

«Половой отбор»: теория или миф?

Введение: к истории вопроса

Представления, согласно которым становление и развитие полового диморфизма в эволюции органического мира есть следствие конкуренции самцов из-за доступа к самкам, были впервые высказаны в развернутой форме Ч. Дарвином в его труде «Происхождение человека и половой отбор» (Darwin, 1971). В главах 8-18 этой книги последовательно обсуждается применимость этой идеи к низшим беспозвоночным, насекомым, а также к рыбам, амфибиям и рептилиям (глава 12), птицам (13-16) и млекопитающим (17-18)¹.

Эти сугубо гипотетические построения были встречены научным сообществом крайне неоднозначно, так что лишь отдельные его представители без колебаний признали их в качестве основы полноценной теории. Широкое разнообразие мнений относительно этой идеи Дарвина, которые были высказаны зоологами и эволюционистами в период между второй половиной 19-го века и первыми десятилетиями 20-го, обсуждается в деталях в книге Л.Ш. Давиташвили «Теория полового отбора» (1961: 7-66). В этот исторический обзор автор включил 46 публикаций, принадлежащих отдельным авторам либо написанных в соавторстве с единомышленниками по взглядам (например, Житков, Бутурлин, 1906; Кашкаров, Станчинский, 1940). Большая часть цитированных источников (27) принадлежат зарубежным ученым, 17 – отечественным.

В первый отрезок рассматриваемого периода (1860-1920-е годы) доброжелательное отношение к идее полового отбора были высказаны в 6 публикациях, отвергнута она была в 16, тогда как у авторов еще 9 работ не сложилось четкое мнение о правдоподобности построений Дарвина. В последующие три десятилетия соотношение сторонников и противников гипотезы оказалось, по Давиташвили, равным (3 и 3), то время как число колеблющихся втрое превышало каждую из этих цифр (9). Суммируя эти подсчеты за весь период от выхода книги Дарвина в свет до середины XX века, получаем 9 положительных мнений, 19 отрицательных и почти столько же (18), которые не склонялись в ту или другую сторону.

Любопытно ознакомиться с отношением к гипотезе полового отбора шести выдающихся отечественных ученых. Основатель эволюционной палеонтологии В.О. Ковалевский вообще не упоминает о ней. Ничего не сказано по этому вопросу на 536 страницах фундаментальной сводки А.Н. Северцова «Морфологи-

¹ В последних трех главах та же идея обсуждается в применении к человеку, но эта тема выходит за пределы проблем, которые я буду рассматривать в этой книге.

ческие закономерности эволюции» (1939). И.И.Шмальгаузен (1939) относится к идее полового отбора весьма сдержанно, указывая, что принцип может оказаться работоспособным только в ситуациях, когда соотношение полов резко сдвинуто в пользу самцов. Автор учебника дарвинизма А.А. Парамонов (1945) считает, что половой отбор есть не более чем частный случай естественного отбора. Из числа выдающихся орнитологов М.А. Мензбир ([1827] 1923) оказался на стороне тех, кто категорически не принимал принцип полового отбора. Г.П. Дементьев в своем монументальном обзоре по биологии птиц упоминает о половом отборе лишь одной фразой: «Напомним, – пишет он, – что именно изучение полового диморфизма у птиц привело Дарвина к установлению им теории полового отбора» (Дементьев, 1940: 349). Показательно, что в подробнейшем указателе к этой книге² термин «половой отбор» отсутствует. Разумеется, Георгий Петрович, как энциклопедист в вопросах орнитологии, не мог позволить себе обойти это понятие молчанием.

Аргументы против идеи полового отбора в ранних вариантах ее критики. Одно из возражений против нее, которое представляется мне чуть ли не самым существенным, состоит в следующем. Те «необъятные данные» (Давиташвили, 1961: 3), на которых она базировалась, по большей части не относились, строго говоря, к сфере истинно научного знания. Как справедливо подчеркивал Б.М. Житков (1910), многие из приводимых Дарвином сведений почерпнуты не из сочинений научно подготовленных зоологов, а из сообщений путешественников, охотников и наблюдателей-любителей. Соответственно, согласно уровню знаний того времени о поведении животных, они интерпретируются сплошь и рядом в духе самого наивного антропоморфизма. Приведу лишь два примера. На с. 214 русского издания книги Дарвина он, в подтверждение своего предположения о способности брюхоногих моллюсков «привязываться друг к другу» пишет:

«М-р Лонсдэл, очень тщательный наблюдатель, рассказывал мне, что он поместил пару виноградных улиток (*Helix pomatid*), из которых одна была слаба, в маленьком и плохо возделанном саду. Вскоре затем сильная и здоровая улитка исчезла, и по оставленному ею слизистому следу можно было видеть, что она ушла через стену в соседний хорошо возделанный сад. М-р Лонсдэл заключил из этого, что она покинула больную товарку; но через сутки улитка вернулась и, оче-

² Вот та часть тезауруса, которая в работе Г.П.Дементьева касается вопросов пола: половая система — влияние щитовидной железы на ее функции и ее развитие; стимулирование ее деятельности видом гнезда; половое возбуждение, выражение его в крике; половое развитие, влияние на него тиреоидектомии; половой диморфизм — выражение его: в интенсивности метаболизма, в количестве перьев, в окраске клюва, в размерах клюва, в распределении шпор, в структуре скелета, в форме клюва, в числе рулевых перьев; половой состав птиц; половой цикл самок и самцов, синхронизация его; половые гормоны, действие их: на развитие признаков пола, на рост пера, на физиологические процессы; половые железы — влияние гормона гипофиза на их формирование, значение их гормонов для обмена веществ; трансплантация их кастрированным особям противоположного пола; половые клетки первичные).

видно, *сообщила другой об удачных результатах своих поисков*, потому что обе ушли по тому же следу и исчезли за стеной» (Дарвин, 1908 в переводе И.М. Сеченова; курсив мой, Е.П.).

А вот другая выдержка, основанная на тексте из книги «Путешествие в центральные области Бразилии» (Gardner, 1846: 111):

«Умственные способности ракообразных, вероятно, выше, чем это кажется на первый взгляд. Всякий, кто пробовал ловить береговых раков..., конечно, заметил, как они *лукавы* и проворны. Гарднер, заслуживающей всякого доверия натуралист, подкараулил *раз*, как береговой краб *Gelasimus* строил себе нору и бросил в отверстие несколько раковин. Одна попала внутрь, а три другие остались в нескольких дюймах от отверстия. Минут через пять краб вытащил попавшую внутрь раковину и отнес ее на расстояние одного фута; затем, увидев вблизи три другие раковины и, очевидно, *думая, что и они могут скатиться в нору*, отнес и их на то место, куда положил первую раковину. Этот акт, я полагаю, было бы трудно отличить от поступка человека, руководящегося разумом» (там же: 219; курсив мой, Е.П.).»

