Е.Н. Панов

Половой отбор: теория или миф?

ПОЛЕВАЯ ЗООЛОГИЯ ПРОТИВ КАБИНЕТНОГО ЗНАНИЯ

Институт проблем экологии и эволюции
им. А.Н. Северцова РАН

Е.Н. Панов

Половой отбор: теория или миф?

ПОЛЕВАЯ ЗООЛОГИЯ ПРОТИВ КАБИНЕТНОГО ЗНАНИЯ

Товарищество научных изданий КМК
Москва ❖2014

УДК 59.01/.08

ББК 28.64в6

П16

Панов Е.Н. Половой отбор: теория или миф? Полевая зоология против кабинетного знания. Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2014. 412 с., табл.6, библ. 776 назв., 112 илл.

Критический анализ оснований так называемой «теории полового отбора» и соответствия ее предсказаний эмпирическим результатам, исходно направленным на ее обоснование. Дана история проблемы, распадающаяся на четыре этапа. 1. Выдвижение идеи Ч. Дарвином в 1871 г. и негативное отношение к ней в то время со стороны большей части научного сообщества. 2. Длительный период отсутствия упоминаний о половом отборе в научной литературе. 3. Переформулирование идеи Дарвина в терминах популяционной генетики математиком Р. Фишером (1903–1930). 4. Всплеск интереса к теме в 1970–1980-х гг., после чего «теория Дарвина-Фишера» оказывается быстро принятой на веру основной массой биологов и превращается в господствующую доктрину «нормальной науки» — по схеме, описанной Т. Куном в работе «Структура научных революций», в соответствии с принципом «делай как я». В описании структуры этой доктрины рассматриваются шесть ее основных постулатов (например, подразделение процессов на отборы внутриполовой и межполовой, идея гандикапа и др.). В последующих главах каждое из этих построений анализируется на предмет его соответствия либо несоответствия эмпирическим результатам, полученным в наиболее представительных исследованиях по данной теме. Рассматриваются социально-психологические мотивы конформизма в современной зоологии, основанного на отсутствии серьезных попыток фальсифицировать гипотезы, лежащие в основе анализируемых господствующих представлений. Показано, что в последние годы намечается тенденция к уходу от непоколебимой веры в реальность полового отбора. Книга содержит обширные материалы по организации половых отношений в самых разных группах животного мира — от членистоногих до млекопитающих.

E.N. Panov. Sexual Selection: Theory or Myth. Field Zoology against an Armchair Knowledge. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. 2014. 412 p., ref. 776, 112 figs.

This book presents a critical analysis of the so-called sexual selection theory and how its predictions fit the empirical results initially used to shape it. The history of the question, consisting of four stages, is given. 1. The idea of sexual selection was suggested by Charles Darwin in 1871 and mostly negatively perceived by the scientific community of the time. 2. A long period of no mention of sexual selection in the scientific literature. 3. Re-formulation of Darwin's idea by the mathematician Robert Fisher (1903–1930) in the terms of population genetics. 4. A new wave of interest to this topic in the 1970s – 1980s, after which the Darwin–Fisher theory was rapidly uncritically accepted by the bulk of biologists and turned into the ruling doctrine of "normal science", following the pattern described by Thomas S. Kuhn in "The Structure of Scientific Revolutions", by the "do as I do" principle. Six main foundations of the sexual selection doctrine are analysed (e.g. distinction between among- and between-sex selection, the handicap idea etc.). In subsequent chapters each of these foundations is treated, looking into fit or lack of fit to the empirical results from most representative studies of the respective topic. Social and psychological motives of conformism in current zoology are analysed, based on the lack of serious attempts to falsify hypotheses that underlie the ruling concepts. The recent trend to go away from the firm belief into the reality of sexual selection is shown. The book presents much data on sexual relationships in various groups of animals, from arthropods to mammals.

