematian kurang-lebih berimbang. Dalam banyak kasus, dengan lemming, hewan pengerat mirip marmut, sebagai contohnya yang terkenal, populasinya berfluktuasi secara liar, dengan lonjakan bergantian dengan kejatuhan dan nyaris kepunahan. Terkadang hasilnya betul-



betul kepunahan, setidaknya secara lokal. Terkadang, seperti dalam kasus kucing liar besar, lynx Kanada—yang estimasinya diperoleh dari jumlah kulit bulu yang dijual oleh Hudson's Bay Company secara bertahun-tahun—populasinya seolah berayun naik turun. Satu hal yang pasti, populasi hewan tidak meningkat terus-menerus.

Hewan liar hampir tidak pernah mati karena usia tua: kelaparan, penyakit, atau pemangsa menghabiskan jauh sebelum dia benar-benar menjadi uzur. Sampai baru-baru ini saja, manusia juga demikian. Sebagian besar hewan mati semasa kanak-kanak, banyak yang tidak pernah melampaui tahap telur. Kelaparan dan penyebab kematian lainnya adalah alasan utama mengapa populasi tidak dapat meningkat tanpa batas. Namun, seperti yang telah kita saksikan dalam spesies kita sendiri, tidak ada alasan mengapa harus demikian. Kalau saja hewan mengatur *angka kelahirannya*, kelaparan tidak perlu terjadi. Ini adalah tesis Wynne-Edwards tentang apa yang tepatnya dilakukan hewan. Namun di sini pun tak ada ketidaksepakatan seperti yang mungkin Anda perkirakan saat membaca bukunya. Penganut teori gen egois akan langsung berargumen bahwa hewan *memang* mengatur angka kelahiran mereka. Spesies mana pun cenderung memiliki jumlah anak yang agak tetap: tidak ada hewan yang jumlah anaknya tak terbatas. Ketidaksepakatan muncul bukan karena *apakah* angka kelahiran diatur. Ketidaksepakatannya adalah tentang *mengapa* angka itu harus diatur: lewat proses seleksi alam seperti apa keluarga berencana (*family planning*) berevolusi? Singkatnya, perdebatannya adalah tentang apakah kontrol kelahiran hewan altruistik, dipraktikkan demi kebaikan kelompok secara keseluruhan; atau egois, dipraktikkan demi kebaikan individu yang melakukan reproduksi. Saya akan membahas dua teori itu satu per satu.

Wynne-Edwards menduga bahwa individu-individu memiliki lebih sedikit anak daripada yang mereka mampu hasilkan karena mengutamakan kepentingan kelompok secara keseluruhan. Dia mengakui bahwa seleksi alam yang normal tidak mungkin memunculkan evolusi altruisme semacam itu: seleksi alam yang menghasilkan angka reproduksi di bawah rata-rata sepiantas seperti kontradiksi dalam peristilahan. Oleh karena itu, dia melibatkan seleksi kelompok, sebagaimana kita telah lihat dalam Bab 1. Menurut Wynne-Edwards, kelompok-kelompok yang anggota individunya membatasi angka kelahiran tidak akan cepat punah dibanding kelompok pesaing yang anggota individunya bereproduksi sedemikian pesat sehingga mereka

kehabisan pasokan makanan. Karena itu, populasi dunia akan dipenuhi oleh kelompok-kelompok yang mengendalikan perkembangbiakan. Pembatasan individual yang dinyatakan Wynne-Edwards dalam arti umum sama dengan pengendalian kelahiran, tapi dia lebih spesifik dan mencetuskan gagasan besar di mana seluruh kehidupan sosial dipandang sebagai mekanisme regulasi populasi. Misalnya, dua ciri besar kehidupan sosial dalam banyak spesies adalah kewilayahan (*territoriality*) dan hierarki dominasi (*dominance hierarchies*), yang telah disebut dalam Bab 5.

Banyak hewan mencurahkan sejumlah besar waktu dan energi untuk mempertahankan sepetak area yang disebut kalangan naturalis sebagai teritori atau wilayah kekuasaan. Fenomena ini menyebar luas dalam kingdom hewan, bukan hanya di burung, mamalia, dan ikan, melainkan juga di serangga dan bahkan anemon laut. Teritori itu mungkin area hutan yang luas, yang merupakan wilayah utama tempat mencari makan bagi pasangan yang sedang kawin-mawin, seperti dalam kasus burung robin. Atau dalam hal camar hering, misalnya, area kecil tanpa makanan, tapi dengan sarang di tengahnya. Wynne-Edwards percaya bahwa hewan-hewan yang bersaing memperebutkan wilayah bertarung demi imbalan simbolis, bukan imbalan sungguhan seperti makanan. Dalam banyak kasus, betina menolak kawin dengan pejantan yang tidak memiliki wilayah. Bahkan, sering terjadi betina yang pasangannya dikalahkan dan wilayahnya ditaklukkan segera beralih ke sisi pemenang. Dalam spesies yang monogami dan tampaknya setia, bisa saja betina menikahi wilayah kekuasaan, bukan si pejantan itu sendiri.

Jika populasi menjadi terlalu besar, beberapa individu tidak akan mendapatkan wilayah sehingga tidak akan berkembang biak. Mendapat wilayah, bagi Wynne-Edwards, ibarat mendapat tiket atau lisensi untuk berbiak. Karena jumlah wilayah yang tersedia terbatas, seolah-olah lisensi untuk berkembang biak juga terbatas. Individu-individu saling berebut untuk mendapatkan lisensi, tapi jumlah bayi yang dapat dimiliki populasi secara keseluruhan dibatasi oleh jumlah wilayah yang tersedia. Dalam beberapa kasus, misalnya burung grouse merah, individu-individunya sekilas tampak menahan diri karena yang tidak bisa mendapat wilayah bukan hanya tidak dapat berkembang biak; mereka juga berhenti berjuang mendapatkan wilayah. Sepertinya mereka semua menerima aturan permainan: jika pada akhir musim kompetisi Anda belum mendapat satu tiket resmi untuk kawin, berarti secara sukarela

Anda tidak kawin dan membiarkan yang beruntung tak terganggu sepanjang musim kawin agar mereka terus dapat berbiak dan melestarikan spesies.

Wynne-Edwards menafsirkan hierarki dominasi dengan cara yang sama. Di banyak kelompok hewan, terutama di penangkaran, juga dalam beberapa kasus di alam liar, individu-individu saling mempelajari identitas serta mempelajari siapa yang bisa dikalahkan dalam perkelahian dan siapa yang bisa mengalahkan mereka. Seperti yang kita lihat dalam Bab 5, mereka cenderung menyerah tanpa perlawanan terhadap individu yang mereka "tahu" akan mengalahkan mereka. Akibatnya, seorang naturalis mampu menggambarkan hierarki dominasi atau *pecking order* (karena pertama kalinya dipelajari di ayam)—urutan peringkat masyarakat di mana semua individu tahu posisi masing-masing dan tidak ingin mendapatkan lebih daripada apa yang dia berhak terima di posisinya. Tentu saja terkadang perkelahian sungguh-sungguh terjadi, bisa saja satu individu menang dan menggantikan individu yang berposisi di atasnya. Namun kita lihat di Bab 5 bahwa efek keseluruhan otomatis menyerahnya individu berperingkat rendah adalah hanya ada sedikit pertarungan yang berkepanjangan, dan cedera serius jarang terjadi.

Banyak orang berpikir itu adalah "hal yang baik" dalam pengertian seleksi kelompok yang samar. Wynne-Edwards menafsirkan secara lebih berani. Individu berpangkat tinggi lebih mungkin berkembang biak daripada individu berpangkat rendah, baik karena mereka lebih disukai oleh betina, atau karena mereka secara fisik mencegah pejantan berpangkat rendah berdekatan dengan betina. Wynne-Edwards melihat peringkat sosial yang tinggi sebagai tiket hak reproduksi lain. Bukannya berjuang langsung memperebutkan betina itu sendiri, individu-individu justru berebut status sosial dan menerima bahwa jika dia tidak menduduki peringkat tinggi dalam skala sosial, dia tidak punya hak berbiak. Dia pun menahan diri terhadap betina, walaupun sesekali berusaha meraih status yang lebih tinggi sehingga dapat dikatakan memperebutkan betina secara *tidak langsung*. Namun, seperti dalam kasus perilaku teritorial, "penerimaan sukarela" atas aturan bahwa hanya pejantan berstatus tinggi yang bisa berbiak, menurut Wynne-Edwards, menyebabkan populasi tidak akan tumbuh terlalu cepat. Ketimbang memiliki terlalu banyak anak, kemudian (terlambat) mendapati bahwa itu adalah kesalahan, populasi menyelenggarakan

kompetisi resmi atas status dan wilayah sebagai alat untuk membatasi ukuran sedikit di bawah tingkat di mana kelaparan akan memakan korban.

Mungkin yang paling mengejutkan di gagasan Wynne-Edwards adalah perilaku *epideiktis*, suatu kata yang dia ciptakan sendiri. Banyak hewan menghabiskan waktu dalam gerombolan atau kawanannya besar. Berbagai alasan yang lebih atau kurang masuk akal mengenai mengapa perilaku bergerombol semacam itu lebih disukai oleh seleksi alam telah diajukan, dan saya akan bicara tentang sebagian di antaranya dalam Bab 10. Gagasan Wynne-Edwards sedikit berbeda. Dia menduga bahwa ketika kawanannya jalak bergerombol saat petang atau kerumunan nyamuk beterbangan di kebun, mereka sedang melakukan sensus penduduk. Karena Wynne-Edwards menganggap individu-individu mengurangi kelahiran demi kepentingan kelompok secara keseluruhan, dan melahirkan sedikit bayi kala kepadatan penduduk tinggi, wajar jika mereka memiliki suatu cara untuk mengukur kepadatan penduduk. Betul, termostat membutuhkan termometer sebagai bagian integral mekanismenya. Menurut Wynne-Edwards, perilaku epideiktis merupakan massa yang sengaja berkumpul untuk memudahkan perkiraan besar populasi. Yang dia usulkan bukan perkiraan populasi secara sadar, melainkan mekanisme saraf atau hormonal otomatis yang menghubungkan persepsi sensorik individu tentang kepadatan populasi dengan sistem reproduksinya.

Saya telah mencoba berlaku adil tentang teori Wynne-Edwards, meski hanya sepiantas. Jika saya berhasil, seharusnya Anda merasa yakin teori itu agak masuk akal. Namun, bab-bab awal buku ini mestinya mempersiapkan Anda untuk menjadi skeptis hingga Anda dapat berkata bahwa, walaupun terdengar masuk akal, teori Wynne-Edwards harus memiliki bukti yang sangat kuat.... Dan sayangnya tidak. Bukti itu terdiri atas sejumlah besar contoh yang dapat ditafsirkan dengan caranya, tapi bisa juga ditafsirkan dengan argumen ortodoks "gen egois".

Walaupun dia tidak pernah menggunakan nama itu, arsitek utama teori keluarga berencana versi gen egois ialah David Lack, seorang ahli ekologi besar. Penelitian utamanya adalah jumlah telur (*clutch*) populasi burung liar, tapi teori dan kesimpulannya bermanfaat karena dapat diterapkan secara umum. Setiap spesies burung cenderung punya jumlah telur yang khas. Misalnya, burung laut seperti angsa batu dan guillemot mengerami satu telur saja, sedangkan walet tiga, dan gelatik batu setengah lusin atau lebih. Ada variasi: beberapa walet mengeluarkan

hanya dua telur, gelatik batu bisa sampai dua belas telur. Sangat masuk akal untuk menduga bahwa jumlah telur yang dikeluarkan dan dierami betina setidaknya sebagian berada di bawah kendali genetis, seperti sifat lainnya. Artinya, mungkin ada satu gen untuk bertelur dua, alel pesaing untuk bertelur tiga, alel lain untuk empat, dan seterusnya walau pada praktiknya mungkin tak sesederhana itu. Sekarang, teori gen egois mengharuskan kita untuk bertanya manakah di antara gen-gen itu yang akan menjadi lebih banyak di dalam lumbung gen? Sepintas tampaknya gen untuk bertelur empat pasti akan memiliki keuntungan lebih daripada gen untuk bertelur tiga atau dua. Renungan sejenak saja menunjukkan bahwa argumen sederhana "lebih banyak berarti lebih baik" tidaklah benar. Kalau demikian, artinya lima telur pasti lebih baik daripada empat, sepuluh akan lebih baik lagi, 100 lebih baik, dan tak terhingga lebih baik daripada semuanya. Dengan kata lain, secara logis argumennya berujung absurd. Jelas ada *biaya* sekaligus manfaat dalam bertelur banyak. Peningkatan pengandungan pasti harus dibayar dengan pengasuhan yang kurang efisien. Poin utama Lack bahwa adalah bagi suatu spesies, dalam situasi lingkungan tertentu, harus ada ukuran optimal jumlah telur. Perbedaannya dengan pendapat Wynne-Edwards adalah jawabannya bagi pertanyaan "optimal dari sudut pandang siapa?". Wynne-Edwards akan berkata, optimal yang penting, yang harus dicapai semua individu, adalah optimal bagi kelompok. Lack berpandangan bahwa setiap individu egois memilih jumlah telur yang memaksimalkan jumlah anak yang diasuhnya. Jika tiga adalah ukuran optimal untuk walet, menurut Lack, artinya setiap individu yang mencoba mengasuh empat telur kemungkinan akan berakhir dengan jumlah keturunan yang lebih kecil daripada pesaingnya, yaitu individu yang lebih berhati-hati dan hanya menetasakan tiga telur. Alasan yang jelas adalah bahwa makanan yang dibagi antara empat bayi lebih sedikit sehingga lebih sedikit pula yang bertahan hidup hingga dewasa. Ini berlaku baik kepada alokasi awal kuning telur di keempat telur itu sekaligus makanan yang diberikan setelah telur menetas. Oleh karena itu, Lack berpendapat bahwa individu mengatur jumlah telur untuk alasan yang bukan altruistik. Individu tidak melakukan pengendalian kelahiran untuk menghindari eksploitasi berlebihan atas sumber daya kelompok. Dia melakukan pengendalian kelahiran untuk memaksimalkan jumlah anak yang dapat dimiliki. Tujuan itu merupakan kebalikan dari apa yang biasanya kita kaitkan dengan pengaturan kelahiran.

Membesarkan anak burung adalah urusan yang mahal. Induk harus menginvestasikan sejumlah besar makanan dan energi untuk menghasilkan telur. Bersama pasangannya, dia menginvestasikan upaya besar untuk membangun sarang guna menampung telur-telur dan menjaganya. Induk itu menghabiskan berminggu-minggu mengerami telur. Lalu, sesudah telur menetas, induk bekerja membanting tulang untuk memberi makan anak-anaknya, nyaris tanpa henti. Seperti yang telah kita lihat, gelatik batu membawa makanan ke sarangnya setiap 30 detik pada siang hari. Mamalia seperti kita melakukannya secara berbeda, tapi gagasan dasar bahwa reproduksi adalah mahal, khususnya bagi ibu, tak berkurang benarnya. Jelas bahwa jika ibu mencoba membagikan sumber daya makanan dan upayanya yang terbatas kepada terlalu banyak anak, maka dia akan berakhir mengasuh lebih sedikit anak ketimbang jika dia mulai dengan ambisi yang lebih rendah. Dia harus berjuang menyeimbangkan antara pengandungan dan pengasuhan. Jumlah total makanan dan sumber daya lain yang dapat dikumpulkan oleh individu betina, atau pasangan, adalah faktor pembatas yang menentukan jumlah anak yang mampu dibesarkan. Seleksi alam, menurut teori Lack, mengatur jumlah telur (jumlah anak, dll) demi mendapat keuntungan maksimal dari sumber daya yang terbatas.

Individu-individu yang berketurunan terlalu banyak akan merugi, bukan karena seluruh populasi menjadi punah, melainkan karena sedikitnya keturunan mereka yang berhasil bertahan hidup. Gen untuk memiliki terlalu banyak anak tidak diteruskan kepada generasi berikutnya dalam jumlah besar karena hanya sedikit anak yang membawa gen ini yang bisa mencapai usia dewasa. Dalam peradaban manusia modern, ukuran keluarga tidak lagi dibatasi oleh sumber daya terbatas yang dapat disediakan orangtua. Jika suami dan istri memiliki lebih banyak anak daripada yang dapat mereka beri makan, negara, artinya seluruh penduduk sisanya, turut campur dan menjaga kelebihan anak itu supaya tetap hidup dan sehat. Faktanya, tidak ada yang dapat menghentikan suatu pasangan untuk berkembang biak dan membesarkan anak sebanyak apa pun yang sanggup dilakukan si perempuan, sekalipun mereka tidak memiliki sumber daya sama sekali. Namun negara kesejahteraan (*welfare state*) adalah sesuatu yang sangat tidak alami. Di alam, induk yang memiliki anak lebih daripada yang dapat ditanggungnya tidak akan memiliki banyak cucu dan gen mereka tidak diteruskan ke generasi mendatang. Tidak *perlu* ada sikap altruistis menahan diri dalam hal laju kelahiran karena tidak ada negara

kesejahteraan di alam. Setiap gen yang beranak kebablasan segera dihukum: anak-anak yang mengandung gen itu kelaparan. Karena kita manusia tidak ingin kembali ke cara-cara masa lalu yang egois, ketika kita membiarkan anak-anak keluarga yang terlalu besar mati kelaparan, maka kita menghapuskan keluarga sebagai unit ekonomi swasembada, dan menggantikannya dengan negara. Namun, hak jaminan santunan untuk anak-anak seharusnya tidak disalahgunakan.

Kontrasepsi kadang-kadang diserang sebagai sesuatu yang "tidak alamiah". Masalahnya, begitu juga dengan negara kesejahteraan. Saya kira sebagian besar kita percaya negara kesejahteraan sangat diinginkan. Namun kita tidak dapat memiliki negara kesejahteraan yang tidak alamiah kecuali jika kita juga menjalankan pengendalian kelahiran yang juga tak alamiah; kalau tidak hasilnya adalah bencana yang lebih mengerikan daripada terjadi di alam. Negara kesejahteraan mungkin adalah sistem altruistis terbesar yang pernah dikenal dalam kingdom hewan. Namun, sistem altruistis mana pun secara inheren tidak stabil karena rentan disalahgunakan oleh individu egois. Individu manusia yang punya anak lebih banyak daripada yang dia mampu besarkan mungkin dalam banyak kasus terlalu bebal untuk dapat dituduh sengaja mengeksploitasi dengan niat jahat. Lembaga-lembaga dan pemimpin-pemimpin berkuasa yang sengaja mendorong mereka melakukannya saya anggap lebih perlu dicurigai.

Kembali ke hewan liar, argumen jumlah telur Lack dapat digeneralisasi untuk semua contoh lain yang dipakai Wynne-Edwards: perilaku teritorial, hierarki dominasi, dan sebagainya. Ambil contoh grouse merah yang dia teliti bersama rekan-rekannya. Burung ini memakan semak *heather* dan mereka membagi-bagi petak di wilayah yang mengandung makanan lebih banyak daripada yang dibutuhkan si pemilik wilayah. Pada awal musim, mereka berebut wilayah, tapi setelah beberapa saat yang kalah menerima fakta bahwa mereka gagal dan berhenti berjuang. Para pecundang menjadi buangan yang tidak pernah mendapatkan wilayah dan pada akhir musim sebagian besar mati kelaparan. Hanya pemilik wilayah yang berbiak. Non-pemilik wilayah secara fisik sebetulnya mampu berbiak, ini ditunjukkan oleh fakta bahwa jika satu pemilik wilayah mati, posisinya segera diisi oleh salah satu mantan pecundang, yang kemudian berbiak. Tafsir Wynne-Edwards atas perilaku teritorial yang ekstrem itu, seperti telah kita lihat, adalah bahwa si buangan "menerima" bahwa dia gagal mendapatkan tiket atau lisensi untuk berbiak; mereka tidak berusaha berbiak.

Sekilas tampaknya contoh di atas akan sukar dijelaskan teori gen egois. Mengapa grouse merah yang tak punya wilayah tidak terus mencoba menggulingkan pemilik wilayah, sampai akhirnya kelelahan? Sepertinya tidak akan ada ruginya. Tapi, tunggu, mungkin memang ada ruginya. Kita telah melihat manakala pemilik wilayah mati, burung lain berpeluang untuk menggantikan dia dan berbiak. Jika peluang si pecundang untuk menggantikan pemilik wilayah dengan cara demikian lebih besar daripada peluang menang lewat pertarungan, maka sebagai individu egois dia lebih menunggu ada yang mati, daripada menyia-nyiaikan sedikit energi yang dia punya untuk pertarungan sia-sia. Menurut Wynne-Edward, peran pecundang untuk kesejahteraan kelompok adalah menunggu di samping sebagai pemain cadangan, siap menggantikan pemilik wilayah yang mati di atas panggung utama reproduksi. Kita sekarang dapat melihat bahwa mungkin cara itu juga strategi terbaik mereka sebagai individu egois murni. Seperti yang kita lihat dalam Bab 4, kita bisa menganggap hewan sebagai penjudi. Strategi terbaik bagi penjudi, kadang-kadang, adalah menunggu dan berharap, bukan aktif menyerang.

Demikian pula, banyak contoh lain di mana hewan sepertinya "menerima" status non-reproduktif secara pasif yang dapat dijelaskan dengan cukup mudah oleh teori gen egois. Bentuk umum penjelasannya selalu sama: taruhan terbaik bagi individu adalah menahan diri sekarang, dengan harapan ada peluang yang lebih baik pada masa depan. Anjing laut yang membiarkan penguasa harem tanpa gangguan tidak melakukan itu demi kebaikan kelompok. Dia diam saja, menunggu kesempatan yang lebih menguntungkan. Bahkan jika kesempatan itu tidak pernah datang dan dia akhirnya mati tanpa keturunan, pertaruhanannya tetap *mungkin* memberi imbalan, meski dalam kilas balik kita tahu bahwa dia tak mendapatkan imbalan itu. Dan ketika lemming berduyun-duyun menjauh dari pusat ledakan populasi mereka, mereka tidak melakukan itu untuk mengurangi kepadatan daerah yang mereka tinggalkan! Mereka, tiap individu egois itu, mencari tempat yang tak terlalu ramai untuk hidup. Fakta bahwa ada yang gagal mencapainya dan mati di jalan adalah sesuatu yang kita ketahui sesudah kejadian. Itu tidak mengubah kemungkinan bahwa tetap tinggal di tempat yang sudah penuh adalah taruhan yang jauh lebih buruk.

Ada fakta yang terdokumentasikan baik bahwa kepadatan populasi tinggi (*overcrowding*) kadang-kadang mengurangi angka kelahiran. Itu kadang dianggap bukti untuk teori Wynne-Edwards. Sama sekali tidak



demikian. Fakta itu sejalan dengan teori Wynne-Edwards dan sejalan pula dengan teori gen egois. Misalnya, dalam satu percobaan tikus ditempatkan di kandang terbuka dengan banyak makanan dan diperbolehkan berbiak secara bebas. Populasi tumbuh sampai titik tertentu, kemudian grafiknya mendatar. Alasan di balik itu ternyata adalah karena betina menjadi kurang subur sebagai akibat populasi yang terlalu padat. Mereka melahirkan bayi lebih sedikit. Efek semacam itu telah sering dilaporkan. Penyebab langsungnya sering disebut "stres", meski nama itu tidak membantu menjelaskannya. Bagaimanapun, apapun penyebab langsungnya, kita masih harus bertanya tentang penjelasan evolusionernya atau penyebab utamanya. Mengapa seleksi alam mendukung betina yang mengurangi laju kelahiran kala kepadatan populasi menjadi tinggi?

Jawaban Wynne-Edwards sangat jelas. Seleksi kelompok mendukung kelompok-kelompok yang betinanya mengukur populasi dan menyesuaikan angka kelahiran sehingga persediaan makanan tidak dieksploitasi secara berlebihan. Dalam kondisi percobaan, kebetulan makanan tidak akan pernah menjadi langka, tapi tikus tidak dapat diharapkan untuk menyadari hal itu. Mereka diprogram untuk hidup di alam liar, dan kemungkinannya, dalam kondisi di alam, lingkungan yang terlalu padat merupakan petunjuk andal atas kelaparan pada masa depan.

Apa kata teori gen egois? Hampir persis sama, tapi dengan satu perbedaan penting. Anda akan ingat bahwa, menurut Lack, hewan akan cenderung memiliki anak berjumlah optimal dari sudut pandang egoisnya sendiri. Jika dia *mengandung* terlalu sedikit atau terlalu banyak, dia akan *mengasuh* lebih sedikit daripada yang seharusnya jika dia mencapai jumlah yang tepat. Nah, "jumlah tepat" ini tampaknya angka yang lebih kecil dalam tahun ketika populasi terlalu padat, dibandingkan dengan tahun ketika populasi kurang padat. Kita telah sepakat bahwa berlebihnya kepadatan merupakan pertanda kelaparan. Jelas, apabila individu betina punya bukti yang dapat dipercaya bahwa bencana kelaparan akan datang, dia akan mengurangi laju kelahiran demi kepentingan diri pribadi. Para pesaing yang tidak menanggapi tanda-tanda peringatan dengan cara itu akan mengasuh bayi yang lebih sedikit, meski mereka mampu mengandung lebih banyak. Oleh karena itu, kesimpulan kita hampir persis serupa dengan kesimpulan Wynne-Edwards, tapi kita sampai di sana dengan penalaran evolusioner yang sama sekali berbeda.

Teori gen egois tidak memiliki masalah dengan "pertunjukan epideiktis". Anda akan ingat, Wynne-Edwards berhipotesis bahwa hewan sengaja berkumpul dalam kerumunan besar untuk memudahkan individu melakukan sensus dan mengatur angka kelahiran sesuai hasilnya. Tidak ada bukti langsung bahwa kerumunan hewan sebenarnya epideiktis, tapi misalkan ada bukti yang ditemukan, apakah teori gen egois bakal dipermalukan? Tidak.

Burung jalak bertengger bersama dalam jumlah besar. Misalkan diperlihatkan bahwa kepadatan berlebih pada musim dingin bukan hanya mengurangi kesuburan pada musim semi berikutnya, melainkan juga mempengaruhinya secara langsung karena burung-burung itu saling mendengarkan panggilan. Mungkin bisa didemonstrasikan dalam percobaan bahwa individu yang mendengar rekaman bunyi riuh dan lantang kelompok burung yang bertengger bertelur lebih sedikit ketimbang individu yang mendengar rekaman lebih tenang, tak terlalu riuh. Dengan sendirinya itu bakal menandakan bahwa panggilan jalak merupakan pertunjukan epideiktis. Teori gen egois akan menjelaskannya dengan cara yang sebagian besar sama seperti ketika menangani kasus tikus.

Sekali lagi, kita memulai dengan asumsi bahwa gen yang membuat individu memiliki keluarga lebih besar daripada yang dapat ditanggungnya akan secara otomatis merugi, dan menjadi lebih sedikit di lumbung gen. Tugas petelur yang efisien adalah memprediksi berapa ukuran optimal baginya, sebagai individu egois, pada musim kawin mendatang. Anda akan ingat dari Bab 4 arti khusus kata prediksi yang kita gunakan. Sekarang bagaimana burung betina dapat memprediksi jumlah telur yang optimal? Variabel apa yang mestinya mempengaruhi prediksinya? Bisa jadi banyak spesies membuat prediksi tetap, yang tidak berubah dari tahun ke tahun. Dengan demikian, rata-rata jumlah telur optimal untuk burung ganet adalah satu telur. Pada tahun-tahun ketika ikan makanannya melimpah, jumlah yang sesungguhnya optimal bagi burung itu mungkin naik menjadi dua telur. Jika tidak ada cara bagi ganet untuk tahu terlebih dulu apakah tahun tertentu akan banyak ikan atau tidak, kita tidak bisa mengharapkan betinanya mengambil risiko membuang-buang sumber daya untuk dua telur kalau itu bakal merusak keberhasilan rata-rata reproduksi dalam setahun.

Namun mungkin ada spesies lain, barangkali jalak, yang pada prinsipnya bisa memprediksi apakah musim dingin atau musim semi berikutnya akan memberikan banyak makanan tertentu. Masyarakat

pedesaan memiliki banyak ungkapan yang menunjukkan bahwa tanda-tanda seperti berlimpahnya *holly berry* (Aquafoliaceae) merupakan isyarat yang baik atas cuaca musim semi mendatang. Terlepas dari akurat tidaknya petuah-petuah semacam itu, secara logis mungkin saja ada petunjuk seperti itu, dan bahwa penebak yang baik secara teoretis dapat menyesuaikan jumlah telurnya dari tahun ke tahun agar menguntungkan. Entah *holly berry* bisa menjadi pertanda yang dapat diandalkan atau tidak, tapi seperti dalam kasus tikus, tampaknya sangat mungkin bahwa kepadatan penduduk akan menjadi pertanda yang baik. Jalak betina pada prinsipnya dapat mengetahui bahwa ketika dia memberi makan bayi-bayinya pada musim semi mendatang, dia akan berebut makanan dengan para pesaing yang se-spesies. Jika entah bagaimana dia dapat memperkirakan kepadatan spesiesnya sendiri secara lokal pada musim dingin, ini dapat memberinya sarana ampuh untuk memprediksi seberapa sulit nantinya untuk mendapatkan makanan bagi anaknya pada musim semi berikutnya. Jika dia mendapati bahwa populasi musim dingin sangat padat, dari sudut pandang egoisnya, mungkin dia mesti bertelur relatif sedikit: perkiraan jumlah telur yang optimal akan berkurang.

Lalu, ketika individu-individu benar-benar mengurangi jumlah telurnya atas dasar perkiraan kepadatan penduduk, setiap individu egois langsung bisa mendapat keuntungan bila bisa membuat pesaing menganggap populasi begitu padat, entah itu benar atau tidak. Jika jalak menghitung ukuran populasi lewat volume keriuhan kala bertengger pada musim dingin, maka individu jalak bisa untung kalau berteriak sekeras mungkin hingga seolah terdengar seperti dua jalak. Gagasan hewan berpura-pura menyerupai sejumlah hewan sekaligus telah diusulkan dalam konteks lain oleh J.R. Krebs, dan diberi nama *Beau Geste Effect* berdasarkan judul novel di mana taktik serupa digunakan oleh satu kesatuan Legiun Asing Perancis. Gagasannya dalam kasus kita adalah mencoba mendorong jalak tetangga agar *mengurangi* jumlah telurnya ke tingkat yang lebih rendah daripada optimal. Jika Anda adalah jalak yang berhasil melakukan itu, maka Anda diuntungkan secara egois lantaran Anda mengurangi jumlah individu yang tidak membawa gen Anda. Karena itu, saya menyimpulkan bahwa gagasan Wynne-Edwards tentang pertunjukan epideiktis mungkin sebenarnya gagasan yang bagus: mungkin selama ini dia benar, tapi karena alasan yang salah. Secara lebih umum, hipotesis David Lack cukup kuat untuk

menjelaskan, dalam kerangka gen egois, semua bukti yang tampaknya mendukung teori seleksi kelompok, bilamana bukti seperti itu muncul.

Kesimpulan kita dari bab ini adalah bahwa individu-individu orangtua/induk mempraktikkan keluarga berencana, tapi dalam arti mengoptimalkan angka kelahiran, bukan membatasinya demi kebaikan publik. Mereka mencoba memaksimalkan jumlah anak hidup yang mereka miliki, dan ini artinya tidak terlalu banyak atau terlalu sedikit. Gen yang membuat individu memiliki terlalu banyak anak cenderung tidak bertahan di dalam lumbung gen karena anak-anak yang mengandung gen itu cenderung tidak bertahan hidup sampai dewasa.

Demikianlah akhir pertimbangan kuantitatif ukuran keluarga. Kita kini sampai ke konflik kepentingan dalam keluarga. Apakah ibu akan selalu untung bila memperlakukan semua anaknya secara setara, atau bisakah dia punya anak yang difavoritkan? Haruskah keluarga berfungsi sebagai unit tunggal yang bekerja sama secara keseluruhan, atau apakah ada keegoisan dan tipu daya bahkan dalam keluarga? Apakah semua anggota keluarga bekerja demi tujuan optimal yang sama, atau akankah mereka "tidak sepakat" tentang apa yang dianggap sebagai optimal? Ini semua adalah pertanyaan yang coba kita jawab dalam bab berikutnya. Pertanyaan terkait tentang kemungkinan adanya konflik kepentingan antara pasangan kita tunda sampai Bab 9.

## CATATAN AKHIR

1. Wynne-Edwards umumnya diperlakukan lebih ramah daripada bid'ah akademik secara umum. Karena keliru secara sedemikian jelas, dia lazim diakui (meski saya pribadi berpikir itu agak berlebihan) telah memprovokasi orang-orang untuk berpikir lebih jernih tentang seleksi alam. Wynne-Edwards sendiri dengan besar hati mengaku salah pada 1978, ketika menulis:

Konsensus umum para ahli biologi teoretis sekarang adalah bahwa belum dapat diciptakan model kredibel yang membuat laju lambat seleksi kelompok dapat menyalip penyebaran cepat gen egois, yang membawa keuntungan bagi kesesuaian individual. Karena itu, saya menerima pendapat mereka.

Mungkin perubahan pendapatnya di atas memang karena berbesar hati, tapi sayang pendapat dia kembali ke semula dalam buku terbarunya.

Seleksi kelompok, dalam arti yang telah lama kita semua pahami, bahkan semakin tidak didukung di kalangan ahli biologi ketimbang waktu edisi pertama saya diterbitkan. Anda bisa dimaafkan bila berpikir sebaliknya: telah tumbuh satu generasi yang menyebarkan istilah "seleksi kelompok" seenaknya, terutama di Amerika. Istilah itu dikenakan di semua jenis kasus yang dulu (dan bagi beberapa di antara kami, sekarang masih) secara jelas dan lugas dipahami sebagai sesuatu yang lain, sebutlah seleksi kerabat. Saya rasa sia-sia belaka jika kesal berlebihan akibat lagak semantik tersebut. Walau demikian, seluruh masalah seleksi kelompok secara memuaskan diselesaikan satu dasawarsa lalu oleh John Maynard Smith dan rekan-rekan, dan sangatlah menjengkelkan untuk mengetahui bahwa ada dua generasi, juga dua negara, yang terpisah oleh bahasa bersama. Khususnya sangatlah sial bahwa para filsuf, yang baru-baru saja memasuki arena ini, telah mulai kebingungan karena perubahan terminologi yang baru. Saya merekomendasikan esai Alan Grafen, "Natural Selection, Kin Selection and Group Selection" sebagai klarifikasi yang jernih, dan saya harap kini definitif, mengenai masalah neo-seleksi kelompok.



## BAB 8

# PERTARUNGAN ANTARGENERASI

**M**ari kita mulai dengan menangani yang pertama dari pertanyaan-pertanyaan yang diajukan di akhir bab sebelumnya. Haruskah ibu memiliki favorit, atau haruskah dia bersikap sama altruistisnya terhadap semua anaknya? Meski berisiko membosankan, sekali lagi saya harus memberi peringatan. Kata "favorit" tidak mengandung konotasi subjektif dan kata "harus" tidak berimplikasi moral. Saya memperlakukan ibu sebagai mesin yang diprogram untuk melakukan segala yang dia mampu demi menyebarkan salinan gen-gennya. Karena Anda dan saya adalah manusia yang tahu apa rasanya memiliki tujuan sadar, akan lebih mudah bagi saya untuk menggunakan tujuan sebagai kiasan untuk menjelaskan perilaku mesin kelestarian.

Dalam praktik, apa artinya berkata bahwa ibu memiliki anak favorit? Artinya, dia akan menginvestasikan sumber dayanya secara tidak merata kepada anak-anaknya. Sumber daya yang tersedia bagi ibu untuk diinvestasikan terdiri atas berbagai hal. Makanan sudah jelas, berikut upaya yang dikeluarkan untuk mengumpulkannya, karena dengan sendirinya itu menuntut biaya dari ibu. Risiko yang dialami demi melindungi anak dari serangan pemangsa adalah sumber daya lain

yang dapat "dipakai" atau tidak. Energi dan waktu yang dicurahkan untuk membuat sarang atau merawat rumah, melindungi dari unsur-unsur alam, dan dalam beberapa spesies, waktu yang dihabiskan untuk mengajar anak; semua merupakan sumber daya berharga yang dapat dialokasikan orangtua untuk anak-anak, secara setara atau tidak setara sesuai yang dia "pilih".

Sulit untuk memikirkan mata uang bersama untuk mengukur semua sumber daya yang dapat diinvestasikan orangtua/induk seperti di atas. Sama seperti masyarakat manusia yang menggunakan uang sebagai mata uang yang dapat dipertukarkan secara universal dengan makanan, tanah, atau waktu kerja, demikian juga kita memerlukan mata uang untuk mengukur sumber daya yang bisa diinvestasikan oleh mesin kelestarian individu kepada kehidupan individu lain, khususnya kehidupan anak. Takaran energi seperti kalori memang menggiurkan, dan beberapa ahli ekologi telah sibuk menghitung biaya energi di alam. Namun itu tidak memadai karena energi dapat dikonversi hanya secara longgar menjadi mata uang yang benar-benar penting, "standar emas" evolusi, yaitu kelangsungan hidup gen. R.L. Trivers pada 1972 memecahkan masalah itu secara rapi dengan konsepnya, *Investasi Parental* (*Parental Investment*; walaupun, membaca yang tersirat lewat yang padat tersurat, kita bisa merasa bahwa ahli biologi terbesar abad ke-20, Sir Ronald Fisher, memaksudkan hal yang sama pada 1930 lewat "pengeluaran parental" (*parental expenditure*)).<sup>1</sup>

Investasi Parental (IP) didefinisikan sebagai "investasi apa pun oleh orangtua/induk kepada individu keturunan yang meningkatkan peluang si keturunan untuk bertahan hidup (dan dengan demikian keberhasilan reproduksi), dengan mengurangi kemampuan orangtua/induk untuk berinvestasi di keturunan lain". Keindahan investasi parental ala Trivers adalah karena diukur dalam unit yang sangat dekat dengan unit yang benar-benar penting. Saat anak menghabiskan sebagian susu ibunya, jumlah susu yang dikonsumsi bukan diukur dalam gelas, bukan juga dalam kalori, melainkan dalam unit kerugian anak lain dari ibu yang sama. Misalnya, satu ibu memiliki dua bayi, *X* dan *Y*. Jika *X* minum satu liter susu, maka bagian utama IP berupa seliter susui itu diukur dalam unit peningkatan probabilitas *Y* mati karena tidak minum susu itu. IP diukur dalam unit penurunan harapan hidup anak lain, baik lahir maupun belum lahir.

Investasi parental bukanlah ukuran yang sangat ideal karena terlalu menekankan pada pentingnya hubungan induk-anak, dibanding



hubungan genetis lainnya. Idealnya kita sebaiknya menggunakan pengukuran investasi altruisme umum. Individu *A* bisa dikatakan berinvestasi ke individu *B* bila *A* meningkatkan peluang *B* untuk bertahan hidup, dengan mengurangi kemampuan *A* untuk berinvestasi ke pihak lain, termasuk dirinya sendiri, dengan semua biaya ditimbang lewat derajat kekerabatan yang tepat. Dengan demikian, investasi orangtua ke satu anak idealnya harus diukur sehubungan dengan kerugian harapan hidup tak hanya anak lainnya, tapi juga keponakan, dirinya sendiri, dll. Namun, dalam banyak hal, itu semua bukan intinya, dan pengukuran Trivers layak digunakan dalam praktik.

Setiap individu dewasa, sepanjang hidupnya, memiliki sejumlah total IP yang tersedia untuk diinvestasikan kepada anak (dan kerabat lainnya dan dirinya sendiri, tapi agar sederhana kita hanya pertimbangkan anak-anak saja). IP total mewakili jumlah seluruh makanan yang dapat dia kumpulkan atau buat seumur hidup, segala risiko yang siap dia tempuh, dan semua energi serta upaya yang mampu dia berikan untuk kesejahteraan anak-anak. Bagaimana sebaiknya betina muda, yang mengawali hidup dewasanya, menginvestasikan sumber daya? Kebijakan investasi seperti apa yang harus dia ikuti? Kita telah melihat teori Lack bahwa sebaiknya dia tidak membagikan investasinya terlalu tipis di antara terlalu banyak anak. Jika demikian dia akan kehilangan terlalu banyak gen: dia tidak akan memiliki cukup banyak cucu. Di sisi lain, dia tidak harus mencurahkan semua investasinya ke terlalu sedikit anak yang dimanja. Dia hampir bisa menjamin dirinya mempunyai *beberapa* cucu, tapi pesaing yang berinvestasi di anak dalam jumlah optimal akan memiliki lebih banyak cucu. Demikianlah akhir kebijakan investasi yang merata. Kepentingan kita sekarang adalah dalam soal apakah menguntungkan bagi ibu untuk berinvestasi secara tak merata pada anak-anaknya; apakah dia harus memiliki anak favorit?

Jawabannya adalah tidak ada alasan genetis bagi seorang ibu untuk memiliki anak favorit. Derajat kekerabatannya dengan semua anak sama, Strategi optimalnya adalah berinvestasi *secara merata* ke jumlah terbesar anak yang bisa dia besarkan sampai saat mereka memiliki anak sendiri. Namun, seperti yang telah kita lihat, beberapa individu merupakan risiko asuransi jiwa yang lebih baik daripada yang lain. Individu yang kerdil dan lemah membawa gen induk sama banyaknya dengan saudara-saudaranya seangkatan yang berkembang baik. Tapi harapan hidupnya lebih kecil. Cara lain untuk menyatakan ini adalah si lemah *memerlukan* jatah investasi parental lebih banyak hanya agar

bisa menyamai saudara-saudaranya. Tergantung situasi, boleh jadi ibu lebih diuntungkan nila menolak memberi makan si lemah dan mengalokasikan semua jatah investasi parentalnya pada saudara-saudara si lemah. Bahkan, boleh jadi ibu diuntungkan kalau menjadikan si lemah makanan bagi saudara-saudaranya, atau memakannya sendiri guna menambah air susu. Induk babi terkadang memangsa anaknya, tapi saya tidak tahu apakah yang dipilih biasanya yang lemah.

Anak-anak kerdil dan lemah merupakan contoh khusus. Kita dapat membuat beberapa prediksi yang lebih umum tentang bagaimana kecenderungan ibu berinvestasi ke anak mungkin dipengaruhi oleh faktor usia. Jika dia harus memilih antara menyelamatkan hidup satu anak atau anak yang lain, dan andaikan yang tidak dia selamatkan pasti akan mati, dia mesti memilih yang lebih tua. Ini karena dia akan kehilangan proporsi investasi parental yang lebih tinggi jika anak yang lebih tua mati, dibanding adiknya. Mungkin cara yang lebih baik untuk menyatakan itu adalah, apabila menyelamatkan si adik, ibu masih harus menginvestasikan sumber daya yang mahal ke si adik hanya untuk membuat dia hidup hingga mencapai usia kakaknya.

Di sisi lain, jika pilihan itu bukan pilihan drastis hidup atau mati, taruhan terbaiknya mungkin adalah memilih yang lebih muda. Misalnya, andaikan dilemanya adalah apakah sepotong makanan harus diberikan untuk anak yang kecil atau yang besar. Yang besar mungkin lebih mampu mencari makanan sendiri tanpa bantuan. Jadi, jika ibu tidak memberinya makan, dia belum tentu mati. Sementara itu, si kecil terlalu muda untuk mencari makanan bagi dirinya sendiri sehingga akan lebih mungkin mati jika ibu memberikan makanan untuk si kakak. Meskipun sang ibu lebih memilih untuk mengorbankan adik ketimbang kakak, dia bisa memberikan makanan untuk si kecil karena yang toh besar tak akan mati juga. Ini mengapa induk mamalia menyapih anak-anaknya ketimbang terus memberi mereka makan seumur hidup. Ada saat dalam hidup anak ketika akan menguntungkan bagi ibu untuk mengalihkan investasinya dari anak itu ke calon anak-anak lain. Ketika saat itu datang, ibu akan menyapihnya. Ibu yang entah bagaimana tahu bahwa dia sudah melahirkan anaknya yang terakhir, selama sisa usianya akan terus menginvestasikan semua sumber dayanya ke anak itu. Mungkin pula si ibu akan terus menyusui anak itu hingga dewasa. Namun, dia harus "mempertimbangkan" tidakkah akan lebih menguntungkan baginya untuk berinvestasi ke cucu atau keponakannya. Meskipun derajat kekerabatan ibu dengan cucu/keponakan hampir separo derajat

kekerabatan ibu dengan anak-anaknya sendiri, kapasitas mereka untuk mendapatkan keuntungan dari investasinya mungkin dua kali lipat lebih daripada salah satu anaknya sendiri.

Tampaknya ini saat yang baik untuk menyebutkan fenomena membingungkan yang dikenal sebagai menopause, penghentian kesuburan reproduksi perempuan manusia yang agak tiba-tiba pada usia pertengahan. Ini mungkin tidak sering terjadi di leluhur kita karena toh tidak banyak perempuan yang hidup selama itu. Namun, tetap saja, perbedaan antara perubahan hidup yang mendadak pada perempuan dan kesuburan laki-laki yang memudar secara bertahap menunjukkan bahwa ada sesuatu yang secara genetis "disengaja" dalam menopause—bahwa menopause itu suatu "adaptasi". Memang agak sulit untuk dijelaskan. *Pertama*, mungkin kita berharap bahwa perempuan harus terus memiliki anak sampai meninggal, bahkan sekalipun usia lanjut membuat kemungkinan anaknya bertahan hidup semakin kecil. Bukankah itu selalu pantas dicoba? Tapi kita harus ingat bahwa perempuan itu juga berkerabat dengan cucu-cucunya, walau derajat kekerabatan dengan cucu hanya separo kekerabatan dengan anaknya.

Untuk berbagai alasan, yang bisa saja berkaitan dengan teori Medawar tentang penuaan, perempuan dalam keadaan alami berangsur-angsur menjadi kurang efisien untuk membesarkan anak seiring dia bertambah tua. Oleh karena itu, harapan hidup anak dari ibu yang sudah uzur lebih kecil daripada harapan hidup anak yang lahir dari ibu muda. Ini berarti jika seorang perempuan memiliki anak dan cucu yang lahir pada hari yang sama, si cucu bisa berharap hidup lebih lama daripada si anak. Bila perempuan mencapai usia di mana rata-rata peluang setiap anak untuk mencapai dewasa hanya kurang daripada setengah peluang setiap cucu dengan usia yang sama untuk mencapai dewasa, gen untuk berinvestasi ke cucu, bukan anak, akan cenderung berkembang. Gen seperti itu dibawa hanya oleh satu dari empat cucu, sedangkan gen pesaing dibawa oleh satu dari dua anak, tapi harapan hidup cucu yang lebih besar sehingga gen "altruisme cucu" menyebar di dalam lumbung gen. Oleh karena itu, gen untuk menjadi tak bisa bereproduksi lagi pada usia pertengahan menjadi banyak karena dibawa dalam tubuh cucu yang bertahan hidup dengan bantuan altruisme nenek.

Ini penjelasan evolusi yang mungkin tentang menopause perempuan. Alasan mengapa kesuburan laki-laki berkurang secara

bertahap dan tidak terjadi secara tiba-tiba mungkin adalah karena laki-laki tidak berinvestasi di anak sebanyak perempuan. Asalkan dia bisa menghasilkan anak dengan perempuan muda, akan selalu menguntungkan bagi laki-laki yang sudah uzur untuk berinvestasi ke anak, ketimbang cucu.

Sejauh ini, di bab ini dan bab sebelumnya, kita telah melihat segala sesuatu dari sudut pandang orangtua/induk, terutama ibu. Kita telah bertanya apakah induk bisa memiliki anak favorit dan kebijakan investasi apa secara umum yang terbaik bagi induk. Namun, mungkin setiap anak dapat mempengaruhi seberapa banyak investasi induk kepada dirinya dibanding saudara-saudaranya. Bahkan jika induk tidak "ingin" menunjukkan favoritisme di antara anak-anaknya, mungkinkah anak dapat menyerobot perlakuan istimewa untuk dirinya sendiri? Apakah itu menguntungkan bagi dia? Lebih tepatnya lagi, akankah gen penyerobot egois di antara anak-anak akan menjadi lebih banyak di dalam lumbung gen daripada gen pesaing, yaitu gen untuk menerima sekadar jatah pembagian yang adil? Perkara ini dengan cemerlang dianalisis oleh Trivers dalam makalah tahun 1974 yang berjudul "Parent-Offspring Conflict".

Ibu berkerabat secara setara dengan semua anak-anaknya, yang telah dan akan lahir. Atas dasar genetis saja, dia seharusnya tidak memiliki anak emas, seperti yang telah kita lihat. Jika dia menunjukkan sikap pilih kasih, itu mestinya didasari perbedaan harapan hidup, usia ibu, dan hal-hal lain. Seperti individu mana pun, sang ibu "berkerabat" dua kali lipat lebih dekat ke dirinya sendiri dibanding ke anak-anaknya. Jika segala hal lain kondisinya sama, ini artinya dia harus menginvestasikan sebagian besar sumber dayanya secara egois kepada dirinya sendiri. Tapi hal-hal lain tidaklah sama. Akan lebih baik bagi gennya jika dia menginvestasikan sejumlah sumber daya ke anak-anaknya. Ini karena anak-anaknya lebih muda dan lebih tak berdaya ketimbang dirinya sehingga mereka bisa mendapatkan keuntungan lebih dari setiap unit investasi ketimbang dirinya sendiri. Gen untuk berinvestasi di individu yang tak berdaya ketimbang diri sendiri dapat berhasil di dalam lumbung gen, bahkan meski si penerima manfaat hanya mendapat sebagian gen si pemberi manfaat. Inilah mengapa hewan menunjukkan altruisme parental dan mengapa mereka menunjukkan bentuk-bentuk altruisme hasil seleksi kerabat.

Sekarang mari lihat dari sudut pandang anak. Dia berkerabat secara sama dekatnya dengan kakak-adiknya sebagaimana dengan ibunya.

Derajat kekerabatannya  $\frac{1}{2}$  dalam semua kasus. Oleh karena itu, dia "ingin" agar ibunya menginvestasikan sebagian sumber dayanya kepada kakak-adiknya. Dari sudut pandang genetis, anak itu cenderung sama altruistisnya kepada kakak-adiknya seperti ibunya. Namun, sekali lagi, dia berkerabat dua kali lipat lebih banyak dengan dirinya sendiri dibanding dengan kakak-adiknya dan ini akan membuatnya cenderung ingin ibunya berinvestasi kepada dirinya lebih daripada kakak atau adiknya. Dalam kasus ini, semua hal lainnya mungkin memang sama. Jika Anda dan saudara kandung Anda seusianya dan kalian berada dalam posisi untuk mendapat manfaat yang sama dari seliter air susu ibu, Anda "harus" berusaha merebut lebih dari jatah Anda, dan saudara Anda juga harus berusaha merebut lebih dari jatahnya. Pernahkah Anda mendengar sekelompok anak babi berebutan menjadi yang pertama datang saat induknya berbaring untuk memberi susu? Atau anak-anak kecil berebut potongan kue terakhir? Keserakahan egois tampaknya ada di banyak perilaku anak.

Namun bukan hanya itu adanya. Jika saya bersaing dengan saudara saya demi sepotong makanan, dan jika dia jauh lebih muda daripada saya sehingga dia bisa mendapatkan keuntungan dari makanan itu lebih banyak daripada saya, mungkin akan menguntungkan bagi gen saya untuk membiarkan adik saya mendapatkan makanan itu. Kakak yang lebih tua mungkin punya alasan altruisme yang sama persis dengan orangtua/induk: dalam kedua kasus, seperti yang kita lihat, derajat kekerabatannya adalah  $\frac{1}{2}$ , dan dalam kedua kasus individu yang lebih muda dapat memanfaatkan sumber daya secara lebih baik daripada yang lebih tua. Jika saya memiliki gen untuk membagi makanan, ada peluang 50 persen adik saya mengandung gen yang sama. Meskipun gen itu punya peluang dua kali lipat berada di dalam tubuh saya—100 persen, dia ada di dalam tubuh saya—kebutuhan saya akan makanan itu kurang dari setengahnya. Secara umum, anak "seharusnya" menyerobot investasi parental lebih daripada jatahnya, tapi hanya sampai titik tertentu. Sampai titik mana? Sampai titik di mana biaya bersih bagi kakak-adiknya, baik yang telah lahir dan berpotensi akan lahir, dua kali lipat lebih besar daripada manfaat penyerobotan bagi dirinya sendiri.

Mari kita pertimbangkan kapan penyapihan harus dilakukan. Ibu ingin berhenti menyusui anaknya sehingga dia bisa mempersiapkan diri untuk anak berikutnya. Di sisi lain, anak yang sedang menyusu tidak ingin disapih. Susu adalah sumber daya pangan yang mudah dan tidak merepotkan, dia tidak harus keluar dan pergi bekerja untuk mencari

makan. Lebih tepatnya, dia ingin pergi keluar dan bekerja untuk mencari makan nantinya, tapi hanya bila dia bisa menguntungkan gennya lebih baik dengan meninggalkan ibunya untuk mengasuh adik-adiknya, ketimbang terus tinggal bersama ibunya. Semakin tua anak, semakin sedikit keuntungan relatif yang dia dapat dari setiap liter susu. Dia tumbuh menjadi lebih besar sehingga seliter susu memenuhi makin sedikit kebutuhannya, dan dia lebih mampu mempertahankan diri jika perlu. Oleh karena itu, bila anak yang lebih tua minum seliter susu yang sesungguhnya bisa diinvestasikan pada anak yang lebih muda, dia mengambil investasi orangtua relatif lebih banyak bagi dirinya sendiri daripada bila yang muda minum seliter susu. Seiring anak tumbuh lebih tua, akan datang suatu saat ketika lebih menguntungkan bagi ibunya untuk berhenti memberi

nya makan dan berinvestasi ke anak yang baru. Belakangan akan datang pula waktu ketika anak yang tua pun memberi keuntungan bagi gennya dengan menyapih dirinya sendiri. Ini adalah waktu ketika seliter susu dapat lebih bermanfaat bagi salinan gennya yang *mungkin ada* di dalam saudara-saudaranya ketimbang bagi gen yang *ada* di dalam dirinya.

Ketidaksepakatan antara ibu dan anak bukanlah mutlak, melainkan kuantitatif; dalam hal ini soal waktu. Ibu ingin menyusui anaknya sampai investasi ke anaknya mencapai jatah yang "adil", dengan mempertimbangkan harapan hidup si anak dan berapa banyak investasi sang ibu kepada dirinya. Sampai saat itu tidak ada perbedaan pendapat. Demikian pula, ibu dan anak setuju agar anak tidak menyusu setelah titik di mana biaya bagi anak baru dua kali lipat melebihi manfaat bagi anak tadi. Namun ada ketidaksepakatan antara ibu dan anak selama periode peralihan, periode ketika anak mendapatkan lebih daripada jatahnya sesuai kemauan ibu, sedangkan biaya bagi anak-anak lain masih kurang daripada dua kali lipat keuntungan yang dia dapat.

Masa penyapihan hanyalah satu contoh perselisihan antara ibu dan anak. Penyapihan juga dapat dianggap sebagai perselisihan antara satu individu dan semua adiknya yang belum lahir, dengan ibu yang ambil bagian dalam masa depan anak-anak yang belum lahir. Secara lebih langsung, mungkin ada kompetisi antarpesaing yang sebaya demi investasi sang ibu, antara sesama satu angkatan atau sesama penghuni sarang. Di sini, sekali lagi, ibu biasanya ingin melihat kompetisi yang adil.

Banyak anak burung yang diberi makan di sarang oleh induk. Mereka semua menganga dan berteriak lalu induk menjatuhkan cacing atau sepotong makanan lain ke mulut salah satu anak burung. Lantangnyanya masing-masing jeritan anak burung, idealnya, sebanding dengan seberapa lapar dirinya. Oleh karena itu, jika induk selalu memberikan makanan ke anak yang menjerit paling keras, mereka semua mestinya akan mendapatkan jatah adil karena jika ada yang merasa cukup dia tidak akan berteriak begitu keras. Setidaknya, itulah yang akan terjadi di dunia ideal, andai saja tidak ada individu yang curang. Namun, dalam konsep *gen egois*, kita harus beranggapan bahwa individu *akan* menipu, *akan* berbohong tentang seberapa laparnya dirinya. Ini akan bereskalasi, meski agak sia-sia karena mungkin, jika mereka semua berbohong dengan menjerit makin keras, tingkat kenyaringan yang baru ini akan menjadi biasa dan tidak akan lagi menjadi kebohongan. Namun, eskalasi jeritan itu tidak dapat diturunkan karena individu yang mengambil langkah pertama mengurangi kenyaringan jeritan akan merugi karena diberi jatah makanan yang lebih sedikit dan bisa kelaparan. Jeritan anak burung tidak menjadi lebih nyaring lagi karena pertimbangan lain. Sebagai contoh, jeritan nyaring cenderung menarik pemangsa dan menghabiskan energi.

Kadang-kadang, seperti yang telah kita lihat, satu anggota angkatan kelahiran adalah si kerdil yang jauh lebih kecil dan lemah daripada yang lain. Dia tidak mampu bersaing untuk mendapat makanan sekuat saudara-saudaranya dan acapkali menemui ajalnya. Kita telah mempertimbangkan kondisi ketika sang induk mendapat untung dengan membiarkan anaknya yang lemah mati. Kita mungkin secara intuitif mengira bahwa si lemah sendiri harus terus berjuang sampai titik darah penghabisan, tapi teorinya tidak selalu memprediksi demikian. Begitu si lemah menjadi demikian payah, sehingga harapan hidupnya berkurang sampai ke titik di mana manfaat yang didapat dari investasi induk terhadap dirinya kurang daripada setengah manfaat yang didapat dari potensi investasi yang sama terhadap anak lain, si lemah harus mati dengan tulus dan legawa. Itulah hal terbaik yang dapat dia beri bagi *gen-gennya*. Artinya, *gen* yang memberikan instruksi kepada tubuh, "Tubuh, jika kau lebih lemah daripada saudara-saudaramu, menyerahlah dan mati", justru bisa sangat sukses di *lumbung gen* karena ada kemungkinan 50 persen *gen* itu berada di dalam tubuh tiap saudara dan saudaranya yang selamat, sementara peluangnya bertahan di dalam tubuh si lemah juga sangat kecil. Seharusnya ada titik ujung dalam

perjalanan si lemah. Sebelum mencapai titik itu dia harus terus berjuang. Segera setelah dia mencapai titik ujung, dia harus menyerah dan membiarkan dirinya dijadikan santapan oleh saudara dan induk.

Saya tidak menyebutkannya ketika kita sedang mendiskusikan teori Lack tentang jumlah telur, tapi berikut adalah strategi yang masuk akal bagi induk yang ragu-ragu mengenai berapa jumlah optimal telurnya dalam suatu tahun. Dia bisa saja menghasilkan satu telur lebih banyak ketimbang apa yang dia "kira" jumlah optimal yang benar. Kemudian jika pasokan pangan tahun itu ternyata lebih banyak daripada yang diharapkan, maka dia akan membesarkan tambahan anak. Jika tidak, dia bisa memotong kerugiannya. Dengan selalu berhati-hati memberi makan yang muda-muda dalam urutan yang sama, misalnya urutan ukuran, dia memastikan bahwa salah satunya, mungkin si kerdil-lemah, dengan cepat akan mati dan tidak banyak makanan yang terbuang untuknya, selain investasi awal berupa kuning telur atau sejenisnya. Dari sudut pandang ibu, mungkin itu penjelasan tentang fenomena anak lemah. Si lemah merupakan lindung nilai untuk taruhan induknya. Ini telah diamati di banyak burung.

Dengan menggunakan kiasan tentang individu hewan sebagai mesin kelestarian yang berperilaku seolah-olah memiliki "tujuan" untuk melestarikan gen, kita dapat bicara tentang konflik antara orangtua/induk dan anak, pertarungan antargenerasi. Pertarungan ini adalah pertarungan yang halus di mana kedua belah pihak tidak menahan-nahan. Anak tidak akan melewatkan kesempatan berlaku curang; berpura-pura lebih lapar, lebih muda, dan berada dalam kondisi yang lebih berbahaya daripada sebenarnya. Anak itu terlalu kecil dan lemah untuk bisa menggencet induknya secara fisik, tapi dia menggunakan setiap senjata psikologis yang tersedia: berbohong, berlaku curang, memperdaya, dan mengeksploitasi sampai ke titik di mana dia mulai merugikan kerabatnya lebih daripada yang dimungkinkan oleh kekerabatan genetisnya. Di sisi lain, induk harus waspada terhadap kecurangan dan tipu daya, dan harus mencoba untuk tidak tertipu oleh anak. Ini tugas yang tampak mudah. Jika induk tahu bahwa anaknya mungkin berbohong tentang seberapa lapar dirinya, induk bisa saja menggunakan taktik memberi anak makan dalam jumlah yang tetap dan tidak lebih, meski si anak terus menjerit. Masalahnya dengan itu adalah apabila anak tersebut tidak bohong; jika dia mati karena tidak diberi makan, maka induk akan kehilangan sebagian gen yang berharga. Burung liar bisa mati hanya karena kelaparan selama beberapa jam.



A. Zahavi telah mengusulkan bahwa ada bentuk pemerasan sangat jahat yang dilakukan anak: jeritan nyaring sebagai upaya disengaja untuk menarik pemangsa menuju sarang. Anak "berteriak", "Rubah, lekas datang dan tangkap aku." Satu-satunya cara bagi induk untuk menghentikan jeritan anak adalah dengan memberi makan. Jadi, anak mendapat jatah lebih, tapi dengan membahayakan nyawanya. Prinsip taktik kejam itu sama dengan pembajak yang mengancam untuk meledakkan pesawat terbang, bersama dirinya sendiri yang berada di pesawat itu, kecuali dia diberi uang tebusan. Saya skeptis apakah itu dapat didukung dalam evolusi, bukan karena terlalu kejam, melainkan karena saya ragu apakah cara itu dapat menguntungkan si bayi pemeras. Terlalu banyak yang dipertaruhkan jika pemangsa benar-benar datang. Jelas itu berlaku untuk anak tunggal, seperti yang dipertimbangkan oleh Zahavi sendiri. Tak peduli berapa banyak yang sudah diinvestasikan ibunya kepada dirinya, dia mestinya tetap menghargai hidupnya sendiri, melebihi ibunya menghargai hidupnya, karena sang ibu hanya memiliki setengah gennya. Selain itu, taktik itu tidak akan menguntungkan bahkan jika bayi pemeras itu satu dalam sekelompok anak yang rentan, semuanya di dalam sarang bersama-sama. Sebab, bayi pemeras itu memiliki 50 persen "saham" genetik dalam setiap saudara-saudaranya yang terancam, serta 100 persen saham dalam dirinya sendiri. Saya kira teori itu bisa bekerja jika sang pemangsa utama memiliki kebiasaan hanya mengambil yang terbesar dari sarang. Dengan demikian, akan menguntungkan bagi yang lebih kecil untuk menggunakan ancaman memanggil pemangsa karena tidak akan terlalu membahayakan dirinya sendiri. Itu lebih mirip Anda menodongkan pistol ke kepala kakak Anda, ketimbang mengancam akan meledakkan diri.

Yang lebih masuk akal, taktik pemerasan di atas mungkin menguntungkan bagi bayi kukuk. Seperti yang telah diketahui dengan baik, kukuk betina meletakkan satu telur di dalam beberapa sarang burung "inang". Kemudian dia membiarkan si inang, dari spesies yang cukup berbeda, tanpa sadar membesarkan si kukuk muda. Oleh karena itu, bayi kukuk tidak memiliki saham genetik di saudara-saudari angkatnya. (Beberapa spesies bayi kukuk tidak akan memiliki saudara dan saudari angkat untuk alasan yang akan kita lihat nanti. Untuk saat ini saya anggap kita berhadapan dengan salah satu spesies di mana saudara-saudara angkat hidup berdampingan bersama bayi kukuk.) Jika bayi kukuk berteriak cukup keras untuk memikat pemangsa, dia jelas bisa rugi besar—nyawanya bisa melayang—tapi si inang akan kehilangan

lebih banyak lagi, mungkin empat anaknya. Oleh karena itu, akan menguntungkan bagi si induk angkat untuk memberi makan si bayi kukuk lebih banyak daripada jatahnya. Dan keuntungan bagi si bayi kukuk itu bisa mengalahkan risikonya.

Momen ini merupakan salah satu kesempatan di mana penerjemahan kembali ke dalam bahasa gen itu bijak, hanya untuk meyakinkan diri bahwa kita tidak terhanyut dalam kiasan subjektif. Apa sesungguhnya arti pengajuan hipotesis bahwa bayi kukuk "memeras" inangnya dengan menjerit "Pemangsa, pemangsa, tangkap aku dan saudara-saudaraku"? Berkenaan dengan gen, artinya adalah sebagai berikut.

Gen kukuk untuk menjerit nyaring menjadi lebih banyak di dalam lumbung gen kukuk karena jeritan itu meningkatkan kemungkinan inang memberi makan bayi kukuk. Alasan inang menanggapi jeritan dengan cara itu adalah karena gen untuk menanggapi jeritan telah menyebar di seluruh lumbung gen spesies inang. Sementara itu, alasan gen tersebut menyebar adalah karena individu inang yang tidak memberi makanan tambahan kepada bayi kukuk membesarkan lebih sedikit anak sendiri—lebih sedikit ketimbang pesaingnya yang memberi makanan tambahan kepada bayi kukuk. Ini karena pemangsa mendatangi sarang akibat teriakan kukuk. Walaupun gen bayi kukuk tidak menjerit kemungkinannya lebih kecil untuk berakhir di perut pemangsa dibanding gen kukuk menjerit, kukuk yang tidak berteriak rugi lebih besar karena tidak mendapat makanan tambahan. Dengan demikian, gen menjerit mampu menyebar di seluruh lumbung gen kukuk.

Penalaran genetis yang serupa, menyusul argumen subjektif yang telah dijabarkan di atas, akan menunjukkan bahwa walaupun gen pemerasa seperti di atas menyebar di seluruh lumbung gen kukuk, di dalam lumbung gen spesies biasa hal itu tidak mungkin terjadi, setidaknya bukan karena alasan spesifik bahwa gen itu memikat pemangsa. Tentu, dalam suatu spesies bisa ada alasan lain bagi gen menjerit untuk menyebar, seperti yang telah kita lihat, dan itu *kebetulan* akan memiliki efek sesekali memikat pemangsa. Namun, di sini bisa jadi pengaruh selektif pemangsaan justru akan menyebabkan jeritan bayi burung berkurang. Dalam kasus pengandaian kukuk, pengaruh bersih pemangsa, walaupun pada awalnya terdengar seperti paradoks, mungkin adalah untuk menambah nyaring jeritan.

Bagaimanapun juga, tidak ada bukti apakah kukuk dan burung parasit lain yang sejenis sungguh-sungguh menggunakan taktik pemerasan. Namun mereka tak kurang kejam. Misalnya, ada burung

pemandu lebah (*honeyguide*) yang, seperti kukuk, meletakkan telur di sarang spesies lain. Bayi pemandu lebah punya paruh tajam dan bengkok. Begitu menetas, sementara masih buta, tak berbulu, dan sebetulnya tak berdaya, dia mematuk dan menusuk kakak-adik angkatnya hingga mereka tewas: kakak yang mati tak bisa bersaing demi makanan! Kukuk yang lazim di Inggris mencapai hasil yang sama dengan cara yang sedikit berbeda. Waktu pengeraman telur kukuk itu singkat sehingga bayinya bisa menetas sebelum saudara-saudari angkatnya sesarang menetas. Segera setelah menetas, meski buta, secara mekanis dan efektif dia membuang telur lain dari sarang dengan akibat fatal. Dia menyelip ke bawah telur lain, menaruh telur di atas cekungan punggungnya, pelan-pelan mundur ke sisi sarang, dan kemudian mengangkat telur di antara dua sayapnya. Terakhir dia mendorong telur itu hingga jatuh ke tanah. Dia lakukan itu lagi terhadap semua telur lainnya sehingga perhatian induk angkatnya hanya untuk dirinya sendiri.

Salah satu fakta paling luar biasa yang saya pelajari pada tahun lalu dilaporkan dari Spanyol oleh F. Alvarez, L. Arias de Reyna, dan H. Segura. Mereka menyelidiki kemampuan calon inang—yang berpotensi menjadi korban kukuk—untuk mendeteksi penyusup berupa telur atau anak kukuk. Dalam percobaan, mereka meletakkan telur dan anak kukuk ke dalam sarang burung murai, dan sebagai perbandingan, juga telur dan anak burung spesies lain, misalnya layang-layang. Pada satu kesempatan, sehari setelah meletakkan bayi burung layang-layang ke dalam sarang murai, mereka melihat salah satu telur murai tergeletak di tanah di bawah sarang. Telur itu tidak rusak sehingga mereka mengambilnya, mengembalikannya ke tempat semula, dan mengawasinya. Apa yang mereka lihat benar-benar luar biasa. Bayi burung layang-layang berperilaku persis seperti kukuk dan melemparkan telur lain keluar sarang. Para peneliti itu mengembalikan telur itu lagi dan hal yang sama terjadi. Bayi burung layang-layang menggunakan metode kukuk untuk mengangkat telur di punggungnya di antara sayapnya dan berjalan mundur ke sisi sarang sampai telur terguling keluar.

Mungkin bijak bahwa Alvarez dan para koleganya tidak berusaha menjelaskan pengamatan mereka yang menakjubkan. Bagaimana perilaku demikian dapat berkembang di dalam lumbung gen burung layang-layang? Hal itu pasti berhubungan dengan sesuatu dalam kehidupan normal burung layang-layang. Bayi burung layang-layang tidak terbiasa berada di sarang burung murai. Biasanya mereka berada

di sarang mereka sendiri. Mungkinkah perilaku ini mewakili evolusi adaptasi sikap  $\frac{1}{4}$  anti-kukuk? Mungkinkah seleksi alam telah mendukung kemampuan untuk menyerang balik di dalam lumbung gen burung layang-layang, gen yang menyerang kukuk dengan senjatanya sendiri? Faktanya adalah sarang burung layang-layang biasanya tidak diparasiti kukuk. Mungkin inilah sebabnya. Menurut teori ini, telur murai secara kebetulan mendapatkan perlakuan yang sama, mungkin karena, sebagaimana telur kukuk, telur murai lebih besar daripada telur burung layang-layang. Namun, jika bayi burung layang-layang bisa membedakan antara telur besar dan telur burung layang-layang normal, pasti induk burung juga bisa melakukan itu. Dalam hal ini, mengapa bukan sang induk yang menjatuhkan telur kukuk, bukankah jauh lebih mudah baginya, daripada bayi, untuk melakukan itu? Pertanyaan yang sama juga ditujukan untuk teori bahwa perilaku bayi burung layang-layang normalnya berfungsi untuk menghilangkan telur busuk atau kotoran lain dari sarang. Sekali lagi, tugas itu dapat—dan memang—dilakukan secara lebih baik oleh induk. Fakta bahwa bayi burung layang-layang yang lemah tak berdaya melakukan operasi membuang telur yang sulit dan membutuhkan keahlian tertentu, padahal burung layang-layang dewasa dapat melakukannya jauh lebih mudah, memaksa saya sampai pada kesimpulan bahwa, dari sudut pandang induk burung layang-layang, niat sang bayi sungguh mencurigakan.

Bagi saya, dapat dibayangkan bahwa penjelasan yang sesungguhnya tidak ada hubungannya dengan kukuk sama sekali. Membayangkannya membikin menggigil, tapi mungkinkah ini yang dilakukan bayi burung layang-layang kepada sesamanya? Karena anak sulung pasti akan bersaing dengan saudara-saudaranya yang belum menetas demi menerima investasi parental, akan menguntungkan baginya untuk mengawali hidupnya dengan cara membuang salah satu telur lainnya.

Teori Lack mengenai jumlah telur yang optimal ditinjau dari sudut pandang induk. Jika saya induk burung layang-layang, katakanlah jumlah optimal dari sudut pandang saya adalah lima telur. Namun, jika saya bayi burung layang-layang, jumlah optimalnya menurut saya bisa saja lebih kecil asalkan saya termasuk di dalamnya! Induk memiliki sejumlah investasi parental yang dia "harap" dapat didistribusikan secara merata di antara kelima anaknya. Tapi setiap bayi menginginkan lebih daripada jatahnya yang seperlima. Berbeda dengan kukuk, bayi burung layang-layang tidak menginginkan semuanya karena dia berkerabat dengan bayi-bayi lainnya. Namun dia menginginkan lebih

daripada seperlima. Dia bisa memperoleh jatah  $\frac{1}{4}$  hanya dengan menjatuhkan sebutir telur lainnya;  $\frac{1}{3}$  jika menjatuhkan sebutir lagi. Apabila diterjemahkan ke dalam bahasa gen, gen untuk fratrisida (membunuh saudara sendiri) dapat dibayangkan menyebar ke seluruh lumbung gen karena berpeluang 100 persen berada di dalam tubuh individu yang membunuh saudaranya sendiri, dan hanya berpeluang 50 persen berada di dalam tubuh korbannya.

Keberatan utama terhadap teori di atas adalah bahwa sangat sulit untuk percaya tak seorang pun pernah melihat kejahatan itu jika benar-benar terjadi. Saya tidak punya penjelasan yang meyakinkan untuk itu. Ada berbagai jenis burung layang-layang di berbagai belahan dunia. Telah diketahui bahwa jenis di Spanyol berbeda dengan, misalnya, burung layang-layang Inggris dalam hal-hal tertentu. Jenis Spanyol belum menjadi pokok pengamatan yang seintensif seperti jenis Inggris, dan saya kira bisa dibayangkan bahwa pembunuhan saudara juga terjadi, tapi terabaikan.

Alasan saya untuk menyatakan gagasan yang sedemikian kecil kemungkinannya seperti hipotesis pembunuhan saudara adalah untuk menyusun suatu pandangan umum. Perilaku kejam bayi kukuk hanya contoh ekstrem sesuatu yang pasti terjadi dalam keluarga mana pun. Saudara sekandung lebih dekat derajat kekerabatannya antara satu sama lain daripada bayi kukuk dan saudara angkatnya, tapi perbedaannya hanya soal derajat. Bahkan jika kita tidak percaya bahwa fratrisida bisa berevolusi, seharusnya ada banyak contoh kecil tentang keegoisan di mana biaya bagi anak, dalam bentuk kerugian bagi saudara-saudaranya, dikalahkan oleh manfaat bagi dirinya sebanyak lebih daripada dua banding satu. Dalam kasus-kasus seperti itu, seperti waktu penyapihan, ada konflik yang sungguh nyata antara kepentingan orangtua/induk dan anak.

Siapa yang paling mungkin memenangkan pertarungan antargenerasi? R.D. Alexander telah menulis makalah menarik di mana dia menunjukkan bahwa ada jawaban umum untuk pertanyaan itu. Menurutny, induk akan selalu menang.<sup>2</sup> Jika itu benar, Anda telah membuang-buang waktu dengan membaca bab ini. Jika Alexander benar, ada banyak hal yang menarik sebagai akibatnya. Misalnya, perilaku altruistik dapat berkembang, bukan karena manfaat bagi gen individu itu sendiri, melainkan semata-mata karena manfaat bagi gen induk. Manipulasi parental, menurut istilah Alexander, menjadi penyebab alternatif evolusi perilaku altruistik, terpisah dari seleksi

kerabat langsung. Oleh karena itu, penting bagi kita untuk mencermati penalaran Alexander dan meyakinkan diri kita bahwa kita paham mengapa dia keliru. Meskipun ini harus dilakukan secara matematis, kita akan menghindari penggunaan matematika yang eksplisit dalam buku ini. Saya akan memberikan gambaran intuitif tentang apa yang salah dengan tesis Alexander.

Argumen genetisnya yang dasar terkandung dalam kutipan singkat berikut. "Misalkan satu anak ... menyebabkan distribusi manfaat yang tidak merata demi keuntungannya sendiri, sehingga mengurangi kapasitas reproduksi ibunya secara keseluruhan. Gen yang dengan cara ini meningkatkan kesesuaian (*fitness*) individu saat masih anak-anak tidak akan gagal menurunkan kesesuaiannya lebih jauh kala individu itu dewasa. Sebab, gen mutan itu akan hadir dalam keturunan individu mutan yang proporsinya meningkat." Fakta bahwa Alexander sedang mempertimbangkan gen yang baru bermutasi bukanlah hal yang mendasar bagi argumennya. Lebih baik memikirkan gen langka yang diwariskan dari salah satu induk. Kata "kesesuaian" memiliki makna teknis khusus keberhasilan reproduksi. Pada dasarnya, apa yang dikatakan Alexander adalah bahwa gen yang membuat anak mengambil jatah lebih besar ketika dia masih kecil, dengan mengorbankan hasil total reproduksi induknya, mungkin memang meningkatkan peluang si anak untuk bertahan hidup. Namun dia merugi ketika dia sendiri menjadi induk. Anak-anaknya akan cenderung mewarisi gen egois yang sama dan itu akan mengurangi keberhasilan reproduksinya secara keseluruhan. Dia akan terkena senjata makan tuan. Oleh karena itu, gen itu tidak dapat berhasil dan induk harus selalu memenangkan konflik.

Argumen di atas seharusnya membuat kita curiga lantaran bertumpu ke asumsi asimetri genetis yang tidak sungguh-sungguh ada. Alexander menggunakan kata-kata "induk" dan "keturunan" seolah-olah ada perbedaan genetis mendasar di antara keduanya. Sebagaimana telah kita lihat, meski memang ada perbedaan *praktis* antara induk dan anak, misalnya induk lebih tua ketimbang anak-anak, dan anak-anak lahir dari tubuh induk, asimetri genetis yang mendasar tidaklah ada. Derajat kekerabatannya 50 persen, dari mana pun Anda melihatnya. Untuk menggambarkan apa yang saya maksud, saya akan mengulangi kata-kata Alexander, tapi dengan "induk", "anak", dan kata-kata lain yang sesuai secara terbalik. "Misalkan *induk* memiliki gen yang cenderung menyebabkan distribusi manfaat yang *merata* demi keuntungannya sendiri. Gen yang dengan cara ini meningkatkan kesesuaian (*fitness*)

individu saat dia menjadi *induk* tidak akan gagal menurunkan kesesuaiannya lebih jauh saat individu itu masih anak-anak." Kita pun tiba ke kesimpulan yang berlawanan dengan Alexander, yakni bahwa dalam setiap konflik induk/anak, anak harus menang!

Jelas ada sesuatu yang salah di sini. Kedua argumen telah diutarakan terlalu sederhana. Tujuan saya membalik kutipan bukan untuk membuktikan perkara yang berlawanan dengan Alexander, melainkan hanya untuk menunjukkan bahwa Anda tidak bisa berargumen dengan cara seperti itu tentang asimetri genetis. Argumen Alexander maupun pembalikan saya keliru melihat segalanya dari sudut pandang *individu*—dalam kasus Alexander induk, dalam kasus saya anak. Saya percaya kesalahan seperti itu sangatlah mudah kita buat saat kita menggunakan istilah teknis "kesesuaian". Itu sebabnya saya menghindari penggunaan kata itu dalam buku ini. Hanya ada satu entitas yang sudut pandangnya berlaku mengenai evolusi, yaitu gen egois. Gen dalam tubuh anak akan diseleksi atas kemampuannya untuk mengakali tubuh induk; gen dalam tubuh induk akan diseleksi atas kemampuannya untuk mengakali yang muda. Tidak ada paradoks dalam fakta bahwa gen yang sama berturut-turut menempati tubuh anak dan tubuh induk. Gen dipilih atas kemampuannya untuk memanfaatkan sebaik-baiknya tuas kekuasaan yang dia miliki: dia akan memanfaatkan peluang yang praktis. Ketika gen mendiami tubuh anak, peluang praktisnya akan berbeda dibanding waktu dia mendiami tubuh induk. Maka, akan ada dua tahap kebijakan optimal yang berbeda dalam sejarah hidup tubuhnya. Tidak ada alasan untuk menganggap, sebagaimana dilakukan Alexander, bahwa kebijakan optimal yang belakangan mesti mengesampingkan yang sebelumnya.