Тот же самый фундаментальный дефект рассуждений Дарвина отмечают и современные их критики. Так, по словам Р. Хабберд, «Манера изложения (language) Дарвина при описании им поведения дисквалифицирует его в качестве объективного наблюдателя. Его животные в действии – это слепок с предписаний (для мужчин и женщин – Е.П.), существовавших в викторианском обществе Англии его времени. И хотя невозможно решить методологическую проблему ухода от антропоцентризма и влияния культуры при интерпретациях мотивов поведения животных, стоило бы постараться делать это». И далее: «Дарвиновский синтез не способствовал ограничению антропоцентризма в биологии. Напротив, Дарвин сделал его частью этой науки, представив в качестве «закона природы» («facts of nature») свою интерпретацию поведения животных, которая отражала картину социальных отношений и морали той эпохи, в которую он жил» (Hubbard, 1990: 94).

Здесь в оправдание Дарвина следует сказать, что в годы, когда была написана обсуждаемая книга, еще не существовало не только сколько-нибудь развитой науки о поведении животных, но даже и самого этого понятия. Как пишет Е.А. Гороховская (2001: 50-53), «... можно сделать вывод, что в главе «Инстинкт» из «Происхождения видов» Ч. Дарвина не выделен и вообще не присутствует такой научный предмет, как поведение животных, не говоря уже о самом термине. То же самое справедливо для работ Дарвина «Происхождение человека и половой отбор» (Darwin, 1871) и «Выражение эмоций у животных и человека» (Darwin, 1872), в которых, *как часто считают*³, исследуется поведение (Гороховская, 2001).

Другой упрек в адрес идеи полового отбора, неоднократно высказывавшийся ее ранними критиками, состоял в том, что она очевидным образом окрашена в те-

³ Совершенно необоснованно!

телеологические тона. Впрочем, в этом отношении построения относительно целевых функций полового отбора сродни господствующим в адапционистской парадигме целом, построенной на дарвиновской же теории естественного отбора⁴.

Одно это может быть одной из важных причин того, что граница, которую Дарвин пытается провести между явлениями «обыкновенного» (естественного) и полового отбора, выглядит чрезвычайно зыбкой. Об этом сам автор книги упоминает несколько раз в главе 8 («Принципы полового отбора»). В одном месте прямо сказано, что «... в большинстве случаев бывает едва возможно отличить друг от друга эффекты естественного и полового отбора» (Дарвин, 1908: 170). Неудивительно поэтому, что многие критики, как из лагеря дарвинистов, так и из противостоящего ему, утверждали, что половой отбор – это не более чем разновидность естественного отбора.

Позиция самого автора исторического обзора. Следует заметить, что обзор, предложенный Давиташвили, при кажущейся его объективности, в известной мере тенденциозен. Будучи сам ярким приверженцем идеи полового отбора, он сразу же дает отпор любому сколько-нибудь весомому возражению со стороны цитируемых ее критикам. Отдавая, в общем, себе отчет в том, что суть обсуждаемых им процессов полового отбора должна опираться на основательное знакомство с принципами поведения животных, Давиташвили, тем не менее, с явным пренебрежением относится ко всему тому, что стало известно в этой области после Дарвина. Например, коснувшись мимоходом утверждения Дементьева о том, что система территориальности у птиц ведет к замене «боев» между самцами конкуренцией из-за гнездовых участков, Давиташвили сразу же возражает, говоря, что «... это несколько не уменьшает значения теории полового отбора» (с. 57)⁵.

Суровый отпор получили также этологи классической школы. На с. 496 читаем: «Следуя К. Лоренцу, Н. Тинберген (1954: 233) думает, что «демонстрационное» движение одной особи служит для вызывания ответного движения у другой особи. Иногда этот ответ следует немедленно и является трафаретным. В

⁴ По словам М. Рюза, телеологические объяснения пришли к нам с времен, предшествующих дарвинизму, «...когда в биологии доминировала парадигма “по плану Творца”». Этот автор продолжает: «Так, философ Уильям Юэлл мог писать, что “каждая частица и каждый орган не просто выполняют некую роль, но она предначертана им... Каждый орган предназначен для конкретной функции... Любая часть целого имеет свою конечную причину, к которой та адаптирована и находится именно в надлежащем ей месте”». Мы видим, что объекты объясняют с точки зрения тех результативных действий, которые мы от них ожидаем. **Современные эволюционисты позволяют себе смотреть на вещи так же, и делают это, утверждая, что естественный отбор действует, в общем, по принципу «Начального замысла»** (Ruse 1973: 196; полужирный курсив мой — Е.П.)

⁵ В действительности, обстоятельство, о котором идет речь, коренным образом меняет суть дела, о чем будет подробно сказано в одной из последующих глав.

других случаях ответное движение происходит лишь после повторной стимуляции. Таким образом, движение одной особи пускает в ход соответствующее движение другой. Задача разложения всей активности животных перед спариванием на множество отдельных элементов, может быть, весьма почтенна; но неуклонное проведение такой линии исследования без учета того, что известно о брачном поведении *в целом* (курсив Давиташвили), делает невозможным осмыслить это поведение, понять его основную сущность: увлечение дробным расчленением явления ведет к тому, что утрачивается понимание его биологического значения. ***В результате великая роль полового отбора ускользает от исследователя***» (полужирный курсив мой – Е.П.).

О предвзятости позиции Давиташвили, местами перерастающей в откровенный догматизм, говорит еще один любопытный факт. А именно, этот автор не цитирует работу, в которой высказан наиболее весомый аргумент в отрицание весомости гипотезы полового отбора. Я имею в виду книгу М.М. Завадовского «Пол животных и его превращение». Этот автор пишет: «Главное затруднение для теории Дарвина я вижу, однако, не в частных затруднениях теории полового отбора. Мне мыслится, что намеченный Дарвином путь носит формальный характер и не может нас подвести к решению проблемы, уже в силу угла зрения и направления анализа. Путем анализа полового отбора, как и естественного отбора, мы можем достигнуть понимания лишь того, почему подобные формы сохранились среди многих умирающих. На вопрос же, какие условия создали этот признак, теория отборов по логическому своему существу ответить бессильна. Она дает ответ лишь на вопрос, почему существа с этими признаками не вымерли. Постановка проблемы в труде Дарвина нас не удовлетворяет, однако, не только потому, что она предполагает решение вопроса, каким образом признаки сохранились, а не каким образом они возникли, но еще и потому, что в ней есть зародыш телеологического подхода. Полезность для организма считается достаточным основанием для сохранения-развития, хотя ценность признака может определяться только после его возникновения-существования, и во всяком случае не может быть причиной возникновения-развития» (Завадовский, 1923: 127).

Две точки зрения на происхождение эксцессивных структур по данным палеонтологии. Одним из центральных моментов «теории полового отбора» оказывается вопрос о движущих силах развития в эволюции таких образований, которые выглядят явно гипертрофированными и не несущими какой-либо очевидной повседневной функции. В качестве примера можно упомянуть удлинненные крайние перья хвоста у многих птиц или многократно ветвящиеся рога некоторых видов оленей, мало пригодные в качестве эффективного оружия. Такого рода образования обычно развиты в большей степени у самцов и потому получили название вторичных половых признаков.