Текст 453 с.
Иллюстраций 108 графических, 4 цветных
таблиц 6
библиография 743 источника (667 на иностранных языках)

ISBN 978-5-87317-970-1

© Товарищество научных изданий КМК, издание, 2014
© Панов Е.Н., текст, подбор иллюстраций, 2014

Оглавление

Предисловие: Критический эволюционизм:
кладбище парадных примеров (Г.Ю. Любарский) 6

От автора 17

Введение: к истории вопроса 19

Глава 1. «Теория» полового отбора 35
1.1. Основные постулаты «теории» 35
1.2. Поддержка «теории» со стороны абстрактных математических
и генетических моделей 39
1.3. «Половой отбор» у растений 44
1.4. Дальнейшее расширение сферы применения представлений
о половом отборе 49
1.4. Заключительные замечания 51

Глава 2. Отбор половой и отбор естественный: зыбкость подразделения
и спорность противопоставления 53
2.1. Клиповый функционализм как основа представлений
о половом отборе. 54
2.2. Длинная история про ласточкин хвост 59
2.3. Стойкость приверженности научного сообщества
идее полового отбора 66
2.4. О догматическом характере построений на тему полового отбора 67
2.5. Произвольность в отнесении признаков к категории выработанных
половым отбором («sexually selected traits») 69
2.6. Резюме 75

Глава 3. Различия между полами 76
3.1. Двуединый механизм реализации половых различий в онтогенезе 78
3.2. Действительно ли различия в размерах самцов и самок есть результат
полового отбора? 79

3.3. Действительно ли различия в окраске самцов и самок есть результат полового отбора? 101
3.4. Заключительные замечания 121

Глава 4. Различия между полами: структурные особенности покровов 122
4.1. Хитиновые рога у представителей отряда жесткокрылых 123
4.2. Половой диморфизм у ящериц 134
4.3. «Орнамент» или «оружие»? 144
4.4. Половой диморфизм в структурных особенностях оперения птиц 148
4.5. Резюме 157

Глава 5. Рога млекопитающих 159
5.1. О разнообразии структур типа «рогов» у копытных 160
5.2. Эволюция рогов в свете данных палеонтологии и палеоэкологии 163
5.3. Гипотеза происхождения рогов с позиций поведенческой экологии 167
5.4. Другие гипотезы о причинах поступательной эволюции рогов 174
5.5. Почему самки тоже бывают рогатыми? 176
5.6. Результаты исследований, противоречащие устоявшимся схемам 182
5.7. Вопросы, поставленные филогенетическим подходом к анализу эволюции рогов. 186
5.8. Гипотетические сценарии ближайших причин первого появление рогов в ходе эволюции 188

Глава 6. «Выбор полового партнера» самками: ограничения, накладываемые пространственными и временными факторами 191
6.1. Эволюция взглядов на избирательность самок в отношении самцов ... 191
6.2. Ограничения на выбор самками полового партнера в реальных ситуациях 193
6.3. Две основные категории ситуаций во взаимоотношениях самок с самцами 198
6.4. Разнообразие стратегий поведения самок в преддверии их половых контактов с самцами 203
6.5. «Выбор» со стороны самки ограничен ее тесной привязанностью к собственной территории 212

Глава 7. «Выбор полового партнера» самками: отсутствие жестких ограничений на их перемещения в пространстве 218
7.1. Поведение самок бесхвостых амфибий 218
7.1.1 Лягушки древолазы 220
7.1.2. Гиперолииды, квакши, филломедузы 223
7.1.3. Вопросы общего характера в теме «выбора самками полового партнера» у бесхвостых амфибий 229
7.2. Птицы 233
7.2.1. Поведение рецептивных самок при системах типа классической территориальности: виды, практикующие моногамию 235

7.2.2. Поведение рецептивных самок при системах типа классической территориальности: виды с устойчивой склонностью к полигинии 241
7.3. О гипотезе «вторичные половые признаки как индикатор генетического качества самцов» 247

Глава 8. Стержень доктрины полового отбора: социальное расслоение самцов на токах и лежбищах 253
8.1. Уточнение понятий 257
8.2. Агрегации типа токов у насекомых 258
8.3. Тока у рыб 259
8.4. Истинные тока у птиц 260
8.5. Тока у млекопитающих 270
8.6. Лежбища ластоногих 275
8.7. Заключительные замечания 281

Глава 9. Сигнальное поведение 287
9.1.Окраска птиц: модели объяснения 289
9.2. Моторика сигнального поведения: модели описания 293
9.3. О «двухкомпонентных» демонстрациях павлинов 299
9.4. Райские птицы (семейство Paradisadeidae) 303
9.5. Эволюция сигнальных средств необъяснима по схеме «отбор признаков» 311
9.6. Шалашники (семейство Ptilonorhynchidae). 315
9.7. Заключение 327

Глава 10. Внебрачные копуляции, гандикап и варьирующая асимметрия 329
10.1. Внебрачные копуляции как постулируемый фактор полового отбора 330
10.2. Об идее инадаптивности вторичных половых признаков самцов 342
10.3. Варьирующая асимметрия 358