Ada cara lain untuk menyatakan argumen melawan Alexander. Alexander diam-diam mengasumsikan asimetri palsu antara hubungan induk/anak di satu sisi dan hubungan kakak/adik di sisi lain. Anda akan ingat pendapat Trivers bahwa biaya bagi anak egois untuk menyerobot lebih daripada jatahnya, alasan mengapa dia hanya menyerobot sampai titik tertentu, adalah risiko kehilangan saudara-saudaranya yang masing-masing membawa setengah gennya. Namun, saudara kandung hanyalah kasus khusus hubungan kekerabatan dengan derajat kekerabatan 50 persen. Masa depan anak-anaknya si anak egois tidak lebih dan tidak kurang "berharga" baginya dibanding saudara-saudaranya. Oleh karena itu, total biaya bersih penyerobotan sumber daya yang lebih dibanding jatah adilnya harus benar-benar diukur; bukan hanya dalam hilangnya saudara kandung, melainkan juga hilangnya calon keturunannya karena

keegoisan di antara mereka sendiri. Argumen Alexander tentang kerugian keegoisan anak, yang menyebar ke anak-anak Anda sendiri, sehingga mengurangi hasil reproduksi jangka panjang Anda sendiri, diterima dengan baik, tapi itu hanya berarti bahwa kita harus menambahkan hal itu di sisi biaya dalam persamaan. Individu anak masih akan baik-baik saja dengan menjadi egois asalkan manfaat bersih baginya setidaknya separo biaya bersih bagi kerabat dekatnya. Namun, "kerabat dekat" sebaiknya dibaca sebagai bukan hanya saudara, melainkan juga calon keturunannya sendiri. Individu seharusnya menghitung kesejahteraan sendiri dua kali lebih berharga daripada kesejahteraan saudara-saudaranya; asumsi dasar Trivers. Namun, individu itu juga harus menghargai dirinya dua kali lebih banyak daripada salah satu calon keturunannya. Kesimpulan Alexander bahwa ada keuntungan yang melekat di sisi induk dalam konflik kepentingan tidaklah tepat.

Selain pokok pemikiran genetis dasarnya, Alexander juga memiliki argumen lebih praktis yang berasal dari asimetri yang tak terbantahkan dalam hubungan induk/anak. Induk adalah mitra aktif, yang benar-benar berusaha untuk mendapatkan makanan dan lain-lain, sehingga berada dalam posisi untuk menentukan segala sesuatu. Jika induk memutuskan untuk tidak berusaha, tidak banyak yang bisa dilakukan si anak tentang itu karena dia lebih kecil dan tidak bisa menyerang balik. Oleh karena itu, induk berada dalam posisi untuk memaksakan kehendaknya terlepas dari apa yang dikehendaki si anak. Argumen ini tidak terlihat salah karena, dalam hal ini, asimetri yang diajukannya nyata. Induk betul-betul lebih dewasa, kuat, dan bijaksana daripada anak-anak. Tampaknya induk memegang semua kartu untuk menang. Namun, yang muda diam-diam juga memiliki beberapa kartu as. Sebagai contoh, induk perlu mengetahui seberapa lapar anak-anaknya sehingga dia bisa membagikan makanan secara efisien. Tentu saja induk dapat membagi-bagikan makanan secara sangat merata di antara semua anaknya, tapi di dunia ideal cara itu tidak seefisien sistem yang memberikan sedikit lebih banyak bagi anak yang bisa memanfaatkannya sebaik-baiknya. Sistem di mana tiap anak dapat memberitahu induknya seberapa lapar dirinya akan ideal bagi si induk, dan seperti yang kita lihat, sistem seperti itu mungkin telah berevolusi. Namun, anak-anak berada dalam posisi yang kuat untuk berbohong karena mereka *tahu* persis seberapa laparnya mereka sementara induk hanya bisa *menduga-*



*duga* apakah anak mengatakan yang sebenarnya atau tidak. Hampir mustahil induk bisa mendeteksi kebohongan kecil, meski mungkin dia bisa melihat kebohongan besar.

Di sisi lain, ada keuntungan bagi induk kalau tahu kapan anaknya bahagia, dan anak diuntungkan kalau dapat memberitahu induk bahwa dia bahagia. Sinyal seperti mendengkur dan tersenyum mungkin muncul lewat seleksi karena memungkinkan induk untuk mempelajari tindakan apa yang paling bermanfaat bagi anak-anaknya. Melihat anaknya tersenyum, atau mendengar anaknya mendengkur, adalah hal yang memuaskan bagi ibu, sama seperti makanan yang menggantal perut memuaskan bagi tikus di dalam gorong-gorong. Namun, begitu senyuman manis atau dengkuran puas menjadi memuaskan, si anak berada dalam posisi untuk menggunakan senyum atau dengkuran itu demi memanipulasi induk dan mendapatkan lebih banyak ketimbang jatah investasi parentalnya.

Maka tidak ada jawaban umum bagi pertanyaan tentang siapa yang lebih mungkin memenangkan pertarungan antargenerasi. Yang akhirnya muncul adalah kompromi antara situasi ideal yang diinginkan oleh anak dan yang diinginkan oleh induk. Ini pertarungan yang sebanding dengan pertarungan antara kukuk dan inangnya. Bukan pertarungan yang sengit seperti itu memang, karena kedua pihak memiliki kepentingan genetis yang sama—mereka hanya saling berlawanan sampai titik tertentu atau selama masa-masa kritis tertentu. Namun banyak taktik yang digunakan kukuk muda, yaitu taktik penipuan dan eksploitasi, bisa digunakan oleh anak kandung si induk itu sendiri walaupun si anak ini tidak akan mewujudkan keegoisan sepenuhnya seperti yang bisa diharapkan dari kukuk.

Bab ini, dan bab berikutnya di mana kita membahas konflik antara pasangan, dapat terlihat sangat sinis, dan mungkin bahkan menggelisahkan bagi orangtua manusia yang demikian mencurahkan daya-upaya bagi anak-anaknya, serta pasangannya. Sekali lagi, saya harus menekankan bahwa saya tidak berbicara tentang motif sadar. Tidak ada yang berkata bahwa anak-anak sengaja dan secara sadar menipu orangtua mereka karena adanya gen egois di dalam diri mereka. Dan saya harus mengulangi bahwa saat saya mengatakan sesuatu seperti "Anak sebaiknya jangan kehilangan kesempatan untuk berbuat curang... berbohong, menipu, mengeksploitasi...", saya menggunakan kata "sebaiknya" dengan cara yang khusus. Saya tidak menganjurkan perilaku

semacam itu sebagai perilaku yang bermoral atau yang diinginkan. Saya hanya mengatakan bahwa seleksi alam akan cenderung mendukung anak-anak yang melakukan tindakan semacam itu, sehingga kala memandang suatu populasi liar, kita bisa mengharapkan melihat kecurangan dan keegoisan dalam keluarga. Frasa "anak seharusnya berbuat curang" berarti gen yang cenderung membuat anak berlaku curang memiliki keuntungan di dalam lumbung gen. Jika ada pertimbangan moral manusia yang harus dikemukakan, itu adalah bahwa kita harus *mengajarkan* altruisme kepada anak-anak karena kita tidak bisa mengharapkan altruisme menjadi bagian hakikat biologis mereka.

## CATATAN AKHIR

1. Makalah-makalah Robert Trivers pada awal 1970-an telah menjadi sebagian inspirasi paling penting bagi saya saat menulis edisi pertama buku ini dan gagasan-gagasannya terutama mendominasi Bab 8. Trivers akhirnya menulis buku sendiri, *Social Evolution*. Saya merekomendasikan karya Trivers, bukan hanya karena isinya, melainkan juga karena gaya penulisannya: cara berpikir yang jernih, tepat secara akademis, dengan antropomorfisme yang cukup lancang untuk menggoda mereka yang sombong, dan bumbu autobiografis. Saya tidak bisa menahan diri untuk tidak mengutip bagian yang sangat khas di bahwa ini. Trivers menggambarkan kegembiraannya saat mengamati hubungan antara dua babun jantan yang saling bersaing di Kenya: "Ada alasan lain untuk kegembiraan saya, yaitu saya tanpa sadar merasa senasib dengan Arthur. Arthur adalah pejantan muda yang sedang ada pada masa jayanya..." Bab baru Trivers tentang konflik induk-anak menyegarkan topik itu. Memang tak banyak yang bisa ditambahkan di makalah 1974-nya, selain beberapa contoh faktual baru. Teori itu telah teruji oleh waktu. Model-model genetis dan matematis yang lebih rinci telah mengkonfirmasi bahwa argumen Trivers yang sebagian besar verbal itu memang sesuai dengan teori Darwin yang diterima saat ini.
2. Alexander telah bermurah hati mengakui dalam bukunya tahun 1980, *Darwinism and Human Affairs*, bahwa dia keliru dengan menyatakan bahwa kemenangan induk dalam konflik induk-anak adalah kesimpulan yang pasti dari asumsi dasar Darwinian. Sekarang, bagi saya, tesisnya yang mengatakan bahwa induk punya keuntungan asimetris dibanding keturunan dalam pertarungan antargenerasi dapat didukung oleh argumen berbeda yang saya pelajari dari Eric Charnov.

Charnov menulis tentang serangga sosial dan asal-usul kasta mandul, tapi argumennya berlaku lebih umum dan saya akan menjelaskannya secara umum. Bayangkan betina muda spesies

monogamis, belum tentu serangga, yang berada di ambang kehidupan dewasa. Dilemanya adalah apakah dia pergi untuk bereproduksi sendiri atau tinggal di sarang induk dan membantu mengasuh saudara-saudara kandungnya? Karena kebiasaan kawin spesiesnya, dia bisa yakin bahwa ibunya akan melahirkan adik-adik kandung lagi untuk waktu yang cukup lama. Dengan logika Hamilton, adik-adik kandung ini secara genetis sama “berharga”-nya bagi diri si betina muda seperti halnya anaknya sendiri. Dalam hal kekerabatan genetis, betina muda itu akan menganggap dua tindakan itu sama saja; dia tidak “peduli” apakah pergi atau tetap tinggal. Namun ibunya tidak akan tak peduli apa yang si betina muda lakukan. Dilihat dari sudut pandang ibunya yang tua, pilihannya adalah antara cucu atau anak. Secara genetis, anak baru dua kali lebih berharga dibanding cucu baru. Jika kita bicara tentang konflik antara induk dan anak mengenai apakah si anak mesti pergi atau tetap tinggal dan membantu di sarang, Charnov menyimpulkan bahwa konflik itu mudah dimenangi induk karena alasan yang sangat bagus, yaitu hanya induk yang melihatnya sebagai konflik!

Itu ibarat perlombaan antara dua atlet. Yang satu ditawarkan £ 1.000 jika menang, sementara lawannya dijanjikan £ 1.000 entah menang atau kalah. Kita mesti berharap bahwa pelari pertama akan berusaha lebih keras dan, jika kemampuan keduanya berimbang, si pelari pertama lebih mungkin menang. Sebenarnya pendapat Charnov lebih kuat daripada yang ditunjukkan oleh analoginya. Sebab, biaya lari kencang tidaklah sedemikian besar sehingga memberatkan banyak orang, terlaps dari mereka dganjar uang atau tidak. Idealisme ala Olimpiade yang demikian terlalu mewah bagi permainan Darwin: upaya menuju satu arah selalu dibayar dengan hilangnya upaya menuju arah lain. Seolah-olah semakin banyak upaya yang Anda keluarkan untuk satu perlombaan, semakin kecil kemungkinan Anda untuk memenangkan perlombaan masa depan akibat kelelahan.

Kondisinya akan bervariasi dari spesies ke spesies sehingga kita tidak selalu dapat meramalkan hasil permainan Darwin. Namun, jika kita hanya mempertimbangkan kedekatan derajat kekerabatan genetis dan mengasumsikan sistem perkawinan monogami (sehingga betina dapat yakin bahwa saudara kandungnya adalah saudara kandung penuh), kita bisa menyaksikan ibu yang tua berhasil memanipulasi anak betinanya yang dewasa muda agar tetap tinggal dan membantu. Si ibu akan mendapatkan segalanya, sementara anak betinanya sendiri tidak akan memiliki dorongan untuk menolak manipulasi ibunya karena secara genetis dia tak membedakan pilihan-pilihan yang tersedia.

Sekali lagi, penting untuk menekankan bahwa ini merupakan jenis argumen “selama kondisi lainnya sama”. Meskipun biasanya segala hal lain tidaklah sama, penalaran Charnov masih dapat berguna bagi Alexander atau siapa pun yang mendukung teori manipulasi induk. Bagaimanapun, argumen praktis Alexander untuk mengharapakan kemenangan induk—karena induk lebih besar, lebih kuat, dan seterusnya—bisa diterima dengan baik.



## BAB 9

# PERTARUNGAN ANTARJENIS KELAMIN

Jika ada konflik kepentingan antara orangtua/induk dan anak, yang sama-sama berbagi 50 persen gen, seberapa keras konflik antara pasangan, yang tidak memiliki kekerabatan?<sup>1</sup> Yang mereka miliki bersama hanyalah 50 persen saham genetis dalam anak-anak yang sama. Karena baik ayah maupun ibu tertarik dengan kesejahteraan anak-anak yang sama dengan kadar berbeda, mereka bisa sama-sama mendapat keuntungan ketika bekerja sama membesarkan anak-anak itu. Jika satu orangtua bisa menginvestasikan lebih sedikit jatah sumber dayanya yang mahal ke tiap anak dibanding pasangannya, maka dia diuntungkan karena dia akan punya lebih banyak sumber daya untuk dihabiskan di anak-anak lain dari pasangan seksual lain. Dengan demikian, dia akan menyebarkan semakin banyak gennya. Maka setiap individu dapat dianggap selalu mencoba mengeksploitasi pasangannya, mencoba memaksa pasangannya untuk berinvestasi lebih banyak. Idealnya, apa yang "ingin" dilakukan individu (maksud saya bukan menikmati secara fisik, meskipun bisa) adalah berkopulasi dengan sebanyak mungkin lawan jenis, dan setiap kalinya meninggalkan pasangannya untuk mengasuh anak-anak.

Seperti yang akan kita lihat, keadaan seperti ini dicapai oleh pejantan banyak spesies, tapi di spesies lainnya, pejantan berkewajiban untuk berbagi beban yang sama dalam membesarkan anak-anak. Pandangan mengenai kemitraan seksual ini, sebagai hubungan yang saling curiga dan saling mengeksploitasi, ditekankan khususnya oleh Trivers. Pandangan itu relatif baru bagi kalangan etologi. Kami biasanya menganggap perilaku seksual, kopulasi, dan rayuan atau pendekatan (*courtship*) yang mendahuluinya pada dasarnya sebagai usaha kerja sama yang dilakukan demi kepentingan bersama atau bahkan kebaikan spesies!

Mari kita kembali ke prinsip-prinsip dasar dan menyelidiki sifat dasar kejantanan (*maleness*) dan kebetinaan (*femaleness*). Dalam Bab 3, kita membahas seksualitas tanpa menekankan asimetri dasarnya. Kita semata-mata menerima adanya hewan yang disebut jantan dan betina tanpa bertanya apa sesungguhnya makna kata-kata itu. Jadi, apakah esensi kejantanan? Apa, pada dasarnya, yang mendefinisikan perempuan? Kita sebagai mamalia melihat jenis kelamin ditentukan oleh keseluruhan sindrom ciri—kepemilikan penis, pengandungan anak, penyusuan dengan kelenjar susu khusus, ciri kromosom tertentu, dan sebagainya. Semua kriteria untuk menilai jenis kelamin individu ini sesuai untuk mamalia. Namun untuk hewan dan tumbuhan pada umumnya, kriteria-kriteria itu tidak dapat diandalkan, sama halnya seperti pemakaian celana panjang sebagai kriteria untuk menilai jenis kelamin manusia. Di kodok, misalnya, tidak ada jenis kelamin yang memiliki penis. Maka, mungkin kata jantan dan betina tidak memiliki pengertian yang umum. Lagi pula, keduanya hanya kata-kata dan, jika menurut kita kata-kata itu tidak membantu untuk menggambarkan kodok, terserah bagi kita untuk tidak memakainya. Suka-suka saja, kita dapat membagi kodok menjadi jenis kelamin 1 dan jenis kelamin 2 jika kita mau. Namun, ada satu ciri dasar jenis kelamin yang dapat digunakan untuk melabeli jantan sebagai jantan dan betina sebagai betina di seluruh hewan dan tumbuhan, yaitu bahwa sel-sel kelamin atau "gamet" jantan jauh lebih kecil dan lebih banyak daripada gamet betina. Itu berlaku untuk hewan ataupun tumbuhan. Satu kelompok individu memiliki sel kelamin yang besar, dan akan lebih mudah untuk menyebut mereka betina. Kelompok yang lain, yang lebih praktis disebut jantan, memiliki sel kelamin yang lebih kecil. Perbedaan itu sangat jelas pada reptil dan burung, yang sel telur tunggalnya cukup besar dan cukup bergizi untuk memberi asupan makanan bagi bayi yang sedang berkembang selama beberapa minggu.

Bahkan pada manusia, yang telurnya berukuran mikroskopis, telur itu masih jauh lebih besar daripada sperma. Seperti yang akan kita lihat, sangat mungkin untuk menafsirkan bahwa semua perbedaan antara kedua jenis kelamin berasal dari satu perbedaan mendasar itu.

Dalam organisme yang cukup primitif seperti jamur, tidak ada jantan dan betina, meski ada semacam reproduksi seksual yang berlangsung. Dalam sistem yang dikenal sebagai isogami, individu-individunya tidak dapat dibedakan antara yang jantan dan betina. Setiap individu dapat berpasangan dengan individu mana saja. Tidak ada dua gamet yang berbeda—sperma dan telur—dan semua sel kelaminnya sama, disebut isogamet. Jika ada tiga isogamet *A*, *B*, *C*, maka *A* dapat bersatu dengan *B* atau *C*, *B* dapat berfusi dengan *A* atau *C*. Hal yang sama tidak pernah terjadi dalam sistem seksual yang biasanya. Jika *A* adalah sperma dan dapat bersatu dengan *B* atau *C*, maka *B* dan *C* pasti telur, dan *B* tidak dapat bersatu dengan *C*.

Ketika dua isogamet bersatu, keduanya memberikan kontribusi gen dalam jumlah yang sama kepada individu baru, dan juga menyumbang cadangan makanan dalam jumlah yang sama. Sperma dan telur juga memberi gen dalam jumlah yang sama, tapi telur memberi jauh lebih banyak dalam hal cadangan makanan: sperma bahkan tidak menyumbang sama sekali dan sekadar mengangkut gen secepat mungkin untuk mencapai telur. Maka, pada waktu pembuahan, ayah menginvestasikan sumber daya kurang daripada jatah semestinya (yaitu 50 persen) ke keturunannya. Karena sperma sangat kecil, pejantan mampu membuat jutaan setiap hari. Ini berarti dia berpotensi mampu menghasilkan keturunan yang sangat banyak dalam waktu singkat dengan betina yang berbeda-beda. Itu hanya dimungkinkan karena setiap embrio diberi asupan makanan oleh ibu. Oleh karena itu, terdapat batasan untuk jumlah anak yang dapat dimiliki betina, sementara jumlah anak yang dapat dimiliki pejantan hampir tak terbatas. Eksploitasi perempuan dimulai di situ.<sup>2</sup>

Parker dan koleganya menunjukkan bagaimana asimetri itu mungkin telah berevolusi dari kondisi isogami biasa. Pada zaman ketika semua sel kelamin serupa dan berukuran hampir sama, ada beberapa yang kebetulan sedikit lebih besar daripada yang lain. Dalam beberapa hal, isogamet yang besar memiliki keuntungan dibanding yang berukuran rata-rata karena dia memberikan awal yang baik bagi embrionya dengan menyediakan pasokan makanan lebih banyak. Mungkin karena itulah terjadi tren evolusi menuju gamet yang lebih besar. Namun, ada tapinya.

Evolusi isogamet yang lebih besar daripada yang sesungguhnya diperlukan akan membuka pintu bagi eksploitasi yang egois. Individu yang menghasilkan gamet *lebih kecil* daripada rata-rata dapat melakukan aksi ambil untung, asalkan dia dapat memastikan gametnya yang kecil menyatu dengan gamet yang ekstra besar. Itu dapat dicapai dengan membuat gamet kecil lebih banyak pergerakan sehingga mampu mencari gamet yang besar secara lebih aktif. Keuntungan bagi individu yang menghasilkan gamet kecil yang bergerak cepat adalah bahwa dia mampu menghasilkan sejumlah besar gamet sehingga berpotensi memiliki anak lebih banyak. Seleksi alam lebih mendukung produksi sel kelamin yang kecil dan yang aktif mencari sel besar untuk dapat menyatu. Jadi kita bisa memikirkan dua "strategi" seksual yang berkembang secara berbeda. Ada strategi investasi besar, atau investasi "jujur". Secara otomatis strategi ini membuka jalan bagi strategi investasi kecil yang "eksploitatif". Begitu perbedaan arah dua strategi itu terlihat, perkembangannya akan terus berlanjut tanpa dapat dihentikan. Gamet menengah yang berinvestasi sedang-sedang saja akan dirugikan karena dia tidak menikmati keuntungan dari kedua strategi ekstrem itu. Pengeksplotasi akan berevolusi menjadi semakin kecil dan bergerak semakin cepat. Yang "jujur" akan berevolusi menjadi semakin besar untuk mengimbangi investasi semakin kecil yang disumbangkan oleh pengeksplotasi, juga menjadi pasif karena toh akan selalu dikejar secara aktif oleh para pengeksplotasi. Setiap gamet yang berstrategi jujur akan "lebih memilih" untuk bergabung dengan yang jujur pula. Tapi tekanan seleksi untuk menahan pengeksplotasi akan lebih lemah ketimbang tekanan pengeksplotasi untuk meloloskan diri dari rintangan: taruhan para pengeksplotasi lebih besar sehingga mereka justru memenangkan pertempuran evolusi. Yang jujur menjadi telur sedangkan para pengeksplotasi pun menjadi sperma.

Maka pejantan sepertinya adalah makhluk yang kurang berharga, dan atas dasar "kebaikan seluruh spesies" yang sederhana, kita bisa menduga bahwa pejantan bakal menjadi lebih sedikit daripada betina. Karena teorinya satu pejantan dapat menghasilkan sperma yang cukup untuk melayani harem yang berisi 100 betina, kita mungkin menganggap bahwa jumlah betina mestinya melebihi pejantan dalam suatu populasi hewan, dengan perbandingan 100:1. Cara lain untuk melihat fenomena ini adalah bahwa pejantan lebih "tak berguna" dan betina lebih "berharga" bagi spesies. Tentu saja, dilihat dari sudut pandang spesies secara keseluruhan, itu sungguh benar. Sebagai contoh ekstremnya,



dalam satu penelitian terhadap gajah laut, 4 persen pejantan melakukan 88 persen dari semua kopulasi yang telah diamati. Dalam kasus ini, dan banyak kasus lain, ada surplus besar pejantan yang mungkin tidak akan pernah mendapatkan kesempatan untuk berkopulasi seumur hidupnya. Tapi selain soal satu itu, surplus pejantan itu hidup normal dan menghabiskan bahan pangan populasi secara tak kalah rakus dibanding gajah laut dewasa lainnya. Dari sudut pandang "kebaikan seluruh spesies", itu sungguh mubazir; para pejantan berlebih itu bisa dianggap sebagai parasit sosial. Itu satu lagi contoh kesulitan yang dialami teori seleksi kelompok. Di sisi lain, teori gen egois tidak kesulitan untuk menjelaskan fakta bahwa jumlah pejantan dan betina cenderung sama, bahkan ketika pejantan yang betul-betul melakukan reproduksi jumlahnya lebih kecil daripada total keseluruhannya. Penjelasan itu pertama kali dikemukakan oleh R.A. Fisher.

Persoalan tentang berapa banyak pejantan dan betina yang dilahirkan adalah kasus istimewa dalam masalah strategi parental. Persis sebagaimana kita mendiskusikan ukuran keluarga yang optimal untuk individu orangtua yang mencoba memaksimalkan kelangsungan hidup gennya, kita juga dapat mendiskusikan rasio optimal jenis kelamin. Apakah lebih baik mempercayakan gen Anda yang berharga kepada anak laki-laki, atau perempuan? Misalnya ibu menginvestasikan semua sumber dayanya kepada anak laki-laki sehingga anak perempuannya tidak kebagian jatah: apakah dia secara rata-rata berkontribusi lebih banyak bagi masa depan lumbung gennya, daripada ibu pesaing yang menginvestasikan lebih banyak ke putrinya? Apakah gen untuk lebih memilih anak laki-laki menjadi lebih banyak atau lebih sedikit ketimbang gen untuk lebih memilih perempuan? Yang ditunjukkan Fisher adalah bahwa dalam keadaan normal, rasio jenis kelamin adalah 50:50. Untuk mengetahui alasannya, kita harus mengetahui terlebih dahulu tentang mekanika penentuan jenis kelamin.

Dalam mamalia, jenis kelamin secara genetis ditentukan sebagai berikut. Semua telur mampu berkembang baik menjadi pejantan ataupun betina. Sperma yang membawa kromosom penentu jenis kelamin. Setengah sperma yang diproduksi oleh pejantan memproduksi betina, atau sperma X, setengahnya lagi memproduksi pejantan, atau sperma Y. Dua jenis sperma ini serupa. Mereka hanya berbeda dalam hal satu kromosom saja. Gen untuk membuat ayah menghasilkan anak perempuan saja dapat mencapai tujuannya dengan membuat si ayah tidak memproduksi sperma lain selain sperma X. Gen untuk membuat

ibu menghasilkan anak perempuan saja dapat bekerja dengan membuat si ibu mengeluarkan spermisida tertentu, atau membuatnya menggugurkan embrio laki-laki. Apa yang kita cari adalah sesuatu yang setara dengan strategi evolusi yang stabil (SES), meskipun di sini, bahkan lebih daripada dalam bab tentang agresi, strategi hanyalah kiasan. Secara harfiah, individu tidak dapat memilih jenis kelamin anak-anaknya. Tapi gen yang cenderung membawa satu jenis kelamin atau yang lain mungkin ada. Jika kita menduga bahwa gen tersebut, yang mendukung rasio jenis kelamin yang tidak seimbang, ada, apakah dia akan cenderung menjadi lebih banyak di dalam lumbung gen daripada alel pesaing, yang mendukung rasio jenis kelamin yang seimbang?

Misalnya, di gajah laut yang sudah kita ulas tadi, muncullah gen mutan yang cenderung membuat induk memiliki anak betina. Karena tidak ada kekurangan pejantan dalam populasi, anak-anak betina tidak akan memiliki kesulitan menemukan pasangan sehingga gen pembuat betina pun dapat menyebar. Rasio jenis kelamin di dalam populasi mungkin saja lantas mulai bergeser ke arah surplus perempuan. Dari sudut pandang kebaikan spesies, itu kondisi yang bagus karena beberapa pejantan saja mampu memenuhi kebutuhan sperma yang diperlukan bahkan untuk jumlah betina yang sangat banyak, seperti yang telah kita lihat. Oleh karena itu, sepintas kita mungkin menduga bahwa gen pembuat betina akan terus menyebar sampai rasio jenis kelamin menjadi sangat tidak seimbang sehingga sedikit saja pejantan yang tersisa, bekerja keras. Namun sekarang bayangkan keuntungan genetis besar yang dinikmati oleh sedikit induk yang memiliki anak jantan. Siapa pun yang berinvestasi ke anak jantan akan punya peluang sangat bagus untuk menjadi kakek ratusan gajah laut. Mereka yang menghasilkan betina saja dapat dijamin akan mempunyai beberapa cucu, tapi ini tak seberapa dibandingkan dengan kemungkinan genetis luar biasa yang terbuka bagi mereka yang punya anak jantan. Oleh karena itu, gen untuk menghasilkan anak jantan akan cenderung menjadi lebih banyak dan pendulum pun akan berayun kembali.

Agar lebih mudah dipahami, saya menyebutnya ayunan pendulum. Pada praktiknya, pendulum tidak akan pernah diperbolehkan untuk berayun jauh ke arah dominasi betina karena tekanan untuk memiliki anak jantan akan mendorongnya kembali begitu rasio jenis kelamin menjadi tidak seimbang. Strategi yang menghasilkan jumlah seimbang antara pejantan dan betina merupakan strategi evolusi yang stabil,

dalam arti gen apa pun yang tidak mengikutinya akan mendapat kerugian bersih.

Saya menceritakan kisah ini dalam soal jumlah anak jantan dibanding jumlah anak betina. Tujuannya adalah membuatnya menjadi sederhana. Namun, sesungguhnya hal itu hanya berlaku dalam soal investasi parental, artinya semua makanan dan sumber daya lain yang dapat diberikan oleh induk, yang diukur dengan cara yang telah dibahas dalam bab sebelumnya. Induk *seharusnya* berinvestasi secara berimbang kepada anak-anak jantan dan betinanya. Ini biasanya berarti mereka seharusnya memiliki jumlah anak jantan dan betina yang sama. Namun, mungkin ada rasio jenis kelamin tak seimbang yang secara evolusioner stabil, asalkan jumlah sumber daya yang diinvestasikan ke anak-anak jantan dan betina sama tidak seimbangnya. Dalam kasus gajah laut, menghasilkan anak betina tiga kali lebih banyak, dan membuat pejantannya menjadi pejantan kelas wahid dengan menginvestasikan makanan dan sumber daya lain tiga kali lebih banyak padanya, dapat menjadi langkah kebijakan yang stabil. Dengan menginvestasikan lebih banyak makanan ke anak-anak jantan, induk bisa meningkatkan peluangnya untuk meraih hadiah tertinggi, yaitu penguasaan harem. Tapi itu adalah kasus khusus. Biasanya jumlah yang diinvestasikan pada setiap anak jantan secara kasar akan sama jumlahnya dengan yang diinvestasikan pada setiap anak betina, sementara rasio jenis kelamin biasanya 1:1.

Dalam perjalanan panjang dari generasi ke generasi, rata-rata gen menghabiskan sekitar setengah waktunya berada di dalam tubuh jantan, dan setengah waktu lainnya di dalam tubuh betina. Beberapa gen menunjukkan efeknya hanya di dalam tubuh salah satu jenis kelamin. Ini disebut efek gen yang terbatas pada jenis kelamin (*sex-limited effects*). Gen yang mengendalikan panjang penis mengerahkan efek itu di dalam tubuh laki-laki, tapi gen ini juga dibawa di dalam tubuh perempuan dan bisa memiliki suatu efek yang sangat berbeda pada tubuh perempuan. Tidak ada alasan mengapa laki-laki tidak mewarisi kecenderungan untuk mengembangkan panjang penis dari ibunya.

Di tubuh mana pun gen mendapati dirinya, kita dapat mengharapkan gen untuk menggunakan peluang-peluang yang ditawarkan oleh tubuh itu sebaik mungkin. Peluang-peluang itu bisa saja berbeda, tergantung apakah tubuh itu laki-laki atau perempuan. Sebagai perkiraan yang mudah, sekali lagi kita dapat berasumsi bahwa setiap tubuh individual

adalah mesin egois yang berusaha melakukan hal terbaik untuk semua gennya. Kebijakan terbaik untuk mesin egois yang demikian adalah satu hal, jika itu laki-laki, dan lain lagi, jika itu perempuan. Singkatnya, lagi-lagi kita akan menggunakan gagasan menganggap seolah-olah individu memiliki tujuan sadar. Seperti sebelumnya, mari kita ingat bahwa itu hanyalah kiasan. Tubuh benar-benar merupakan mesin yang diprogram secara buta oleh gen egois.

Pertimbangkan kembali pasangan yang mengawali bab ini. Keduanya, sebagai mesin egois, "menginginkan" putra dan putri dalam jumlah yang sama. Sampai di situ mereka sepakat. Yang tak mereka sepakati adalah siapa yang akan menanggung beban biaya pemeliharaan setiap anak. Setiap individu menghendaki sebanyak mungkin anak yang bertahan hidup. Semakin sedikit ayah atau ibu harus berinvestasi pada salah satu anak, semakin banyak anak yang dapat dia punya. Cara yang jelas untuk mencapai keadaan yang diinginkan itu adalah dengan mendorong pasangan seksual Anda untuk menginvestasikan lebih banyak sumber daya ketimbang jatahnya di tiap anak, sehingga Anda bebas memiliki anak-anak lain dengan mitra lain. Itu akan menjadi strategi yang diinginkan bagi kedua jenis kelamin, tapi lebih sulit dicapai oleh perempuan karena dia memulai dengan investasi lebih banyak daripada laki-laki. Dengan telur yang besar dan penuh makanan, pada saat pembuahan ibu sudah "berkomitmen" lebih besar kepada setiap anak ketimbang ayahnya. Ibu berada di posisi yang akan kehilangan lebih banyak jika anaknya meninggal, ketimbang sang ayah. Lebih jauh lagi, ibu harus berinvestasi lebih banyak *pada masa depan* untuk membawa anak yang baru sampai tingkat pertumbuhan yang sama. Jika ibu mencoba taktik lain, meninggalkan pasangannya merawat bayi sementara dia pergi dengan laki-laki lain, maka sang ayah, dengan biaya yang relatif kecil untuk dirinya sendiri, bisa membalas dengan meninggalkan bayinya. Oleh karena itu, setidaknya pada tahap awal perkembangan anak, jika ada yang hendak meninggalkan anak, lebih besar kemungkinannya ayah yang meninggalkan ibu, dibanding sebaliknya. Demikian pula, perempuan dapat diharapkan untuk berinvestasi lebih besar kepada anak-anak dibandingkan laki-laki, tidak hanya pada awalnya, tapi pada seluruh masa perkembangan. Jadi, di mamalia misalnya, betina-lah yang mengandung janin di dalam tubuhnya sendiri, yang menyusui ketika bayinya lahir, yang menanggung beban membesarkan anak dan melindunginya. Jenis kelamin betina

dieksploitasi, dan landasan mendasar evolusi eksploitasi itu adalah fakta bahwa telur lebih besar daripada sperma.

Tentu saja, di banyak spesies, ayah bekerja keras dan merawat anak-anak dengan setia. Namun demikian, kita bisa menduga bahwa biasanya akan ada tekanan evolusi terhadap laki-laki/pejantan untuk berinvestasi semakin sedikit di setiap anak dan berusaha memiliki banyak anak dengan istri berbeda. Sederhananya, yang saya maksud adalah adanya kecenderungan gen untuk berkata kepada tubuh, "Jika Anda pejantan, tinggalkan pasangan Anda sebelum alel pesaing saya membuat Anda pergi, dan carilah pasangan lain," agar sukses di lumbung gen. Keberhasilan tekanan evolusi itu pada praktiknya sangat beragam dari spesies ke spesies. Dalam banyak kasus, misalnya burung cenderawasih, betinanya tidak mendapatkan bantuan sama sekali dari pejantan; betina membesarkan anak sendirian. Spesies lain, burung kittiwake, adalah pasangan monogami dengan kesetiaan tingkat tinggi, pejantan dan betina bekerja sama dalam membesarkan anak. Di sini kita mesti mengandaikan adanya suatu tekanan tandingan evolusi: pasti ada kerugian maupun keuntungan yang menyertai strategi eksploitasi pejantan egois, dan di kittiwake kerugiannya lebih besar daripada keuntungannya. Bagaimanapun, akan menguntungkan bagi ayah untuk meninggalkan istri dan anaknya jika si istri memiliki peluang bagus untuk membesarkan anak sendiri.

Trivers telah mempertimbangkan beberapa kemungkinan jalur tindakan yang dilakukan ibu bila ditinggalkan pasangannya. Yang terbaik yang bisa dilakukan olehnya adalah memperdaya pejantan lain agar mau mengadopsi anaknya, "berpikir" seolah itu anaknya. Itu tidak sulit jika anak itu masih berupa janin dan belum dilahirkan. Tentu, walaupun anak itu mengandung setengah gen ibunya, dia sama sekali tidak membawa gen ayah tirinya. Seleksi alam akan dengan keras menghukum ayah tiri yang teperdaya dan mendukung pejantan yang mengambil langkah aktif untuk membunuh setiap calon anak tiri begitu dia kawin dengan istri baru. Mungkin itu penjelasan atas apa yang disebut Efek Bruce: tikus jantan melepaskan cairan kimia yang kalau dihirup oleh tikus betina hamil akan membuat kandungannya gugur. Namun tikus betina hanya menggugurkan kandungan jika bau kimia itu berbeda dengan yang dikeluarkan oleh pejantan pasangannya. Dengan cara demikian, tikus jantan menyingkirkan calon anak tiri dan membuat istri barunya mau menerima pendekatan seksualnya. Ardrey memandang Efek Bruce sebagai mekanisme kendali populasi! Contohnya yang serupa

adalah singa jantan yang kalau baru saja merebut kekuasaan dari pejantan lama bakal membunuh anak-anak singa yang ada dalam kawanan; diduga karena mereka bukan anak kandungnya sendiri.

Pejantan dapat mencapai hasil yang sama tanpa harus membunuh anak tiri. Dia dapat memaksakan waktu pendekatan yang lama sebelum melakukan kopulasi, mengusir setiap pejantan yang mendekat dan mencegah betinanya melarikan diri. Dengan cara ini, dia dapat menunggu dan mengamati apakah si betina mengandung calon anak tiri di dalam janinnya, dan meninggalkannya jika itu terjadi. Di bawah kita akan melihat alasan mengapa betina bisa menginginkan "pertunangan" yang panjang sebelum berkopulasi. Di sini kita memiliki alasan mengapa pejantan juga menginginkan hal itu. Kalau dia dapat mengisolasi betinanya dari kontak dengan pejantan lain, itu membantunya menghindari kesempatan sial menjadi ayah anak pejantan lain.

Sekarang asumsikan bahwa betina tidak dapat membodohi pasangan barunya untuk mengadopsi anaknya. Apa yang dapat dia lakukan selanjutnya? Mungkin itu akan sangat tergantung usia anaknya. Jika pembuahan baru saja terjadi, memang benar bahwa si betina telah menginvestasikan satu telurnya dan mungkin lebih, tapi akan masih mending baginya untuk melakukan aborsi dan menemukan pasangan baru secepat mungkin. Dalam keadaan seperti itu, dia dan calon pasangan barunya bisa sama-sama untung apabila dia mengaborsi kandungannya—karena kita asumsikan dia tak bisa berharap calon suaminya yang baru akan mau menerima anaknya. Dari sudut pandang betina, itu dapat menjelaskan mengapa Efek Bruce berlaku.

Pilihan lain yang terbuka bagi betina yang ditinggalkan pasangan adalah bertahan dan mencoba membesarkan anaknya sendiri. Ini akan lebih baik terutama jika anaknya sudah cukup besar. Semakin besar anak itu, semakin banyak pula yang diinvestasikan kepadanya oleh si ibu, dan semakin sedikit yang dibutuhkan untuk menyelesaikan tugas membesarkan si anak. Bahkan jika anaknya masih cukup muda, mungkin akan lebih baik bagi si ibu untuk menyelamatkan sebagian investasi awalnya, bahkan meski dia harus bekerja dua kali lebih keras untuk memberi makan si anak, karena kini sang ayah telah pergi. Ibu tentu tidak terhibur dengan fakta bahwa si anak mengandung setengah gen pejantan pasangannya dan bahwa dia dapat membalas pejantan itu dengan menelantarkan si anak. Namun pembalasan tidak ada gunanya. Si anak membawa separo gen ibu, dan dilemanya kini milik sang ibu seorang.

Paradoksnya, jalan keluar yang masuk akal bagi betina yang terancam ditinggalkan mungkin adalah meninggalkan si pejantan *sebelum* pejantan itu meninggalkan dia. Itu bisa menguntungkan si betina, bahkan jika dia sudah berinvestasi lebih banyak kepada anak dibandingkan si pejantan. Ada kebenaran pahit bahwa dalam beberapa situasi keuntungan bertambah bagi pasangan yang meninggalkan *terlebih dulu*, entah itu ayah ataupun ibu. Seperti yang dikatakan Trivers, pasangan yang ditinggalkan berada dalam situasi yang kejam. Ini memang argumen yang cukup mengerikan, tapi sangat halus. Orangtua bisa diduga akan pergi begitu tiba saat yang mungkin bagi dia, entah ayah atau ibu, untuk berkata sebagai berikut: "Sekarang anak ini sudah cukup berkembang sehingga salah satu dari kita bisa membesarkan dia sendirian. Oleh karena itu, akan menguntungkan bagi saya untuk meninggalkan anak kami sekarang, asalkan saya bisa yakin pasangan saya tidak akan meninggalkan dia juga. Jika saya melakukan itu, pasangan saya akan berbuat apa pun yang terbaik untuk gennya. Dia akan terpaksa membuat keputusan yang lebih drastis daripada yang saya buat sekarang, karena saya pasti sudah pergi. Pasangan saya akan 'tahu' bahwa jika dia pergi juga maka si anak pasti akan mati. Oleh karena itu, dengan asumsi bahwa pasangan saya akan mengambil keputusan yang terbaik untuk gen egoisnya sendiri, saya menyimpulkan bahwa jalan terbaik bagi saya sendiri adalah angkat kaki lebih dulu. Itu khususnya karena pasangan saya bisa 'berpikir' dengan cara yang persis sama, dan bisa kapan pun mengambil inisiatif untuk meninggalkan saya terlebih dahulu." Seperti biasa, solilokui subjektif ini dimaksudkan hanya untuk ilustrasi. Intinya adalah bahwa gen untuk angkat kaki terlebih dulu akan diuntungkan dalam seleksi alam semata-mata karena gen yang angkat kaki belakangan tidak.

Kita telah melihat beberapa hal yang bisa dilakukan betina jika dia ditinggalkan pasangannya. Namun semuanya lebih tampak sebagai upaya untuk mendapat yang terbaik dari situasi buruk. Apakah ada cara yang bisa dilakukan betina untuk mengurangi kadar eksploitasi oleh pasangannya? Betina memiliki kartu truf yang ampuh. Dia bisa menolak untuk berkopulasi. Dia banyak diinginkan di pasaran karena dia membawa mahar sel telur yang besar dan bergizi. Pejantan yang berhasil berkopulasi dengannya memperoleh cadangan makanan yang berharga bagi keturunannya. Betina berada dalam posisi tawar kuat sebelum dia berkopulasi. Begitu dia berkopulasi, dia telah memainkan kartu asnya—telurnya telah diserahkan ke komitmen si pejantan. Tentu saja, kita bisa

bicara tentang tawar-menawar yang keras, tapi kita tahu betul sesungguhnya yang terjadi tidaklah demikian. Apakah ada cara realistis di mana sesuatu yang setara dengan tawar-menawar dapat berevolusi melalui seleksi alam? Saya akan mempertimbangkan dua kemungkinan utama, yang disebut strategi kebahagiaan rumah tangga (*domestic-bliss strategy*) dan strategi pejantan tangguh (*he-man strategy*).

Versi paling sederhana strategi kebahagiaan rumah tangga adalah seperti berikut. Si betina mengamati pejantan dan berusaha membaca tanda-tanda kesetiaan dan sifat bertanggungjawab. Pasti ada variasi dalam populasi pejantan dalam hal kecenderungan untuk menjadi suami setia. Jika si betina dapat mengenali kualitas seperti itu sejak awal, dia akan mendapat keuntungan dengan memilih pejantan yang memiliki kualitas tersebut. Salah satu cara bagi betina untuk melakukan itu adalah dengan bersikap jual mahal dalam waktu lama, jinak-jinak merpati. Pejantan mana pun yang tidak cukup sabar menunggu sampai si betina akhirnya setuju untuk berkopulasi mungkin bukan calon suami setia. Dengan bersikeras menuntut masa pertunangan yang panjang, si betina menyingkirkan pelamar yang tak serius dan akhirnya hanya berkopulasi dengan pejantan yang telah membuktikan kualitas kesetiaan dan ketekunannya. Sikap jinak-jinak merpati betina sebenarnya sangat umum di kalangan hewan, begitu juga periode pendekatan yang panjang. Seperti yang telah kita lihat, pertunangan yang panjang juga dapat menguntungkan pejantan bila ada risiko dirinya sedang ditipu untuk merawat anak pejantan lain.

Ritus pendekatan sering mencakup investasi pra-kopulasi yang besar oleh pejantan. Betina bisa menolak untuk berkopulasi sampai si pejantan telah membangun sarang untuknya, atau memberinya makan dalam jumlah cukup besar. Tentu saja, itu sangat baik dari sudut pandang betina, tapi juga menunjukkan kemungkinan versi lain strategi kebahagiaan rumah tangga. Dapatkah betina memaksa pejantan untuk berinvestasi begitu banyak *sebelum* memperbolehkan kopulasi sehingga setelah itu si pejantan akan rugi bila kabur *setelah* kopulasi? Gagasan itu menarik. Pejantan yang menunggu betina jinak-jinak merpati untuk berkopulasi pada akhirnya membayar biaya: dia melepas kesempatan untuk berkopulasi dengan betina-betina lain dan menghabiskan banyak waktu serta energi untuk memacari si betina tadi. Kala pejantan itu akhirnya dibolehkan untuk berkopulasi dengan si betina, tak pelak lagi dia pasti akan sangat "berkomitmen" pada si betina. Tak akan ada banyak godaan baginya untuk meninggalkan betinanya jika dia tahu



bahwa setiap betina yang dia dekati kemudian juga akan menunda-nunda dengan cara yang sama sebelum mau memenuhi keinginannya.

Seperti yang saya tunjukkan dalam satu makalah, ada kesalahan dalam penalaran Trivers di situ. Trivers berpikir bahwa investasi pendahuluan itu sendiri mengikat individu ke investasi masa depan. Ini konsep ekonomi yang keliru. Seorang pebisnis seharusnya tidak pernah mengatakan, "Saya sudah menginvestasikan begitu banyak di pesawat Concorde (misalnya) sehingga saya tidak bisa membuangnya sekarang." Justru seharusnya dia selalu bertanya apakah akan lebih menguntungkan baginya *pada masa depan* untuk menghentikan kerugian dan meninggalkan proyeknya sekarang, meski dia telah banyak berinvestasi di proyek itu. Demikian pula, tidak ada gunanya betina memaksa pejantan untuk berinvestasi banyak kepada dirinya dengan harapan hal itu dengan sendirinya akan mencegah pejantan meninggalkannya kelak. Versi strategi kebahagiaan rumah tangga ini bergantung ke satu asumsi penting bahwa mayoritas betina dapat diandalkan untuk memainkan strategi yang sama. Jika di dalam populasi ada betina-betina bebas yang siap menyambut para pejantan yang meninggalkan betinanya, maka para pejantan akan untung dengan meninggalkan betina-betina mereka, tak peduli berapa banyak yang telah dia investasikan pada anak-anaknya.

Oleh karena itu, banyak hal bergantung kepada bagaimana sebagian besar betina berperilaku. Jika kita bisa memikirkan tentang konspirasi betina, maka tidak akan ada masalah. Tapi konspirasi betina tidak lebih dapat berevolusi ketimbang konspirasi merpati yang kita bahas dalam Bab 5. Sebaliknya, kita harus mencari strategi evolusi yang stabil. Mari kita mengambil metode Maynard Smith yang menganalisis kompetisi agresif dan menerapkannya kepada seks.<sup>3</sup> Ini akan sedikit lebih rumit daripada kasus elang dan merpati karena akan ada dua strategi betina dan dua strategi pejantan.

Seperti dalam studi Maynard Smith, kata "strategi" mengacu pada program perilaku tak sadar yang buta. Dua strategi betina yang ada akan kita sebut *malu-malu* (*coy*) dan *gampangan* (*fast*), sedangkan dua strategi pejantan disebut *setia* (*faithful*) dan *hidung belang* (*philanderer*). Aturan perilaku empat tipe itu adalah sebagai berikut. Betina yang malu-malu tidak akan berkopulasi dengan pejantan sampai pejantan telah melewati periode pendekatan yang panjang dan mahal, yang berlangsung selama beberapa minggu. Betina yang gampangan akan langsung berkopulasi dengan siapa saja. Pejantan yang setia siap menjalani pendekatan yang lama dan setelah kopulasi akan tinggal bersama dengan

betinanya serta membantu membesarkan anak-anak. Pejantan hidung belang akan kehilangan kesabaran dengan cepat jika betinanya tidak mau segera berkopulasi: dia pergi dan mencari pasangan lain. Dia juga tidak akan tinggal dan bertindak sebagai ayah yang baik setelah kopulasi, tapi pergi mencari betina baru. Seperti dalam kasus elang dan merpati, tak hanya strategi-strategi di atas saja yang ada, tapi riwayat keempatnya mencerahkan untuk dipelajari.

Seperti Maynard Smith, kita akan menggunakan beberapa nilai hipotetis suka-suka untuk menggambarkan berbagai biaya dan manfaat. Kita dapat melakukannya dengan simbol-simbol aljabar, tapi angka lebih mudah dipahami. Misalkan skor genetis yang diperoleh setiap induk ketika satu anak berhasil dibesarkan adalah +15 unit. Biaya membesarkan satu anak, biaya semua makanannya, semua waktu yang dihabiskan untuk merawatnya, dan semua risiko yang diambil, adalah -20 unit. Biaya dinyatakan sebagai negatif karena "dibayarkan" oleh induk. Biaya menghabiskan waktu untuk pendekatan yang panjang juga negatif. Katakanlah biaya ini -3 unit.

Bayangkan populasi di mana semua betinanya malu-malu dan semua pejantannya setia. Populasi ini adalah masyarakat monogami yang ideal. Di setiap pasangan, baik pejantan maupun betina mendapatkan skor rata-rata yang sama. Mereka mendapatkan +15 untuk setiap anak yang dibesarkan dan berbagi biaya pemeliharaan itu (-20) secara merata di antara mereka berdua, masing-masing rata-rata -10. Mereka berdua mendapat pengurangan -3 karena menghabiskan waktu pendekatan yang lama. Oleh karena itu, skor rata-rata masing-masing pasangan adalah  $+15 - 10 - 3 = +2$ .

Sekarang anggaplah satu betina gampangan memasuki populasi. Dia berhasil sangat baik. Dia tidak membayar biaya penundaan karena tidak perlu pendekatan yang berkepanjangan. Karena semua pejantan dalam populasi itu setia, dia dapat berharap akan menemukan ayah yang baik bagi anak-anaknya dengan siapa pun dia kawin. Skor rata-ratanya per anak adalah  $15 - 10 = +5$ . Dia 3 unit lebih baik daripada betina pesaing yang malu-malu. Oleh karena itu, gen gampangan akan mulai menyebar.

Jika keberhasilan betina-betina gampangan begitu besar sehingga mereka lantas mendominasi di dalam populasi, perubahan pun akan terjadi di pihak pejantan pula. Sejauh ini, pejantan setialah yang memonopoli. Tapi sekarang jika pejantan hidung belang muncul di dalam populasi, dia memulai dengan lebih baik daripada pesaingnya

yang setia. Di dalam populasi yang semua betinanya gampang, ada banyak pilihan untuk pejantan hidung belang. Dia mendapat +15 poin jika ada anaknya yang berhasil dibesarkan dan dia tidak membayar biayanya. Kurangnya biaya yang dia bayar ini berarti dia bebas untuk pergi dan kawin dengan betina baru. Setiap istrinya yang sial karena ditinggalkan berjuang sendirian membesarkan anak akan membayar seluruh biaya -20 poin walaupun tidak membayar apa pun untuk membuang-buang waktu selama pendekatan. Skor bersih untuk betina gampang kalau dia bertemu dengan pejantan hidung belang adalah  $+15 - 20 = -5$ , sedangkan skor untuk hidung belang sendiri adalah +15. Di dalam populasi di mana semua betinanya gampang, gen hidung belang akan menyebar seperti api.

Jika hidung belang berhasil meningkat sehingga mendominasi sebagian besar pejantan di dalam suatu populasi, betina gampang akan berada dalam kesulitan. Setiap betina yang malu-malu akan memiliki keuntungan kuat. Jika betina malu-malu bertemu dengan pejantan hidung belang, kopulasi tidak akan terjadi. Betinanya bersikeras menunggu sehingga pejantannya pergi mencari betina lain. Tidak ada di antara keduanya yang membayar biaya membuang-buang waktu. Tidak ada yang memperoleh sesuatu juga karena tidak ada anak yang dihasilkan. Ini memberikan skor bersih nol untuk betina malu-malu di dalam populasi di mana semua pejantannya hidung belang. Nol mungkin tidak terlihat banyak, tapi itu lebih baik daripada -5 yang merupakan skor rata-rata untuk betina gampang. Bahkan jika satu betina gampang memutuskan untuk meninggalkan anaknya setelah ditinggalkan oleh hidung belang, dia masih harus membayar biaya telur yang cukup besar. Jadi, gen betina yang malu-malu mulai menyebar lagi di seluruh populasi.

Untuk melengkapi siklus hipotetis, ketika betina malu-malu jumlahnya bertambah begitu banyak sehingga mereka mendominasi, pejantan hidung belang, yang sebelumnya mudah berkopulasi dengan betina gampang, mulai merasakan kesulitan. Betina demi betina bersikeras meminta pendekatan yang panjang dan sulit. Pejantan hidung belang beralih cepat dari betina ke betina dan ceritanya selalu sama. Skor bersih untuk pejantan hidung belang ketika semua betinanya malu-malu adalah nol. Sekarang jika pejantan yang setia muncul, dia adalah satu-satunya pejantan yang bisa kawin dengan para betina malu-malu. Skor bersihnya adalah +2, lebih baik dibandingkan dengan hidung belang. Jadi, gen setia mulai meningkat dan siklusnya pun terpenuhi.

Seperti dalam kasus analisis agresi, saya bercerita seolah-olah kasus tadi merupakan perputaran yang tak ada habisnya. Namun, seperti halnya dalam kasus agresi, dapat ditunjukkan sesungguhnya tidak akan ada perputaran. Sistem itu akan mencapai keadaan stabil.<sup>4</sup> Jika Anda perhitungkan, populasi di mana 5/6 betinanya adalah betina malu-malu dan 5/8 pejantannya adalah pejantan setia adalah stabil secara evolusioner. Tentu saja ini hanya berdasarkan angka suka-suka yang kita gunakan, tapi menemukan rasio stabil lainnya untuk asumsi manasuka lainnya juga mudah.

Seperti halnya dalam analisis Maynard Smith, kita tidak harus berpikir ada dua jenis pejantan dan betina yang berbeda. SES dapat dicapai jika setiap pejantan menghabiskan 5/8 waktunya dengan menjadi setia dan sisanya dengan menjadi hidung belang; sementara setiap betina menghabiskan 5/6 waktunya dengan menjadi malu-malu dan waktunya dengan menjadi gampang. Apa pun yang kita pikirkan tentang SES, hikmahnya adalah sebagai berikut: setiap kecenderungan anggota kedua jenis kelamin untuk menyimpang dari rasio yang stabil akan dihukum lewat perubahan rasio strategi jenis kelamin lainnya, yang akan merugikan penyimpang. Oleh karena itu, SES akan terjaga.

Kita dapat menyimpulkan bahwa populasi yang sebagian besar terdiri atas betina malu-malu dan pejantan setia sangat mungkin untuk berevolusi. Dalam keadaan itu, strategi kebahagiaan rumah tangga bagi betina benar-benar bekerja. Kita tidak perlu menduga ada konspirasi betina malu-malu. Perilaku tersebut menguntungkan bagi gen egois betina.

Ada berbagai cara agar betina dapat mempraktikkan strategi di atas. Saya sudah menyebutkan bahwa betina bisa menolak berkopulasi dengan pejantan yang belum membangun sarang untuknya, atau setidaknya membantunya membangun sarang. Faktanya, dalam banyak spesies burung monogami, kopulasi memang tidak terjadi sampai setelah sarang berhasil dibangun. Efeknya adalah bahwa pada saat pembuahan pihak pejantan telah berinvestasi lebih banyak di anak daripada sekadar sperma.

Salah satu cara yang efektif bagi betina untuk menjebak pejantan adalah menuntut supaya calon pasangan membangun sarang. Mungkin diperkirakan bahwa apa pun yang membuat pejantan membayar biaya mahal akan cukup, secara teori, bahkan jika biaya itu tidak langsung dibayarkan dalam bentuk manfaat kepada anak-anak mereka yang belum lahir. Jika semua betina suatu populasi memaksa pejantan untuk

melaksanakan tindakan yang sulit dan mahal, seperti membunuh naga atau mendaki gunung, sebelum mereka sepakat untuk berkopulasi, secara teori mereka dapat mengurangi godaan bagi pejantan untuk kabur setelah kopulasi. Pejantan mana pun yang tergoda untuk meninggalkan pasangannya dan mencoba menyebarkan gennya lewat betina lain akan segan membayangkan dia harus membunuh naga lain. Namun, pada praktiknya, tidaklah mungkin bahwa betina akan memaksakan tugas yang sedemikian sewenang-wenang kepada para pelamar mereka seperti membunuh naga atau mencari Cawan Suci. Alasannya adalah karena betina pesaing yang memberikan tugas tak terlalu sulit, tapi lebih berguna baginya dan anak-anaknya, akan memiliki keuntungan dibanding betina-betina berorientasi romantis yang menuntut bukti cinta tak berguna. Membangun sarang mungkin kurang romantis daripada membantai naga atau menyeberangi lautan, tapi jauh lebih berguna.

Hal lain yang juga berguna bagi betina adalah yang telah saya sebutkan, yaitu praktik pemberian makan oleh pejantan selama pendekatan. Di burung, praktik itu biasanya dianggap sebagai semacam pembalikan ke perilaku anak di pihak betina. Betina memohon kepada pejantan menggunakan sikap seperti anak burung. Telah diperkirakan bahwa sikap tersebut atraktif bagi pejantan, ibarat manusia laki-laki menganggap perempuan dewasa yang bersikap kekanak-kanakan itu menarik. Burung betina di titik itu membutuhkan semua makanan ekstra yang dapat dia peroleh karena dia tengah membangun cadangan makanan dalam upaya pembuatan telurnya yang besar. Pemberian makanan oleh pejantan selama pendekatan mungkin mewakili investasi langsung ke telur itu sendiri. Maka praktik itu berefek mengurangi kesenjangan investasi awal antara kedua induk ke calon anak.

Beberapa serangga dan laba-laba juga menunjukkan fenomena pemberian makanan selama pendekatan. Di sini penafsiran alternatif terkadang menjadi terlalu kentara. Karena, seperti dalam kasus belalang sembah, pejantan bisa berada dalam bahaya dimangsa oleh betina saat berkopulasi, apa pun yang dapat dia lakukan untuk mengurangi selera makan si betina akan menjadi keuntungan baginya. Ada sisi mengerikan dalam investasi yang diberikan oleh pejantan belalang sembah naas itu pada anak-anaknya. Dia dipakai sebagai makanan guna membantu pasangannya membuat telur, yang kemudian akan dibuahi dengan spermanya sendiri, setelah dia mati.

Betina pengguna strategi kebahagiaan rumah tangga, yang hanya mengamati pejantan untuk *mengenali* kualitas kesetiaannya, rentan dibodohi. Pejantan yang dapat berpura-pura menjadi tipe setia namun kenyataannya menyembunyikan kecenderungan kuat untuk meninggalkan anak istri dan tak setia akan mendapatkan keuntungan besar. Selama mantan istrinya memiliki kesempatan untuk membesarkan beberapa anak, tipe hidung belang akan terus menyebarkan gennya lebih banyak dibanding pejantan tipe suami dan ayah yang jujur. Gen untuk tipu daya pejantan yang efektif akan cenderung diunggulkan dalam lumbung gen.

Sebaliknya, seleksi alam akan cenderung mendukung betina yang pandai mengenali penipuan tersebut. Salah satu cara untuk melakukannya adalah dengan bersikap jua mahal bila didekati pejantan baru, tapi selama banyak musim kawin dia semakin siap untuk cepat menerima pendekatan dari pasangan musim sebelumnya. Otomatis itu merugikan pejantan muda—hidung belang atau bukan—yang baru memasuki musim kawin pertamanya. Anak-anak betina musim pertama akan cenderung mengandung gen pejantan hidung belang dalam proporsi yang relatif tinggi, tapi ayah setia memiliki keuntungan pada tahun kedua dan selanjutnya dalam hidup ibu. Para pejantan yang setia jadi tidak harus menjalani pendekatan yang membuang energi dan waktu berkepanjangan. Jika mayoritas individu di suatu populasi adalah anak-anak ayah yang berpengalaman, bukan ibu yang naif—asumsi yang masuk akal dalam setiap spesies yang berumur panjang—gen untuk ayah yang baik dan jujur akan menyebar di dalam lumbung gen.

Untuk menyederhanakan, saya bicara seolah hanya ada pejantan yang murni jujur atau benar-benar licik. Pada kenyataannya, lebih mungkin bahwa semua pejantan, bahkan semua individu, memang sedikit licik karena mereka terprogram untuk mengambil keuntungan dari kesempatan mengeksploitasi pasangan. Namun seleksi alam juga mengasah kemampuan setiap pasangan untuk mendeteksi ketidakjujuran pasangannya sehingga penipuan skala besar menurun ke tingkat yang cukup rendah. Pejantan memperoleh lebih banyak keuntungan dari ketidakjujuran ketimbang betina. Kita mesti bisa menduga bahwa di spesies di mana pejantannya menunjukkan altruisme induk pun biasanya usaha yang pejantan lakukan lebih sedikit daripada betina, dan pejantan juga lebih siap untuk meninggalkan sarang. Ini lumrah terjadi di burung dan mamalia.

Walau demikian, ada spesies di mana pejantan bekerja lebih banyak untuk merawat anak-anak dibanding betina. Di antara burung dan mamalia, bakti ayah sangat jarang ditemukan, tapi di ikan, justru itu fenomena yang sangat umum. Mengapa? Bagi teori gen egois, hal itu merupakan tantangan yang telah memusingkan saya untuk waktu yang lama.<sup>5</sup> Satu solusi cerdas baru-baru ini menginspirasi saya lewat tutorial T.R. Carlisle. Carlisle memanfaatkan gagasan Trivers mengenai "ikatan kejam" (*cruel bind*) sebagaimana berikut.

Banyak ikan tidak berkopulasi, tapi hanya mengeluarkan sel kelamin ke air. Pembuahan terjadi secara terbuka di perairan, bukan di dalam tubuh salah satu pasangan. Mungkin begitulah reproduksi seksual yang pertama dimulai. Di sisi lain, hewan darat seperti burung, mamalia, dan reptil, tidak bisa melakukan fertilisasi eksternal semacam itu karena sel-sel kelamin mereka rentan kering. Gamet satu jenis kelamin—pejantan, karena spermanya selalu bergerak—dimasukkan ke dalam tubuh jenis kelamin lainnya—betina. Begitu faktanya. Sekarang gagasannya. Setelah kopulasi, betina hewan darat memiliki embrio secara fisik. Embrio tersimpan dalam tubuh betina. Bahkan jika betina mengeluarkan telur yang telah dibuahi segera setelah kopulasi, pejantan masih punya waktu untuk pergi sehingga betina pun terjebak dalam "ikatan kejam" Trivers. Tak dapat dielakkan bahwa pejantan berpeluang untuk mengambil keputusan angkat kaki, menutup pilihan itu bagi betina, dan memaksa betina untuk memutuskan apakah akan meninggalkan bayinya atau tetap menjaga dan membesarkannya. Oleh karena itu, pengasuhan ibu (*maternal care*) lebih umum di antara hewan darat daripada pengasuhan ayah (*paternal care*).

Namun, untuk ikan dan hewan air lainnya, ada hal-hal yang sangat berbeda. Jika pejantan tidak secara fisik memasukkan spermanya ke dalam tubuh betina, betinanya tidak ditinggalkan "mengandung bayi". Salah satu pasangan bisa pergi, meninggalkan yang lain untuk menjaga telur yang baru saja dibuahi. Tapi ada alasan mengapa kerap kali pejantan adalah yang paling rentan untuk ditinggalkan. Sangatlah mungkin bahwa akan terjadi pertarungan evolusi perihal siapa yang melepas sel kelamin terlebih dulu. Yang melakukan itu punya keuntungan karena dia bisa meninggalkan pasangannya untuk menjaga embrio baru. Di sisi lain, siapapun yang melepas sel kelaminnya lebih dulu memiliki risiko bahwa calon pasangannya yang baru tidak ikut melepas sel kelamin. Pejantan lebih rentan di sini, hanya karena spermanya lebih ringan dan lebih mungkin menyebar daripada telur. Jika betina

mengeluarkan telurnya terlalu dini, yaitu sebelum pejantannya siap, tidak akan ada masalah karena telurnya relatif besar dan berat sehingga dapat tetap utuh dan terkumpul selama beberapa waktu. Oleh karena itu, ikan betina bisa mengambil "risiko" pemijahan awal. Pejantan tidak berani mengambil risiko itu karena, jika dia memijah terlalu dini, spermanya akan tersebar sebelum betinanya siap sehingga si betina tidak akan memijah pula karena baginya memijah tidak akan ada gunanya. Karena masalah penyebaran itu, pejantan harus menunggu sampai betina mengeluarkan telur, lalu kemudian dia harus melepaskan sperma di atas telur itu. Namun si betina memiliki beberapa detik berharga untuk meninggalkan pejantan dan memaksanya duduk di ujung tanduk dilema Trivers. Jadi teori itu menjelaskan mengapa pengasuhan ayah umum terjadi di dalam air tapi jarang di daratan yang kering.

Mari kita tinggalkan ikan. Sekarang kita beralih ke strategi utama betina berikutnya, strategi pejantan tangguh. Di spesies yang menggunakan strategi ini, betina pada dasarnya tidak berusaha mendapatkan bantuan dari ayah anak-anaknya dan justru total berjuang untuk mencari gen yang baik. Sekali lagi mereka menggunakan senjata menunda kopulasi. Betina menolak untuk berkopulasi dengan sembarang pejantan, tapi melatih kewaspadaan dan sikap pilih-pilih sebelum mengizinkan pejantan untuk berkopulasi dengannya. Beberapa pejantan tidak diragukan lagi memang mengandung gen yang baik dalam jumlah yang lebih besar daripada pejantan lain, gen yang akan menguntungkan prospek kelangsungan hidup baik anak jantan maupun betina. Jika betina, entah bagaimana, dapat mendeteksi gen yang baik pada pejantan, menggunakan petunjuk yang tampak di luar, maka dia dapat memberi keuntungan bagi gennya dengan memberikannya gen ayah yang baik. Menggunakan analogi regu pendayung, betina dapat meminimalkan peluang agar gennya tidak terjebak bersama regu yang buruk. Dia dapat mencoba untuk memilih rekan-rekan yang baik demi kepentingan gennya.

Kemungkinan yang terjadi adalah sebagian besar betina akan setuju dengan sesamanya tentang pejantan mana yang terbaik, karena mereka semua memiliki informasi yang sama. Oleh karena itu, beberapa pejantan yang beruntung inilah yang akan melakukan sebagian besar kopulasi. Mereka cukup mampu melakukan itu karena yang harus mereka berikan kepada tiap betina hanyalah sperma yang murah saja. Ini tampaknya terjadi di gajah laut dan burung cenderawasih. Betina-



betina mengizinkan sedikit pejantan melenggang dengan strategi eksploitasi egois ideal yang dicita-citakan semua pejantan, tapi mereka memastikan bahwa hanya pejantan terbaiklah yang mendapatkan kemewahan itu.

Dari sudut pandang betina yang berusaha memilih gen terbaik untuk disandingkan dengan gennya sendiri, apa yang dia cari? Satu hal yang dia inginkan adalah bukti kemampuan untuk bertahan hidup. Jelas setiap calon pasangan yang mendekatinya telah membuktikan kemampuan untuk bertahan hidup setidaknya sampai dewasa. Namun, calon itu belum membuktikan bahwa dia sanggup bertahan hidup jauh lebih lama lagi. Kebijakan yang cukup baik, untuk betina, adalah mencari pejantan tua. Apa pun kelemahan pejantan tua, setidaknya dia sudah membuktikan dapat bertahan hidup sampai tua sehingga si betina berpeluang menyatukan gennya dengan gen untuk umur panjang. Namun tidak ada gunanya memastikan bahwa anak-anaknya akan hidup lama jika mereka tidak memberikan banyak cucu pula. Panjang umur bukanlah bukti kejantanan. Justru pejantan berumur panjang bisa saja bertahan hidup lebih lama persisnya *karena* tidak mengambil risiko untuk bereproduksi. Betina yang memilih pejantan tua belum tentu akan memiliki lebih banyak keturunan daripada betina pesaing yang memilih pejantan muda yang menunjukkan bukti lain kualitas gen yang baik.

Bukti lain apa? Ada banyak kemungkinan. Mungkin otot yang kuat sebagai bukti kemampuan menangkap makanan, atau kaki panjang sebagai bukti kemampuan melarikan diri dari predator. Betina bisa memberi keuntungan bagi gennya dengan memasangkan sang gen dengan sifat-sifat tersebut, karena akan berguna bagi gen putra-putrinya. Maka, awalnya, kita harus membayangkan betina memilih pejantan betul-betul berdasarkan label atau indikator yang cenderung menjadi bukti akan kualitas gen baik yang tersembunyi. Namun di titik itu Darwin menyadari sesuatu yang menarik, dan hal yang sama diungkapkan dengan jelas oleh Fisher. Dalam masyarakat di mana pejantan bersaing untuk dipilih sebagai pejantan tangguh oleh betina, salah satu hal terbaik yang bisa dilakukan ibu untuk gennya adalah melahirkan pejantan yang pada gilirannya akan menjadi pejantan tangguh yang menarik pula. Jika betina dapat memastikan bahwa anaknya adalah salah satu dari beberapa pejantan beruntung yang melakukan sebagian besar kopulasi dalam masyarakat ketika dewasa, betina itu akan memiliki banyak cucu. Hasilnya, salah satu kualitas yang paling diinginkan di

pejantan dalam pandangan betina itu sederhana saja, yaitu daya tarik seksual itu sendiri. Betina yang kawin dengan pejantan tangguh yang sangat atraktif lebih mungkin memiliki anak laki-laki yang atraktif bagi betina generasi berikutnya, dan akan memberikan banyak cucu untuknya. Maka awalnya betina bisa saja memilih pejantan berdasarkan kualitas fisik yang jelas berguna seperti otot besar, tapi begitu kualitas tersebut diterima secara luas sebagai sesuatu yang menarik bagi betina spesies tersebut, seleksi alam akan terus mendukung kualitas itu hanya karena kualitas itu menarik.

Oleh karena itu pemborosan mewah seperti ekor cenderawasih bisa jadi berevolusi melalui suatu proses kebablasan (*runaway process*) yang tak stabil.<sup>6</sup> Pada awalnya, ekor yang sedikit lebih panjang dipilih sebagai kualitas pejantan yang diinginkan oleh betina, mungkin karena menandakan perawakan yang bugar dan sehat. Ekor pendek di pejantan bisa saja tanda kekurangan nutrisi—bukti kemampuan buruk dalam mendapatkan makanan. Atau, mungkin pejantan berekor pendek tidak mahir melarikan diri dari kejaran pemangsa sehingga ekornya memendek akibat tergigit. Perhatikan bahwa kita tidak harus berasumsi ekor pendek itu sendiri diwarisi secara genetis, hanya bahwa ekor itu menjadi pertanda kekurangan genetis. Terlepas dari segala alasannya, mari kita asumsikan bahwa, pada masa leluhur cenderawasih, betinanya selalu tertarik ke pejantan berekor panjang. Jika ada *suatu* kontribusi genetis terhadap variasi alami panjang ekor pejantan, dalam kurun waktu tertentu itu bakal menyebabkan panjang ekor rata-rata pejantan meningkat. Betina-betina hanya mengikuti aturan sederhana: perhatikan para pejantan dan pilih yang ekornya paling panjang. Betina mana pun yang tidak mengikuti aturan itu akan dirugikan, *bahkan* jika ekor pejantan telah menjadi sedemikian panjang sehingga malah membebani para pejantan. Pасalnya, betina yang tidak melahirkan anak jantan berekor panjang mengurangi kesempatan anaknya bisa dianggap menarik. Seperti mode pakaian perempuan, atau desain mobil di Amerika, tren ke arah ekor panjang telah menciptakan momentumnya sendiri. Tren itu bisa berhenti hanya bila ekor sudah kelewat panjang, sehingga beban yang ditimbulkannya melebihi keuntungan daya tarik seksual.

Gagasan di atas memang sulit diterima dan pihak skeptis terus bermunculan sejak Darwin pertama kali mengusulkannya dengan sebutan seleksi seksual. Satu orang yang menolaknya adalah A. Zahavi, yang teorinya sudah kita jabarkan. Zahavi mengedepankan teorinya

sendiri yang sangat berlawanan, "prinsip kecacatan" (*handicap principle*), sebagai penjelasan saingan.<sup>7</sup> Zahavi menunjukkan bahwa fakta betina berusaha memilih gen yang baik di antara pejantan membuka kesempatan tipu daya bagi pejantan. Otot yang kuat bisa jadi merupakan kualitas yang benar-benar baik untuk dipilih oleh betina, tapi apa yang dapat menghentikan pejantan dari menampilkan otot palsu, tak lebih kosong ketimbang bantalan pundak baju manusia? Jika, bagi pejantan, menumbuhkan otot palsu lebih murah daripada otot asli, seleksi seksual mesti mendukung gen untuk memproduksi otot palsu. Namun itu tidak bertahan lama karena seleksi tandingan akan menghasilkan evolusi betina yang mampu membongkar tipu daya itu. Premis dasar Zahavi adalah bahwa tampilan daya tarik seksual yang palsu pada akhirnya akan terbongkar oleh betina. Oleh karena itu, dia menyimpulkan bahwa pejantan yang betul-betul berhasil adalah yang tidak menggunakan tampilan palsu; mereka yang dengan jelas menunjukkan bahwa mereka tidak menipu. Jika kita bicara tentang otot-otot yang kuat, maka pejantan yang hanya berpura-pura *tampil* dengan otot kuat akan segera terdeteksi oleh betina. Sementara, pejantan yang menunjukkan bahwa dia sungguh memiliki otot kuat, lewat semacam angkat beban atau push-up, akan berhasil meyakinkan betina. Dengan kata lain, Zahavi percaya bahwa pejantan tangguh tidak hanya harus *terlihat* sebagai pejantan berkualitas bagus: dia *memang* harus menjadi pejantan berkualitas bagus, kalau tidak dia tidak akan mendapat perhatian, terutama dari betina-betina yang skeptis. Oleh karena itu akan berevolusi peragaan yang hanya bisa dilakukan pejantan yang benar-benar tangguh.

Sejauh ini cukup baik. Kini kita tiba di bagian teori Zahavi yang bikin tersedak. Dia berpendapat bahwa ekor cenderawasih dan merak, tanduk rusa yang besar, dan ciri seleksi seksual lainnya, yang selalu tampak aneh karena terlihat membebani pemiliknya, berevolusi persisnya *karena* ciri-ciri tersebut adalah kecacatan (*handicap*). Burung jantan dengan ekor panjang dan merepotkan pamer kepada betina bahwa dia adalah pejantan tangguh, yang bisa bertahan hidup *walaupun* dibebani ekornya. Bayangkan seorang perempuan menonton dua laki-laki berlomba lari. Jika keduanya tiba di garis akhir pada saat yang sama, tapi salah satunya sengaja membebani diri dengan mengangkut sekarung batubara, secara alami perempuan akan menarik kesimpulan bahwa laki-laki yang membawa beban berat sejatinya pelari yang lebih cepat.

Saya tidak percaya teori itu, meski saya sekarang tidak se-skeptis seperti ketika pertama kali mendengarnya. Saat itu saya mengatakan bahwa kesimpulan logis untuk itu semestinya adalah evolusi pejantan dengan hanya satu kaki dan satu mata. Zahavi, yang berasal dari Israel, langsung menukas: "Beberapa jenderal terbaik kami matanya hanya satu!" Namun demikian, permasalahannya tetaplah bahwa "prinsip kecacatan" terlihat mengandung kontradiksi mendasar. Jika kecacatan itu asli—dan bagi teorinya, kecacatan itu harus asli—maka kecacatan itu sendiri akan merugikan keturunan meski menarik bagi betina. Bagaimanapun, kecacatan itu perlu tidak diwariskan ke keturunan betina.

Jika kita rumuskan teori kecacatan dengan melibatkan gen, bunyinya akan seperti berikut. Gen yang membuat pejantan mengembangkan kecacatan, seperti ekor panjang, menjadi lebih banyak di dalam lumbung gen karena betina memilih pejantan yang memiliki cacat. Betina memilih pejantan yang memiliki cacat karena gen betina memilih cacat juga banyak tersebar di dalam lumbung gen. Sebab, betina yang suka pejantan cacat akan secara otomatis cenderung juga memilih pejantan dengan gen yang baik dalam hal lain, karena pejantan itu bertahan hidup sampai dewasa walau mempunyai cacat. Gen baik "yang lain" akan bermanfaat bagi tubuh anak-anak, yang karenanya bertahan hidup untuk menyebarkan gen cacat, juga gen untuk memilih pejantan cacat. Asalkan gen untuk cacat itu sendiri mengeluarkan efeknya hanya ke keturunan jantan, seperti halnya gen preferensi seksual yang memilih pasangan cacat hanya mempengaruhi betina, teori ini dapat berlaku. Namun, selama teori itu dirumuskan hanya dengan kata-kata, kita tidak bisa yakin apakah dia akan bekerja atau tidak. Kita mendapatkan gambaran lebih bagus tentang seberapa jauh suatu teori bisa berjalan bila dirumuskan melalui model matematika. Sejauh ini, ahli genetika matematis gagal untuk mencoba membuat prinsip kecacatan menjadi model yang bisa diterapkan. Mungkin prinsip itu memang bukan prinsip yang bisa diterapkan, atau mungkin karena para ahli itu tidak cukup pintar. Salah satu yang telah mencoba ialah Maynard Smith, dan firasat saya lebih mendukung alasan pertama.

Jika pejantan dapat menunjukkan keunggulannya atas pejantan lain dengan cara yang tidak perlu membuat dirinya sendiri menjadi cacat, tak akan ada yang meragukan bahwa dia dapat meningkatkan keberhasilan genetisnya dengan cara seperti itu. Jadi gajah laut menang dan memperoleh haremnya bukan dengan menjadi menarik secara

estetis bagi betina, melainkan dengan cara sederhana, yaitu mengalahkan setiap pejantan yang mencoba menyentuh haremnya. Para penguasa harem cenderung menang berkelahi melawan calon perampas karena alasan yang jelas, bahwa itulah yang membuat mereka menjadi penguasa harem. Sementara, calon perampas tidak sering menang berkelahi, karena jika mereka mampu menang, mereka pasti sudah menang sebelumnya! Maka setiap betina yang kawin hanya dengan pemilik harem menggabungkan gennya dengan gen pejantan dominan yang cukup kuat untuk mengalahkan tantangan-tantangan yang akan datang dari sejumlah besar pejantan yang putus asa. Dengan keberuntungan, putra-putranya nanti akan mewarisi kemampuan ayahnya untuk menguasai harem. Pada praktiknya, gajah laut betina tidak memiliki banyak pilihan karena penguasa harem akan menghajarnya jika dia mencoba kabur. Namun, prinsipnya tetaplah bahwa betina yang memilih kawin dengan pejantan yang menang berkelahi itu menguntungkan gennya. Sebagaimana telah kita lihat, ada contoh-contoh betina yang lebih suka kawin dengan pejantan yang menguasai wilayah dan pejantan yang berstatus tinggi dalam hierarki dominasi.

Untuk meringkas bab ini, sejauh ini, berbagai macam sistem perkembangbiakan yang kita temukan di antara hewan—baik monogami, gonta-ganti pasangan, harem, dan sebagainya—dapat dipahami terkait konflik kepentingan antara pejantan dan betina. Individu dari kedua jenis kelamin "ingin" memaksimalkan seluruh keluaran reproduksi mereka selama hidup. Karena perbedaan mendasar antara ukuran dan jumlah sperma dan telur, pejantan pada umumnya cenderung bergonta-ganti pasangan dan tidak melakukan pengasuhan ayah. Betina mempunyai dua taktik tandingan yang utama: yang saya sebut taktik kebahagiaan rumah tangga dan taktik pejantan tangguh. Situasi ekologis suatu spesies akan menentukan apakah betina lebih condong ke strategi yang satu atau yang lain, juga menentukan bagaimana pejantannya menanggapi. Dalam praktik, ditemukan pula contoh menengah antara pejantan tangguh dan kebahagiaan rumah tangga, serta, seperti yang telah kita lihat, ada kasus-kasus di mana ayah merawat anak lebih dibandingkan ibu. Buku ini tidak ditujukan untuk merinci spesies tertentu sehingga saya tidak akan membahas apa yang mungkin mendorong spesies condong pada satu sistem perkembangbiakan ketimbang yang lain. Sebaliknya, saya akan mempertimbangkan perbedaan yang lazim diamati antara pejantan dan betina pada umumnya, serta menunjukkan bagaimana menafsirkannya. Oleh karena

itu, saya tidak akan menyoroti spesies yang perbedaan antarjenis kelaminnya sangat sedikit; di spesies yang demikian umumnya betina lebih menyukai strategi kebahagiaan rumah tangga.