Именно они, по Дарвину, оказываются продуктом действия полового отбора. В книге Давиташвили, о которой речь шла ранее, ее автор категорически отрицает возможность какого-либо иного объяснения. Чтобы усилить идею, согласно которой половой отбор есть единственно возможный детерминант формирования вторично-половых признаков, он предлагает для их обозначения новый специальный термин. «Перигамическими⁶, – пишет он, – мы называем признаки структуры и поведения животных, возникающие и развивающиеся в силу полового отбора» (Давиташвили, 1961: 11). Будучи профессиональным палеонтологом, этот автор приложил серьезные усилия в попытке объяснить действием полового отбора всевозможные морфологические структуры у ископаемых животных.

Он пишет: «Теория полового отбора успешно объясняет многочисленные “головоломные” случаи возникновения и развития структур. Только она дает возможность установить причину появления ориментов⁷, как бугры, шероховатости и «зачаточные» рога, которые мы указывали у различных животных, например, у хищных динозавров, примитивных цератопсин, примитивных бронтотериоидей (титанотериев), некоторых свинообразных и многих других млекопитающих. Во всех таких случаях ориментальные образования могли служить для прикрытия глаз и, вероятно, некоторых других важных органов чувств во время драк между самцами – особенно в случаях «турнирных» боев. В то же время у многочисленных животных имеются органы, достигшие огромных размеров и принявшие самые причудливые очертания. Как мы видели, теория полового отбора дает вполне достаточное объяснение происхождения таких «гипертелических», или «эксцессивных» образований, а без этой теории они оставались бы совершенно загадочными. Таким, образом, биологи и палеобиологи стоят перед дилеммой: либо признать в подобных случаях действие полового отбора, либо обратиться к каким-либо вариантам ортогенетических построений, например, к аристокенезу⁸, т. е. признать чудо фактором эволюции живых существ» (Давиташвили, 1961: 496-497).

В полемике с цитируемыми им авторами особое негодование у Давиташвили вызывают их попытки представить формирование межполовых различий в каче-

⁶ От греч. *peri* – вокруг, *gamos* – брак.

⁷ Оримент (от лат. *origo* – возникаю) – зачаток органа, прогрессивно развивающегося в филогенезе и получающего у потомков более сложное строение. Синоним: ориментарное образование.

⁸ Аристокенез (от греческого *aristos* – наилучший и ...генез), эволюционная концепция Г. Осборна (1931-34), согласно которой прогрессивная эволюция осуществляется в результате возникновения и накопления особых «генов улучшения» – аристокенов. Осборн предполагал, что изменения, обусловленные аристокенами, незначительны и бесполезны при своём возникновении. Однако постепенно накапливаясь и усиливаясь под влиянием различных факторов, они ведут к возникновению нового приспособления под действием естественного отбора. Концепция аристокенеза имеет автогенетический характер и является разновидностью неоламаркизма.

стве результата процессов, именуемых сегодня «филогенетической инерцией». Между тем, в пользу ортогенеза (в той или иной его форме) как движущей силы развития гипертрофированных вторично половых структур высказывались как минимум 11 из числа несогласных с позицией Дарвина по этому вопросу. Ниже я проиллюстрирую на конкретных примерах две позиции относительно эволюции эксцессивных структур – самого Л.Ш. Давиташвили и В.О. Ковалевского, который придерживался скорее автогенетических воззрений.

На рис. 1 показано развитие костных выростов на черепе *Styracosaurus parksi*, одного из видов так называемых рогатых динозавров, живших в поздне меловой эпохе (6-24 млн. лет назад). Об этом существе палеонтолог Лолл сказал, что «на его черепе шипы и отростки предаются разгулу» (Lull, 1933: 88). Зрелище, действительно, впечатляющее. Но для Давиташвили оно выглядит легко объяснимым. Вот как явление трактуется этим автором.

«Главными перигамическими структурами цератопсий являются рога — носовой и надбровные — и воротник. Рога цератопсий служили для боев между самцами одного и того же вида за обладание самками и в некоторой степени для отражения атак со стороны врагов — хищных динозавров. Однако в первой стадии своего исторического формирования рога у цератопсий... служили, по-видимому, только для защиты жизненно важнейших органов головы и, прежде всего, глаз во время драк между самцами. Такую функцию могли нести также бугор на носовой кости, представляющий собой начальную стадию развития носового рога, и шероховатые утолщенные участки в задней части глазниц, где впоследствии, у более поздних форм, образовались надбровные рога.



Рис. 1. Стиракозавр *Styracosaurus parksi* и его череп.
Из: Давиташвили, 1961.

В истории цератопсией раньше появляются и достигают полного развития носовые рога, чем надбровные. Очевидно развитие носового рога могло совершиться скорее, чем развитие надбровных рогов, может быть, потому, что эта часть лицевого черепа чаще и больше входила в соприкосновение с посторонними телами, в частности, с головами самцов-соперников.

Однако, развитие не одного, а двух рогов и при том несколько ближе к задней стороне черепа, ближе к месту его прикрепления к посткраниальному скелету, давало *еще большие преимущества* формам, обладавшим такой парой рогов, перед формами, обладавшими одним носовым рогом. *Поэтому, как показывает история цератопсией, в течение позднего мела происходит замещение цератопсией, у которых преобладал носовой рог, цератопсиями с мощными парными надбровными рогами и с очень слабым носовым.*

У примитивных предковых цератопсией воротник, очевидно, служит в основном для прикрепления к нему мощной мускулатуры и, в меньшей степени, для защиты шейного отдела. Впоследствии функциональное значение воротника существенно изменялось — он становился преимущественно аллэстетическим, антапосематическим и гамосематическим⁹ образованием, которое производило «импонирующее» и «устрашающее» действие на самцов-соперников и, вероятно, также определенное стимулирующее действие на самок.

В эволюции цератопсией весьма быстро изменялись рога и воротник, что подтверждает предположение о перигамическом значении этих структур. Особенно быстро эволюционировал воротник. Именно воротник обнаруживает необычайно интенсивную индивидуальную изменчивость в самых разнообразных, часто непостоянных, направлениях, — изменчивость, которая озадачивала исследователей. Между тем именно такую изменчивость мы наблюдаем тогда, когда действует половой отбор, и с этой точки зрения становится вполне понятным, что перигамические образования, имеющие лишь аллэстетическое значение, могут проявлять более бурную изменчивость и испытывать более «экстравагантную» эволюцию, чем органы, представляющие боевое оружие» (Давиташвили, 1961: 347-348; курсив мой — Е.П.).

Все это выглядело бы достаточно убедительным, если бы не одно маленькое «но». Исходным пунктом рассуждений автора оказывается утверждение, что «рога цератопсией служили для боев между самцами одного и того же вида за обладание самками». Формула «бои самцов из-за самок» — это основополагающий пункт в построениях Дарвина о половом отборе. В устах Давиташвили убеждение в существовании таких «боев» у цератопсией абсолютно априорно, не осно-

⁹ Аллэстетические признаки — термин, введенный Дж. Хаксли для структур, формирующихся, по его мнению, в зависимости от деятельности органов чувств и мозга других особей (Huxsley, 1938: 13). Гамосематические признаки служат для опознавания и взаимной стимуляции конспецификов противоположного пола. Функцией антапосематических признаков считают запугивание соперников того же пола (Cott, 1954: 54).