Заключение 362
1. Интерпретации эмпирических данных 363
2. Математические модели как главная опора доктрины полового отбора 364
3. Сдвиг в сенсорных предпочтениях особей и эстетическая эволюция 366

Литература 370

Предметный указатель 399

Именной указатель 408

Критический эволюционизм: кладбище парадных примеров

Новая книга Е.Н. Панова посвящена очень трудной теме — критике адаптационизма, то есть выдвигаемого без особых доказательств представления о том, что различные признаки живых существ обладают выделенной функцией, которая служит выживанию вида. Адаптационисты с удивительной легкостью поведению животных приписывают ту или иную функцию — и затем оперируют этой выдумкой как фактом. Автор считает, что выяснение действительного значения поведенческого акта возможно лишь в рамках описания всей системы поведения вида. Отдельный акт поведения — это лишь часть целой поведенческой системы, и функции этого акта вовсе не обязательно просты и очевидны.

В данной книге критикуется не весь адаптационизм, а только его приложение к теории полового отбора. Коротко говоря, автор считает, что такой особой формы отбора нет, а есть заблуждение огромной длительности и масштаба, бездумное следование за научной модой, подтасовки и нечеткое мышление, в результате чего и появились все те многие тысячи и десятки тысяч статей, где описывается действие полового отбора.

Это исследование захватывающе интересно именно в этом, эволюционном ключе. Существует мнение, будто гипотезы об адаптивном поведении тривиальны, но в данном тексте как раз приводится критика конкретных гипотез, и можно видеть, как такие теории могут быть опровергнуты, как одна теория замещает другую, насколько различны могут быть объяснения поведения.

Внешне текст выглядит просто — автор берет одну за другой опорные статьи данного направления, самые изученные и хорошо известные примеры, и показывает, где в данном случае скрывается ошибка — недостаточный материал, неверные выводы, противоречия с исходным положением и т.п. Автор сомневается, что поведение так легко расчленить на дискретные сигналы, он склоняется к мысли, что дискретных сигналов нет, а вместо них имеется поведение самого разного облика и значения, причем многие из так называемых демонстраций — просто информационный шум, выражающий психологическую напряженность. Короче, имеют место не сигнальные крики, а эмоциональные вскрикивания. У животных мы находим не язык и не совсем сигналы; поведенческие акты могут работать как сигналы, но эта сигнальная функция возникает в континууме поведения как результат самосборки, поведение вызревает у каждой особи, применяясь к ситуации и в зависимости от прошлого опыта, это результат эндогенного возбуждения и ответ на сиюминутное стечение обстоятельств. Тем самым книга — это критика огромного пласта фактического материала, накопленного в области изучения поведения животных за десятки лет исследований.

В книге рассмотрено поведение множества видов, один за другим проходят перед читателем примеры поведения рогатых жуков, ящериц, рыб, птиц, копытных… В результате возникает представление о реальном богатстве и вариабельности поведения животных, которое так легко представлять себе на манер шарманки с простенькой мелодией. Это огромное богатство поведения невозможно показать иначе, как на примерах — слишком всё различно, сходства соединяются с различиями. Ток у глухарей, лягушек и жуков — везде ток, но очень сильно отличается, территориальное поведение поражает богатством вариаций, в которых оно может быть выражено.

Автор движется по морю статей, и за ним остается кладбище парадных примеров — и хвосты павлинов, и строения шалашников перестают быть безусловными и очевидными описаниями действия полового отбора. Все новые статьи разбирает автор, и все новые ошибки обнаруживает. Однако статьям нет конца и края, и всегда можно отыскать еще статьи, лучше прежних, которых еще не коснулось критическое перо. Можно ли считать, что это такое «обратное» эмпирическое исследование, то есть перечисление фактов и выражение сомнений в их трактовке?

Дело не так просто, если понять, с чем же сражается автор. Наивные антропоморфизмы переполняют научные статьи о поведении животных, и самые вычурные рациональные гипотезы, подвергаясь неуклюжей статистической обработке, служат бесчисленным авторам источником сенсаций — тут тебе и сложные расчеты родительского вклада, и обман с хитростью у амеб, и честные демонстрации качества генома, и обманные демонстрации его же, и всякие многоэтапные стратегии брачной измены у птиц, строго рассчитанные по генетическому вкладу...