Pertama-tama, yang tampil dengan warna-warna mencolok dan menarik secara seksual adalah pejantan, sedangkan betina cenderung lebih menjemukan. Individu dari kedua jenis kelamin ingin menghindari pemangsa dan akan ada beberapa tekanan evolusi pada kedua jenis kelamin untuk memiliki warna menjemukan. Warna-warna cerah menarik pemangsa, sebagaimana warna-warna itu menarik pasangan seksual. Dalam bahasa gen, ini artinya gen untuk warna-warna cerah sangat mungkin menemui ajal di dalam perut pemangsa ketimbang gen untuk warna menjemukan. Di sisi lain, gen untuk warna menjemukan kurang menarik bagi lawan jenis sehingga lebih sulit ditemukan di generasi berikutnya. Oleh karena itu, ada dua tekanan seleksi yang bertentangan: pemangsa cenderung menghapus gen warna mencolok dari lumbung gen, sedangkan pasangan seksual cenderung menghapus gen warna menjemukan. Seperti dalam banyak kasus lain, mesin kelestarian yang efisien dapat dianggap sebagai kompromi antara tekanan-tekanan seleksi yang bertentangan. Yang penting bagi kita kini adalah bahwa kompromi optimal bagi pejantan tampaknya berbeda dengan kompromi optimal bagi betina. Tentu saja itu sepenuhnya cocok dengan pandangan kita tentang pejantan yang lebih merupakan penjudi risiko tinggi, imbalan tinggi. Karena pejantan memproduksi jutaan sperma untuk setiap telur yang dihasilkan oleh betina, sperma pun jauh melebihi jumlah telur dalam populasi. Jadi satu telur lebih mungkin mengalami percampuran seksual ketimbang sperma mana pun. Telur adalah sumber daya yang relatif berharga sehingga betina tidak perlu terlalu atraktif secara seksual sebagaimana pejantan untuk memastikan bahwa telur-telurnya dibuahi. Satu pejantan saja sudah cukup untuk menghasilkan seluruh anak yang lahir dalam populasi besar perempuan. Bahkan jika si pejantan hidupnya singkat karena ekornya yang mencolok menarik pemangsa, atau tersangkut di semak-semak, dia tetap bisa menjadi ayah bagi sejumlah besar anak sebelum meninggal. Pejantan yang tidak menarik atau menjemukan bisa hidup selama betina, tapi keturunannya hanya sedikit dan gennya tidak diteruskan. Apakah untungnya bagi pejantan jika dia memperoleh seluruh dunia, tapi kehilangan gennya yang abadi?

Perbedaan seksual lainnya yang umum adalah bahwa betina lebih pilih-pilih pasangan kawin dibanding pejantan. Salah satu alasan

individu jenis kelamin mana pun pilih-pilih pasangan kawin adalah kebutuhan untuk menghindari kawin dengan anggota spesies lain. Hibridisasi itu buruk karena berbagai alasan. Kadang-kadang, seperti dalam kasus seorang laki-laki yang berkopulasi dengan domba, kopulasi tidak menyebabkan embrio yang terbentuk sehingga tak banyak yang terbuang sia-sia. Namun, bila spesies-spesies yang berkerabat dekat seperti kuda dan keledai kawin, biayanya, setidaknya bagi betinanya, tidaklah sedikit. Embrio bakal kemungkinan akan terbentuk dan mengacaukan rahim si betina selama sebelas bulan. Dibutuhkan investasi parental si betina yang tidak sedikit, bukan hanya dalam bentuk makanan yang diserap melalui plasenta, kemudian dalam bentuk susu, melainkan juga waktu yang seharusnya dapat digunakan untuk membesarkan anak lain. Lalu ketika bakal itu mencapai usia dewasa dia ternyata mandul. Ini diduga karena, meskipun kromosom kuda dan keledai cukup mirip untuk bekerja sama membangun tubuh bakal yang baik yang kuat, keduanya tidak cukup mirip untuk bekerja sama dengan baik dalam meiosis. Apa pun persisnya alasannya, investasi ibu yang sangat besar untuk membesarkan bakal hasil perkawinan kuda dan keledai sungguh terbuang sia-sia dari sudut pandang gennya. Kuda betina harus sangat berhati-hati supaya individu yang dia kawini adalah betul kuda, bukan keledai. Dalam hal gen, gen kuda yang berkata, "Tubuh, jika kau betina kawinlah dengan pejantan yang tua, entah keledai atau kuda," adalah gen yang kemungkinan akan mendapati dirinya di jalan buntu, di dalam tubuh bakal. Investasi parental ibu ke bayi bakal itu juga sangat menyita kapasitasnya untuk membesarkan kuda-kuda yang subur. Di sisi lain, pejantan tak akan rugi banyak jika kawin dengan spesies yang salah. Meski bisa saja dia tidak mendapat apa-apa, kita bisa memperkirakan bahwa pejantan tidak terlalu rewel dalam memilih pasangan seksual. Itu telah terbukti benar berdasarkan pengamatan.

Bahkan di dalam satu spesies, ada alasan-alasan untuk pilih-pilih. Kawin dengan anggota keluarga dekat, seperti hibridisasi, akan cenderung memiliki konsekuensi genetis yang merusak, dalam hal ini karena gen resesif yang letal dan semi-letal berkumpul dan muncul efeknya. Sekali lagi, betina berpotensi rugi lebih banyak daripada pejantan karena investasinya ke setiap anak cenderung lebih besar. Di mana ada tabu kawin sedarah, bisa kita duga bahwa betina lebih patuh terhadap tabu itu daripada pejantan. Kita asumsikan saja bahwa mitra yang lebih tua dalam hubungan inses kemungkinannya adalah inisiator

aktif. Maka kita bisa menduga bahwa perkawinan inses yang pejuantannya lebih tua daripada si betina seharusnya lebih lazim daripada perkawinan di mana betinanya adalah yang lebih tua. Misalnya, inses ayah/anak perempuan mestinya lebih lazim daripada inses ibu/anak laki-laki. Inses kakak laki-laki/adik perempuan mestinya berada di tingkat menengah kelaziman.

Secara umum, pejantan cenderung lebih bisa bergonta-ganti pasangan dibanding betina. Karena betina menghasilkan telur berjumlah terbatas dengan kecepatan yang relatif lambat, dia hanya akan mendapat keuntungan sedikit dari banyak kopulasi dengan pejantan yang berbeda-beda. Di sisi lain, pejantan, yang dapat menghasilkan jutaan sperma setiap harinya, untung besar dari kopulasi bergonta-ganti sebanyak yang bisa dia dapatkan. Kopulasi yang berlebihan sejatinya mungkin tidak mengeluarkan biaya banyak bagi betina, selain sedikit waktu dan energi yang terkuras, tapi tidak membawa sesuatu yang positif bagi dirinya. Di sisi lain, pejantan tidak akan pernah cukup berkopulasi dengan beragam betina. Kata berlebihan tidak ada artinya bagi pejantan.

Saya tidak bicara tentang manusia secara eksplisit. Tapi, tak pelak, kala kita berpikir tentang argumen evolusi seperti yang ada di dalam bab ini, kita pasti akan merenungkan tentang spesies kita dan pengalaman kita sendiri. Gagasan bahwa betina menunda kopulasi sampai pejantan menunjukkan bukti kesetiaan jangka panjang bisa terdengar sangat akrab. Ini mungkin menunjukkan bahwa manusia perempuan menggunakan strategi kebahagiaan rumah tangga, bukan pejantan tangguh. Memang, banyak masyarakat manusia yang bersifat monogamis. Dalam masyarakat kita sendiri, investasi parental oleh kedua orangtua begitu besar dan bukannya tidak tak seimbang. Ibu jelas lebih banyak mengurus anak-anak secara langsung ketimbang ayah, tapi ayah kerap bekerja keras dalam arti tak langsung untuk menyediakan sumber daya material yang dicurahkan bagi anak-anak. Di sisi lain, sebagian masyarakat manusia berganti-ganti pasangan, dan banyak juga yang menggunakan sistem harem. Berbagai variasi yang menakjubkan itu menunjukkan bahwa cara manusia hidup sangat ditentukan oleh budaya, bukan gen. Namun tetaplah mungkin bahwa laki-laki pada umumnya memiliki kecenderungan gonta-ganti pasangan sedangkan perempuan cenderung bermonogami, seperti yang kita prediksi dengan landasan evolusi. Yang mana dari dua kecenderungan itu yang unggul dalam suatu masyarakat bergantung ke rincian kondisi budaya, sama halnya spesies hewan bergantung ke rincian ekologi.



Satu ciri masyarakat kita sendiri yang tampaknya anomali adalah soal tampilan seksual yang menggoda. Sebagaimana telah kita lihat, berdasarkan evolusi, sangat mudah diduga bahwa dalam hal perbedaan fisik antarjenis kelamin, pejantanlah yang seharusnya mencolok sementara betinanya menjemukan. Manusia Barat modern tidak diragukan lagi sangat tak biasa dalam hal itu. Tentu saja benar bahwa sebagian laki-laki berpakaian flamboyan dan sebagian perempuan berpakaian tak menarik, tapi biasanya tidak ada keraguan bahwa di dalam masyarakat kita bahwa padanan ekor merak dipakai oleh perempuan, bukan laki-laki. Perempuan melukis wajah dan mengenakan bulu mata palsu. Selain kasus-kasus khusus seperti aktor film, laki-laki tidak melakukan itu. Perempuan tampaknya tertarik dengan penampilan pribadinya dan didorong memperhatikannya oleh majalah dan iklan. Sementara, majalah laki-laki tak membahas daya tarik seksual laki-laki. Seorang laki-laki yang amat tertarik dengan pakaian dan penampilannya sendiri mudah menimbulkan kecurigaan, baik di kalangan laki-laki maupun perempuan. Bila seorang perempuan digambarkan dalam perbincangan, sangat mungkin bahwa daya tarik seksualnya, atau ketiadaan daya tarik seksualnya, akan disebutkan secara jelas—tak peduli pembicaranya laki-laki atau perempuan. Bila yang digambarkan adalah laki-laki, kata sifat yang digunakan jauh lebih mungkin tak terkait dengan seksualitas.

Menghadapi fakta itu, ahli biologi akan terpaksa menyangka bahwa dia tengah melihat masyarakat di mana betina bersaing demi memperebutkan pejantan, bukan sebaliknya. Dalam kasus cenderawasih, kita putuskan bahwa betina terlihat menjemukan karena mereka tidak perlu bersaing demi pejantan. Sebaliknya, pejantan tampil mencolok dan berlagak karena betina ada di posisi yang diperebutkan dan bisa memilih-milih. Alasan mengapa cenderawasih betina diperebutkan adalah bahwa telur merupakan sumber daya yang lebih langka daripada sperma. Apa yang terjadi kepada laki-laki Barat modern? Apakah laki-laki adalah jenis kelamin yang sangat diminati, yang diperebutkan, jenis kelamin yang bisa memilih-milih? Jika demikian, mengapa?

## CATATAN AKHIR

1. Seperti yang sudah-sudah, kalimat pembuka ini membawa makna tersirat “jika semua hal lainnya sama”. Jelas, pasangan-pasangan cenderung mendapat banyak keuntungan dari kerja sama. Hal itu muncul lagi dan lagi di mana-mana dalam bab. Lagi pula, mereka mungkin saja terlibat dalam *non-zero sum game*, suatu permainan di mana keduanya dapat meningkatkan kemenangan dengan kerja sama, bukannya keuntungan satu pihak harus menjadi kerugian yang lain (saya menjelaskan gagasan ini dalam Bab 12). Inilah salah satu bagian buku ini di mana saya menggunakan nada yang hampir sinis dan egois terhadap kehidupan. Saat itu sikap tersebut sepertinya diperlukan karena pandangan dominan mengenai pendekatan untuk kawin di antara hewan jauh berseberangan. Hampir secara universal, orang-orang berasumsi begitu saja bahwa pasangan akan saling bekerja sama dengan tulus satu sama lain. Bahkan kemungkinan eksploitasi tidak dipertimbangkan. Dalam konteks historis, jelas sikap sinis saya dapat dimengerti. Namun kini saya ingin memakai pandangan yang lebih lunak. Demikian pula, di akhir bab ini komentar saya tentang peran seksual manusia tampak diutarakan secara naif. Dua buku yang berbicara lebih menyeluruh tentang evolusi perbedaan jenis kelamin manusia adalah karya Martin Daly & Margo Wilson, *Sex, Evolution, and Behavior*, dan karya Donald Symons, *The Evolution of Human Sexuality*.
2. Menekankan perbedaan ukuran antara sperma dan telur sebagai landasan peran jenis kelamin kini tampak menyesatkan. Bahkan jika sperma itu kecil dan murah, membuat jutaan sperma dan berhasil memasukkannya ke tubuh betina setelah melalui persaingan tidaklah murah. Sekarang saya lebih suka pendekatan berikut untuk menjelaskan asimetri mendasar antara pejantan dan betina.

Misalkan kita mulai dengan dua jenis kelamin yang tidak memiliki atribut khusus pejantan dan betina. Kita sebut mereka dengan nama-nama yang netral, seperti *A* dan *B*. Yang perlu kita tentukan adalah bahwa setiap perkawinan harus antara *A* dan *B*. Hewan apa pun, entah *A* atau *B*, menghadapi pertimbangan. Waktu dan upaya yang diberikan untuk mengalahkan para pesaing tidak dapat dihabiskan untuk membesarkan anak-anak yang sudah ada, dan sebaliknya. Hewan mana pun bisa diharapkan akan menyeimbangkan upayanya di antara dua hal itu. Yang akan saya kemukakan adalah bahwa *A* menetap di titik keseimbangan yang berbeda dengan *B*, dan begitu keseimbangan itu terbentuk, perbedaan-perbedaan di antara mereka kemungkinan akan meningkat.

Untuk melihat itu, anggaplah bahwa kedua jenis kelamin *A* dan *B* sejak awal berbeda satu sama lain dalam hal apakah mereka dapat mempengaruhi keberhasilan dengan berinvestasi di anak-anak atau berinvestasi di pertarungan (saya akan menggunakan “pertarungan” untuk segala jenis kompetisi dalam satu jenis kelamin). Awalnya, perbedaan antara kedua jenis kelamin sangat sedikit, tapi, yang ingin saya kemukakan, ada kecenderungan inheren untuk tumbuh. Umpamanya, *A* mengawali dengan bertarung dan ini menciptakan kontribusi yang lebih besar bagi keberhasilan reproduksi mereka dibanding perilaku parental. Di sisi lain, *B* memulai dengan perilaku parental, yang memberikan kontribusi lebih besar daripada pertarungan terhadap variasi dalam keberhasilan reproduksi *mereka*. Ini berarti, meskipun individu *A* mendapat keuntungan dari pengasuhan orangtua, perbedaan antara pengasuh yang sukses dan yang tidak sukses lebih kecil daripada perbedaan antara seorang petarung yang sukses dan yang tidak sukses di antara jenis kelamin *A*. Di antara jenis kelamin *B*, justru sebaliknya. Jadi, untuk sejumlah upaya yang dikeluarkan, adalah baik bagi *A* jika dia bertarung, sedangkan bagi *B* lebih baik menggeser upayanya dari pertarungan menuju pengasuhan.

Oleh karena itu, pada generasi berikutnya, *A* akan bertarung sedikit lebih banyak ketimbang induknya dan *B* akan bertarung lebih sedikit serta mengasuh lebih banyak daripada induknya. Kini perbedaan antara *A* yang terbaik dan terburuk dalam soal pertarungan akan semakin besar, sementara perbedaan antara *A* yang terbaik dan terburuk dalam soal pengasuhan

akan semakin berkurang. Oleh karena itu, A akan mendapat lebih banyak keuntungan dengan memusatkan upayanya untuk bertarung; dia tak akan mendapat banyak dengan memusatkan upaya ke pengasuhan. Hal yang persis sebaliknya terjadi di B seiring generasi baru muncul. Gagasan kuncinya di sini adalah bahwa perbedaan kecil di awal antara kedua jenis kelamin dapat membesar sendiri: seleksi dimulai dengan sedikit perbedaan awal dan membuatnya tumbuh semakin besar, sampai A menjadi apa yang sekarang kita sebut pejantan, dan B betina. Perbedaan awal bisa cukup kecil, muncul secara acak. Lagi pula, kondisi permulaan kedua jenis kelamin tampaknya tidak mungkin persis sama.

Seperti yang Anda perhatikan, teori ini mirip teori Parker, Baker, dan Smith yang telah didiskusikan, tentang pemisahan awal gamet primitif menjadi sperma dan telur. Hanya saja argumennya dibeberkan secara lebih umum. Pemisahan menjadi sperma dan telur hanyalah satu aspek pemisahan peran seksual yang lebih mendasar. Ketimbang memberlakukan pemisahan sperma-telur sebagai alasan utama, dan menjadikannya sumber perbedaan semua ciri jantan dan betina, sekarang kita memiliki argumen yang menjelaskan pemisahan sperma-telur dan aspek-aspek lainnya dengan cara yang sama. Kita hanya harus mengasumsikan bahwa ada dua jenis kelamin yang harus kawin satu sama lain; kita tak perlu tahu apa-apa lagi tentang dua jenis kelamin itu. Berawal dari asumsi minimum itu, kita secara positif dapat menduga bahwa, betapapun samanya dua jenis kelamin itu pada awalnya, mereka akan mengambil jalur terpisah menjadi dua jenis kelamin yang mengkhususkan diri dalam teknik reproduksi yang berlawanan dan saling melengkapi. Pemisahan antara sperma dan telur merupakan gejala dari pemisahan yang lebih umum, bukan penyebabnya.

3. Gagasan yang berusaha menemukan campuran strategi evolusi stabil di satu jenis kelamin, yang diseimbangkan dengan campuran strategi evolusi stabil di jenis kelamin lainnya, kini telah diteliti lebih lanjut oleh Maynard Smith sendiri, dan secara terpisah oleh Alan Grafen dan Richard Sibly. Makalah Grafen & Sibly secara teknis lebih canggih, sementara makalah Maynard Smith lebih mudah untuk dijelaskan dengan kata-kata. Secara singkat, Maynard Smith mulai dengan mempertimbangkan dua strategi, Jaga (*Guard*) dan Pergi (*Desert*), yang dapat dipakai oleh kedua jenis kelamin. Seperti dalam model “malu-malu/gampangan dan setia/hidung belang”, pertanyaan menariknya adalah, kombinasi strategi seperti apa di antara pejantan yang stabil melawan kombinasi strategi di antara betina? Jawabannya tergantung asumsi kita tentang keadaan ekonomi tertentu suatu spesies. Meskipun demikian, menariknya, berapapun banyaknya variasi asumsi ekonomi kita, kita tidak mendapat banyak hasil stabil yang bervariasi secara kuantitatif. Model ini cenderung mengarah ke salah satu dari empat saja hasil stabil. Keempat hasil ini diberi nama sesuai spesies hewan yang menjadi contohnya. Ada Bebek (pejantan pergi, betina jaga), Ikan Punggung Duri (betina pergi, pejantan jaga), Lalat Buah (keduanya pergi) dan Owa (keduanya jaga).

Dan di situ ada sesuatu yang bahkan lebih menarik. Anda ingat, dari Bab 5, bahwa model SES dapat menetap di salah satu dari dua hasil yang sama-sama stabil? Nah, teori model Maynard Smith pun demikian. Yang sangat menarik adalah bahwa pasangan tertentu, dibanding pasangan lain, dari hasil-hasil tersebut bersama-sama menjadi stabil dalam situasi ekonomi yang sama. Misalnya, dalam satu kisaran situasi, baik Bebek maupun Ikan Punggung Duri sama-sama stabil. Yang mana di antara keduanya yang benar-benar muncul tergantung keberuntungan, atau lebih tepatnya, kebetulan sejarah evolusi—kondisi awal. Dalam kisaran situasi lain, baik Owa maupun Lalat Buah juga stabil. Sekali lagi, kebetulan sejarahlah yang menentukan yang mana di antara keduanya yang muncul dalam satu spesies. Namun, tidak ada situasi di mana Owa dan Bebek bersama-sama stabil, dan tidak ada situasi di mana Bebek dan Lalat Buah bersama-sama stabil. Analisis kestabilan kombinasi SES yang cocok dan tak cocok itu memiliki konsekuensi menarik bagi rekonstruksi sejarah evolusi kita. Misalnya, kita jadi berharap bahwa jenis-jenis transisi tertentu antara sistem-sistem perkawinan dalam sejarah evolusi akan dimungkinkan, sementara yang lain tak dimungkinkan. Maynard Smith mengeksplorasi jejaring sejarah itu

dalam survei singkat mengenai pola perkawinan di seluruh kingdom hewan, mengakhirinya dengan pertanyaan retorik: “Mengapa mamalia pejantan tidak menyusui?”

4. Dengan menyesal, saya nyatakan bahwa pernyataan saya keliru. Namun, pernyataan itu keliru dengan cara yang menarik sehingga saya biarkan kesalahannya ada di sana dan kini akan saya paparkan. Kekeliruan itu sejenis dengan kekeliruan yang ditunjukkan Gale & Eaves dalam makalah awal Maynard Smith & Price (lihat catatan 2 Bab 5). Kekeliruan saya ditunjukkan oleh dua pakar biologi matematis di Austria, P. Schuster & K. Sigmund.

Saya telah dengan tepat menghitung rasio pejantan setia banding pejantan hidung belang, dan betina malu-malu banding betina gampang, di mana kedua jenis pejantan sama-sama sukses, dan kedua jenis betina juga sama-sama sukses. Ini sungguh merupakan suatu ekuilibrium. Namun, saya gagal memeriksa apakah ekuilibrium itu adalah ekuilibrium yang stabil. Untuk memeriksa stabilitas, kita harus melihat apa yang akan terjadi jika kita mengacaukan sedikit keseimbangan itu. Dalam contoh numerik saya, rasio ekuilibrium untuk pejantan adalah 5/8 setia dan 3/8 hidung belang. Sekarang, bagaimana jika secara kebetulan proporsi hidung belang dalam populasi meningkat ke angka yang sedikit lebih tinggi daripada ekuilibrium? Agar ekuilibrium memenuhi syarat stabil dan melakukan koreksi otomatis, pejantan hidung belang harus mulai menjadi kurang berhasil. Sayangnya, sebagaimana ditunjukkan Schuster & Sigmund, bukan itu yang terjadi. Sebaliknya, hidung belang justru menjadi berhasil. Frekuensi mereka dalam populasi bukannya menjadi stabil, justru meningkat dengan sendirinya. Meningkatkan hingga taraf tertentu, tidak selamanya. Jika Anda membuat simulasi model dinamis dengan komputer, seperti yang saya lakukan, Anda mendapatkan siklus yang berulang tanpa henti. Ironisnya, itulah siklus hipotetis yang saya sudah jelaskan, namun saya pikir semata-mata perangkat pembuktian, seperti yang saya lakukan dengan elang dan merpati. Dengan analogi elang dan merpati, saya berasumsi, secara keliru, bahwa siklus itu sekadar hipotesis saja dan bahwa sistem itu akan benar-benar mapan menjadi ekuilibrium yang stabil. Kalimat penutup Schuster dan Sigmund tak perlu dikomentari lagi:

Secara garis besar, maka, kita dapat menarik dua kesimpulan:

1. bahwa pertarungan antarjenis kelamin memiliki banyak kesamaan dengan pemangsaan, dan
2. bahwa perilaku pasangan yang bercinta berubah-ubah seperti tampilan Bulan, dan tak terduga seperti cuaca.

Tentu saja, orang tidak perlu rumus persamaan diferensial untuk mengetahui itu.

5. Hipotesis Tamsin Carlisle tentang ikan kini telah diuji komparatif oleh Mark Ridley, dalam kajian mendalam mengenai pengasuhan paternal di seluruh kingdom hewan. Makalah Ridley adalah pencapaian mengagumkan yang seperti hipotesis Carlisle itu sendiri juga merupakan esai tugas mahasiswa yang ditulis untuk saya. Sayangnya, Ridley tidak menemukan apa yang mendukung hipotesis Carlisle.
6. Teori R.A. Fisher mengenai seleksi seksual yang bergulir lepas, yang dia nyatakan secara sangat singkat, kini telah dijabarkan secara matematis oleh R. Lande dan lainnya. Topik ini telah menjadi topik yang sulit, tapi dapat dijelaskan secara non-matematis asalkan ada ruang yang cukup untuk itu. Namun teori itu membutuhkan satu bab utuh, dan saya mencurahkan dalam satu bab *The Blind Watchmaker* (bab 8). Jadi saya tidak akan membahasnya lagi di sini.

Sebaliknya, saya akan membahas satu masalah tentang seleksi seksual yang tidak pernah saya tekankan secara memadai dalam buku-buku saya. Bagaimana variasi yang diperlukan dipertahankan? Seleksi Darwinian dapat berfungsi hanya jika ada pasokan variasi genetik yang cukup untuk digarap. Misalnya, jika Anda mencoba membiakkan kelinci dengan telinga yang terus memanjang, Anda pasti akan berhasil. Rata-rata kelinci dalam populasi liar memiliki telinga ukuran medium (menurut standar kelinci; menurut standar kita tentu akan sangat panjang). Sedikit kelinci bertelinga yang lebih pendek daripada rata-rata dan sedikit lainnya

lebih panjang. Dengan membiakkan kelinci hanya dari yang bertelinga paling panjang, Anda akan berhasil meningkatkan rata-rata panjang telinga generasi berikutnya. Untuk sementara. Namun, jika Anda *terus* membiakkan dari kelinci yang bertelinga paling panjang, akan datang waktunya ketika variasi yang diperlukan tidak lagi tersedia. Mereka semua akan memiliki telinga “terpanjang” dan evolusi akan terhenti. Dalam evolusi yang normal, hal semacam itu tidak menjadi masalah karena kebanyakan lingkungan tidak mengerahkan tekanan yang konsisten dan ajek menuju satu arah. Panjang yang “terbaik” untuk bagian tubuh hewan apapun biasanya tidak akan “lebih panjang daripada rata-rata saat ini, apa pun rata-rata itu”. Telinga panjang yang terbaik, katakanlah tiga sepanjang inci, cenderung menjadi kuantitas yang tetap. Namun, seleksi seksual sungguh dapat memiliki sifat memalukan yaitu mengejar “optimum” yang terus bergeser. Betina dapat menginginkan pejantan yang bertelinga semakin panjang, tak peduli sudah betapa panjang telinga populasi saat ini. Jadi, variasi betul-betul bisa habis. Dan toh seleksi seksual tampaknya memang bekerja; kita memang bisa menyaksikan bagian-bagian tubuh pejantan yang berlebihan. Tampaknya kita memiliki paradoks, yang bisa disebut paradoks punahnya variasi.

Solusi Lande untuk paradoks adalah mutasi. Menurutny, akan selalu tersedia cukup mutasi untuk menjadi bahan bakar seleksi yang berkelanjutan. Alasan mengapa orang sempat meragukan itu sebelumnya adalah karena mereka memikirkan satu gen pada satu waktu: laju mutasi satu lokus genetik terlalu rendah untuk memecahkan paradoks punahnya variasi. Lande mengingatkan kita bahwa “ekor” dan hal-hal lain yang digarap seleksi seksual dipengaruhi oleh sejumlah besar gen yang tak terbatas jumlahnya—poligen—yang efek-efek kecilnya bergabung. Selain itu, seiring evolusi berjalan, serangkaian poligen yang bergeserlah yang relevan: gen-gen baru akan direkrut ke dalam rangkaian yang mempengaruhi variasi dalam “panjang ekor”, dan yang lama akan lenyap. Mutasi dapat mempengaruhi rangkaian besar gen yang bergeser itu sehingga paradoks punahnya variasi dengan sendirinya akan menghilang.

Jawaban W.D. Hamilton untuk paradoks tersebut agak berbeda. Dia menjawabnya dengan cara yang sama seperti dia sekarang menjawab kebanyakan pertanyaan: “Parasit.” Pikirkan kembali telinga kelinci. Panjang terbaik bagi telinga kelinci mungkin tergantung berbagai faktor akustik. Tidak ada alasan tertentu untuk berharap faktor-faktor itu berubah ke arah yang konsisten dan berkelanjutan seiring generasi berganti. Panjang terbaik bagi telinga kelinci bisa jadi sama sekali tidak tetap, tapi tetap saja seleksi tidak mungkin mendorong sedemikian jauh menuju arah tertentu, sampai menyimpang di luar rentang variasi yang dengan mudah dikeluarkan oleh lumbung gen saat ini. Oleh karena itu, tidak ada yang disebut paradoks punahnya variasi.

Namun demikian, lihatlah jenis lingkungan yang berubah-ubah drastis karena parasit. Di dalam dunia yang penuh parasit, ada seleksi kuat yang mendukung kemampuan untuk melawan parasit. Seleksi alam akan mendukung individu kelinci mana pun yang paling kebal terhadap parasit yang kebetulan ada. Inti pentingnya adalah bahwa parasitnya tidak akan selalu sama. Wabah datang dan pergi. Hari ini bisa myxomatosis, tahun depan padanan pes untuk kelinci, setelah itu AIDS kelinci, dan seterusnya. Lalu, setelah siklus sepuluh tahun, bisa jadi myxomatosis datang kembali, dan seterusnya. Atau, virus myxomatosis itu sendiri bisa berevolusi untuk menandingi kontraadaptasi yang dihasilkan kelinci. Hamilton menggambarkan siklus kontraadaptasi dan kontra-kontraadaptasi tanpa henti bergulir seiring waktu, selamanya dengan ganjil memperbarui definisi kelinci “terbaik”.

Hasil semua itu adalah bahwa ada sesuatu yang penting yang berbeda dalam hal adaptasi untuk kekebalan terhadap penyakit dibandingkan dengan adaptasi terhadap lingkungan fisik. Sementara bisa jadi ada panjang “terbaik” yang tetap untuk kaki kelinci, sejauh terkait resistensi penyakit tidak ada kelinci “terbaik” yang tetap. Seperti halnya penyakit yang paling berbahaya hari ini berubah-ubah, demikian pula kelinci yang “terbaik” hari ini berubah-ubah. Apakah parasit satu-satunya kekuatan seleksi yang bekerja dengan cara itu? Bagaimana dengan pemangsa dan buruannya, misalnya? Hamilton setuju bahwa pemangsa dan mangsa pada

dasarnya seperti parasit. Tapi keduanya tidak berkembang begitu cepat seperti banyak parasit. Dan dibanding pemangsa atau mangsa, parasit lebih mungkin mengalami evolusi kontraadaptasi secara terperinci, gen demi gen.

Hamilton mengambil tantangan yang ditawarkan oleh siklus parasit dan membuatnya menjadi landasan teori yang lebih besar sekaligus, teorinya tentang mengapa ada jenis kelamin. Namun, di sini kita perlu memperhatikan bagaimana Hamilton menggunakan parasit untuk memecahkan paradoks punahnya variasi dalam seleksi seksual. Dia percaya bahwa kekebalan terhadap penyakit yang diwariskan di antara pejantan adalah kriteria paling penting yang membuat betina memilih pejantan. Penyakit adalah momok yang begitu kuat sehingga betina akan untung besar dari kemampuan potensial untuk mendiagnosis penyakit sedari awal di calon pasangan. Betina yang berlaku seperti dokter pendiagnosis yang baik dan hanya memilih pejantan tersehat akan mendapatkan gen yang sehat bagi anak-anaknya. Sekarang, jika definisi “kelinci terbaik” selalu berubah, akan selalu ada sesuatu yang penting untuk dipilih bagi betina saat melihat-lihat pasangan. Akan selalu ada pejantan yang “baik” dan yang “buruk”. Mereka tidak akan semuanya menjadi “baik” setelah seleksi selama bergenerasi-generasi karena parasit juga akan berubah, dan demikian juga definisi kelinci yang “baik”. Gen kebal terhadap satu galur virus myxoma tidak akan mampu kebal terhadap galur virus myxoma berikutnya yang telah bermutasi. Dan seterusnya, melalui siklus evolusi wabah yang tak berujung. Parasit tidak pernah menyerah sehingga betina tidak boleh menyerah untuk terus mencari pasangan yang sehat.

Bagaimana pejantan menanggapi bila dicermati oleh betina yang bertindak bagai dokter? Apakah gen untuk berpura-pura sehat akan diunggulkan? Mungkin iya, tapi kemudian seleksi akan bertindak terhadap betina sehingga mempertajam keterampilan diagnostik dan memilah mana yang palsu, mana yang benar-benar sehat. Pada akhirnya, Hamilton meyakini, betina akan menjadi dokter yang demikian baik sehingga pejantan akan dipaksa untuk tampil jujur, jika harus tampil. Jika ada tampilan seksual yang menjadi berlebihan di pejantan, itu karena tampilan tersebut memang indikator kesehatan yang asli—benar-benar menunjukkan kesehatan. Pejantan yang benar-benar sehat akan senang menampilkan fakta itu. Yang tidak sehat tentu tidak bisa, tapi apa yang bisa mereka lakukan? Jika mereka tidak minimal *mencoba* menunjukkan tanda kesehatan, betina akan menarik kesimpulan terburuk. Ngomong-ngomong, semua pembicaraan tentang dokter ini akan menyedatkan jika dinyatakan pula bahwa betina tertarik untuk menyembuhkan pejantan. Kepentingan betina hanya diagnosis, dan itu bukan kepentingan altruistik. Maka saya anggap meminta maaf atas kiasan seperti “kejujuran” dan “menarik kesimpulan” tidak lagi perlu.

Kembali ke soal tampilan, seolah-olah pejantan dipaksa oleh betina untuk mengembangkan termometer klinis yang selalu mencuat dari mulut sehingga dapat dibaca dengan mudah oleh betina. Apa sesungguhnya “termometer” itu? Nah, pikirkan kembali soal ekor amat panjang cenderawasih jantan. Kita telah melihat penjelasan elegan Fisher untuk aksesoris yang elegan itu. Penjelasan Hamilton lebih bumi. Gejala umum penyakit pada burung adalah diare. Jika Anda punya ekor panjang, diare cenderung merusaknya. Jika Anda ingin menyembunyikan fakta bahwa Anda menderita diare, cara terbaik untuk melakukannya adalah menghindari kepemilikan ekor panjang. Dengan cara yang sama, jika Anda ingin menampilkan fakta bahwa Anda *tidak* menderita diare, cara terbaik untuk melakukannya adalah dengan memiliki ekor yang sangat panjang. Dengan begitu, fakta bahwa ekor Anda bersih akan menjadi lebih mencolok. Jika Anda tidak punya ekor sama sekali, cenderawasih betina tidak bisa melihat apakah ekor itu bersih atau tidak, dan akan menyimpulkan yang terburuk. Hamilton tidak ingin memberikan penjelasan yang *khusus* ini tentang ekor cenderawasih, tapi itu merupakan contoh bagus *jenis* penjelasan yang dia sukai.

Saya menggunakan perumpamaan betina yang bertindak sebagai dokter diagnostik dan pejantan yang memudahkan tugas betina dengan mengenakan “termometer” di mana-mana.

Ketika berpikir tentang cara-cara kerja diagnostik lain, pengukur tekanan darah dan stetoskop, saya pun terbawa menuju beberapa spekulasi tentang seleksi seksual manusia. Secara singkat saya akan menjabarkannya, meski saya akui ini lebih menyenangkan ketimbang masuk akal. Pertama, teori tentang mengapa laki-laki kehilangan tulang penisnya. Sebatang penis manusia yang berereksi dapat menjadi begitu keras dan kaku sampai-sampai ada candaan bahwa di dalamnya pasti tulang. Faktanya, banyak mamalia memiliki tulang penegak, disebut bakulum atau os penis, untuk membantu ereksi. Lebih jauh lagi, keberadaan tulang itu sangat umum di antara saudara-saudara primata kita, bahkan sepupu terdekat kita, simpanse, memilikinya, meski sangat kecil dan mungkin sedang dalam proses evolusi untuk menghilang. Tampaknya memang evolusi cenderung memperkecil bakulum pada primata; di manusia dan beberapa spesies monyet, bakulum telah hilang sepenuhnya. Jadi, kita telah menyingkirkan tulang penis yang tentunya memudahkan penis leluhur kita menjadi kaku dan tegak. Sebaliknya, kita bergantung sepenuhnya ke sistem pompa hidrolik, yang terus-terang mahal dan merepotkan. Juga, telah diketahui secara luas, ereksi dapat mengalami kegagalan, dan itu merusak keberhasilan genetis laki-laki di alam liar. Apa penyembuhnya? Tulang penis, jelas. Jadi, kenapa evolusi kita tidak mengembangkan itu? Untuk sekali saja para ahli biologi dari barisan “kendala genetis” tidak dapat mengelak sekadar dengan, “Oh, variasi yang diperlukan tak muncul.” Hingga baru-baru ini leluhur kita memiliki tulang tersebut, sementara kita sudah kehilangan tulang itu. Mengapa?

Ereksi laki-laki dicapai semata-mata dengan tekanan darah. Sayangnya, tidaklah masuk akal untuk menyatakan bahwa kerasnya ereksi setara dengan pengukur tekanan darah milik dokter, yang dipakai betina untuk menakar kesehatan pejection. Tapi kita tidak terikat dengan kiasan pengukur tekanan darah. Jika, *apa pun* alasannya, kegagalan ereksi adalah peringatan dini yang sensitif atas jenis penyakit tertentu, fisik ataupun mental, satu versi lain teori ini dapat berlaku. Apa yang diperlukan betina adalah alat diagnosis yang dapat diandalkan. Dalam cek kesehatan umum, dokter tidak meminta Anda uji ereksi; mereka lebih suka Anda menjulurkan lidah. Namun kegagalan ereksi telah diketahui sebagai peringatan dini atas diabetes dan penyakit neurologis tertentu. Jauh lebih sering lagi, kegagalan ereksi diakibatkan faktor psikologis—depresi, kecemasan, stres, kerja berlebihan, hilangnya kepercayaan diri, dan semacamnya. (Di alam liar, bisa dibayangkan bahwa yang mengalami ini adalah para pejection di tingkat rendah tangga hierarki. Sebagian monyet menggunakan penis yang ereksi sebagai sinyal ancaman.) Tidakkah tak masuk akal bahwa, dengan kemampuan diagnostik yang terasah oleh seleksi alam, perempuan dapat mengumpulkan segala macam petunjuk tentang kesehatan laki-laki, serta ketahanan kemampuan laki-laki dalam mengatasi stres, dari warna hingga pembawaan penisnya. Tapi tulang bisa menghalangi hal itu! Siapa saja dapat menumbuhkan tulang penis; Anda tidak harus menjadi sangat sehat atau tangguh. Jadi, tekanan seleksi dari perempuan memaksa laki-laki kehilangan os penis karena dengan demikian hanya laki-laki yang betul-betul sehat dan kuatlah yang dapat menyajikan ereksi yang keras sehingga perempuan dapat membuat diagnosis tanpa ada halangan.

Ada kemungkinan masalah di sini. Katakanlah, bagaimana perempuan yang memberlakukan tekanan itu dapat mengetahui apakah kerasnya penis diakibatkan tulang atau tekanan hidrolik? Lagi pula kita memulai dengan pengamatan bahwa ereksi manusia dapat terasa seperti tulang. Tapi saya ragu apakah perempuan benar-benar mudah tertipu. Mereka juga berada di bawah tekanan seleksi, dalam hal ini bukan untuk kehilangan tulang melainkan menghasilkan penilaian. Jangan lupa, perempuan dapat mengetahui penis yang sama saat tidak ereksi, dan kontrasnya sangat terlihat. Tulang tidak bisa mengerut (meski dapat ditarik ke dalam, memang). Mungkin dua wujud penis itulah yang menjamin keotentikan penggunaan tampilan hidrolik.

Sekarang kita beralih ke “stetoskop”. Pertimbangkan masalah lain di dalam ruang tidur, yaitu mendengkur. Hari ini mungkin mendengkur sekadar ketidaknyamanan sosial. Dahulu kala mungkin itu persoalan hidup dan mati. Pada sunyinya malam, dengkur dapat terdengar lantang; memanggil pemangsa dari kejauhan menuju si pendengkur dan kelompok tempat dia bergabung. Lalu mengapa banyak orang mendengkur? Bayangkan sekelompok leluhur kita

tidur di dalam suatu gua pada Kala Pleistosen, para laki-laki mendengarkan dengan nada yang berbeda-beda, perempuan tetap terjaga dan hanya bisa mendengarkan (Saya kira memang benar bahwa laki-laki mendengarkan lebih banyak). Apakah laki-laki dengan sengaja menyediakan informasi stetoskopik yang teramplifikasi pada perempuan? Dapatkah kualitas yang tepat dan nada dengkur Anda menjadi alat diagnosis saluran pernapasan Anda? Saya tidak bermaksud mengatakan bahwa orang mendengarkan hanya ketika mereka sakit. Sebaliknya, dengkur ibarat pembawa frekuensi radio, terus-menerus bergetar; sinyal jelas yang *dimodulasi* dengan cara-cara diagnostik yang sensitif melalui kondisi hidung dan tenggorokan. Gagasan bahwa perempuan lebih suka dengkur yang jernih dan halus dari tenggorokan yang lancar ketimbang semburan bervirus boleh-boleh saja, tapi saya akui sulit untuk membayangkan perempuan secara positif menghendaki pendengkur itu sendiri. Toh, intuisi pribadi terkenal tak dapat diandalkan. Mungkin setidaknya ini dapat menjadi proyek penelitian seorang dokter yang mengalami insomnia. Kalau dipikir-pikir, dokter itu dapat sekaligus menguji teori yang satu lagi.

Kedua spekulasi di atas tidak harus dipandang terlalu serius. Keduanya akan berhasil jika menjelaskan seterang mungkin prinsip teori Hamilton tentang bagaimana betina berusaha memilih pejantan yang sehat. Mungkin hal yang paling menarik adalah bahwa keduanya menunjukkan hubungan antara teori parasit Hamilton dan prinsip kecacatan Amotz Zahavi. Jika Anda mengikuti logika hipotesis penis saya, laki-laki menjadi cacat karena hilangnya tulang penis dan kecacatan itu tidak kebetulan terjadi. Tampilan hidrolik menjadi efektif justru *karena* ereksi kadang-kadang gagal. Para pembaca Darwinian pasti akan cepat menangkap implikasi “kecacatan” itu dan kecurigaan mereka bisa saja terbangkitkan. Saya meminta mereka untuk menunda penilaian sampai mereka membaca catatan berikutnya, tentang cara baru memandang prinsip kecacatan itu sendiri.

7. Dalam edisi pertama, saya menulis, “Saya tidak percaya teori itu, meski saya sekarang tidak se-skeptis seperti ketika pertama kali mendengarnya.” Saya senang sudah menambahkan “meski” karena teori Zahavi kini terlihat jauh lebih masuk akal ketimbang saat saya menuliskan paragraf tersebut. Beberapa pakar teori yang disegani akhir-akhir ini telah mempertimbangkannya secara serius. Yang paling mengkhawatirkan bagi saya, di dalamnya termasuk kolega saya, Alan Grafen, yang telah dinyatakan sebelumnya, “punya kebiasaan yang mengganggu, yaitu selalu benar.” Grafen telah menerjemahkan gagasan verbal Zahavi ke dalam model matematis dan mengklaim berhasil; serta bahwa itu bukan penggambaran buruk teori Zahavi yang esoterik seperti yang dilakukan oleh yang lain, melainkan terjemahan matematis langsung dari gagasan Zahavi itu sendiri. Saya akan membahas versi model SES Grafen yang asli, walaupun dia sendiri kini sedang menggarap versi yang sepenuhnya genetis, yang dengan suatu cara melampaui model SES. Ini tidak berarti model SES sesungguhnya salah. Model SES adalah perkiraan yang bagus. Bahkan semua model SES, termasuk yang ada dalam buku ini, adalah perkiraan dalam arti yang sama.

Prinsip kecacatan berpotensi menjadi relevan dengan semua situasi di mana individu mencoba untuk menilai kualitas individu lain, tapi kita akan berbicara tentang bagaimana pejalan tampil di depan betina. Ini demi kejelasan; salah satu kasus di mana seksisme kata ganti (dalam bahasa Inggris—*Peny.*) benar-benar berguna. Grafen mencatat bahwa setidaknya ada empat pendekatan terhadap prinsip kecacatan: Kecacatan Kualifikasi (pejalan yang bertahan hidup meskipun cacat pasti unggul dalam hal-hal lainnya sehingga betina memilihnya); Kecacatan Yang Diungkapkan (pejalan melaksanakan suatu tugas berat untuk mengungkapkan kemampuan tersembunyi); Kecacatan Kondisional (hanya pejalan berkualitas tinggilah yang mengembangkan kecacatan), dan akhirnya interpretasi yang disukai Alan Grafen, yang dia sebut sebagai Kecacatan Pilihan Strategis (pejalan memiliki informasi pribadi tentang kualitasnya sendiri, yang tak diketahui oleh betina, dan menggunakan informasi itu untuk “memutuskan” apakah akan menumbuhkan kecacatan dan sebaiknya seberapa besar). Tafsir Kecacatan Pilihan Strategis Grafen ini yang sesuai dengan analisis SSES. Tidak ada asumsi sebelumnya bahwa tampilan yang dipilih pejalan akan mahal atau cacat. Sebaliknya, pejalan bebas berevolusi



mengembangkan segala jenis tampilan, jujur atau tidak jujur, mahal atau murah. Tapi Grafen menunjukkan bahwa, dengan kebebasan itu, sistem kecacatan akan cenderung muncul sebagai strategi evolusi yang stabil. Asumsi awal Grafen adalah empat hal berikut:

1. Kualitas pejantan amatlah bervariasi. Kualitas bukanlah gagasan angkuh seperti kebanggaan seseorang akan kampusnya (Saya pernah menerima selebar surat dari pembaca yang diakhiri dengan: "Saya harap Anda tidak akan menganggap ini surat yang sombong, tapi bagaimanapun saya lulusan Balliol.") Kualitas, bagi Grafen, artinya ada hal-hal seperti pejantan yang baik dan pejantan yang buruk, dalam arti bahwa betina akan mendapat manfaat genetis jika mereka kawin dengan pejantan yang baik dan menghindari yang buruk. Artinya sesuatu seperti kekuatan otot, kecepatan lari, kemampuan mencari mangsa, kemampuan membangun sarang yang baik. Kita tidak bicara tentang kesuksesan akhir reproduksi pejantan lantaran itu dipengaruhi pilihan betina terhadapnya. Membahas kesuksesan reproduksi di titik ini berarti mempertanyakan ulang semuanya; kesuksesan reproduksi itu sesuatu yang bisa atau tidak bisa muncul dari model tersebut.
2. Betina tidak dapat menangkap kualitas pejantan secara langsung tapi harus mengandalkan tampilan pejantan. Di tahap ini, kita tidak berasumsi apakah tampilan itu jujur atau tidak. Kejujuran adalah hal lain yang bisa atau tidak bisa muncul dari model tersebut; lagi-lagi, inilah kegunaan modelnya. Seorang laki-laki bisa menumbuhkan bahu yang padat, misalnya, untuk menciptakan ilusi atas ukuran tubuh dan kekuatannya. Model tersebut berfungsi untuk memberitahu kita apakah sinyal palsu itu akan stabil dalam evolusi, atau apakah seleksi alam akan menegakkan standar tampilan yang layak, jujur, dan benar.
3. Berbeda dengan betina yang mengawasi, pejantan boleh dikata "tahu" kualitasnya sendiri; mereka memakai "strategi" untuk tampil, suatu aturan untuk tampil dengan cara tertentu yang terkait kualitas. Seperti biasa, "tahu" yang saya maksud bukan tahu secara kognitif. Namun pejantan diasumsikan memiliki gen yang diaktifkan secara kondisional berkaitan dengan kualitas pejantan itu sendiri (dan akses khusus ke informasi itu bukanlah asumsi yang tidak masuk akal; gen pejantan toh terserap dalam biokimia internalnya dan berposisi jauh lebih baik dibanding gen betina untuk menanggapi kualitas dirinya sendiri). Beda pejantan beda aturan yang dipakai. Sebagai contoh, satu pejantan mungkin mengikuti aturan "Tampilkan ekor yang ukurannya sebanding dengan kualitas saya"; yang lain mungkin mengikuti aturan yang berlawanan. Itu memberikan peluang kepada seleksi alam untuk menyesuaikan aturan dengan memilih di antara berbagai pejantan dengan program genetis untuk aturan-aturan yang berbeda. Tingkat penampilan tidak harus berbanding lurus dengan kualitas sejati; bahkan satu pejantan dapat memakai aturan yang berkebalikan. Yang kita butuhkan hanyalah bahwa pejantan diprogram untuk memakai *suatu* aturan untuk "melihat" kualitas mereka yang sebenarnya dan, atas dasar ini, memilih tingkat penampilan untuk ekor, misalnya, atau tanduk. Aturan-aturan mana yang akan stabil dalam evolusi, itulah yang hendak diketahui oleh model tersebut.
4. Betina memiliki kebebasan yang sama untuk mengembangkan aturan sendiri. Dalam kasus betina, aturannya adalah tentang memilih pejantan atas dasar kekuatan tampilan pejantan (ingat bahwa betina, atau lebih tepatnya gen betina, tak punya akses untuk mengetahui benar tidaknya kualitas itu). Sebagai contoh, satu betina mungkin menerapkan aturan: "Percaya sepenuhnya kepada pejantan." Betina lain mungkin menerapkan aturan, "Abaikan tampilan pejantan sepenuhnya." Yang lain, mungkin: "Asumsikan kebalikan dari apa yang ditampilkan."

Jadi, kita memiliki gagasan tentang variasi aturan pejantan yang menghubungkan kualitasnya dengan tingkat tampilan; betina pun bervariasi dalam aturan yang menghubungkan pilihan pasangan dengan tingkat tampilan. Dalam kedua kasus tersebut, aturan bervariasi terus-menerus, di bawah pengaruh genetis. Sejauh ini dalam diskusi kita, pejantan dapat memilih

aturan yang menghubungkan kualitas dengan tampilan, dan betina dapat memilih aturan yang menghubungkan tampilan pejantan dengan apa yang dipilihnya. Dari kisaran kemungkinan aturan pejantan dan betina ini, yang kita cari adalah sepasang aturan yang stabil dalam evolusi. Ini seperti model “setia/hidung belang dan malu-malu/gampangan”, di mana kita mencari aturan pejantan yang stabil dalam evolusi dan aturan betina yang stabil dalam evolusi. Stabilitas berarti stabilitas bersama, setiap aturan menjadi stabil dengan sendirinya dan dengan kehadiran yang lain. Jika kita dapat menemukan sepasang aturan evolusi yang stabil, maka kita dapat memeriksanya untuk melihat seperti apakah kehidupan di dalam masyarakat yang terdiri atas pejantan dan betina yang bermain dengan aturan-aturan itu. Khususnya, apakah itu dunia yang cacat ala Zahavi?

Grafen menugasi dirinya sendiri untuk mencari sepasang aturan yang saling stabil seperti di atas. Jika saya yang harus melakukan tugas itu, saya mungkin harus bekerja keras melalui simulasi komputer yang melelahkan. Saya akan memasukkan ke dalam komputer data serangkaian pejantan, dengan berbagai aturan yang menghubungkan kualitas dengan tampilan. Dan saya juga akan memasukkan serangkaian betina, dengan berbagai aturan yang memilih pejantan atas dasar tingkat tampilan pejantan. Kemudian saya akan membiarkan pejantan dan betina ke sana-ke mari di dalam komputer, saling bertumbukan, dan kawin apabila kriteria pilihan betina terpenuhi; mewariskan aturan pejantan dan betina kepada putra dan putri mereka. Tentu saja, “kualitas” yang diwariskan dapat menjamin individu-individu bertahan hidup, atau tidak. Seiring perubahan generasi, perubahan peruntungan tiap aturan pejantan dan tiap aturan betina akan muncul sebagai perubahan dalam frekuensi dalam populasi. Pada saat-saat jeda, saya akan menengok komputer untuk melihat apakah aturan campuran yang stabil sedang dibentuk.

Pada prinsipnya, metode itu dapat bekerja, tapi pada praktiknya akan ada kesulitan. Untungnya, para ahli matematika dapat sampai ke kesimpulan yang sama seperti yang dihasilkan oleh simulasi, yaitu dengan menentukan beberapa rumus persamaan dan pemecahannya. Itu yang dilakukan Grafen. Saya tidak akan memaparkan penalaran matematisnya di sini atau melafalkan asumsi lanjutannya yang lebih rinci. Sebaliknya, saya akan langsung ke kesimpulan. Grafen memang menemukan sepasang aturan yang stabil dalam evolusi.

Jadi, pertanyaan besarnya. Apakah SES Grafen merupakan jenis dunia yang dikenali Zahavi sebagai dunia kecacatan dan kejujuran? Jawabannya adalah ya. Grafen menemukan bahwa memang bisa ada dunia yang stabil dalam evolusi, yang menggabungkan sifat-sifat Zahavian berikut:

1. Meskipun memiliki pilihan strategis yang bebas dalam hal tingkatan tampilan, pejantan memilih tingkat yang secara tepat menampilkan kualitas yang sebenarnya. Bahkan jika itu memperlihatkan bahwa kualitas yang sesungguhnya rendah. Dalam SES, dengan kata lain, pejantan memang jujur.
2. Meskipun memiliki pilihan strategis yang bebas dalam hal respons terhadap tampilan pejantan, betina akhirnya memilih strategi “Percayai pejantan”. Dalam SES, dapat dibuktikan bahwa betina “percaya”.
3. Penampilan itu mahal. Dengan kata lain, jika entah bagaimana kita dapat mengabaikan efek kualitas dan daya tarik, pejantan lebih baik tidak memasang penampilan mencolok sekalian (sehingga menghemat energi atau menjadi kurang menarik bagi pemangsa). Bukan hanya penampilan itu mahal; biaya tinggi itulah yang membuat suatu sistem penampilan terseleksi. Sistem penampilan terseleksi persis karena efeknya mengurangi keberhasilan pejantan yang tampil—jika semua hal lain sama.
4. Penampilan bahkan lebih mahal bagi pejantan yang lebih buruk. Tingkat penampilan yang sama lebih meningkatkan risiko bagi pejantan yang lemah daripada yang kuat. Pejantan berkualitas rendah kena risiko yang lebih serius dari mahalnnya penampilan dibandingkan pejantan berkualitas tinggi.

Ciri-ciri di atas, terutama poin 3, sangat Zahavian. Demonstrasi Grafen bahwa sifat-sifat tersebut stabil dalam evolusi, di bawah kondisi yang masuk akal, tampak sangat meyakinkan. Namun begitu juga dengan penalaran para kritikus Zahavi yang mempengaruhi edisi pertama buku ini dan menyimpulkan bahwa gagasan-gagasan Zahavi itu tidak bisa berlaku dalam evolusi. Kita tidak boleh berpuas diri dengan kesimpulan Grafen sampai kita memahami di mana letak kekeliruan para kritikus—jika mereka salah. Asumsi apa yang membawa mereka ke kesimpulan yang berbeda? Sebagian jawabannya tampaknya adalah bahwa mereka tidak memungkinkan pilihan berbagai strategi bagi hewan hipotetis mereka. Ini kerap berarti mereka menafsirkan gagasan verbal Zahavi dalam satu dari tiga jenis tafsir Grafen yang pertama—Kecacatan Kualifikasi, Kecacatan Yang Diungkapkan, atau Kecacatan Kondisional. Mereka tidak mempertimbangkan versi tafsir keempat, Kecacatan Pilihan Strategis. Hasilnya, entah mereka sama sekali tidak dapat membuat prinsip kecacatan bekerja, atau bekerja tapi hanya di bawah kondisi khusus yang secara matematis abstrak, yang tidak sepenuhnya memiliki paradoks Zahavian. Selain itu, satu ciri penting tafsir Pilihan Strategis prinsip kecacatan adalah bahwa di SES, individu yang berkualitas tinggi dan individu berkualitas rendah memainkan strategi yang sama: “Tampililah secara jujur”. Para penyusun model awal berasumsi bahwa pejantan berkualitas tinggi memainkan strategi yang berbeda dengan pejantan berkualitas rendah, dan dengan demikian mengembangkan tampilan yang berbeda. Sebaliknya, Grafen mengasumsikan bahwa di SES, perbedaan antara pemberi sinyal yang berkualitas tinggi dan rendah terjadi karena mereka memainkan strategi yang sama. Perbedaan tampilan mereka muncul karena perbedaan kualitas mereka secara akurat disampaikan oleh aturan pemberian sinyal.

Kita selalu mengakui bahwa sinyal pun bisa saja merupakan kecacatan itu sendiri. Kita pahami selalu bahwa kecacatan ekstrem dapat berevolusi, terutama sebagai hasil seleksi seksual, *terlepas dari* fakta bahwa hal itu merupakan kecacatan. Bagian teori Zahavi yang membuat kita semua keberatan adalah gagasan bahwa sinyal mungkin didukung oleh seleksi justru *karena* dia merupakan kecacatan bagi si pemberi sinyal. Inilah yang tampaknya dibenahi oleh Alan Grafen.

Jika Grafen benar—dan saya pikir demikian—maka itu cukup penting bagi seluruh studi perilaku isyarat hewan. Bahkan mungkin diperlukan perubahan radikal dalam seluruh pandangan kita terhadap evolusi perilaku, perubahan radikal dalam pandangan kita terhadap banyak permasalahan yang dibahas dalam buku ini. Tampilan seksual hanyalah satu jenis tampilan saja. Teori Zahavi-Grafen, jika benar, akan menjungkirbalikkan gagasan para ahli biologi mengenai relasi antara para pesaing dari jenis kelamin yang sama, antara induk dan anak, antara musuh yang berbeda spesies. Menurut saya, prospek itu agak mengkhawatirkan karena itu berarti teori-teori yang paling liar gilanya tidak lagi dapat dikesampingkan dengan alasan akal sehat. Jika kita amati pejantan melakukan sesuatu yang benar-benar konyol, seperti berdiri di atas kepalanya, bukannya melarikan diri dari singa, bisa jadi dia melakukannya untuk pamer kepada betina. Atau bahkan mungkin dia sedang memamerkan diri kepada singa, “Saya hewan berkualitas tinggi, Anda akan membuang-buang waktu apabila mencoba menangkap saya.”

Namun, tak peduli menurut saya seberapa gilanya sesuatu, seleksi alam bisa memiliki gagasan lain. Hewan akan salto bolak-balik di depan sekelompok pemangsa jika risikonya justru lebih memperkuat tampilan ketimbang membahayakan si penampil. Bahaya itu sendiri-lah yang memberikan nilai bagi sikap tersebut. Tentu saja, seleksi alam tidak akan mendukung bahaya yang tak terbatas. Di titik di mana eksibisionisme menjadi sungguh bodoh, sanksi akan ada. Suatu tampilan yang berisiko atau mahal bisa saja kita anggap gila, tapi itu bukan urusan kita. Seleksi alam itu sendirilah yang berhak menilainya.



## BAB 10

# KAMU GARUK PUNGGUNGKU, AKU GARUK PUNGGUNGMU

Kita telah menelusuri interaksi parental, seksual, dan agresif antara mesin-mesin kelestarian dari spesies yang sama. Ada aspek-aspek mencolok dalam interaksi hewan yang tampaknya belum tercakup jelas dalam topik-topik di atas. Salah satunya adalah kecenderungan yang dimiliki begitu banyak hewan untuk hidup berkelompok. Kawan-an burung, gerombolan serangga, rombongan ikan dan paus, mamalia daratan yang berkerumun atau berburu secara berkelompok. Kelompok itu biasanya terdiri atas anggota-anggota satu spesies saja, tapi ada pengecualian. Zebra sering bergerombol bersama dengan gnu, dan kawan-an campuran burung berbagai spesies juga kadang ditemukan.

Manfaat yang dinyatakan dapat diraih individu egois dari hidup berkelompok sangat beragam. Saya tidak akan menjabarkan seluruhnya, tapi hanya akan menyebutkan beberapa saja. Sepanjang pembahasan tersebut, saya akan kembali ke contoh-contoh perilaku altruistik yang saya berikan dalam Bab 1 dan sudah saya janjikan untuk dijelaskan. Ini akan berujung pada pertimbangan tentang serangga sosial, yang tanpanya pembahasan altruisme hewan tidak akan lengkap. Akhirnya, dalam bab yang cukup beraneka ini, saya akan menyebutkan gagasan

penting tentang altruisme timbal-balik, prinsip "kamu garuk punggungku, aku garuk punggungmu".

Jika hewan hidup bersama-sama dalam kelompok, maka gen mereka mestinya mendapatkan lebih banyak manfaat dari kelompok itu ketimbang yang terlihat. Sekelompok hyena dapat menangkap mangsa yang jauh lebih besar ketimbang yang dapat dijatuhkan oleh hyena yang sendirian. Alhasil, meskipun berburu bersama artinya harus saling berbagi makanan, tiap individu egois diuntungkan. Mungkin itu alasan yang sama mengapa beberapa laba-laba bekerja sama membangun jaring komunal yang besar. Penguin kaisar menjaga panas tubuh dengan berkerumun rapat. Setiap penguin diuntungkan dengan memaparkan lebih sedikit permukaan tubuh kepada cuaca ketimbang yang dapat dilakukannya sendirian. Ikan yang berenang agak timpang di belakang ikan lain bisa mendapatkan keuntungan hidrodinamik dari turbulensi yang dihasilkan ikan di depannya. Itu bisa jadi sebagian alasan mengapa ikan berenang menggerombol. Trik terkait yang berkenaan dengan turbulensi udara dikenal baik oleh pembalap sepeda dan itu juga bisa menjelaskan burung-burung yang terbang dalam formasi V. Mungkin ada persaingan untuk menghindari posisi yang kurang menguntungkan di bagian kepala rombongan. Mungkin pula secara bergiliran burung-burung menempati posisi sebagai pemimpin yang enggan—sebentuk altruisme timbal-balik tertunda yang akan dibahas pada akhir bab ini.

Banyak hal yang dinyatakan sebagai manfaat hidup berkelompok terkait dengan upaya menghindari pemangsa. W.D. Hamilton merumuskan teori tersebut dengan elegan dalam makalah berjudul "Geometry for the Selfish Herd". Supaya tidak menyebabkan kesalahpahaman, saya harus menekankan bahwa "kawanan egois" (*selfish herd*) di situ berarti "kawanan individu-individu egois".

Sekali lagi kita mulai dengan "model" sederhana yang, meskipun abstrak, membantu kita untuk memahami dunia nyata. Misalkan suatu spesies hewan diburu oleh pemangsa yang cenderung selalu menyerang individu mangsa terdekat. Dari sudut pandang pemangsa, ini strategi yang masuk akal karena cenderung mengurangi pengeluaran energi. Dari sudut pandang mangsa, ada konsekuensi yang menarik. Itu artinya setiap individu mangsa akan terus berupaya menghindari tempat terdekat dari pemangsa. Jika dia dapat mendeteksi pemangsa dari kejauhan, dia akan sekadar lari. Namun, jika pemangsa cenderung muncul tiba-tiba tanpa ada peringatan, misalnya bersembunyi di balik rerumputan tinggi, tiap individu mangsa masih dapat mengambil

langkah untuk meminimalisir peluang berada di dekat pemangsa. Kita dapat membayangkan setiap individu mangsa dikelilingi "daerah berbahaya". Definisinya adalah daerah di mana titik mana pun lebih dekat dengan individu itu ketimbang setiap individu lain. Misalnya, jika individu mangsa berbaris dengan jarak teratur dalam formasi geometris yang teratur, domain berbahaya yang mengitari tiap individu (kecuali yang ada di pinggir) mungkin kurang-lebih berbentuk segi enam. Jika pemangsa kebetulan bersembunyi di segi enam berbahaya di sekitar individu A, kemungkinan A akan dimangsa. Individu di pinggir kawanannya sangat rentan, karena daerah berbahayanya bukanlah segi enam yang relatif kecil, melainkan mencakup wilayah luas di sisi yang terbuka.

Individu yang berakal sehat tentu akan berupaya agar daerah bahayanya tetap sekecil mungkin. Khususnya, dia akan berusaha menghindari dari posisi pinggir kawanannya. Jika dia menemukan dirinya di pinggir, dia akan mengambil langkah segera untuk bergerak ke tengah. Sayangnya, harus ada individu di pinggir, walau tidak ada yang ingin berada di sana! Akan ada migrasi tanpa henti dari pinggir agregasi menuju tengah. Jika sebelumnya longgar dan acak-acakan, kawanannya itu akan segera merapat erat sebagai akibat migrasi ke sisi dalam. Bahkan jika kita mengawali model kita tanpa kecenderungan agregasi tertentu sama sekali, dan mangsa tersebar secara acak, dorongan egois masing-masing individu adalah memperkecil daerah berbahayanya dengan mencoba memposisikan diri di antara individu-individu lain. Ini dengan cepat akan mengarah ke pembentukan kelompok yang berkerumun menjadi semakin padat.

Jelas, dalam kehidupan nyata, kecenderungan berkerumun itu akan dibatasi tekanan-tekanan yang saling berlawanan: kalau tidak, semua anggota kelompok akan saling tindih menjadi tumpukan yang menggelepar-gelepar. Tapi, tetap saja, model itu menarik karena menunjukkan kepada kita bahwa asumsi yang sangat sederhana pun dapat memprediksi pembentukan kelompok. Ada pula usul model-model lain yang lebih rumit. Namun, fakta bahwa model-model itu lebih realistis tidak mengurangi nilai model Hamilton yang lebih sederhana dalam membantu kita memikirkan masalah agregasi hewan.

Model kawanannya egois itu sendiri tak punya tempat untuk interaksi dan kerja sama. Tidak ada altruisme di situ, hanya eksploitasi egois oleh individu terhadap individu lainnya. Tapi dalam kehidupan nyata ada kasus-kasus di mana individu sepertinya mengambil langkah aktif untuk menjaga sesama anggota kelompoknya dari serangan pemangsa. Yang

muncul dalam benak saya adalah kicauan alarm burung. Kicauan itu jelas bertujuan sebagai sinyal alarm karena menyebabkan individu yang mendengarnya mengambil tindakan menyelamatkan diri. Tidak ada yang memperlihatkan bahwa si pengicau "berusaha memancing pemangsa" agar menjauh dari rekan-rekannya. Dia semata-mata memberitahu mereka akan keberadaan pemangsa—memperingatkan mereka. Tindakan mengeluarkan kicauan itu, setidaknya sepintas, tampak altruistik karena *efeknya* menarik perhatian pemangsa. Kita bisa menyimpulkan itu secara tidak langsung berdasarkan fakta yang sudah diemukan P.R. Marler. Kicauan itu secara fisik seolah dirancang agar sulit ditemukan sumbernya. Jika seorang teknisi akustik diminta untuk merancang bunyi yang sulit ditemukan sumbernya oleh pemangsa, dia akan menghasilkan sesuatu yang bunyinya mirip kicauan alarm burung-burung pengicau kecil. Nah, di alam, terbentuknya kicauan itu mestinya dihasilkan oleh seleksi alam, dan sekarang kita tahu artinya, yaitu sejumlah besar individu tewas lantaran isyarat alarm mereka tidak cukup sempurna. Jadi, sepertinya ada bahaya yang melekat pada pembunyian alarm. Teori gen egois harus menggagas keuntungan pembunyian alarm yang meyakinkan, yang cukup besar untuk menandingi bahayanya.

Sesungguhnya itu tidaklah sulit. Kicauan burung sebagai tanda bahaya sering dianggap "masalah" bagi teori Darwin sehingga memikirkan penjelasannya menjadi semacam lomba. Alhasil, sekarang kita memiliki begitu banyak penjelasan yang bagus sehingga sulit untuk mengingat apa yang diributkan pada awalnya. Jelas, jika ada kemungkinan bahwa kawanan itu berisi sejumlah kerabat dekat, gen untuk memberikan tanda peringatan akan menyebar di dalam lumbung gen karena ada peluang bagus bahwa gen itu ada di dalam tubuh beberapa individu yang selamat. Itu berlaku bahkan jika si pemberi tanda membayar mahal atas altruismenya dengan mengalihkan perhatian pemangsa kepada dirinya sendiri.

Jika Anda tidak puas dengan gagasan seleksi kerabat itu, ada banyak teori lain untuk dipilih. Ada banyak cara di mana si pemberi tanda bisa mendapatkan keuntungan diri setelah memperingatkan teman-temannya. Trivers menjabarkan lima gagasan bagus, tapi saya rasa dua gagasan saya berikut lebih meyakinkan.

Yang pertama saya sebut teori *cave* [kavé], dari bahasa Latin untuk "berhati-hatilah" (*beware*), yang sampai sekarang masih digunakan anak sekolah sebagai peringatan akan adanya otoritas yang mendekat.



Teori ini cocok untuk burung yang menyamar dengan mendekam kaku di semak-semak saat bahaya mengancam. Misalkan kawanannya burung seperti itu sedang mencari makan di ladang. Elang terlihat di kejauhan. Elang itu belum melihat kawanannya itu dan tidak terbang langsung menuju mereka. Tapi mata elang yang tajam bisa menemukan kawanannya burung dan elang akan melesat untuk menyerang. Misalkan satu anggota kawanannya melihat si elang sementara yang lainnya belum. Si individu bermata tajam dapat segera diam dan tiarap di rerumputan. Namun, itu hampir tak akan ada gunanya karena kawanannya masih ke sana-kemari dengan ribut dan mencolok. Siapa pun di antara mereka bisa menarik perhatian elang dan membahayakan seluruh kawanannya. Dari sudut pandang yang murni egois, kebijakan terbaik untuk individu yang pertama kali melihat elang adalah memberi peringatan kepada anggota kawanannya agar mereka tidak berisik sehingga mengurangi peluang secara tak sengaja menarik minat pemangsa untuk mendekat.

Teori lain yang ingin saya sebutkan bisa disebut teori "jangan pernah meninggalkan barisan". Yang satu ini cocok untuk spesies burung yang terbang menghindari kala pemangsa mendekat, mungkin untuk berlindung di pohon. Sekali lagi, bayangkan satu individu dalam kawanannya burung yang sedang mencari makan melihat pemangsa. Apa yang harus dia lakukan? Dia bersembunyi sendiri tanpa memperingatkan rekan-rekannya. Tapi dengan demikian dia akan menjadi sendirian, tak lagi menjadi bagian kawanannya yang relatif anonim tapi individu yang sendirian. Elang sesungguhnya diketahui akan menyerang merpati yang sendirian, tapi jika tidak pun secara teori ada banyak alasan untuk percaya bahwa meninggalkan barisan adalah tindakan bunuh diri. Bahkan jika kawanannya si burung akhirnya mengikuti langkahnya, individu yang pertama kali terbang untuk bersembunyi memperbesar daerah berbahayanya. Entah teori Hamilton benar atau salah, pasti ada beberapa keuntungan penting yang dicapai dalam hidup berkelompok, jika tidak burung-burung itu tidak akan melakukannya. Apa pun keuntungan itu, individu yang meninggalkan kawanannya setidaknya akan kehilangan keuntungan tersebut. Jadi, jika sebaiknya tidak meninggalkan kawanannya, apa yang harus dilakukan oleh burung yang awas? Mungkin dia cuma harus berlaku seolah tidak ada yang terjadi dan bergantung ke perlindungan yang diberikan oleh kelompoknya. Namun itu juga berisiko besar. Si burung tetap berada di tempat terbuka, sangat rentan. Jauh lebih aman berada di atas pohon. Kebijakan terbaik memang terbang bersembunyi di atas pohon, *tapi pastikan kawanannya juga*

*mengikutinya*. Dengan begitu, si burung tidak akan sendirian dan tidak akan kehilangan keuntungan yang didapat dari berkelompok. Sekali lagi, membunyikan tanda peringatan terlihat sebagai keuntungan yang murni egois. E.L. Charnov dan J.R. Krebs telah mengusulkan teori serupa di mana mereka bahkan menggunakan kata "manipulasi" untuk menggambarkan apa yang dilakukan burung pemberi peringatan terhadap seluruh kawanannya. Jauh sekali dari altruisme yang murni dan tak berkepentingan!

Teori ini mungkin tampak tidak sesuai dengan pernyataan bahwa individu yang memberikan peringatan membahayakan dirinya. Sesungguhnya memang tidak sesuai. Dia akan lebih membahayakan dirinya justru jika tidak memberikan peringatan. Beberapa individu tewas karena memberikan peringatan, terutama yang bunyi peringatannya dengan mudah ditemukan pemangsa. Individu-individu lain tewas karena mereka tidak memberikan peringatan sama sekali. Teori *cave* dan teori "jangan pernah meninggalkan barisan" hanya dua dari banyak cara untuk menjelaskan mengapa.

Bagaimana dengan lentingan gazele yang saya sebutkan dalam Bab 1, suatu sikap membahayakan diri altruistik yang membuat Ardrey menyatakan dengan tegas bahwa penjelasannya hanyalah seleksi kelompok? Itu tantangan sulit yang harus dihadapi teori gen egois. Panggilan peringatan burung memang ampuh, tapi jelas dirancang untuk tidak mencolok dan sewaspada mungkin. Lentingan gazele tidak demikian. Lentingan itu begitu mencolok sehingga justru memprovokasi. Seolah-olah gazele sengaja mengundang perhatian pemangsa, bahkan menggoda pemangsa. Pengamatan itu memunculkan teori yang sangat berani. Teori ini awalnya diajukan oleh N. Smythe tapi, didorong ke kesimpulan logisnya, jadi mirip teori A. Zahavi.

Teori Zahavi dapat dikemukakan sebagai berikut. Bagian penting dalam pemikiran lateral adalah gagasan bahwa lentingan itu bukanlah sinyal tanda bahaya untuk gazele lain, melainkan sungguh-sungguh ditujukan kepada pemangsa. Perilaku itu diperhatikan oleh gazele lain dan mempengaruhi perilaku mereka, tapi sifatnya kebetulan. Yang paling utama, lentingan itu adalah sinyal untuk pemangsa. Kira-kira artinya begini, "Lihatlah betapa tinggi lompatan saya, saya jelas-jelas bugar dan sehat. Anda tidak bisa menangkap saya. Lebih baik Anda menangkap gazele lainnya yang tidak melompat begitu tinggi." Dalam istilah yang tak terlalu antropomorfik, gen untuk perilaku melompat tinggi secara mencolok tidak mungkin dimakan oleh pemangsa karena

pemangsa cenderung memilih mangsa yang terlihat mudah ditangkap. Banyak predator mamalia khususnya diketahui membidik mangsa yang tua dan tidak sehat. Individu yang melenting tinggi menampilkan, secara berlebihan, bahwa dia tidak tua ataupun tak sehat. Menurut teori, tampilan itu jauh dari altruisme. Malah justru egois, karena membujuk pemangsa untuk mengejar individu lain. Dengan demikian, ada lomba melenting paling tinggi supaya pemangsa memilih yang menjadi pecundang.

Contoh lain yang saya katakan akan sebutkan lagi adalah lebah yang menyengat perampas madu, tapi dalam prosesnya sembari membunuh dirinya sendiri. Lebah madu adalah satu contoh serangga yang sangat *sosial*. Lainnya adalah tawon, semut, dan rayap. Saya ingin membahas serangga sosial secara umum, tidak hanya lebah yang bunuh diri. Sepak terjang serangga sosial sudah terkenal, khususnya pencapaian mereka yang mengagumkan dalam hal kerja sama dan altruisme yang terlihat. Misi bunuh diri dengan menyengat melambangkan pengorbanan diri yang luar biasa. Di spesies semut madu ada kasta pekerja dengan abdomen yang membengkak parah penuh makanan. Fungsi hidupnya hanyalah untuk menggantung tak bergerak di langit-langit seperti lampu, digunakan sebagai "penyimpanan makanan" oleh semut pekerja lain. Dalam arti manusiawi, mereka tidak hidup sebagai individu sama sekali; individualitas mereka ditundukkan untuk kesejahteraan populasi. Masyarakat semut, lebah, atau rayap mencapai semacam individualitas di tingkat yang lebih tinggi. Makanan dibagikan sedemikian rupa sehingga bisa dikatakan ada perut masyarakat. Informasi dibagikan secara sangat efisien oleh sinyal kimia dan "tarian" lebah yang terkenal. Seluruh komunitas berperilaku seakan-akan sebagai satu unit dengan sistem saraf dan organ indrawi tersendiri. Penyusup asing dikenali dan diusir dengan sesuatu yang menyerupai sistem reaksi kekebalan tubuh yang selektif. Suhu yang agak tinggi di dalam sarang lebah dipertahankan dengan ketat, hampir sama persis seperti tubuh manusia, walaupun individu lebah bukanlah hewan berdarah panas. Akhirnya dan yang paling penting, analogi ini meluas ke ranah reproduksi. Mayoritas individu dalam koloni serangga sosial adalah pekerja mandul. Lini nutfah (*germ line*)—garis kesinambungan keabadian gen—mengalir melalui tubuh-tubuh minoritas individu reproduktif. Analoginya adalah sel-sel reproduktif dalam testis dan ovarium kita. Para pekerja mandul sepadan dengan sel hati, otot, dan saraf kita.

Perilaku bunuh diri, kerja sama antarpekerja, dan bentuk altruisme lainnya tidaklah terlalu mengherankan begitu kita menerima kenyataan bahwa mereka mandul. Tubuh hewan normal dimanipulasi untuk menjamin kelangsungan hidup gennya melalui keturunan dan melalui pengasuhan individu lain yang mengandung gen yang sama. Bunuh diri dalam kepentingan untuk melestarikan keberadaan individu lain tidak cocok dengan kapasitas untuk menghasilkan keturunan sendiri. Oleh karena itu, pengorbanan dengan jalan bunuh diri jarang berevolusi. Tapi lebah pekerja tidak pernah memproduksi keturunan sendiri. Semua upayanya diarahkan untuk melestarikan gen dengan merawat kerabat selain keturunannya sendiri. Kematian lebah pekerja steril tidak lebih penting bagi gennya daripada gugurnya daun-daun pada musim gugur bagi kelestarian gen pohon.

Ada godaan untuk mengaitkan sesuatu yang mistis ke serangga sosial. Tapi sesungguhnya tidak ada perlunya. Yang terpenting bagi kita adalah mencermati perincian bagaimana teori gen egois menjelaskan serangga sosial, dan khususnya bagaimana teori itu menjelaskan asal-usul evolusi fenomena luar biasa kemandulan pekerja, yang memunculkan banyak hal.

Satu koloni serangga sosial adalah keluarga besar, biasanya semua anggotanya keturunan induk yang sama. Para pekerja, yang jarang atau tidak pernah bereproduksi, sering dibagi menjadi beberapa kasta yang berbeda, meliputi pekerja kecil, pekerja besar, prajurit, dan kasta yang sangat khusus seperti kantung madu. Betina yang bereproduksi disebut ratu. Pejantan yang bereproduksi kadang-kadang disebut pejantan saja, atau raja. Dalam masyarakat serangga sosial yang lebih maju, kasta yang bereproduksi tidak pernah bekerja kecuali untuk berbiak. Mereka bergantung kepada para pekerja untuk mendapat makanan dan perlindungan, sementara para pekerja bertanggungjawab untuk menjaga anak-anak mereka. Di beberapa spesies semut dan rayap, sang ratu membengkak menjadi pabrik telur raksasa, hampir tak dapat dikenali sebagai serangga sama sekali; berukuran ratusan kali pekerja dan hampir tak mampu bergerak. Dia terus-menerus diurus oleh para pekerja yang merawatnya, memberi makan, dan mengangkut telurnya tanpa henti ke tempat perawatan komunal. Jika sang ratu yang besar itu harus pindah dari sel takhtanya, dia menaiki punggung satu skuadron para pekerja yang bersusah-payah.

Di Bab 7 saya memperkenalkan perbedaan antara pengandungan dan pengasuhan. Saya mengatakan bahwa strategi campuran, yang

menggabungkan keduanya, biasanya akan berkembang. Dalam Bab 5 kita melihat bahwa campuran strategi evolusi yang stabil dapat menjadi dua jenis umum. Entah setiap individu dalam populasi dapat berperilaku dengan cara campuran sehingga mereka biasanya mencapai campuran seimbang antara pengandungan dan pengasuhan; atau populasi terbagi menjadi dua jenis individu, contohnya ketika kita menggambarkan keseimbangan antara elang dan merpati. Nah, secara teoretis mungkin saja keseimbangan evolusi stabil antara pengandungan dan pengasuhan dicapai dengan cara yang terakhir: populasi dapat terbagi menjadi pengandung dan pengasuh. Namun itu hanya bisa stabil dalam evolusi jika pengasuh adalah kerabat dekat individu yang diasuh, setidaknya hampir sama dekatnya dengan anak-anak sendiri—jika mereka punya. Meskipun secara teoretis mungkin saja evolusi untuk mengarah ke sana, tampaknya hanya di serangga sosial-lah hal itu benar-benar terjadi.<sup>1</sup>

Individu-individu serangga sosial dibagi menjadi dua kelas utama, pengandung dan pengasuh. Pengandung adalah pejantan dan betina yang bereproduksi. Para pengasuh adalah para pekerja—pejantan dan betina yang tidak subur di rayap serta betina yang tidak subur di semua serangga sosial lain. Kedua jenis kelas itu melakukan pekerjaan mereka secara lebih efisien karena mereka tidak harus mengurus pekerjaan lain. Tapi yang dimaksud efisien itu dari sudut pandang siapa? Pertanyaan yang akan dilemparkan pada teori Darwin adalah teriakan yang itu-itu saja: "Apa untungnya bagi para pekerja?"