вано на каких-либо эмпирических данных¹⁰. Поэтому дальнейшие рассуждения не могли привести не к чему иному, кроме вывода о дальнейшей эволюции костных выростов по принципу формирования перигамических структур. А тут уже наготове «теория полового отбора», играющая в данном случае, по выражению А.А. Любищева, роль «убежища незнания». В любом случае, приведенная здесь выдержка из книги Давиташвили являет собой прекрасный пример порочного логического круга по принципу объяснения и доказательства по последствиям.

Совершенно иначе представляет себе эволюцию таких признаков (относимых Давиташвили к перигамическим), как рога копытных млекопитающих, В.О.Ковалевский. Он не прибегает к априорным допущениям относительно той или иной формы отбора в их эволюции, а лишь беспристрастно констатирует порядок их появления и смену структурных особенностей этих образований на протяжении примерно 18 млн. лет миоценового периода (23-5 млн. назад).

По мнению Ковалевского, у жвачных к концу нижнего миоцена закончилась выработка своеобразной, свойственной им системы переработки корма, а также редукция скелета стопы, так что в каждой конечности осталось лишь по одной пястной или плюсневой кости. Поскольку для копытных максимальная редукция стопы есть главная адаптация в сфере локомоции, дальнейшее упрощение скелета стало невозможным. Однако, как полагал ученый, в организме неизменно присутствуют скрытые возможности. Поэтому, как только главные требования выживания обеспечены полностью, эти потенции сразу же начинают воплощаться в структуры, которые могут в дальнейшем оказаться полезными в том или ином отношении. В данном случае, по мнению Ковалевского, такими структурами оказались рога, которые он называет «признаками роскоши».

Хронологию появления и дальнейшего усложнения этих структур Ковалевский видел следующим образом. Он говорит о четырех разных миоценовых фаунах, которые последовательно сменяли друг друга. К первой из них принадлежал гелокус, которого исследователь считал родоначальником большинства групп жвачных. Во второй фауне появляется значительное количество настоящих жвачных, которые ведут свое происхождение от гелокуса. Все они, однако, еще лишены рогов, но обычно обладают крупными верхними клыками. У многочисленных видов «плотнорогих» жвачных, относящихся к третьей фауне, появляются костяные рога. Они еще очень просто устроены, будучи представлены простым шипом либо раздвоенной вилкой. На этом этапе в фауне присутствуют также полорогие (антилопы с простыми гладкими рогами). Наконец, в четвертой фауне (верхний миоцен) разнообразие жвачных еще более усиливается, и среди них

¹⁰ Правда, на с. 346 Давиташвили упоминает о дефектах некоторых черепов, которые он склонен считать результатами травм, полученных в столкновениях между самцами. В то же время он подчеркивает, что нет достаточных данных, позволяющих определить половую принадлежность экземпляров, которым эти черепа принадлежали, как и установить сам факт существования полового диморфизма у этих динозавров (с. 358 и др.).

присутствует уже немало видов с разветвленными и даже лопатообразно расширенными рогами, а также антилопы с узорчато структурированными рогами¹¹.

Для меня совершенно очевидно, что Ковалевский был склонен трактовать описанный им процесс поступательного усложнения структуры рогов в плане ортогенетических преобразований в ходе макроэволюции, что вообще более свойственно палеонтологам, в отличие от неонтологов. Научный авторитет этого исследователя настолько высок, что Давиташвили в данном (единственном) случае не решился критиковать его взгляды. Вместо этого он приписывает Ковалевскому нечто вроде забывчивости по поводу важности полового отбора. Вот что сказано в книге Давиташвили по этому поводу: «В. О. Ковалевский не мог не знать, что развитие таких органов Дарвин объяснял теорией полового отбора. Как относился к этой теории сам В. О. Ковалевский, нам неизвестно. Судя по тому, как относился он к дарвинизму в целом и к различным его разделам, мы считаем вполне вероятным, что одним из основных факторов развития “признаков роскоши” он считал ту форму отбора, которая известна под названием полового отбора.

Возвращаясь к динозаврам-цератопсиям, следует упомянуть о том, что и здесь можно видеть явление «переноса потенциалов роста» с одного участка скелета на другой. Так, американскими палеонтологами была высказана точка зрения, согласно которой у этих динозавров имела место постепенная редукция стержня носового рога, параллельно с прогрессивным развитием стержней надбровных рогов. Также и в других филогенетических рядах динозавров лишь после того, как носовой рог начинает уменьшаться, стартует рост надбровных рогов, которые со временем достигают максимума своего развития. Давиташвили признает, что в этих случаях прослеживается известная параллель с явлениями инадаптивной эволюции, как ее видел Ковалевский. Однако он продолжает настаивать на том, что единственным верным объяснением здесь остается выработка перигамических структур под действием полового отбора (Давиташвили, 1961: 339-341 и далее).

Эта непоколебимая вера в половой отбор как единственную движущую силу эксцессивных структур ведет его к резкому отрицанию каких-либо иных эволюционных сил, действующих в этом направлении. В частности, он категорически противится достаточно продуктивному взгляду, согласно которому при увеличении размеров тела возможен непропорциональный рост тех или иных нефункциональных структур. «Биологу-дарвинисту – пишет он, – не могут не внушать сомнения предполагаемые Дж. Гексли, А. Гершем, Дж. Г. Симпсоном и другими загадочные «потенциальности» признаков и органов, абсолютно никак не выраженные у предков, но автоматически «актуализирующиеся» у потомков как неизбежный побочный результат увеличения тела до какого-то критиче-

¹¹ Это краткий пересказ текста со страниц 22-24 книги Л.Ш. Давиташвили, где он обсуждает работу: Kowalevsky, 1873.

ского предела. Как могли возникнуть такие «потенциальности»? Согласно взглядам поборников аллометрии, «потенциальность» определенных признаков и органов может сохраняться на протяжении геологических веков где-то в таинственных недрах “вещества наследственности”. Эти подозрительные, как бы спящие в “зародышевой плазме”¹², признаки не особенно сильно отличаются от аристогенов, на которых Осборн строил свою теорию аристогенеза...» (там же: 459-460).

Между тем, сегодня явление алломерического роста достоверно показано для многих видов жесткокрылых, самцы которых по характеру развития головных хитиновых выростов дают абсолютную параллель цератопсиям и прочим рогаатым динозаврам (рис.2). Прочитаю в этой связи мнение одного из исследователей, серьезно занятого этой проблемой. «Множество функциональных гипотез, – пишет он, – было предложено для объяснения эволюции аллометрии в аспекте размерного полового диморфизма. Большинство из них опиралось на идеи полового отбора среди самцов и отбора на репродуктивный потенциал (reproductive selection) у самок. Среди них гипотеза, согласно которой аллометрия развивается в эволюции в силу отбора на корреляцию в свойствах полов, представляется наиболее перспективной моделью общего характера, которая подлежит дальнейшей проверке» (Fairbairn, 1997). Эта тема будет обсуждена в деталях далее, в главе 3.

Формальные модели эволюции как «доказательство» справедливости идеи полового отбора. На той стадии обсуждения весомости гипотезы полового отбора, которую я рассматривал до сих пор, оппоненты дискуссий пытались опираться на оценку событий, реально происходящих в природе. Другое дело, что их аргументация была крайне несовершенна, в силу отсутствия полноценных знаний о поведении животных в природе. Весомые эмпирические данные начали накапливаться лишь ближе к середине XX века – на основе возникшей в 1930-х годах и набиравшей силу этологической теории.