Вопрос «зачем животным такие сложные формы поведения?» — классический, ответом на него была теория Дарвина. Сложные, вычурные формы поведения мы объясняем с позиций приспособления, а также — «полового отбора». Автор показывает, что многие объяснения — не более чем фантазии, они не доказано, это теории в головах, фактов под них нет. Тогда зачем же эти вычурные формы поведения? Вопрос стоит такой же огромный, непонятный, почти как в прежние времена, хотя знаем мы гораздо больше. Окончательных ответов в книге нет, хотя это не просто призыв поразмыслить — тут также высказываются некоторые соображения, как думать не стоит, и предложения, как имело бы смысл попробовать.

По сути, не отрицается наличие отбора по признакам, связанным с полом. Нет доказательств, что полового отбора нет — критикуются лишь уже опубликованные доказательства, что он есть. Предмет книги — половой отбор, но автор не показал, что этой формы отбора нет — он привел множество рассуждений, которые опровергают самые разные способы доказательства этой формы отбора в разных группах животных. Автор полагает, что есть только «обычный» естественный отбор, а никакого особенного «полового отбора» нет, но вернее будет переформулировать это категоричное утверждение: пока нет хороших доказательств, что такой отбор существует.

Так что критика начинается, по сути дела, не с фактов. Прежде всего автор критикует те формы знания, в которые облечены привычные положения эволюционной теории, например — теория полового отбора. Это по типу «любищевская», рациональная критика. Критикуется способ выделения предмета исследования, формулировки проверяемых гипотез, список альтернатив, подлежащих проверке. Это критика знания, привычного и тиражируемого знания о том, как выстраиваются доказательства в биологии. Тем самым в книге приведено не отрицание самого явления — полового отбора, а критика предлагаемых гипотез.

Выясняется, что одна из основных причин неудачи доказательств наличия полового отбора — отсутствие тщательной проработки предмета исследования. Авторы либо не занимаются определением, либо дают определение, годное «для учебника», то есть дидактическое утверждение. Между тем, требуется определить, по каким критериям отличается действие и результаты действия этой формы отбора, иначе эта форма отбора оказывается лишь риторическим упражнением.

Если пытаться обобщить то, о чем идет речь в книге, то это — критическая монография, посвященная способам построения эволюционных сценариев. За любой филогенетической реконструкцией — филетической, кладистической и иной — следует этап осмысления полученного ряда синапоморфий, полученного соотношения таксономических групп. Это осмысление оформляется как эволюционный сценарий — описание происходящих в таксономической группе изменений, значения этих изменений, взаимосвязей с адаптациями других групп и с использованием наличной природной среды. К сожалению, пока такие сценарии оформляются как нарративы, как вольный рассказ на некую тему, но без них обойтись нельзя.

Чем больше мы формализуем знание, тем менее осмысленным оно становится. По мере увеличения доли формализации приходится усиливать работу по выяснению значений. И потому при росте доли количественных и формальных методов увеличивается востребованность методологии построения осмысленных теорий — эволюционных сценариев, которые опирались бы на полученные количественные данные и разъясняли смысл происходящего.

К сожалению, методология построения эволюционных сценариев практически не проработана, и разные авторы лишь глухо упоминают те или иные предпосылки, которые им кажутся самоочевидными и естественными. В этой книге идет сражение между двумя такими типами построения сценариев, в связи с чем придется в явной форме описать главные типы построения эволюционных сценариев, которые сейчас в ходу.

Типы составления эволюционных сценариев

1) Эволюционный сценарий типа «*собор*». Очищение предмета исследования, рассмотрение его в аспекте лишь одной дисциплины и составление «строгого» сценария — только по одному роду данных.

Имеется в виду, что в сценарий включаются данные одного порядка, полученные в рамках одного метода. Например, это могут быть биогеографические или экологические данные. Никакие другие данные, даже очень удачно дополняющие сценарий, в него не допускаются. Например, в биогеографический сценарий не включаются никакие, даже самые интересные, соображения по геодинамике.

Недостаток данного типа эволюционных сценариев: (относительная) бедность сценария. Огромная работа дает на выходе довольно бедный результат, касающийся лишь одного аспекта биологического разнообразия.

Достоинство метода: вразумительность и отчетливость результатов. Вслед за проработкой нескольких моноаспектных сценариев их можно синтезировать в общий сценарий, при этом достигается значительная помехоустойчивость. При последующем соединении разных сценариев вполне ясно, откуда берутся те или иные результаты. Если какой-то тип данных окажется устаревшим или неверным, из сценария-синтеза легко удалить именно эти данные. То есть результирующий синтетический сценарий

можно строить из отчетливых блоков, и при разрушении доказательной силы одного из блоков сценарий в целом иногда удается спасти. Поэтому в целом сценарии типа «собор» — более устойчивые.