Beberapa orang telah menjawab, "Tidak ada." Mereka merasa bahwa ratu mendapatkan apa yang dia mau, memanipulasi para pekerja dengan cara-cara kimiawi untuk tujuan egoisnya, membuat mereka merawat keturunannya. Ini adalah satu versi teori "manipulasi parental" ala Alexander yang kita bahas dalam Bab 8. Gagasan sebaliknya adalah bahwa pekerja "membiakkan" kelas yang bereproduksi, memanipulasi mereka untuk meningkatkan produktivitas dalam rangka menyebarkan replika gen pekerja. Yang pasti, mesin kelestarian yang dihasilkan ratu bukanlah keturunan pekerja, tapi mereka tetap berkerabat dekat. Hamilton-lah yang dengan brilian menyadari bahwa, setidaknya di semut, lebah, dan tawon, para pekerja sebenarnya mungkin berkerabat lebih dekat dengan keturunan daripada si ratu sendiri. Ini membawa Hamilton, diikuti Trivers dan Hare, ke salah satu kemenangan teori gen egois yang paling spektakuler. Argumennya adalah seperti di bawah.

Serangga dari kelompok yang dikenal sebagai Hymenoptera, termasuk semut, lebah, dan tawon, memiliki sistem penentuan jenis

kelamin yang sangat aneh. Rayap tidak termasuk dalam kelompok ini, dan tidak memiliki keunikan tersebut. Sarang Hymenoptera biasanya hanya memiliki satu ratu. Ratu terbang untuk kawin sekali saja saat masih muda dan menyimpan sperma di dalam tubuhnya sepanjang hidupnya—sepuluh tahun atau bahkan lebih lama. Ratu membagikan sperma ke telur-telurnya selama bertahun-tahun, memungkinkan telurnya dibuahi begitu keluar melalui saluran indung telur. Tapi tidak semua telur dibuahi. Yang tidak dibuahi berkembang menjadi pejantan. Dengan demikian, pejantan tidak memiliki ayah, sel tubuhnya hanya berisi satu set kromosom (yang semua diperoleh dari ibunya) bukan satu set ganda (satu dari ayah dan satu dari ibu) seperti pada kita, manusia. Terkait analogi dalam Bab 3, satu Hymenoptera jantan hanya memiliki satu salinan setiap "volume" di setiap selnya, bukan dua.

Hymenoptera betina, di sisi lain, normal karena dia memiliki ayah dan set kromosom ganda seperti biasa di setiap sel tubuhnya. Apakah dia berkembang menjadi pekerja atau ratu tidak tergantung gen, tapi tergantung bagaimana dia dibesarkan. Artinya, setiap betina memiliki satu set lengkap gen yang membuatnya bisa menjadi ratu, dan satu set lengkap gen yang membuatnya menjadi pekerja (atau, tepatnya, set lengkap gen yang menentukan setiap kasta, entah pekerja, tentara, dll). Seperangkat gen mana yang "diaktifkan" tergantung bagaimana dia dipelihara, khususnya terkait makanan yang diterimanya.

Meskipun ada banyak komplikasi, beginilah pada dasarnya keadaannya. Kita tidak tahu mengapa sistem reproduksi seksual yang luar biasa itu berevolusi. Tidak diragukan lagi ada alasan yang bagus, tapi untuk saat ini kita harus memperlakukannya sebagai fakta yang menarik tentang Hymenoptera. Apa pun alasan keanehan itu, sistem itu mengacaukan aturan yang rapi di Bab 6, aturan untuk menghitung derajat kekerabatan. Ini berarti sperma dari satu pejantan semuanya persis sama, tak seperti sperma manusia yang pasti tak seragam. Pejantan Hymenoptera hanya memiliki seperangkat tunggal gen di setiap sel tubuhnya, bukan set ganda. Oleh karena itu, setiap sperma mestinya menerima sampel set utuh gen, bukan 50 persen. Dengan demikian, semua sperma serangga sosial jantan identik. Sekarang mari kita coba menghitung derajat kekerabatan antara ibu dan anak. Jika pejantan diketahui memiliki gen *A*, berapa peluang ibunya juga memiliki gen *A*? Jawabannya mesti 100 persen karena pejantan tak punya ayah dan memperoleh semua gen dari ibunya. Namun, misalkan ratu diketahui memiliki gen *B*. Peluang bahwa anak jantannya juga memiliki

gen itu hanya 50 persen karena dia hanya memiliki setengah gen si ibu. Kedengarannya seperti kontradiksi, tapi bukan. Pejantan mendapatkan *semua* gennya dari ibunya, tapi sang ibu hanya memberikan *setengah* gennya kepada anak. Solusi untuk hal yang tampak paradoks itu terletak di fakta bahwa pejantan memiliki hanya setengah jumlah gen yang biasanya. Tidak perlu pusing memikirkan apakah indeks kekerabatan "yang sesungguhnya" adalah  $\frac{1}{2}$  atau 1. Indeks itu hanya ukuran buatan manusia, dan jika menyulitkan dalam kasus-kasus tertentu, kita bisa meninggalkannya dan kembali ke prinsip-prinsip dasar. Dari sudut pandang gen A di tubuh ratu, peluang gen itu juga dimiliki oleh anak jantan adalah  $\frac{1}{2}$ , begitu pula peluang anak betina. Maka dari sudut pandang ratu, keturunannya—putra maupun putri—berderajat kekerabatan dengan dirinya sebagaimana anak-anak manusia dengan ibu mereka.

Antara saudari Hymenoptera, faktanya menjadi lebih menarik. Dua betina yang bersaudara kandung tidak hanya berbagi ayah yang sama: dua sperma yang membuahkan mereka adalah identik dalam setiap gen. Maka mereka setara dengan kembar identik sehubungan dengan gen ayah mereka. Jika salah satu saudari memiliki gen A, pasti dia mendapatkannya dari ayah atau ibunya. Jika dia mendapatkannya dari ibunya, maka ada kemungkinan 50 persen bahwa saudarinya juga memiliki gen A. Tapi jika dia mendapatkan gen A dari ayahnya, peluang saudarinya juga memiliki gen A adalah 100 persen. Oleh karena itu, derajat kekerabatan antarsaudari kandung pada Hymenoptera bukanlah  $\frac{1}{2}$  seperti pada hewan seksual biasanya, melainkan  $\frac{3}{4}$ .

Dengan demikian Hymenoptera betina lebih berkerabat dekat dengan saudarinya daripada dengan keturunannya, baik pejantan maupun betina.<sup>2</sup> Sebagaimana yang disadari Hamilton (meskipun dia tidak menyatakannya dengan cara yang sama), bisa jadi itu membuat betina cenderung memanfaatkan ibunya sendiri sebagai mesin yang efisien untuk membuat saudari. Gen untuk membuat saudari mereplikasi diri lebih cepat daripada gen untuk membuat keturunan secara langsung. Itulah mengapa kemandulan pekerja berevolusi. Mungkin bukan suatu kebetulan bahwa sifat sosial yang sesungguhnya, dengan kemandulan pekerja, tampaknya berevolusi tak kurang daripada sebelas kali *secara terpisah* di Hymenoptera, sedangkan di seluruh kingdom Animalia selain Hymenoptera hanya sekali, yaitu di rayap.

Namun ada yang mesti diperhatikan. Apabila para pekerja berhasil mengembangkan ibu mereka sebagai mesin penghasil saudari,

entah bagaimana mereka mesti mengekang kecenderungan alamiah sang ratu untuk memberi mereka jumlah saudara jantan yang sama. Dari sudut pandang pekerja, peluang saudara jantan mengandung gen pekerja betina hanya  $\frac{1}{4}$ . Oleh karena itu, jika ratu diizinkan untuk menghasilkan keturunan pejantan dan betina dalam proporsi yang sama, peternakan itu tidak akan memberi keuntungan bagi para pekerja. Mereka tidak akan memaksimalkan penyebaran gen mereka yang berharga.

Trivers dan Hare menyadari bahwa pekerja pasti berusaha melencengkan rasio jenis kelamin agar condong ke betina. Trivers dan Hare mengambil perhitungan Fisher tentang rasio jenis kelamin optimal (yang kita lihat dalam bab sebelumnya) dan menggarapnya kembali khusus untuk kasus Hymenoptera. Ternyata rasio stabil bagi investasi ibu adalah, seperti biasa, 1:1. Namun, rasio stabil bagi saudara betina adalah 3:1 (3 betina untuk tiap 1 pejantan). Jika Anda Hymenoptera betina, cara yang paling efisien bagi Anda untuk menyebarkan gen adalah dengan tidak melahirkan keturunan sendiri dan membuat ibu Anda melahirkan saudara betina dan jantan reproduktif dalam rasio 3:1. Tapi jika *harus* memiliki keturunan sendiri, Anda dapat menguntungkan gen Anda sebaik-baiknya dengan memiliki putra dan putri yang reproduktif dalam proporsi yang sama.

Sebagaimana yang telah kita lihat, perbedaan antara ratu dan pekerja bukanlah perbedaan genetis. Dalam hal gen, embrio betina bisa ditakdirkan untuk menjadi pekerja, yang "menginginkan" rasio jenis kelamin 3:1, atau menjadi ratu, yang "menginginkan" rasio 1:1. Jadi, apa artinya "menginginkan"? Artinya, gen yang mendapati dirinya di dalam tubuh ratu dapat menyebarkan diri sebaik-baiknya jika tubuh itu berinvestasi secara setara pada putra dan putri yang reproduktif. Tapi gen yang sama yang menemukan dirinya di dalam tubuh pekerja dapat menyebarkan diri sebaik-baiknya dengan membuat induknya memiliki lebih banyak anak betina ketimbang jantan. Sungguh tidak ada paradoks di situ. Gen harus mengambil keuntungan terbaik dari posisi yang kebetulan ada. Jika dia mendapati dirinya dalam posisi untuk mempengaruhi perkembangan tubuh yang ditakdirkan menjadi ratu, strategi optimalnya untuk memanfaatkan kendali itu adalah satu hal. Jika dia mendapati dirinya dalam posisi untuk mempengaruhi bagaimana tubuh pekerja berkembang, strategi optimalnya untuk memanfaatkan kendali itu adalah hal lain.



Ini berarti ada konflik kepentingan dalam pembiakan. Ratu "berusaha" berinvestasi secara merata di pejantan dan betina; pekerja berusaha menggeser rasio reproduksi hingga menjadi tiga betina untuk satu pejantan. Jika penggambaran pekerja sebagai pembudidaya dan ratu sebagai betina petelur itu benar, dapat diduga bahwa pekerja akan berhasil meraih rasio 3:1. Jika tidak, jika ratu betul-betul sesuai namanya dan para pekerja adalah budak serta bawahan yang patuh dalam melaksanakan tugas pengasuhan, kita bisa menduga akan hasil rasio 1:1 yang "disukai" ratu. Lantas siapa pemenang kasus khusus persaingan antargenerasi itu? Persoalan ini dapat diuji dan itulah yang dilakukan oleh Trivers serta Hare, di sejumlah besar spesies semut.

Rasio jenis kelamin yang dipersoalkan adalah rasio pejantan banding betina yang reproduktif. Inilah makhluk-makhluk bersayap besar yang muncul dari sarang semut dalam letupan berkala untuk terbang dan kawin, dan setelahnya sang ratu muda mungkin berusaha mendirikan koloni baru. Makhluk-makhluk bersayap itulah yang harus dihitung untuk mendapatkan perkiraan rasio jenis kelamin. Di banyak spesies, pejantan dan betina yang reproduktif sangat berbeda ukurannya. Ini mempersulit perhitungan, karena seperti yang kita lihat dalam bab sebelumnya, perhitungan Fisher tentang rasio jenis kelamin optimal berlaku bukan di *jumlah* pejantan dan betina, melainkan *kuantitas investasi* di pejantan dan betina. Trivers dan Hare mempertimbangkan itu dengan memberi pembobotan. Mereka mengambil 20 spesies semut dan menghitung rasio jenis kelamin sehubungan dengan investasi ke individu yang bereproduksi. Yang mereka temukan adalah kecocokan meyakinkan yang mendekati rasio betina banding pejantan sebesar 3:1. Artinya itu sesuai dengan apa yang diprediksi teori bahwa para pekerjalah yang menjalankan segalanya untuk keuntungan mereka sendiri.<sup>3</sup>

Tampaknya, di semut yang diamati, konflik kepentingan "dimenangkan" para pekerja. Itu tidak mengherankan karena tubuh pekerja, sebagai para pengasuh, praktis lebih kuat daripada tubuh ratu. Gen yang berusaha memanipulasi dunia melalui tubuh ratu dikalahkan oleh gen yang memanipulasi dunia melalui tubuh pekerja. Mungkin menarik bila kita bisa mencari keadaan khusus di mana kita bisa berharap ratu memiliki kekuatan praktis lebih besar daripada pekerja. Trivers dan Hare menyadari bahwa ada satu keadaan yang dapat digunakan sebagai uji kritis terhadap teori itu.

Keadaan yang dimaksud muncul dari fakta bahwa ada beberapa spesies semut yang melakukan perbudakan. Para pekerja spesies semut pemilik budak tidak bekerja sama sekali atau tidak becus kerjanya. Yang mereka lakukan dengan baik adalah menangkap budak. Peperangan yang sesungguhnya di mana dua pasukan berjumlah besar bertempur hingga tewas hanya dikenal di manusia dan serangga sosial. Di banyak spesies semut, kasta khusus pekerja, yang dikenal sebagai prajurit, memiliki rahang besar yang tangguh. Mereka mencurahkan waktunya untuk berjuang demi koloni melawan tentara semut lainnya. Penangkapan budak adalah upaya perang semacam itu. Para prajurit menyerang sarang semut spesies lain, mencoba membunuh para pekerja atau prajurit yang bertahan, dan membawa pergi telur muda yang belum menetas. Telur-telur itu kemudian menetas di sarang para penculik. Mereka tidak "menyadari" bahwa mereka budak dan kemudian mulai bekerja sesuai program saraf bawaannya, melakukan semua tugas yang seharusnya mereka lakukan di sarang sendiri. Para pekerja atau prajurit penangkap budak lantas terus berekspedisi mencari budak sementara budak-budak mereka tinggal di sarang dan menjalankan urusan sehari-hari di dalam sarang semut; membersihkan, mencari makan, dan merawat keturunan.

Budak-budak itu tentu tak menyadari fakta bahwa mereka tidak berkerabat dengan ratu dan anak yang mereka asuh. Tanpa sadar, mereka membesarkan prajurit baru calon penangkap budak. Tidak diragukan lagi bahwa seleksi alam, yang mempengaruhi gen spesies budak, cenderung mendukung adaptasi antiperbudakan. Namun, adaptasi itu tidak sepenuhnya efektif karena perbudakan adalah fenomena yang tersebar luas.

Konsekuensi perbudakan yang menarik dari sudut pandang kita sekarang adalah berikut ini: ratu spesies pemilik budak kini berada dalam posisi untuk membelokkan rasio jenis kelamin ke arah yang dia "sukai". Ini karena anak-anaknya yang sesungguhnya, para penangkap budak, praktisnya tidak lagi menguasai pengasuhan. Justru para budaklah yang memegang kendali. Budak-budak "mengira" bahwa mereka mengasuh saudara kandung mereka dan mungkin melakukan apa pun *yang selayaknya di sarang mereka sendiri* untuk mencapai rasio yang 3:1 yang dikehendaki untuk jenis kelamin saudara kandung. Tapi ratu spesies penakluk budak mampu menanggulanginya dengan langkah tandingan, dan tidak ada seleksi yang beroperasi pada budak

untuk menetralkan langkah tandingan ini karena budak sama sekali tidak berkerabat dengan keturunan yang ada.

Misalnya, andaikan ratu "berusaha" menyamakan telur pejantan dengan membuatnya berbau seperti telur berisi betina. Seleksi alam biasanya akan mendukung kecenderungan pekerja untuk "mengenal" penyamaran itu. Kita bisa membayangkan pertempuran evolusi di mana ratu terus "mengubah kode", sementara pekerja "memecahkan kode". Pertempuran akan dimenangkan oleh siapa pun yang berhasil menurunkan lebih banyak gennya ke generasi berikutnya, melalui tubuh individu reproduktif. Ini biasanya pekerja, seperti yang telah kita lihat. Tapi ketika ratu *penakluk budak* mengubah kode, para budak tidak dapat mengembangkan kemampuan untuk memecahkan kode itu karena gen di dalam budak-budak "untuk memecahkan kode" tidak berada di dalam tubuh individu reproduktif, sehingga tidak akan diteruskan. Individu reproduktif merupakan anggota spesies penakluk budak, dan kerabat ratu tapi bukan kerabat budak. Jika gen budak dapat sampai ke individu reproduktif pun, itu adalah di individu reproduktif yang muncul dari sarang asal, di mana mereka diculik. Jadi para budak akan sibuk memecahkan kode yang salah! Walhasil ratu penakluk budak dengan bebas dapat mengubah kode, tanpa ada bahaya bahwa gen untuk memecahkan kode akan disebar ke generasi berikutnya.

Hasil argumen yang rumit ini adalah bahwa kita bisa menduga bahwa di spesies penakluk budak rasio investasi individu reproduktif dari kedua jenis kelamin mestinya mendekati 1:1, bukan 3:1. Di spesies itu, ratu akhirnya dapat melakukan apa yang dia mau. Inilah yang ditemukan Trivers dan Hare, meski mereka hanya mengamati dua spesies semut penangkap budak.

Harus saya tekankan bahwa saya mengisahkannya dengan cara yang diidealisasikan. Kehidupan nyata tidak serapi dan selurus itu. Misalnya, spesies serangga sosial yang paling kita kenal, yaitu lebah madu, sepertinya melakukan hal yang sepenuhnya "salah". Ada surplus investasi besar ke pejantan ketimbang ratu—sesuatu yang tampak tidak masuk akal, baik dari sudut pandang pekerja ataupun ratu. Hamilton telah menawarkan kemungkinan solusi untuk teka-teki itu. Dia menunjukkan bahwa bila ratu lebah meninggalkan sarang, ratu pergi dengan segerombolan besar pekerja yang bertugas membantunya memulai koloni baru. Para pekerja meninggalkan sarang induk sehingga biaya pembuatan mereka harus diperhitungkan sebagai bagian biaya reproduksi: untuk setiap ratu yang pergi, ada banyak *tambahan* pekerja

yang harus dihasilkan. Investasi ke para pekerja tambahan itu harus dihitung sebagai bagian investasi ke betina yang reproduktif. Para pekerja tambahan tersebut harus diseimbangkan dengan pejantan ketika rasio jenis kelamin dihitung. Jadi, ini bukan kesulitan serius bagi teori tersebut.

Hal lain yang lebih mengganggu cara kerja teori yang elegan tersebut adalah fakta bahwa di beberapa spesies, ratu muda kawin dengan banyak pejantan, bukan cuma satu. Ini berarti derajat kekerabatan rata-rata antara anak-anak betinanya kurang dari  $\frac{3}{4}$ , dan bahkan bisa mendekati  $\frac{1}{4}$  dalam kasus yang ekstrem. Memang menggoda untuk memandangnya sebagai serangan licik oleh ratu terhadap pekerja, tapi itu kurang logis. Secara kebetulan, ini bisa menunjukkan bahwa pekerja harus mendampingi ratu saat terbang untuk kawin, guna mencegahnya kawin lebih daripada sekali. Namun itu tidak akan membantu gen para pekerja itu sendiri—tapi gen untuk generasi pekerja yang akan datang. Tidak ada semangat serikat buruh di antara para pekerja sebagai satu kasta. Yang "dipedulikan" masing-masing cuma gen pribadi. Pekerja mungkin "mau" mendampingi ibunya sendiri, tapi dia tidak memiliki kesempatan karena belum dikandung. Ratu muda yang terbang untuk kawin merupakan saudara perempuan generasi pekerja saat ini, bukan ibunya. Oleh karena itu, mereka berada di pihak *ratu*, bukan di pihak generasi pekerja berikutnya, yang hanyalah keponakan mereka. Kepala saya mulai berputar, sudah waktunya kita akhiri topik ini!

Saya telah menggunakan analogi peternakan untuk pekerja Hymenoptera. Peternakan itu adalah peternakan gen. Para pekerja menggunakan ibu mereka sebagai produsen salinan gen mereka yang lebih efisien ketimbang diri mereka sendiri. Gen-gen itu keluar dari jalur produksi dalam bentuk paket yang disebut individu reproduktif. Analogi peternakan ini jangan dikelirukan dengan arti beternak yang lain bagi serangga sosial. Seperti manusia sesudahnya, serangga sosial menemukan bahwa membudidayakan pangan secara menetap lebih efisien daripada berburu dan mengumpulkan makanan.

Misalnya, beberapa spesies semut di Amerika dan, secara terpisah, rayap di Afrika membudidayakan "kebun jamur". Yang paling dikenal adalah yang disebut semut payung dari Amerika Selatan. Koloni-koloni semut payung dengan lebih daripada dua juta individu telah ditemukan. Sarang mereka berupa kompleks besar terowongan dan bangsal yang menyebar di bawah tanah, turun hingga kedalaman sepuluh meter atau lebih, yang dibuat dengan menggali sebanyak 40 ton tanah. Ruang-

ruang bawah tanah mereka berisi kebun jamur. Semut-semut itu sengaja menabur jamur dari spesies tertentu di lapisan kompos khusus yang mereka persiapkan dengan mengunyah daun menjadi remah-remah. Bukannya mencari makanan yang bisa dimakan langsung, para pekerja mencari daun untuk membuat kompos. "Nafsu makan" koloni semut payung akan daun sungguh luar biasa. Ini membuat mereka menjadi hama besar, padahal daun itu bukan makanan untuk diri mereka sendiri melainkan untuk jamur. Semut akhirnya memanen dan memakan jamur, serta memberikannya untuk keturunan mereka. Jamur lebih efisien menguraikan serpihan daun ketimbang perut semut sehingga semut diuntungkan dengan pengaturan seperti itu. Ada kemungkinan bahwa jamur juga diuntungkan walaupun dipanen: semut mengembangbiakkan jamur secara lebih efisien daripada mekanisme penyebaran spora jamur itu sendiri. Selain itu, semut "menyiangi" kebun jamur, menjaganya dari spesies jamur asing. Karena pesaingnya disingkirkan, jamur peliharaan semut diuntungkan. Dapat dikatakan ada semacam hubungan altruisme yang timbal-balik antara semut dan jamur. Sungguh luar biasa bahwa sistem pertanian jamur yang sangat mirip juga telah berkembang secara terpisah di antara rayap yang tidak berkerabat dekat dengan semut.

Selain tanaman pangan, semut memiliki hewan domestik juga. Kutu daun sangat ahli mengisap sari tumbuhan. Mereka memompa getah keluar dari pembuluh tumbuhan secara lebih efisien daripada mencernanya. Hasilnya, kutu daun mengekskresikan cairan yang hanya tercerna sedikit nutrisinya. Tetesan cairan manis yang kaya gula (*honeydew*) dikeluarkan dari tubuh bagian belakang kutu daun secara cepat. Dalam beberapa kasus, jumlahnya melebihi berat badan serangga itu sendiri setiap jamnya. Cairan itu biasanya ditumpahkan ke tanah—bisa jadi itulah hujan makanan yang dikenal sebagai "manna" dalam Perjanjian Lama. Tapi beberapa spesies semut datang menyergap begitu cairan itu dikeluarkan kutu daun. Semut "memerah" kutu daun dengan menekan seperempat bagian belakang kutu daun dengan antena dan kaki. Kutu daun menanggapi; dalam beberapa kasus tampaknya kutu daun menahan tetesan sampai semut menekannya, dan bahkan menarik kembali tetesan jika semut tidak siap menerimanya. Telah dinyatakan bahwa sebagian kutu daun telah berevolusi sehingga bagian belakang tubuhnya terasa dan terlihat seperti wajah semut sehingga semakin baik menarik semut. Yang diperoleh kutu daun dari hubungan itu rupanya perlindungan dari musuh alami mereka. Seperti sapi perah kita, kutu

daun menjalani kehidupan yang terlindungi. Dan spesies kutu daun yang banyak dibudidayakan oleh semut telah kehilangan mekanisme defensif mereka yang normal. Dalam beberapa kasus, semut merawat telur kutu daun di dalam sarang bawah tanah dan memberi makan kutu daun muda. Ketika kutu daun muda tumbuh, semut dengan lembut membawa mereka ke area tempat makan yang terlindungi.

Hubungan saling menguntungkan antara anggota spesies yang berbeda disebut simbiosis mutualisme. Anggota spesies yang berbeda-beda acap kali dapat menawarkan banyak hal untuk satu sama lain karena mereka dapat menghadirkan "keahlian" yang berbeda-beda dalam kemitraan. Asimetri mendasar semacam itu dapat berujung strategi kerja sama evolusi yang stabil. Kutu daun memiliki bagian mulut yang tepat untuk memompa getah tumbuhan, tapi mulut semacam itu tidak dapat digunakan untuk pertahanan diri. Semut tidak pandai mengisap getah dari tumbuhan, tapi pandai berkelahi. Gen semut untuk membudidayakan dan melindungi kutu daun telah didukung di lumbung gen semut. Gen kutu daun untuk bekerja sama dengan semut juga telah didukung di lumbung gen kutu daun.

Hubungan simbiosis yang saling menguntungkan adalah fenomena umum di antara hewan dan tumbuhan. Lumut kerak sepiantas terlihat sebagai tumbuhan individual seperti yang lain. Namun, lumut kerak sesungguhnya adalah suatu bentuk simbiosis erat antara jamur dan alga hijau. Mitra yang satu tidak dapat hidup tanpa yang lain. Jika persatuan mereka sedikit lebih intim lagi, kita tidak akan mampu mengenali bahwa lumut kerak merupakan organisme ganda. Maka mungkin ada organisme ganda atau majemuk yang belum kita kenali. Bahkan mungkin diri kita sendiri?

Di dalam setiap sel kita ada banyak struktur mungil yang disebut mitokondria, pabrik kimia yang bertanggung jawab untuk menyediakan sebagian besar energi yang kita butuhkan. Jika kita kehilangan mitokondria, maka kita akan mati dalam hitungan detik. Baru-baru ini, ada pendapat yang masuk akal bahwa asal mitokondria awalnya adalah bakteri simbiotik yang menggabungkan kekuatan dengan sel kita pada periode yang sangat awal dalam evolusi. Argumen serupa juga ditujukan bagi struktur kecil lainnya di dalam sel-sel kita. Inilah salah satu gagasan revolusioner yang butuh waktu untuk diterima, tapi masanya memang sudah tiba. Saya berspekulasi bahwa kita akan menerima gagasan yang lebih radikal bahwa tiap gen kita adalah suatu unit simbiosis. Kita adalah koloni raksasa gen simbiotik. Kita belum bisa bicara banyak

tentang "bukti" untuk gagasan itu, tapi seperti yang saya coba utarakan dalam bab-bab awal, pembuktian itu betul-betul melekat dalam cara kita berpikir tentang bagaimana gen bekerja di spesies seksual. Sisi koin lainnya adalah bahwa virus bisa saja merupakan gen yang lepas dari "koloni" seperti diri kita sendiri. Virus terdiri atas DNA murni (atau molekul kerabatnya yang bisa mereplikasi diri) yang diselubungi oleh jaket protein. Semua virus adalah parasit. Dugaannya adalah mereka berevolusi dari gen "pemberontak" yang lolos dan kemudian melancong dari tubuh ke tubuh secara langsung melalui udara, bukan melalui wahana yang lebih konvensional—sperma dan telur. Jika itu benar, sekalian saja kita bisa memandang diri kita sebagai koloni virus! Beberapa bekerja sama secara simbiosis, dan melancong dari tubuh ke tubuh dalam sperma dan telur. Ini adalah "gen" konvensional, sedangkan lainnya hidup sebagai parasit dengan menggunakan cara apa pun untuk berkelana dari tubuh ke tubuh. Jika DNA parasit berkelana melalui sperma dan telur, dia mungkin membentuk "paradoks" DNA berlebih yang saya sebutkan dalam Bab 3. Jika berkelana melalui udara atau cara langsung lainnya, dia disebut "virus" dalam arti umum.

Namun spekulasi di atas adalah spekulasi untuk masa depan. Saat ini kita fokus ke simbiosis di tingkat hubungan yang lebih tinggi antara organisme-organisme bersel banyak, bukan dalam diri mereka. Kata simbiosis secara konvensional digunakan untuk hubungan antara anggota spesies-spesies yang berbeda. Tapi, sekarang, begitu kita menysihkan pandangan "kebaikan spesies" dalam evolusi, tampaknya tidak ada alasan logis untuk memisahkan hubungan antara anggota spesies yang berbeda dengan hubungan antara anggota spesies yang sama. Secara umum, hubungan saling menguntungkan akan berkembang jika masing-masing mitra dapat memperoleh lebih banyak daripada apa yang dia berikan. Ini berlaku entah kita bicara tentang kumpulan hyena, atau makhluk yang sangat berbeda seperti semut dan kutu daun, atau lebah dan bunga. Dalam praktiknya, mungkin sulit untuk membedakan kasus yang sungguh memberi keuntungan timbal-balik dua pihak dari kasus yang merupakan eksploitasi sepihak.

Evolusi hubungan yang saling menguntungkan secara teoretis mudah dibayangkan jika keuntungan diberikan dan diterima secara bersamaan, seperti dalam kasus simbiosis yang membentuk lumut kerak. Tapi masalah akan muncul jika ada penundaan antara pemberian dan balasan. Penyebabnya, penerima keuntungan yang pertama bisa tergoda untuk menipu dan menolak membalas saat gilirannya tiba.

Penyelesaian masalah itu menarik untuk dibahas secara rinci. Yang terbaik yang dapat saya lakukan adalah menggunakan contoh dengan hipotesis.

Misalkan sejenis kutu ganas yang membawa penyakit berbahaya hidup sebagai parasit di satu spesies burung. Kutu-kutu itu harus dihilangkan sesegera mungkin. Biasanya individu burung dapat mematuki kutunya sendiri saat bersolek. Namun, ada satu tempat—bagian atas kepala—yang tidak dapat dijangkau oleh paruhnya. Solusi untuk masalah itu mudah bagi manusia. Seseorang bisa saja tak dapat menjangkau kepalanya sendiri, tapi tak ada yang lebih mudah selain meminta teman untuk mencari kutu di kepalanya. Kemudian, bila si teman juga tertulari kutu, perbuatan baiknya dapat dibalaskan. Perawatan timbal-balik sebenarnya sangat lazim di antara burung dan mamalia.

Secara intuitif, itu langsung masuk akal. Siapa pun yang memiliki perkiraan sadar tentang masa depan dapat melihat bahwa pengaturan saling menggaruk punggung itu masuk akal. Namun, kita telah belajar untuk berhati-hati terhadap apa yang tampaknya secara intuitif masuk akal. Gen tidak memiliki perkiraan masa depan. Dapatkah teori gen egois menjelaskan perilaku saling menggaruk, atau "altruisme timbal-balik" (*reciprocal altruism*), di mana ada penundaan antara perbuatan baik dan pembalasannya? Williams secara singkat membahas masalah itu dalam bukunya tahun 1966, yang telah saya acu. Dia menyimpulkan, seperti Darwin pula, bahwa altruisme timbal-balik yang tertunda dapat berkembang di spesies yang mampu mengenali dan mengingat sesamanya sebagai individu. Trivers, pada 1971, menindaklanjuti masalah itu. Ketika Trivers menulis, konsep strategi evolusi yang stabil dari Maynard Smith belum tersedia. Jika konsep itu sudah ada, saya duga Trivers akan memanfaatkannya karena menyediakan cara alami untuk mengekspresikan gagasan-gagasannya. Rujukan Trivers terhadap "dilema tahanan" (*prisoner's dilemma*)—teka-teki favorit dalam teori permainan—menunjukkan bahwa dia sudah berpikir dalam jalur yang sama.

Misalkan terdapat parasit di bagian atas kepala *B*. *A* menghilangkan parasit itu. Kemudian, pada giliran lain parasit itu hinggap di atas kepala *A*. *A* tentu mencari *B* agar *B* dapat membalas perbuatan baiknya. Tapi *B* malah melengos dan angkat kaki. *B* adalah individu curang, yang menerima manfaat dari altruisme individu lain, tapi tidak membalasnya atau membalas dengan tak memadai. Individu curang berhasil lebih



baik daripada altruis yang tak pilih-pilih karena dia mendapatkan keuntungan tanpa membayar biaya. Tentu, biaya merawat kepala individu lain terlihat kecil dibandingkan dengan manfaat hilangnya parasit yang berbahaya, tapi tidak dapat diabaikan. Ada energi dan waktu berharga yang habis ketika melakukannya.

Katakanlah, satu populasi terdiri atas individu-individu yang memakai salah satu dari dua strategi. Seperti dalam analisis Maynard Smith, kita tidak berbicara tentang strategi sadar, tapi program perilaku di luar kesadaran yang ditetapkan oleh gen. Dua strategi disebut Pecundang (*Sucker*) dan Penipu (*Cheat*). Pecundang membantu siapa saja yang membutuhkannya, tanpa pandang bulu. Penipu menerima altruisme dari pecundang, tapi tidak pernah membantu orang lain, bahkan orang yang sebelumnya telah membantunya. Seperti dalam kasus elang dan merpati, kita berikan skor untuk masing-masing. Tidaklah penting berapa persisnya nilainya, asalkan keuntungan dibantu melebihi biaya membantu. Jika insiden terkena parasit sangat tinggi, setiap individu pecundang dalam populasi pecundang dapat memperkirakan dia akan mendapat bantuan sama banyaknya dengan dia membantu. Hasil rata-rata di antara sesama pecundang itu positif. Mereka semua baik-baik saja sehingga bahkan istilah pecundang terasa tak pantas. Tapi kemudian muncul satu penipu dalam populasi. Sebagai satu-satunya penipu, dia dapat berharap akan dibantu oleh semua orang lain tanpa membalas apa pun. Hasil rata-ratanya lebih baik ketimbang rata-rata untuk pecundang. Oleh karena itu, gen penipu akan mulai menyebar di seluruh populasi. Gen pecundang akan segera punah. Sebab, tak peduli berapa pun rasionya dalam populasi, penipu akan selalu berhasil lebih baik daripada pecundang. Sebagai contoh, pertimbangkan kasus di mana populasi terdiri atas 50 persen pecundang dan 50 persen penipu. Hasil rata-rata bagi baik pecundang maupun penipu akan kurang dari hasil individu mana pun dalam populasi yang 100 persen pecundang. Tapi, tetap saja, penipu akan lebih berhasil ketimbang pecundang karena mereka mendapatkan semua manfaat dan tidak membayar apa-apa. Bila proporsi penipu mencapai 90 persen, rata-rata hasil untuk semua individu akan menjadi sangat rendah; banyak individu dari kedua pihak mungkin kini sekarat akibat infeksi yang dibawa oleh kutu. Dan, tetap saja, penipu akan berhasil lebih baik daripada pecundang. Bahkan jika seluruh populasi menggelinging menuju kepunahan, tidak akan pernah ada masanya ketika pecundang berhasil lebih baik daripada penipu. Oleh karena itu, selama kita hanya

mempertimbangkan dua strategi itu, tidak ada yang dapat menghentikan kepunahan pecundang dan, sangat mungkin, kepunahan seluruh populasi pula.

Nah, sekarang misalkan ada strategi ketiga yang disebut pendendam (*Grudger*). Pendendam membantu orang asing dan individu yang sebelumnya membantunya. Namun, jika dia ditipu, insiden itu akan terus diingat dan diungkit. Pada masa depan, pendendam akan menolak membantu individu yang telah menipunya. Dalam populasi pendendam dan pecundang, sulit untuk menyatakan yang mana pecundang dan mana pendendam. Kedua jenis ini berperilaku altruistik terhadap semua orang lain, dan keduanya mendapatkan rata-rata hasil pembayaran yang sama dan tinggi. Dalam populasi yang sebagian besar terdiri atas penipu, satu pendendam tidak akan terlalu berhasil. Dia akan menghabiskan banyak energi untuk membantu sebagian besar individu yang dia temui karena butuh waktu baginya untuk mendendam terhadap mereka semua. Di sisi lain, tak seorang pun balas membantunya. Jika keberadaan pendendam sangat jarang dibandingkan penipu, gen pendendam akan punah. Namun, begitu pendendam berhasil mencapai proporsi kritis, peluang mereka untuk bertemu satu sama lain menjadi cukup besar untuk menyeimbangkan energi mereka yang terbuang untuk membantu penipu. Bila proporsi ini tercapai, mereka akan mulai mendapat hasil rata-rata yang lebih tinggi ketimbang penipu, dan penipu akan terdorong pada percepatan menuju kepunahan. Ketika penipu hampir punah, laju penurunannya akan melambat dan mereka bisa bertahan hidup sebagai minoritas untuk waktu yang cukup lama. Penyebabnya, untuk setiap satu penipu hanya ada peluang kecil dia bertemu dengan pendendam yang sama dua kali. Oleh karena itu, proporsi individu dalam populasi yang menanggung dendam terhadap setiap penipu akan menjadi kecil.

Saya telah menjabarkan strategi-strategi ini seolah secara intuitif jelas apa yang akan terjadi. Namun kenyataannya tidaklah sejelas itu dan saya mengambil tindakan berhati-hati dengan melakukan simulasi di komputer untuk memeriksa kebenaran intuisi tersebut. Pendendam memang kemudian berubah menjadi strategi evolusi yang stabil dibanding pecundang dan penipu, dalam arti bahwa, dalam populasi yang sebagian besar terdiri atas pendendam, tidak ada penipu atau pecundang yang akan menginvasi. Namun penipu juga merupakan SES karena populasi yang sebagian besar terdiri atas penipu tidak akan diinvasi oleh pendendam atau pecundang. Suatu populasi bisa

menempati salah satu posisi dengan dua SES itu. Dalam jangka panjang, posisi itu mungkin beralih dari yang satu ke yang lain. Tergantung nilai persis hasil pembayaran—asumsinya dalam simulasi tentu saja manasuka—salah satu di antara dua kondisi yang stabil akan memiliki "zona tarikan" yang lebih besar dan lebih mungkin untuk dicapai. Perhatikan pula bahwa, meski populasi penipu bisa lebih mungkin punah daripada populasi pendendam, ini sama sekali tak mempengaruhi statusnya sebagai SES. Jika suatu populasi tiba di SES yang membuatnya punah, maka populasi itu akan punah, walaupun sayang sekali, tentu saja.<sup>4</sup>

Cukup menyenangkan mengamati simulasi komputer yang dimulai dengan mayoritas besar pecundang, minoritas pendendam yang sedikit di atas frekuensi kritis, dan kira-kira minoritas penipu dalam jumlah yang sama. Hal pertama yang terjadi adalah tumbangnya populasi pecundang secara dramatis karena penipu mengeksploitasi mereka tanpa ampun. Penipu menikmati ledakan populasi yang melonjak, mencapai puncak saat pecundang terakhir binasa. Tapi masih ada pendendam yang harus diperhitungkan oleh penipu. Selama penurunan drastis jumlah pecundang, perlahan-lahan jumlah pendendam berkurang, menerima pukulan dari populasi penipu yang berkembang dan sekadar berusaha bertahan hidup. Setelah pecundang terakhir binasa dan penipu tidak bisa lagi mengeksploitasi begitu mudah, jumlah para pendendam mulai meningkat dan merugikan populasi penipu. Secara ajek, populasi pendendam akan meraih momentum dan meningkat dengan percepatan. Populasi penipu pun terjun bebas hingga mendekati kepunahan, kemudian jumlahnya menetap seiring mereka menikmati privilese sebagai minoritas dan relatif bebas dari dendam sebagai hasilnya. Namun, perlahan dan tanpa dapat terelakkan penipu terdesak hingga punah sehingga pendendam tersisa sebagai pemilik tunggal populasi. Paradoksnya, kehadiran pecundang sesungguhnya membahayakan pendendam pada awal cerita karena pecundanglah yang bertanggung jawab atas kesejahteraan sementara penipu.

Ngomong-ngomong, contoh hipotesis saya tentang bahayanya tak mendapat bantuan cukup masuk akal. Tikus yang diisolasi cenderung mengalami luka di bagian kepala yang tak dapat dijangkaunya. Dalam satu studi, tikus yang tetap berada dalam kelompok tidak mengalami derita yang sama karena mereka saling menjilat kepala. Akan menarik untuk menguji teori altruisme timbal-balik di tikus sebuah eksperimen dan sepertinya tikus memang subjek yang cocok untuk itu.

Trivers membahas simbiosis luar biasa ikan dan pembersihnya. Sekitar lima puluh spesies, termasuk ikan kecil dan udang, diketahui mencari makan dengan mencaplok parasit dari permukaan ikan spesies lain yang bertubuh lebih besar. Ikan besar ini jelas mendapatkan keuntungan dengan dibersihkan, sedangkan para pembersih mendapatkan pasokan makanan yang baik. Hubungan itu merupakan simbiosis. Dalam banyak kasus, ikan besar membuka mulut dan membiarkan pembersih masuk untuk membersihkan giginya, hingga kemudian si pembersih berenang keluar melalui insang yang juga dia bersihkan. Mungkin ada yang berharap bahwa si ikan besar dengan licik akan menunggu sampai dia dibersihkan seluruhnya kemudian melahap para pembersih. Namun, biasanya dia justru membiarkan pembersih berenang tanpa gangguan. Ini merupakan tindakan altruisme yang cukup jelas karena, dalam banyak kasus, ukuran pembersih acapkali tidak jauh berbeda dari ukuran mangsa ikan besar yang biasanya.

Ikan pembersih memiliki pola bergaris khusus dan menampilkan tarian khusus yang menandakannya sebagai pembersih. Ikan besar cenderung menahan diri agar tidak melahap ikan-ikan kecil yang memiliki pola garis-garis yang tepat dan yang mendekat dengan jenis tarian yang tepat. Sebaliknya, ikan besar tiba-tiba berubah tenang dan membiarkan para pembersih bebas membersihkan bagian dalam dan luar tubuhnya. Namun, sebagai gen egois sebagaimana dia adanya, tidaklah mengejutkan bahwa para penipu kejam turut mengeksploitasi manfaatnya. Ada spesies ikan kecil yang terlihat persis seperti pembersih dan menampilkan tarian yang sama agar dapat masuk dengan aman di area sekitar ikan besar. Ketika ikan besar mulai tenang, bukannya membersihkan parasit, ikan kecil itu menggigit secuil sirip ikan besar lalu cepat-cepat kabur. Tapi, terlepas dari adanya penipu, hubungan antara ikan besar dan pembersih cukup damai dan stabil. Profesi pembersih berperan penting dalam kehidupan sehari-hari komunitas terumbu karang. Setiap pembersih memiliki wilayahnya sendiri dan ikan besar telah didapati mengantre seperti pelanggan di tempat tukang cukur. Mungkin memang kesetiaan akan lokasi (*site-tenacity*) inilah yang memungkinkan evolusi altruisme timbal-balik yang tertunda dalam kasus ini. Manfaat bagi ikan besar untuk terus-menerus kembali ke "tukang cukur" yang sama ketimbang mencari yang baru pastilah melebihi biaya menahan diri dari melahap si pembersih. Adapun kehadiran penipu yang menyerupai pembersih secara tidak langsung

mungkin membahayakan kredibilitas pembersih, dengan menciptakan tekanan kecil bagi ikan besar untuk melahap ikan penari yang bergaris-garis. Oleh karena itu kesetiaan para pembersih yang asli terhadap lokasi memungkinkan pelanggan untuk menemukan mereka dan menghindari penipuan.

Memori yang panjang dan kapasitas untuk mengenali individu berkembang dengan baik di manusia. Oleh karena itu, kita bisa berharap altruisme timbal-balik berperan penting dalam evolusi manusia. Trivers bahkan menunjukkan bahwa banyak ciri psikologis kita—iri, rasa bersalah, rasa berterima kasih, simpati, dll—telah dibentuk oleh seleksi alam untuk memperbaiki kemampuan menipu, mendeteksi penipuan, dan menghindari tuduhan penipuan. Ini termasuk "tipuan halus", di mana seseorang terlihat seolah melakukan timbal-balik, tapi secara konsisten membalas dengan sedikit mengurangi apa yang diterima. Bahkan mungkin otak manusia yang membesar, dan kecenderungannya untuk menalar secara matematis, berevolusi sebagai mekanisme penipuan yang semakin licik, sekaligus mendeteksi tipuan orang lain yang semakin licik juga. Uang adalah penanda formal altruisme timbal-balik yang tertunda.

Tidak ada kata akhir untuk spekulasi menakjubkan yang dibangkitkan oleh gagasan altruisme timbal-balik ketika kita menerapkannya kepada spesies kita sendiri. Walaupun sangat menggoda, spekulasi saya tidak lebih baik ketimbang spekulasi siapa pun. Maka saya persilakan pembaca untuk mencobanya sendiri.

## CATATAN AKHIR

1. Itulah yang kita semua pikirkan. Kita tak memperhitungkan tikus mondok telanjang (*naked mole rat*). Hewan ini adalah spesies rodensia tanpa rambut yang hampir buta dan hidup dalam koloni besar di bawah tanah di daerah gersang di Kenya, Somalia, dan Ethiopia. Mereka tampaknya merupakan “serangga sosial” dari dunia mamalia. Studi rintisan tentang hewan itu dalam koloni penangkaran oleh Jennifer Jarvis, dari University of Cape Town, telah diperdalam lewat pengamatan lapangan oleh Robert Brett di Kenya. Sementara itu, studi lebih lanjut tentang koloni penangkaran sedang dikerjakan di Amerika oleh Richard Alexander dan Paul Sherman. Keempat peneliti itu telah berjanji untuk menulis satu buku bersama, dan saya sendiri sangat menantikannya. Catatan ini didasarkan pada pembacaan atas beberapa artikel yang telah terbit dan ceramah penelitian oleh Paul Sherman serta Robert Brett. Saya juga mendapatkan kehormatan menyaksikan koloni tikus mondok telanjang di Kebun Binatang London berkat Kurator Mamalia, Brian Bertram.

Tikus mondok telanjang hidup dalam jejaring luas liang-liang bawah tanah. Satu koloni biasanya berjumlah 70 atau 80 individu, tapi dapat meningkat menjadi ratusan. Jaringan gorong-gorong bawah tanah yang ditempati oleh satu koloni bisa mencapai panjang sekitar tiga atau empat kilometer, dan satu koloni dapat menggali tiga atau empat ton tanah per tahun. Membuat terowongan adalah kegiatan komunal. Pekerja di bagian depan menggali dengan giginya, menyalurkan tanah ke belakang melalui ban berjalan hidup, yaitu barisan setengah lusin hewan merah jambu kecil yang riuh dan giat. Dari waktu ke waktu, pekerja di depan digantikan oleh salah satu pekerja di belakangnya.

Hanya satu betina dalam koloni yang bereproduksi, selama periode sepanjang beberapa tahun. Jarvis memakai terminologi serangga sosial dan menyebutnya ratu. Menurut saya sah saja. Ratu melakukan kopulasi hanya dengan dua atau tiga pejantan. Semua individu lainnya dari kedua jenis kelamin tidak bereproduksi, mirip kelas pekerja pada serangga. Dan, seperti halnya di banyak spesies serangga sosial, jika ratu tidak ada lagi, beberapa betina yang sebelumnya mandul mulai memasuki kondisi subur dan kemudian saling bertarung berebut posisi ratu.

Individu-individu mandul disebut “pekerja”, dan sekali lagi ini sah saja. Pekerjaanya berasal dari kedua jenis kelamin, seperti rayap (tapi tak seperti semut, lebah, dan tawon, yang pekerjaanya hanya betina). Yang dilakukan tikus pekerja benar-benar bergantung ukurannya. Yang terkecil, atau yang disebut Jarvis “pekerja umum”, menggali dan mengangkut tanah, memberi makan anak-anak, dan tampaknya membuat ratu bisa berkonsentrasi melahirkan. Jumlah anaknya lebih banyak daripada normalnya rodensia seukuran; sekali lagi mengingatkan kita akan ratu serangga sosial. Tikur-tikus nonreproduktif yang paling besar tampaknya tidak melakukan banyak hal selain tidur dan makan, sementara tikus nonreproduktif yang berukuran menengah berperilaku menengah pula: ada kesinambungan seperti di lebah, bukan kasta-kasta tersendiri seperti semut.

Jarvis awalnya menyebut tikus mondok telanjang nonreproduktif terbesar sebagai nonpekerja. Tapi betulkah mereka tidak melakukan apa-apa? Kini beberapa jawaban telah disarankan, baik dari pengamatan laboratorium maupun lapangan, bahwa sebenarnya mereka adalah prajurit, yang membela koloni jika terancam. Ular merupakan predator utama. Ada juga kemungkinan bahwa mereka bertindak sebagai “tong makanan” seperti semut “kantong madu”. Tikus tanah telanjang merupakan hewan homokoprogagus, yang merupakan cara sopan untuk mengatakan bahwa mereka makan kotoran sesamanya (tentu tidak hanya makan kotoran: ini bakal melanggar hukum semesta). Mungkin tikus-tikus yang berukuran besar berperan penting dengan menyimpan feses di dalam tubuh mereka saat makanan berlimpah, sehingga mereka dapat bertindak sebagai penyimpan cadangan makanan ketika makanan langka. Semacam departemen sembelit.

Bagi saya, ciri yang paling membingungkan dari tikus tanah telanjang adalah bahwa mereka mirip serangga sosial dalam banyak hal, tapi tampaknya tidak memiliki kasta yang setara dengan individu reproduktif, yang bersayap, pada serangga sosial. Jelas ada individu reproduktif, tapi individu-individu ini tidak memulai karier mereka dengan menyebarkan gen ke koloni baru. Sejauh yang diketahui, koloni tikus mondok telanjang hanya tumbuh sedikit demi sedikit dengan memperluas sistem liang bawah tanahnya. Rupanya mereka tidak mengirimkan individu-individu untuk menyebar ke jarak jauh. Ini sangat mengejutkan bagi intuisi Darwinian saya, dan menggoda saya untuk berspekulasi. Firasat saya mengatakan, suatu hari kita akan menemukan fase penyebaran yang sejauh ini, entah bagaimana, telah dilewatkan. Tentu tak mungkin berharap bahwa individu yang menyebar betul-betul punya sayap! Namun, bisa saja dengan beragam cara mereka diperlengkapi demi kehidupan di permukaan tanah, bukan di bawah tanah. Mereka bisa berambut, bukannya telanjang, misalnya. Tikus tanah telanjang tidak mengatur suhu tubuh individual dengan cara yang biasa dilakukan mamalia; mereka lebih seperti reptil yang “berdarah dingin”. Mungkin mereka mengendalikan suhu secara sosial—satu lagi kemiripan dengan rayap dan lebah. Atau mungkinkah mereka memanfaatkan suhu liang bawah tanah yang memang dikenal konstan? Apa pun itu, individu-individu hipotesis saya, yang menyebarkan gen, mungkin saja secara konvensional berdarah panas, tak seperti pekerja bawah tanah. Apakah dapat dibayangkan bahwa suatu hewan pengerat berambut yang sampai sekarang diklasifikasikan sebagai spesies yang berbeda, ternyata kasta tikus mondok telanjang yang hilang?

Lagi pula kasus seperti di atas ada presedennya. Lokusta (*locust*), misalnya. Lokusta merupakan modifikasi belalang (*grasshopper*), yang biasanya hidup soliter, tersembunyi. Tapi dalam kondisi khusus tertentu belalang berubah—habis-habisan. Warna kamuflase menghilang dan garis-garis yang mencolok terlihat. Hampir bisa dikatakan bahwa tampilan mereka seperti peringatan. Namun, jika memang demikian, itu bukan peringatan yang pasif. Perilaku mereka juga berubah. Belalang meninggalkan kehidupan soliter dan berkelompok besar, menimbulkan ancaman sebagai hama. Dari wabah legendaris dalam Alkitab sampai hari ini, tidak ada hewan yang sangat ditakuti sebagai perusak kesejahteraan manusia. Mereka berkerumun dalam jumlah jutaan, menyikat bersama-sama tumbuhan dalam jalur selebar puluhan kilometer, kadang-kadang terbang ratusan kilometer per hari, dan menghabiskan 2.000 ton tumbuhan per hari, menyisakan kelaparan dan kehancuran. Dan sekarang kita tiba pada kemungkinan analoginya dengan tikus mondok. Perbedaan antara individu soliter dan penjelmaan sosialnya sama besarnya dengan perbedaan antara dua kasta semut. Lebih jauh lagi, berbarengan dengan saat kita mengandaikan “kasta yang hilang” pada tikus mondok telanjang, sampai tahun 1921, belalang dengan dua wajah berbeda itu diklasifikasikan sebagai spesies yang berbeda.

Namun, sayangnya, tampaknya kecil kemungkinannya bahwa para ahli mamalia bisa sedemikian keliru hingga hari ini. Harus saya katakan, kebetulan, tikus mondok telanjang biasa, yang demikian adanya, kadang-kadang terlihat di atas tanah dan mungkin bepergian lebih jauh ketimbang yang dikira orang pada umumnya. Namun, sebelum kita tinggalkan sepenuhnya spekulasi “individu reproduktif yang bertransformasi” itu, analogi belalang menunjukkan adanya kemungkinan lain. Mungkin tikus mondok telanjang menghasilkan individu reproduktif yang bertransformasi, tapi hanya dalam kondisi tertentu yang belum muncul beberapa dasawarsa terakhir ini. Di Afrika dan Timur Tengah, wabah belalang masih merupakan ancaman, sama seperti pada zaman Alkitab. Tapi di Amerika Utara berbeda. Beberapa spesies belalang di sana memiliki potensi untuk menjadi lokusta. Rupanya karena kondisi belum tepat, tidak ada wabah lokusta yang terjadi di Amerika Utara pada abad ini (meskipun tonggeret, serangga yang sama sekali berbeda, terkadang meledak populasinya, dan yang membingungkan adalah tonggeret disebut “lokusta” dalam pembicaraan Amerika sehari-hari). Meski demikian, jika wabah lokusta sungguhan terjadi di Amerika kini, itu tidak akan terlalu mengejutkan: gunung apinya tidaklah mati, hanya tidur. Tapi jika kita tidak mempunyai rekaman sejarah tertulis dan informasi dari berbagai belahan dunia lain, wabah itu *akan* menjadi kejutan yang mengerikan karena, sejauh yang diketahui semua orang, hewan itu hanyalah belalang biasa, soliter dan

tak berbahaya. Nah, bagaimana jika tikus mondok telanjang ternyata seperti belalang Amerika, siap menghasilkan kasta tersendiri yang akan menyebar, tapi hanya dalam kondisi tertentu yang entah mengapa belum terealisasi pada abad ini? Afrika Timur abad ke-19 bisa saja telah dilanda wabah tikus mondok berambut yang bermigrasi seperti lemming di atas tanah, tanpa ada catatan yang tertinggal tentang itu. Atau mungkin peristiwa itu *dicatat* dalam legenda dan kisah-kisah suku lokal?

2. Kecerdasan hipotesis Hamilton mengenai “derajat kekerabatan  $\frac{3}{4}$ ” untuk kasus khusus Hymenoptera telah menciptakan paradoks, yaitu mempermalukan reputasi teorinya yang lebih umum dan mendasar. Kisah derajat kekerabatan  $\frac{3}{4}$  haplodiploid cukup mudah dipahami siapa saja dengan sedikit usaha, tapi cukup sulit pula sehingga seseorang yang memahaminya akan senang dan ingin menceritakannya kepada orang lain. Itu memang “*meme*” yang baik. Jika Anda belajar tentang Hamilton bukan dari membaca, melainkan dari percakapan di pub, kemungkinannya sangat besar bahwa Anda tidak akan mendengar apa-apa kecuali haplodiploidi. Kini setiap buku pelajaran biologi, tidak peduli seberapa singkatnya membahas seleksi kerabat, hampir pasti mencantumkan “derajat kekerabatan  $\frac{3}{4}$ ”. Seorang rekan, yang kini dianggap sebagai salah satu pakar dunia tentang perilaku sosial mamalia besar, telah mengaku kepada saya bahwa selama bertahun-tahun dia mengira bahwa teori Hamilton mengenai seleksi kerabatan *adalah* hipotesis derajat kekerabatan  $\frac{3}{4}$  itu saja dan tidak lebih! Alhasil, jika ada fakta baru yang membuat kita meragukan pentingnya hipotesis derajat kekerabatan  $\frac{3}{4}$ , orang cenderung berpikir bahwa itu adalah bukti bahwa seluruh teori seleksi kekerabatan keliru. Seolah-olah seorang komponis besar menulis simfoni yang panjang dan sangat luar biasa, lalu ada satu bagian singkat di tengahnya yang begitu enak didengar sehingga tiap bocah menyukainya di jalanan. Simfoni itu menjadi dikenali sebagai satu bagian itu saja. Jika orang-orang kemudian kecewa dengan bagian itu, mereka pikir mereka tidak menyukai seluruh simfoninya.

Contohnya, ada satu artikel, yang sebetulnya berguna, oleh Linda Gamlin tentang tikus mondok telanjang yang baru-baru ini diterbitkan dalam majalah *New Scientist*. Artikel itu sungguh dicemari oleh sindiran bahwa tikus mondok telanjang dan rayap telah mempermalukan hipotesis Hamilton, hanya karena mereka tidak haplodiploid! Sulit untuk percaya bahwa penulisnya sudah pernah melihat sepasang makalah klasik Hamilton. Haplodiploidi menempati hanya empat dari lima puluh halaman. Penulis itu pasti mengandalkan sumber-sumber sekunder—semoga bukan *The Selfish Gene*.

Satu contoh lain yang mencerahkan menyangkut kutu daun prajurit yang saya jelaskan dalam catatan Bab 6. Seperti dijelaskan di sana, karena kutu daun membentuk klon kembar identik, pengorbanan diri altruistik sangat banyak terjadi di antara mereka. Hamilton mencatat ini pada 1964 dan bersusah-payah menjelaskan fakta canggung bahwa—sejauh yang diketahui saat itu—hewan klon tidak menunjukkan kecenderungan khusus yang mengarah ke perilaku altruistik. Penemuan kutu daun prajurit, ketika terjadi, sangatlah selaras dengan teori Hamilton. Namun, makalah asli yang mengumumkan penemuan itu memperlakukan kutu daun prajurit seolah-olah sebagai kesulitan bagi teori Hamilton, karena kutu daun bukan haplodiploid! Ini ironi yang bagus.

Mari beralih ke rayap yang juga sering dianggap sebagai masalah bagi teori Hamilton. Ironinya berlanjut. Hamilton sendiri, pada 1972, bertanggungjawab atas salah satu usulan teori yang paling cerdas tentang mengapa rayap menjadi makhluk sosial, dan itu dapat dianggap sebagai analogi cerdas untuk hipotesis haplodiploidi. Teori itu, disebut teori siklus perkawinan sekerabat (*cyclic inbreeding*), umumnya dikaitkan dengan S. Bartz, yang mengembangkannya selama tujuh tahun setelah Hamilton menerbitkannya pertama kali. Khas sekali, Hamilton sendiri lupa bahwa dia telah mengemukakan “teori Bartz” lebih dulu dan saya harus menyodorkan makalah Bartz di depan hidungnya sebelum Hamilton mau percaya! Terlepas dari itu semua, teorinya



sendiri sangat menarik, dan saya menyesal tidak membahasnya dalam edisi pertama. Saya akan memperbaiki kelalaian itu sekarang.

Saya berkata bahwa teori itu adalah analogi cerdas untuk hipotesis haplodiploidi. Maksud saya: ciri penting hewan haplodiploid, dari sudut pandang evolusi sosial, adalah bahwa individu dapat secara genetis lebih dekat dengan saudaranya ketimbang keturunannya. Ini membuat individu cenderung menetap di sarang dan membesarkan saudaranya, bukan meninggalkan sarang untuk menghasilkan dan membesarkan keturunan sendiri. Hamilton memikirkan alasan mengapa pada rayap saudara kandung bisa secara genetis lebih dekat antara satu sama lain ketimbang induk dan anak. Petunjuknya ada di perkawinan sekerabat. Bila hewan kawin dengan saudara kandungnya, keturunan yang diproduksi secara genetis lebih seragam. Tikus putih, dalam satu galur di laboratorium, secara genetis hampir sama dengan kembar identiknya. Itu karena tikus putih lahir dari garis panjang perkawinan antara saudara kandung. Istilah teknisnya, genom mereka sangat homozigus: di setiap lokus genetis, ada dua gen yang identik, yang juga identik dengan gen-gen di lokus yang sama di seluruh individu dalam satu galur. Kita tidak sering menemukan pasangan inses di alam liar, kecuali satu, yaitu rayap!

Sarang rayap biasanya didirikan oleh sepasang raja dan ratu, yang berpasangan secara eksklusif sampai salah satunya mati. Posisi yang mati lalu digantikan salah satu keturunan mereka, yang kawin inses dengan induk yang masih hidup. Jika kedua induk mati, mereka digantikan oleh pasangan saudara kandung yang inses. Dan seterusnya. Satu koloni dewasa mungkin telah kehilangan beberapa raja dan ratu, dan keturunannya setelah beberapa tahun sangat mungkin kawin dengan kerabatnya sendiri, seperti tikus laboratorium. Homozigositas rata-rata dan koefisien derajat kekerabatan rata-rata dalam sarang rayap naik dan terus naik seiring tahun. Raja dan ratu yang reproduktif pun berturut-turut digantikan oleh keturunan atau saudara kandung mereka. Tapi itu baru langkah pertama dalam argumen Hamilton. Berikut adalah bagian yang jenius.

Hasil akhir dalam sembarang koloni serangga sosial adalah kasta reproduktif baru dan bersayap, yang terbang meninggalkan koloni induk, kawin, dan membuat koloni baru. Ketika raja dan ratu yang muda dan baru kawin, kemungkinan perkawinan itu *bukan* inses. Bahkan sepertinya ada aturan sinkronisasi khusus yang dirancang untuk memastikan bahwa semua sarang rayap yang berbeda di suatu daerah menghasilkan individu reproduktif bersayap pada hari yang sama, mungkin dalam rangka mendorong perkawinan dengan bukan kerabat. Jadi, pertimbangkan konsekuensi genetis perkawinan antara raja muda dari koloni A dan ratu muda dari koloni B. Keduanya sama-sama hasil perkawinan sekerabat di sarang masing-masing. Keduanya sama dengan tikus hasil perkawinan sekerabat di laboratorium. Tapi karena keduanya adalah hasil program perkawinan inses yang *terpisah* dan berbeda, secara genetis mereka berbeda satu sama lain. Mereka akan menjadi seperti tikus putih hasil perkawinan sekerabat dari galur laboratorium yang berbeda. Ketika mereka kawin dengan satu sama lain, keturunan mereka akan sangat *heterozigus*, tapi secara *seragam*. Heterozigus berarti di banyak lokus genetis dua gennya berbeda satu sama lain. Heterozigus seragam berarti hampir setiap individu keturunan akan menjadi heterozigus dengan cara yang persis sama. Secara genetis, mereka akan hampir identik dengan saudara mereka, tapi pada waktu yang sama mereka akan sangat heterozigus.

Sekarang kita maju ke masa depan. Koloni baru, dengan pasangan pendirinya, telah berkembang. Koloni itu dihuni oleh sejumlah besar rayap muda yang secara heterozigus identik. Pikirkan apa yang akan terjadi saat salah satu atau kedua pasangan pendiri koloni mati. Siklus inses lama akan mulai lagi, dengan konsekuensi yang luar biasa. Generasi pertama yang dihasilkan secara inses akan secara dramatis lebih bervariasi dibandingkan dengan generasi sebelumnya. Tidak penting apakah kita mempertimbangkan perkawinan antarsaudara, ayah-anak, atau ibu-anak. Prinsipnya sama untuk semua, tapi yang paling sederhana adalah mempertimbangkan perkawinan adik-kakak. Jika keduanya secara identik heterozigus, keturunan mereka akan menjadi campur aduk rekombinasi genetis yang sangat bervariasi. Itu mengikuti genetika

Mendel dasar dan pada prinsipnya berlaku untuk semua hewan dan tumbuhan, bukan hanya rayap. Jika Anda mengambil individu yang secara seragam heterozigus dan menyilangkan mereka, baik dengan sesamanya atau dengan salah satu induk yang homozigus, secara genetis akan terjadi kekacauan. Alasannya dapat dilihat dalam setiap buku teks genetika dasar dan saya tidak akan membahasnya. Dari sudut pandang kita sekarang, konsekuensinya yang terpenting adalah bahwa selama tahap pengembangan koloni rayap itu, individu biasanya secara genetis lebih dekat dengan saudaranya daripada calon keturunannya. Dan seperti yang kita lihat dalam kasus Hymenoptera haplodiploid, itu merupakan kemungkinan prasyarat bagi evolusi kasta pekerja mandul yang altruistik.

Tapi bahkan ketika tidak ada alasan khusus untuk menduga bahwa individu *lebih* dekat berkerabat dengan saudaranya daripada anaknya, sering ada alasan bagus untuk mengharapkan individu menjadi *sama dekatnya* dengan saudaranya dan anaknya. Satu-satunya kondisi yang diperlukan untuk itu adalah monogami hingga derajat tertentu. Boleh dikata, yang mengejutkan dari sudut pandang Hamilton adalah bahwa tidak ada lebih banyak spesies di mana kasta pekerja steril mengasuh adik-adik mereka. Yang banyak ditemukan, dan semakin kita sadari, adalah semacam versi lemah fenomena pekerja mandul, yang dikenal sebagai “membantu di sarang”. Di banyak spesies burung dan mamalia, individu dewasa muda, sebelum pindah untuk memulai keluarga sendiri, menetap dengan induknya selama satu atau dua musim dan membantu membesarkan adik-adiknya. Salinan gen untuk melakukan itu diteruskan di dalam tubuh saudara-saudaranya. Dengan asumsi bahwa penerima manfaat adalah saudara-saudari sekandung (bukan tiri), setiap ons makanan yang diinvestasikan ke saudara kandung membawa kembali hasil investasi yang sama, secara genetis, seperti halnya jika diinvestasikan pada anak. Tapi itu hanya jika semua hal lain sama. Kita harus melihat kesenjangan jika kita menjelaskan mengapa membantu di sarang terjadi di suatu spesies, sementara di spesies lainnya tidak.

Pikirkan, misalnya, jenis burung yang bersarang di pohon yang berongga. Pohon-pohon itu berharga karena jumlahnya terbatas. Jika Anda burung dewasa muda yang induknya masih hidup, mereka mungkin pemilik salah satu dari beberapa pohon berongga yang tersedia (mereka mesti memilikinya, jika tidak Anda tidak akan ada). Jadi, Anda mungkin tinggal di pohon berongga itu, yang merupakan sarang yang masih aktif, dan bayi-bayi baru dalam tempat penetasan yang produktif itu adalah adik-adik kandung Anda—secara genetis lebih dekat dengan Anda daripada keturunan Anda sendiri. Jika Anda pergi dan berusaha sendiri, Anda punya peluang kecil untuk mendapatkan pohon berongga. Bahkan jika Anda berhasil, keturunan Anda tidak akan lebih dekat, secara genetis, dibandingkan saudara-saudari Anda. Sejumlah upaya yang diinvestasikan di pohon berongga induk Anda bernilai lebih besar daripada upaya berjumlah sama yang Anda investasikan untuk percobaan membuat keluarga sendiri. Kondisi itu pun mendukung pengasuhan saudara, yaitu “membantu di sarang”.

Terlepas dari semua itu, beberapa atau semua individu memang akhirnya harus pergi keluar dan mencari pohon berongga baru, atau apa pun yang setara dengan itu untuk spesiesnya. Jika kita gunakan istilah “pengandungan dan pengasuhan” dari Bab 7, harus ada yang mengandung anak. Jika tidak, tidak akan ada anak untuk diasuh. Intinya di sini bukanlah bahwa “jika tidak, spesies akan punah”. Tepatnya, dalam populasi yang didominasi oleh gen untuk murni pengasuhan, gen untuk pengandungan akan cenderung memiliki keuntungan. Di serangga sosial, peran pengandung diisi oleh ratu dan pejantan. Merekalah yang pergi keluar dari sarang, mencari “pohon berongga” baru; itulah mengapa mereka bersayap, bahkan di semut yang pekerjaannya tak bersayap. Kasta reproduktif ini terspesialisasi selama seluruh hidupnya. Burung dan mamalia yang membantu di sarang melakukannya dengan cara lain. Setiap individu menghabiskan sebagian hidupnya (biasanya pada musim dewasa pertama atau kedua) sebagai “pekerja”, yang mengasuh adik-adiknya. Kemudian, selama sisa hidupnya, dia berusaha untuk menjadi reproduktif.

Bagaimana dengan tikus mondok telanjang yang dijelaskan dalam catatan sebelumnya? Mereka merupakan contoh sempurna prinsip “pohon berongga”, walaupun kelangsungan hidup mereka tidak melibatkan pohon berongga secara harfiah. Kunci kisah mereka barangkali adalah penyebaran pasokan makanan mereka yang tidak merata di bawah tanah. Tikus mondok telanjang terutama memakan umbi-umbian, yang bisa sangat besar dan tertanam sangat dalam. Satu spesies umbi yang seperti itu bisa lebih berat ketimbang 1.000 tikus tanah dan, begitu ditemukan, dapat memberi makan koloni selama berbulan-bulan atau bahkan bertahun-tahun. Tapi masalahnya menemukan umbi-umbian itu tidak mudah karena tersebar secara acak dan sporadis di seluruh padang rumput. Bagi tikus mondok, bahan makanan memang sukar ditemukan tapi begitu ditemukan sangat memberi ganjaran. Robert Brett telah memperhitungkan bahwa satu tikus mondok yang bekerja sendirian harus mencari begitu lama untuk menemukan satu umbi sehingga giginya aus karena terus menggali. Koloni sosial yang besar, dengan liang bawah tanah yang berkilo-kilometer panjangnya, adalah tambang umbi yang efisien. Setiap individu secara ekonomis lebih untung bila menjadi bagian kesatuan serikat penambang.

Sistem liang yang besar, yang diawaki oleh para pekerja yang bekerja sama, mirip dengan “pohon berongga”, bahkan lebih lagi! Mengingat Anda tinggal di labirin komunal yang tumbuh, dan mengingat bahwa ibu Anda masih menghasilkan saudara-saudari di dalamnya, rangsangan untuk pergi dan memulai keluarga sendiri menjadi sangat kecil. Bahkan jika keturunan baru yang dihasilkan hanyalah saudara tiri, argumen “pohon berongga” masih dapat cukup kuat untuk menahan dewasa muda tetap di sarang.

3. Richard Alexander dan Paul Sherman menulis makalah yang mengkritik metode dan kesimpulan Trivers dan Hare. Alexander & Sherman sepakat bahwa rasio jenis kelamin yang bias betina itu normal di antara serangga sosial, tapi membantah adanya klaim kecocokan 3:1. Mereka lebih suka penjelasan alternatif untuk rasio jenis kelamin bias betina, penjelasan yang menurut Trivers dan Hare pertama kali diusulkan oleh Hamilton. Menurut saya, penalaran Alexander dan Sherman cukup persuasif, tapi saya mengakui adanya perasaan bahwa karya seindah Trivers dan Hare tidak mungkin seluruhnya keliru.

Alan Grafen menunjukkan kepada saya masalah lain yang lebih mengkhawatirkan dengan penjelasan rasio jenis kelamin Hymenoptera, yang dipaparkan dalam edisi pertama buku ini. Saya telah menjelaskan poinnya dalam *The Extended Phenotype*. Berikut ringkasannya:

Pekerja potensial *masih* tak membedakan antara membesarkan saudara dan membesarkan keturunan di sembarang rasio jenis kelamin populasi yang dapat dibayangkan. Jadi, anggaplah rasio jenis kelamin penduduk bias betina, bahkan misalkan sesuai dengan prediksi Trivers and Hare, 3:1. Karena pekerja lebih erat berkerabat dengan saudaranya ketimbang dengan saudara laki-laki atau keturunannya dari kedua jenis kelamin, dia mungkin terlihat “lebih suka” membesarkan saudara-saudaranya ketimbang keturunan mengingat rasio jenis kelamin bias betina yang seperti itu: bukankah dia mendapatkan lebih banyak saudara betina yang berharga (plus sedikit saudara jantan yang relatif tidak berharga) ketika dia memilih mengurus saudara-saudaranya? Namun alasan itu mengabaikan nilai reproduktif pejection yang relatif besar dalam populasi yang demikian, sebagai konsekuensi kelangkaan mereka. Para pekerja mungkin tidak berkerabat erat dengan tiap saudara jantan. Namun, jika pejection demikian langka dalam populasi secara keseluruhan, sehingga setiap pejection sangat mungkin menjadi leluhur generasi mendatang.

4. Almarhum filsuf terkemuka J.L. Mackie meminta perhatian kita ke konsekuensi menarik dari fakta bahwa populasi “penipu” dan “pendendam” saya dapat menjadi stabil secara bersamaan. Mungkin memang “sayang” jika suatu populasi tiba di SES yang membuatnya punah; Mackie membuat penjelasan tambahan bahwa beberapa jenis SES sangat mungkin mendorong punahnya populasi ketimbang yang lain. Dalam contoh khusus itu, baik penipu

maupun pendendam berevolusi stabil: populasi bisa menjadi stabil di ekuilibrium penipu atau ekuilibrium pendendam. Poin yang dikemukakan Mackie adalah bahwa populasi yang kebetulan stabil di ekuilibrium penipu akan lebih mungkin untuk musnah. Oleh karena itu, akan ada seleksi yang lebih tinggi, "antar-SES", yang mendukung altruisme timbal-balik. Itu bisa dikembangkan menjadi argumen yang mendukung semacam teori seleksi kelompok yang sungguh bisa berlaku, tak seperti kebanyakan teori seleksi kelompok. Saya telah menjabarkan argumen tersebut dalam makalah saya, "In Defence of Selfish Genes".

## MEME: REPLIKATOR BARU

Sejauh ini, saya belum bicara banyak tentang manusia, walaupun tidak mengesampingkannya dengan sengaja. Sebagian alasan saya menggunakan istilah "mesin kelestarian" adalah karena "hewan" tidak akan mencakup tumbuhan dan, dalam benak beberapa orang, juga tak mencakup manusia. Argumen yang saya ajukan harus, *prima facie*, berlaku untuk setiap makhluk yang berevolusi. Jika suatu spesies harus dikecualikan, sebabnya harus alasan tertentu yang bagus. Apakah ada alasan untuk mengatakan bahwa spesies kita ini unik? Saya percaya jawabannya adalah ya.

Sebagian besar keunikan manusia dapat diringkas dalam satu kata: "budaya" (*culture*). Saya gunakan kata itu bukan dalam makna angkuh, melainkan sebagaimana seorang ilmuwan menggunakannya. Pewarisan budaya serupa dengan pewarisan genetis karena meskipun pada dasarnya konservatif, pewarisan itu dapat menimbulkan se bentuk evolusi. Geoffrey Chaucer tidak akan dapat bercakap-cakap dengan orang Inggris modern, walaupun mereka dihubungkan satu sama lain dengan rantai yang tak terputus berupa sekitar dua puluh generasi orang Inggris, yang masing-masing dapat berbicara dengan orang dari generasi terdekatnya

seperti anak berbicara dengan ayahnya. Bahasa tampaknya "berevolusi" secara non-genetis dengan laju yang jauh lebih cepat daripada evolusi genetis.

Transmisi budaya tidak hanya dimiliki manusia. Contoh terbaik dari spesies lain adalah burung saddleback yang tinggal di pulau-pulau lepas pantai Selandia Baru. Saya mendapatkan penjelasan tentang burung itu baru-baru ini dari P.F. Jenkins. Di pulau tempat Jenkins bekerja ada total sembilan repertoar bunyi kicauan yang berbeda. Burung pejantan hanya menyanyikan satu atau sedikit repertoar saja. Pejantan-pejantan itu dapat digolongkan ke dalam kelompok-kelompok dialek. Sebagai contoh, satu kelompok berisi delapan pejantan di wilayah-wilayah yang bertetangga menyanyikan lagu tertentu yang disebut lagu CC. Kelompok dialek lain menyanyikan lagu-lagu yang berbeda. Kadang-kadang anggota-anggota satu kelompok dialek berbagi tak hanya satu lagu tertentu. Dengan membandingkan lagu-lagu dari ayah dan anak, Jenkins menunjukkan bahwa pola lagu tidak diwariskan secara genetis. Setiap pejantan muda cenderung meniru lagu dari tetangganya, dengan cara yang sama seperti bahasa manusia. Selama sebagian besar waktu Jenkins berada di sana, ada sejumlah lagu tetap di pulau itu, semacam "lumbung lagu" tempat burung-burung muda menghasilkan sendiri repertoar kecilnya. Tapi kadang-kadang Jenkins berkesempatan menyaksikan "penciptaan" lagu baru yang terjadi karena kesalahan dalam peniruan lagu lama. Jenkins menulis: "Bentuk-bentuk lagu baru telah terbukti muncul secara beragam lewat perubahan nada, perulangan nada, penghilangan nada, dan kombinasi bagian-bagian lain dari lagu lainnya yang ada... Munculnya bentuk baru adalah peristiwa mendadak dan hasilnya cukup stabil selama periode beberapa tahun. Lebih jauh lagi, dalam sejumlah kasus, ragam lagu ditransmisikan secara akurat dalam bentuk baru kepada anggota-anggota muda sehingga kelompok penyanyi seragam yang dapat dikenali secara koheren pun berkembang." Jenkins menyebut asal-usul kicauan lagu baru itu sebagai "mutasi budaya".

Kicauan burung saddleback benar-benar berevolusi dengan cara non-genetis. Ada contoh lain evolusi budaya pada burung dan monyet, tapi itu semua hanya keanehan-keanehan yang menarik. Spesies kita sendirilah yang sungguh-sungguh menunjukkan apa yang dapat dilakukan oleh evolusi budaya. Bahasa hanyalah satu dari sekian banyak contoh. Gaya busana dan kuliner, upacara dan adat istiadat, seni dan arsitektur, rekayasa dan teknologi, semua berkembang dalam lintasan

sejarah dengan cara yang terlihat seperti percepatan evolusi genetis, tapi tidak ada hubungannya dengan evolusi genetis. Namun, seperti dalam evolusi genetis, perubahannya bisa progresif. Boleh dianggap bahwa sains modern lebih baik daripada sains kuno. Bukan saja pemahaman kita tentang alam semesta berubah dalam beberapa abad: pemahaman itu bahkan menjadi lebih baik. Memang, ledakan perbaikan pengetahuan baru-baru ini terjadi sejak zaman Renaissance, yang didahului dengan periode stagnasi yang suram, di mana budaya sains Eropa beku di tingkat yang telah dicapai oleh orang Yunani. Tapi, seperti yang kita lihat dalam Bab 5, evolusi genetis juga bisa melaju sebagai rangkaian letupan singkat di antara dataran-dataran yang stabil.

Analogi antara evolusi budaya dan genetis sudah sering ditampilkan, kadang-kadang dalam konteks tak perlu yang bernada mistis. Analogi antara kemajuan sains dan evolusi genetis melalui seleksi alam telah dijabarkan terutama oleh Sir Karl Popper. Saya ingin pergi lebih jauh ke arah yang juga sedang dieksplorasi oleh, misalnya, ahli genetika L.L. Cavalli-Sforza, ahli antropologi F.T. Cloak, dan ahli etologi J.M. Cullen.