Любопытно, что на протяжении нескольких десятилетий расцвета исследований этого направления (Панов, 2005) тема полового отбора не привлекала к себе ни малейшего внимания, до такой степени, что само словосочетание отсутство-

¹² Кавычки в двух словосочетаниях означают ироническое отношение автора цитаты к хромосомной теории наследственности, проповедываемой «вейсманистами-морганистами». Здесь Давиташвили, вольно или невольно, оказался в лагере губителей отечественной генетики, возглавлявшимся шарлатаном Лысенко. К нему автор книги относится с явным пиететом, цитируя его косноязычные тексты в шести ее местах, в том числе на трех страницах 469-471. Здесь, в частности, сказано следующее: «Дарвиновскую традицию в изучении проблемы значения и генезиса полового процесса развивали и развивают только агробиологи мичуринской школы Т.Д. Лысенко» Автор согласен с утверждением Лысенко, что большой фактический материал, накопленный этим «советским творческим дарвинизмом», «не имел и не мог иметь правильного теоретического объяснения с позиции вейсманистской биологии» (с. 469, 471, курсив мой Е.П.). Все это не добавляет уверенности в научную значимость представлений Давиташвили.

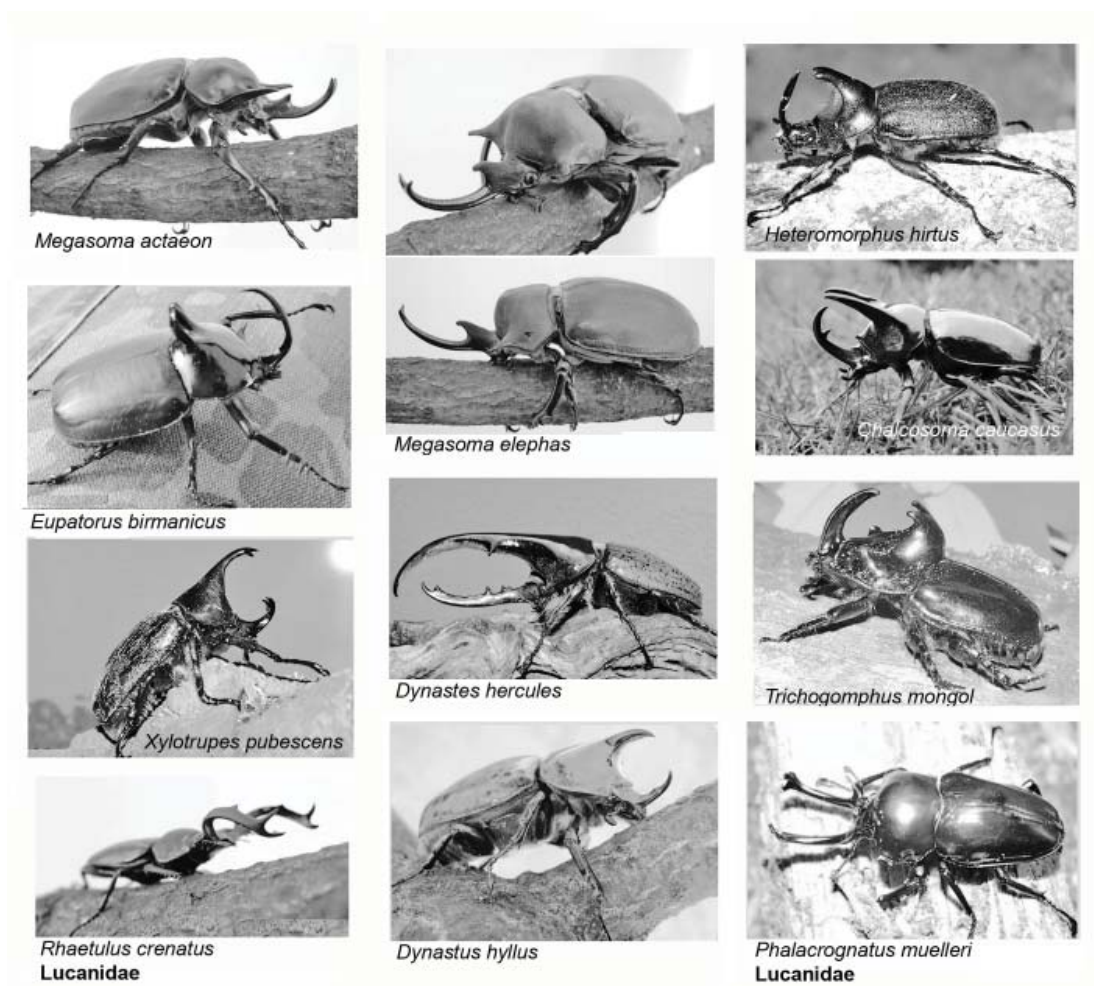


Рис. 2. Головные выросты у жуков сем. Dynastidae и Lucanidae (крайние изображения в нижнем ряду).

По фотографиям Tomas Libich <http://www.goliathus.com/it/it-dynastes-hyllus.html>

вало в лексиконе специалистов в этой области¹³. Интересы этологов были сосредоточены на проблеме эволюции сигнального поведения и некоторых примыкающих к ней проблем, таких, например, как роль этологической изоляции в видообразовании (Панов, 1978, 1989, Panov, 2011).

Ситуация начала стремительно меняться в 1980-х годах. К этому времени широкое распространение получили формальные генетические модели эволюции, которые завораживали полевых зоологов своей кажущейся объяснительной силой. Вот как воспринимали это интеллектуальное новшество люди, далекие от

¹³ Например, в указателе к статьям в международном журнале *Behaviour* за 1945-1995 понятие половой отбор отсутствует (см. *Index to Behaviour* 1-132, 1996).

попыток критически оценить поверхностный характер такого рода алгебраических построений. «Наше понимание эволюции и адаптивных аспектов брачного поведения (mating behavior) животных разительным образом улучшилось в последние годы – после того как удалось прояснить понимание процесса полового отбора и его последствий... Рональд Фишер (1930) указал, что для того, чтобы этот процесс начал действовать (in order to have begun in the first place) необходимы некоторые выгоды для тех самок, которые выбирают в качестве своих половых партнеров самцов с некими определенными качествами. Он утверждает, что такие качества, принимаемые самкой в учет при поисках партнера, должны коррелировать с высоким качеством генов данного самца или успешностью его вклада в выращивание ее потоков. Несколько позже Роберт Трайверс (1972) объяснил, что самки предположительно более избирательны, по сравнению с самцами, поскольку их вклад в каждого из ее потомков выше, чем вклад самцов, так что она может понести большие потери, спариваясь с самцом невысокого качества. Иными словами, репродуктивный успех самки можно рассматривать как лимитированный не числом ее копуляций, а способностью заложить основу для воспроизведения и выращивания своего потомства. Или, точнее, не столь важно, сколько раз самка будет спариваться, сколько количество гамет, продуцируемое ей. Что касается самцов, то они будут охотно спариваться с любой рецептивной самкой» (Rotowski, 1984).