Sebagai pengikut Darwin yang antusias, saya belum cukup puas dengan penjelasan yang ditawarkan sesama penganut Darwinisme tentang perilaku manusia. Mereka telah mencoba mencari "keuntungan biologis" dalam berbagai atribut peradaban manusia. Misalnya, agama suku telah dilihat sebagai mekanisme untuk memperkuat identitas kelompok, yang begitu berharga bagi spesies pemburu yang individunya mengandalkan kerja sama untuk menangkap mangsa yang besar dan gesit. Acapkali prasangka evolusioner yang membingkai teori seperti itu secara tersirat mengandung pandangan teori seleksi kelompok. Namun, ada kemungkinan untuk merumuskan ulang teori itu berdasarkan seleksi gen ortodoks. Manusia bisa saja telah menghabiskan sebagian besar dari beberapa juta tahun terakhir dengan hidup dalam kelompok-kelompok kekerabatan yang kecil. Seleksi kerabat dan seleksi yang mendukung altruisme timbal-balik bisa saja telah mempengaruhi gen manusia sehingga menghasilkan banyak kecenderungan dan ciri psikologis dasar kita. Gagasan-gagasan itu sejauh ini sangat masuk akal, tapi saya menemukan bahwa gagasan-gagasan itu belum juga bisa mulai menjawab tantangan akbar untuk menjelaskan kebudayaan, evolusi budaya, dan perbedaan-perbedaan besar antara budaya-budaya manusia di seluruh dunia, dari keegoisan suku Ik di Uganda, seperti yang dijelaskan oleh Colin Turnbull, hingga altruisme lembut ala suku Arapesh yang dibahas oleh Margaret Mead. Saya pikir kita harus mulai

lagi dari awal dan kembali ke prinsip-prinsip pertama. Argumen yang saya ajukan, meski mungkin mengejutkan karena datang dari seorang penulis yang menuliskan bab-bab sebelum ini, adalah bahwa, demi memahami evolusi manusia modern, kita harus mulai dengan membuang gen sebagai satu-satunya landasan gagasan-gagasan kita tentang evolusi. Saya seorang penganut Darwinisme yang antusias, tapi saya pikir Darwinisme adalah teori yang terlalu besar untuk dijejalkan ke dalam konteks gen yang sempit. Gen akan masuk ke dalam tesis saya hanya sebagai analogi, tidak lebih.

Lagi pula, apa yang begitu istimewa mengenai gen? Jawabannya adalah karena gen itu replikator. Hukum fisika mestinya berlaku di seluruh alam semesta yang dapat dijangkau. Apakah ada prinsip-prinsip biologi yang mungkin punya kesahihan universal serupa? Ketika astronot bepergian ke planet yang jauh dan mencari kehidupan, mereka dapat berharap menemukan makhluk yang aneh dan jauh di luar imajinasi kita. Tapi apakah ada yang mesti berlaku bagi semua kehidupan, di mana pun ditemukan, dan apa pun dasar kimianya? Jika ada bentuk kehidupan yang berlandaskan unsur kimia silikon, bukan karbon, atau amonia, bukan air; jika ada makhluk yang ditemukan mati mendidih pada suhu -100 derajat Celsius; jika suatu bentuk kehidupan yang ditemukan bukan berlandaskan unsur kimia sama sekali, melainkan sirkuit elektronik yang bergetar; masihkah ada prinsip umum yang berlaku bagi semua kehidupan? Jelas saya tidak tahu, tapi jika harus bertaruh, saya akan mempertaruhkan uang saya di satu prinsip dasar, yaitu hukum yang mengatakan bahwa semua kehidupan berevolusi melalui perbedaan kelestarian entitas-entitas yang bereplikasi.<sup>1</sup> Gen, molekul DNA, kebetulan merupakan entitas bereplikasi yang ada di planet kita. Mungkin ada yang lain. Jika demikian, asalkan memenuhi kondisi tertentu, mereka hampir pasti menjadi landasan bagi proses evolusi.

Namun, apakah kita harus pergi ke dunia-dunia yang jauh untuk menemukan jenis replikator dan hasil jenis evolusi lain? Saya percaya suatu jenis penyalin baru akhir-akhir ini telah muncul di planet ini. Dia ada persis di hadapan kita. Masih dalam masa pertumbuhan, dia mengambang kikuk di dalam sup purba. Tapi dia telah berhasil mencapai perubahan evolusioner dengan laju yang membuat gen kewalahan untuk mengikutinya.

Sup baru itu adalah sup budaya manusia. Kita butuh nama untuk replikator baru tersebut, kata benda yang menyampaikan gagasan



tentang unit transmisi budaya, atau unit *imitasi*. "*Mimeme*" berasal dari kata Yunani yang pantas, tapi saya ingin satu suku kata yang terdengar sedikit seperti "gen". Saya harap teman-teman pakar sejarah klasik sudi memaafkan apabila saya singkat *mimeme* menjadi *meme*.<sup>2</sup> Jika sedianya ini bisa menghibur, maka anggaplah kata itu terkait dengan "memori", atau kata "*même*" dalam bahasa Prancis. Ucapkan bersajak dengan "krim".

Contoh meme adalah lagu, gagasan, kalimat, gaya busana, cara pembuatan pot, atau struktur lengkung bangunan. Sama seperti gen yang membiakkan diri dalam lumbung gen dengan meloncat dari tubuh ke tubuh melalui sperma atau telur, meme pun membiakkan diri di dalam lumbung meme (*meme pool*) dengan meloncat dari otak ke otak melalui suatu proses yang dalam arti luas bisa disebut imitasi. Jika seorang ilmuwan mendengar atau membaca tentang satu gagasan bagus, dia akan membagikan gagasan itu kepada rekan dan murid-muridnya. Dia menyebutkan gagasan itu dalam artikel dan kuliahnya. Jika gagasan itu menjadi populer, dapat dikatakan bahwa gagasan itu membiakkan dirinya sendiri dengan menyebar dari otak ke otak. Sebagaimana disimpulkan dengan rapi oleh rekan saya N.K. Humphrey: "... meme mesti dianggap sebagai struktur hidup, bukan hanya secara kiasan, melainkan secara teknis.<sup>3</sup> Bila Anda menanam meme yang subur dalam pikiran saya, Anda secara harfiah menaruh parasit ke dalam otak saya, mengubah otak saya menjadi wahana pembiakan meme sama seperti virus menjadi parasit bagi mekanisme genetis sel inang. Dan ini bukan sekadar ungkapan. Meme untuk, misalnya, 'keyakinan akan adanya kehidupan setelah kematian', sungguh-sungguh terwujud secara fisik, jutaan kali, sebagai struktur dalam sistem saraf individu manusia di seluruh dunia."

Mari pertimbangkan gagasan tentang Tuhan. Kita tidak tahu bagaimana gagasan itu muncul di dalam lumbung meme. Mungkin muncul berkali-kali dari beberapa "mutasi" terpisah. Bagaimanapun, gagasan itu sangatlah tua. Bagaimana dia mereplikasi dirinya sendiri? Lewat kata lisan dan tertulis, dibantu oleh musik yang hebat dan seni yang hebat. Mengapa gagasan itu mempunyai nilai kelestarian yang demikian tinggi? Ingat bahwa "nilai kelestarian" di sini bukan berarti nilai untuk gen di dalam lumbung gen, melainkan nilai untuk meme di dalam lumbung meme. Pertanyaan itu sesungguhnya berarti: Ada apa sebetulnya dengan gagasan ketuhanan ini sehingga dia begitu stabil dan lazim dalam lingkungan budaya? Nilai kelestarian meme ketuhanan di

lambung meme berasal dari daya tarik psikologisnya yang besar. Meme itu memberikan jawaban yang sepiantas masuk akal untuk pertanyaan-pertanyaan yang mendalam dan meresahkan tentang kehidupan. Meme itu juga mengusulkan bahwa ketidakadilan di dunia bisa diperbaiki di kehidupan berikutnya. "Kasih ilahi" menyediakan dukungan efektif bagi kelemahan-kelemahan kita, yang ampuh seperti plasebo dari dokter. Itulah beberapa alasan mengapa gagasan ketuhanan disalin dengan begitu mudah oleh bergenerasi-generasi otak individu. Tuhan ada dalam bentuk meme dengan nilai kelestarian atau daya sebar yang tinggi, dalam lingkungan yang disediakan oleh budaya manusia.

Beberapa rekan saya telah menyatakan kepada saya bahwa pemaparan mengenai nilai kelestarian meme ketuhanan tidak menjawab apa pun. Dalam analisis terakhir, mereka ingin selalu kembali ke "keuntungan biologis". Bagi mereka, tidaklah cukup bagus untuk mengatakan bahwa gagasan ketuhanan memiliki "daya tarik psikologis yang besar". Mereka ingin tahu *mengapa* gagasan itu memiliki daya tarik psikologis yang besar. Daya tarik psikologis berarti menarik bagi otak, dan otak dibentuk oleh seleksi alam atas gen di dalam lambung gen. Mereka ingin menemukan bagaimana caranya mempunyai otak yang demikian itu bisa meningkatkan kelestarian gen.

Saya bersimpati terhadap sikap seperti di atas, dan saya tidak meragukan bahwa ada keuntungan genetis dengan otak seperti yang kita miliki ini. Namun demikian, saya pikir jika rekan-rekan saya melihat dasar-dasar asumsi mereka sendiri dengan cermat, mereka akan menemukan bahwa mereka pun tak menjawab banyak pertanyaan, sama seperti saya. Pada dasarnya, alasan mengapa kita lebih baik mencoba menjelaskan fenomena biologis dengan keuntungan bagi gen adalah semata karena gen merupakan replikator. Begitu sup purba memberikan kondisi sedemikian rupa di mana molekul dapat membuat salinan diri sendiri, replikator pun mulai mengambil alih. Selama tiga miliar tahun lebih, DNA merupakan satu-satunya replikator yang layak dibicarakan di dunia. Tapi DNA tidak serta-merta memegang hak monopoli tersebut sepanjang masa. Kapan pun muncul kondisi di mana jenis replikator baru *dapat* membuat salinan dirinya sendiri, replikator baru *akan* cenderung mengambil alih, dan memulai evolusi jenis barunya sendiri. Begitu evolusi baru ini dimulai, dia sama sekali tidak akan serta-merta tunduk kepada yang lama. Evolusi seleksi gen yang lama, dengan menciptakan otak, menyediakan sup tempat meme pertama muncul. Begitu meme yang menyalin diri muncul, evolusinya sendiri yang jauh

lebih cepat pun muncul. Kami, para ahli biologi, telah menyerap gagasan evolusi genetis sedemikian rupa sehingga cenderung lupa bahwa itu hanyalah satu dari sekian banyak kemungkinan jenis evolusi.

Imitasi atau peniruan dalam arti luas adalah cara meme *bisa* bereplikasi. Tapi, seperti halnya tidak semua gen yang dapat bereplikasi melakukannya dengan sukses, beberapa meme lebih sukses di lumbung meme daripada yang lain. Itu sepadan dengan seleksi alam. Saya telah menyebutkan contoh-contoh kualitas tertentu yang menciptakan nilai kelestarian tinggi di antara meme. Tapi, secara umum, nilai-nilai itu harus sama dengan apa yang dimiliki replikator dalam Bab 2; umur panjang, fekunditas, dan ketepatan replikasi. Umur panjang salinan meme mungkin relatif tidak penting, sebagaimana juga salinan gen. Salinan nada "Auld Lang Syne" yang ada di dalam otak saya hanya akan berlangsung selama hidup saya.<sup>4</sup> Salinan nada yang sama yang dicetak dalam album *The Scottish Student's Song Book* mungkin tak bertahan lebih lama. Tapi saya berharap akan ada salinan nada yang sama di atas kertas dan di dalam otak masyarakat selama berabad-abad yang akan datang. Seperti dalam kasus gen, fekunditas jauh lebih penting daripada umur panjang salinan tertentu. Jika meme itu adalah gagasan sains, penyebarannya akan tergantung pada seberapa jauh gagasan itu diterima oleh kalangan ilmuwan; ukuran kasar atas nilai kelestariannya dapat diperoleh dengan menghitung berapa kali gagasan itu dirujuk dalam jurnal sains selama bertahun-tahun.<sup>5</sup> Jika meme itu adalah lagu populer, penyebarannya di seluruh lumbung meme dapat diukur lewat jumlah orang yang menyanyikan lagu itu di jalan. Jika meme itu adalah gaya sepatu perempuan, peneliti meme dalam populasi dapat menggunakan statistik penjualan dari toko-toko sepatu. Beberapa meme, seperti halnya beberapa gen, mencapai sukses jangka pendek dan menyebar dengan cepat, tapi tidak bertahan lama di dalam lumbung meme. Lagu-lagu populer dan tumit stiletto adalah contohnya. Lainnya, seperti hukum agama Yahudi, bisa terus berbiak selama ribuan tahun, biasanya karena catatan tertulis menyimpan potensi kelangsungan hidup yang lebih lama.

Beralih ke kualitas umum ketiga replikator yang sukses: ketepatan replikasi. Di sini saya harus mengakui bahwa saya agak bimbang. Sekilas tampaknya meme bukanlah replikator yang akurat. Setiap kali seorang ilmuwan mendengar satu gagasan dan menceritakannya kepada orang lain, dia cenderung mengubahnya sedikit. Saya tidak merahasiakan utang saya dalam buku ini terhadap gagasan-gagasan R.L. Trivers.

Namun saya tidak mengulang gagasan-gagasan itu sesuai kata-kata Trivers. Saya memuntir-muntirnya untuk tujuan saya sendiri dengan mengubah penekanan dan mencampurkannya dengan gagasan-gagasan saya sendiri serta orang lain. Memenya diteruskan kepada Anda dalam bentuk yang telah diubah. Ini tentu tidak terlihat seperti kualitas transmisi gen yang partikulat, semua atau tidak sama sekali. Yang terlihat, transmisi meme mengalami mutasi yang terus-menerus, dan juga percampuran.

Mungkin saja tampilan non-partikulat itu adalah ilusi sehingga dengan demikian analogi dengan gen tidaklah salah. Lagi pula, jika kita melihat efek banyak ciri genetis seperti tinggi badan manusia atau warna kulit, yang terlihat tidaklah seperti kerja gen yang tidak dapat terbagi dan tercampur. Jika orang kulit hitam kawin dengan orang kulit putih, anak-anak mereka bukan menjadi hitam atau putih, melainkan di tengah-tengah. Itu tidak berarti gen yang bersangkutan tidak partikulat. Hanya saja, ada begitu banyak gen yang bersangkutan dengan warna kulit, masing-masing memiliki efek yang kecil sehingga hasilnya *tampak* bercampur-baur. Sejauh ini saya telah berbicara tentang meme seolah dia unit tunggal yang jelas terdiri atas apa saja, tapi tentu itu masih jauh dari jelas. Saya telah berkata bahwa satu nada adalah satu meme, tapi bagaimana dengan simfoni: ada berapa banyak meme dalam satu simfoni? Apakah setiap gerakan satu meme, bagaimana dengan setiap melodi, setiap bar, setiap kord?

Saya menggunakan trik verbal yang sama seperti yang saya gunakan di Bab 3. Di sana saya membagi "kompleks gen" menjadi unit-unit genetis yang besar dan kecil, dan unit dalam unit. "Gen" didefinisikan bukan dalam cara yang kaku, semua-atau-tidak-sama-sekali, melainkan sebagai unit yang memudahkan, sepotong kromosom yang menyalin diri secara akurat secara memadai, yang dapat dipakai sebagai unit yang praktis bagi seleksi alam. Jika satu bagian Simfoni Ke-9 Beethoven cukup khas dan mudah diingat sehingga dapat dicabut dari konteks keseluruhan simfoni dan digunakan sebagai tanda panggilan yang menjengkelkan di stasiun siaran Eropa, sampai taraf tertentu dia pantas disebut sebagai meme. Secara kebetulan, bagian itu telah mengurangi kemampuan saya untuk menikmati simfoni aslinya.

Demikian pula, ketika kita mengatakan bahwa semua ahli biologi saat ini percaya teori Darwin, kita tidak bermaksud berkata bahwa di dalam otak setiap ahli biologi tertulis salinan identik kata-kata Charles Darwin yang persis sama. Setiap individu memiliki cara sendiri untuk

menafsirkan gagasan-gagasan Darwin. Mungkin dia mempelajarinya bukan dari tulisan-tulisan Darwin sendiri, melainkan dari penulis-penulis yang lebih baru. Beberapa hal yang dikatakan Darwin itu salah di rinciannya. Jika Darwin membaca buku ini, dia hampir tak akan mengenali teori aslinya sendiri di dalamnya, meski saya harap dia suka dengan cara saya mengemukakannya. Toh, terlepas dari semua itu, ada suatu esensi Darwinisme yang hadir di kepala setiap individu yang memahami teorinya. Jika tidak demikian, maka hampir semua pernyataan mengenai dua orang yang saling setuju bakal menjadi tak berarti. Suatu "meme gagasan" bisa didefinisikan sebagai suatu entitas yang dapat ditransmisikan dari satu otak ke otak yang lain. Oleh karena itu, meme teori Darwin adalah landasan penting gagasan yang dimiliki bersama oleh semua otak yang memahami teori itu. *Perbedaan-perbedaan* cara orang menyatakan teori itu, dengan sendirinya, bukan bagian meme. Anggap teori Darwin dapat dibagi menjadi komponen-komponen, sedemikian rupa sehingga ada yang percaya akan komponen A tapi tidak komponen B, sementara yang lain percaya B tapi tidak A. Maka sepatutnya A dan B harus dianggap sebagai meme yang terpisah. Jika hampir semua orang yang percaya A juga percaya B—jika kedua meme saling "terkait" erat, menggunakan istilah gen—maka akan lebih mudah untuk mengelompokkan keduanya sebagai satu meme.

Mari kita mempelajari analogi antara meme dan gen lebih lanjut. Sepanjang buku ini, saya telah menekankan bahwa kita mesti tidak membayangkan gen sebagai agen yang sadar dan mempunyai tujuan. Seleksi alam yang buta membuat gen berperilaku seolah memiliki tujuan dan untuk memudahkan serta menyingkat, gen dibicarakan dengan bahasa tujuan. Sebagai contoh, bila kita mengatakan "gen berusaha meningkatkan jumlahnya di dalam lumbung gen masa depan", yang kita maksud adalah "gen-gen yang berpengaruh sedemikian rupa, sehingga meningkatkan jumlah mereka di dalam lumbung gen masa depan, cenderung menjadi gen-gen yang kita lihat efeknya di dunia". Sama seperti halnya memudahkan bagi kita untuk berpikir bahwa gen merupakan agen yang aktif, bekerja sadar untuk kelangsungan hidupnya sendiri, mungkin memudahkan pula bagi kita untuk berpikir tentang meme dengan cara yang sama. Dalam kedua kasus, gagasan tentang tujuan hanyalah kiasan. Tapi kita telah melihat betapa berhasilnya kiasan itu dalam kasus gen. Bahkan kita telah menggunakan kata-kata seperti gen yang "egois" dan "kejam", walaupun kita tahu betul itu

hanya kiasan. Bisakah kita, dengan semangat yang persis sama, mencari meme yang "egois" atau "kejam"?

Ada masalah di sini tentang hakikat kompetisi. Bila ada reproduksi seksual, setiap gen bersaing terutama dengan alelnya sendiri—pesaing dalam memperebutkan tempat yang sama di kromosom. Meme tampaknya tidak punya sesuatu yang setara dengan kromosom, dan tidak juga dengan alel. Saya kira bahwa banyak gagasan dapat dikatakan memiliki "lawannya" adalah arti yang tak terlalu penting. Tapi umumnya meme lebih menyerupai molekul-molekul replikasi awal, yang mengambang acak dan tak tentu di dalam sup purba, ketimbang gen modern yang berpasang-pasangan dalam kromosom dengan rapi. Lantas dalam arti apakah meme bersaing satu sama lain? Haruskah kita berharap meme menjadi "egois" atau "kejam" jika tak punya alel? Jawabannya, mungkin saja, karena ada satu pengertian di mana meme mau tak mau harus berkompetisi dengan sesamanya.

Setiap pengguna komputer digital tahu betapa berharganya waktu komputer dan ruang penyimpanan memori. Di banyak pusat komputer besar, penggunaan waktu dan ruang ditarik bayaran; atau setiap pengguna diberi jatah waktu, yang diukur dalam detik, dan jatah ruang, yang diukur dalam "kata-kata". Komputer tempat meme hidup adalah otak manusia.<sup>6</sup> Waktu mungkin merupakan faktor pembatas yang lebih penting daripada ruang penyimpanan dan menjadi subjek persaingan berat. Otak manusia dan tubuh yang mengontrolnya tidak dapat melakukan lebih daripada satu atau beberapa hal sekaligus. Jika meme harus mendominasi perhatian otak manusia, dia harus melakukannya dengan mengorbankan meme "saingan". Komoditas lainnya yang bisa diperebutkan meme adalah waktu tayang radio dan televisi, ruang iklan, kolom surat kabar, dan ruang rak perpustakaan.

Dalam kasus gen, kita lihat di Bab 3 bahwa kompleks gen yang beradaptasi bersama bisa muncul di dalam lumbung gen. Satu set besar gen yang bersangkutan dengan mimikri kupu-kupu menjadi terkait erat secara bersama-sama dengan kromosom yang sama, begitu erat sehingga dapat diperlakukan sebagai satu gen. Dalam Bab 5 kita bertemu gagasan yang lebih canggih mengenai seperangkat gen yang stabil dalam evolusi. Gigi, cakar, isi perut, dan organ-organ indera yang saling cocok berkembang di lumbung gen karnivora, sedangkan satu set ciri lain yang stabil muncul dalam lumbung gen herbivora. Apakah sesuatu yang serupa terjadi di lumbung meme? Apakah meme ketuhanan, misalnya, menjadi terkait dengan meme tertentu lainnya, dan apakah keterkaitan

itu membantu kelangsungan hidup masing-masing meme yang ada di dalamnya? Mungkin kita bisa menganggap gereja yang terorganisir, dengan arsitektur, ritus, hukum, musik, seni, dan tradisi tertulisnya, sebagai satu set meme yang beradaptasi secara bersama-sama dan stabil.

Sebagai contoh, aspek doktrin yang sangat efektif dalam menegakkan ketaatan beragama adalah ancaman api neraka. Banyak anak dan bahkan sebagian orang dewasa percaya bahwa mereka akan mengalami siksaan mengerikan setelah mati jika mereka tidak mematuhi aturan agama. Ini teknik persuasi yang sangat keras, yang menyebabkan tekanan psikologis besar sejak zaman pertengahan hingga hari ini. Tapi sangat efektif. Seolah telah dirancang para pemuka agama yang terlatih dalam teknik-teknik indoktrinasi psikologis yang mendalam. Namun, saya ragu apakah para pemuka agama sebegitu canggih. Jauh lebih mungkin apabila meme-meme yang tak memiliki kesadaran memastikan kelangsungan hidup mereka sendiri berdasarkan sifat seolah kejam seperti apa yang ditampilkan oleh gen. Gagasan mengenai api neraka, sederhana saja, *mengekalakan dirinya sendiri*, karena dampak psikologisnya yang mendalam. Gagasan itu kemudian dihubungkan dengan meme ketuhanan karena keduanya saling memperkuat dan saling membantu kelangsungan hidup dalam lumbung meme.

Anggota lain dari kompleks meme religius disebut iman. Artinya, kepercayaan tanpa membutuhkan pembuktian, bahkan di hadapan bukti itu sendiri. Kisah Thomas si Peragu diceritakan bukan agar kita mengagumi Thomas, melainkan agar kita dapat mengagumi kisah para rasul yang lain. Dalam kisah itu, Thomas memerlukan pembuktian. Dan tidak ada yang lebih mematikan bagi beberapa jenis meme selain kecenderungan untuk mencari bukti. Para rasul yang lain, yang imannya begitu kuat sehingga mereka tidak memerlukan pembuktian, diajukan kepada kita sebagai yang layak diikuti. Meme keimanan mengamankan kelangsungan hidupnya dengan trik bawah sadar yang sederhana, yaitu tidak menganjurkan penyelidikan rasional.

Iman yang membuta dapat membenarkan apa saja.<sup>7</sup> Jika seorang manusia percaya pada tuhan yang berbeda, atau bahkan jika dia menggunakan cara yang berbeda untuk menyembah Tuhan yang sama, iman yang membuta dapat memutuskan bahwa dia harus mati—di atas kayu salib, di tiang gantungan, ditusuk pedang, ditembak di jalanan di Beirut, atau diledakkan di sebuah bar di Belfast. Meme iman yang membuta memiliki cara keras tersendiri untuk membiakkan diri. Itu

berlaku baik bagi iman membuta terhadap agama maupun politik dan patriotisme.

Meme dan gen sering bisa memperkuat satu sama lain, tapi kadang-kadang berlawanan pula. Misalnya, kebiasaan hidup selibat dianggap tidak diturunkan secara genetis. Gen untuk selibat akan gagal dalam lumbung gen kecuali ada keadaan yang sangat khusus seperti yang kita temukan di serangga sosial. Tapi, tetap saja, meme untuk selibat dapat berhasil di dalam lumbung meme. Misalnya, andaikan keberhasilan meme amat tergantung kepada berapa banyak waktu yang dihabiskan individu untuk secara aktif menularkannya ke orang lain. Setiap waktu yang dihabiskan untuk melakukan hal selain mencoba menyebarkan meme dapat dianggap sebagai waktu yang terbuang dari sudut pandang meme. Meme untuk selibat disebar oleh pemuka agama yang selibat ke anak-anak muda yang belum memutuskan apa yang akan mereka lakukan dengan hidup mereka. Media transmisinya adalah berbagai macam pengaruh manusia, kata-kata lisan dan tertulis, contoh pribadi, dan sebagainya. Anggaplah, untuk keperluan argumen, pernikahan mengurangi kemampuan seorang pemuka agama untuk mempengaruhi umatnya, misalkan karena menyita sebagian besar waktu dan perhatiannya. Itu bahkan sudah diajukan sebagai alasan resmi bagi penegakan hidup selibat di kalangan pemuka agama tertentu. Jika memang demikian, meme untuk hidup selibat dapat memiliki nilai kelestarian yang lebih besar daripada meme untuk menikah. Tentu saja, hal yang persis sebaliknya akan berlaku kepada *gen* untuk hidup selibat. Jika seorang pemuka agama adalah mesin kelestarian untuk meme, hidup selibat adalah ciri berguna untuk dijadikan bagian dalam dirinya. Hidup selibat hanyalah mitra kecil dalam kompleks besar berisi meme-meme religius yang saling membantu.

Saya menduga bahwa kompleks meme yang beradaptasi bersama berevolusi dengan cara yang serupa seperti cara kompleks gen beradaptasi bersama. Seleksi mendukung meme yang mengeksploitasi lingkungan budayanya demi keuntungannya sendiri. Lingkungan budaya terdiri atas meme lain yang juga sedang mengalami seleksi. Oleh karena itu, lumbung meme memiliki ciri rangkaian yang stabil dalam evolusi, yang akan sulit dinvasi oleh meme baru.

Saya telah berpandangan negatif tentang meme, tapi meme memiliki sisi yang menyenangkan juga. Bila kita mati ada dua hal yang dapat kita tinggalkan: gen dan meme. Kita diciptakan sebagai mesin gen, yang dibentuk untuk menyebarkan dan mewariskan gen kita. Tapi aspek diri



kita akan dilupakan dalam tiga generasi. Anak Anda, bahkan cucu Anda, bisa memiliki kemiripan dengan Anda, mungkin dalam bentuk wajah, bakat musik, warna rambut. Namun, seiring generasi berlalu, sumbangan gen Anda terbelah dua. Tidaklah butuh waktu lama sampai proporsi gen khas Anda pribadi menjadi dapat diabaikan. Gen kita bisa saja abadi, tapi *kumpulan* gen yang merupakan diri kita ditakdirkan akan hancur. Elizabeth II adalah keturunan langsung William Sang Penakluk, tapi sangat mungkin Elizabeth II tidak membawa satu pun gen raja tua itu. Kita sebaiknya tidak mencari keabadian dalam reproduksi.

Namun jika Anda bersumbangsih kepada budaya dunia, jika Anda punya gagasan bagus, menulis lagu, menciptakan alat, menulis puisi, maka karya itu bisa terus hidup, utuh, lama setelah gen Anda terburai di dalam lumbung gen bersama. Sokrates mungkin, atau tak mungkin, memiliki satu atau dua gen yang hidup di dunia saat ini, seperti menurut G.C. Williams, tapi siapa yang peduli? Kompleks meme Sokrates, Leonardo da Vinci, Kopernikus, dan Marconi masih kuat bertahan.

Betapapun spekulatifnya perkembangan teori meme saya, ada satu pokok pemikiran serius yang ingin saya tekankan sekali lagi, yaitu ketika kita melihat evolusi ciri-ciri budaya dan nilai kelestariannya, kita harus jelas mengenai kelestarian *siapa* yang sedang dibicarakan. Ahli biologi, seperti yang kita lihat, terbiasa mencari keunggulan di tingkat gen (atau tingkat individu, kelompok, atau spesies, sesuai selera). Yang sebelumnya tidak kita pertimbangkan adalah bahwa ciri budaya bisa jadi berevolusi dengan caranya sendiri, hanya karena hal itu *menguntungkan dirinya sendiri*.

Kita tidak perlu mencari nilai kelestarian biologis biasa dari ciri-ciri seperti agama, musik, dan tarian ritual, meskipun kelestarian biologis juga dapat menyertainya. Begitu gen menyediakan mesin kelestarian berupa otak yang mampu melakukan peniruan dengan cepat, meme secara otomatis akan mengambil alih. Bahkan kita tidak perlu menganggap ada keunggulan genetis dalam peniruan, meski itu pasti akan sangat membantu. Yang diperlukan hanyalah bahwa otak harus *punya kemampuan* meniru: meme akan berkembang dengan mengeksploitasi kemampuan itu sepenuhnya.

Sekarang saya akan menutup topik replikator baru ini dan mengakhiri bab dengan sedikit harapan. Satu ciri unik manusia, yang mungkin berevolusi melalui meme ataupun tidak, adalah kapasitas kesadarannya untuk memandang ke depan. Gen egois (dan, jika Anda menerima spekulasi bab ini, juga meme) tidak dapat memandang ke

depan. Mereka replikator yang buta dan tak memiliki kesadaran. Fakta bahwa mereka bereplikasi, bersama-sama dengan kondisi tertentu lebih lanjut, berarti mau tak mau mereka akan cenderung ke arah evolusi kualitas yang dapat disebut egois, dalam arti khusus buku ini. Replikator sederhana, baik gen maupun meme, tidak dapat diharapkan akan mengorbankan keuntungan egois jangka pendek, bahkan jika dalam jangka panjang pengorbanan itu menguntungkan. Kita melihat itu dalam bab tentang agresi. Meskipun "konspirasi merpati" akan lebih baik bagi *setiap individu* ketimbang strategi evolusi yang stabil, seleksi alam pasti mendukung SES.

Mungkin saja satu lagi kualitas unik manusia adalah kapasitas altruisme yang sejati, yang murni tanpa kepentingan. Saya harap memang demikian, tapi saya tidak akan membela atau menentangnya, atau berspekulasi tentang evolusi memenya yang mungkin terjadi. Pokok pemikiran yang saya ajukan sekarang adalah, bahkan jika kita melihat sisi gelapnya dan menganggap bahwa individu manusia pada dasarnya egois, kapasitas sadar kita untuk memandang ke depan—simulasi masa depan dalam imajinasi—dapat menyelamatkan kita dari eksese egois yang terburuk dari replikator nan buta. Kita memiliki setidaknya peralatan mental untuk mengurus kepentingan egois kita dalam jangka panjang, bukan hanya kepentingan egois dalam jangka pendek semata. Kita dapat melihat manfaat jangka panjang partisipasi dalam "konspirasi merpati" dan kita dapat duduk bersama untuk membahas bagaimana cara membuat konspirasi itu berjalan. Kita punya kekuatan untuk menentang gen egois yang kita bawa dari lahir, dan jika perlu, indoktrinasi meme egois kita. Bahkan kita dapat membahas cara-cara khusus untuk menanamkan dan memelihara altruisme yang murni dan tanpa kepentingan—sesuatu yang tidak memiliki tempat di alam, sesuatu yang belum pernah ada dalam seluruh riwayat dunia. Kita dibangun sebagai mesin gen dan dibudayakan sebagai mesin meme, tapi kita memiliki kekuatan untuk berbalik melawan pembentuk kita. Kita, sendirian di Bumi ini, dapat memberontak melawan tirani egois para replikator.<sup>8</sup>

## CATATAN AKHIR

1. Taruhan saya bahwa semua kehidupan, di mana-mana di alam semesta, bakal terbukti berevolusi dengan cara Darwinian, kini telah dijabarkan dan diberi justifikasi lebih lengkap dalam makalah saya “Universal Darwinism” dan dalam bab terakhir *The Blind Watchmaker*. Saya menunjukkan bahwa semua alternatif Darwinisme yang sudah pernah diusulkan pada prinsipnya tidak mampu menjelaskan kompleksitas teratur kehidupan. Argumen saya adalah argumen umum, tidak didasari fakta-fakta khusus tentang kehidupan seperti yang kita kenal. Dengan demikian, argumen itu telah dijadikan sasaran kritik oleh para ilmuwan membosankan yang berpikir bahwa membanting tulang di depan uji tabung reaksi (atau sepatu bot berlumpur yang dingin) adalah satu-satunya metode penemuan dalam sains. Seorang kritikus mengeluhkan bahwa argumen saya terlalu “filosofis”, seolah cercean seperti itu saja sudah cukup. Filosofis atau tidak, kenyataannya adalah baik dia maupun orang lain tidak menemukan cacat dalam argumen saya. Dan “pada prinsipnya” argumen seperti argumen saya sama sekali bukannya tidak relevan dengan dunia nyata, dan justru dapat menjadi *lebih* kuat daripada argumen berdasarkan penelitian faktual tertentu. Penalaran saya, jika benar, memberitahu kita sesuatu yang penting tentang kehidupan di mana saja di alam semesta. Laboratorium dan penelitian lapangan dapat memberitahu kita hanya tentang kehidupan sesuai sampel yang kita temukan di sini.
2. Kata “meme” rupanya merupakan meme yang baik. Sekarang ini kata meme cukup banyak digunakan dan pada 1988 turut dimasukkan ke dalam daftar resmi kata-kata yang dipertimbangkan untuk edisi kamus bahasa Inggris Oxford selanjutnya. Itu membuat saya semakin ingin mengulangi bahwa rencana saya terhadap budaya manusia tidaklah seberapa, hampir bukan apa-apa. Ambisi saya yang sesungguhnya—yang, harus diakui, besar—mengarah ke jalur yang sepenuhnya berbeda. Saya ingin mengklaim kekuasaan tanpa batas atas entitas-entitas yang mereplikasi diri secara sedikit tak akurat, begitu mereka muncul di mana saja di alam semesta. Ini karena entitas seperti itu cenderung menjadi landasan untuk seleksi Darwinian yang setelah bergenerasi-generasi secara kumulatif membangun sistem-sistem yang sangat rumit. Saya percaya, dalam kondisi yang tepat, replikator secara otomatis bergabung untuk menciptakan sistem, atau mesin, yang mengangkut mereka dan bekerja untuk mendukung replikasi terus-menerus. Sepuluh bab pertama *The Selfish Gene* telah hanya berkonsentrasi ke satu jenis replikator, yaitu gen. Dalam pembahasan meme di bab ini, saya mencoba mengangkat persoalan tentang replikator pada umumnya dan menunjukkan bahwa gen bukanlah satu-satunya anggota kelas yang penting itu. Saya tak tahu pasti apakah ranah budaya manusia benar-benar memiliki apa yang diperlukan untuk menjalankan suatu bentuk Darwinisme. Tapi bagaimanapun, pertanyaan itu tidak begitu penting bagi maksud saya. Bab 11 akan berhasil jika pembaca menutup buku dengan perasaan bahwa molekul DNA bukan satu-satunya entitas yang mungkin membentuk landasan bagi evolusi Darwin. Tujuan saya adalah menempatkan gen sebagai gen saja, bukan menyusun teori akbar tentang kebudayaan manusia.
3. DNA adalah sepotong perangkat keras yang mereplikasi diri. Setiap potong memiliki struktur tertentu, yang berbeda dari potongan-potongan DNA pesaing. Jika meme dalam otak serupa dengan gen, dia mestinya merupakan struktur otak yang mereplikasi diri, pola aktual sambungan saraf yang menyusun kembali dirinya di satu otak dan otak lainnya. Saya selalu merasa gelisah kala menyatakan hal itu karena kita tahu jauh lebih sedikit tentang otak daripada tentang gen. Akibatnya, kita selalu tak jelas mengenai bagaimana sesungguhnya struktur otak yang seperti itu. Jadi, saya merasa lega saat baru-baru ini menerima makalah sangat menarik dari Juan Delius di Universitas Konstanz, Jerman. Tak seperti saya, Delius tidak perlu setengah-setengah karena dia seorang ilmuwan otak yang terkemuka, sedangkan saya bukan. Oleh karena itu, saya senang bahwa dia cukup berani untuk menegaskan pokok pemikiran di atas dengan benar-benar menerbitkan gambaran terperinci seperti apa kelihatannya perangkat keras saraf untuk suatu meme. Hal-hal menarik lainnya yang dia lakukan juga meliputi eksplorasi analogi meme dengan parasit, secara jauh lebih mendalam ketimbang saya; lebih tepatnya, analogi meme dengan

kisaran di mana parasit ganas ada di salah satu ujungnya dan “symbion” ada di ujung yang lain. Saya sangat tertarik dengan pendekatan itu karena saya tertarik dengan efek “fenotipik luas” (*extended phenotypic*) gen parasit terhadap perilaku inang (lihat Bab 13 buku ini dan khususnya Bab 12 *The Extended Phenotype*). Ngomong-ngomong, Delius menekankan pemisahan yang jelas antara meme dan efek (“fenotipik”)nya. Dia juga menegaskan lagi pentingnya kompleks meme yang beradaptasi bersama, di mana meme diseleksi untuk kesalingcocokan.

- 4 “Auld Lang Syne” kebetulan merupakan contoh yang baik yang dapat saya pilih. Ini karena, hampir secara universal, lagu itu dibawakan dengan kesalahan, suatu mutasi. Refrainnya hari ini hampir selalu dinyanyikan dengan lirik berbunyi “*For the sake of auld lang syne*”, sedangkan Burns menulis liriknya “*For auld lang syne*”. Seorang Darwinian yang memiliki wawasan meme pasti segera bertanya-tanya, apakah “nilai kelestarian” frasa “*the sake of*”? Ingat bahwa kita tidak sedang mencari cara bagaimana *orang* bisa bertahan hidup lebih baik dengan menyanyikan lagu itu dalam bentuk yang telah diubah. Kita sedang mencari cara bagaimana perubahan *itu sendiri* bisa berhasil bertahan hidup di lumbung meme. Semua orang mempelajari lagu itu pada masa kecilnya, tidak dengan membaca lirik Burns, tapi dengan mendengarkan lagu itu dinyanyikan pada Malam Tahun Baru. Dulu kala, mungkin semua orang menyanyikannya dengan kata-kata yang benar. “*For the sake of*” pastilah muncul sebagai mutasi langka. Pertanyaan kita adalah, mengapa mutasi yang awalnya langka menyebar begitu luas sehingga menjadi norma di dalam lumbung meme?

Saya rasa jawabannya tidak jauh-jauh. Huruf “s” yang berdesis memang menonjol. Paduan suara gereja dilatih untuk mengucapkan bunyi “s” seringan mungkin, jika tidak seluruh gereja bergema dengan desisan. Seorang pendeta yang bergumam di altar katedral besar terkadang terdengar di baris belakang jemaat hanya mengucap alunan sporadis “s”. Konsonan lain dalam kata “*sake*”, yaitu “k”, hampir sama menonjolnya. Bayangkan sembilan belas orang menyanyikan “*For auld lang syne*” secara benar dan satu orang, di suatu tempat di dalam ruangan, terselip hingga keliru dan menyebut “*For the sake of auld lang syne*”. Seorang anak, yang baru mendengar lagu itu untuk pertama kalinya, ingin sekali bernyanyi tapi tidak yakin akan kata-katanya. Meskipun hampir semua orang menyanyi “*For auld lang syne*”, desis “s” dan penggalan “k” menerobos masuk ke dalam telinga anak itu. Ketika bagian refrain datang kembali, dia pun menyanyi “*For the sake of auld lang syne*”. Meme mutan pun mengambil alih kendaraan baru. Jika ada anak-anak lain di sana, atau orang dewasa yang tak hafal liriknya, mereka akan cenderung beralih ke bentuk mutan kali berikutnya refrain itu diulang. Ini tidak berarti bahwa mereka “lebih suka” bentuk mutan. Mereka sungguh-sungguh tidak tahu liriknya dan bersemangat untuk mempelajarinya. Bahkan jika mereka yang tahu liriknya dengan tersinggung menyanyi lantang “*For auld lang syne*” (seperti saya), lirik yang asli kebetulan tidak memiliki konsonan yang mencolok, sehingga bentuk mutan jauh lebih mudah untuk didengar, bahkan meskipun dinyanyikan secara diam-diam dan malu-malu.

Kasus serupa adalah lagu “Rule Britannia”. Baris kedua yang benar dari korusnya adalah “*Britannia, rule the waves*”. Meski tidak selalu, baris itu kerap dinyanyikan sebagai “*Britannia rules the waves*”. Di situ meme desis “s” yang kuat dibantu oleh faktor tambahan. Maksud sang penggubah (James Thompson) tampaknya adalah kalimat perintah (*Britannia, go out and rule the waves!*), atau mungkin kalimat saran (*Let Britannia rule the waves*). Tapi mudah saja untuk langsung keliru memahami kalimat itu sebagai pernyataan (*Britannia rules the waves*, dan pada kenyataannya memang demikian). Meme mutan itu punya dua nilai kelestarian yang terpisah dari bentuk asli yang dia gantikan: terdengar lebih mencolok dan lebih mudah untuk dipahami.

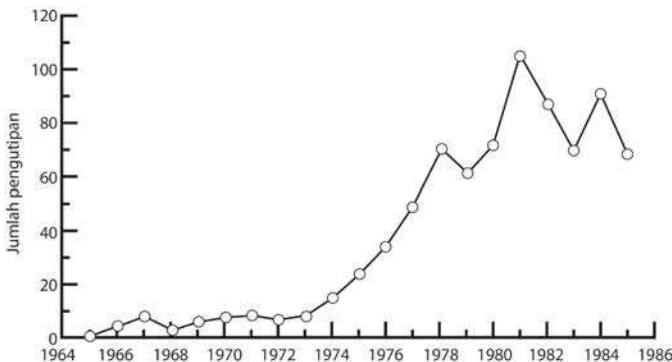
Pengujian terakhir bagi suatu hipotesis haruslah eksperimental. Seharusnya dimungkinkan untuk secara sengaja menginjeksikan meme desis ke dalam lumbung meme dengan frekuensi yang sangat rendah, kemudian menyaksikan penyebarannya akibat nilai kesintasannya sendiri. Bagaimana jika beberapa dari kita mulai bernyanyi “*God saves our Gracious Queen*”?

5. Saya benci jika ini diartikan bahwa mudah menarik perhatian adalah satu-satunya syarat agar gagasan sains tertentu dapat diterima. Lagi pula, sebagian gagasan sains memang benar, yang lainnya semata salah! Kebenaran dan kekeliruan gagasan sains dapat diuji, logikanya dapat dibedah. Gagasan-gagasan itu sungguh tidak seperti lagu populer, agama, atau tatanan rambut punk. Namun, ada sosiologi sekaligus logika dalam sains. Sebagian gagasan sains yang buruk dapat menyebar luas, setidaknya untuk sementara waktu. Beberapa gagasan bagus tertidur selama bertahun-tahun sebelum akhirnya menjadi populer dan menguasai imajinasi ilmiah.

Kita dapat menemukan contoh bagus tentang gagasan tidur yang lalu bangkit dan menyebar merajalela dalam buku ini, yaitu teori Hamilton mengenai seleksi kekerabatan. Saya kira teori Hamilton akan menjadi kasus yang pas untuk menguji gagasan pengukuran persebaran meme melalui penghitungan referensi jurnal. Dalam edisi pertama buku ini saya mencatat bahwa “Dua makalah Hamilton dari tahun 1964 adalah kontribusi paling penting yang pernah ditulis untuk etologi sosial dan saya tidak pernah mampu mengerti mengapa keduanya begitu diabaikan oleh ahli etologi lainnya (namanya bahkan tidak muncul dalam indeks dua buku teks utama etologi yang diterbitkan pada 1970). Untungnya akhir-akhir ini ada tanda-tanda mengenai bangkitnya kembali minat orang terhadap gagasan-gagasan Hamilton.” Saya menulis itu pada 1976. Mari kita telusuri kebangkitan meme tersebut selama dasawarsa berikutnya.

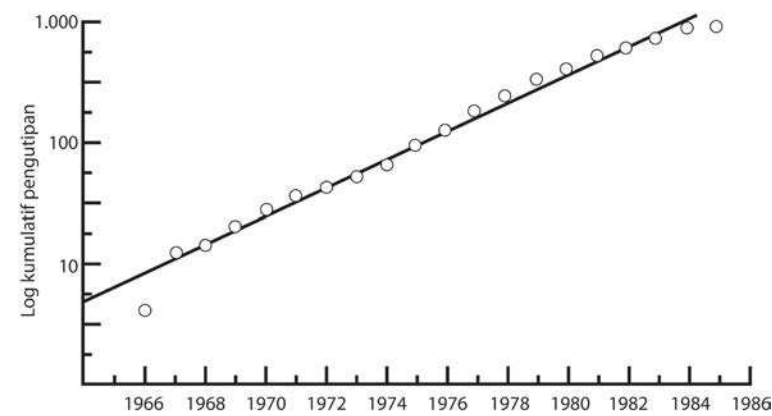
*Science Citation Index* adalah publikasi yang agak aneh, di mana kita dapat mencari makalah apa pun yang diterbitkan dan melihat tabel jumlah makalah lain sesudahnya, untuk tahun tertentu, yang telah mengutip makalah pertama tersebut. Gunanya sebagai bantuan untuk melacak kepustakaan mengenai topik tertentu. Komite karier universitas telah terbiasa menggunakannya sebagai cara kasar (terlalu kasar) untuk mengukur prestasi sains seorang pelamar kerja. Dengan menghitung kutipan makalah Hamilton, setiap tahun sejak 1964, kita dapat melacak kemajuan perkembangan gagasannya dalam hal penerimaan di antara para ahli biologi (Gambar 1). Sangat jelas awalnya bahwa gagasannya terabaikan. Kemudian tampaklah kenaikan dramatis dalam minat terhadap seleksi kerabat selama 1970-an. Jika ada titik permulaan tren naik, tampaknya titik itu ada antara tahun 1973 dan 1974. Kenaikan itu sampai di puncak pada 1981, setelah itu tingkat kutipannya setiap tahun naik turun secara teratur di sekitar satu titik tertentu.

Telah muncul mitos meme yaitu bahwa gelombang minat terhadap seleksi kerabat dipicu oleh buku-buku yang diterbitkan pada 1975 dan 1976. Grafik di bawah, dengan kenaikan dimulai pada 1974, tampaknya memberikan landasan untuk gagasan itu. Sebaliknya, buktinya dapat digunakan untuk mendukung hipotesis yang sangat berbeda, yaitu bahwa kita berhadapan dengan salah satu dari gagasan-gagasan “yang matang”, “yang waktunya telah tiba”. Buku-buku pertengahan 1970-an merupakan gejala efek pengikut, bukan penyebab utama.

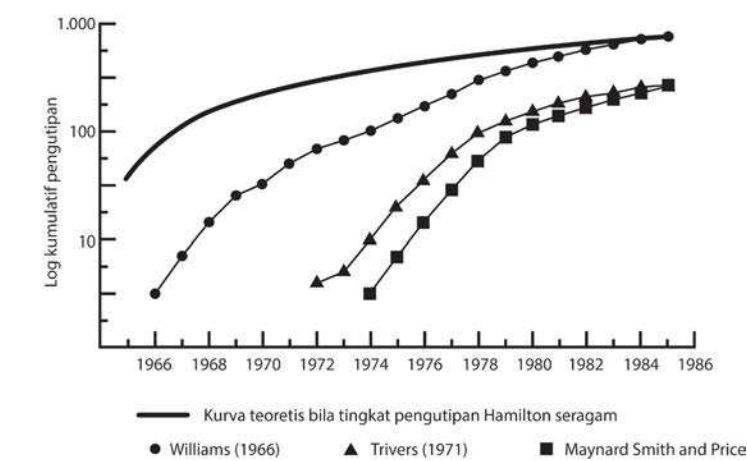


Gambar 1: Pengutipan Hamilton (1964) per tahun di *Science Citation Index*

Mungkin memang kita berhadapan dengan efek pengikut yang berjangka panjang, berawal lambat, dan menjadi makin cepat secara eksponensial, yang dimulai jauh lebih awal. Satu cara untuk menguji hipotesis eksponensial sederhana itu adalah dengan menempatkan jumlah kutipan secara kumulatif di skala *logaritmik*. Setiap proses pertumbuhan, di mana laju pertumbuhan sebanding dengan ukuran yang telah dicapai, disebut pertumbuhan eksponensial. Satu proses eksponensial yang khas adalah wabah: setiap orang menularkan virus kepada beberapa orang lain, yang masing-masing pada gilirannya menularkannya kepada jumlah orang yang sama sehingga jumlah korban tumbuh makin lama makin cepat. Ciri kurva eksponensial bahwa dia menjadi garis lurus bila ditempatkan di skala logaritma. Membuat plot grafik logaritma secara kumulatif seperti itu tidaklah perlu, tapi mudah dan lazim. Jika penyebaran meme Hamilton benar-benar seperti wabah yang sedang merebak, titik-titik di grafik logaritma kumulatifnya harus membentuk satu garis lurus. Apakah betul demikian adanya?



Gambar 2: Log kumulatif pengutipan Hamilton (1964)



Gambar 3: Log kumulatif pengutipan tiga karya bukan oleh Hamilton yang dibandingkan dengan kurva “teoretis” Hamilton (rincian dijelaskan di teks).

Garis yang ditarik pada Gambar 2 adalah garis lurus yang secara statistik paling sesuai dengan semua titik. Kenaikan tajam yang jelas antara tahun 1966 dan 1967 mungkin harus diabaikan

sebagai efek jumlah kecil yang tidak dapat diandalkan, yang cenderung dilebih-lebihkan oleh plot logaritma. Sesudahnya, grafik itu tidak jauh-jauh dari garis lurus, meski pola minor yang membayangkannya juga bisa dilihat. Jika tafsir eksponensial saya diterima, maka yang kita hadapi adalah ledakan minat yang terbakar lambat, menalar sepanjang 1967 sampai akhir 1980-an. Tiap buku dan makalah harus dilihat sebagai gejala sekaligus penyebab tren jangka panjang itu.

Ngomong-ngomong, jangan kira pola kenaikan itu sepele, dalam arti tak terhindarkan. Kurva kumulatif mana pun tentu saja akan naik, bahkan bila laju pengutipan per tahun konstan. Namun di skala logaritma kurva itu akan naik secara ajek dengan laju lebih lambat, dan perlahan berubah menjadi mendatar. Garis tebal di bagian atas Gambar 3 menunjukkan kurva *teoretis* yang akan kita dapatkan jika setiap tahun tingkat pengutipan konstan (sama dengan tingkat rata-rata pengutipan Hamilton yang sesungguhnya, sekitar 37 kali per tahun). *Kurva* yang melemah itu dapat dibandingkan secara langsung dengan *garis* lurus yang diamati di Gambar 2, yang menunjukkan tingkat kenaikan eksponensial. Kasusnya betul-betul peningkatan di atas peningkatan, bukan kenaikan ajek.

Mungkin ada yang tergoda untuk berpikir bahwa ada sesuatu yang, jika tidak tak terhindarkan, setidaknya sedikit diharapkan tentang peningkatan eksponensial. Bukankah laju publikasi karya sains itu sendiri secara keseluruhan, dan dengan demikian peluang untuk mengutip karya, meningkat secara eksponensial? Mungkin ukuran komunitas sains juga meningkat secara eksponensial. Untuk menunjukkan bahwa ada sesuatu yang istimewa di meme Hamilton, cara termudah adalah membuat plot grafik yang sama bagi beberapa makalah lain. Gambar 3 juga menunjukkan frekuensi pengutipan kumulatif bagi tiga karya lain (yang kebetulan juga sangat berpengaruh dalam edisi pertama buku ini), yaitu karya Williams, *Adaptation and Natural Selection* dari 1966; makalah Trivers tahun 1971 tentang altruisme timbal-balik, dan makalah Maynard Smith & Price tahun 1973 yang memperkenalkan gagasan SES. Ketiga karya itu menunjukkan kurva yang jelas tidak eksponensial di seluruh rentang waktu. Namun, untuk karya-karya itu juga, tingkat pengutipan per tahunnya jauh dari seragam dan pada masa tertentu bahkan mungkin eksponensial. Kurva Williams, misalnya, mendekati garis lurus di skala log sekitar tahun 1970 dan seterusnya, menunjukkan bahwa gagasannya juga memasuki fase ledakan pengaruh.

Saya telah mengecilkan pengaruh buku tertentu dalam menyebarkan meme Hamilton. Namun demikian, ada satu catatan tambahan yang tampaknya sugestif untuk analisis meme kecil-kecilan ini. Seperti dalam kasus “Auld Lang Syne” dan “Rule Britannia”, kita memiliki kesalahan mutasi yang mencerahkan. Judul sepasang makalah Hamilton pada 1964 yang benar adalah “The genetical evolution of social behaviour”. Pada pertengahan hingga akhir 1970-an, banyak karya, di antaranya *Sociobiology* dan *The Selfish Gene*, keliru menyebut judulnya sebagai “The genetical theory of social behaviour”. Jon Seger dan Paul Harvey mencari awal mula terjadinya meme mutan itu. Mereka menganggapnya penanda mencolok, hampir mirip label radioaktif, untuk melacak pengaruh sains. Penelusuran mereka tiba pada buku E.O. Wilson yang berpengaruh, *Sociobiology*, yang terbit pada 1975, dan bahkan menemukan beberapa bukti tidak langsung atas silsilah kekeliruan itu.

Meski saya mengagumi karya besar Wilson itu—saya harap semakin banyak akan membaca bukunya langsung dan semakin sedikit orang akan membaca tentangnya—saya selalu terganggu dengan pernyataan yang sungguh salah, yaitu bahwa bukunya mempengaruhi saya. Namun, karena buku saya juga berisi mutasi pengutipan—“label radioaktif”—mulai terlihat seolah-olah ada meme yang menular dari Wilson ke saya! Itu sebetulnya tidak terlalu mengejutkan karena *Sociobiology* tiba di Inggris tepat ketika saya sedang menyelesaikan *The Selfish Gene*, pada saat saya mengerjakan bibliografi. Bibliografi Wilson yang luas seharusnya hadir sebagai berkah karena menghemat banyak waktu di perpustakaan. Tapi kekecewaan saya berubah menjadi kegembiraan saat kebetulan saya menjumpai stensilan bibliografi *The Selfish Gene* yang telah saya serahkan kepada para mahasiswa dalam suatu kuliah di Oxford tahun 1970. Jelas dan

nyata, di dalamnya tertulis “The genetical theory of social behaviour”, lima tahun lebih awal daripada bukti Wilson. Tidak mungkin Wilson melihat bibliografi saya dari tahun 1970 itu. Tak ada keraguan tentangnya: Wilson dan saya secara terpisah memperkenalkan meme mutan yang sama!

Bagaimana kebetulan seperti itu bisa terjadi? Sekali lagi, seperti dalam kasus “Auld Lang Syne”, penjelasan yang masuk akal tidaklah jauh. Buku R.A. Fisher yang paling terkenal berjudul *The Genetical Theory of Natural Selection*. Judul tersebut terlalu akrab dalam dunia biologi evolusioner sehingga sulit bagi kami untuk mendengar dua kata pertama tanpa otomatis menambahkan kata ketiga. Saya menduga bahwa Wilson dan saya telah melakukan hal itu. Ini kesimpulan menggembirakan bagi semua pihak lantaran tidak ada yang keberatan untuk mengakui bahwa kami dipengaruhi oleh Fisher!

6. Jelas dapat diprediksi bahwa komputer elektronik juga akan menjadi inang bagi pola-pola informasi yang mereplikasi diri—meme. Komputer-komputer semakin terikat dalam jejaring rumit informasi bersama. Banyak komputer yang secara harfiah terhubung melalui pertukaran surat elektronik. Lainnya berbagi informasi ketika para pemiliknya saling mengedarkan disket. Bagi program yang mereplikasi diri, itu lingkungan sempurna untuk berkembang dan menyebar. Ketika saya menulis edisi pertama buku ini, saya cukup naif hingga menganggap bahwa meme komputer yang tak diinginkan mestinya akan muncul lewat kesalahan spontan dalam penyalinan program yang sah; saya mengira itu sesuatu yang kecil kemungkinannya. Yah, rupanya saya terlalu polos. Wabah “virus” dan “cacing”, yang sengaja dirilis oleh para pemrogram licik, kini merupakan risiko yang diakrabi pengguna komputer di seluruh dunia. *Hard disk* saya sendiri telah terinfeksi dua epidemi virus yang berbeda selama satu tahun terakhir dan itu pengalaman yang cukup lazim di kalangan pengguna komputer kelas berat. Saya tidak akan menyebutkan nama-nama virus tertentu karena saya tidak ingin memberikan sedikit kepuasan kotor bagi para pelaku kecil yang kotor itu. Saya katakan “kotor” karena perilaku mereka, bagi saya, secara moral tak jauh berbeda dengan perilaku teknisi di laboratorium mikrobiologi yang dengan sengaja menginfeksi air minum dengan kuman penyakit supaya bisa menertawakan orang-orang yang jatuh sakit. Saya katakan “kecil” karena orang-orang itu mentalnya kecil. Merancang virus komputer adalah hal yang biasa saja. Pemrogram mana pun yang setengah kompeten dapat melakukannya dan di dunia modern ini pemrogram yang setengah kompeten bertebaran di mana-mana. Saya sendiri salah satunya. Tapi saya tidak akan bersusah-payah menjelaskan cara virus komputer. Sudah terlalu jelas.

Yang lebih sulit adalah bagaimana memerangi virus komputer. Sangat disayangkan, beberapa pemrogram yang sangat ahli harus membuang waktu berharga untuk menciptakan pendeteksi virus, program penangkal, dan sebagainya (analoginya dengan vaksinasi medis luar biasa mirip, bahkan sampai ke injeksi virus “yang dilemahkan”). Bahayanya adalah bahwa perlombaan senjata akan berkembang, dengan tiap kemajuan dalam pencegahan virus ditandingi program virus baru. Sejauh ini, sebagian besar program antivirus dirancang oleh para altruis yang menyediakan layanan jasa secara gratis. Tapi saya meramalkan pertumbuhan profesi baru, yaitu “dokter perangkat lunak”—yang membelah diri menjadi spesialis-spesialis dengan keuntungan besar—siap dipanggil dengan tas hitam penuh disket diagnostik dan kuratif. Saya menggunakan istilah “dokter”, tapi dokter sesungguhnya memecahkan masalah alam yang tidak direkayasa secara sengaja oleh kejahatan manusia. Dokter perangkat lunak, di sisi lain, akan menjadi seperti pengacara; memecahkan masalah buatan manusia yang seharusnya tidak pernah ada. Sejauh yang saya lihat mengenai motif para pembuat virus, tampaknya mereka samar-samar merasa bagaikan kaum anarkis. Saya ingin berkata kepada mereka: apakah Anda sungguh ingin membuka jalan bagi profesi tamak yang baru? Jika tidak, berhentilah main-main dengan meme konyol dan gunakan bakat pemrograman yang Anda miliki secara lebih baik.

7. Saya telah menerima serentetan surat, yang dapat diduga, dari para pemilik iman yang memprotes kritikan saya tentangnya. Iman sangat sukses mempengaruhi otak untuk



mendukung dirinya, terutama otak anak-anak, sehingga sangatlah sulit untuk melepaskan diri darinya. Tapi apakah sesungguhnya iman itu? Iman adalah kondisi pikiran yang menyebabkan seseorang percaya sesuatu—apa pun itu—secara total tanpa memerlukan bukti pendukung. Jika ada bukti pendukung yang bagus, maka iman akan mubazir, karena toh bukti itu akan memaksa kita untuk percaya. Inilah yang membuat klaim yang sering diulang-ulang, bahwa “evolusi itu sendiri adalah soal iman”, begitu konyol. Orang-orang percaya evolusi bukan karena mereka secara suka-suka ingin percaya, tapi karena melimpahnya bukti evolusi yang tersedia untuk umum.

Saya katakan “apa pun itu” yang dipercaya orang beriman, secara tak langsung menyatakan bahwa orang bisa memiliki iman terhadap apa pun yang dia suka, seperti biarawan elektrik dalam karya Douglas Adams yang kocak, *Dirk Gently's Holistic Detective Agency*. Tokoh itu dirancang dengan tujuan untuk beriman mewakili Anda, dan sangat berhasil. Pada hari pertama kita berjumpa dengannya, dia begitu teguh dalam kepercayaannya bahwa segala sesuatu di dunia ini merah jambu, terlepas dari bukti-bukti yang ada. Saya tidak ingin berargumen bahwa hal-hal yang diimani seorang individu mesti tak masuk akal. Mungkin ya, mungkin tidak. Intinya adalah tidak ada cara untuk memutuskan apakah hal itu memang tak masuk akal dan tidak ada cara untuk memilih satu iman di antara yang lain, karena pembuktian secara eksplisit diajauhi. Bahkan fakta bahwa iman sejati tak memerlukan pembuktian dianggap sebagai kebajikannya yang terbesar; itu inti pendapat saya saat mengutip kisah Thomas si Peragu, satu-satunya menurut saya yang sungguh mengagumkan di antara dua belas rasul.

Iman tidak dapat memindahkan gunung (meskipun bergenerasi-generasi anak-anak diberitahu yang sebaliknya dan mempercayainya). Namun, iman mampu menggerakkan orang untuk melakukan berbagai perbuatan yang bisa berbahaya sehingga bagi saya iman tampak memenuhi syarat sebagai semacam masalah mental. Iman menyebabkan orang percaya kepada apa pun dengan begitu kuat sehingga dalam kasus-kasus ekstrem mereka siap membunuh dan mati demi iman tanpa perlu pembenaran lebih lanjut. Keith Henson menciptakan nama “memeoid” untuk “korban yang telah diambil alih oleh meme sehingga kelangsungan hidup mereka sendiri menjadi tidak penting... Anda bisa melihat banyak orang seperti ini dalam berita-berita petang dari tempat-tempat seperti Belfast atau Beirut.” Iman cukup kuat untuk membuat orang kebal terhadap rasa iba, pengampunan, dan perasaan manusia biasa. Iman bahkan membuat orang kebal terhadap rasa takut jika dia benar-benar percaya bahwa kematian sebagai martir akan mengirimkannya langsung ke surga. Senjata yang luar biasa! Keyakinan agama layak diberikan bab tersendiri dalam sejarah teknologi perang, bersanding dengan busur, kuda, tank, dan bom hidrogen.

8. Nada kesimpulan saya yang cukup optimistis telah memprovokasi keraguan di kalangan kritikus yang merasa bahwa kesimpulan itu tidak konsisten dengan isi buku saya. Dalam beberapa kasus, kritik berasal dari para pakar sosiobiologi doktriner yang secara sengit melindungi pentingnya pengaruh genetis. Dalam kasus lain, kritik datang dari wilayah yang berlawanan, yakni para pemuka aliran kiri yang secara sengit melindungi ikon demonologis favorit mereka! Rose, Kamin, dan Lewontin dalam karya mereka, *Not in Our Genes*, memiliki musuh bernama “reduksionisme”; dan semua reduksionis terbaik biasanya juga “determinis”, khususnya “determinis genetis”.

Otak, bagi kaum reduksionis, adalah objek biologis yang tetap atau pasti, yang menghasilkan perilaku yang kita amati serta keadaan pikiran atau niat yang kita simpulkan dari perilaku tersebut... Posisi seperti itu seluruhnya, atau mestinya seluruhnya, sesuai dengan prinsip-prinsip sosiobiologi yang ditawarkan oleh Wilson dan Dawkins. Namun, mengambil sikap seperti itu akan melibatkan mereka dalam dilema mengenai, pertama, perdebatan tentang banyak perilaku bawaan manusia yang, sebagai manusia liberal, mereka anggap tidak menarik (dengki, indoktrinasi, dll); kedua, jeratan persoalan etika kebebasan tentang pertanggungjawaban tindakan pidana, jika hal ini, seperti semua tindakan lainnya,

terdeterminasi secara biologis. Untuk menghindari masalah itu, Wilson dan Dawkins mengandalkan kehendak bebas yang memungkinkan kita untuk melawan perintah gen kita jika kita menginginkannya... Pada dasarnya itu kembali menuju Cartesianisme yang tak tahu malu, *deus ex machina* yang dualistik.

Saya *pikir* Rose dan rekan-rekannya menuduh bahwa kami tidak mau kalah. Entah kita harus menjadi “determinis genetis” atau kita percaya “kehendak bebas”; kita tidak bisa memilih dua-duanya. Namun—di sini saya kira saya bicara atas nama Profesor Wilson, selain diri sendiri—hanya di mata Rose dan rekan-rekannyalah kami penganut “determinisme genetis”. Yang tidak mereka pahami (setidaknya tampaknya demikian) adalah bahwa sangat mungkin bagi kami untuk berpendapat bahwa gen membawa pengaruh statistik terhadap perilaku manusia sementara pada waktu yang sama percaya bahwa pengaruh ini dapat dimodifikasi, diganti, atau dibalik dengan pengaruh lain. Gen mesti mengarahkan pengaruh statistik ke setiap pola perilaku yang berevolusi melalui seleksi alam. Mestinya Rose dan rekan-rekannya setuju bahwa hasrat seksual manusia telah berevolusi melalui seleksi alam, dalam arti bahwa segala sesuatu berevolusi melalui seleksi alam. Oleh karena itu, mereka mestinya setuju bahwa ada gen yang mempengaruhi hasrat seksual—dalam arti sebagaimana gen mempengaruhi semua hal lain. Toh mestinya mereka tidak memiliki masalah dengan pembatasan hasrat seksual ketika secara sosial diperlukan untuk melakukan itu. Apanya yang dualistik di situ? Jelas tidak ada. Dan tidak ada dualisme pula bila saya menyerukan “perlawanan atas tirani replikator egois”. Kita, tepatnya otak kita, cukup terpisah dan independen dari gen sehingga dapat memberontak terhadap gen. Seperti yang telah disebutkan, kita melakukannya dalam skala kecil setiap kali kita menggunakan kontrasepsi. Tidak ada alasan mengapa kita tidak harus memberontak dalam skala besar pula.

## ORANG BAIK SAMPAI DULUAN

Orang baik sampai belakangan (*Nice guys finish last*). Ungkapan itu sepertinya berasal dari dunia bisbol walau sebagian otoritas menyatakan konotasi alternatifnya lebih penting. Ahli biologi Amerika Garret Hardin menggunakan istilah itu untuk merangkum pesan dalam apa yang bisa disebut "sosiobiologi" atau "keegoisan gen". Mudah untuk melihat betapa tepatnya ungkapan itu. Jika kita terjemahkan makna sehari-hari "orang baik" ke dalam padanan Darwinian, orang baik adalah individu yang membantu anggota spesiesnya untuk meneruskan gen anggota lain itu ke generasi selanjutnya, dengan mengorbankan kepentingan sendiri. Dengan demikian, maka orang baik tampaknya akan berkurang jumlahnya: kebaikan mengalami kematian Darwinian. Namun ada tafsiran lainnya yang teknis atas kata sehari-hari "baik". Jika kita adopsi definisi itu, yang tidak terlalu jauh dari makna sehari-harinya, orang baik bisa sampai *dulu*. Kesimpulan yang lebih optimistis itu adalah isi bab ini.

Ingatlah tipe Pendendam dalam Bab 10. Pendendam adalah individu yang saling membantu dengan cara yang tampak altruistik, tapi menolak membantu—mendendam terhadap—individu yang sebelumnya menolak membantunya. Pendendam akhirnya mendominasi populasi karena

mereka mewariskan lebih banyak gen kepada generasi masa depan daripada Pecundang (yang menolong orang tanpa pandang bulu, dan dieksploitasi) atau Penipu (yang mengeksploitasi semua orang tanpa ampun dan akhirnya saling menipu). Kisah Pendendam menggambarkan satu prinsip umum yang penting, yang disebut Robert Trivers sebagai "altruisme timbal-balik" (*reciprocal altruism*). Seperti yang kita lihat dalam contoh ikan pembersih, altruisme timbal-balik tidak terbatas ke anggota-anggota satu spesies saja. Altruisme timbal-balik juga berlaku di semua hubungan yang disebut simbiosis—contohnya semut yang mengisap cairan dari "ternak" kutu daunnya. Sejak Bab 10 ditulis, ahli ilmu politik Amerika, Robert Axelrod (berkolaborasi bersama W.D. Hamilton yang sering disebut di banyak halaman buku ini), telah membawa gagasan altruisme timbal-balik ke arah baru yang menarik. Axelrod-lah yang mencetuskan makna teknis kata "baik" yang saya sebut dalam paragraf pembuka.

Axelrod, sebagaimana banyak ahli ilmu politik, ekonomi, matematika, psikologi, terpesona oleh permainan judi sederhana yang disebut Dilema Tahanan (*Prisoner's Dilemma*). Permainan itu sedemikian sederhananya sampai-sampai saya tahu orang-orang cerdas yang salah memahaminya, mereka pikir ada makna tersembunyi di dalamnya! Tapi kesederhanaannya melenakan. Banyak buku di perpustakaan telah dicurahkan untuk mencari tahu berbagai pengembangan permainan ini. Banyak orang berpengaruh mengira bahwa Dilema Tahanan merupakan kunci rencana strategi pertahanan, yang mesti dipelajari guna mencegah perang dunia ketiga. Sebagai ahli biologi, saya setuju dengan Axelrod dan Hamilton bahwa banyak tumbuhan dan hewan liar terlibat dalam permainan Dilema Tahanan yang tak henti-hentinya, dimainkan sepanjang masa evolusi.

Dalam versi aslinya yang merupakan permainan manusia, Dilema Tahanan adalah seperti berikut. Ada seorang "bankir" yang bertindak sebagai hakim dan membayar pemenang, dan dua pemain. Misalkan saya bermain melawan Anda (kiranya akan kita lihat bahwa "melawan" adalah tepatnya apa yang tidak harus kita lakukan). Ada dua kartu di tiap tangan kita, dilabeli Bekerja Sama (*Cooperate*) dan Berkhianat (*Defect*). Untuk bermain, kita memilih salah satu kartu kita dan meletakkannya secara tertutup di meja. Kartu diletakkan demikian agar pemain tidak terpengaruh oleh gerakan lawan: kedua pemain akan bergerak secara bersamaan. Sekarang kita menunggu dengan tegang saat bankir membuka kartu-kartu itu. Tegang, karena kemenangan kita

bukan hanya tergantung kartu mana yang kita mainkan (yang diketahui oleh kita), melainkan juga kartu mana yang dimainkan lawan (yang tidak kita ketahui sampai bankir membukanya).

Karena ada  $2 \times 2$  kartu, maka ada empat kemungkinan yang bisa terjadi. Masing-masing kemungkinan itu adalah (menggunakan dolar untuk merujuk ke asal permainan ini di Amerika Utara):

1. Kita berdua mengeluarkan kartu Bekerja Sama. Bankir membayar \$300 kepada masing-masing kita. Hasil ini disebut Imbalan untuk kerja sama yang baik.
2. Kita berdua mengeluarkan kartu Berkhianat. Bankir mendenda kita masing-masing \$10. Ini disebut Hukuman atas tindakan saling berkhianat.
3. Anda memainkan kartu Bekerja Sama; saya memainkan Berkhianat. Bankir membayar saya \$500 (Godaan untuk berkhianat) dan mendenda Anda \$100 (sebagai Pecundang).
4. Anda memainkan Berkhianat; saya memainkan Bekerja Sama. Bankir membayar Anda \$500 sebagai Godaan berkhianat dan mendenda saya, si Pecundang, \$100.

Hasil nomor 3 dan 4 berkebalikan: satu pemain sangat untung dan lainnya sangat rugi. Di hasil nomor 1 dan 2 kedua pemain mendapat hasil yang sama, tapi 1 lebih baik untuk *berdua* daripada 2. Jumlah uang persisnya bukanlah persoalan. Tak jadi soal pula seberapa banyak hasilnya positif (pembayaran) dan seberapa banyak hasilnya negatif (denda), jika ada. Yang terpenting, untuk memenuhi syarat permainan Dilema Tahanan sejati, adalah urutan peringkat. Godaan untuk berkhianat harus lebih besar daripada Imbalan untuk kerja sama yang saling menguntungkan, yang harus lebih bagus daripada Hukuman untuk pembelotan, yang harus lebih bagus pula daripada denda untuk Pecundang. (Persisnya, ada satu syarat lagi yang harus terpenuhi dalam permainan Dilema Tahanan sejati: rata-rata Godaan dan denda bagi Pecundang tidak boleh melebihi Imbalan. Alasannya akan ditampilkan nanti). Keempat hasil di atas dapat diringkas dalam matriks hasil di Gambar A.

Sekarang, mengapa harus ada "dilema"? Untuk melihatnya, amati matriks hasil dan bayangkan pikiran-pikiran yang bisa melintasi benak saya saat bermain melawan Anda. Saya tahu hanya ada dua kartu yang bisa Anda mainkan, Bekerja Sama dan Berkhianat. Mari kita pertimbangkan secara berurutan. Jika Anda mainkan Berkhianat (ini

berarti kita harus melihat ke kolom kanan), kartu terbaik yang dapat saya mainkan mestinya Berkhianat pula. Memang, saya akan mendapat hukuman karena kita sama-sama Berkhianat, tapi jika Bekerja Sama saya akan mendapat denda Pecundang yang bahkan lebih buruk. Sekarang, mari kita beralih ke hal lain yang mestinya dapat Anda lakukan (lihat kolom sebelah kiri), yaitu memainkan kartu Bekerja Sama. Lagi-lagi Berkhianat adalah hal terbaik yang saya dapat lakukan. Seandainya saya Bekerja Sama, kita berdua mendapat nilai yang agak tinggi, \$300. Tapi, kalau Berkhianat, saya akan mendapat lebih banyak lagi, \$500. Kesimpulannya, terlepas dari kartu apa yang Anda mainkan, langkah terbaik saya adalah *Selalu Berkhianat*.

APA YANG ANDA LAKUKAN

|                       | BEKERJA SAMA  | BERKHIANAT  |
|-----------------------|---|---|
| BEKERJA SAMA          | <u>Cukup Baik</u><br><br><b>Imbalan</b><br><br>(Atas kerja sama saling menguntungkan)<br><br><b>Contoh: \$300</b> | <u>Sangat Buruk</u><br><br><b>Denda bagi Pecundang</b><br><br><br><b>Contoh: Denda \$100</b>              |
| APA YANG SAYA LAKUKAN | <u>Sangat Baik</u><br><br><b>Godaan</b><br><br>(Untuk berkhianat)<br><br><b>Contoh: \$500</b>                     | <u>Cukup Buruk</u><br><br><b>Hukuman</b><br><br>(Atas saling berkhianat)<br><br><b>Contoh: Denda \$10</b> |
| BERKHIANAT            |   |   |

Gambar A: Hasil untuk saya dari berbagai kemungkinan permainan Dilema Tahanan

Jadi berdasarkan logika murni saya mendapati bahwa apa pun yang Anda lakukan, saya harus berkhianat. Anda pun, dengan logika yang tak kurang sempurna, akan menyimpulkan hal yang sama. Maka, bila dua pemain rasional bertemu, keduanya akan berkhianat dan sama-sama mendapat denda atau hasil rendah. Namun, masing-masing tahu betul bahwa, kalau saja mereka *berdua* bekerja sama, keduanya akan memperoleh imbalan yang relatif tinggi atas kerja sama (\$300 dalam contoh kita). Itulah mengapa permainannya disebut dilema, mengapa

secara paradoks tampak begitu menjengkelkan, dan mengapa bahkan ada usul bahwa seharusnya ada hukum yang melarangnya.

"Dilema Tahanan" berasal dari satu contoh imajiner. Mata uang dalam kasus ini bukan uang, melainkan hukuman penjara. Dua orang—sebut saja Peterson dan Moriarty—ditahan atas dugaan saling membantu dalam kejahatan. Masing-masing tahanan, di dalam sel-sel yang terpisah, digoda untuk mengkhianati rekannya (Berkhianat) dengan menyerahkan bukti yang menjatuhkan rekannya supaya dirinya sendiri mendapat keringanan hukuman. Apa yang terjadi tergantung apa yang dilakukan kedua tahanan, dan masing-masing tidak tahu apa yang dilakukan oleh rekannya. Jika Peterson melempar kesalahan sepenuhnya kepada Moriarty sementara Moriarty seakan menguatkan cerita itu dengan bersikap diam (bekerja sama dengan mantan rekannya yang ternyata berkhianat), Moriarty akan mendapat hukuman penjara yang berat sementara Peterson akan melenggang tanpa hukuman setelah menyerah kepada Godaan untuk berkhianat. Jika kedua tahanan saling mengkhianati, keduanya akan didakwa karena kejahatan mereka tapi menerima sedikit imbalan karena memberikan bukti-bukti. Keduanya akan mendapatkan keringanan hukuman walaupun hukuman itu sendiri masih cukup keras, Hukuman karena saling mengkhianati. Jika keduanya bekerja sama (dengan satu sama lain, bukan dengan pihak berwajib), dengan cara menolak mengaku, maka tidak ada cukup bukti untuk mendakwa siapa pun di antara mereka atas kejahatan utama sehingga mereka akan menerima hukuman yang lebih ringan atas pelanggaran yang lebih ringan; Imbalan atas saling kerja sama. Meskipun mungkin agak aneh untuk menyebut hukuman penjara sebagai "imbalan", demikianlah yang akan dipandang oleh kedua orang itu jika alternatifnya adalah masa kurungan yang lebih lama. Anda akan melihat bahwa, walaupun "bayaran"-nya tidak dalam bentuk uang, ciri-ciri mendasar permainan itu tetap ada (lihat urutan peringkat keempat hasil). Jika Anda menempatkan diri di posisi masing-masing tahanan, dengan mengasumsikan keduanya memiliki motivasi kepentingan pribadi yang rasional dan mengingat bahwa mereka tidak dapat berbicara satu sama lain untuk bersepakat, Anda akan tahu bahwa keduanya tidak punya pilihan lain selain berkhianat sehingga keduanya akan dijatuhi hukuman berat.

Apakah ada jalan keluar dari dilema ini? Kedua pemain tahu bahwa, apa pun yang diperbuat lawannya, mereka sendiri tidak dapat berbuat lebih baik ketimbang Berkhianat; tapi keduanya juga tahu bahwa, jika

saja *keduanya* bekerja sama, *masing-masing* akan mendapat hasil lebih baik. Kalau saja... kalau saja... kalau saja ada suatu cara untuk mencapai kesepakatan, suatu cara untuk meyakinkan seorang pemain bahwa lawannya dapat dipercaya untuk tidak berperilaku egois, suatu cara untuk mengendalikan kesepakatan.

Dalam permainan Dilema Tahanan sederhana, tidak ada cara untuk menjamin kepercayaan. Kecuali setidaknya salah satu pemain adalah pecundang yang suka berkorban, yang terlalu baik bagi dunia ini, maka permainan tersebut ditakdirkan untuk berakhir dengan saling mengkhianati, dan hasil yang menyengsarakan kedua pemain. Namun, ada versi lain permainan tersebut, yaitu "Iterasi" atau Pengulangan Dilema Tahanan. Permainan pengulangan ini lebih rumit dan dalam kerumitan itulah terletak harapan.

Iterasi tersebut hanyalah pengulangan permainan Dilema Tahanan dalam jumlah tak terbatas dengan para pemain yang sama. Sekali lagi Anda dan saya saling berhadapan, dengan bankir duduk di antara kita. Sekali lagi kita masing-masing memiliki hanya dua kartu, dengan label Bekerja Sama dan Berkhianat. Sekali lagi kita melangkah dengan masing-masing memainkan satu kartu atau lainnya sementara bankir memberi bayaran atau denda, sesuai dengan aturan yang dicantumkan di atas. Tapi sekarang, itu bukanlah akhir permainan, dan kita mengambil kartu serta mempersiapkan diri untuk putaran lain. Berturut-turut putaran permainan memberikan kita kesempatan untuk membangun kepercayaan atau ketidakpercayaan, untuk membalas setimpal atau bermurah hati, memaafkan atau menghukum. Dalam permainan panjang yang tanpa batas, yang terpenting adalah bahwa kita berdua bisa menang dengan mengorbankan bankir, bukan dengan mengorbankan satu sama lain.