Хочется принести извинение читателям за пересказ столь пространной цитаты, из которой очевидным образом следует, что излагаемые в ней построения столь же беспомощны в объяснении «полового отбора», как и сама эта идея. Приходится лишь диву даваться, насколько далеко простирается доверчивость зоолога-эмпирика к такого рода отвлеченные рассуждения, не выходящие, по сути дела, за рамки обыденного здравого смысла. По принципу: «Лучше быть здоровым и богатым, чем больным и бедным». Вот что пишет в отношении моделей, подобных тем, о которых здесь идет речь, А.А.Любищев (1982). «Количественная теория естественного отбора хотя и развивается (Р. Фишер, С. Райт и др.), но никак не является доказательством теории естественного отбора». В комментарии к этой фразе редакторы данного труда пишут: «К сожалению, А.А. Любищев не развил эту мысль подробнее. По-видимому, он видел в математических моделях отбора не исследование фактической работоспособности механизма отбора малых случайных вариаций, но лишь иллюстрацию априорных убеждений, которые авторы моделей не пытаются анализировать» (Мейен, Чайковский, 1982 [http://molbiol.ru/wiki/\(люб\)](http://molbiol.ru/wiki/(люб))). Каждому мыслящему биологу должно быть совершенно очевидно, что подобного рода отвлеченные модели не в состоянии объяснить ход столь сложных процессов, как становление и поступательное развитие вторично-половых структур – до достижения ими столь экстравагантных форм как, например, в оперении самца павлина.

Тем не менее, слепая вера зоологов-эмпириков в непогрешимости классиков, таких как Р. Фишер, возродивший ушедшую было в историю идею полового отбора, незамедлительно сыграла свою роль. Начиная с 1980-х годов мало у кого в западном научном сообществе осталось сомнение в том, что половой отбор есть неоспоримый факт, и что эти взгляды не требуют никаких дальнейших доказательств. После того, как через 10 лет после опубликования цитированной выше статьи Ротовски вышла в свет сводка М. Андерссона «Половой отбор» (Andersson, 1994), это понятие стало одной из наиболее значимых составных частей современной адапционистской парадигмы.

«Изучение полового отбора, – пишет автор этой книги, – находится сегодня во взрывной стадии: почти каждую неделю публикуются новые захватывающие (exciting) результаты. Сейчас стало ясно, что половой отбор – это важный эволюционный агент с далеко идущими следствиями для понимания морфологии, поведения, систем спаривания и эволюции жизненных стратегий [животных], возможно даже структуры биологических сообществ, поскольку половой отбор может воздействовать на видообразование и вымирание видов» (Andersson, 1994: xv; курсив мой – Е.П.).

Надо сказать, что именно такой всеохватывающий, универсальный характер, который приписывается здесь фактору «полового отбора», должен насторожить всякого, знакомого с историей науки. Показательно, что мощный всплеск интереса к данной теме произошел всего лишь за период порядка одного-двух десятков лет, прошедших после модернизации идей Дарвина путем добавления к ним нескольких формальных моделей. Перед нами типичный случай становления парадигмального мышления, которое следует за принятием той или иной мысленной конструкции *на веру*. Таким путем последняя становится горячей точкой «нормальной науки», по Т. Куну, и предметом массовых исследований по принципу «делай как я».

В пользу такого заключения говорит, в частности, степень цитируемости книги Андерссона: примерно 11 300 000 ссылок в Интернете менее чем за полсекунды. Создается впечатление, что ссылка на эту работу в начале каждой статьи служит для нее паролем принадлежности автора к той части научного сообщества, которая движется в современном «мейнстриме». Опасность такой канализированности взглядов состоит в том, что теряется ощущение возможности каких-либо иных объяснений происходящего.

Иные варианты объяснений эволюции полового диморфизма. К счастью, любознательность ученых во все времена противостояла конформизму нормальной науки, оставаясь главным инструментом в продвижении по пути непредвзятого знания. В 1970-х годах в среде кабинетных теоретиков родилась идея конфликта репродуктивных интересов между особями противоположного пола (см., например, Parker, 1979). Позже на этой почве сформулировали гипотезу «антаго-

нистической коэволюции полов». Суть ее в том, что такой конфликт интересов может вести к циклическому процессу типа соревнования вооружений, как это происходит в развитии военной техники: усиление мощи брони влечет за собой возрастание разрушительной силы снарядов. Если говорить о таких морфологических структурах самцов и самок, как их половые аппараты, то такая коэволюция должна, теоретически, приводить к соответствию тех и других по принципу ключа и замка. Считают, что подобные скоррелированные преобразования признаков самцов и самок происходят сравнительно быстро в эволюционном масштабе времени¹⁴.

В чем же отличия этой гипотезы от традиционных представлений, согласно которым половой отбор обязан выбору самками качественных самцов в ущерб некачественным? Посмотрим, что пишет по этому поводу В. Эберхард, работы которого лежат в русле парадигмы полового отбора. «Традиционный взгляд состоит в том, что издержки (costs) самки в момент ее выбора, если таковые имеют место, в среднем компенсируются для нее выгодами (benefits) от увеличения числа и качества ее потомков». Что касается идей, основанных на представлениях о конфликте полов, то здесь «... напротив, самка противостоит некоторым самцам, чтобы избежать издержек (costs, которые могли бы быть следствием нежелательного ухода за ней кого-либо из них и копуляции с ним. [Эти издержки могут быть связаны с] усилением пресса хищников*, уменьшением продукции яиц*, кормовыми условиями*, степенью выживаемости потомства**, влиянием эктопаразитов и болезней*, генетическими дефектами отпрысков*, повреждением самцом репродуктивных органов самки**, или другими влияниями со стороны самца, которые снижают репродуктивный успех самки и имеют отношение к утрате ею контроля над процессом оплодотворения. Избегание самками этих издержек ведет, таким образом, к половому отбору среди самцов*¹⁵» (Eberhard, 2004: 1948).

Эберхард рассматривает эти две предельно расплывчатые словесные конструкции в качестве гипотез, предсказания которых он намерен сравнить в критическом плане на основе эмпирических данных. В качестве объекта рассматриваются, с одной стороны, морфология органов, которые у самцов многих видов беспозвоночных служат для захвата самки в преддверии копуляции¹⁶ и ее осеменение, а с другой – те участки тела самки, с которыми эти органы самцов входят в контакт при таком взаимодействии партнеров. В процессе исследования были проанализированы виды, относящиеся к 61 семейству, преимущественно насекомых и пауков, а также некоторых видов клещей и ракообразных. Полученные результаты полностью опровергают предположение, согласно которому антаго-

¹⁴ При этом исходят из того, что выражения признака нередко различаются у близких видов.

¹⁵ К каждому пункту даны ссылки на один или два источника.

¹⁶ Ряд наиболее интересных случаев такого рода будут рассмотрены в одной из последующих глав.

нистическая коэволюция приводит к развитию у самок структур, способных защитить их носителей от насилия со стороны самцов. Такие структуры не обнаружены ни у одного из 106 видов, относящихся к 84 таксонам. Более того, в 53.8% случаев те участки тела самок, с которыми контактируют исследованные органы самцов, не показали ни малейших признаков каких-либо морфологических трансформаций.