Setelah sepuluh putaran permainan, teorinya, saya bisa menang sebanyak \$5.000, tapi hanya jika Anda luar biasa bodoh (atau berlagak suci) dan terus-menerus Bekerja Sama, meski faktanya saya terus Berkhianat. Lebih realistis lagi, mudah bagi kita untuk menerima \$3.000 dari bankir apabila kita Bekerja Sama selama sepuluh putaran permainan. Untuk itu kita tidak harus berlagak suci karena kita berdua dapat saling melihat dari langkah sebelumnya bahwa rekan kita dapat dipercaya. Bahkan kita dapat saling mengamati perilaku. Hal lain yang sangat mungkin terjadi adalah tak satu pun dari kita dapat mempercayai yang lain: kita berdua Berkhianat selama sepuluh putaran permainan



dan bankir terus mengambil keuntungan denda \$100 dari kita masing-masing. Kemungkinan yang paling besar adalah kita cukup saling percaya sehingga masing-masing memainkan berturut-turut campuran antara Bekerja Sama dan Berkhianat, berakhir dengan sejumlah uang yang sedang-sedang saja.

| APA YANG ANDA LAKUKAN   |  |
|---|--|
| BEKERJA SAMA  | BERKHIANAT   |
| <u>Cukup Baik</u><br><br><b>Imbalan</b><br><br>Kutu di kepala saya dihilangkan sehingga saya membalasnya dengan menghilangkan kutu Anda | <u>Sangat Buruk</u><br><br><b>Denda Pecundang</b><br><br>Saya tetap berkutu sekaligus membayar biaya dengan membersihkan kutu Anda         |
| APA YANG SAYA LAKUKAN   |  |
| BEKERJA SAMA  | BERKHIANAT   |
| <u>Sangat Baik</u><br><br><b>Godaan</b><br><br>Kutu saya dihilangkan dan saya tidak membalasnya dengan menghilangkan kutu Anda          | <u>Cukup Buruk</u><br><br><b>Hukuman</b><br><br>Saya tetap berkutu dan menerima sedikit hiburan, yaitu tidak perlu menghilangkan kutu Anda |

Gambar B: Penghilangan kutu pada burung;  
Hasil untuk saya dari beragam kemungkinan.

Burung-burung di Bab 10 yang saling menghilangkan kutu dari bulu memainkan Iterasi Dilema Tahanan. Bagaimana bisa demikian? Penting untuk Anda ingat bahwa burung-burung itu sanggup membersihkan kutu di badan sendiri, kecuali yang ada di puncak kepalanya sehingga membutuhkan kawan untuk melakukan itu untuknya. Balas budi tampaknya sesuatu yang semata-mata adil. Namun jasa itu memakan waktu dan energi burung, walaupun tidak banyak. Jika ada burung curang yang meminta kawannya menghilangkan kutu di kepalanya tapi kemudian menolak untuk membalas budi—dia mendapatkan semua manfaat tanpa membayar apa pun. Buatlah peringkat hasilnya, dan Anda akan menemukan bahwa kita betul-betul berhadapan dengan permainan Dilema Tahanan sejati. Apabila burung-

burung itu saling bekerja sama (saling membantu menghilangkan kutu) hasilnya akan cukup bagus, tapi masih ada godaan untuk memperoleh lebih dengan menolak membayar biaya timbal-balik. Apabila sama-sama berkhianat (menolak saling menghilangkan kutu), hasilnya akan berakhir buruk, tapi tidak seburuk dengan mengeluarkan upaya menghilangkan kutu burung lainnya namun tetap berkhianat. Matriks hasilnya adalah Gambar B.

Tapi yang di atas hanyalah satu contoh. Semakin Anda memikirkannya, semakin Anda sadari bahwa kehidupan penuh dengan teka-teki Iterasi Dilema Tahanan; bukan cuma kehidupan manusia, melainkan juga kehidupan hewan dan tumbuhan. Tumbuhan? Ya, mengapa tidak? Ingat, kita tidak bicara soal strategi sadar (walau mungkin saja kadang-kadang bisa), tapi tentang strategi dalam arti "Maynard Smith", jenis strategi yang mungkin diprogramkan sebelumnya oleh gen. Nanti kita akan membahas tumbuhan, beragam hewan, dan bahkan bakteri, yang semuanya memainkan Iterasi Dilema Tahanan. Sementara itu, mari kita pelajari lebih lanjut mengapa iterasi penting.

Tidak seperti versi sederhana, di mana mudah diprediksi bahwa Berkhianat adalah satu-satunya strategi rasional, versi iterasi menawarkan jangkauan strategis yang luas. Dalam versi sederhana hanya ada dua langkah yang mungkin, Bekerja Sama dan Berkhianat. Namun, iterasi memungkinkan banyak strategi yang dapat dibayangkan, dan sama sekali tidak jelas mana yang paling baik. Yang berikut ini, misalnya hanyalah satu di antara seribu: "bekerja sama hampir sepanjang waktu, tapi berkhianat secara acak dalam 10 persen putaran". Atau strategi-strategi lain yang menimbang kondisi riwayat putaran permainan. Pendendam adalah contoh bagus; dia bisa mengingat wajah, dan walaupun pada dasarnya suka bekerja sama, dia akan berkhianat jika pemain lain sudah pernah mengkhianatinya. Strategi lain bisa saja lebih lunak dan pelakunya memiliki ingatan jangka pendek.

Jelas bahwa jumlah strategi yang tersedia dalam iterasi hanya dibatasi kecerdikan kita. Dapatkah kita pastikan mana yang terbaik? Itulah yang coba digali oleh Axelrod sendiri. Dia memiliki gagasan menghibur, yaitu mengadakan perlombaan, dan dia mengundang para ahli teori permainan untuk mengumpulkan strategi mereka. Yang dimaksud strategi di sini adalah aturan-aturan tindakan yang diprogramkan sebelumnya, jadi sangat pas bagi para kontestan untuk mengirim masukan mereka dalam bahasa komputer. Empat belas

strategi terkumpul. Sebagai pelengkap, Axelrod menambahkan strategi kelima belas, yang disebut Acak, yang sekadar memainkan Bekerja Sama dan Berkhianat secara acak, serta berguna sebagai standar basis non-strategi: jika satu strategi tidak dapat memunculkan hasil yang lebih baik daripada Acak, berarti strategi itu sangat buruk.

Axelrod menerjemahkan 15 strategi ke satu bahasa pemrograman bersama dan mengadu strategi-strategi tersebut di komputer besar. Setiap strategi dipasangkan secara bergiliran satu lawan satu (termasuk salinan dirinya sendiri) untuk memainkan Iterasi Dilema Tahanan. Karena ada 15 strategi, maka dijalankanlah  $15 \times 15$  atau 225 permainan terpisah yang berlangsung di komputer. Setelah tiap pasangan menyelesaikan 200 langkah permainan, hasil dihitung dan pemenangnya diumumkan.

Perhatian kita bukanlah mana strategi yang menang melawan strategi mana. Yang penting adalah strategi mana yang mengumpulkan paling banyak "uang", yang dijumlahkan dari ke-15 pemasangan. "Uang" semata-mata berarti "poin", yang diberikan menurut skema berikut: imbalan saling Bekerja Sama 3 poin; Godaan untuk berkhianat 5 poin; Hukuman karena saling berkhianat 1 poin (setara nilainya dengan denda ringan dalam permainan kita sebelum ini); Pecundang 0 poin (setara nilainya dengan denda berat dalam permainan kita sebelum ini).

Kemungkinan skor maksimum yang dapat dicapai tiap strategi adalah 15.000 (5 poin per putaran untuk lima belas strategi dalam 200 putaran). Kemungkinan skor minimum adalah 0. Jelas dua titik ekstrem itu tidak terjadi. Nilai rata-rata yang paling dapat diharapkan dari satu strategi secara realistis untuk 15 pertandingannya tidak melebihi 600 poin. Inilah yang akan diterima oleh masing-masing pemain jika keduanya secara konsisten bekerja sama, sehingga mendapat skor 3 poin dalam tiap putaran dari 200 putaran yang ada. Jika salah satunya menyerah kepada godaan untuk berkhianat, sangat mungkin poin akhirnya berjumlah kurang dari 600 karena adanya pembalasan dari pemain lain (sebagian besar strategi yang terkumpul memasukkan ciri perilaku pembalasan ke dalam programnya). Kita dapat menggunakan 600 poin sebagai semacam standar permainan dan mengekspresikan seluruh skor sebagai persentase dari standar ini. Di skala itu, secara

teoretis mungkin saja meraih poin 166% (1.000 poin), tapi dalam praktiknya tidak ada skor rata-rata strategi yang melebihi 600.

| APA YANG ANDA LAKUKAN |  |
|-----------------------|--|
|                       | <div>BEKERJA SAMA</div> <div>BERKHIANAT</div>  |
| BEKERJA SAMA          | <div>Cukup Baik</div> <div>Imbalan</div> <div>karena saling bekerja sama</div> <div>3 Poin</div> |
| BERKHIANAT            | <div>Sangat Buruk</div> <div>Hasil Pecundang</div> <div>0 poin</div>                             |
|                       | <div>Sangat Baik</div> <div>Cukup Buruk</div>  |
| BEKERJA SAMA          | <div>Godaan</div> <div>untuk berkhianat</div> <div>5 poin</div>                                  |
| BERKHIANAT            | <div>Hukuman</div> <div>karena saling mengkhianati</div> <div>1 poin</div>                       |

Gambar C. Turnamen komputer Axelrod:  
Hasil yang saya terima dari beragam strategi.

Ingatlah bahwa para "pemain" dalam turnamen Axelrod bukanlah manusia, melainkan program komputer, strategi-strategi yang diprogramkan sebelumnya. Para manusia penciptanya berperan seperti gen-gen yang memprogram tubuh (bayangkan catur komputer dalam Bab 4 dan komputer Andromeda). Anda dapat membayangkan strategi-strategi itu sebagai miniatur "proksi" untuk penyusunnya. Satu pemrogram bahkan dapat mengajukan lebih daripada satu strategi (meskipun itu berarti curang—dan Axelrod tentunya tidak mengizinkannya—karena seorang pemrogram bisa memenuhi kompetisi itu dengan strategi, di mana salah satunya menerima keuntungan pengorbanan diri dari yang lain berupa kerja sama).

Beberapa strategi cerdas terkumpul, walaupun tentu tidak secerdik penyusunnya. Yang luar biasa, strategi pemenang adalah strategi yang paling sederhana dan secepat paling tidak cerdas di antara semuanya. Strategi itu disebut Balas Setimpal (*Tit for Tat*), disusun oleh Profesor Anatol Rapoport, seorang ahli psikologi dan ahli teori permainan

terkemuka dari Toronto. Balas Setimpal bermula dengan kerja sama di langkah pertama, kemudian selanjutnya sekadar meniru langkah pemain lain pada putaran sebelumnya.

Bagaimana jalannya permainan yang melibatkan Balas Setimpal? Seperti biasa, apa yang terjadi bergantung kepada pemain lain. Misalkan pertama-tama, pemain lain juga menggunakan Balas Setimpal (ingat bahwa setiap strategi, selain melawan 14 strategi lain, juga melawan dirinya sendiri). Kedua strategi Balas Setimpal berawal dengan kerja sama. Di langkah berikutnya, tiap pemain meniru langkah lawan sebelumnya, yaitu Bekerja Sama. Keduanya terus memainkan Bekerja Sama sampai akhir permainan dan memperoleh hasil akhir 100 persen skor standar, yaitu 600 poin.

Sekarang bagaimana jika Balas Setimpal bermain melawan strategi yang disebut Penguji Naif (*Naive Prober*)? Strategi ini sebenarnya tidak dimasukkan ke dalam kompetisi Axelrod, tapi cukup memberi gambaran. Pada dasarnya, Penguji Naif identik dengan Balas Setimpal, kecuali sewaktu-waktu, katakanlah secara acak pada satu dari sepuluh langkah, Penguji Naif tiba-tiba berkhianat tanpa sebab dan memperoleh skor tinggi atas tindakan itu. Hingga saat Penguji Naif mengambil langkah pembelotan coba-cobanya, kedua pemain mungkin seolah sama-sama menggunakan Balas Setimpal. Rangkaian kerja sama yang saling menguntungkan dan putaran panjang sepertinya akan terus berlangsung, dengan skor 100 persen sesuai nilai standar bagi kedua pemain. Namun, tiba-tiba, tanpa peringatan, katakanlah di langkah kedelapan, Penguji Naif berkhianat. Tentu saja, Balas Setimpal, yang Bekerja Sama di langkah itu, langsung menjadi Pecundang dengan 0 poin. Penguji Naif tampaknya berhasil karena mendapatkan 5 poin dari langkah itu. Tapi, di langkah selanjutnya, Balas Setimpal "membalas" dengan Berkhianat, semata-mata mengikuti aturannya, yaitu menirukan langkah lawan di putaran sebelumnya. Sementara itu, Penguji Naif, yang dengan buta mengikuti aturan awalnya, mengikuti langkah Bekerja Sama lawannya sehingga kali ini dia mendapatkan 0 poin sementara Balas Setimpal mendapat 5 poin. Di langkah berikutnya, Penguji Naif—bisa dianggap secara tidak adil—"membalas" pengkhianatan Balas Setimpal. Langkah-langkah silih-berganti itu berlanjut. Selama langkah-langkah itu berlangsung, keduanya menerima rata-rata 2,5 poin per langkah (nilai rata-rata dari 5 dan 0). Ini lebih rendah daripada 3 poin per langkah yang bisa dikumpulkan dua pemain dalam strategi kerja sama yang saling menguntungkan (dan ngomong-ngomong, ini alasan untuk

"kondisi lain" yang tak ter jelaskan di halaman terdahulu). Jadi, ketika Penguji Naif bermain melawan Balas Setimpal, keduanya bermain lebih buruk ketimbang saat Balas Setimpal bermain melawan sesama Balas Setimpal. Dan ketika Penguji Naif melawan Penguji Naif lainnya, keduanya bahkan cenderung lebih buruk lagi karena langkah pengkhianatan cenderung muncul lebih awal.

Sekarang kita beralih ke strategi lain yang disebut Penguji yang Menyesal (*Remorseful Prober*). Strategi satu ini mirip dengan Penguji Naif, bedanya, Penguji yang Menyesal mengambil langkah aktif untuk memutus rangkaian langkah saling balas. Untuk melakukannya, strategi ini membutuhkan "memori" yang agak panjang dibanding Balas Setimpal maupun Penguji Naif. Penguji yang Menyesal ingat apakah dia baru saja secara spontan berkhianat dan apakah hasilnya merupakan pembalasan langsung. Jika ya, dia dengan "menyesal" memberi kesempatan kepada lawannya untuk "memukul" tanpa membalas. Ini artinya rangkaian langkah balas-membalas akan layu sebelum berkembang. Jika Anda menjalankan permainan imajiner antara Penguji yang Menyesal dan Balas Setimpal, Anda akan mendapati bahwa rangkaian saling balas mengkhianati akan segera terhenti. Sebagian besar jalannya permainan merupakan kerja sama yang menguntungkan dan, imbasnya, kedua pemain menikmati skor besar. Penguji yang Menyesal lebih baik dalam melawan Balas Setimpal daripada Penguji Naif, meski tidak sebaik Balas Setimpal saat melawan salinannya sendiri.

Beberapa strategi yang masuk ke dalam turnamen Axelrod lebih canggih daripada Penguji yang Menyesal dan Penguji Naif, tapi semua menghasilkan rata-rata poin yang lebih sedikit daripada Balas Setimpal. Bahkan strategi yang paling tidak berhasil (kecuali Acak) adalah yang paling rumit. Strategi itu diajukan oleh "Nama Dirahasiakan", dan ini mengundang spekulasi yang asyik: seorang tokoh di balik layar di Pentagon? Kepala CIA? Henry Kissinger? Axelrod sendiri? Saya kira kita tidak akan pernah tahu.

Mengamati seluruh rincian strategi-strategi yang dikumpulkan tidaklah semenarik itu. Buku ini bukan tentang kecanggihan program komputer. Yang lebih menarik adalah menggolongkan strategi-strategi sesuai kategori tertentu dan memeriksa keberhasilan pembagian-pembagian yang lebih luas itu. Kategori terpenting yang diakui Axelrod adalah "baik". Strategi yang baik didefinisikan sebagai strategi yang tidak pernah jadi yang pertama kali berkhianat. Balas Setimpal adalah satu contohnya. Strategi baik bisa berkhianat, tapi hanya melakukan itu

untuk membalas. Baik Penguji Naif maupun Penguji yang Menyesal adalah strategi yang tidak baik karena kadang-kadang berkhianat duluan, meskipun jarang, saat tidak diprovokasi. Dari 15 strategi yang masuk ke turnamen, ada 8 strategi baik. Lebih signifikan lagi, 8 strategi dengan skor tertinggi adalah strategi-strategi yang baik, 7 strategi tidak baik tertinggal jauh di belakang. Balas Setimpal memperoleh rata-rata 504,5 poin: 84 persen dari patokan 600 kita, skor yang bagus. Strategi baik lainnya mendapat sedikit kurang, dengan skor yang berkisar antara 83,4 persen hingga 78,6 persen. Ada kesenjangan yang besar antara skor itu dan skor 66,8 persen yang diperoleh Graaskamp, strategi paling sukses di antara semua strategi yang tidak baik. Tampaknya cukup meyakinkan bahwa orang baik sangat sukses dalam permainan itu.

Istilah teknis lain dari Axelrod adalah "pemaaf". Strategi pemaaf adalah strategi yang, walaupun membalas, memiliki memori pendek. Strategi ini begitu cepat mengabaikan kejahatan lama. Balas Setimpal adalah strategi pemaaf. Balas Setimpal menghukum pengkhianat seketika itu juga tapi langsung melupakan yang sudah berlalu. Di Bab 10, Pendendam sama sekali bukanlah pemaaf. Ingatannya awet selama permainan berlangsung. Pendendam tidak pernah melupakan dendam terhadap pemain yang pernah berkhianat walau hanya sekali. Satu strategi yang identik dengan Pendendam dimasukkan dalam turnamen Axelrod dengan nama Friedman, dan kurang berhasil. Dari semua strategi yang baik (perhatikan bahwa baik di sini secara teknis; strategi-strategi itu sesungguhnya bukan pemaaf), Pendendam/Friedman adalah yang nomor dua terburuk hasilnya. Alasan mengapa strategi yang bukan pemaaf tidak berhasil adalah mereka tidak bisa memutuskan rangkaian saling balas, bahkan ketika lawan mereka telah "menyesal".

Bahkan bisa saja ada strategi yang lebih pemaaf daripada Balas Setimpal. Balas Sesudah Dua Kali (*Tit for Two Tats*) membiarkan pengkhianatan dua kali berturut-turut sebelum akhirnya membalas. Sepertinya itu terlalu baik dan murah hati. Namun Axelrod memperhitungkan bahwa jika ada yang menggunakan Balas Sesudah Dua Kali, maka dia akan memenangkan turnamen. Penyebabnya, strategi ini jagoan dalam menghindari rangkaian saling mengkhianati.

Kini kita telah mengidentifikasi dua ciri strategi pemenang: baik dan pemaaf. Kesimpulan yang hampir terdengar utopis itu—bahwa kebaikan dan sikap memaafkan justru menguntungkan—mengejutkan bagi banyak ahli, yang berusaha lihai dengan mengirimkan strategi-

strategi yang tak baik yang halus; sementara yang mengirimkan strategi-strategi baik tidak ada yang berani mengajukan strategi yang sedemikian pemaaf seperti Balas Sesudah Dua Kali.

Axelrod mengumumkan turnamen kedua. Dia menerima 62 usulan dan lagi-lagi menambahkan strategi Acak sehingga semuanya menjadi 63. Kali ini, jumlah persisnya langkah per putaran tidak ditetapkan 200, tapi dibiarkan terbuka untuk alasan yang akan saya utarakan nanti. Kita tetap dapat menyatakan skor sebagai persentase "patokan standar", atau skor "bekerja sama", meskipun patokan yang perlu dihitung menjadi lebih rumit dan tidak lagi tetap 600 poin.

Semua pemrogram di turnamen kedua diberi hasil turnamen pertama, termasuk analisis Axelrod tentang mengapa Balas Setimpal dan strategi yang baik dan pemaaf lainnya berhasil. Jelas bahwa para kontestan diharapkan akan mencatat informasi latar belakang itu dengan suatu cara, entah bagaimana. Faktanya, mereka terbagi menjadi dua aliran pemikiran. Sebagian beralasan bahwa kebaikan dan sikap memaafkan jelas merupakan kualitas pemenang sehingga mereka mengirimkan strategi yang baik dan pemaaf pula. John Maynard Smith bahkan menyerahkan strategi super pemaaf, Balas Sesudah Dua Kali. Aliran pemikiran satu lagi beralasan bahwa banyak rekan mereka, setelah membaca analisis Axelrod, pasti akan menyerahkan strategi baik dan pemaaf. Oleh karena itu, mereka mengajukan strategi yang benar-benar tak baik, yang berusaha mengeksploitasi strategi-strategi lemah yang mudah diduga itu!

Tapi, sekali lagi sikap tak baik tidak berhasil. Sekali lagi, pemenangnya adalah Balas Setimpal oleh Anatol Rapoport, yang meraih 96 persen dari skor patokan standar. Dan sekali lagi, strategi baik secara umum lebih sukses daripada strategi tak baik. Ke-15 strategi teratas, kecuali satu, adalah strategi baik dan ke-15 strategi terbawah, kecuali satu, adalah strategi tak baik. Namun, meski Balas Sesudah Dua Kali yang terpuji itu bakal memenangkan turnamen pertama andai diikutsertakan, strategi itu ternyata tak memenangkan turnamen kedua. Alasannya, ranah turnamen kini mencakup strategi-strategi tak baik yang lebih halus, yang dengan kejam mampu memangsa strategi-strategi yang terang-terangan lunak.

Itu menunjukkan satu poin penting mengenai turnamen-turnamen Axelrod. Kesuksesan suatu strategi tergantung strategi lain apa saja yang kebetulan diajukan. Ini satu-satunya cara untuk menjelaskan perbedaan antara turnamen kedua, di mana Balas Sesudah Dua Kali menduduki



peringkat yang cukup jauh di bawah, dan turnamen pertama, di mana Balas Sesudah Dua Kali pasti bakal menang. Tapi, seperti yang saya katakan sebelumnya, ini bukan buku tentang kecanggihan pemrograman komputer. Apakah ada suatu cara objektif agar kita dapat menilai strategi mana yang benar-benar terbaik, dalam arti yang lebih umum dan tidak terlalu manasuka? Para pembaca bab-bab sebelumnya pasti siap menemukan jawabannya dalam teori strategi evolusi yang stabil.

Saya adalah salah seorang yang dikirim hasil turnamen pertama oleh Axelrod, beserta undangan untuk mengirimkan strategi dalam turnamen kedua. Saya tidak melakukan itu, tapi saya membuat saran lain. Axelrod sudah mulai berpikir dalam kerangka SES, namun saya merasa bahwa kecenderungan itu sangat penting sehingga saya menulis surat kepada Axelrod dan menyarankan supaya dia menghubungi W.D. Hamilton yang saat itu, tanpa setahu Axelrod, berada di departemen berbeda di universitas yang sama, yaitu Universitas Michigan. Axelrod memang segera menghubungi Hamilton dan hasil kolaborasi mereka adalah makalah bersama yang brilian dan diterbitkan di jurnal *Science* pada 1981. Makalah itu mendapat Newcomb Cleveland Prize dari American Association for the Advancement of Science. Selain membahas contoh-contoh biologis iterasi dilema tahanan yang menarik dan tak biasa, Axelrod dan Hamilton memberikan apa yang saya anggap penghargaan yang layak terhadap pendekatan SES.

Mari bandingkan SES dengan sistem "*round-robin*" yang digunakan dua turnamen Axelrod. Sistem "*round-robin*" dijalankan seperti liga sepakbola. Setiap strategi diadu melawan masing-masing strategi lain dalam jumlah pertandingan yang sama. Skor akhir suatu strategi adalah penjumlahan dari semua poin yang dihasilkan setelah melawan semua strategi lain. Maka, agar sukses dalam turnamen "*round-robin*", suatu strategi harus menjadi yang terbaik dalam melawan semua strategi lain yang *kebetulan* dikumpulkan orang-orang. Oleh Axelrod, strategi yang bagus dalam melawan serangkaian strategi lain disebut strategi "*solid*". Balas Setimpal ternyata strategi solid. Tapi strategi-strategi yang kebetulan dikumpulkan orang-orang merupakan kumpulan manasuka. Inilah poin yang mengkhawatirkan bagi kita tadi. Kebetulan dalam turnamen awal Axelrod, sekitar separo usulan merupakan strategi baik. Balas Setimpal menang dalam kondisi itu, sedangkan Balas Sesudah Kali bakal menang jika dimasukkan. Namun, andaikan saja hampir semua usulan kebetulan merupakan strategi tak baik. Itu sangat bisa terjadi. Lagi pula, 6 dari 14 strategi yang diusulkan adalah strategi tak

baik. Jika 13 strategi adalah strategi tak baik, Balas Setimpal tidak akan menang. "Iklimnya" tidak akan tepat. Tidak hanya uang yang dimenangkan, tapi urutan peringkat keberhasilan antara strategi pun tergantung strategi-strategi yang kebetulan terkumpul; dengan kata lain, tergantung sesuatu yang manasuka seperti pendapat manusia. Bagaimana kita dapat mengurangi sifat manasuka itu? Dengan "berpikir sesuai SES".

Mungkin Anda ingat dari bab-bab sebelumnya bahwa ciri penting strategi evolusi yang stabil adalah bahwa strategi itu terus berhasil bila sudah menjadi banyak dalam populasi strategi. Berkata bahwa Balas Setimpal, misalnya, adalah SES, artinya berkata bahwa Balas Setimpal berhasil dalam iklim yang didominasi oleh Balas Setimpal. Itu bisa dilihat sebagai jenis khusus "kesolidan". Sebagai evolusionis, kita tergoda untuk melihatnya sebagai satu-satunya kesolidan yang berarti. Mengapa berarti? Karena, dalam dunia Darwinisme, kemenangan bukan dibayar dengan uang, melainkan keturunan. Bagi seorang Darwinian, strategi yang sukses adalah strategi yang menjadi banyak dalam populasi strategi. Agar tetap sukses, strategi itu harus berhasil khususnya saat dia menjadi banyak, yaitu berada dalam iklim yang didominasi oleh salinan dirinya sendiri.

Tentu saja, Axelrod menjalankan turnamen ketiga sebagaimana yang mungkin dijalankan oleh seleksi alam, yaitu dengan mencari SES. Sebenarnya dia tidak menyebutnya turnamen ketiga karena dia tidak meminta usulan baru tapi justru menggunakan ke-63 strategi turnamen kedua. Bagi saya lebih mudah untuk memperlakukannya sebagai turnamen ketiga karena saya pikir yang satu ini berbeda dari dua turnamen "*round-robin*" secara lebih mendasar ketimbang perbedaan antara dua turnamen "*round-robin*" itu.

Axelrod mengambil ke-63 strategi lalu melemparkan mereka kembali ke dalam komputer untuk membuat "generasi 1" suatu suksesi evolusioner. Oleh karena itu, dalam "generasi 1", "iklim"-nya terdiri atas perwakilan ke-63 strategi. Pada akhir generasi 1, kemenangan untuk masing-masing strategi dibayarkan, bukan sebagai "uang" atau "poin", melainkan sebagai *keturunan* yang identik dengan induk (aseksual) mereka. Seiring beberapa generasi berlalu, sejumlah strategi menjadi langka dan akhirnya punah. Strategi lain menjadi lebih banyak. Seiring proporsi berubah, demikian pula "iklim" tempat langkah masa depan permainan itu berlangsung.

Akhirnya, setelah 1.000 generasi, tidak ada perubahan lebih jauh dalam proporsi strategi-strategi, tidak ada perubahan lebih jauh dalam "iklim". Stabilitas telah tercapai. Sebelum itu, berbagai strategi jatuh dan bangun, sebagaimana halnya dalam simulasi komputer saya tentang Penipu, Pecundang, dan Pendendam. Beberapa strategi cepat punah sejak awal dan kebanyakan punah pada generasi ke-200. Adapun satu-dua strategi tak baik meningkat frekuensinya, tapi kejayaan mereka, seperti Penipu dalam simulasi saya, hanya berlangsung singkat. Satu-satunya strategi tak baik yang dapat bertahan setelah melebihi 200 generasi disebut Harrington. Selama sekitar 150 generasi awal, keberuntungan Harrington naik tajam. Sesudahnya dia menurun secara bertahap, mendekati punah pada sekitar generasi ke-1.000. Harrington untuk sesaat berhasil karena alasan yang sama dengan simulasi Penipu. Strategi ini mengeksploitasi strategi lain yang terlalu lunak seperti Balas Sesudah Dua Kali (saking pemaafnya) selama mereka masih ada. Kemudian, ketika strategi-strategi lunak terdorong menuju kepunahan, Harrington pun mengikuti, karena tak ada lagi sasaran empuk yang tersisa. Yang tersisa di arena adalah strategi yang "baik" tapi "mudah diprovokasi" seperti Balas Setimpal.

Balas Setimpal itu sendiri memang berada di puncak klasemen nilai dalam lima dari enam putaran turnamen ketiga, sama seperti dalam turnamen pertama dan kedua. Lima strategi baik lain, yang juga mudah diprovokasi, hampir sama berhasilnya (menyebar dalam populasi) seperti Balas Setimpal; bahkan, satu di antaranya menang pada putaran keenam. Ketika semua strategi tak baik terdorong hingga punah, tak satu pun strategi baik dapat dibedakan dari Balas Setimpal atau lainnya karena mereka semua, sebagai strategi yang baik, semata-mata memainkan Bekerja Sama terhadap sesamanya.

Konsekuensi kemiripan tersebut adalah, walaupun sepertinya Balas Setimpal adalah SES, strategi itu bukan persis SES sejati. Ingatlah bahwa untuk menjadi SES, satu strategi yang telah menyebar mestinya tidak bisa diinvasi oleh strategi hasil mutasi yang langka. Benar bahwa Balas Setimpal tidak bisa diinvasi oleh strategi tak baik, tapi strategi baik lainnya adalah soal lain. Seperti yang telah kita lihat, dalam satu populasi strategi baik, tampilan dan perilaku penghuninya begitu mirip: mereka semua akan selalu saling bekerja sama. Jadi, strategi baik yang lain seperti Selalu Bekerja Sama, walaupun memang tidak akan menikmati keunggulan selektif yang positif atas Balas Setimpal, dapat

selalu mengambang dalam populasi tanpa diketahui. Jadi secara teknis, Balas Setimpal bukanlah SES.

Anda mungkin berpikir bahwa karena dunia menjadi selalu baik, kita dapat menganggap Balas Setimpal sebagai SES. Namun belum tentu; lihat apa yang terjadi selanjutnya. Tak seperti Balas Setimpal, strategi Selalu Bekerja Sama tidaklah stabil terhadap invasi oleh strategi tak baik seperti Selalu Berkhianat. Strategi Selalu Berkhianat bisa mengalahkan Selalu Bekerja Sama karena selalu mendapat skor Godaan yang tinggi. Strategi tak baik seperti Selalu Berkhianat akan masuk untuk menjaga jumlah strategi yang terlalu baik seperti Selalu Bekerja Sama tetap rendah.

Balas Setimpal secara persisnya memang bukan SES yang sesungguhnya. Kendali demikian, mungkin adil untuk memperlakukan beberapa campuran strategi "mirip Balas Setimpal", yang pada dasarnya baik tapi mampu membalas, secara kurang-lebih sama dengan suatu SES pada praktiknya. Campuran seperti itu mungkin meliputi sedikit tambahan campuran strategi tak baik. Robert Boyd dan Jeffrey Lorberbaum, dalam salah satu tindak lanjut menarik dari pekerjaan Axelrod, mengamati campuran antara Balas Sesudah Dua Kali dan strategi yang disebut Balas Setimpal yang Mencurigakan (*Suspicious Tit for Tat*). Strategi yang terakhir ini secara teknis tak baik, tapi tidak *terlalu* tak baik. Perilakunya seperti Balas Setimpal setelah langkah pertama, tapi—ini yang membuatnya tak baik—Balas Setimpal yang Mencurigakan berkhianat di langkah pertama permainan. Dalam iklim yang sepenuhnya didominasi oleh Balas Setimpal, Balas Setimpal yang Mencurigakan tidak menyebar karena pengkhianatan awalnya memicu rangkaian saling balas yang tak putus-putus. Di sisi lain, saat strategi itu bertemu dengan Balas Sesudah Dua Kali, strategi yang lebih pemaaf itu langsung memangkas rangkaian saling balas. Kedua pemain menyelesaikan permainan dengan setidaknya skor "standar", dengan bonus untuk Balas Setimpal yang Mencurigakan atas pengkhianatan awalnya. Boyd dan Loberbaum menunjukkan bahwa populasi Balas Setimpal dapat diinvasi, secara evolusioner, oleh *campuran* Balas Sesudah Dua Kali dan Balas Setimpal yang Mencurigakan; kedua strategi itu saling mendukung bila ada bersama-sama. Kombinasi itu hampir pasti bukan satu-satunya kombinasi yang dapat menginvasi dengan cara seperti demikian. Ada banyak kemungkinan campuran strategi yang sedikit tak baik dengan strategi yang baik dan sangat pemaaf, yang bersama-sama mampu menginvasi populasi Balas Setimpal. Sebagian

orang bisa berkata bahwa itu cerminan aspek-aspek familial dalam kehidupan manusia.

Axelrod mengetahui bahwa Balas Setimpal persisnya bukanlah SES sehingga dia memungut frasa "strategi kolektif yang stabil" (*collectively stable strategy*) untuk menggambarkaninya. Sebagaimana dalam kasus SES sejati, sangat mungkin bagi lebih daripada satu strategi untuk menjadi stabil secara kolektif pada waktu bersamaan. Lagi-lagi, siapa yang mendominasi populasi adalah soal kebetulan. Selalu Berkhianat pun stabil, seperti Balas Setimpal. Dalam populasi yang telah didominasi oleh Selalu Berkhianat, tidak ada strategi lain yang berhasil. Kita dapat memperlakukan sistem itu sebagai sistem dengan dua titik stabil, dengan Selalu Berkhianat di salah satu titik stabil dan titik stabil lainnya Balas Setimpal (atau campuran sebagian besar strategi baik yang mampu membalas). Titik stabil mana pun yang mendominasi populasi lebih dulu akan cenderung tetap dominan.

Namun, apa arti "mendominasi" secara kuantitatif? Berapa banyak Balas Setimpal yang harus ada agar strategi ini lebih berhasil daripada Selalu Berkhianat? Ini tergantung rincian pembayaran yang disepakati oleh bankir dalam permainan. Yang dapat kita katakan secara umum adalah ada frekuensi kritis, mata pisau. Di satu sisi mata pisau, frekuensi kritis Balas Setimpal terlampaui dan seleksi semakin mendukung strategi ini. Di sisi lain mata pisau, frekuensi kritis Selalu Berkhianat terlampaui dan seleksi semakin mendukungnya pula. Anda mungkin ingat bahwa kita telah berjumpa dengan persamaan mata pisau dalam kisah Pendendam dan Penipu dalam Bab 10.

Maka, di sisi mata pisau yang mana suatu populasi kebetulan *bermula* jelas penting. Dan kita perlu tahu bagaimana populasi dapat melintas dari satu sisi mata pisau ke sisi mata pisau lainnya. Misalkan kita mulai dengan populasi yang sudah bertempat di sisi Selalu Berkhianat. Sedikit individu Balas Setimpal tidak cukup sering berjumpa untuk dapat saling menguntungkan. Seleksi alam pun akan mendorong populasi itu lebih jauh menuju titik ekstrem Selalu Berkhianat. Jika saja populasi itu dapat bertahan, lewat pergeseran acak, melewati mata pisau, dia akan meluncur ke sisi Balas Setimpal dan semua akan jauh lebih berhasil dengan bankir (atau "alam") yang merugi. Namun, tentu saja, populasi tidak memiliki kehendak bersama, minat atau tujuan bersama. Mereka tidak dapat berjuang melewati mata pisau, kecuali jika ada kekuatan alam yang tak disengaja membawa mereka melewatinya.

Bagaimana itu bisa terjadi? Satu cara untuk menjawabnya adalah mungkin penyeberangan terjadi karena "kebetulan". Tapi "kebetulan" hanyalah kata yang menyatakan ketidaktahuan. Yang dimaksud adalah "ditentukan oleh suatu cara yang belum diketahui, atau belum dirinci". Kita dapat melakukan lebih baik daripada sekadar "kebetulan". Kita dapat mencoba memikirkan langkah-langkah praktis di mana minoritas individu Balas Setimpal bisa meningkat hingga menjadi massa kritis. Ini artinya menelusuri kemungkinan upaya agar para individu Balas Setimpal bisa mengelompok bersama dalam jumlah yang memadai sehingga mereka semua dapat diuntungkan oleh bankir.

Alur pemikiran di atas tampaknya menjanjikan, tapi agak samar. Bagaimana persisnya individu-individu yang saling mirip bisa berkelompok bersama dalam agregasi lokal? Di alam, cara yang jelas adalah melalui keterkaitan genetis alias kekerabatan. Sebagian besar spesies hewan cenderung tinggal berdekatan dengan saudara kandung dan sepupu, bukan anggota acak dalam populasi. Ini tidak selalu melalui pilihan, tapi otomatis mengikuti "viskositas" dalam populasi. Viskositas berarti kecenderungan individu untuk terus hidup berdekatan dengan tempat lahir. Misalnya, sepanjang sebagian besar sejarah, dan di banyak bagian dunia (meskipun, kebetulan, tidak di dunia modern kita), individu manusia jarang tinggal lebih jauh daripada beberapa kilometer dari tempat kelahiran mereka. Akibatnya, kerabat genetis cenderung membentuk kelompok-kelompok lokal. Saya ingat ketika mengunjungi satu pulau terpencil di lepas pantai barat Irlandia, saya terkejut oleh fakta bahwa hampir semua orang di pulau itu memiliki daun telinga besar seperti pegangan cangkir. Penyebabnya bukanlah bahwa telinga yang besar sesuai dengan iklimnya (ada angin lepas pantai yang kuat). Sebagian besar penduduk pulau itu juga berkerabat dekat satu sama lain.

Kerabat genetis cenderung mirip bukan hanya dalam ciri wajah, melainkan juga dalam bermacam hal lainnya. Misalnya, mereka cenderung mirip satu sama lain dalam kecenderungan genetis untuk bermain Balas Setimpal—atau tidak. Jadi, bahkan jika Balas Setimpal langka dalam populasi secara keseluruhan, secara lokal strategi itu mungkin tetap umum. Di wilayah lokal, individu Balas Setimpal cukup sering saling bertemu sehingga bisa mencapai kesejahteraan karena kerja sama, walaupun perhitungan yang mempertimbangkan total populasi secara global mengatakan bahwa mereka berada di bawah frekuensi kritis "mata pisau".

Jika itu terjadi, maka individu-individu Balas Setimpal yang saling bekerja sama dalam kantong-kantong area kecil yang nyaman, bisa berhasil sedemikian baik sehingga mereka tumbuh dari kelompok lokal kecil menjadi kelompok lokal yang lebih besar. Kelompok-kelompok lokal ini bisa tumbuh begitu besar sehingga menyebar ke daerah lain, yang kemungkinan sejauh ini didominasi individu-individu yang Selalu Berkhianat. Saat membayangkan kantong-kantong lokal itu, pulau Irlandia yang terpencil adalah perbandingan yang menyesatkan karena secara fisik pulau itu terpisah. Sebaliknya, bayangkan populasi besar di mana tidak ada banyak pergerakan sehingga individu-individu lebih cenderung menyerupai tetangga dekat ketimbang tetangga jauh, bahkan walaupun pernikahan silang tetap terjadi di seluruh area.

Kembali ke mata pisau kita, Balas Setimpal dapat mengatasi situasi tersebut. Yang dibutuhkan hanyalah pengelompokan lokal kecil, seperti yang muncul secara alami dalam populasi alami. Balas Setimpal memiliki anugerah bawaan, sehingga biarpun langka, mereka bisa melintasi mata pisau hingga ke sisi yang menguntungkannya. Seolah-olah ada jalan rahasia di bawah mata pisau. Tapi jalan rahasia itu berisi katup satu arah: ada asimetri. Tak seperti Balas Setimpal, Selalu Berkhianat, meskipun SES sejati, tidak dapat menggunakan pengelompokan lokal untuk melewati mata pisau. Kelompok-kelompok lokal yang terdiri atas individu-individu yang Selalu Berkhianat, bukannya sejahtera bersama, justru saling *merugikan*. Bukannya saling bantu dengan merugikan bankir, mereka saling jegal. Maka, Saling Berkhianat, tak seperti Balas Setimpal, tidak mendapatkan bantuan dari kekerabatan atau viskositas dalam populasi.

Jadi, walaupun Balas Setimpal mungkin diragukan sebagai SES, dia memiliki semacam stabilitas yang lebih tinggi. Apa artinya itu? Tentu, stabil adalah stabil. Di sini kita akan mengamati secara lebih jauh. Selalu Berkhianat bertahan dari invasi untuk waktu yang lama. Tapi jika kita menunggu cukup lama, mungkin ribuan tahun, Balas Setimpal akhirnya akan mengumpulkan jumlah yang dibutuhkan untuk menggulingkan Selalu Berkhianat sehingga populasi Selalu Berkhianat akan jatuh. Tapi kebalikannya tidak akan terjadi. Selalu Berkhianat, seperti yang telah kita lihat, tidak diuntungkan kalau berkelompok dengan sesamanya sehingga tidak menikmati stabilitas yang lebih tinggi itu.

Seperti yang dapat dilihat, Balas Setimpal adalah strategi yang "baik", yang berarti tidak pernah menjadi yang pertama berkhianat, dan

"pemaaf", artinya ingatannya pendek untuk kejahatan masa lalu. Sekarang saya perkenalkan satu lagi istilah teknis Axelrod yang menarik. Balas Setimpal juga "tidak iri". *Iri*, dalam terminologi Axelrod, berarti berusaha untuk mendapatkan lebih banyak uang dibanding pemain lain, bukan untuk mendapatkan uang bankir yang jumlahnya sangat besar. Tidak iri artinya cukup senang jika pemain lain memenangkan uang sebanyak yang Anda dapatkan, toh Anda berdua memenangkan uang lebih banyak dari bankir. Balas Setimpal sesungguhnya tidak pernah "menang" permainan. Pikirkanlah dan Anda akan melihat bahwa Balas Setimpal *tidak bisa* mencetak skor lebih banyak daripada "lawan"-nya dalam setiap permainan karena dia tidak pernah berkhianat, kecuali dalam rangka membalas. Paling banyak yang dapat dilakukannya adalah seri dengan lawan. Tapi hasil seri itu cenderung untuk dicapai dengan skor bersama yang tinggi. Se jauh tentang Balas Setimpal dan strategi baik lainnya, kata "lawan" tidaklah tepat. Sayang sekali, ketika para ahli psikologi mengadakan Iterasi Dilema Tahanan antarmanusia sungguhan, hampir semua pemain tergelincir dalam sikap iri sehingga relatif gagal menyangkut soal uang. Tampaknya banyak orang, mungkin tanpa berpikir lagi, lebih suka menjatuhkan pemain lain ketimbang bekerja sama dengan pemain lain untuk membangkrutkan si bankir. Karya Axelrod telah menunjukkan betapa kelirunya hal itu.

Kekeliruan di atas hanyalah satu dalam jenis permainan tertentu. Para ahli teori permainan membagi permainan menjadi dua: "*zero sum*" dan "*nonzero sum*". "*Zero sum*" adalah permainan di mana kemenangan bagi salah satu pemain merupakan kerugian bagi yang lain. Permainan catur adalah *zero sum* karena tujuan setiap pemain adalah untuk menang dan ini berarti harus mengalahkan pemain lain. Namun, Dilema Tahanan adalah *nonzero sum*. Ada seorang bankir yang membayar uang dan kedua pemain dimungkinkan untuk bercengkerama serta tertawa sepanjang jalan menuju bank.

Tertawa sepanjang jalan menuju bank mengingatkan saya akan satu baris yang menyenangkan dari Shakespeare:

*"The first thing we do, let's kill all the lawyers."*

*2 Henry VI*

Dalam apa yang sering disebut "sengketa" sipil, sebenarnya kerap ada celah besar untuk kerja sama. Apa yang kelihatannya seperti konfrontasi *zero sum*, dengan sedikit niat baik, akan berubah menjadi



*nonzero sum* yang saling menguntungkan. Pertimbangkan kasus perceraian. Pernikahan yang baik jelas merupakan permainan *nonzero sum*, penuh dengan gotong-royong. Namun bahkan saat pernikahan hancur, ada bermacam alasan mengapa sepasang suami-istri dapat diuntungkan dengan terus bekerja sama dan memperlakukan perceraian mereka sebagai *nonzero sum* pula. Apabila kepentingan anak bukanlah alasan yang cukup, maka biaya dua pengacara akan menguras keuangan keluarga. Jadi, jelaslah, pasangan yang baik-baik dan berakal sehat mestinya *bersama-sama* menggunakan satu pengacara, bukan?

Kenyataannya tidak demikian. Setidaknya di Inggris dan, sampai baru-baru ini di lima puluh negara bagian Amerika Serikat, hukum atau lebih tepatnya—dan secara lebih signifikan—kode etik profesi pengacara itu sendiri tidak mengizinkan cara itu. Pengacara harus menerima satu pihak saja dari pasangan sebagai kliennya. Pihak lain tidak dibukakan pintu dan entah tidak memiliki kuasa hukum sama sekali atau terpaksa pergi ke pengacara lain. Bagian paling menyenangkan pun dimulai. Di ruangan-ruangan yang terpisah, tapi dengan satu suara, kedua pengacara mulai menggunakan acuan "kita" dan "mereka". "Kita", Anda mengerti, bukan berarti saya dan istri saya; artinya adalah saya dan pengacara saya, melawan istri saya dan pengacaranya. Ketika sampai di pengadilan, kasus itu pun didaftarkan sebagai "*Smith versus Smith*"! *Asumsinya* adalah ada sengketa, entah apakah pasangan itu merasa bermusuhan atau tidak, apakah mereka secara khusus telah sepakat bahwa mereka ingin baik-baik saja dan saling berdamai atau tidak. Dan siapa yang diuntungkan dari aturan "Saya menang, Anda kalah" itu? Kemungkinannya, hanya pengacara.

Pasangan malang di atas telah terseret ke dalam permainan *zero sum*. Namun, bagi pengacara, kasus *Smith vs Smith* ini merupakan sapi perah *nonzero sum*. Pasangan Smith menyediakan imbalan sedangkan kedua profesional itu memerah rekening bersama klien mereka dalam kerja sama yang terekspresikan dalam kode-kode yang rumit. Salah satu cara kedua pengacara bekerja sama adalah membuat proposal yang sama-sama mereka ketahui tidak akan diterima pihak lawan. Ini mendorong munculnya proposal tandingan yang keduanya juga tahu tidak akan diterima. Dan begitulah yang terus terjadi. Setiap surat, setiap panggilan telepon yang dipertukarkan antara "lawan" kerja sama, menambahkan biaya besar. Jika beruntung, prosedur itu dapat berlarut-larut hingga berbulan-bulan atau bahkan bertahun-tahun, dengan biaya yang terus membengkak bagi kedua pihak. Para pengacara tidak bekerja

bersama-sama agar kasusnya selesai. Sebaliknya, keterpisahan merekalah yang ironisnya merupakan instrumen utama dalam kerja sama mereka yang mengorbankan klien. Para pengacara bahkan mungkin tidak menyadari apa yang mereka lakukan. Seperti kelelawar vampir yang akan segera kita bahas, mereka mengikuti aturan-aturan yang telah diritualisasikan dengan sangat baik. Sistem itu bekerja tanpa pengawasan dan pengaturan sadar. Semua ditujukan untuk memaksa kita menuju permainan *zero sum*. *Zero sum* untuk klien, *nonzero sum* untuk pengacara.

Apa yang harus dilakukan? Saran Shakespeare tadi terlalu kotor. Mengubah hukum adalah cara yang lebih rapi. Tapi kebanyakan anggota parlemen berangkat dari profesi hukum dan memiliki mentalitas *zero sum*. Sulit untuk membayangkan suasana yang lebih bermusuhan ketimbang British House of Commons. (Sidang-sidang di pengadilan setidaknya mempertahankan kesopanan berdebat. Sebisa mungkin, karena "saya dan rekan saya yang berpendidikan" bekerja sama dengan baik sepanjang jalan menuju bank). Mungkin para legislator yang beriktikad baik dan bahkan pengacara-pengacara yang tercerahkan perlu belajar sedikit tentang teori permainan. Supaya adil, perlu ditambahkan bahwa sebagian pengacara memainkan peran yang berlawanan, yaitu membujuk klien yang gatal ingin pertarungan *zero sum* agar lebih baik mencapai penyelesaian *nonzero sum* di luar pengadilan.

Bagaimana dengan permainan lainnya dalam kehidupan manusia? Mana yang *zero sum*, mana yang *nonzero sum*? Dan—karena ini bukan hal yang sama—manakah aspek kehidupan yang kita *pandang* sebagai *zero sum* atau *nonzero sum*? Aspek manakah dalam kehidupan manusia yang menimbulkan "iri", dan mana yang menumbuhkan kerja sama melawan "bankir"? Pikirkan, misalnya, tentang tawar-menawar upah dan "diferensiasi". Ketika kita menegosiasikan kenaikan gaji, apakah kita termotivasi oleh "iri", atau apakah kita bekerja sama untuk memaksimalkan pendapatan riil kita? Apakah kita berasumsi, dalam kehidupan nyata maupun dalam eksperimen psikologis, bahwa kita memainkan permainan *zero sum* ketika kita tidak sedang melakukannya? Saya sekadar mengajukan pertanyaan-pertanyaan sulit saja. Menjawabnya tentu saja melampaui cakupan buku ini.

Sepakbola adalah permainan *zero sum*. Setidaknya, biasanya demikian. Kadang-kadang olahraga itu bisa menjadi *nonzero sum*. Contohnya terjadi pada 1977 di Liga Sepakbola Inggris (sepakbola biasa;

permainan lain yang disebut *football—football rugby, football Australia, football Amerika, football Irlandia*, dll, juga biasanya permainan *zero sum*). Tim dalam Liga Sepakbola dibagi menjadi empat divisi. Klub bermain melawan klub-klub lain dalam divisi mereka sendiri, mengumpulkan poin untuk setiap kemenangan atau hasil seri sepanjang musim. Berada di Divisi Pertama adalah hal yang bergengsi, juga menguntungkan bagi klub karena memastikan terkumpulnya massa yang besar. Pada akhir setiap musim, tiga klub di dasar klasemen Divisi Pertama diturunkan ke Divisi Kedua untuk musim berikutnya. Degradasi tampaknya dianggap sebagai nasib buruk, yang sangat layak untuk dihindari dengan upaya yang keras.

Tanggal 18 Mei 1977 adalah hari terakhir musim sepakbola tahun itu. Dua dari tiga tim yang terdegradasi dari Divisi Pertama telah dipastikan. Tapi tim ketiga masih belum diketahui, yang pasti salah satu di antara Sunderland, Bristol, atau Coventry. Maka ketiga tim harus bermain maksimal pada Sabtu itu. Sunderland bermain melawan tim urutan keempat klasemen (yang tak diragukan tetap bertahan di Divisi Pertama). Bristol dan Coventry kebetulan akan saling berhadapan. Telah diketahui bahwa, jika Sunderland kalah, maka Bristol dan Coventry hanya perlu bermain seri melawan satu sama lain agar tetap berada di Divisi Pertama. Tapi jika Sunderland menang, maka tim yang akan terdegradasi adalah Bristol atau Coventry, tergantung hasil pertandingan antara keduanya. Dua pertandingan krusial tersebut secara teori berlangsung bersamaan. Namun, pada kenyataannya, pertandingan Bristol melawan Coventry terlambat lima menit sehingga hasil pertandingan Sunderland telah diketahui sebelum permainan Bristol-Coventry berakhir. Dengan demikian, muncullah situasi yang kompleks.

Hampir sepanjang pertandingan Bristol-Coventry, permainan berlangsung, mengutip berita waktu itu, "Sangat cepat dan berapi-api", seperti permainan ding-dong yang mengasyikkan (jika Anda suka permainan seperti itu). Beberapa gol cemerlang dari kedua belah pihak memastikan skor 2-2 hingga menit ke-80. Kemudian, dua menit sebelum akhir permainan, datanglah berita dari arena lainnya bahwa Sunderland telah kalah. Segera saja manajer tim Coventry memasang berita itu di papan elektronik raksasa di ujung lapangan. Rupanya ke-22 pemain bisa membacanya dan mereka menyadari mereka tidak perlu lagi bermain sekuat tenaga. Hasil seri saja sudah cukup untuk menghindari degradasi. Bahkan, mengupayakan gol kini betul-betul keputusan yang buruk, karena menjauhkan pemain dari area pertahanan menimbulkan risiko

kalah—dan akhirnya terdegradasi. Akhirnya kedua tim sama-sama berniat mempertahankan hasilimbang. Berita yang sama mengatakan: "Para pendukung kedua tim yang berseteru keras beberapa detik sebelumnya, saat Don Gillies menembakkan gol penyeimbang skor untuk Bristol pada menit ke-80, tiba-tiba bersatu dalam perayaan bersama. Wasit Ron Challis menyaksikan tanpa daya seiring bola ditendang ke sana-ke mari tanpa ada perlawanan berarti bagi pembawa bola." Karena sepenggal berita dari luar, apa yang tadinya permainan *zero sum* mendadak berubah menjadi *nonzero sum*. Sehubungan dengan diskusi kita sebelumnya, seolah-olah seorang bankir luar muncul secara ajaib, memberi peluang bagi Bristol dan Coventry untuk mengambil keuntungan dari hasilimbang.

Olahraga dengan banyak penonton seperti sepakbola umumnya merupakan permainan *zero sum* untuk alasan yang tepat. Lebih seru bagi massa untuk menonton para pemain berjuang keras dalam pertandingan ketimbang menyaksikan mereka asyik bersekutu. Namun, kehidupan nyata, baik kehidupan manusia, hewan, maupun tumbuhan, tidak dirancang untuk kenikmatan penonton. Banyak situasi dalam kehidupan nyata sesungguhnya sama dengan permainan *nonzero sum*. Alam semesta kerap memainkan peranan sebagai bankir dan individu-individu dapat mengambil keuntungan dari kesuksesan pihak lain. Mereka tidak perlu menjatuhkan musuh untuk saling dapat menguntungkan diri. Tanpa berpaling dari prinsip-prinsip dasar teori gen egois, kita dapat melihat bahwa kerja sama dan gotong-royong dapat berkembang bahkan di dunia yang pada dasarnya egois. Kita dapat melihat bagaimana, dalam pemaknaan Axelrod, orang-orang baik bisa menjadi pertama yang mencapai garis finis.

Namun semua itu tidak akan berhasil kecuali jika permainannya *diulang*. Para pemain harus tahu (atau "tahu") bahwa permainan yang sekarang bukanlah permainan yang terakhir di antara mereka. Dalam kata-kata Axelrod yang tak dapat dilupakan, "bayang-bayang masa depan" harus panjang. Namun seberapa panjang? Tak mungkin tak terhingga. Dari sudut pandang teoretis, tak peduli berapa lamanya permainan, yang terpenting para pemain tak boleh ada yang *tahu* kapan permainan akan berakhir. Katakanlah saya dan Anda saling berhadapan, dan kita tahu bahwa jumlah putaran permainan adalah 100. Sekarang kita tahu bahwa putaran ke-100, sebagai yang terakhir, akan sepadan dengan permainan tunggal Dilema Tahanan yang sederhana. Karena itu, satu-satunya strategi rasional untuk kita masing-masing pada putaran

ke-100 adalah Berkhianat. Dapat kita asumsikan pula bahwa pihak lawan juga akan menyadari hal itu dan bertekad sepenuhnya untuk berkhianat pada putaran terakhir. Maka putaran terakhir akan mudah terbaca. Tapi kini putaran ke-99 menjadi sepadan dengan satu putaran tunggal yang berdiri sendiri, dan satu-satunya pilihan rasional untuk setiap pemain dalam permainan pun Berkhianat. Putaran ke-98 tiba ke penalaran serupa, dan seterusnya demikian. Dua pemain yang sangat rasional, yang masing-masing menganggap bahwa lawannya juga pemain yang sangat rasional, tak dapat melakukan apa pun selain berkhianat jika mereka sama-sama tahu berapa putaran permainan akan dilangsungkan. Untuk alasan ini, ketika para ahli teori permainan bicara tentang Iterasi Dilema Tahanan, mereka selalu menganggap bahwa akhir pertandingan tidak dapat diprediksi, atau hanya diketahui oleh bankir.

Bahkan jika jumlah persis putaran permainan tidak diketahui secara pasti, dalam kehidupan nyata sangat mungkin untuk membuat perkiraan statistik mengenai berapa lama permainan *kira-kira* akan berlangsung. Penilaian ini bisa menjadi bagian penting strategi. Jika saya melihat bankir gelisah dan melihat jam tangannya, saya bisa menduga bahwa permainan akan segera diakhiri sehingga saya bisa merasa tergoda untuk berkhianat. Jika saya curiga bahwa Anda juga telah memperhatikan kegelisahan bankir, saya akan berpikir bahwa Anda pun mungkin sedang mempertimbangkan untuk berkhianat. Rasanya saya jadi gelisah ingin berkhianat terlebih dulu, terutama karena saya takut Anda juga takut saya....

Perbedaan matematika sederhana antara permainan Dilema Tahanan tunggal dan Iterasi Dilema Tahanan terlalu sederhana. Setiap pemain dapat diduga akan berperilaku seolah-olah dia memiliki perkiraan yang terus diperbarui mengenai berapa lama permainan kira-kira akan berlangsung. Semakin lama perkiraannya, dia akan semakin bermain sesuai dengan ekspektasi matematis untuk iterasi permainan yang sesungguhnya: dengan kata lain, dia akan semakin lebih baik, lebih pemaaf, dan tidak iri. Semakin pendek perkiraan kelangsungan permainan, dia akan semakin cenderung bermain sesuai dengan ekspektasi matematis untuk permainan putaran tunggal: semakin keji dan tak kenal ampun.

Axelrod membuat ilustrasi menyentuh mengenai pentingnya bayangan masa depan dari fenomena luar biasa yang tumbuh selama Perang Dunia I, yaitu apa yang disebut sistem hidup-dan-biarkan-hidup

(*live-and-let-live system*). Sumbernya adalah penelitian seorang ahli sejarah dan sosiologi, Tony Ashworth. Sudah jamak diketahui bahwa waktu Natal, tentara Inggris dan tentara Jerman sejenak duduk-duduk dan minum-minum bersama di wilayah tak bertuan. Yang tak banyak diketahui, tapi menurut saya lebih menarik, adalah kenyataan bahwa pakta nonagresi yang tak resmi dan tak terucapkan, suatu sistem "hidup-dan-biarkan-hidup", berkembang di sepanjang garis depan selama sedikitnya dua tahun, dimulai pada 1914. Seorang perwira senior Inggris, dalam kunjungannya ke parit-parit pertahanan, dilaporkan takjub mengamati tentara Jerman berjalan-jalan dalam jangkauan senapan di belakang garis mereka sendiri. "Orang-orang kita tampaknya tidak memperhatikan. Saya pribadi mengambil keputusan untuk menghentikan hal semacam itu bila kita mengambil alih; yang seperti itu seharusnya tidak diperbolehkan. Orang-orang ini jelas tidak menyadari perang sedang berlangsung. Kedua belah pihak tampaknya percaya kepada kebijakan 'hidup-dan-biarkan-hidup'."

Teori permainan dan Dilema Tahanan belum ditemukan pada masa itu, tapi dengan kilas balik kita dapat melihat cukup jelas apa yang sedang terjadi, dan Axelrod memberikan analisis menarik. Dalam perang parit (*entrenched warfare*) pada masa itu, bayangan masa depan bagi setiap peleton amat panjang. Artinya, masing-masing kelompok tentara Inggris dalam parit dapat memperkirakan bahwa mereka menghadapi kelompok tentara Jerman yang sama selama berbulan-bulan. Selain itu, para prajurit biasa tidak pernah tahu kapan mereka akan dipindahkan. Perintah militer dikenal semena-mena, berubah-ubah, dan tak dapat dipahami oleh yang menerimanya. Bayangan masa depan cukup panjang dan cukup tak tentu sehingga mendorong perkembangan jenis kerja sama Balas Setimpal. Asalkan, tentu saja, situasinya sepadan dengan permainan Dilema Tahanan.

Untuk memenuhi syarat sebagai Dilema Tahanan sejati, ingat, imbalan harus mengikuti urutan peringkat tertentu. Kedua belah pihak harus melihat kerja sama (CC) sebagai langkah yang lebih disukai ketimbang saling berkhianat. Pengkhianatan sementara pihak lain bekerja sama (DC) akan lebih baik lagi, jika Anda bisa lolos dengan itu. Bekerja sama sementara pihak lain berkhianat (CD) adalah yang terburuk dari semua. Sama-sama berkhianat (DD) adalah apa yang ingin dilihat oleh para perwira. Mereka ingin melihat orang-orang mereka dengan penuh semangat mengalahkan serdadu Jerman (atau Inggris) setiap kali ada kesempatan.

Dari sudut pandang para jenderal, kerja sama antar pihak berlawanan adalah sesuatu yang tidak diinginkan. Kerja sama itu tidak membantu mereka menang perang. Tapi, dari sudut pandang individu serdadu kedua belah pihak, kerja sama sangat diinginkan. Mereka tidak ingin tertembak. Memang—dan ini memenuhi syarat imbalan lain yang dibutuhkan untuk membuat situasinya menjadi Dilema Tahanan yang sejati—para prajuwit mungkin setuju dengan para jenderal; mereka pun lebih suka menang perang daripada kalah. Namun, bukan itu pilihan yang dihadapi individu prajurit. Hasil seluruh perang secara material tidak mungkin dipengaruhi oleh apa yang dia lakukan sendirian. Kerja sama timbal-balik dengan tentara musuh yang ada di depan Anda di wilayah tak bertuan hampir pasti mempengaruhi nasib Anda dan jauh lebih disukai ketimbang saling berkhianat, bahkan meskipun Anda mungkin, karena alasan patriotis atau disipliner, akan lebih memilih berkhianat jika bisa lolos. Tampak situasinya betul-betul Dilema Tahanan yang sejati. Maka sesuatu seperti Balas Setimpal dapat diperkirakan tumbuh, dan memang demikian.

Strategi lokal yang stabil di satu bagian jalur parit tersebut tentu Balas Setimpal itu sendiri. Balas Setimpal adalah satu anggota kelompok strategi yang baik, membalas tapi pemaaf, yang semuanya, biarpun secara teknis tidak stabil, setidaknya sulit untuk diinvasi begitu muncul. Balas Tiga Kali (*Three Tits for a Tat*), misalnya, tumbuh di satu daerah menurut satu laporan masa itu.

Kami pergi keluar malam-malam ke depan parit... Para prajurit Jerman juga keluar sehingga tidak etis bila menembak. Yang paling mengerikan adalah granat dengan pelontar... Benda itu dapat membunuh sebanyak delapan atau sembilan orang kalau jatuh ke dalam parit... Tapi kami tidak pernah menggunakan granat kami kecuali orang-orang Jerman bikin ribut, karena mereka membalas tiga kali lontaran granat untuk setiap satu granat dari kami.

Sangatlah penting, bagi anggota kelompok strategi Balas Setimpal, bahwa para pemain akan dikenai sanksi jika berkhianat. Ancaman pembalasan mesti selalu ada. Pertunjukan kemampuan membalas merupakan ciri yang patut diperhatikan dalam sistem "hidup-dan-biarkan-hidup". Jago tembak dari kedua belah pihak akan mempertunjukkan keahlian mereka yang mematikan untuk menembak bukan tentara musuh, melainkan sasaran tak bergerak di dekat tentara musuh; teknik yang juga digunakan dalam film-film Barat (seperti

menembak nyala lilin). Sepertinya tidak akan ada jawaban yang memuaskan mengapa dua bom atom pertama digunakan—bertentangan dengan harapan besar para ahli fisika yang bertanggungjawab membuatnya—untuk menghancurkan dua kota ketimbang digunakan untuk sesuatu yang sebanding dengan kehebohan menembak lilin.

Ciri penting lainnya dari strategi seperti Balas Setimpal adalah pemaaf. Telah kita lihat bahwa sifat pemaaf itu membantu meredakan apa yang tampaknya bisa menjadi rangkaian saling balas yang panjang dan merusak. Pentingnya meredakan balasan didramatisasi oleh seorang perwira Britania (kalimat pertamanya jelas membuat kita tak ragu):

Saya sedang minum teh bersama seorang kawan ketika mendengar banyak teriakan, dan langsung memeriksa. Kami menemukan orang-orang kami dan pihak Jerman bersandar di pertahanan masing-masing. Tiba-tiba ada rentetan tembakan, tapi tidak ada yang terluka. Semestinya kedua belah pihak berlindung dan orang-orang kami akan mulai mengutuki Jerman. Tapi tiba-tiba seorang pemberani dari pihak Jerman berteriak, "Kami menyesal atas tembakan itu, semoga tidak ada yang terluka. Bukan salah kami, ini gara-gara artileri sialan dari Prusia."

Axelrod mengomentari bahwa permintaan maaf itu "bukan sekadar upaya yang semata-mata ditujukan untuk mencegah pembalasan. Permintaan maaf itu mencerminkan penyesalan moral karena melanggar situasi saling percaya dan menunjukkan keprihatinan jika ada seseorang yang terluka." Sungguh seorang Jerman yang gagah berani dan terpuji.

Axelrod juga menekankan pentingnya prediktabilitas dan pemeliharaan pola-pola stabil untuk saling percaya. Contoh yang menyenangkan tentang itu adalah "senapan sore" yang ditembakkan artileri Inggris dengan keteraturan sangat terjaga di bagian tertentu parit. Dalam kata-kata seorang prajurit Jerman:

Pada pukul tujuh tembakan itu muncul—begitu teratur sehingga Anda dapat menyetel jam Anda berdasarkan itu... Arahnya selalu sama, jangkauannya akurat, tidak pernah melenceng atau melebihi atau jatuh sebelum sasaran... Bahkan ada beberapa rekan yang penasaran dan merangkak mendekat... sebelum pukul tujuh, untuk melihat ledakannya.

Artileri Jerman juga melakukan hal yang sama persis, sebagaimana diutarakan oleh pihak Inggris:



Begitu teratur mereka [pihak Jerman] dalam memilih sasaran, waktu, dan jumlah tembakan sehingga... Kolonel Jones... tahu persis di mana peluru berikutnya akan jatuh. Perhitungannya sangat akurat dan dia mampu mengambil apa yang dianggap risiko besar oleh perwira staf yang tak berpengalaman, karena dia tahu tembakan itu akan berhenti sebelum dia sampai di tempat yang dijadikan sasaran.

Axelrod berkomentar bahwa "ritual tembakan yang rutin dan sekadarnya seperti itu mengirimkan pesan ganda. Kepada komando yang lebih tinggi, tembakan menunjukkan agresi, tapi kepada musuh tembakan menyampaikan damai."

Sistem "hidup-dan-biarkan-hidup" sebenarnya dapat dilangsungkan dengan negosiasi verbal, dengan para ahli strategi berkesadaran yang tawar-menawar di sekeliling meja. Tapi faktanya tidak. Sistem itu tumbuh sebagai serangkaian konvensi lokal, melalui orang-orang yang menanggapi *perilaku* sesamanya; para prajurit itu mungkin tidak menyadari bahwa pertumbuhan itu tengah terjadi. Ini tidak mengejutkan bagi kita. Strategi-strategi dalam komputer Axelrod bukanlah bentuk kesadaran. Perilaku merekalah yang mendefinisikan apakah mereka baik atau buruk, pemaaf atau tidak, iri atau sebaliknya. Para pemrogram yang merancang mereka bisa saja berperilaku dengan sikap-sikap demikian, tapi hal itu tidak relevan. Strategi yang baik, pemaaf, dan tidak iri sangat bisa diprogram di komputer oleh orang yang keji, dan juga sebaliknya. Baiknya suatu strategi dikenali dari perilakunya, bukan dari motifnya (karena memang tidak ada) atau dari kepribadian pembuatnya (yang lenyap ke latar belakang tatkala program buatannya berjalan). Program komputer dapat bertindak dengan cara yang strategis tanpa sadar akan strateginya, atau akan apa pun juga.

Kita tentunya sangat akrab dengan gagasan tentang ahli strategi yang tidak sadar, atau setidaknya ahli strategi yang kesadarannya, jika ada, tidaklah relevan. Ahli strategi yang tak sadar ada banyak di dalam buku ini. Program Axelrod adalah model yang bagus bagi cara kita, sepanjang buku, berpikir tentang hewan dan tumbuhan, serta tentunya gen. Maka, wajar saja untuk mempertanyakan apakah kesimpulan optimistisnya—tentang keberhasilan strategi yang baik, tidak iri, dan pemaaf—juga berlaku di dunia nyata. Jawabannya adalah tentu iya. Syarat-syaratnya hanyalah alam mesti sesekali mempersiapkan permainan Dilema Tahanan, bayangan masa depan harus panjang, dan permainannya harus berupa *nonzero sum*. Syarat-syaratnya jelas terpenuhi di seluruh dunia makhluk hidup.

Tidak ada yang akan pernah mengklaim bahwa bakteri merupakan ahli strategi yang sadar, tapi bakteri parasit mungkin terlibat dalam permainan Dilema Tahanan tanpa henti dengan inangnya. Dan tidak ada alasan mengapa kita tidak mesti menggunakan istilah Axelrod—pemaaf, tidak iri, dan sebagainya—kepada strategi-strategi mereka. Axelrod dan Hamilton menunjukkan bahwa normalnya bakteri yang jinak dan menguntungkan dapat berubah menjadi keji, bahkan menyebabkan sepsis yang mematikan di dalam tubuh orang yang terluka. Seorang dokter bisa saja mengatakan bahwa "ketahanan alami" tubuh menurun karena luka. Namun mungkin alasan yang sebenarnya berkaitan dengan permainan Dilema Tahanan. Apakah bakteri, mungkin, dapat memperoleh keuntungan tapi biasanya menahan diri? Dalam permainan antara manusia dan bakteri, "bayangan masa depan" normalnya panjang karena manusia umumnya dapat diperkirakan akan bertahan hidup bertahun-tahun sejak lahir. Di sisi lain, tubuh manusia yang mengalami luka serius, bisa menyajikan bayangan masa depan yang jauh lebih singkat bagi bakteri-bakteri penumpangnya. "Godaan untuk berkhianat" mulai terlihat sebagai pilihan menarik ketimbang "Imbalan untuk kerja sama saling menguntungkan". Tentu saja, ini bukan untuk menyatakan bahwa bakteri memperhitungkan itu semua dengan pemikiran jahatnya! Seleksi atas generasi-generasi bakteri mungkin telah merancang aturan tak sadar yang lekat di dalam diri mereka, yang bekerja murni dengan cara-cara biokimiawi.

Tumbuhan, menurut Axelrod dan Hamilton, bahkan bisa melakukan langkah pembalasan, sekali lagi tanpa kesadaran. Pohon ara dan tawon menjalin hubungan kooperatif yang intim. Ara yang Anda makan sesungguhnya bukan buah. Ada lubang kecil di ujungnya, dan jika Anda masuk ke lubang itu (Anda harus menjadi sekecil tawon untuk melakukannya, mereka kecil sekali: untungnya terlalu kecil untuk diperhatikan saat Anda memakan ara), Anda akan menemukan ratusan bunga kecil berbaris di sepanjang dinding. Ara adalah rumah kaca bagi bunga, ruang serbuk sari yang tertutup. Dan yang dapat melakukan penyerbukan itu hanyalah tawon ara. Maka pohon ara mendapat keuntungan dengan menampung tawon-tawon itu. Tapi apa yang didapat tawon? Mereka menaruh telur di beberapa bunga kecil, yang kemudian dimakan oleh larvanya. Mereka menyerbuki bunga-bunga lain di ara yang sama. "Berkhianat", bagi tawon, berarti menaruh telur di terlalu banyak bunga dalam ara dan menyerbuki terlalu sedikit. Tapi bagaimana cara pohon ara membalas? Menurut Axelrod dan Hamilton,

"Ternyata, dalam banyak kasus, jika satu tawon ara memasuki ara muda dan tidak menyerbuki cukup bunga demi menghasilkan biji, malah hanya meletakkan telur di hampir semua bunga, maka pohon ara akan menghentikan perkembangan ara itu pada tahap awal. Semua keturunan tawon akan musnah."

Contoh aneh yang tampak sebagai pengaturan Balas Setimpal alami ditemukan oleh Eric Fischer pada ikan hermafrodit, yaitu bass laut (*sea bass*). Tidak seperti kita, ikan itu tidak memiliki jenis kelamin yang ditentukan oleh kromosom saat pembuahan. Setiap individu mampu menampilkan fungsi-fungsi jantan dan betina. Dalam satu episode pemijahan, mereka menyebarkan entah telur atau sperma. Mereka pasangan monogami yang bergantian memainkan peranan jantan dan betina. Nah, kita mungkin menduga bahwa individu ikan, jika bisa, akan "lebih suka" memainkan peran pejantan sepanjang waktu karena peran itu lebih murah. Jika dinyatakan dengan cara lain, individu ikan yang berhasil membujuk pasangannya untuk memainkan peran betina sepanjang waktu akan mendapat manfaat dari investasi ekonomi si betina dalam telur, sedangkan dia memiliki sumber daya yang tersisa untuk dihabiskan demi hal-hal lain, misalnya kawin dengan ikan lainnya.

Kenyataannya, yang Fischer amati adalah bahwa ikan-ikan itu menjalankan sistem pergantian cukup ketat. Inilah persisnya yang kita harapkan jika mereka memainkan Balas Setimpal. Dan bahwa mereka mesti melakukan itu adalah hal yang masuk akal karena memang tampaknya yang muncul adalah permainan Dilema Tahanan yang sejati, meskipun versinya agak rumit. Memainkan kartu Bekerja Sama berarti memainkan peran betina saat tiba giliran Anda untuk melakukannya. Berusaha memainkan peran pejantan saat tiba giliran Anda untuk bermain sebagai betina setara dengan memainkan kartu Berkhianat. Pengkhianatan rentan terhadap pembalasan: pasangan Anda dapat menolak untuk memainkan peran betina saat gilirannya datang kali berikutnya, atau dia dapat mengakhiri hubungan dengan Anda. Dalam pengamatan Fischer, pasangan dengan pembagian peran jenis kelamin yang tak merata memang cenderung putus hubungan.

Ada pertanyaan yang terkadang diajukan ahli sosiologi dan psikologi mengenai mengapa donor darah (di negara-negara, seperti Inggris, di mana donor darah tidak dibayar) memberikan darahnya. Saya merasa sulit untuk percaya bahwa jawabannya terletak di timbal-balik atau keegoisan yang tersamar dalam arti sesederhana apa pun. Donor darah reguler toh tidak menerima perlakuan istimewa saat mereka datang

karena memerlukan transfusi. Mereka bahkan tidak diberi lencana bintang emas kecil untuk dipakai. Mungkin saya naif, tapi saya mendapati diri tergoda untuk sungguh melihatnya sebagai kasus altruisme murni yang tanpa pamrih. Walau demikian, kelelawar pengisap darah yang berbagi darah bersama tampaknya sesuai dengan model Axelrod. Kita mempelajari dari karya G.S. Wilkinson.

Kelelawar pengisap darah, atau kelelawar vampir, mengisap darah pada malam hari. Mereka tidak mudah mendapatkan makanan, tapi sekali mendapatkannya, kemungkinan mendapat banyak. Saat fajar tiba, beberapa individu mungkin tidak beruntung dan kembali dengan perut kosong, sementara individu yang berhasil menemukan korban mungkin telah mengisap darah berlebih. Pada malam berikutnya, keberuntungan para kelelawar bisa berubah. Jadi, ini sepertinya kasus yang menjanjikan untuk altruisme timbal-balik. Wilkinson menemukan bahwa individu-individu yang beruntung, kapan pun waktunya, memang terkadang menyumbangkan darah lewat regurgitasi (memuntahkan) untuk rekan-rekan mereka yang kurang beruntung. Dari 110 regurgitasi yang disaksikan Wilkinson, 77 individu dengan mudah dapat dipahami sebagai kasus ibu yang memberi makan anak, dan banyak contoh berbagi darah lainnya yang melibatkan kerabat genetis. Namun, tetap saja ada beberapa contoh berbagi darah di antara kelelawar yang tidak berkerabat; kasus-kasus di mana penjelasan "darah lebih kental daripada air" (relasi yang terhubung karena darah lebih kuat) tidak akan sesuai dengan faktanya. Individu-individu yang terlibat di sini cenderung sesama kawan bertengger (*roostmates*)—mereka memiliki kesempatan untuk berinteraksi satu sama lain secara berulang, seperti yang dipersyaratkan untuk Iterasi Dilema Tahanan. Tapi apakah persyaratan lain untuk Dilema Tahanan juga terpenuhi? Gambaran matriks hasil di Gambar D adalah apa yang kita perkirakan jika syarat-syarat lain terpenuhi.

APA YANG ANDA LAKUKAN

|                       | BEKERJA SAMA   | BERKHIANAT  |
|-----------------------|--|---|
| BEKERJA SAMA          | <p><u>Cukup Baik</u></p> <p><b>Imbalan</b></p> <p>Pada malam-malam yang sial, saya mendapatkan darah sehingga selamat dari kelaparan. Pada malam-malam yang beruntung, saya harus menyumbang darah, dan itu tak banyak membebani saya.</p>       | <p><u>Sangat Buruk</u></p> <p><b>Hasil Pecundang</b></p> <p>Pada malam baik, saya membayar biaya menyelamatkan Anda, tapi pada malam sial saya, Anda tidak membalas budi dan meninggalkan saya kelaparan hingga bisa sampai mati.</p> |
| APA YANG SAYA LAKUKAN |  |   |
| BERKHIANAT            | <p><u>Sangat Baik</u></p> <p><b>Godaan</b></p> <p>Pada malam-malam sial saya, Anda menyelamatkan saya, tapi lalu saya mendapat keuntungan tambahan dengan tidak harus membayarkan sedikit biaya makan untuk Anda pada malam-malam beruntung.</p> | <p><u>Cukup Buruk</u></p> <p><b>Sanksi</b></p> <p>Pada malam-malam beruntung, saya tidak harus membayar biaya pemberian makanan untuk Anda, tapi saya juga berisiko kelaparan pada malam-malam sial.</p>                              |

Gambar D: Skema kelelawar pengisap darah:  
Hasil bagi "saya" dari berbagai macam hasil strategi.

Apakah perhitungan ekonomi kelelawar vampir benar-benar sesuai dengan tabel di atas? Wilkinson mengamati laju pengurangan berat badan kelelawar yang kelaparan. Dari situ, dia menghitung waktu yang dibutuhkan kelelawar yang kenyang hingga mati kelaparan, waktu yang dibutuhkan kelelawar berperut kosong hingga mati kelaparan, dan semua di antaranya. Ini memungkinkan dia menghitung jumlah darah yang diperlukan untuk mendapatkan jumlah jam perpanjangan hidup. Tak terlalu mengejutkan, dia menemukan bahwa nilai tukarnya berbeda, tergantung seberapa lapar si kelelawar. Sejumlah darah menambahkan lebih banyak jam dalam hidup kelelawar yang sangat kelaparan

dibanding kelelawar yang tak terlalu lapar. Dengan kata lain, meskipun tindakan menyumbangkan darah akan meningkatkan peluang donor untuk menjadi sekarat, peningkatan ini lebih kecil dibandingkan dengan peningkatan peluang penerimanya untuk bertahan hidup. Secara ekonomis, maka, tampaknya masuk akal bahwa perhitungan kelelawar vampir sesuai dengan aturan Dilema Tahanan. Darah yang diberikan donor tak terlalu berharga baginya ketimbang darah dalam jumlah yang sama bagi penerima. Pada malam yang kurang beruntung, kelelawar vampir sungguh akan menerima manfaat besar dari pemberian darah. Namun, pada malam baik, dia akan mendapat keuntungan sedikit bila berhasil lolos dengan berkhianat—menolak menyumbangkan darah. "Lolos", tentu, hanya punya arti jika kelelawar-kelelawar itu mengadopsi suatu jenis strategi Balas Setimpal. Jadi, apakah kondisi-kondisi lain untuk evolusi timbal-balik Balas Setimpal terpenuhi?