В этой работе поражает контраст между той ее частью, которую можно было бы (условно) назвать теоретической, и другой, содержащей материалы эмпирического исследования. Если говорить о первой, то едва ли можно было найти лучший пример расплывчатости понятий, облеченных в рыхлую шелуху многословия, что является наиболее характерной чертой построений современной «теории полового отбора». Что же касается эмпирической части, то она может служить превосходным образцом сравнительного подхода в функциональной морфологии.

Как было сказано, Эберхард намеревался на этом примере сопоставить весомость двух точек зрения, именуемых им «гипотезами». Но поскольку ни одна из них не дает четких предсказаний относительно того, лежит ли в основе наблюдаемых событий половой отбор (и потому не может рассматриваться в качестве полноценной гипотезы), поставленная этим автором задача невыполнима в принципе. Как писал Р. Левонтин (1978: 25), «Если переменные состояний или параметры, на которых построена теория, измерить невозможно или если измерение сопряжено с такими ошибками, что невозможно сделать выбор между альтернативными гипотезами, *теория становится пустым упражнением в формальной логике, никак не связанным с реальным миром*. Теория не объясняет ничего, потому что она объясняет все» (курсив мой – Е.П.).

Интересно посмотреть, как сам автор статьи интерпретирует полученные им результаты. Он пишет: «Отбор, проистекающий из выбора самок, не исключает селекцию на основе полового антагонизма, и наоборот. Оба они, теоретически, могут воздействовать на одну и ту же структуру *в одно и то же время*, они могут взаимодействовать и улучшать эффекты действия каждого из них. Они могут также действовать последовательно, так что влияние антагонистического отбора дает толчок для вступления в силу фишеровского выбора самцов самками. Установить детальный ход истории действия двух типов отбора, исходя из ныне существующих морфологических структур не представляется возможным. Я утверждаю, что многие данные [проведенного морфологического анализа] не отвечают предсказаниям гипотезы антагонистической коэволюции. Это говорит о том, что этот фактор не может сам по себе объяснить быструю дивергентную эволюцию рассмотренных генитальных структур самцов и тех, что используются ими для захвата самок. Это не означает, однако, что антагонистический отбор не работает никогда. Гипотеза, тестируемая мной, относительно проста и рас-

смаатривается в ее крайней форме. То, что ее не удалось подтвердить, не отрицает возможности существования более сложных и, возможно, более реалистических версий гипотезы» (Eberhard, 2004: 1956; курсив мой – Е.П.).

Итак, что видим, что даже при попытке тестировать идею полового отбора на органах, допускающих строгое структурное описание, исторические причины их формирования не поддаются рациональному объяснению в терминах этих представлений. А что тогда можно сказать в этом плане, например, о формах брачного поведения, состоящих из множества двигательных реакций и организованных во времени таким образом, что они с трудом поддаются строгому описанию (как например, брачные демонстрации самца павлина – см. Панов, 2012)? Для меня совершенно очевидно, что «теория полового отбора» здесь совершенно бессильна, что я попытаюсь подробно аргументировать в главе 5.

Всю сложность проблемы, если взглянуть на нее с этой стороны, замечает и сам Эберхард. Он пишет: «Когда выбор самки осуществляется на основе стимуляции со стороны самца, критерии, используемые ей при этом, могут быть не столь легко выявляемыми (*cryptic*). Сюда относятся характер распределения на теле самки ее сенсорных органов, а также количество и тип синапсов между нейронами, отвечающими за реакции на действия самца, и прочие *особенности ее нервной системы*» (Eberhard, 2004: 1949; курсив мой – Е.П.).

Состояние дел сегодня. Четверть века назад Андерссон, цитируя слова Фишера, писал: «“Из всех направлений биологии, которые наметили для нас бессмертные труды Дарвина, лишь очень немногие (*few, if any*), оказались столь привлекательными в качестве объекта исследований, как половой отбор”. Эту позицию Фишера (Fisher, 1915), высказанную в одной из наиболее оригинальных работ о половом отборе после Дарвина (Darwin, 1871), в наши дни, несомненно, разделяют многие биологи» (Andersson, 1994: xv). Сегодня в этой цитате слово «многие» можно смело заменить другими: «почти все, за очень редкими исключениями».

Время от времени раздаются лишь робкие возражения против самой идеи, приобретенной за последние тридцать лет характер попальной моды. О каких бы различиях между полами ни шла речь, их склонны приписывать половому отбору. Среди противников этой доктрины только единицы критикуют ее, делая упор на шаткость исходных ее оснований. Среди них назову Рут Хабберд, которая подчеркивает антропоморфические и андроцентрические истоки взглядов Дарвина на этот предмет (см. выше). Немногие другие возражения едва ли можно назвать убедительными, поскольку они борются скорее с симптомами, нежели с причиной болезни. Таково предложение отдельных групп исследователей заменить идеологию полового отбора другой, основанной на теории игр (Roughgarden et al., 2006) или же усилить ее, взяв другой вариант последней (Dall et al., 2006; McNamara et al., 2006). В обоих случаях это значило бы уйти от одного способа формального математического моделирования эволюции полового диморфизма,

в широком смысле этого понятия («фишеровский половой отбор») к другой, примерно такого же умозрительного свойства.

Для полноты картины следует упомянуть позицию некоторых исследователей, которые акцентируют приоритет защитной, в частности, антихищнической, функции экстравагантных паттернов в внешней морфологии животных (формы, окраски и пр.) в ущерб ее значимости в межполовых отношениях (напр., Ruxton et al., 2004). Едва ли такое противопоставление правомерно, поскольку обе функции могут быть одинаково важными.

Точка зрения автора этой книги. Кратко сформулирую свое отношение к господствующим ныне взглядам на те явления, которые принято относить к сфере «полового отбора». В основе этих представлений лежит достаточно простая идея, которая, по сути дела, ничем не отличается от всех тех, которые проистекают из концепции естественного отбора: носители полезных признаков в силу своего повышенного успеха в воспроизведении потомства будут передавать эти признаки по очереди поколений, а сами такие признаки будут все лучше выполнять свою адаптивную функцию. Иными словами, ход эволюции, адаптивной по определению в рамках такого подхода, неизменно следует закону больших чисел, и с этой точки зрения может быть отображена в математических моделях.

В качестве неоспоримого довода в пользу существования полового отбора для зоологов-современников, как и для Дарвина, служат реальные факты гипертрофированного полового диморфизма, а также хорошо обоснованное эмпирически явление дифференциального репродуктивного успеха самцов (главы 3 и 5, соответственно). Однако в качестве единственно возможного объяснения эволюционного становления и того и другого стало хорошим тоном считать половой отбор. При этом в качестве не только необходимого, но и достаточного доказательства такого хода событий считают достаточными те выводы абстрактного характера, которые вытекают из упрощенческих, по сути дела, математических моделей. Недаром вся эта доктрина сегодня зачастую именуется не «дарвиновским», а «фишеровским половым отбором». Помимо модели Фишера, разработано множество других моделей того же плана, что ведет, в частности, к тому, что обсуждение базисных вопросов теории постепенно уходит в тишь кабинетов, где идет острая конкуренция между разными формальными схемами (см., напр., Dominey, 1983). Теория начинает жить собственной жизнью.

Зоолог практик, занимаясь исследованием своего объекта, не в состоянии не только критически оценить суть такого рода разногласий между математиками, но даже просто прочитать описанное ими на языке алгебраических формул. Поэтому он, волей-неволей, вынужден принимать «доказательства» справедливости теории на веру.

Это одна из причин единомыслия относительно ее исходных посылок. Оно естественным образом поддерживается внутри парадигмы, которой ученый бес-

сознательно подчиняется и в рамках которой работает (Kuhn, 1962). Занимаясь своими исследованиями в сфере «нормальной науки», ученый и не нуждается субъективно в подобной рефлексии. Другие члены сообщества также не ожидают этого от коллег, поскольку разделяют те же взгляды. Кун специально подчеркивает этот факт единства мнений, которое может приводить к быстрому прогрессу «нормальной науки». В ней то, что можно условно назвать «инновациями», рождается в исследованиях, проводимых в соответствии с принятыми правилами и выработанными стандартами. Это новое знание, однако, остается преемственным по отношению к установленным теоретическим конструкциям и удовлетворяет ожиданиям, которые соответствуют формулировкам, принятым в данном научном сообществе в данное время. При этом истинная креативность, как источник попыток уйти от привычных стереотипов мышления, оказывается антагонистичной устоявшемуся коллективному сознанию (Bennett, 1968: 237). Таковы, на мой взгляд, социально психологические и гносеологические истоки современной моды на половой отбор.

В следующей главе я обрисую формально логические и эмпирические обоснования современной «теории полового отбора», наметив истинное место изучаемых ею явлений в более широкой перспективе выяснения общих принципов сопряженной эволюции разных биологических систем (таких, например, как специализация паразитоидных насекомых к конкретным видам хозяев). На естественный вопрос, что я собираюсь противопоставить современным взглядам относительно полового отбора, ответ будет таков: изучение хода эволюции полового диморфизма вообще и эксцессивных структур, в частности, на основе данных по реконструкции филогении конкретных групп организмов.

Литература

- Гороховская Е.А. 2001. Этология: рождение научной дисциплины/ СПб.: Алетейя. 224 с.
- Давиташвили Л.Ш. 1961. Теория полового отбора. М.: Изд АН СССР. 538 с.
- Дарвин Ч. 1908. Происхождение человека и полового подбор. Изд. В.И. Губинского. 390 с.
- Дементьев Г.П. 1940. Руководство по зоологии. Т. 6. Позвоночные. Птицы. М.-Л.: Изд. АН СССР. 856 с.
- Завадовский М.М. 1923. Пол животных и его превращение. Механика развития пола. М.-Л.: Гос. изд. 132 с.
- Житков Б.М. 1910. О половом отборе и явлениях полового диморфизма у птиц. Журн. мин. нар. просв.: 96-154.
- Житков Б.М., Бутурлин С.А. 1906. О птицах Симбирской губернии. Мат. для орнитофауны Симбирской губернии. Зап. Русск. Геогр. Общ. 41(2). 275 с.
- Кашкаров Д.Н., Станчинский В.В. 1940. Курс зоологии позвоночных животных. Биомедгиз. 1030 с.
- Левонтин Р., 1978. Генетические основы эволюции. М.: Мир. 351 с.

- Любищев А.А. (1982). Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука.
- Мейен, Чайковский, 1982. Комментарии к статьям А.А.Любищева. [http://molbiol.ru/wiki/\(люб\)](http://molbiol.ru/wiki/(люб))
- Мензбир М.А. [1827] 1923. Введение в изучение зоологии и сравнительной анатомии. М.: Изд. М.и С. Сабашниковых. 472 с.
- Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 306 с.
- Панов Е.Н. 1989. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука, 510 с.
- Панов Е.Н. 2005. Судьбы сравнительной этологии. Зоол. журн. 84(1): 104-123.
- Панов Е.Н. 2012. Сведения о брачном поведении индийского павлина. Этология и зоопсихология 1[5]: 1-5
- Парамонов А.А. 1945. Курс дарвинизма. М.: Советская наука. 433с.
- Северцов А.Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.: Изд-во АН СССР. 536 с.
- Шмальгаузен И.И. 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л. Изд. АН СССР. 232 с.
- Andersson M. 1994. Sexual selection. New Jersey: Princeton Univ. Press. 599 p.
- Bennett A.M. 1968. Science: The antithesis of creativity. Pp. 233-245 in: Perspectives in biology and medicine 11.
- Cott H.D. 1940. Adaptive coloration in animals. London: Methuen & Co. Ltd.
- Dall S.R.X., McNamara J.M., Wedell N., Hosken D.J. 2006. Debating sexual selection and mating strategies. Science 312 (5774): 689–697.
- Darwin Ch. 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. L: Murrey.
- Darwin, C. R. 1872. The expression of the emotions in man and animals. London: John Murray.
- Dominey W.J. 1983. Sexual selection, additive genetic variance and the «phenotypic handicap». J. theor. Biol. 101: 495- 502.
- Eberhard W.G., 2004. Rapid divergent evolution of sexual morphology: comparative test of antagonistic coevolution and traditional female choice. Evolution 58(9): 947-1970
- Fairbairn D.J. 1997. Allometry for sexual size dimorphism: pattern and process in the coevolution of body size in males and females. Annu. Rev. Ecol. Syst. 28, 659–687.
- Gardner. 1846. Travel in the interior of Brasil.
- Hubbard R. 1990. Have only men evolved? Pp. 87-106 in: The politics of women’s biology. New Brunswick: Rutgers University Press.
- Huxley J. 1938. Threat and warning colouration with a general discussion of the biological function of colour. Pp 430-455 in: Proc. VIII Int. Ornithological Congress, Oxford 1934.
- Index to Behaviour 1-132, 1996.
- Kowalevsky W.O. 1873. On the osteology of the Hyopotamidae. Ann. and Mag. Natur. History 12(68): 164-181.
- Kuhn T. [1962] 1970. The structure of scientific revolutions. Chicago: University of Chicago Press.
- Lull R.S. 1933. A revision of the *Ceratopsia* or horned dinosaurs. Mem. Peabody Mus. Nat. Hist. III. New Haven.
- McNamara J.M., Binmore K., Houston A.I. 2006. Cooperation should not be assumed. Trends in Ecology and Evolution 21(9): 476–478.

- Panov E.N. 2011. The true Shrikes (Laniidae) of the world. Ecology, behaviour and evolution. Sofia–Moscow: Pensoft 910 p.
- Parker G.A. 1979. Sexual selection and sexual conflict. Pp. 123–166 in: Sexual selection and reproductive competition in insects. (M.S. Blum, N. Blum eds). Academic Press, New York.
- Rotowski R.L. 1984. Mate choice and lepidopteran mating behavior. Florida Entomologist 66 (1): 72.
- Roughgarden J., Oishi M., Akçay E. 2006. Reproductive social behaviour: cooperative games to replace sexual selection. Science 311 (5763): 965–969.
- Ruse M. 1973. The philosophy of biology. London: Hutchinson University Library.
- Tinbergen N. The origin and evolution of courtship and thread display. Pp. 233-250 n: Evolution as a process (T. Huxley, A.C. Hardy, E.B. Ford eds) London: Allen and Unwin.