Secara khusus, dapatkah kelelawar-kelelawar itu mengenali satu sama lain sebagai individu? Wilkinson melakukan percobaan dengan mengurung sejumlah kelelawar, membuktikan bahwa mereka dapat mengenali satu sama lain. Gagasan dasarnya adalah mengambil satu kelelawar untuk semalam dan membiarkannya kelaparan sementara semua kelelawar lain diberi makanan. Kelelawar malang yang kelaparan itu kemudian kembali bertengger dan Wilkinson mengawasi untuk melihat siapa, jika ada, yang memberinya makanan. Percobaan diulang berkali-kali dan kelelawar-kelelawar itu bergiliran menjadi korban kelaparan. Kunci pentingnya, populasi kelelawar kurungan itu terdiri atas campuran dua kelompok yang terpisah, yang diambil dari gua-gua yang terpisah beberapa kilometer jauhnya. Jika kelelawar vampir mampu mengenali teman-temannya, maka kelelawar yang kelaparan karena percobaan itu mestinya yang hanya diberi makan oleh kelelawar yang berasal dari gua asalnya.

Kurang lebih demikianlah yang terjadi. Tiga belas kasus donasi diamati. Dalam dua belas dari tiga belas, kelelawar donor adalah "teman lama" si korban kelaparan, diambil dari gua yang sama. Hanya satu dari tiga belas kasus itu, korban kelaparan diberi makan oleh "teman baru", bukan dari gua yang sama. Tentu, hal itu bisa saja kebetulan tapi kita dapat menghitung peluangnya. Hasilnya 1:500. Cukup aman untuk menyimpulkan bahwa kelelawar vampir benar-benar cenderung memberi makan "teman-teman lama" dibanding individu asing dari gua yang berbeda.

Kelelawar vampir merupakan bintang mitos yang terkenal. Bagi pemuja Gothic ala era Ratu Victoria, vampir adalah kekuatan gelap yang meneror malam, menguras cairan vital, mengorbankan nyawa yang tak bersalah hanya untuk memuaskan dahaga. Kombinasikan itu dengan mitos era Victoria lainnya, alam bergigi dan bercakar merah (*nature red in tooth and claw*); bukankah vampir merupakan inkarnasi ketakutan terdalam terhadap dunia gen egois? Adapun saya, saya skeptis terhadap semua mitos. Jika kita ingin tahu di mana letak kebenaran dalam kasus-kasus tertentu, kita harus mengamati. Apa yang diberikan kumpulan pemikiran Darwinian kepada kita bukanlah harapan rinci tentang organisme tertentu. Yang diberikan adalah sesuatu yang lebih halus dan berharga: pemahaman prinsip. Namun, jika kita harus memiliki mitos, fakta-fakta yang sesungguhnya tentang vampir dapat menceritakan kisah moral yang berbeda. Bagi kelelawar vampir sendiri, bukan hanya darah lebih kental daripada air. Mereka melampaui ikatan kekerabatan, membentuk ikatan abadi mereka sendiri berdasarkan kesetiaan terhadap persaudaraan darah. Kelelawar vampir dapat membentuk garis depan mitos baru yang lebih nyaman; mitos kerja sama berbagi yang mutualistik. Vampir dapat melambangkan gagasan dermawan bahwa, bahkan dengan gen egois yang memegang kendali, orang baik bisa sampai duluan.





## JANGKAUAN LUAS GEN

Di jantung teori gen egois, ada suatu ketegangan yang mengganggu, yaitu ketegangan antara gen dan tubuh individu sebagai agen fundamental kehidupan. Di satu sisi, kita memiliki gambaran mempesona mengenai replikator DNA yang independen, yang seolah melenting seperti rusa, bebas lepas dari generasi ke generasi, sejenak terkumpul bersama di dalam mesin kelestarian sekali pakai; gulungan spiral abadi yang terus melepaskan gulungan spiral fana silih-berganti tanpa akhir seiring dia menderu menuju keabadiannya sendiri. Di sisi lain, kita melihat tubuh-tubuh individu itu sendiri; masing-masing merupakan mesin yang jelas koheren, terpadu, sangat rumit, dengan kesatuan tujuan yang mencolok. Tubuh tidak *terlihat* seperti produk federasi agen genetis yang saling berperang, renggang, dan sementara; yang hampir tak punya waktu untuk saling kenal sebelum menaiki sperma atau telur demi perjalanan diaspora akbar genetis berikutnya. Tubuh memiliki satu otak berpikiran tunggal yang mengkoordinasikan kerja sama anggota badan dan organ indera untuk mencapai satu tujuan. Tubuh itu sendiri terlihat dan berperilaku bagaikan agen yang cukup mengesankan.

Dalam beberapa bab buku ini, memang kita telah membayangkan individu organisme sebagai agen, yang berusaha memaksimalkan keberhasilan mewariskan semua gennya. Kita membayangkan individu hewan menghitung rumitnya kalkulasi ekonomis "seolah-olah" mengenai manfaat genetis berbagai macam tindakan. Namun, dalam bab-bab lain, penalaran mendasarnya disajikan dari sudut pandang gen. Tanpa sudut pandang gen terhadap kehidupan, tidak ada alasan apa pun mengapa organisme harus lebih "peduli" akan keberhasilan reproduksinya dan kerabatnya, dibanding misalnya usia panjangnya sendiri.

Bagaimana kita mengatasi paradoks dua cara untuk melihat kehidupan ini? Usaha saya sendiri untuk melakukannya dijabarkan dalam *The Extended Phenotype*, buku yang, lebih dari apa pun yang telah saya capai dalam kehidupan profesional saya, merupakan kebanggaan dan kegembiraan saya. Bab ini merupakan ringkasan beberapa tema dalam buku itu, tapi saya juga akan suka jika Anda berhenti membaca bab ini dan langsung beralih ke *The Extended Phenotype*!

Dari sudut pandang mana pun yang dapat diterima, seleksi Darwinian tidak bekerja secara langsung kepada gen. DNA terselubungi protein, terbungkus di dalam selaput, terlindung dari dunia, dan tak terlihat oleh seleksi alam. Jika seleksi mencoba memilah molekul DNA secara langsung, dia tidak akan menemukan kriteria pas yang dapat digunakan untuk melakukannya. Semua gen terlihat sama, seperti halnya semua kaset rekaman terlihat sama. Perbedaan penting di antara gen hanya muncul dalam *efek* mereka. Efek ini biasanya terjadi kepada proses perkembangan embrio sehingga mempengaruhi bentuk tubuh dan perilaku. Gen yang sukses adalah gen yang berefek menguntungkan kepada embrio, di lingkungan yang dipengaruhi oleh semua gen di embrio itu. Menguntungkan artinya gen-gen itu membuat embrio cenderung berkembang menjadi tubuh dewasa yang sukses, tubuh dewasa yang cenderung mereproduksi dan mewariskan gen-gen yang sama ke generasi mendatang. *Fenotipe* adalah kata teknis yang digunakan untuk menyebut perwujudan jasmaniah gen; efek gen kepada tubuh melalui pertumbuhan, yang berbeda dengan efek alelnya. Beberapa gen mempunyai efek fenotipik tertentu, katakanlah, warna mata hijau. Pada praktiknya, kebanyakan gen memiliki lebih daripada satu efek fenotipik, seperti warna mata hijau dan rambut keriting. Seleksi alam mendukung sebagian gen dan bukan yang lain, bukan

karena hakikat gen itu sendiri, melainkan karena dampaknya—efek fenotipiknya.

Orang-orang yang menganut pemikiran Darwin biasanya memilih untuk membahas gen yang efek fenotipiknya menguntungkan, atau merugikan, bagi kelangsungan hidup dan reproduksi seluruh tubuh. Mereka cenderung tidak mempertimbangkan manfaat bagi gen itu sendiri. Ini sebagian alasan mengapa paradoks di jantung teori biasanya tidak dirasakan. Misalnya, suatu gen mungkin berhasil meningkatkan kecepatan lari predator. Seluruh tubuh predator, termasuk semua gennya, lebih berhasil karena tubuh itu berlari lebih cepat. Kecepatannya membantunya bertahan hidup untuk memiliki keturunan sehingga dia dapat mewariskan lebih banyak salinan semua gennya, termasuk gen untuk bergerak cepat. Di situ paradoks tadi lenyap dengan sendirinya karena apa yang baik bagi gen baik pula bagi semua.

Namun bagaimana jika gen memberikan efek fenotipik yang baik untuk dirinya sendiri, tapi buruk untuk gen lain di dalam tubuh? Itu bukan perkara luar biasa. Kasus seperti itu telah diketahui, misalnya fenomena menarik yang disebut kendali meiosis. Ingat bahwa meiosis adalah jenis khusus pembelahan sel yang membagi jumlah kromosom menjadi dua dan menghasilkan sel sperma atau sel telur. Meiosis normal seperti lotere yang benar-benar adil. Dari masing-masing pasangan alel, hanya satu yang mendapat keberuntungan untuk bisa masuk ke dalam setiap sperma atau telur. Namun, peluangnya sama saja bagi yang mana pun di pasangan alel; jika Anda ambil rata-rata dari banyak sperma (atau telur), separonya berisi satu alel dan separonya lagi sisanya. Meiosis itu adil, seperti melempar koin. Tapi walau secara kiasan kita menganggap lempar koin sebagai sesuatu yang acak, bahkan lempar koin sebenarnya proses fisik yang dipengaruhi oleh banyak kondisi—angin, seberapa kencang persisnya koin itu dilemparkan, dan sebagainya. Meiosis pun merupakan proses fisik dan dapat dipengaruhi oleh gen. Bagaimana jika gen mutan yang muncul kebetulan memiliki efek bukan di sesuatu yang terlihat seperti warna mata atau ikal rambut, melainkan ke meiosis itu sendiri? Misalkan gen itu membuat meiosis menjadi bias sedemikian rupa sehingga gen mutan itu sendiri lebih berpeluang masuk ke dalam telur dibandingkan pasangan alelnya. Gen-gen semacam itu ada dan disebut pendistorsi segregasi (*segregation distorter*). Kesederhanaannya mengerikan. Bila pendistorsi segregasi timbul karena mutasi, dia akan menyebar tanpa dapat dihentikan di seluruh populasi dengan mengorbankan alelnya. Inilah yang dikenal sebagai kendali

meiosis. Hal itu akan terjadi bahkan jika efeknya bagi kesejahteraan tubuh, dan kesejahteraan semua gen lain di dalam tubuh, merupakan bencana.

Sepanjang buku ini kita telah mewaspadaikan kemungkinan organisme-organisme individu yang secara halus berlaku "curang" terhadap kawan sosial mereka. Di sini kita sedang berbicara tentang gen yang berlaku curang terhadap gen lain yang berbagi tubuh dengannya. Ahli genetika James Crow menyebut mereka sebagai "gen yang mengalahkan sistem". Salah satu pendistorsi segregasi yang paling terkenal adalah yang disebut gen *t* di tikus. Bila tikus memiliki dua gen *t*, tikus itu pasti akan mati muda atau mandul. Karena itu, gen *t* dikatakan "letal" bila homozigot. Jika tikus jantan hanya memiliki satu gen *t*, dia akan menjadi tikus normal yang sehat, kecuali dalam satu hal yang luar biasa. Jika Anda memeriksa spermanya, Anda akan menemukan bahwa hingga 95 persen dari seluruh spermanya mengandung gen *t*, hanya 5 persen yang merupakan alel normal. Ini jelas distorsi besar dari rasio 50 persen yang kita harapkan. Bila dalam populasi liar alel *t* muncul akibat mutasi, dia akan segera menyebar seperti kobaran api. Bagaimana tidak, dia memiliki keuntungan besar yang tidak adil dalam lotere meiosis. Gen *t* menyebar begitu cepat sehingga segera saja banyak individu dalam populasi itu mewarisi gen *t* dalam dosis ganda (yaitu dari kedua induk). Individu-individu ini entah mati atau steril sehingga tak lama kemudian seluruh populasi lokal kemungkinan akan punah. Ada beberapa bukti bahwa populasi tikus liar masa lalu telah punah akibat epidemi gen *t*.

Tidak semua pendistorsi segregasi memiliki efek samping yang merusak seperti gen *t*. Namun kebanyakan di antaranya memiliki setidaknya suatu konsekuensi yang merugikan. (Hampir semua efek samping genetis itu buruk dan mutasi baru biasanya akan menyebar hanya jika efek buruknya diimbangi oleh efek baiknya. Jika kedua efek, yang baik maupun buruk, mempengaruhi seluruh tubuh, hasil akhir efek itu masih bisa baik bagi tubuh. Tapi jika efek buruk mempengaruhi tubuh sedangkan efek baik mempengaruhi gen saja, dari sudut pandang tubuh hasil akhir efek itu buruk.) Terlepas dari efek sampingnya yang merusak, jika pendistorsi segregasi muncul oleh mutasi, dia akan cenderung menyebar di seluruh populasi. Seleksi alam (yang toh bekerja di tingkat gen) mendukung pendistorsi segregasi walau dampaknya di tingkat organisme individu cenderung buruk.

Meskipun pendistorsi segregasi itu ada, dia tidaklah begitu umum. Kita dapat bertanya kemudian mengapa pendistorsi segregasi tidak

umum, yang mana merupakan cara lain untuk bertanya mengapa proses meiosis biasanya adil, sedemikian tak memihaknya seperti lempar koin. Kita akan menemukan bahwa jawaban tidaklah diperlukan begitu kita mengerti mengapa organisme ada.

Organisme individual adalah sesuatu yang keberadaannya diterima tanpa dipertanyakan oleh sebagian besar ahli biologi, mungkin karena bagian-bagiannya bekerja sama dengan cara yang sedemikian bersatu padu. Pertanyaan-pertanyaan tentang kehidupan secara konvensional merupakan pertanyaan-pertanyaan tentang organisme. Para ahli biologi bertanya mengapa organisme melakukan ini, mengapa organisme melakukan itu. Mereka sering bertanya mengapa organisme-organisme mengelompokkan diri menjadi masyarakat. Mereka tidak bertanya—meskipun mestinya mereka melakukannya—mengapa benda hidup mengelompokkan diri menjadi organisme pada awalnya. Mengapa lautan bukan lagi medan pertempuran primordial bagi para replikator yang bebas dan independen? Mengapa para replikator kuno berkumpul bersama untuk membuat, dan tinggal di dalam, robot-robot yang lamban; dan mengapa robot-robot itu—tubuh individu, saya dan Anda—begitu besar dan begitu rumit?

Bahkan, bagi banyak ahli biologi, sangatlah sulit untuk melihat bahwa di situ ada pertanyaan yang mesti diajukan. Ini karena sudah menjadi tabiat alami mereka untuk mempertanyakan segala hal di tingkat organisme individual. Beberapa ahli biologi malah sampai memandang DNA sebagai alat yang digunakan organisme untuk mereproduksi dirinya sendiri, seperti halnya mata merupakan alat yang digunakan organisme untuk melihat! Pembaca buku ini akan mengenali bahwa sikap seperti itu adalah kesalahan besar. Kebenaran dijungkirbalikkan secara total. Pembaca juga akan mengenali bahwa pandangan alternatif, pandangan gen egois atas kehidupan, memiliki masalahnya sendiri. Masalah itu—hampir kebalikannya—adalah mengapa organisme individual ada, terutama dalam wujud yang begitu besar dan bertujuan koheren sehingga menjungkirbalikkan pandangan para ahli biologi. Untuk memecahkan masalah itu, kita harus memulai dengan membersihkan pikiran kita dari sikap-sikap lama yang diam-diam menerima organisme individual tanpa bertanya; jika tidak, untuk apa mempertanyakannya? Instrumen yang kita akan pakai membersihkan pikiran adalah gagasan yang saya sebut *fenotipe luas* (*extended phenotype*). Kini saya akan menjelaskan gagasan itu dan apa artinya.

Efek fenotipik gen biasanya dipandang sebagai semua efek gen yang mempengaruhi tubuh tempat mereka tinggal. Itu definisi konvensional. Tapi kini kita akan melihat bahwa efek fenotipik gen perlu dipikirkan sebagai *semua efek gen yang terjadi di dunia*. Bisa saja efek gen pada kenyataannya dibatasi di tubuh-tubuh yang silih berganti ditempati gen-gen tersebut. Namun, jika demikian, efek itu akan menjadi sekadar fakta. Itu bukan sesuatu yang seharusnya menjadi bagian definisi kita. Mari kita ingat kembali bahwa efek fenotipik gen adalah alat yang dipakai gen untuk meneruskan diri ke generasi selanjutnya. Yang saya tambahkan hanyalah bahwa alat itu bisa menjangkau keluar dari tubuh. Apa arti praktis pernyataan bahwa gen memiliki efek fenotipik tambahan yang mempengaruhi dunia di luar tubuh yang ditempati gen itu? Contoh yang tebersit di dalam benak adalah artefak seperti bendungan berang-berang, sarang burung, dan rumah lalat haji.

Lalat haji adalah serangga coklat muda yang tak mencolok, yang tak dikenali oleh kebanyakan kita ketika mereka terbang agak kikuk di atas sungai. Itu ketika mereka dewasa. Sebelum tumbuh dewasa, lalat haji berwujud sebagai larva yang berjalan di dasar sungai. Dan larva lalat haji sama sekali tidak biasa-biasa saja. Mereka termasuk makhluk paling mengagumkan di muka Bumi. Menggunakan semen buatan sendiri, mereka dengan ahli membangun rumah berbentuk tabung dari bahan-bahan yang mereka dapatkan di dasar sungai. Rumah itu dapat bergerak, dibawa ke mana-mana saat mereka berjalan; seperti cangkang siput atau kepiting, kecuali bahwa larva lalat haji membangun cangkangnya sendiri, bukan menumbuhkan atau menemukannya. Beberapa spesies lalat haji menggunakan ranting sebagai bahan bangunan, lainnya menggunakan serpihan daun mati, lainnya lagi menggunakan cangkang siput kecil. Namun mungkin yang paling mengesankan adalah rumah yang dibangun dari bebatuan lokal. Lalat haji memilih bebatuan dengan hati-hati, membuang yang terlalu besar atau terlalu kecil untuk celah di dinding, bahkan memutar setiap batu sampai menempel dengan pas.

Ngomong-ngomong, mengapa rumah lalat haji sangat mengesankan kita? Jika kita paksakan untuk berpikir secara berjarak, tentu kita mestinya lebih terkesan dengan arsitektur mata lalat haji, atau sendi sikunya, dibandingkan arsitektur rumah batunya yang relatif sederhana. Toh mata dan sikunya jauh lebih rumit dan lebih "dirancang" ketimbang rumahnya. Namun mungkin karena mata dan siku lalat haji berkembang dengan cara yang serupa sebagaimana mata dan siku kita sendiri

berkembang, proses pembentukan di mana kita, di dalam rahim ibu kita, tidak punya andil atasnya, kita secara tak logis lebih takjub kepada rumah lalat haji.

Sudah menyimpang sejauh ini, saya tak bisa menahan diri untuk maju sedikit lebih jauh lagi. Walaupun terkesan dengan rumah lalat haji, anehnya kita tak terlalu terkesan dengan pencapaian setara dari hewan yang lebih dekat dengan kita. Bayangkan saja judul berita utamanya jika seorang ahli biologi kelautan menemukan spesies lumba-lumba yang menenun jaring ikan yang besar dan rumit sepanjang tubuh dua puluh lumba-lumba! Namun toh kita menganggap jaring laba-laba biasa saja, bahkan sebagai gangguan di rumah kita ketimbang salah satu keajaiban dunia. Dan bayangkan hebohnya jika Jane Goodall kembali dari Taman Nasional Gombe di Tanzania dengan foto-foto simpanse liar yang membangun sarang sendiri, dengan atap yang bagus dan isolasi yang baik, dari susunan bebatuan yang dipilih dengan susah-payah, dihancurkan dan disambung-sambung dengan rapi! Namun lalat haji, yang melakukan hal yang sama persis, hanya mengundang ketertarikan sepiantas saja. Kadang dikatakan, seolah membela standar ganda ini, bahwa laba-laba dan lalat haji membuat arsitektur dengan "naluri". Lantas kenapa? Justru itu membuat mereka menjadi lebih mengesankan.

Mari kita kembali ke argumen utama. Rumah lalat haji, tanpa dapat diragukan oleh siapa pun, merupakan suatu bentuk adaptasi yang berevolusi melalui seleksi Darwinian. Rumah lalat haji pastilah dipilih oleh seleksi alam dengan cara yang sama seperti, katakanlah, cangkang keras lobster disukai oleh seleksi alam. Benda itu adalah pelindung bagi tubuh sehingga bermanfaat bagi organisme seutuhnya dan seluruh gennya. Tapi, sejauh bersangkutan dengan seleksi alam, kini kita telah belajar untuk melihat manfaat bagi organisme hanya sebagai sesuatu yang insidental. Manfaat yang sebetulnya adalah manfaat bagi gen yang telah memberikan sifat pelindung bagi cangkang. Dalam kasus lobster, itu cerita biasa. Cangkang lobster jelas merupakan bagian tubuhnya. Tapi bagaimana dengan rumah lalat haji?

Seleksi alam mendukung gen leluhur lalat haji yang menyebabkan tubuhnya membangun rumah yang efektif. Gen itu bekerja di perilaku, mungkin dengan mempengaruhi perkembangan sistem saraf embrio. Tapi yang akan sungguh dilihat oleh ahli genetika adalah efek gen ke bentuk dan ciri rumah. Ahli genetika mestinya mengenali gen "untuk" rumah persis seperti dalam arti gen untuk, misalnya, bentuk kaki. Memang, sesungguhnya belum ada yang mempelajari genetika rumah

lalat haji. Untuk melakukannya, kita harus cermat membuat catatan silsilah lalat haji yang dibesarkan di dalam penangkaran, dan mengembangbiakkan lalat haji itu rumit. Tapi Anda tidak perlu mempelajari genetika untuk memastikan bahwa ada, atau setidaknya dulu ada, gen yang mempengaruhi perbedaan antara rumah lalat haji. Yang Anda butuhkan adalah alasan kuat untuk percaya bahwa rumah lalat haji adalah adaptasi Darwinian. Dengan demikian pasti ada gen yang mengendalikan variasi rumah lalat haji, sebab seleksi tidak dapat menghasilkan adaptasi kecuali ada perbedaan yang bisa diwariskan antara gen-gen yang diseleksi.

Meskipun mungkin menurut ahli genetika gagasan itu aneh, kita bisa saja bicara tentang gen "untuk" bentuk batu, ukuran batu, kekerasan batu, dan sebagainya. Agar konsisten, ahli genetika mana pun yang keberatan dengan cara berbicara itu seharusnya keberatan pula dengan gen untuk warna mata, gen untuk kerutan kacang polong, dan sebagainya. Satu alasan mengapa gagasan ini mungkin tampak aneh, dalam kasus batu, adalah karena batu merupakan benda mati. Selain itu, pengaruh gen terhadap sifat batu tampak sangat tidak langsung. Seorang ahli genetika mungkin ingin mengklaim bahwa pengaruh langsung gen adalah ke sistem saraf yang menimbulkan perilaku yang memilih batu, bukan ke batu-batu itu sendiri. Tapi saya mengundang ahli genetika tersebut untuk mengamati dengan cermat apa artinya bicara tentang gen yang mempengaruhi sistem saraf. Yang betul-betul dapat dipengaruhi gen secara langsung adalah sintesis protein. Pengaruh suatu gen di sistem saraf, atau, dalam hal ini, warna mata atau kerutan kacang polong, *selalu* tidak langsung. Gen menentukan urutan protein yang mempengaruhi X yang mempengaruhi Y yang mempengaruhi Z yang akhirnya mempengaruhi kerutan biji-bijian atau sambungan seluler sistem saraf. Rumah lalat haji hanya perluasan urutan seperti itu. Kerasnya batu adalah *perluasan* efek fenotipik gen lalat haji. Jika bicara tentang gen sebagai sesuatu yang mempengaruhi kerutan pada kacang atau sistem saraf hewan adalah hal yang sah-sah saja (semua ahli genetika berpendapat demikian), maka sah-sah saja pula untuk bicara bahwa gen juga mempengaruhi kerasnya batu di rumah lalat haji. Pemikiran mengejutkan, bukan? Namun, alasannya tidak bisa dihindari.

Kita sudah siap untuk langkah berikutnya dalam argumen: gen dalam satu organisme dapat memiliki efek fenotipik luas ke tubuh organisme lain. Rumah lalat haji membantu kita mengambil langkah sebelumnya; cangkang siput akan membantu kita mengambil langkah



yang satu ini. Cangkang bagi siput berperan seperti rumah batu untuk larva lalat haji. Cangkang disekresikan oleh sel-sel siput sendiri sehingga ahli genetika konvensional akan senang bicara tentang gen "untuk" kualitas cangkang seperti ketebalannya. Tapi ternyata siput yang dihuni parasit sejenis cacing pipih memiliki cangkang yang ekstra tebal. Apa artinya penebalan itu? Jika siput berparasit punya cangkang ekstra tipis, kita akan dengan senang hati menjelaskannya sebagai efek yang melemahkan pembentukan cangkang siput. Namun, cangkang yang *lebih tebal*? Cangkang tebal tentunya melindungi siput lebih baik. Kelihatannya seolah-olah parasit malah membantu tuan rumah dengan meningkatkan kekuatan cangkangnya. Benarkah demikian?

Kita harus berpikir lebih hati-hati. Jika cangkang yang lebih tebal sungguh-sungguh lebih baik bagi siput, mengapa siput tidak memiliki cangkang lebih tebal? Jawabannya mungkin terletak di ekonomi. Membuat cangkang itu mahal bagi siput; membutuhkan energi, membutuhkan kalsium, juga bahan kimia lainnya yang harus diambil secara susah-payah dari makanan. Semua sumber daya itu, jika tidak dihabiskan untuk membuat bahan cangkang, bisa dipakai untuk sesuatu yang lain, seperti menghasilkan keturunan lebih banyak. Siput yang menghabiskan banyak sumber daya untuk membuat cangkang ekstra tebal telah membeli keselamatan bagi tubuhnya sendiri. Tapi berapa biayanya? Mungkin dia hidup lebih lama, tapi kurang berhasil bereproduksi dan mungkin gagal mewariskan gennya. Di antara gen yang gagal diteruskan, ada gen untuk membuat cangkang ekstra tebal. Dengan kata lain, mungkin saja cangkang menjadi terlalu tebal maupun (lebih jelas lagi) terlalu tipis. Jadi, ketika cacing pipih membuat siput mengekskresikan cangkang ekstra tebal, cacing itu tidak sedang melakukan hal yang baik untuk si siput, kecuali dia menanggung biaya ekonomi penebalan cangkang. Dan kita dapat bertaruh bahwa parasit itu tidak bermurah hati. Cacing itu mengerahkan pengaruh kimiawi tersembunyi ke siput, yang memaksa siput untuk beralih dari "preferensi" ketebalan cangkangnya sendiri. Ini mungkin memperpanjang hidup siput, tapi tidak membantu gennya.

Apa yang didapatkan parasit itu? Mengapa dia melakukannya? Dugaan saya adalah sebagai berikut. Baik gen siput maupun gen parasit sama-sama akan memanfaatkan kelangsungan hidup tubuh siput, jika semua hal lainnya sama. Tapi kelangsungan hidup bukanlah hal yang sama seperti reproduksi dan ada kemungkinan terjadi hitung-hitungan. Sementara gen siput mendapat manfaat dari reproduksi siput, gen

parasit tidak. Sebab, parasit tidak punya harapan bahwa gennya akan menghuni keturunan inangnya yang sekarang. Mungkin saja begitu, tapi demikian pula pesaing cacing tersebut. Mengingat usia panjang siput harus dibeli dengan biaya kerugian dalam keberhasilan reproduksi siput, gen parasit "ingin" membuat siput membayar biaya itu; dia tak punya kepentingan dalam reproduksi siput. Gen siput tidak ingin membayar biaya itu karena masa depan jangka panjangnya tergantung pada reproduksi siput. Jadi, saya kira gen parasit mengerahkan pengaruhnya ke sel sekresi pembentukan cangkang siput, suatu pengaruh yang menguntungkan gen parasit, tapi merugikan gen siput. Teori ini dapat diuji, meski belum ada yang mengujinya.

Sekarang kita berada di posisi untuk menggeneralisasi pelajaran dari lalat haji. Jika saya benar tentang apa yang dilakukan gen parasit tadi, kita akan dapat melegitimasi pernyataan bahwa gen parasit mempengaruhi tubuh siput, dalam arti yang sama dengan gen siput mempengaruhi tubuh siput. Ini seolah-olah gen menjangkau keluar dari tubuh-"nya" dan memanipulasi dunia. Sebagaimana dalam kasus lalat haji, istilah itu mungkin membuat para ahli genetika merasa tak nyaman. Mereka terbiasa dengan efek gen yang terbatas di tubuh yang ditempatinya. Namun, lagi-lagi sebagaimana kasus lalat haji, pengamatan cermat terhadap apa yang dimaksud ahli genetika dengan "efek" gen menunjukkan bahwa ketidaknyamanan itu tidaklah perlu. Kita hanya perlu menerima bahwa perubahan cangkang siput merupakan hasil adaptasi parasit. Jika benar demikian, perubahan itu mestinya terjadi melalui seleksi Darwinian atas gen cacing pipih. Kita telah mendemonstrasikan bahwa efek fenotipik gen bisa diperluas, bukan hanya ke benda mati seperti batu, tapi juga ke tubuh makhluk hidup "lainnya".

Kisah siput dan cacing pipih hanya permulaan. Segala jenis parasit telah lama diketahui memberikan pengaruh yang luar biasa kejam ke inang. Spesies protozoa parasit mikroskopis bernama *Nosema*, yang mendiami larva kumbang tepung, telah "menemukan" bagaimana caranya menghasilkan cairan kimia yang sangat spesial bagi kumbang itu. Seperti serangga lainnya, kumbang itu mempunyai hormon yang disebut hormon juvenil, yang menjaga agar larva tetap sebagai larva. Perubahan normal dari larva menjadi dewasa dipicu oleh penghentian produksi hormon juvenil oleh larva. Parasit *Nosema* sukses mensintesis (persamaan kimiawi yang dekat dengan) hormon itu. Jutaan *Nosema* berkumpul dan bersama-sama memproduksi hormon

juvenil secara masif dalam tubuh larva sehingga mencegah larva menjadi dewasa. Larva itu justru terus tumbuh hingga menjadi larva raksasa yang ukurannya melebihi dua kali lipat kumbang dewasa umumnya. Ini tidak baik bagi penyebaran gen kumbang, tapi merupakan berkah bagi parasit *Nosema*. Gigantisme larva kumbang adalah perluasan efek fenotipik gen-gen protozoa.

Dan ini dia kasus yang bisa memprovokasi kegelisahan Freudian lebih jauh ketimbang kumbang tepung—pengebirian oleh parasit! Kepiting didiami oleh parasit bernama *Sacculina*. *Sacculina* ini kerabat teritip, meski jika Anda melihatnya Anda akan mengiranya sebagai tumbuhan parasit. *Sacculina* menyebarkan sistem akar yang rumit dan dalam sampai ke jaringan lunak si kepiting yang malang dan mengisap nutrisi dari tubuhnya. Mungkin bukan suatu kebetulan bahwa di antara organ-organ pertama yang diserang adalah testis atau ovarium kepiting; dia membiarkan organ-organ yang dibutuhkan kepiting untuk bertahan hidup—bukan organ reproduksi—sampai nanti. Parasit itu sangat efektif mengebiri kepiting. Seperti lembu jantan yang digemukkan, kepiting yang dikebiri itu mengalihkan energi dan sumber daya dari reproduksi ke tubuhnya sendiri—panen raya bagi si parasit dengan mengorbankan reproduksi kepiting. Sama saja seperti kisah yang saya ajukan tentang *Nosema* di kumbang tepung dan cacing pipih di siput. Dalam ketiga kasus, perubahan yang terjadi di inang, jika kita terima bahwa perubahan itu merupakan adaptasi Darwinian demi keuntungan parasit, harus dilihat sebagai perluasan efek fenotipik gen parasit. Gen-gen itu menjangkau keluar dari tubuh-"nya" untuk mempengaruhi fenotip tubuh lain.

Hingga batas tertentu yang cukup jauh, kepentingan gen parasit dan gen inang bisa beriringan. Dari sudut pandang gen egois, kita dapat membayangkan *kedua* gen, baik gen siput maupun gen cacing, sebagai "parasit" di dalam tubuh siput. Keduanya mendapat manfaat dari cangkang yang sama-sama melindungi mereka, meski mereka berbeda dalam "preferensi" tebal cangkang. Perbedaan itu pada dasarnya muncul dari fakta bahwa cara mereka untuk meninggalkan tubuh satu siput dan memasuki tubuh siput lain berbeda. Untuk gen siput, cara meninggalkannya adalah melalui sperma atau telur siput. Untuk gen parasit, sangat berbeda. Tanpa perlu terlalu rinci (sungguh rumit dan membutuhkan penjelasan panjang tersendiri), yang jelas gen mereka tidak meninggalkan tubuh siput dalam sperma atau telur siput.

Menurut saya, pertanyaan yang paling penting tentang parasit apa pun adalah apakah gennya diteruskan kepada generasi mendatang menggunakan kendaraan yang sama dengan gen inangnya? Jika tidak, saya kira entah bagaimana dia akan menghancurkan inangnya. Tapi jika ya, parasit akan melakukan segala yang dia bisa untuk membantu inangnya bukan hanya untuk bertahan hidup, melainkan juga bereproduksi. Seiring berjalannya evolusi, si parasit akan berhenti menjadi parasit, bekerja sama dengan inangnya, dan mungkin akhirnya bergabung ke dalam jaringan inang dan tidak dikenali sebagai parasit lagi. Mungkin, seperti yang saya usulkan dalam Bab 10, sel-sel kita telah melintasi spektrum evolusi ini: kita semua hasil penggabungan parasit-parasit kuno sepanjang sejarah.

Lihatlah apa yang bisa terjadi ketika gen parasit dan gen inang berbagi jalan keluar bersama. Kumbang pengebor kayu ambrosia (dari spesies *Xyleborus ferrugineus*) terkena parasit bakteri yang bukan hanya hidup di dalam tubuh inangnya, melainkan juga menggunakan telur inang untuk mengangkutnya ke inang baru. Maka gen-gen parasit itu akan mendapatkan manfaat dari situasi yang hampir persis sama dengan masa depan gen inang mereka. Kedua gen dapat diperkirakan akan "berupaya bersama" untuk alasan yang persis sama dengan alasan mengapa seluruh gen satu individu organisme biasanya bekerja sama. Tidakkah relevan bahwa sebagian adalah "gen kumbang" sementara yang lain "gen bakteri". Kedua rangkaian gen "berkepentingan" dengan kelangsungan hidup kumbang dan pembiakan telur kumbang lantaran keduanya "melihat" telur kumbang sebagai paspor menuju masa depan. Jadi, gen bakteri berbagi nasib yang sama dengan gen inangnya dan dalam tafsir saya kita mesti memperkirakan bahwa bakteri bekerja sama dengan kumbang dalam segala aspek kehidupan.

Ternyata "kerja sama" adalah istilah yang masih terlalu sederhana. Layanan yang bakteri itu lakukan untuk kumbang sangatlah intim. Kumbang pengebor kayu ambrosia kebetulan haplodiploid, seperti lebah dan semut (lihat Bab 10). Jika dibuahi oleh pejantan, telurnya selalu tumbuh menjadi betina. Telur yang tidak dibuahi tumbuh menjadi pejantan. Dengan kata lain, para pejantan tidak punya ayah. Telur yang menetas dari pejantan berkembang secara spontan, tanpa dipenetrasi sperma. Tapi, tak seperti telur lebah dan semut, telur kumbang ambrosia perlu dipenetrasi oleh *sesuatu*. Di situlah bakteri masuk. Mereka menusuk-nusuk telur agar bergerak, memancingnya tumbuh menjadi kumbang jantan. Bakteri itu tentu saja persisnya jenis parasit yang,

menurut saya, harus berhenti menjadi parasit dan menjadi mitra mutualis karena dia ikut dalam telur inang, bersama-sama dengan gen inangnya "sendiri". Pada akhirnya, tubuh bakteri itu "sendiri" cenderung menghilang, melebur ke dalam tubuh "inang" sepenuhnya.

Satu keragaman yang mencerahkan masih dapat ditemukan hari ini di antara spesies hydra—hewan mungil, menetap, dan bertentakel, berbentuk seperti anemon laut tapi hidup di air tawar. Jaringan hewan itu cenderung terkena parasit alga. Dalam spesies *Hydra vulgaris* dan *Hydra attenuata*, alga adalah parasit sesungguhnya, yang membuat hydra sakit. Di sisi lain, dalam *Chlorohydra viridissima*, alga tidak pernah absen dari jaringan hydra dan membuat kontribusi yang berguna untuk kesejahteraan hydra dengan menyediakan oksigen. Nah, ini yang menarik. Sama seperti yang kita perkirakan, pada *Chlorohydra*, alga memindahkan diri ke generasi berikutnya melalui telur hydra. Dalam dua spesies lain, alga tidak melakukan itu. Gen alga dan gen *Chlorohydra* memiliki kepentingan yang sama. Keduanya tertarik untuk berupaya sekuat tenaga meningkatkan produksi telur *Chlorohydra*. Tapi gen dua spesies hydra lainnya tidak "sejalan" dengan gen alga mereka. Memang, tidak di tingkat yang sama. Kedua gen mungkin memiliki kepentingan dalam kelangsungan hidup tubuh hydra. Tapi hanya gen hydra yang peduli dengan reproduksi hydra. Jadi, alga bertahan sebagai parasit yang melemahkan, bukan berubah menuju kerja sama yang menguntungkan. Poin pentingnya adalah, kita ulangi, parasit yang gennya menginginkan nasib sama dengan gen inangnya berbagi semua kepentingan inangnya dan akhirnya akan berhenti menjadi parasit.

Nasib dalam hal ini berarti generasi mendatang. Gen *Chlorohydra* dan gen alga, gen kumbang dan gen bakteri, mereka dapat berlanjut ke masa depan hanya melalui telur inang. Oleh karena itu, "perhitungan" apa pun yang dibuat gen parasit tentang kebijakan optimal, dalam aspek hidup apa pun, akan sejalan, atau hampir sejalan, dengan kebijakan optimal yang sama dengan "perhitungan" yang dibuat oleh gen inang. Dalam kasus siput dan cacing parasit, kita putuskan bahwa ada perbedaan dalam ketebalan cangkang yang mereka sukai. Dalam kasus kumbang ambrosia dan bakterinya, inang dan parasit akan sepakat dalam hal ukuran panjang sayap dan setiap ciri lain tubuh kumbang. Kita dapat memprediksi itu tanpa mengetahui rincian untuk apa kumbang mempergunakan sayapnya, atau bagian tubuh lainnya. Kita dapat memprediksinya hanya dari penalaran kita bahwa baik gen kumbang maupun gen bakteri akan mengambil langkah apa pun yang

bisa mereka lakukan untuk merekayasa peristiwa-peristiwa masa depan yang sama—yang menguntungkan untuk penyebaran telur kumbang.

Kita dapat membawa argumen ini ke kesimpulan logisnya dan menerapkannya kepada gen kita "pribadi". Gen-gen kita sendiri saling bekerja sama, bukan karena mereka *milik* kita, tapi karena mereka berbagi wahana yang sama—sperma atau telur—untuk melaju ke masa depan. Jika gen suatu organisme, seperti manusia, dapat menemukan jalan untuk menyebarkan diri tanpa bergantung ke jalur telur dan sperma yang konvensional, mereka akan mengambilnya dan mengurangi kerja sama. Sebab mereka akan mendapat manfaat dari hasil masa depan yang berbeda dengan gen lain di dalam tubuh. Kita sudah melihat contoh gen yang mempengaruhi meiosis untuk menguntungkan dirinya sendiri. Mungkin ada juga gen yang keluar dari "jalur biasa" sperma/telur dan merintis jalan lain.

Ada fragmen DNA yang tidak tergabung dalam kromosom tapi mengambang bebas dan berkembang biak dalam cairan sel, terutama sel-sel bakteri. Mereka disebut dengan berbagai nama, seperti viroid atau plasmid. Plasmid bahkan lebih kecil daripada virus dan biasanya hanya terdiri atas beberapa gen. Beberapa plasmid mampu menyatukan diri secara mulus ke dalam kromosom. Begitu mulusnya sehingga Anda tidak dapat melihat sambungannya: plasmid tidak dapat dibedakan dari bagian lain kromosom. Plasmid yang sama juga dapat mengeluarkan diri lagi dari kromosom. Kemampuan DNA untuk memotong dan menyisip, untuk melompat masuk dan keluar dari kromosom dengan seketika, adalah salah satu fakta menarik yang telah terungkap sejak edisi pertama buku ini diterbitkan. Bahkan bukti baru tentang plasmid dapat dilihat sebagai bukti pendukung yang indah untuk dugaan di Bab 10 (yang waktu itu sepertinya agak liar). Dari beberapa sudut pandang, tidak penting apakah fragmen itu aslinya merupakan parasit penyerang atau pemberontak yang memisahkan diri. Kemungkinannya perilaku mereka akan sama. Saya akan bicara tentang fragmen yang memisahkan diri dalam rangka menekankan pemikiran saya.

Pertimbangkan satu bentangan pemberontak di DNA manusia yang mampu memisahkan dirinya sendiri dari kromosom, mengambang bebas di dalam sel, mungkin menggandakan diri menjadi banyak salinan, kemudian menyambungkan dirinya lagi ke kromosom lain. Seperti apa rute alternatif baru ke masa depan yang dapat dimanfaatkan replikator pemberontak semacam itu? Kita terus-menerus kehilangan sel lewat kulit kita; sebagian debu di rumah kita terdiri atas sel kita yang

telah lepas dari tubuh. Kita pastilah menghirup sel orang lain sepanjang waktu. Jika Anda goreskan kuku di sepanjang bagian dalam mulut Anda, kuku Anda akan membawa ratusan sel hidup. Sepasang kekasih yang berciuman dan bersentuhan saling memindahkan banyak sekali sel secara dua arah. Sebentang DNA pemberontak dapat menumpang di salah satu sel itu. Jika gen dapat menemukan rute yang tidak lazim menuju tubuh lainnya (bersama-sama atau di luar rute ortodoks sperma atau telur), kita mesti memperkirakan bahwa seleksi alam akan mendukung oportunismenya dan meningkatkannya. Apapun persisnya metode yang digunakan, tidak ada alasan mengapa metode itu harus berbeda dengan cara kerja—terlalu mudah ditebak dengan teori gen egois/fenotipe luas—virus.

Saat sedang flu atau batuk, kita biasanya memikirkan gejalanya sebagai produk sampingan aktivitas virus yang mengganggu. Namun, dalam beberapa kasus, tampaknya lebih mungkin bahwa gejala-gejala itu sengaja direkayasa oleh virus untuk membantunya berpindah inang. Tak puas dengan hanya diembuskan ke udara, virus membuat kita bersin atau batuk dengan keras. Virus rabies ditularkan lewat air liur ketika hewan menggigit hewan lain. Di anjing, salah satu gejala penyakit rabies adalah bahwa anjing yang biasanya ramah dan tenang menjadi ganas, suka menggigit, dan mulutnya berbusa. Yang menakutkan pula, bukannya tinggal di dalam kandang atau rumah seperti anjing normal, si anjing menjadi pengembara yang gelisah, menyebarkan virus ke mana saja. Bahkan telah dinyatakan bahwa salah satu gejala rabies yang cukup dikenal yaitu takut air justru mendorong anjing untuk meludahkan busa dari mulutnya—sekaligus virusnya. Saya tidak tahu apakah ada bukti langsung bahwa penyakit menular seksual meningkatkan libido penderitanya, tapi saya menduga itu layak diteliti. Tentu saja setidaknya satu afrodisiak, lalat Spanyol, konon bekerja dengan menimbulkan gatal... dan membuat orang gatal adalah apa yang jago dilakukan virus.

Tujuan membandingkan DNA pemberontak di manusia dengan invasi virus parasit adalah memperlihatkan bahwa sebenarnya tidak ada perbedaan penting di antara keduanya. Virus bisa saja berasal dari kumpulan gen yang memisahkan diri. Jika kita ingin menegaskan perbedaan, seharusnya itu antara gen yang berpindah dari tubuh ke tubuh melalui rute ortodoks sperma atau telur dengan gen yang berpindah dari tubuh ke tubuh melalui rute nonortodoks yang "menyimpang". Kedua kelompok itu bisa meliputi gen-gen yang berawal sebagai gen "milik" kromosom. Dan keduanya bisa meliputi gen yang

berawal sebagai parasit eksternal yang menginvasi. Atau mungkin, seperti yang saya spekulasikan, semua gen "milik" kromosom mestinya dianggap sebagai gen yang bertindak sebagai parasit terhadap sesamanya. Perbedaan penting antara dua kelompok gen itu terletak di perbedaan situasi yang memberikan keuntungan kepada mereka pada masa depan. Gen virus flu dan gen kromosom manusia yang memisahkan diri bersepakat satu sama lain untuk "menghendaki" inang bersin. Gen kromosom ortodoks dan virus yang ditularkan secara seksual akan saling sepakat untuk menginginkan inang mereka melakukan hubungan seksual. Ada pemikiran yang sangat menarik kalau keduanya bisa menginginkan agar inang mereka menjadi atraktif secara seksual. Lebih jauh lagi, gen kromosom ortodoks dan virus yang berpindah melalui telur inang akan saling sepakat agar bahwa inang mereka harus berhasil, bukan hanya dalam pendekatan menuju hubungan seksual, melainkan juga dalam setiap aspek kecil hidupnya hingga inang itu menjadi induk, bahkan leluhur, yang loyal dan penuh pengabdian.

Larva lalat haji hidup di dalam rumahnya dan parasit yang saya bahas sejauh ini tinggal di dalam inangnya. Maka gen secara fisik berdekatan dengan hasil perluasan efek fenotipiknya, sama dekatnya seperti gen biasa dengan fenotipe konvensional. Tapi gen dapat bertindak dari jarak jauh; perluasan efek fenotipe dapat terulur lebih jauh. Salah satu yang terluas yang bisa saya pikirkan meliputi satu danau. Seperti jaring laba-laba atau rumah kadis, bendungan berang-berang merupakan salah satu keajaiban sejati dunia. Tujuan Darwinannya tidaklah sepenuhnya jelas, tapi pasti ada karena berang-berang menghabiskan begitu banyak waktu dan energi untuk membangunnya. Danau yang dibangun berang-berang mungkin berguna untuk melindungi hewan itu dari pemangsa. Danau itu mungkin juga menyediakan jalur perairan yang nyaman untuk bepergian dan mengangkut kayu. Berang-berang menggunakan aliran sungai untuk alasan yang sama seperti perusahaan kayu Kanada menggunakan sungai dan pedagang batubara abad ke-18 menggunakan kanal. Apa pun manfaatnya, danau berang-berang adalah ciri yang mencolok dan khas di suatu bentang alam. Danau itu merupakan fenotipe, setara dengan gigi dan ekor berang-berang, yang telah berkembang di bawah pengaruh seleksi Darwinian. Untuk berproses, seleksi Darwinian harus memiliki variasi genetis. Di sini pilihannya pasti antara danau yang bagus dan yang kurang bagus. Seleksi menyukai gen berang-berang yang menjadikan danau bagus untuk memindahkan pohon, sama seperti seleksi menyukai gen yang



menjadikan gigi berang-berang bagus untuk menebang pohon. Danau berang-berang merupakan perluasan efek fenotipik gen berang-berang, dan danau ini dapat meluas hingga beberapa ratus meter. Sungguh jangkauan yang luas!

Parasit juga tidak harus hidup di dalam tubuh inangnya; gen parasit dapat mengekspresikan diri di inang yang terpisah. Anak burung kukuk tidak tinggal di dalam tubuh burung murai atau burung kerakbasi; mereka tidak mengisap darah atau memangsa jaringan tubuh murai dan kerakbasi, tapi kita tidak ragu-ragu melabeli kukuk sebagai parasit. Adaptasi bayi-bayi kukuk untuk memanipulasi perilaku induk asuh dapat dipandang sebagai aksi jarak jauh efek fenotipik luas gen kukuk.

Sangatlah mudah untuk berempati kepada induk asuh yang ditipu untuk mengerami telur kukuk. Manusia pengumpul telur pun tertipu oleh kemiripan luar biasa telur kukuk dengan, katakanlah, telur burung apung atau telur kerakbasi (kukuk betina berbagai ras beda mengkhususkan diri ke spesies inang yang berbeda). Yang lebih sulit dipahami adalah perilaku induk angkat belakangan terhadap kukuk muda yang hampir dewasa. Kukuk itu biasanya jauh lebih besar, dalam beberapa kasus sangat jauh lebih besar dibandingkan "induk"-nya. Saya melihat satu foto burung dunnoek (*Prunella modularis*) dewasa, yang begitu kecil dibandingkan dengan anak asuhnya sehingga dia harus bertengger di punggung si anak untuk memberinya makan. Di sini kita tak terlalu bersimpati kepada inangnya. Kita takjub akan kebodohan si inang, betapa mudahnya dia tertipu. Tentu orang bodoh mana pun dapat melihat ada sesuatu yang salah dengan anak seperti itu.

Saya pikir bayi-bayi kukuk pasti melakukan lebih daripada sekadar "membodohi" inang, tak hanya berpura-pura menjadi sesuatu yang bukan mereka. Tampaknya mereka mempengaruhi sistem saraf inangnya lewat cara yang agak sama dengan zat adiktif. Jadi tidaklah sulit untuk bersimpati kepada si inang; bahkan siapa pun yang tidak memiliki pengalaman dengan zat adiktif bisa bersikap demikian. Seorang laki-laki dapat terangsang, bahkan hingga ereksi, oleh selebar foto tubuh perempuan. Dia tidak "tertipu" hingga mengira pola tinta cetakan foto benar-benar seorang perempuan. Dia tahu bahwa dia hanya memandang tinta di atas kertas, tapi sistem sarafnya menanggapi dengan cara yang sama seperti cara sistem itu menanggapi perempuan betulan. Kita bisa mendapati daya tarik seorang lawan jenis sungguh menggoda, meski penilaian lebih bijak oleh bagian diri kita yang lebih baik berkata bahwa menjalin hubungan dengan orang itu tidaklah baik bagi siapa pun untuk

jangka panjang. Hal yang sama bisa berlaku bagi daya tarik makanan yang tidak sehat. Dunnock mungkin tidak memiliki kesadaran akan kepentingan jangka panjangnya yang terbaik sehingga lebih mudah lagi bagi kita untuk memahami bahwa sistem sarafnya tak dapat menolak beberapa rangsang.

Begitu memikatnya mulut bayi kukuk yang merah menganga sampai-sampai para ahli burung terbiasa melihat burung menjatuhkan makanan ke dalam mulut bayi kukuk yang menempati sarang burung lainnya! Burung itu mungkin sedang terbang pulang, membawa makanan untuk anaknya sendiri. Tiba-tiba, di sudut matanya, dia menangkap warna merah paruh kukuk muda yang menganga, di sarang spesies burung yang sangat berbeda. Dia lalu beralih ke sarang asing itu, lalu dia menjatuhkan makanan, yang sebetulnya ditujukan untuk anaknya, ke dalam mulut kukuk. "Teori godaan" itu cocok dengan pandangan para ahli burung Jerman awal yang menyebut perilaku induk asuh seolah seperti "pecandu" dan bayi kukuk sebagai "candu" mereka. Agar adil, saya tambahkan pula bahwa peristilahan semacam itu tidak didukung oleh pengamat-pengamat modern. Tapi tak diragukan bahwa jika kita berasumsi bahwa mulut merah kukuk muda adalah rangsang yang kuat seperti candu, akan menjadi jauh lebih mudah untuk menjelaskan apa yang sedang terjadi. Lebih mudah pula bagi kita untuk bersimpati dengan perilaku induk mungil yang sedang berdiri di atas punggung anak raksasanya. Dia tidak bodoh. "Tertipu" adalah kata yang salah. Sistem sarafnya sedang diambil alih, dia sama tak berdayanya dengan pecandu obat; seolah-olah kukuk itu adalah ilmuwan yang mencolokkan elektroda ke dalam otaknya.

Namun, bahkan jika kita sekarang merasa lebih bersimpati dengan induk asuh yang dimanipulasi, kita masih dapat bertanya mengapa seleksi alam memungkinkan kukuk lolos dengan cara seperti itu. Mengapa sistem saraf induk asuh tidak mengembangkan penolakan terhadap candu mulut merah? Mungkin seleksi belum punya waktu untuk melakukan tugasnya. Mungkin kukuk baru beberapa abad saja menjadi parasit spesies inangnya sekarang; dalam beberapa abad ke depan mungkin kukuk akan terpaksa menyerah dan memparasiti spesies lain. Ada beberapa bukti untuk mendukung teori ini. Tapi saya sungguh merasa ada penjelasan yang lebih daripada itu.

Dalam evolusi "perlombaan senjata" antara kukuk dan spesies inang, ada semacam ketidakadilan yang inheren, akibat biaya kegagalan yang tidak setara. Setiap individu bayi kukuk adalah keturunan garis

silsilah panjang leluhur kukuk dan masing-masing di antaranya mesti berhasil memanipulasi induk asuhnya. Setiap bayi kukuk yang kehilangan pengaruhnya, walau sesaat, akan mati sebagai akibatnya. Tapi tiap individu induk asuh adalah keturunan garis silsilah panjang leluhur, yang banyak di antaranya tidak pernah menjumpai kukuk dalam hidup mereka. Dan mereka yang mengasuh kukuk di dalam sarang bisa saja masih hidup untuk mengasuh anak sendiri pada musim berikutnya. Intinya adalah ada asimetri dalam biaya kegagalan. Gen untuk gagal melawan manipulasi kukuk dapat dengan mudah diwariskan pada keturunan murai atau dunnoek. Gen untuk gagal memperbudak orangtua angkat tidak dapat diwariskan ke keturunan kukuk. Inilah yang saya maksud dengan "ketidaksetaraan inheren" dan dengan "asimetri dalam biaya kegagalan". Intinya terangkum dalam salah satu dongeng Aesop: "Kelinci lari lebih cepat daripada rubah karena kelinci lari untuk menyelamatkan hidupnya sementara rubah hanya lari untuk mendapatkan makan malamnya." Saya dan kolega saya, John Krebs, menjuluki ini sebagai "prinsip hidup/makan malam".

Karena prinsip hidup/makan malam, hewan terkadang bisa berperilaku dengan cara tertentu yang bukan demi kepentingan terbaiknya sendiri, melainkan dimanipulasi oleh hewan lain. Sebenarnya, dalam satu pengertian hewan itu bertindak demi kepentingan terbaiknya sendiri: prinsip hidup/makan malam intinya adalah bahwa secara teoretis dia dapat melawan manipulasi tapi dengan biaya yang terlalu mahal. Mungkin untuk menolak manipulasi kukuk, Anda membutuhkan mata yang lebih besar atau otak yang lebih besar, yang akan memiliki biaya tinggi. Pesaing dengan kecenderungan genetis untuk melawan manipulasi bisa saja kurang berhasil dalam mewariskan gennya karena ada biaya ekonomi untuk perlawanan.

Namun sekali lagi kita tergelincir dan melihat kehidupan dari sudut pandang organisme individual, bukan gen. Kala kita bicara tentang cacing dan siput kita membiasakan diri dengan gagasan bahwa gen parasit dapat memiliki efek fenotipik di tubuh inang, dengan cara yang persis sama seperti gen hewan memiliki efek fenotipik di tubuhnya "sendiri". Kita memperlihatkan bahwa gagasan tentang tubuh "sendiri" merupakan asumsi yang mesti dipertanyakan. Dalam satu makna, semua gen di tubuh adalah gen "parasit", terlepas apakah kita suka menyebutnya gen tubuh "sendiri" atau tidak. Kukuk datang dalam pembahasan kita sebagai contoh parasit yang tidak hidup di dalam tubuh inang. Kukuk memanipulasi inangnya dengan cara yang sangat

mirip seperti yang dilakukan parasit internal. Dan manipulasi, seperti yang telah kita lihat sekarang, dapat menjadi demikian kuat dan tak tertahankan seperti halnya candu atau hormon. Seperti dalam kasus parasit internal, kita sekarang mesti merumuskan kembali seluruh perkaranya dalam kerangka gen dan fenotipe luas.

Dalam perlombaan senjata evolusioner antara kukuk dan inang, kemajuan setiap pihak berwujud mutasi genetik yang muncul dan didukung oleh seleksi alam. Apa pun aspek mulut kukuk yang bertindak seperti candu terhadap sistem saraf inang, pasti berasal dari mutasi genetik. Mutasi itu bekerja melalui efeknya kepada, misalnya, warna dan bentuk mulut bayi kukuk. Namun itu pun bukan efeknya yang paling langsung. Efeknya yang paling langsung adalah di peristiwa kimiawi yang tak terlihat dalam sel. Efek gen terhadap warna dan bentuk mulut itu sendiri tidaklah langsung. Dan sekarang intinya. Efek gen kukuk yang sama terhadap perilaku inang yang tertipu hanya sedikit lebih tak langsung. Sebagaimana kita bisa bicara tentang gen kukuk yang berefek (fenotipik) terhadap warna dan bentuk mulut kukuk, kita juga bisa bicara tentang gen kukuk yang berefek (fenotipik luas) terhadap perilaku inang. Gen parasit dapat memiliki efek bagi tubuh inang, bukan hanya saat parasit hidup di dalam tubuh inang itu sehingga dapat memanipulasinya lewat cara kimiawi yang langsung, melainkan juga saat parasit terpisah dari tubuh inang dan memanipulasinya dari kejauhan. Bahkan, seperti yang akan kita lihat, pengaruh kimiawi dapat bertindak di luar tubuh.

Kukuk adalah makhluk yang luar biasa dan mengandung banyak pelajaran. Namun hampir semua keajaiban di antara vertebrata dapat dilampaui oleh serangga. Keunggulan serangga adalah jumlah mereka amatlah besar. Rekan saya, Robert May, dengan tepat mengemukakan bahwa "kurang-lebih, semua spesies adalah serangga". "Kukuk" serangga panjang sekali daftarnya; jumlahnya begitu banyak dan perilaku seperti kukuk telah begitu sering muncul di antara serangga. Beberapa contoh yang akan kita lihat melampaui perilaku kukuk yang biasa hingga memenuhi fantasi terliar yang terinspirasi oleh *The Extended Phenotype*.

Burung kukuk menaruh telurnya di sarang burung lain lalu pergi. Beberapa semut betina kukuk membuat kehadiran mereka terasa dengan cara yang lebih dramatis. Saya tidak sering mencantumkan nama Latin, tapi *Bothriomyrmex regicidus* dan *Bothriomyrmex decapitans* mengungkapkan cerita. Dua spesies itu adalah parasit spesies semut lain. Di kalangan semut, tentu saja, anak-anak biasanya diberi makan bukan

oleh induk, melainkan oleh pekerja, sehingga pekerjalah yang mesti diperdaya oleh semut kukuk. Langkah pertama yang berguna adalah menyingkirkan induk pekerja itu sendiri, dengan kecenderungannya untuk menghasilkan anak pesaing. Di dua spesies di atas, si ratu parasit, sendirian, menyelinap masuk ke dalam sarang spesies semut lain. Dia mencari ratu inang lalu menaiki punggung si ratu sementara diam-diam dia melakukan, mengutip pernyataan Edward Wilson yang telah dihaluskan namun tetap mengerikan, "satu tindakan yang secara khusus menjadi spesialisasinya: perlahan-lahan memenggal kepala korbannya". Pembunuh itu kemudian diterima oleh para pekerja yang piatu, yang tanpa curiga mengasuh telur dan larvanya. Sebagian diasuh hingga menjadi pekerja spesies parasit itu sendiri, yang secara berangsur menggantikan spesies asli sarang setempat. Lainnya menjadi ratu yang terbang untuk mencari sarang baru dan kepala ratu lain yang masih menempel ke badan.

Namun memenggal kepala masih merepotkan. Parasit tidak suka bersusah payah sendiri jika mereka dapat memaksa pihak lain melakukannya. Tokoh favorit saya dalam karya Wilson, *The Insect Societies* adalah *Monomorium santschii*. Spesies ini telah berevolusi sehingga kehilangan kasta pekerja sama sekali. Para pekerja inang melakukan segalanya untuk parasit mereka, bahkan tugas yang paling mengerikan sekalipun. Atas perintah ratu parasit yang menginvasi, para pekerja sungguh-sungguh melaksanakan pembunuhan induk mereka sendiri. Si penyusup itu tidak perlu menggunakan taringnya. Dia menggunakan kontrol pikiran. Bagaimana dia melakukannya adalah misteri; mungkin dia menggunakan zat kimia, sebab sistem saraf semut umumnya bisa dipengaruhi zat kimia. Jika senjatanya memang kimia, maka itu obat paling berbahaya di antara yang dikenal sains. Bayangkan apa yang dicapainya, membanjiri otak semut pekerja, mengendalikan otot-ototnya, mengalihkannya dari tugas yang telah tertanam dalam, dan membuatnya melawan induknya sendiri. Bagi semut, pembunuhan induk merupakan tindakan kegilaan genetis, dan pastilah obat yang mendorong mereka sedemikian dahsyatnya. Dalam dunia fenotipe luas, pertanyaannya bukan bagaimana perilaku hewan menguntungkan gennya; pertanyaannya adalah gen siapakah yang diuntungkan.

Tak mengherankan kalau semut dieksploitasi oleh parasit, bukan hanya semut lain melainkan juga sekumpulan spesialis oportunistis yang menakutkan. Semut pekerja membawa banyak makanan dari luar ke penimbunan pusat yang merupakan sasaran empuk bagi para

pembonceng. Semut juga merupakan agen perlindungan yang baik: mereka bersenjata dan berjumlah banyak. Kutu daun di Bab 10 dapat dilihat membayar dengan nektar untuk menyewa pengawalan profesional semut. Beberapa spesies kupu-kupu menjalani tahap ulat di dalam sarang semut. Beberapa jelas-jelas penjarah. Lainnya lagi menawarkan sesuatu bagi semut sebagai imbalan untuk perlindungan. Kerap ulat di sarang semut punya peralatan untuk memanipulasi pelindung mereka. Ulat kupu-kupu spesies *Thisbe irenea* memiliki organ yang menghasilkan bunyi di kepalanya untuk memanggil semut dan sepasang tabung teleskopik di dekat bagian belakangnya yang mengeluarkan nektar nan menggoda. Di bahunya berdiri sepasang tangkai lain, yang memperdaya secara lebih halus lagi. Sekresi yang dikeluarkannya bukanlah makanan melainkan ramuan beracun yang berdampak dramatis kepada perilaku semut. Semut dalam pengaruh ramuan itu melompat ke udara. Rahangnya terbuka lebar dan semut itu menjadi agresif, jauh lebih berhasrat untuk menyerang, menggigit, dan menyengat apa pun yang bergerak; kecuali, jelas sekali, ulat yang bertanggungjawab atas bius itu. Lebih jauh lagi, di bawah kekuasaan obat bius ulat, semut memasuki keadaan yang disebut "terikat", ketika si semut menjadi tak mau menjauh dari ulat dalam jangka waktu beberapa hari. Seperti kutu daun, ulat kemudian mempekerjakan semut sebagai pengawal, tapi bukan sekadar pengawal biasa. Sementara kutu daun mengandalkan agresi normal semut terhadap predator, ulat memberikan obat yang membangkitkan agresi dan tampaknya juga menyusupkan sesuatu yang adiktif dan mengikat.

Saya telah memilih contoh ekstrem. Namun, dengan cara-cara yang lebih sederhana, alam penuh dengan hewan dan tumbuhan yang memanipulasi makhluk lain dari spesies yang sama maupun berbeda. Dalam semua kasus ketika seleksi alam mendukung gen untuk manipulasi, sah-sah saja bicara tentang gen yang sama sebagai gen yang berefek (fenotipik luas) ke tubuh organisme yang dimanipulasi. Tidaklah penting tubuh mana yang secara fisik ditempati oleh gen. Sasaran manipulasinya bisa tubuh yang sama ataupun tubuh lain. Seleksi alam mendukung gen-gen yang memanipulasi dunia demi memastikan penyebarannya sendiri. Ini membawa kita pada apa yang saya sebut Teorema Sentral Fenotipe Luas (*Central Theorem of the Extended Phenotype*): *Perilaku hewan cenderung memaksimalkan kelangsungan hidup gen "untuk" perilaku tersebut, baik gen itu ada di dalam tubuh hewan yang menjalankan perilaku tersebut atau tidak.* Saya menulis

dalam konteks perilaku hewan, tapi teorema itu dapat berlaku, tentu saja, untuk warna, ukuran, bentuk—apapun.

Akhirnya kita harus kembali ke masalah semula, yaitu ketegangan antara individu organisme dan gen sebagai kandidat yang saling bersaing menjadi peran sentral dalam seleksi alam. Dalam bab-bab sebelumnya, saya membuat asumsi ketiadaan masalah lantaran reproduksi individu setara dengan kelangsungan hidup gen. Saya asumsikan Anda dapat berkata, "Organisme bekerja untuk menyebarkan semua gennya." Atau, "Gen bekerja mendorong organisme untuk menyebarkannya." Keduanya tampaknya cara yang setara untuk mengatakan hal yang sama dan kalimat mana yang Anda pilih sepertinya hanya soal selera. Tapi entah bagaimana ketegangan tetap terjadi.

Satu cara untuk memecahkan masalah itu adalah dengan menggunakan istilah "replikator" dan "kendaraan". Unit-unit dasar seleksi alam, hal-hal dasar yang berhasil atau gagal bertahan hidup, yang membentuk garis keturunan salinan identik dengan mutasi acak sesekali, disebut replikator. Molekul DNA adalah replikator. Umumnya, untuk alasan yang akan kita bahas, replikator berkelompok bersama-sama dalam mesin kelestarian komunal yang besar atau "kendaraan". Kendaraan yang kita ketahui paling baik adalah tubuh individu seperti tubuh kita ini. Jadi tubuh bukanlah replikator, melainkan kendaraan. Saya harus menekankan itu karena intinya sering disalahpahami. Kendaraan tidak mereplikasi diri; dia bekerja untuk menyebarkan replikatornya. Replikator tidak berperilaku, tidak mengindera dunia, tidak menangkap mangsa atau melarikan diri dari pemangsa; replikator membuat kendaraan yang melakukan semua itu. Untuk banyak tujuan, lebih mudah bagi ahli biologi untuk memusatkan perhatian ke tingkat kendaraan. Untuk tujuan lain, akan lebih mudah baginya untuk memusatkan perhatian ke tingkat replikator. Gen dan organisme individual tidak bersaing untuk peran utama dalam drama Darwinian. Mereka diberi peran yang dalam banyak hal sama pentingnya, tapi berbeda dan saling melengkapi, yaitu peran replikator dan peran kendaraan.

Terminologi replikator/kendaraan sangat membantu dalam berbagai hal. Misalnya, untuk membereskan kontroversi yang melelahkan tentang di tingkat mana seleksi alam bertindak. Sepintas tampak logis untuk menempatkan "seleksi individu" di semacam tangga tingkatan seleksi, di tengah-tengah antara "seleksi gen" yang diajukan di Bab 3 dan "seleksi kelompok" yang dikritik di Bab 7. "Seleksi individu" secara samar merupakan jalan tengah antara dua kubu ekstrem, dan banyak

ahli biologi serta filsuf telah tergoda untuk mengikuti garis pemikiran yang mudah itu dan memperlakukannya sesuai dengan itu. Tapi kita sekarang dapat melihat bahwa kenyataannya bukan demikian. Kini kita lihat bahwa organisme dan kelompok organisme adalah pesaing yang berebut peran kendaraan dalam cerita, tapi tak satu pun di antara mereka bahkan merupakan *kandidat* untuk itu. Kontroversi antara "seleksi individu" dan "seleksi kelompok" adalah kontroversi nyata di berbagai kendaraan. Kontroversi antara seleksi individu dan seleksi gen bukanlah kontroversi sama sekali karena gen dan organisme adalah kandidat untuk peran yang berbeda, dan saling melengkapi, dalam cerita tentang replikator dan kendaraan.

Persaingan antara individu organisme dan kelompok organisme untuk memperebutkan peran kendaraan, sebagai persaingan sejati, dapat diselesaikan. Kenyataannya, menurut saya, hasilnya merupakan kemenangan telak bagi individu organisme. Kelompok organisme sebagai entitas terlalu tak jelas. Sekawanan rusa, sekelompok singa, atau segerombolan serigala memiliki keutuhan sederhana dan kesatuan tujuan. Namun, itu tidak ada apa-apanya dibandingkan dengan keutuhan dan kesatuan tujuan tubuh satu individu singa, serigala, atau rusa. Sekarang telah diterima secara luas bahwa itu benar, tapi *mengapa* benar? Lagi-lagi fenotipe luas dan parasit dapat membantu kita.

Kita lihat bahwa kala gen parasit saling bekerja sama, tapi berada berlawanan dengan gen inang (yang semuanya saling bekerja sama), itu karena kedua set gen tersebut memiliki metode yang berbeda untuk meninggalkan kendaraan bersama, tubuh inang. Gen siput meninggalkan kendaraan melalui sperma dan telur siput. Karena semua gen siput memiliki kepentingan yang sama dalam tiap telur dan tiap sperma, karena mereka semua berpartisipasi dalam meiosis yang tak memihak, mereka bekerja sama demi kepentingan bersama sehingga cenderung membuat tubuh siput menjadi kendaraan yang utuh dengan satu tujuan. Alasan sesungguhnya mengapa cacing pipih secara jelas terlihat terpisah dari inangnya, alasan mengapa dia tidak meleburkan tujuan dan identitasnya dengan tujuan dan identitas inangnya, adalah karena gen cacing pipih tidak memiliki metode yang sama dengan metode gen siput untuk meninggalkan kendaraan bersama—mereka punya cara sendiri. Oleh karena itu, hingga sejauh itu dan sejauh itu saja, kedua kendaraan tetap terpisah sebagai siput dan cacing pipih yang dapat dikenali di dalamnya. Jika gen cacing pipih diteruskan melalui telur dan sperma siput, kedua tubuh itu akan berevolusi menjadi satu. Mungkin kita tidak



akan pernah dapat mengatakan bahwa dulunya pernah ada dua kendaraan.

Organisme individual "tunggal" seperti diri kita sendiri adalah perwujudan akhir dari banyak peleburan. Kelompok organisme—seperti kawanan burung dan gerombolan serigala—tidak melebur menjadi satu kendaraan, persis karena gen dalam kawanan atau gerombolan itu tidak berbagi metode yang sama untuk meninggalkan kendaraan yang sedang mereka tempati. Yang pasti, kawanan memang menghasilkan bayi-bayi di dalamnya. Tapi gen dalam kawanan induk tidak diteruskan ke kawanan keturunan dalam satu kendaraan tunggal di mana semua memiliki andil yang sama. Gen-gen dalam sekawanan serigala tidak semuanya berada dalam posisi untuk mendapat manfaat dari komposisi peristiwa yang sama pada masa depan. Satu gen dapat mengembangkan kesejahteraan masa depannya sendiri dengan mendukung individu serigalanya sendiri, sambil mengorbankan individu serigala lain. Oleh karena itu, individu serigala adalah kendaraan yang layak disebut demikian. Tidak demikian dengan segerombolan serigala. Alasannya, secara genetis, adalah karena di dalam tubuh serigala semua sel, kecuali sel seksual, memiliki gen yang sama, sementara, untuk sel seksual, semua gen memiliki kesempatan yang sama untuk berada di dalam tiap sel tersebut. Namun, sel-sel dalam *kelompok* serigala tidak memiliki gen-gen yang sama, dan gen-gen itu juga tidak memiliki peluang yang sama untuk berada di dalam sel-sel kelompok serigala keturunan. Gen-gen itu harus berjuang melawan gen-gen pesaing di tubuh serigala lain (meski fakta bahwa kelompok serigala cenderung merupakan kelompok kerabat akan meringankan perjuangan itu).

Kualitas inti yang diperlukan suatu entitas, jika mau menjadi kendaraan gen yang efektif, adalah bahwa dia harus memiliki saluran keluar menuju masa depan yang adil untuk semua gen di dalamnya. Itu berlaku bagi individu serigala. Saluran itu adalah aliran tipis sperma, atau telur, yang diproduksi oleh meiosis. Kualitas itu tidak ada di kelompok serigala. Gen mesti berupaya mendukung kesejahteraan tubuh individunya sendiri dengan egois, sambil mengorbankan gen lain dalam kelompok serigala. Kawanan lebah di sarang tampaknya berbiak dengan menelurkan keturunan berikut segala prosesnya, seperti kawanan serigala. Tapi, jika kita amati dengan lebih hati-hati, sejauh bersangkutan dengan gen, kita akan menemukan bahwa gen-gen sekawanan lebah umumnya berbagi nasib bersama. Masa depan gen dalam sarang lebah, setidaknya hingga taraf tertentu, berasal dari ovarium satu ratu. Itu

sebabnya—ini hanya satu cara lain untuk mengungkapkan isi bab-bab terdahulu—mengapa koloni lebah terlihat dan berperilaku seperti satu kendaraan yang benar-benar padu.

Di mana-mana kita menemukan bahwa kehidupan sesungguhnya dibundel menjadi kendaraan individual tersendiri yang memiliki tujuan, seperti serigala dan lebah. Namun doktrin fenotipe luas mengajarkan kepada kita bahwa yang demikian tidaklah perlu. Pada dasarnya, semua yang kita harapkan dari teori ini adalah medan pertempuran replikator, yang berdesakan, saling berebut, berjuang untuk masa depan keabadian genetis. Senjata dalam pertempuran itu adalah efek fenotipik, efek kimia langsung di dalam sel, hingga akhirnya bulu dan taring, bahkan juga efek berjarak jauh. Tidak bisa tidak, efek-efek fenotipik itu sebagian besar terbungkus hingga menjadi satu kendaraan tersendiri, masing-masing dilengkapi dengan gen yang diatur dan ditata melalui prospek leher botol bersama, yaitu sperma atau telur yang menyalurkannya ke masa depan. Tapi itu bukan fakta yang dapat diterima begitu saja. Itu fakta yang mesti dipertanyakan dan direnungkan secara tersendiri. Mengapa gen berkumpul bersama-sama dalam kendaraan besar yang masing-masing hanya memiliki satu jalur keluar genetis? Mengapa gen memilih bergerombol dan membuat tubuh yang besar untuk mereka tempati sendiri? Dalam *The Extended Phenotype* saya berusaha mencari jawaban untuk persoalan yang sulit itu. Di sini saya hanya dapat menggambarkan sedikit jawabannya—walaupun dapat diperkirakan bahwa, setelah tujuh tahun, saya juga dapat membawanya sedikit lebih jauh.

Saya akan membagi pertanyaan menjadi tiga. Mengapa gen berkumpul dalam sel? Mengapa sel berkumpul dalam tubuh bersel banyak? Dan mengapa tubuh memakai apa yang akan saya sebut sebagai siklus kehidupan "dengan leher botol" ("*bottlenecked*")?

Pertanyaan pertama, mengapa gen berkumpul dalam sel? Mengapa replikator kuno itu melepas kebebasan dalam sup purba dan memilih berkerumun dalam koloni-koloni besar? Mengapa mereka bekerja sama? Kita dapat mengetahui sebagian jawabannya dengan melihat bagaimana molekul DNA modern bekerja sama di dalam pabrik-pabrik kimia yang merupakan sel-sel hidup. Molekul DNA membuat protein. Protein bekerja sebagai enzim yang mengkatalisis reaksi kimia tertentu. Seringkali satu reaksi kimia saja tidak cukup untuk mensintesis suatu produk akhir yang bermanfaat. Di pabrik farmasi manusia, sintesis kimia yang berguna membutuhkan rantai produksi. Bahan kimia awal

tidak dapat diubah secara langsung menjadi produk akhir yang diinginkan. Serangkaian perantara harus disintesis dalam urutan yang ketat. Sebagian besar kecerdasan seorang peneliti kimia dicurahkan untuk merancang jalur masuk bagi perantara yang mungkin antara bahan kimia awal dan produk akhir yang diinginkan. Dengan cara yang sama, enzim tunggal di dalam sel hidup biasanya tidak dapat sendirian mencapai sintesis produk akhir yang berguna dari bahan kimia awal yang ada. Diperlukan serangkaian enzim yang lengkap; satu untuk mengkatalisis transformasi bahan mentah menjadi perantara pertama, satu lagi untuk mengkatalisis transformasi yang pertama menjadi kedua, dan seterusnya.

Masing-masing enzim di atas dibuat oleh satu gen. Jika enam enzim dibutuhkan untuk jalur sintesis tertentu, keenam gen untuk membuat keenam enzim itu harus ada. Nah, sangat mungkin bahwa ada dua jalur alternatif untuk sampai pada produk akhir yang sama, yang masing-masingnya membutuhkan enam enzim yang berbeda, tanpa ada jalur yang dapat dipilih di antara keduanya. Hal semacam itu terjadi di dalam pabrik-pabrik kimia. Jalur mana yang dipilih bisa saja suatu kecelakaan sejarah, atau bisa pula hasil perencanaan yang lebih diatur oleh ahli kimia. Dalam kimia alam, pilihan itu tentu tidak akan pernah diatur. Sebaliknya, jalur sintesis terjadi melalui seleksi alam. Tapi bagaimana seleksi alam dapat memastikan bahwa dua jalur itu tidak tercampur dan bahwa kelompok gen yang saling selaras muncul? Caranya sebagian besar sama dengan yang saya nyatakan melalui analogi tentang pendayung Jerman dan Inggris (Bab 5). Yang penting adalah bahwa gen untuk tahap di jalur 1 akan berkembang dengan adanya gen untuk tahap lain di jalur 1, tapi tidak dengan adanya gen jalur 2. Jika populasi kebetulan sudah didominasi oleh gen untuk jalur 1, seleksi akan mendukung gen lain untuk jalur 1 dan menghukum gen untuk jalur 2. Dan sebaliknya. Walaupun menggiurkan, bicara tentang gen untuk enam enzim jalur 2 yang seolah-olah diseleksi "sebagai satu kelompok" jelas-jelas keliru. Masing-masing diseleksi sebagai gen egois yang terpisah, tapi hanya berguna dengan adanya rangkaian gen lain yang tepat.

Kerja sama antargen hari ini berlangsung di dalam sel-sel. Awalnya, kerja sama itu mestinya berupa kerja sama kasar di antara molekul-molekul yang mereplikasi diri di dalam sup purba (atau apa pun wahana purba yang ada). Dinding sel mungkin muncul sebagai cara untuk menjaga agar senyawa kimia yang berguna tidak bocor ke mana-mana.

Banyak di antara reaksi kimia di dalam sel sesungguhnya terjadi di dalam struktur selaput; selaput bertindak sebagai ban berjalan dan rak tabung reaksi. Tapi kerja sama antargen tidak terbatas di biokimia seluler. Sel datang bersama-sama (atau gagal memisahkan diri setelah pembelahan) untuk mewujudkan tubuh bersel banyak.

Itu membawa kita ke pertanyaan kedua saya. Mengapa sel berkumpul bersama; mengapa mesti menciptakan robot besar? Ini pertanyaan lain tentang kerja sama. Namun ranahnya telah bergeser dari dunia molekul ke skala yang lebih besar. Tubuh-tubuh bersel banyak tumbuh melampaui ranah mikroskopis, bahkan bisa menjadi gajah atau paus. Memang, besar tidak selalu bagus; sebagian besar organisme adalah bakteri, hanya sedikit yang menjadi gajah. Namun, ketika cara-cara mencari penghidupan yang terbuka bagi organisme kecil telah digarap semua, masih ada sumber penghidupan yang dapat diperoleh organisme yang lebih besar. Organisme besar bisa memakan yang lebih kecil, misalnya, dan dapat menghindari dimakan oleh mereka.

Keuntungan sebagai anggota kelompok sel tak hanya dalam ukuran. Sel-sel dalam kelompok dapat memiliki spesialisasi sehingga masing-masing menjadi lebih efisien untuk melakukan tugas tertentu. Sel yang spesialis melayani sel-sel lain di dalam kelompok, juga mendapatkan keuntungan dari efisiensi spesialis lainnya. Jika ada banyak sel, beberapa dapat mengkhususkan diri sebagai sensor untuk mendeteksi mangsa, sebagai saraf untuk menyampaikan pesan, sebagai sel penyengat untuk melumpuhkan mangsa, sebagai sel otot untuk memindahkan tentakel dan menangkap mangsa, sebagai sel kelenjar untuk mencerna, dan lainnya lagi untuk menyerap cairan. Kita tidak boleh lupa bahwa, setidaknya di dalam tubuh modern seperti tubuh kita, sel-sel merupakan klon. Semua memuat gen yang sama walaupun gen yang berbeda akan diaktifkan di sel spesialis yang berbeda. Secara langsung, gen di setiap jenis sel memanfaatkan salinannya sendiri dalam minoritas sel yang khusus untuk reproduksi, sel-sel lini nutfah yang abadi.

Jadi, kita lanjut ke pertanyaan ketiga, mengapa tubuh memakai siklus hidup "dengan leher botol"?

Untuk memulainya, apa yang saya maksud dengan leher botol? Tak peduli berapa banyaknya sel yang mungkin ada di dalam tubuh gajah, gajah memulai hidupnya sebagai sel tunggal; telur yang dibuahi. Telur yang dibuahi merupakan leher botol sempit yang selama perkembangan embrio membesar menjadi triliunan sel gajah dewasa. Begitu banyak sel, dengan entah seberapa banyak jenis spesialisasi, bekerja sama untuk

melakukan tugas yang tak terbayangkan rumitnya, yaitu menjalankan gajah dewasa. Dan upaya semua sel tersebut bertemu dalam tujuan akhir, yaitu memproduksi sel-sel tunggal lagi—sperma atau telur. Gajah tak hanya berawal dari sel tunggal. Akhirnya pun, artinya tujuan atau hasil akhirnya, adalah produksi sel-sel tunggal; telur-telur generasi berikutnya yang dibuahi. Siklus hidup gajah yang lebar dan besar, dimulai dan diakhiri dengan leher botol yang sempit. Leher botol itulah ciri khas siklus hidup semua hewan dan sebagian besar tumbuhan yang bersel banyak. Mengapa? Apa maknanya? Kita tidak dapat menjawab tanpa mempertimbangkan apa jadinya kehidupan tanpa siklus itu.

Coba bayangkan dua spesies alga hipotetis yang disebut *bottle-wrack* dan *splurge-weed*. *Splurge-weed* tumbuh sebagai juluran ranting-ranting tak berbentuk yang terentang di lautan. Sese kali ada ranting yang patah dan hanyut. Patahan dapat terjadi di bagian mana saja dan patahannya bisa besar atau kecil. Seperti setek tumbuhan, patahan-patahan itu mampu tumbuh seperti tumbuhan aslinya. Terlepasnya patahan adalah metode reproduksi spesies itu. Seperti yang akan Anda perhatikan, metode itu tidak jauh berbeda dari metodenya untuk tumbuh, kecuali bahwa bagian-bagian yang tumbuh secara fisik menjadi terlepas dari satu sama lain.

*Bottle-wrack* terlihat sama dan tumbuh dengan cara tak beraturan yang sama. Namun, ada satu perbedaan penting. Dia bereproduksi dengan melepaskan spora bersel tunggal yang hanyut di laut dan tumbuh menjadi tumbuhan baru. Spora itu hanya merupakan sel-sel tumbuhan seperti yang lain. Seperti dalam kasus *splurge-weed*, seks tidak dilibatkan. Keturunan tumbuhan terdiri atas sel-sel yang diklon dari sel-sel tumbuhan induk. Satu-satunya perbedaan antara dua spesies itu adalah bahwa *splurge-weed* bereproduksi dengan melepaskan bagian dirinya sendiri yang terdiri atas sejumlah sel yang tak tentu, sementara *bottle-wrack* bereproduksi dengan melepaskan bagian dirinya sendiri yang selalu terdiri atas sel tunggal.

Dengan membayangkan kedua jenis tumbuhan di atas, kita telah memusatkan perhatian ke perbedaan penting antara siklus hidup dengan leher botol dan tanpa leher botol. *Bottle-wrack* bereproduksi dengan memeras dirinya sendiri, setiap generasi, melalui leher botol bersel tunggal. *Splurge-weed* sekadar tumbuh dan patah menjadi dua, hampir tak dapat dikatakan memiliki "generasi" tersendiri, atau terdiri atas "organisme" tersendiri, sama sekali. Bagaimana dengan *bottle-wrack*? Saya akan menjabarkannya segera, tapi kita sudah dapat melihat sedikit

jawabannya. Tidakkah *bottle-wrack* sepertinya lebih terasa sebagai organisme tersendiri?

*Splurge-weed*, seperti yang kita lihat, bereproduksi dengan cara yang sama sebagaimana dia tumbuh. Bahkan dia hampir tidak bereproduksi sama sekali. *Bottle-wrack*, di sisi lain, membuat pemisahan yang jelas antara pertumbuhan dan reproduksi. Kita mungkin telah memusatkan perhatian ke perbedaannya, lalu apa? Apa arti penting dari itu semua? Mengapa penting? Saya telah berpikir lama tentangnya dan saya pikir saya tahu jawabannya. (Kebetulan, menentukan bahwa ada pertanyaan lebih sulit daripada memikirkan jawabannya!) Jawabannya dapat dibagi menjadi tiga bagian dan dua bagian pertamanya terkait dengan hubungan antara evolusi dan perkembangan embrio.

Pertama, pikirkan persoalan mengenai evolusi organ yang rumit dari organ yang sederhana. Kita tidak harus terus bersama tumbuhan, dan untuk tahap argumen ini, mungkin lebih baik beralih ke hewan karena hewan jelas memiliki organ yang lebih rumit. Sekali lagi, tidak perlu berpikir dalam kerangka seks; reproduksi seksual vs reproduksi aseksual di sini hanya akan mengalihkan perhatian. Kita dapat membayangkan hewan yang bereproduksi dengan mengirimkan spora non-seksual; sel-sel tunggal yang, selain karena mutasi, secara genetis identik satu sama lain dan dengan semua sel lainnya di dalam tubuh.

Organ rumit hewan canggih seperti manusia atau kutu kayu telah berevolusi secara bertahap dari organ leluhur yang sederhana. Namun organ leluhur tidak secara harfiah mengubah diri menjadi organ keturunan, seperti pedang ditempa menjadi mata bajak. Bukan hanya *tidak*. Yang ingin saya tekankan adalah, dalam banyak kasus, memang *tidak bisa*. Hanya ada sedikit perubahan yang dapat dicapai dengan transformasi langsung lewat cara "pedang menjadi mata bajak". Perubahan yang betul-betul radikal dapat dicapai hanya dengan "kembali ke meja gambar"; membuang rancangan sebelumnya dan mulai dari awal. Ketika para insinyur kembali ke meja gambar dan menciptakan rancangan baru, mereka tidak selalu membuang gagasan-gagasan dari rancangan lama. Namun, mereka tidak secara harfiah mencoba mengubah objek fisik yang lama menjadi yang baru. Objek yang lama terlalu terbebani dengan kekusutan sejarah. Mungkin Anda dapat menempa pedang menjadi mata bajak, tapi cobalah "menempa" mesin baling-baling menjadi mesin jet! Anda tidak dapat melakukannya. Anda harus membuang mesin baling-baling dan kembali ke meja gambar.

Makhluk hidup, tentu saja, tidak pernah dirancang di atas meja gambar. Namun makhluk hidup memang kembali ke awal yang baru. Mereka menjalani awal yang bersih di setiap generasi. Setiap organisme baru bermula sebagai sel tunggal dan tumbuh kembali. Organisme baru mewarisi *gagasan-gagasan* rancangan leluhur, dalam bentuk program DNA, tapi tidak mewarisi organ fisik leluhur itu. Dia tidak mewarisi jantung induknya dan *membentuknya kembali* menjadi jantung baru (yang mungkin lebih baik). Dia mulai dari awal, sebagai sel tunggal, dan menumbuhkan jantung baru; menggunakan program rancangan yang sama dengan jantung induknya dengan mungkin menambahkan beberapa perbaikan. Anda bisa lihat arah kesimpulan saya. Satu hal penting tentang siklus kehidupan "dengan leher botol" adalah bahwa cara itu memungkinkan "kembali ke meja gambar".

Leher botol di siklus kehidupan memiliki konsekuensi kedua yang terkait, yaitu menyediakan "kalender" yang dapat digunakan untuk mengatur proses embriologi. Dalam siklus kehidupan dengan leher botol, setiap generasi baru berbaris melintasi parade peristiwa yang sama. Organisme itu bermula sebagai sel tunggal. Dia tumbuh dengan pembelahan sel. Dan dia bereproduksi dengan mengeluarkan sel keturunan. Organisme itu akhirnya mati, tapi itu tak terlalu penting daripada yang kita rasa sebagai makhluk fana; sejauh bersangkutan dengan diskusi ini, akhir siklus tercapai saat organisme yang ada bereproduksi dan siklus generasi baru dimulai. Meskipun secara teoretis organisme dapat bereproduksi setiap saat selama fase pertumbuhan, kita dapat memperkirakan bahwa akhirnya waktu yang optimal untuk reproduksi akan muncul. Organisme yang mengeluarkan spora ketika masih terlalu muda atau terlalu tua akan berakhir dengan keturunan yang lebih sedikit daripada pesaing, yang membangun kekuatan kemudian merilis sejumlah besar spora semasa berada di puncak hidupnya.

Argumen ini bergerak menuju gagasan siklus hidup stereotipe yang secara teratur berulang. Bukan saja setiap generasi bermula dengan leher botol bersel tunggal, melainkan juga memiliki fase pertumbuhan—"masa kanak-kanak"—dengan durasi yang agak tetap. Durasi tetap dan juga perulangan fase pertumbuhan memungkinkan hal-hal tertentu terjadi pada waktu tertentu selama perkembangan embrio, seolah-olah diatur dengan kalender yang diikuti dengan sangat ketat. Hingga berbagai taraf di berbagai jenis makhluk, pembelahan sel selama masa perkembangan berlangsung dalam urutan yang tetap, urutan yang

berulang dalam setiap repetisi siklus kehidupan. Setiap sel memiliki lokasi dan waktu kemunculannya sendiri dalam daftar urutan pembelahan sel. Kebetulan, dalam beberapa kasus, presisinya sangat tinggi sehingga ahli embriologi dapat menamai setiap sel, dan satu sel di satu individu organisme dapat dikatakan memiliki padanan sel yang sama di organisme lain.

Jadi, siklus pertumbuhan yang stereotipe menyediakan jam, atau kalender, yang menyediakan urutan kejadian peristiwa embriologis. Pikirkan betapa mudahnya kita sendiri menggunakan siklus rotasi harian Bumi, dan revolusi tahunannya yang mengelilingi Matahari, untuk menciptakan struktur dan tatanan dalam kehidupan kita. Dengan cara yang sama, ritme pertumbuhan berulang tanpa henti yang diberlakukan oleh siklus kehidupan dengan leher botol—tampaknya hampir tak terelakkan—akan digunakan untuk mengatur dan menata embriologi. Gen tertentu dapat diaktifkan dan dimatikan pada waktu-waktu tertentu karena kalender siklus pertumbuhan/leher botol memastikan bahwa waktu-waktu tertentu itu *ada*. Pengaturan aktivitas gen yang disesuaikan dengan baik seperti itu merupakan prasyarat bagi evolusi embriologi yang mampu merakit jaringan dan organ yang kompleks. Presisi dan kompleksitas mata elang atau sayap walet tidak akan muncul tanpa aturan yang sedemikian ketat tentang apa yang mesti dilakukan kapan.

Konsekuensi ketiga sejarah kehidupan dengan leher botol adalah konsekuensi genetis. Di sini, contoh *bottle-wrack* dan *splurge-weed* kembali berguna. Dengan asumsi bahwa, lagi-lagi supaya menyederhanakan, kedua spesies itu bereproduksi secara aseksual, bayangkan bagaimana mereka berevolusi. Evolusi memerlukan perubahan genetis, yaitu mutasi. Mutasi dapat terjadi dalam pembelahan sel mana pun. Di *splurge-weed*, garis keturunan sel-selnya bercabang banyak, bukan melalui leher botol. Setiap ranting yang terpisah dan hanyut memiliki banyak sel. Karena itu, sangat mungkin bahwa dua sel dalam satu keturunan akan berkerabat jauh dibanding dengan sel-sel dalam tumbuhan induk. ("Kerabat" di sini maksudnya betul-betul sepupu, cucu, dan seterusnya. Sel memiliki garis keturunan yang pasti dan garis ini bercabang-cabang sehingga kata-kata seperti sepupu tentu saja dapat digunakan untuk sel-sel dalam satu tubuh). Di sini *bottle-wrack* jauh berbeda dari *splurge-weed*. Semua sel dalam satu tumbuhan keturunan *bottle-wrack* berasal dari sel spora tunggal sehingga semua



sel dalam satu tumbuhan bersepupu lebih dekat (atau semacam itu) ketimbang sel dalam tumbuhan lain.

Perbedaan antara dua spesies itu memiliki konsekuensi genetis penting. Pikirkan nasib gen mutasi baru, pertama di *splurge-weed*, kemudian di *bottle-wrack*. Di *splurge-weed*, mutasi baru dapat muncul di setiap sel, di setiap ranting tumbuhan. Karena tumbuhan keturunan dihasilkan melalui pertunasan di sembarang tempat, keturunan langsung sel-sel mutan dapat mendapati diri berada di tumbuhan anak dan cucu dengan sel tanpa mutasi yang merupakan sepupu relatif jauh. Di *bottle-wrack*, di sisi lain, leluhur terakhir yang dimiliki bersama oleh semua sel dalam satu tumbuhan tidak lebih tua daripada spora yang menjadi awal leher botol tumbuhan. Jika spora itu berisi gen mutan, semua sel tumbuhan baru akan berisi gen mutan. Jika tidak, berarti tidak pula. Sel-sel *bottle-wrack* akan lebih seragam secara genetis daripada sel-sel *splurge-weed* (dengan mutasi sesekali). Di *bottle-wrack*, individu tumbuhan akan menjadi unit dengan identitas genetis, layak disebut sebutan individu. Sementara itu tumbuhan *splurge-weed* tak memiliki identitas genetis sehingga kurang layak untuk disebut sebagai "individu" dibanding *bottle-wrack*.

Ini bukan hanya masalah terminologi. Dengan adanya mutasi, sel-sel tumbuhan *splurge-weed* sesungguhnya tidak akan memiliki kepentingan genetis yang sama. Satu gen di sel *splurge-weed* akan diuntungkan dengan mendukung reproduksi selnya. Dia tidak serta-merta diuntungkan dengan mendukung reproduksi "individu" tumbuhannya. Mutasi tidak akan memungkinkan sel-sel dalam satu tumbuhan menjadi identik secara genetis. Imbasnya, mereka tidak akan bekerja sama sepenuh hati dengan sesamanya dalam pembuatan organ dan tumbuhan baru. Seleksi alam akan memilih di antara sel, bukan di antara "tumbuhan". Di *bottle-wrack*, di sisi lain, semua sel di dalam satu tumbuhan cenderung memiliki gen yang sama, karena hanya mutasi baru sajalah yang dapat membuat perbedaan. Oleh karena itu, mereka dengan senang hati akan berkolaborasi dalam pembuatan mesin hidup yang efisien. Sel-sel di tumbuhan yang berbeda lebih cenderung memiliki gen yang berbeda. Lagi pula, sel-sel yang telah melewati leher botol yang berbeda khas karena mengandung mutasi yang sama, kecuali yang termutakhir—dan itu artinya mayoritas. Maka seleksi akan menilai antarindividu tumbuhan, bukan antarsel seperti di *splurge-weed*. Jadi, dapat diperkirakan kita akan melihat evolusi organ dan alat yang melayani tumbuhan secara keseluruhan.

Ngomong-ngomong, untuk mereka yang punya kepentingan profesional, di sini ada analogi dengan argumen mengenai seleksi kelompok. Kita dapat memikirkan suatu individu organisme sebagai "kelompok" sel. Suatu bentuk seleksi kelompok dapat diupayakan untuk bekerja, asalkan suatu cara dapat ditemukan untuk meningkatkan rasio variasi antarkelompok banding variasi di dalam kelompok. Kebiasaan reproduksi *bottle-wrack* efeknya persis meningkatkan rasio itu; kebiasaan *splurge-weed* berefek sebaliknya. Ada juga kemiripan, yang mungkin menyingkapkan sesuatu tapi tidak akan saya jajaki, antara "leher botol" dan dua gagasan lain yang telah mendominasi bab ini. Yang pertama adalah gagasan bahwa parasit akan bekerja sama dengan inangnya kalau gen parasit diteruskan ke generasi berikutnya dalam sel-sel reproduksi yang sama dengan gen inang—melalui leher botol yang sama. Yang kedua adalah gagasan bahwa sel-sel tubuh yang bereproduksi secara seksual bekerja sama dengan sesamanya hanya karena meiosis bersifat adil.

Singkatnya, kita telah melihat tiga alasan mengapa riwayat kehidupan dengan leher botol cenderung mendorong evolusi organisme sebagai satu kendaraan tersendiri. Ketiganya bisa diberi label, masing-masing, "kembali ke meja gambar", "siklus waktu yang teratur", dan "keseragaman seluler". Mana yang muncul lebih dulu, leher botol siklus kehidupan atau organisme tersendiri? Saya rasa keduanya berevolusi bersama-sama. Bahkan saya menduga bahwa ciri esensial yang menentukan di organisme individual *adalah* bahwa dia merupakan unit yang berawal dan berakhir dengan leher botol sel tunggal. Jika siklus kehidupan menyertakan leher botol, maka benda hidup tampaknya digariskan untuk terpampat menjadi satu organisme tersendiri. Dan ketika benda hidup semakin terpampat menjadi mesin kelestarian, sel-sel mesin itu semakin memusatkan upaya ke kelas sel khusus yang ditakdirkan untuk mengangkut gen melalui leher botol menuju generasi berikutnya. Kedua fenomena itu, siklus kehidupan dengan leher botol dan organisme tersendiri, berjalan beriringan. Seiring evolusi, keduanya saling memperkuat. Keduanya saling meningkatkan, bagaikan jalinan perasaan perempuan dan laki-laki selama mekarnya hubungan cinta.

*The Extended Phenotype* adalah buku yang panjang dan argumennya tidak mudah dipadatkan dalam satu bab. Di sini saya harus memakai gaya yang padat, agak intuitif, bahkan impresionistik. Namun, saya harap saya berhasil menyampaikan corak argumen saya.

Saya ingin mengakhiri dengan satu manifesto singkat, ringkasan seluruh pandangan hidup gen egois dan fenotipe luas. Menurut saya, pandangan itu berlaku bagi semua makhluk hidup di seluruh alam semesta. Unit fundamental, penggerak utama semua kehidupan, adalah replikator. Replikator adalah segala di alam semesta yang membuat salinan. Replikator mewujud, pada awalnya, secara kebetulan, lewat partikel-partikel lebih kecil yang berdesak-desakan secara acak. Begitu replikator ada, dia mampu menghasilkan salinan dirinya sendiri dalam jumlah yang sangat besar. Bagaimanapun juga, tidak ada proses penyalinan yang sempurna, dan populasi replikator akhirnya mencakup varietas yang berbeda-beda. Beberapa varietas itu ternyata kehilangan kemampuan menyalin dirinya sendiri sehingga jenis mereka tidak lagi ada ketika semuanya punah. Yang lainnya masih dapat bereplikasi, tapi secara kurang efektif. Varietas lain lagi kebetulan mendapati diri dengan trik baru: ternyata mereka berubah menjadi replikator yang bahkan lebih baik ketimbang pendahulu dan yang sezaman dengan mereka. Keturunan replikator itulah yang akhirnya mendominasi populasi. Seiring berjalannya waktu, dunia menjadi penuh dengan replikator yang paling kuat dan cerdas.

Secara bertahap, ditemukanlah berbagai cara yang semakin rumit untuk menjadi replikator yang baik. Replikator bertahan hidup, bukan hanya berkat ciri intrinsik mereka sendiri, melainkan juga berkat konsekuensinya di dunia. Konsekuensi itu dapat terjadi secara tak langsung. Yang harus adalah bahwa pada akhirnya konsekuensi itu, betapapun berliku-liku dan tak langsung, mengumpan balik dan mempengaruhi keberhasilan replikator untuk menyalin dirinya sendiri.

Keberhasilan yang diraih replikator di dunia akan tergantung kepada seperti apa jenis dunianya—kondisi-kondisi yang sudah ada. Di antara yang paling penting dalam kondisi-kondisi itu adalah replikator lain dan konsekuensinya. Seperti pendayung Inggris dan Jerman, replikator yang saling menguntungkan akhirnya akan mendominasi dengan keberadaan bersama. Di titik tertentu dalam evolusi kehidupan di Bumi kita, kumpulan replikator yang saling cocok itu mulai diformalkan dalam penciptaan kendaraan tersendiri—sel dan sesudahnya tubuh bersel banyak. Kendaraan yang berevolusi dalam siklus kehidupan dengan leher botol berkembang dan menjadi lebih tersendiri dan semakin solid sebagai kendaraan.

Pengemasan benda hidup ke dalam kendaraan tersendiri menjadi ciri yang menonjol dan dominan, sehingga saat ahli biologi tiba di lokasi

dan mulai mengajukan pertanyaan-pertanyaan tentang kehidupan, pertanyaan mereka sebagian besar adalah tentang kendaraan—organisme individu. Organisme individu muncul lebih dulu dalam kesadaran ahli biologi, sementara replikator—yang sekarang dikenal sebagai gen—dipandang sebagai bagian mesin yang digunakan oleh organisme individu. Dibutuhkan upaya mental yang kuat untuk mengalihkan biologi kembali ke jalur yang benar dan mengingatkan diri kita bahwa replikatorlah yang pertama, dalam makna sebagaimana dalam sejarah.

Salah satu cara untuk mengingatkan diri kita adalah dengan merenungkan bahwa, bahkan hari ini, tidak semua efek fenotipik suatu gen melekat ke tubuh individu yang dia tempati. Tentu saja pada prinsipnya, juga pada kenyataannya, gen menjangkau ke luar dinding tubuh individu dan memanipulasi benda-benda di dunia luar; sebagian merupakan benda mati, sebagian lagi makhluk hidup lainnya, sebagian lain berada sangat jauh. Dengan hanya sedikit imajinasi, kita dapat melihat gen seolah duduk di pusat jejaring yang memancarkan kekuasaan fenotipe luasnya. Dan suatu objek di dunia adalah pusat pertemuan jejaring pengaruh banyak gen yang berada di banyak organisme. Luasnya jangkauan gen tidak mengenal batas yang jelas. Seluruh dunia dilalui panah sebab-akibat yang menghubungkan gen-gen dengan efek fenotipik mereka, jauh maupun dekat.

Ada fakta tambahan, yang praktiknya terlalu penting untuk disebut kebetulan, tapi dalam teori tak cukup untuk disebut sebagai keniscayaan, bahwa panah sebab-akibat itu telah terbungkus. Replikator tidak lagi berkeliaran bebas di laut; mereka terkemas dalam koloni-koloni besar—tubuh individu. Dan konsekuensi fenotipe, bukannya terdistribusi secara merata di seluruh dunia, dalam banyak kasus justru mengumpul di tubuh-tubuh yang sama. Namun tubuh individu, yang begitu akrab bagi kita di planet kita, tidak mesti ada. Satu-satunya jenis entitas yang harus ada agar kehidupan bisa muncul, di mana saja di alam semesta, adalah sang replikator abadi.

# EPILOG

## EDISI ULANG TAHUN KE-40

Tak seperti politikus, ilmuwan bisa menikmati kalau dibuktikan keliru. Politikus yang berubah pikiran dituduh “plin-plan”. Tony Blair menyombong bahwa dia “tidak punya gigi mundur”. Sementara itu ilmuwan umumnya lebih suka gagasannya terbukti benar, tapi sekali-sekali perubahan pendapat ilmuwan mendapatkan penghormatan, terutama kalau diakui dengan besar hati. Saya tak pernah dengar ada ilmuwan yang dicela dengan sebutan plin-plan.

Boleh dikata saya sendiri ingin mencari cara-cara untuk menyangkal pesan sentral *The Selfish Gene*. Banyak sekali hal menarik yang terjadi di dunia genomika, sehingga kiranya tak pelak lagi—bahkan saya menunggu-nunggu—kalau satu buku dengan kata “gen” di judulnya bakal perlu revisi drastis, kalau bukan dibuang seluruhnya, empat puluh tahun sesudah terbit. Bisa jadi memang demikian, andai “gen” di buku ini tak digunakan dengan arti tertentu yang disesuaikan dengan evolusi, bukan embriologi. Definisi yang saya pakai berasal dari George C. Williams, salah seorang pahlawan yang diakui dalam buku ini, sekarang kita lupakan bersama-sama John Maynard Smith dan Bill Hamilton: “Suatu gen didefinisikan sebagai sembarang potongan bahan kromosomal

yang berpotensi bertahan melalui cukup banyak generasi sehingga berperan sebagai unit seleksi alam.” Saya dorong definisi itu ke kesimpulan yang agak jenaka: “Kalau mau ketat, buku ini seharusnya berjudul ... *Potongan besar kromosom yang agak egois dan potongan kecil kromosom yang lebih egois.*” Bertentangan dengan ahli embriologi yang memperhatikan bagaimana gen mempengaruhi fenotipe, di sini kita punya perhatian neo-Darwinis terhadap perubahan frekuensi entitas dalam populasi. Entitas itu adalah gen dalam pengertian Williams (Williams belakangan menyebut pengertian itu “*codex*”). Gen bisa dihitung dan frekuensinya adalah ukuran keberhasilan gen tersebut. Salah satu pesan utama buku ini adalah bahwa individu organisme tak punya sifat itu. Suatu organisme punya frekuensi bernilai satu, oleh karena itu tak bisa “berperan sebagai unit seleksi alam”. Bukan dalam pengertian sebagai *replikator*. Bila organisme adalah unit seleksi alam, maka itu dalam pengertian berbeda, sebagai “kendaraan” gen. Ukuran keberhasilannya adalah frekuensi gen-gennya di generasi masa depan, dan jumlah yang hendak dimaksimalkannya adalah apa yang Hamilton definisikan sebagai “kesesuaian inklusif” (*inclusive fitness*).

Suatu gen mencapai keberhasilan dalam jumlah di populasi berkat efek (fenotipik) gen itu terhadap tubuh individu. Gen yang sukses ada di banyak tubuh dalam jangka panjang. Gen itu membantu tubuh-tubuh bertahan hidup cukup lama di lingkungan sampai bisa bereproduksi. Tapi lingkungan bukan hanya berarti lingkungan luar tubuh—pohon, air, pemangsa, dll.—melainkan juga lingkungan dalam tubuh, terutama gen-gen lain yang berbagi tubuh demi tubuh dengan gen egois di sekujur populasi dan dari generasi ke generasi. Oleh karena itu seleksi alam mengunggulkan gen-gen yang bisa bekerja sama dengan gen-gen lain di populasi yang berbiak. Gen memang “egois” dalam arti yang diusung di buku ini. Gen juga *bekerja sama* dengan gen lain yang berbagi tubuh dengannya, bukan hanya satu tubuh, melainkan banyak tubuh yang dihasilkan kumpulan gen spesies. Satu populasi bereproduksi seksual adalah kartel gen-gen yang saling cocok dan bekerja sama: bekerja sama hari ini karena mereka bertahan dengan bekerja sama selama banyak generasi dan banyak tubuh sejak zaman leluhur yang telah lalu. Yang penting dipahami (banyak yang salah paham!) bahwa kerja sama diunggulkan bukan karena sekelompok gen menjalani seleksi alam sebagai satu kesatuan, melainkan karena gen-gen individual diseleksi secara terpisah dengan latar gen-gen lain yang mungkin berada di tubuh yang sama, dan itu berarti gen-gen lain di lumbung gen spesies.

Lambung gen yang menjadi sumber sampel gen individu-individu suatu spesies bereproduksi seksual. Gen-gen spesies itu (tapi bukan gen-gen spesies lain) terus-menerus saling bertemu—dan bekerja sama—dalam serangkaian tubuh.

Kita masih belum benar-benar mengerti apa yang mendorong asal-usul reproduksi seksual. Tapi satu konsekuensi reproduksi seksual adalah kemunculan *spesies* sebagai habitat kartel-kartel gen yang saling cocok dan bekerja sama. Seperti dijelaskan di bab “Pencapaian Panjang Gen”, kunci kerja sama adalah bahwa di tiap generasi, semua gen dalam satu tubuh berbagi jalan keluar “leher botol” yang sama ke masa depan: sperma atau sel telur yang mereka pakai untuk berlayar ke generasi berikutnya. *The Cooperative Gene* kiranya juga pantas menjadi judul buku ini, tanpa isinya harus berubah sedikit pun. Saya duga ada banyak kritik salah sasaran yang bakal bisa dihindari.

Judul lain yang bagus kiranya *The Immortal Gene*. Selain lebih puitis daripada “egois”, “*immortal*” (“abadi”) menangkap satu bagian penting argumen buku. Ketelitian tinggi penyalinan DNA—mutasi itu jarang—amat penting bagi evolusi melalui seleksi alam. Ketelitian tinggi berarti gen, dalam bentuk salinan informasi yang persis, bisa bertahan selama jutaan tahun. Gen-gen sukses, tentunya. Gen-gen yang tak sukses tentu tak bertahan. Perbedaannya tak bakal besar bila potensi umur sepotong informasi genetis itu pendek. Cara lain memandangnya: tiap individu makhluk hidup telah dibangun pada masa embrio oleh gen-gen yang bisa menelusuri silsilah melalui banyak sekali generasi, di banyak sekali individu. Hewan hidup telah mewarisi gen-gen yang membantu banyak leluhurnya bertahan hidup. Itulah mengapa hewan hidup punya apa-apa yang dibutuhkan untuk bertahan hidup—dan bereproduksi. Rinciannya berbeda dari spesies ke spesies—pemangsa atau mangsa, parasit atau inang, hidup di air atau darat, di bawah tanah atau di puncak hutan—tapi aturan umumnya sama.

Satu pokok utama dalam buku ini dikembangkan oleh teman saya yang hebat, Bill Hamilton; saya masih berduka atas kematian dia. Hewan diperkirakan bukan hanya mengurus anaknya sendiri, melainkan juga kerabat genetisnya. Cara sederhana menyatakannya, yang saya sukai, adalah “Aturan Hamilton” (*Hamilton’s Rule*): suatu gen altruisme akan menyebar apabila biaya bagi si pelaku tindak altruisme,  $C$ , lebih kecil daripada nilainya,  $B$ , bagi penerima tindak altruisme, dikurangi koefisien kekerabatan,  $r$ , antara keduanya.  $r$  adalah proporsi antara 0 dan 1. Nilainya 1 untuk kembar identik; 0,5 untuk anak dan saudara

kandung; 0,25 untuk cucu, saudara tiri, dan keponakan; 0,125 untuk sepupu derajat pertama. Tapi kapan nilainya nol? Apa arti nol di skala itu? Lebih sukar mengatakannya, tapi penting dan tidak sepenuhnya dijelaskan di edisi pertama *The Selfish Gene*. Nol *tidak* berarti dua individu tidak berbagi satu pun gen yang sama. Semua manusia berbagi 99 persen gen, punya kesamaan gen 90 persen lebih dengan tikus, dan tiga perempat dari seluruh gen kita sama dengan yang dimiliki ikan. Persentase besar itu membingungkan banyak orang sehingga salah paham mengenai seleksi kerabat, termasuk beberapa ilmuwan terkemuka. Tapi bukan angka-angka itu yang dimaksudkan dengan  $r$ . Sementara  $r$  bernilai 0,5 untuk saudara kandung saya (misalnya), nilainya nol untuk *sembarang anggota populasi latar yang barangkali bersaing dengan saya*. Untuk keperluan berteori mengenai evolusi altruisme,  $r$  antar sepupu derajat pertama hanya 0,125 ketika dibandingkan populasi latar rujukan ( $r = 0$ ), yaitu sisa populasi yang berpotensi menjadi sasaran tindak altruisme: pesaing dalam perebutan makanan dan ruang, sesama pejalan menempuh masa di lingkungan spesies. Nilai 0,5 (0,125, dan lain-lain) merujuk ke kekerabatan *tambahan di atas* populasi latar, yang kekerabatannya dengan individu rujukan mendekati nol.

Gen dalam pengertian Williams adalah sesuatu yang bisa dihitung dari generasi ke generasi, dan tak penting apa hakikat molekulernya; misalnya, tak penting kalau gen dipecah menjadi serangkaian “ekson” (yang diekspresikan) disela “intron” (diabaikan mekanisme translasi) yang sebagian besarnya tak aktif. Genomika molekuler adalah bidang menarik, tapi tidak banyak bersinggungan dengan “sudut pandang gen” atas evolusi yang menjadi tema sentral buku ini. Dengan kata lain, *The Selfish Gene* bisa menjadi penjelasan valid atas kehidupan di planet lain, bahkan bila gen-gen di planet lain tak ada hubungannya dengan DNA. Meski demikian, ada cara-cara rincian genetika molekuler modern, studi detail DNA, bisa disertakan dalam sudut pandang gen, dan ternyata mendukung pandangan atas kehidupan itu, bukan menyangkalnya. Saya akan bahas lagi itu sesudah apa yang boleh jadi tampak seperti perubahan subjek secara radikal, dimulai satu pertanyaan spesifik yang jelas bisa mewakili banyak pertanyaan serupa.

Seberapa dekat kekerabatan Anda dengan Ratu Elizabeth II? Kalau saya sendiri, saya tahu saya bersepupu derajat 15 dengan beliau. Leluhur bersama kami ialah Richard Plantagenet, Duke of York ke-3 (1412–1460). Salah seorang putra Richard ialah Raja Edward IV, yang garis



keturunannya menyambung ke Ratu Elizabeth. Putra lainnya ialah George, Duke of Clarence, leluhur saya (konon dia mati ditenggelamkan dalam tong anggur Malmsey). Boleh jadi Anda belum tahu, tapi Anda sendiri mungkin lebih dekat kekerabatannya dengan Ratu daripada sepupu derajat 15 atau saya atau tukang pos. Ada banyak sekali cara menjadi sepupu jauh seseorang, dan kita semua saling berkerabat dengan banyak cara. Saya tahu saya bersepupu derajat 12 dengan istri saya (leluhur bersama kami George Hastings, Earl of Huntingdon ke-1, 1488–1544). Tapi besar kemungkinan saya bersepupu lebih dekat dengan dia dalam berbagai cara yang tak diketahui (aneka jalur melalui garis keturunan masing-masing) dan pasti saya juga bersepupu lebih jauh dengan dia dalam banyak cara lain. Kita semua begitu. Anda dan Ratu Elizabeth bisa jadi sekaligus bersepupu derajat 9 dan derajat 20 dan derajat 30. Kita semua, di manapun kita berada di dunia, bukan hanya saling bersepupu. Kita bersepupu dalam ratusan cara. Itu cara lain mengatakan bahwa kita semua anggota populasi latar dengan nilai  $r$ , koefisien kekerabatan, mendekati nol. Saya dapat menghitung  $r$  antara saya dan Ratu Elizabeth menggunakan satu jalur yang catatannya jelas, tapi kiranya nilai itu bakal sangat dekat dengan nol sehingga tak berpengaruh.

Alasan adanya segala persepupuan berlipat ganda itu adalah seks. Kita punya dua orangtua, empat kakek-nenek, delapan buyut, dan seterusnya, sampai berjumlah tak terhingga. Jika Anda terus melipatduakan sampai zaman William Sang Penakluk, maka jumlah leluhur Anda (juga leluhur saya, Ratu, dan tukang pos) kiranya mencapai minimal satu miliar, melebihi populasi dunia pada zaman itu. Perhitungan itu saja sudah membuktikan bahwa dari manapun Anda berasal, kita berbagi banyak leluhur bersama (kita semua, jika mundur cukup jauh) dan bersepupu dalam berbagai cara.

Segala kompleksitas itu hilang bila kita melihat persepupuan dari sudut pandang gen (sudut pandang yang diusung dengan berbagai cara sepanjang buku ini), bukan dari sudut pandang individu organisme. Berhenti menanyakan: Berapa derajat persepupuan saya dengan istri (atau tukang pos, atau Ratu Elizabeth)? Sebaliknya, ajukan pertanyaan dari sudut pandang gen, misalnya gen mata biru saya: Apa hubungan gen mata biru saya dengan gen mata biru tukang pos? Polimorfisme seperti golongan darah ABO ada sampai jauh ke belakang dalam sejarah, dan juga ditemukan di kera lain, bahkan di monyet. Gen A di manusia melihat gen padanannya di simpanse sebagai sepupu yang lebih dekat

ketimbang gen B di manusia. Sementara dalam hal gen SRY di kromosom Y, yang menentukan kelamin jantan, gen SRY saya “memandang” gen SRY kangguru sebagai sepupu dekatnya.

Atau kita bisa memandang kekerabatan dari sudut pandang mitokondria. Mitokondria adalah badan-badan kecil dalam sel kita, yang vital bagi kehidupan. Mitokondria bereproduksi secara aseksual dan masih memiliki sisa-sisa genom sendiri (mitokondria keturunan bakteri yang hidup bebas). Berdasarkan definisi Williams, genom mitokondria bisa dianggap “gen” tunggal. Kita hanya mendapat mitokondria dari ibu. Jadi bila kita mau bertanya seberapa dekat kekerabatan mitokondria Anda dengan mitokondria Ratu Elizabeth, maka hanya ada satu jawaban. Boleh jadi kita tak tahu apa jawabannya, tapi kita tahu bahwa mitokondria Ratu dan mitokondria Anda bersepupu dalam satu cara saja, bukan ratusan cara seperti kalau dari sudut pandang tubuh secara keseluruhan. Telusuri garis keturunan Anda ke belakang, tapi hanya selalu melalui garis ibu, dan Anda pun mengikuti satu jalur sempit (mitokondria), bukan jalur bercabang “silsilah organisme utuh”. Lakukan yang sama untuk Ratu, menelusuri garis keturunan jalur ibu dari generasi ke generasi. Cepat atau lambat kedua jalur akan bertemu, dan dengan menghitung jumlah generasi antara kedua jalur, Anda bisa dengan mudah menghitung derajat persepupuan mitokondrial dengan Ratu Elizabeth.

Yang bisa Anda lakukan dengan mitokondria pada prinsipnya bisa Anda lakukan untuk sembarang gen, dan itu menggambarkan perbedaan sudut pandang gen dengan sudut pandang organisme. Dari sudut pandang organisme utuh Anda punya dua orangtua, empat kakek-nenek, delapan buyut, dan seterusnya. Tapi seperti mitokondria, tiap gen hanya punya satu induk, satu nenek, satu buyut, dan seterusnya. Saya punya satu gen mata biru dan Ratu Elizabeth punya dua. Pada prinsipnya kita dapat menelusuri dari generasi ke generasi dan menemukan persepupuan antara gen mata biru saya dan masing-masing gen mata biru Ratu. Leluhur bersama gen-gen kami disebut “titik koalesensi” (*coalescence point*). Analisis koalesensi telah menjadi cabang genetika yang berkembang pesat dan sangat menarik. Bisakah Anda melihat betapa menyenangkan analisis koalesensi bagi “sudut pandang gen” yang diusung keseluruhan buku ini? Kita sudah tak berbicara mengenai altruisme lagi. Sudut pandang gen menunjukkan kekuatannya di ranah lain, dalam kasus ini menelusuri silsilah.

Kita bahkan bisa menyelidiki titik koalesensi antara dua alel di satu tubuh individu. Pangeran Charles bermata biru dan kita bisa anggap dia punya sepasang alel mata biru yang berseberangan di Kromosom 15. Sedekat apa kekerabatan antara dua gen mata biru Pangeran Charles, satu dari ayahnya, satu dari ibunya? Dalam kasus itu kita tahu satu kemungkinan jawaban, hanya karena silsilah keluarga kerajaan didokumentasikan dengan baik, tak seperti sebagian besar silsilah orang biasa. Ratu Victoria bermata biru, dan Pangeran Charles merupakan keturunan Ratu Victoria lewat dua jalur: melalui Raja Edward VII di jalur ibu, dan Putri Alice dari Hesse di jalur ayah. Ada peluang 50 persen salah satu gen mata biru Victoria membuat dua salinan, satu diwariskan ke putranya Edward VII, satu lagi diterima putrinya Alice. Salinan gen saudara kandung itu bisa diwariskan antargenerasi ke Ratu Elizabeth II di satu jalur dan Pangeran Philip di jalur lain, lalu bertemu kembali di Pangeran Charles. Kiranya itu berarti titik “koalesensi” dua gen Charles adalah Victoria. Kita tidak tahu—tidak bisa tahu—apakah itu yang benar-benar terjadi kepada gen-gen mata biru Charles. Tapi menurut statistik, banyak pasangan gen Charles yang pasti berkoalesensi di Victoria. Begitu juga dengan pasangan gen Anda dan pasangan gen saya. Walau kita mungkin tidak punya catatan silsilah seperti Pangeran Charles, sembarang pasangan gen Anda pada prinsipnya dapat memandang leluhur bersama sebagai titik koalesensi di mana mereka berpisah dari gen induk yang sama.

Nah, berikut ini ada sesuatu yang menarik. Walau saya tak bisa memastikan di mana tepatnya titik koalesensi sembarang pasangan alelik gen saya, para ahli genetika pada prinsipnya bisa meneliti semua pasangan gen di sembarang individu, dan dengan mempertimbangkan segala kemungkinan jalur masa lalu (sebenarnya tak semua karena terlalu banyak, tapi sampel yang memenuhi syarat statisika), menemukan pola koalesensi di seluruh genom. Heng Li dan Richard Durbin dari Sanger Institute di Cambridge menyadari sesuatu yang luar biasa: pola koalesensi di antara pasangan-pasangan gen dalam genom satu individu memberi kita cukup banyak informasi untuk merekonstruksi rincian demografis mengenai saat-saat yang bisa dicari tahu waktunya dalam masa prasejarah suatu spesies secara keseluruhan.

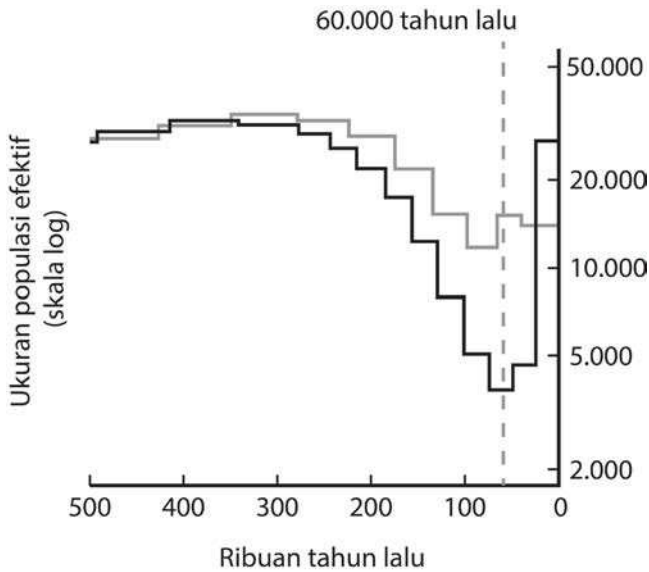
Dalam diskusi koalesensi pasangan gen, satu dari ayah dan satu dari ibu, kata “gen” berarti sesuatu yang lebih cair daripada yang biasa digunakan ahli biologi molekuler. Bahkan bisa dikatakan bahwa para ahli genetika koalesensi kembali ke sesuatu seperti “potongan kromosom

besar agak egois dan potongan kromosom kecil yang lebih egois” versi saya. Analisis koalesensi mempelajari potongan-potongan DNA yang boleh jadi lebih besar atau malah lebih kecil daripada gen sebagaimana dimengerti ahli biologi molekuler, yang telah memisah dari leluhur bersama beberapa generasi lalu.

Ketika suatu gen (dalam pengertian itu) menghasilkan dua salinan dirinya yang diwariskan ke dua keturunan, maka keturunan kedua salinan itu boleh jadi menjadi berbeda seiring waktu karena mutasi. Boleh jadi perubahannya “tak tertangkap radar” karena tidak tampil sebagai perbedaan fenotipik. Perbedaan karena mutasi sebanding dengan panjangnya waktu yang telah berlalu sesudah pemisahan, suatu fakta yang dimanfaatkan ahli biologi dalam apa yang disebut “jam molekuler”. Pasangan-pasangan gen yang kekerabatannya diukur tidak mesti punya efek fenotipik sama. Saya punya satu gen mata biru dari ayah saya, berpasangan dengan satu gen mata coklat dari ibu saya. Walau berbeda, gen-gen itu pun mesti punya koalesensi di suatu titik pada masa lalu: saat ketika satu gen di leluhur bersama kedua orangtua saya menghasilkan satu salinan untuk satu anak dan salinan lain untuk anak lain. Koalesensi itu (tak seperti dua salinan gen mata biru Victoria) terjadi lebih jauh pada masa lalu, dan pasangan gen itu sudah mengalami keterpisahan panjang sehingga banyak berbeda, dan bukan hanya di perbedaan warna mata yang disebabkan.

Saya sudah bilang bahwa pola koalesensi di genom satu individu bisa digunakan untuk merekonstruksi rincian prasejarah demografi. Genom sembarang individu bisa melakukan itu. Ternyata saya adalah satu orang yang seluruh genomnya sudah pernah dibaca tuntas. Itu dulu untuk satu program televisi berjudul *Sex, Death and the Meaning of Life* yang saya sajikan di Channel Four pada 2012. Yan Wong, yang bersama saya menulis *The Ancestor's Tale* dan mengajar saya segalanya mengenai teori koalesensi dan banyak lagi, memanfaatkan data itu dan melakukan perhitungan gaya Li/Durbin menggunakan genom saya saja untuk membuat berbagai kesimpulan mengenai sejarah manusia. Dia menemukan banyak koalesensi sekitar 60.000 tahun lalu. Itu memberi kesan bahwa populasi berbiak yang mencakup para leluhur saya itu kecil pada 60.000 tahun lalu. Hanya ada sedikit orang, jadi peluang sepasang gen modern mengalami koalesensi di leluhur yang sama pada waktu itu tinggi. Ada lebih sedikit koalesensi 300.000 tahun lalu, memberi kesan bahwa ukuran populasi efektif lebih besar. Angka-angka itu bisa diolah menjadi grafik ukuran populasi efektif terhadap waktu.

Berikut pola yang dia temukan, dan polanya sama seperti yang bakal diperkirakan para penemu tekniknya dari sembarang genom Eropa.



Dari R. Dawkins & Y. Wong (2006), *The Ancestor's Tale*, ed. ke-2. Gambar dari Y. Wong.

Garis gelap menunjukkan perkiraan ukuran populasi efektif pada berbagai waktu dalam sejarah berdasarkan genom saya (koalesensi antara gen-gen dari ayah dan ibu saya). Ditunjukkan bahwa ukuran populasi efektif leluhur saya merosot sekitar 60.000 tahun lalu. Garis terang menunjukkan pola padanannya yang dibuat berdasarkan genom seorang laki-laki Nigeria. Juga ada penurunan populasi sekitar waktu yang sama, tapi tidak sedramatis itu. Barangkali bencana apapun yang menyebabkannya lebih parah di Eurasia ketimbang di Afrika.

Yan kebetulan pernah jadi mahasiswa S1 saya di New College, Oxford, sebelum saya mulai belajar lebih banyak dari dia dibanding sebaliknya. Lalu dia menjadi mahasiswa pascasarjana bimbingan Alan Grafen, yang saya juga dulu ajar sewaktu masih mahasiswa S1, lalu menjadi mahasiswa pascasarjana bimbingan saya, dan sekarang saya sebut sebagai mentor intelektual saya. Maka Yan murid sekaligus cucu murid saya—kiasan memetika menarik untuk perkara yang tadi saya sebut, yaitu kita semua berkerabat dalam banyak cara—walau arah pewarisan budaya lebih rumit daripada perumusan sederhana ini.

Sebagai ringkasan, sudut pandang gen atas kehidupan, tema sentral buku ini, bukan hanya menerangkan evolusi altruisme dan keegoisan, sebagaimana dijelaskan rinci di edisi-edisi terdahulu. Sudut pandang itu juga menerangkan masa lalu yang jauh, dengan cara-cara yang saya belum ketahui ketika pertama kali menulis *The Selfish Gene* dan dijelaskan lebih lengkap di bagian-bagian terkait (sebagian besarnya ditulis Yan) di edisi kedua (2016) *The Ancestor's Tale*. Saking kuatnya sudut pandang gen, genom satu individu saja sudah cukup untuk membuat kesimpulan-kesimpulan yang rinci secara kuantitatif mengenai demografi historis. Apa lagi yang bisa dilakukannya? Sebagaimana ditunjukkan perbandingan dengan genom orang Nigeria, analisis individu dari berbagai bagian dunia pada masa depan dapat memberi dimensi geografis terhadap sinyal-sinyal demografi dari masa lalu.

Mungkinkah sudut pandang gen menembus masa lalu nan jauh dengan cara-cara lain? Beberapa buku saya telah mengembangkan gagasan yang saya sebut “Kitab Kematian Genetis” (*Genetic Book of the Dead*). Lumbung gen satu spesies adalah kartel gen yang saling dukung, yang telah bertahan hidup di lingkungan tertentu pada masa lalu yang jauh maupun dekat. Itu membuat lumbung gen menjadi cerminan lingkungan tersebut. Seorang ahli genetika yang cukup berpengetahuan seharusnya bisa membaca lingkungan tempat leluhur suatu hewan hidup dari genom hewan tersebut. Pada prinsipnya, DNA tikus mondok *Talpa europaea* seharusnya mahir menjelajahi dunia bawah tanah yang lembab, gelap, berbau cacing, serasah, dan tempayak. DNA unta berpunuk satu, *Camelus dromedarius*, apabila dibaca bakal menunjukkan deskripsi tersandi gurun kuno, badai pasir, bukit pasir, dan rasa haus. DNA *Tursiops truncatus*, lumba-lumba hidung botol, menyebutkan “laut terbuka, kejar ikan, hindari paus pembunuh” dalam bahasa yang suatu hari kelak mungkin kita terjemahkan. Tapi DNA lumba-lumba yang sama juga berisi paragraf-paragraf mengenai dunia lebih purba tempat gen-gen itu pernah hidup: di darat ketika para leluhur berhasil lolos dari *Tyrannosaurus* dan *Allosaurus* cukup lama sampai sempat berbiak. Lalu sebelumnya lagi, ada bagian-bagian DNA yang pasti menyebutkan kisah upaya bertahan hidup yang lebih tua, kembali di laut, ketika para leluhur berwujud ikan yang dikejar hiu dan bahkan eurypterid (kalajengking laut raksasa). Riset aktif atas “Kitab Kematian Genetis” terletak pada masa depan. Akankah mewarnai epilog edisi ulang tahun ke-50 *The Selfish Gene*?

# DAFTAR PUSTAKA

1. ALEXANDER, R.D. (1961) Aggressiveness, territoriality, and sexual behavior in field crickets. *Behaviour* 17, 130-223.
2. ALEXANDER, R.D. (1974) The evolution of social behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics* 5, 325—83.
3. ALEXANDER, R.D. (1980) *Darwinism and Human Affairs*. London: Pitman.
4. ALEXANDER, R.D. (1987) *The Biology of Moral Systems*. New York: Aldine de Gruyter.
5. ALEXANDER, R.D. & SHERMAN, P.W. (1977) Local mate competition and parental investment in social insects. *Science* 96, 494-500.
6. ALLEE, W. C. (1938) *The Social Life of Animals*. London: Heinemann.
7. ALTMANN, S.A. (1979) Altruistic behaviour: the fallacy of kin deployment. *Animal Behaviour* 27, 958-9.
8. ALVAREZ, F., DE REYNA, A., & SEGURA, H. (1976) Experimental brood-parasitism of the magpie (*Pica pica*). *Animal Behaviour* 24, 907-16.
9. ANON. (1989) Hormones and brain structure explain behaviour. *New Scientist* 121 (1649), 35.
10. AOKI, S. (1987) Evolution of sterile soldiers in aphids. Dalam *Animal Societies: Theories and facts* (ed. Y. Ito, J.L. Brown, & J. Kikkawa). Tokyo: Japan Scientific Societies Press, hlm. 53-65.

11. ARDREY, R. (1970) *The Social Contract*. London: Collins.
12. AXELROD, R. (1984) *The Evolution of Cooperation*. New York: Basic Books.
13. AXELROD, R. & HAMILTON, W.D. (1981) The evolution of cooperation. *Science* 211, 1390-6.
14. BALDWIN, B.A. & MEESE, G.B. (1979) Social behaviour in pigs studied by means of operant conditioning. *Animal Behaviour* 27, 947-57.
15. BARTZ, S.H. (1979) Evolution of eusociality in termites. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* 76 (11), 5764-8.
16. BASTOCK, M. (1967) *Courtship: A Zoological Study*. London: Heinemann.
17. BATESON, P. (1983) Optimal outbreeding. Dalam *Mate Choice* (ed. P. Bateson). Cambridge: Cambridge University Press, hlm. 257-77.
18. BELL, G. (1982) *The Masterpiece of Nature*. London: Groom Helm.
19. BERTRAM, B.C.R. (1976) Kin selection in lions and in evolution. Dalam *Growing Points in Ethology* (ed. P.P.G. Bateson & R.A. Hinde). Cambridge: Cambridge University Press, hlm. 281-301.
20. BONNER, J.T. (1980) *The Evolution of Culture in Animals*. Princeton: Princeton University Press.
21. BOYD, R. & LORBERBAUM, J.P. (1987) No pure strategy is evolutionarily stable in the repeated Prisoner's Dilemma game. *Nature* 327, 58-9.
22. BRETT, R.A. (1986) The ecology and behaviour of the naked mole rat (*Heterocephalus glaher*). Tesis Ph.D., University of London.
23. BROADBENT, D.E. (1961) *Behaviour*. London: Eyre and Spottiswoode.
24. BROCKMANN, H.J. & DAWKINS, R. (1979) Joint nesting in a digger wasp as an evolutionarily stable preadaptation to social life. *Behaviour* 71, 203-45.
25. BROCKMANN, H.J., GRAFEN, A., & DAWKINS, R. (1979) Evolutionarily stable nesting strategy in a digger wasp. *Journal of Theoretical Biology* 77, 473-9.
26. BROOKE, M. DE L. & DAVIES, N.B. (1988) Egg mimicry by cuckoos *Cuculus canorus* in relation to discrimination by hosts. *Nature* 335, 630-2.
27. BURGESS, J.W. (1976) Social spiders. *Scientific American* 234 (3), 101-6.
28. BURK, T.E. (1980) An analysis of social behaviour in crickets. Tesis D.Phil., University of Oxford.
29. CAIRNS-SMITH, A.G. (1971) *The Life Puzzle*. Edinburgh: Oliver and Boyd.
30. CAIRNS-SMITH, A.G. (1982) *Genetic Takeover*. Cambridge: Cambridge University Press.
31. CAIRNS-SMITH, A.G. (1985) *Seven Clues to the Origin of Life*. Cambridge: Cambridge University Press.



32. CAVALLI-SFORZA, L.L. (1971) Similarities and dissimilarities of sociocultural and biological evolution. Dalam *Mathematics in the Archaeological and Historical Sciences* (ed. F.R. Hodson, D.G. Kendall, & P. Tautu). Edinburgh: Edinburgh University Press, hlm. 535-41.
33. CAVALLI-SFORZA, L.L. & FELDMAN, M.W. (1981) *Cultural Transmission and Evolution: A Quantitative Approach*. Princeton: Princeton University Press.
34. CHARNOV, E.L. (1978) Evolution of eusocial behavior: offspring choice or parental parasitism? *Journal of Theoretical Biology* 75, 451-65.
35. CHARNOV, E.L. & KREBS, J.R. (1975) The evolution of alarm calls: altruism or manipulation? *American Naturalist* 109, 107-12.
36. CHERFAS, J. & GRIBBIN, J. (1985) *The Redundant Male*. London: Bodley Head.
37. CLOAK, F.T. (1975) Is a cultural ethology possible? *Human Ecology* 3, 161-82.
38. CROW, J.F. (1979) Genes that violate Mendel's rules. *Scientific American* 240 (2), 104-13.
39. CULLEN, J.M. (1972) Some principles of animal communication. Dalam *Non-verbal Communication* (ed. R.A. Hinde). Cambridge: Cambridge University Press, hlm. 101-22.
40. DALY, M. & WILSON, M. (1982) *Sex, Evolution and Behavior*. 2nd edition. Boston: Willard Grant.
41. DARWIN, C.R. (1859) *The Origin of Species*. London: John Murray.
42. DAVIES, N.B. (1978) Territorial defence in the speckled wood butterfly (*Pararge aegeria*): the resident always wins. *Animal Behaviour* 26, 138-47.
43. DAWKINS, M.S. (1986) *Unravelling Animal Behaviour*. Harlow: Longman.
44. DAWKINS, R. (1979) In defence of selfish genes. *Philosophy* 56, 556-73.
45. DAWKINS, R. (1979) Twelve misunderstandings of kin selection. *Zeitschrift fur Tierpsychologie* 51, 184-200.
46. DAWKINS, R. (1980) Good strategy or evolutionarily stable strategy? Dalam *Sociobiology: Beyond Nature/Nurture* (ed. G.W. Barlow & J. Silverberg). Boulder, Colorado: Westview Press, hlm. 331-67.
47. DAWKINS, R. (1982) *The Extended Phenotype*. Oxford: W. H. Freeman.
48. DAWKINS, R. (1982) Replicators and vehicles. Dalam *Current Problems in Sociobiology* (ed. King's College Sociobiology Group). Cambridge: Cambridge University Press, hlm. 45-64.

49. DAWKINS, R. (1983) Universal Darwinism. *Dalam Evolution from Molecules to Men* (ed. D.S. Bendall). Cambridge: Cambridge University Press, hlm. 403-25.
50. DAWKINS, R. (1986) *The Blind Watchmaker*. Harlow: Longman.
51. DAWKINS, R. (1986) Sociobiology: the new storm in a teacup. *Dalam Science and Beyond* (ed. S. Rose & L. Appignanesi). Oxford: Basil Blackwell. hlm. 61-78.
52. DAWKINS, R. (1989) The evolution of evolvability. *Dalam Artificial Life* (ed. C. Langton). Santa Fe: Addison-Wesley. hlm. 201-20.
53. DAWKINS, R. (1993) Worlds in microcosm. *Dalam Man, Environment and God* (ed. N. Spurway). Oxford: Basil Blackwell.
54. DAWKINS, R. & CARLISLE, T.R. (1976) Parental investment, mate desertion and a fallacy. *Nature* 262, 131-2.
55. DAWKINS, R. & KREBS, J.R. (1978) Animal signals: information or manipulation? *Dalam Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (ed. J.R. Krebs & N.B. Davies). Oxford: Blackwell Scientific Publications, hlm. 282-309.
56. DAWKINS, R. & KREBS, J.R. (1979) Arms races between and within species. *Proc. Roy. Soc. Lond. B.* 205, 489-511.
57. DE VRIES, P.J. (1988) The larval ant-organs of *Thisbeirenea* (Lepidoptera: Riodinidae) and their effects upon attending ants. *Zoological Journal of the Linnean Society* 94, 379-93.
58. DELIUS, J.D. (1986) Of mind memes and brain bugs: a natural history of culture. *Dalam The Nature of Culture* (ed. W.A. Koch). Bochum: Studienlag Brockmeyer.
59. DENNETT, D.C. (1989) The evolution of consciousness. *Dalam Reality Club 3* (ed. J. Brockman). New York: Lynx Publications.
60. DEWSBURY, D.A. (1982) Ejaculate cost and male choice. *American Naturalist* 119, 601-10.
61. DIXSON, A.F. (1987) Baculum length and copulatory behavior in primates. *American Journal of Primatology* 13, 51-60.
62. DOBZHANSKY, T. (1962) *Mankind Evolving*. New Haven: Yale University Press.
63. DOOLITTLE, W.F. & SAPIENZA, C. (1980) Selfish genes, the phenotype paradigm and genome evolution. *Nature* 284, 601-3.
64. EHRLICH, P.R., EHRLICH, A.H., & HOLDREN, J.P. (1973) *Human Ecology*. San Francisco: Freeman.
65. EIBL-EIBESFELDT, I. (1971) *Love and Hate*. London: Methuen.

66. EIGEN, M., GARDINER, W., SCHUSTER, P., & WINKLEROSWATITSCH, R. (1981) The origin of genetic information. *Scientific American* 244 (4), 88-118.
67. ELDREDGE, N. & GOULD, S.J. (1972) Punctuated equilibrium: an alternative to phyletic gradualism. Dalam *Models in Paleobiology* (ed. J.M. Schopf). San Francisco: Freeman Cooper, hlm. 82-115.
68. FISCHER, E.A. (1980) The relationship between mating system and simultaneous hermaphroditism in the coral reef fish, *Hypoplectrus nigricans* (Semnidae). *Animal Behaviour* 28, 620-33.
69. FISHER, R.A. (1930) *The Genetical Theory of Natural Selection*. Oxford: Clarendon Press.
70. FLETCHER, D.J.C. & MICHENER, C.D. (1987) *Kin Recognition in Humans*. New York: Wiley.
71. FOX, R. (1980) *The Red Lamp of Incest*. London: Hutchinson.
72. GALE, J.S. & EAVES, L.J. (1975) Logic of animal conflict. *Nature* 254, 463-4.
73. GAMLIN, L. (1987) Rodents join the commune. *New Scientist* 115 (1571), 40-7.
74. GARDNER, B.T. & GARDNER, R.A. (1971) Two-way communication with an infant chimpanzee. Dalam *Behavior of Non-human Primates* 4 (ed. A.M. Schrier & F. Stollnitz). New York: Academic Press, hlm. 117-84.
75. GHISELIN, M.T. (1974) *The Economy of Nature and the Evolution of Sex*. Berkeley: University of California Press.
76. GOULD, S.J. (1980) *The Panda's Thumb*. New York: W. W. Norton.
77. GOULD, S.J. (1983) *Hen's Teeth and Horse's Toes*. New York: W. W. Norton.
78. GRAFEN, A. (1984) Natural selection, kin selection and group selection. Dalam *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (ed. J.R. Krebs & N.B. Davies). Oxford: Blackwell Scientific Publications, hlm. 62-84.
79. GRAFEN, A. (1985) A geometric view of relatedness. Dalam *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* (ed. R. Dawkins & M. Ridley), 2, hlm. 28-89.
80. GRAFEN, A. (1990). Sexual selection unhandicapped by the Fisher process. *Journal of Theoretical Biology* 144, 473-516.
81. GRAFEN, A. & SIBLY, R.M. (1978) A model of mate desertion. *Animal Behaviour* 26, 645-52.
82. HALDANE, J.B.S. (1955) Population genetics. *New Biology* 18, 34-51.
83. HAMILTON, W.D. (1964) The genetical evolution of social behaviour (I & II). *Journal of Theoretical Biology* 7, 1-16; 17-52.

84. HAMILTON, W.D. (1966) The moulding of senescence by natural selection. *Journal of Theoretical Biology* 12, 12-45.
85. HAMILTON, W.D. (1967) Extraordinary sex ratios. *Science* 156, 477-88.
86. HAMILTON, W.D. (1971) Geometry for the selfish herd. *Journal of Theoretical Biology* 31, 295-311.
87. HAMILTON, W.D. (1972) Altruism and related phenomena, mainly in social insects. *Annual Review of Ecology and Systematics* 3, 193-232.
88. HAMILTON, W.D. (1975) Gamblers since life began: barnacles, aphids, elms. *Quarterly Review of Biology* 50, 175-80.
89. HAMILTON, W.D. (1980) Sex versus non-sex versus parasite. *Oikos* 35, 282-90.
90. HAMILTON, W.D. and ZUK, M. (1982) Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? *Science* 218, 384-7.
91. HAMPE, M. & MORGAN, S.R. (1987) Two consequences of Richard Dawkins' view of genes and organisms. *Studies in the History and Philosophy of Science* 19, 119-38.
92. HANSELL, M.H. (1984) *Animal Architecture and Building Behaviour*. Harlow: Longman.
93. HARDIN, G. (1978) Nice guys finish last. Dalam *Sociobiology and Human Nature* (ed. M.S. Gregory, A. Silvers & D. Sutch). San Francisco: Jossey Bass. hlm. 183-94.
94. HENSON, H.K. (1985) Memes, L5 and the religion of the space colonies. *L5 News*, September 1985, hlm. 5-8.
95. HINDE, R.A. (1974) *Biological Bases of Human Social Behaviour*. New York: McGraw-Hill.
96. HOYLE, F. & ELLIOT, J. (1962) *A for Andromeda*. London: Souvenir Press.
97. HULL, D.L. (1980) Individuality and selection. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11, 311-32.
98. HULL, D.L. (1981) Units of evolution: a metaphysical essay. Dalam *The Philosophy of Evolution* (ed. U.L. Jensen & R. Harre). Brighton: Harvester, hlm. 23-44.
99. HUMPHREY, N. (1986) *The Inner Eye*. London: Faber and Faber.
100. JARVIS, J.U.M. (1981) Eusociality in a mammal: cooperative breeding in naked mole-rat colonies. *Science* 212, 571-3.
101. JENKINS, P.F. (1978) Cultural transmission of song patterns and dialect development in a free-living bird population. *Animal Behaviour* 26, 50-78.
102. KALMUS, H. (1969) Animal behaviour and theories of games and of language. *Animal Behaviour* 17, 607-17.

103. KREBS, J.R. (1977) The significance of song repertoires—the Beau Geste hypothesis. *Animal Behaviour* 25, 475-8.
104. KREBS, J.R. & DAWKINS, R. (1984) Animal signals: mind-reading and manipulation. Dalam *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (ed. J.R. Krebs & N.B. Davies), 2nd edition. Oxford: Blackwell Scientific Publications, hlm. 380-402.
105. KRUK, H. (1972) *The Spotted Hyena: A Study of Predation and Social Behavior*. Chicago: Chicago University Press.
106. LACK, D. (1954) *The Natural Regulation of Animal Numbers*. Oxford: Clarendon Press.
107. LACK, D. (1966) *Population Studies of Birds*. Oxford: Clarendon Press.
108. LE BOEUF, B.J. (1974) Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American Zoologist* 14, 163-76.
109. LEWIN, B. (1974) *Gene Expression*, volume 2. London: Wiley.
110. LEWONTIN, R.C. (1983) The organism as the subject and object of evolution. *Scientia* 118, 65-82.
111. LIDICKER, W.Z. (1965) Comparative study of density regulation in confined populations of four species of rodents. *Researches on Population Ecology* 7 (27), 57-72.
112. LOMBARDO, M.P. (1985) Mutual restraint in tree swallows: a test of the Tit for Tat model of reciprocity. *Science* 227, 1363—5.
113. LORENZ, K.Z. (1966) *Evolution and Modification of Behavior*. London: Methuen.
114. LORENZ, K.Z. (1966) *On Aggression*. London: Methuen.
115. LURIA, S.E. (1973) *Life—the Unfinished Experiment*. London: Souvenir Press.
116. MACARTHUR, R.H. (1965) Ecological consequences of natural selection. Dalam *Theoretical and Mathematical Biology* (ed. T.H. Waterman & H.J. Morowitz). New York: Blaisdell. hlm. 388-97.
117. MACKIE, J.L. (1978) The law of the jungle: moral alternatives and principles of evolution. *Philosophy* 53, 455-64. Dicitak ulang dalam *Persons and Values* (ed. J. Mackie & P. Mackie, 1985). Oxford: Oxford University Press, hlm. 120-31.
118. MARGULIS, L. (1981) *Symbiosis in Cell Evolution*. San Francisco: W. H. Freeman.
119. MARLER, P.R. (1959) Developments in the study of animal communication. Dalam *Darwin's Biological Work* (ed. P.R. Bell). Cambridge: Cambridge University Press, hlm. 150-206.

120. MAYNARD SMITH, J. (1972) Game theory and the evolution of fighting. Dalam J. Maynard Smith, *On Evolution*. Edinburgh: Edinburgh University Press, hlm. 8-28.
121. MAYNARD SMITH, J. (1974) The theory of games and the evolution of animal conflict. *Journal of Theoretical Biology* 47, 209-21.
122. MAYNARD SMITH, J. (1976) Group selection. *Quarterly Review of Biology* 51, 277-83.
123. MAYNARD SMITH, J. (1976) Evolution and the theory of games. *American Scientist* 64, 41-5.
124. MAYNARD SMITH, J. (1976) Sexual selection and the handicap principle. *Journal of Theoretical Biology* 57, 239-42.
125. MAYNARD SMITH, J. (1977) Parental investment: a prospective analysis. *Animal Behaviour* 25, 1-9.
126. MAYNARD SMITH, J. (1978) *The Evolution of Sex*. Cambridge: Cambridge University Press.
127. MAYNARD SMITH, J. (1982) *Evolution and the Theory of Games*. Cambridge: Cambridge University Press.
128. MAYNARD SMITH, J. (1988) *Games, Sex and Evolution*. New York: Harvester Wheatsheaf.
129. MAYNARD SMITH, J. (1989) *Evolutionary Genetics*. Oxford: Oxford University Press.
130. MAYNARD SMITH, J. & PARKER, G.A. (1976) The logic of asymmetric contests. *Animal Behaviour* 24, 159-75.
131. MAYNARD SMITH, J. & PRICE, G.R. (1973) The logic of animal conflicts. *Nature* 246, 15-18.
132. MCFARLAND, D.J. (1971) *Feedback Mechanisms in Animal Behaviour*. London: Academic Press.
133. MEAD, M. (1950) *Male and Female*. London: Gollancz.
134. MEDAWAR, P.B. (1952) *An Unsolved Problem in Biology*. London: H.K. Lewis.
135. MEDAWAR, P.B. (1957) *The Uniqueness of the Individual*. London: Methuen.
136. MEDAWAR, P.B. (1961) Review of P. Teilhard de Chardin, *The*
137. *Phenomenon of Man*. Dicitak ulang dalam P.B. Medawar (1982) *Pluto's Republic*. Oxford: Oxford University Press.
138. MICHOD, R.E. & LEVIN, B.R. (1988) *The Evolution of Sex*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer.
139. MIDGLEY, M. (1979) Gene-juggling. *Philosophy* 54, 439-58.

140. MONOD, J. L. (1974) On the molecular theory of evolution. Dalam *Problems of Scientific Revolution* (ed. R. Harre). Oxford: Clarendon Press, hlm. 11-24.
141. MONTAGU, A. (1976) *The Nature of Human Aggression*. New York: Oxford University Press.
142. MORAVEC, H. (1988) *Mind Children*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
143. MORRIS, D. (1957) 'Typical Intensity' and its relation to the problem of ritualization. *Behaviour* 11, 1-21. *Nuffield Biology Teachers Guide IV* (1966) London: Longmans, hlm. 96.
144. ORGEL, L.E. (1973) *The Origins of Life*. London: Chapman and Hall.
145. ORGEL, L.E. & CRICK, F.H.C. (1980) Selfish DNA: the ultimate parasite. *Nature* 284, 604-7.
146. PACKER, C. & PUSEY, A.E. (1982) Cooperation and competition within coalitions of male lions: kin-selection or game theory? *Nature* 296, 740-2.
147. PARKER, G.A. (1984) Evolutionarily stable strategies. Dalam *Behavioural Ecology: An Evolutionary Approach* (eds. J. R. Krebs & N.B. DAVIES), 2nd edition. Oxford: Blackwell Scientific Publications, pp. 62-84.
148. PARKER, G.A., BAKER, R.R., and SMITH, V.G.F. (1972) The origin and evolution of gametic dimorphism and the male-female phenomenon. *Journal of Theoretical Biology* 36, 529-53.
149. PAYNE, R.S. and MCVAY, S. (1971) Songs of humpback whales. *Science* 173, 583-97.
150. POPPER, K. (1974) The rationality of scientific revolutions. Dalam *Problems of Scientific Revolution* (ed. R. Harre). Oxford: Clarendon Press, hlm. 72-101.
151. POPPER, K. (1978) Natural selection and the emergence of mind. *Dialectica* 32, 339-55.
152. RIDLEY, M. (1978) Paternal cure. *Animal Behaviour* 26, 904-32.
153. RIDLEY, M. (1985) *The Problems of Evolution*. Oxford: Oxford University Press.
154. ROSE, S., KAMIN, L.J., & LEWONTIN, R.C. (1984) *Not In Our Genes*. London: Penguin.
155. ROTHENBUHLER, W. C. (1964) Behavior genetics of nest cleaning in honey bees. IV. Responses of  $F_1$  and backcross generations to disease-killed brood. *American Zoologist* 4, 111-23.
156. RYDER, R. (1975) *Victims of Science*. London: Davis-Poynter.
157. SAGAN, L. (1967) On the origin of mitosing cells. *Journal of Theoretical Biology* 14, 225-74.

158. SAHLINS, M. (1977) *The Use and Abuse of Biology*. Ann Arbor: University of Michigan Press.
159. SCHUSTER, P. & SIGMUND, K. (1981) Coyness, philandering and stable strategies. *Animal Behaviour* 29, 186-92.
160. SEGER, J. & HAMILTON, W.D. (1988) Parasites and sex. Dalam *The Evolution of Sex* (ed. R.E. Michod & B.R. Levin). Sunderland, Massachusetts: Sinauer. hlm. 176-93.
161. SEGER, J. & HARVEY, P. (1980) The evolution of the genetical theory of social behaviour. *New Scientist* 87 (1208), 50-1.
162. SHEPPARD, P.M. (1958) *Natural Selection and Heredity*. London: Hutchinson.
163. SIMPSON, G.G. (1966) The biological nature of man. *Science* 152, 472-8.
164. SINGER, P. (1976) *Animal Liberation*. London: Jonathan Cape.
165. SMYTHE, N. (1970) On the existence of 'pursuit invitation' signals in mammals. *American Naturalist* 104, 491-4.
166. STERELNY, K. & KITCHER, P. (1988) The return of the gene. *Journal of Philosophy* 85, 339-61.
167. SYMONS, D. (1979) *The Evolution of Human Sexuality*. New York: Oxford University Press.
168. TINBERGEN, N. (1953) *Social Behaviour in Animals*. London: Methuen.
169. TREISMAN, M. & DAWKINS, R. (1976) The cost of meiosis—is there any? *Journal of Theoretical Biology* 63, 479-84.
170. TRIVERS, R.L. (1971) The evolution of reciprocal altruism. *Quarterly Review of Biology* 46, 35-57.
171. TRIVERS, R.L. (1972) Parental investment and sexual selection. Dalam *Sexual Selection and the Descent of Man* (ed. B. Campbell). Chicago: Aldine. hlm. 136-79.
172. TRIVERS, R.L. (1974) Parent-offspring conflict. *American Zoologist* 14, 249-64.
173. TRIVERS, R.L. (1985) *Social Evolution*. Menlo Park: Benjamin/Cummings.
174. TRIVERS, R.L. & HARE, H. (1976) Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191, 249-63.
175. TURNBULL, C. (1972) *The Mountain People*. London: Jonathan Cape.
176. WASHBURN, S.L. (1978) Human behavior and the behavior of other animals. *American Psychologist* 33, 405-18.
177. WELLS, P.A. (1987) Kin recognition in humans. Dalam *Kin Recognition in Animals* (ed. D.J.C. Fletcher & C.D. Michener). New York: Wiley, hlm. 395-415.
178. WICKLER, W. (1968) *Mimicry*. London: World University Library.



179. WILKINSON, G.S. (1984) Reciprocal food-sharing in the vampire bat. *Nature* 308, 181-4.
180. WILLIAMS, G.C. (1957) Pleiotropy, natural selection, and the evolution of senescence. *Evolution* 11, 398-411.
181. WILLIAMS, G.C. (1966) *Adaptation and Natural Selection*. Princeton: Princeton University Press.
182. WILLIAMS, G.C. (1975) *Sex and Evolution*. Princeton: Princeton University Press.
183. WILLIAMS, G.C. (1985) A defense of reductionism in evolutionary biology. Dalam *Oxford Surveys in Evolutionary Biology* (ed. R. Dawkins & M. Ridley), 2, hlm. 1-27.
184. WILSON, E.O. (1971) *The Insect Societies*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
185. WILSON, E.O. (1975) *Sociobiology: The New Synthesis*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
186. WILSON, E.O. (1978) *On Human Nature*. Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press.
187. WRIGHT, S. (1980) *Genie and organismic selection*. *Evolution* 34, 825-43.
188. WYNNE-EDWARDS, V.C. (1962) *Animal Dispersion in Relation to Social Behaviour*. Edinburgh: Oliver and Boyd.
189. WYNNE-EDWARDS, V.C. (1978) Intrinsic population control: an introduction. Dalam *Population Control by Social Behaviour* (eds. F.J. Ebling & D.M. Stoddart). London: Institute of Biology, hlm. 1-22.
190. WYNNE-EDWARDS, V.C. (1986) *Evolution Through Group Selection*. Oxford: Blackwell Scientific Publications.
191. YOM-TOV, Y. (1980) Intraspecific nest parasitism in birds. *Biological Reviews* 55, 93-108.
192. YOUNG, J.Z. (1975) *The Life of Mammals*. 2nd edition. Oxford: Clarendon Press.
193. ZAHAVI, A. (1975) Mate selection—a selection for a handicap. *Journal of Theoretical Biology* 53, 205-14.
194. ZAHAVI, A. (1977) Reliability in communication systems and the evolution of altruism. Dalam *Evolutionary Ecology* (ed. B. Stonehouse & C.M. Perrins). London: Macmillan. hlm. 253-9.
195. ZAHAVI, A. (1978) Decorative patterns and the evolution of art. *New Scientist* 80 (1125), 182-4.
196. ZAHAVI, A. (1987) The theory of signal selection and some of its implications. Dalam *International Symposium on Biological Evolution*,

*Bari, 9-14 April 1985* (ed. V. P. Delfino). Bari: Adriatici Editrici. hlm. 305-27.

197. ZAHAVI, A. Komunikasi pribadi, dikutip dengan izin.

### **PROGRAM KOMPUTER**

198. DAWKINS, R. (1987) *Blind Watchmaker: an application for the Apple Macintosh computer*. New York & London: W. W. Norton.



Setelah Charles Darwin mengajukan evolusi melalui seleksi sebagai penjelasan keragaman kehidupan, dalam *The Selfish Gene* Richard Dawkins memperluasnya dengan memperkenalkan konsep “gen egois” yang menyatakan evolusi makhluk hidup dapat dijelaskan sebagai upaya gen membela kepentingan pribadi, yaitu bertahan hidup selama mungkin dan menyebar seluas-luasnya, dalam bentuk salinan, melalui bergenerasi-generasi makhluk hidup.

Mengapa di antara hewan ditemukan kerja sama, pengasuhan, bahkan pengorbanan diri? Sepintas itu semua sulit diselaraskan dengan gagasan evolusi sebagai “pertarungan untuk hidup”. Konsep gen egois hadir untuk menjelaskannya, juga kasus lain seperti keberadaan serangga sosial dan efek gen yang bisa melampaui tubuh pemiliknya.

Namun gen cuma satu contoh replikator, sesuatu yang bisa membuat salinan dirinya sendiri. Dawkins mengajukan gagasan replikator lain, yang bukan berada di sel kita melainkan menghuni akalbudi manusia: meme. Meme adalah aneka unit gagasan dan budaya manusia yang bisa menular, berlipat ganda, mempengaruhi perilaku manusia, serta berperilaku evolusioner seperti gen yang saling bersaing untuk bisa bertahan hidup dan berbiak. Gen dan meme membentuk serta mengendalikan tubuh dan perilaku dan dunia kita, dan buku ini memudahkan kita memahami keduanya.

#### Foto sampul depan

Atas: “DNA”. Sumber foto: PublicDomainPictures, pixabay.com

Bawah: “Bee Hive”. Sumber foto: PollyDot, pixabay.com

Richard Dawkins ialah penulis sains populer dan ahli biologi evolusi asal Inggris, Simonyi Professor for the Public Understanding of Science di Oxford University (1995–2008). *The Selfish Gene* adalah buku pertamanya, yang juga dipandang sebagai salah satu buku sains populer paling berpengaruh sepanjang masa. Matt Ridley, ahli biologi yang pernah menjadi murid Dawkins, berkomentar, “Dawkins sesudahnya menulis buku-buku lain yang lebih bagus ... namun semuanya hanya perluasan tema-tema yang dia telah kemukakan dengan jernih dan berani di *The Selfish Gene*.”

#### KPG (KEPUSTAKAAN POPULER GRAMEDIA)

Gedung Kompas Gramedia, Blok 1 Lt. 3

Jl. Palmerah Barat 29-37, Jakarta 10270

Telp. 021-53650110, 53650111 ext. 3359

Fax. 53698044, [www.penerbitkpg.id](http://www.penerbitkpg.id)

[f](https://www.facebook.com/KepustakaanPopulerGramedia/) KepustakaanPopulerGramedia; [@penerbitkpg](https://www.instagram.com/penerbitkpg/); [penerbitkpg](https://www.penerbitkpg.id)

SAINS



591701438

KPG: 59 17 01438



9 786024 247281