2) Эволюционный сценарий типа «*симфония*». Характерно обогащение ситуации, вовлечение в рассмотрение возможно большего числа аспектов ситуации, привлечение данных по всем возможным областям знания, составление «богатого» сценария.

В этом типе сценариев сразу происходит синтез, все данные идут в ход — вместе сплетаются результаты филогенетического анализа, данные по палеоэкологии, геологии, биогеографии и т.п. На каждом шагу обсуждается совместимость различных данных и, при критике и разрешении возникающих противоречий, составляется единый синтетический сценарий эволюции группы.

Недостаток данного типа эволюционных сценариев: (относительная) хрупкость сценария. При устаревании или опровержении хотя бы одного рода данных весь сценарий рушится, поскольку нельзя точно сказать, что именно в нем связано с конкретно этим видом данных. Достоинство метода: всесторонний учет наличных знаний, системный подход к объекту.

3) Эволюционный сценарий типа «*узор*». Редукция ситуации к простому модельному объекту, подход — дедуктивно-математический. Характерна сильнейшая редукция как предмета исследования, так и возможных взаимодействий, составление переупрощенной модели. Сценарий формулируется в весьма абстрактных понятиях, сразу имеет вид обобщающего утверждения.

Недостаток: бедность сценария, и часто — нереалистичность. Множество фактов «не влезает» в редуцированные формулы этого типа сценариев, их приходится подгонять, почти каждый факт попадает в сценарий не в собственной форме, а измененный в соответствии с теоретическими редукционистскими постулатами. В результате почти невозможно судить, где все еще сам факт, а где его интерпретация, упрощение и подгонка к словарю данной теории.

Достоинство: возможность математического анализа вариантов сценария, четкое понимание связей элементов в сценарии, возможность получения большого количества измерений, быстрая оценка результатов, использование количественных методов.

Из этих типов эволюционной сценаристики симпатии автора — со вторым типом, здесь названом «симфонией». Это старый классический тип составления эволюционных сценариев, так работали экологи с базовой выучкой в области сравнительной анатомии. Привлечение данных из разных областей знания, учет множества соображений по сравнительной экологии видов позволяют выстроить богатую концепцию, объясняющую самые разные детали эволюции, в данном случае — эволюции поведения.

Напротив, тип сценариев, названный «узором», наиболее обычный сейчас тип, автором жестоко критикуется. Е.Н. Панов предпочитает макроэволюционные экологические гипотезы микроэволюционным «математическим». У каждого типа есть свои достоинства и недостатки. И смысл текста Е.Н. Панова — конечно, не в том, что каким-то типом сценариев пользоваться «нельзя». Он лишь указывает на многочисленные ошибки, которые возникают при неумелом использовании данного типа сценариев, и высказывается в пользу более привычного и симпатичного ему типа сценариев — «симфонии» из множества данных с уклоном в макроэволюцию и экологию.

Опасность сценария типа «узор», как ни странно, в том же, в чем особая его привлекательность — в дедуктивности. Сам по себе дедуктивный метод рассуждений,

конечно, ничуть не плох. Биологи больше привыкли рассуждать индуктивно, в том простом смысле, что они идут от фактов и вместе с фактами, крайне неохотно пускаясь в свободное плавание среди понятий. Такие привычки мышления имеют одну неожиданную сторону — они позволяют не уделять времени логической дрессировке мышления. Ведь если имеется некоторое положение дел, точно описанное, то совершенно не важно, что там считает по этому поводу логика — если положение дел в самом деле таково и словесное описание лишь точно отражает черты этого положения дел. И биологи привыкли (это обычно для естественников) не обращать внимания на такие «выкрутасы», как логика и риторика.

Типы логических ошибок

Однако склонность к построению дедуктивных, простых, математизированных моделей имеет вполне неожиданные следствия. Если биолог-индуктивист слепо следует фактам и старается не отрываться от них ни на одном шаге рассуждений, то дедуктивист начинает не с фактов, время фактов приходит потом — на стадии проверки, а что именно будет проверяться, формулировка рабочих гипотез, способы построения их, сопоставление с полученными данными — это всё вопросы, возникающие в весьма сложном соотношении с фактами.

И дедуктивисты могут совершать многочисленные ошибки — именно по части логики рассуждений. Ведь в багаже естественных наук не так много места уделяется правилам ведения логических рассуждений, «этому не учили», это всегда получалось само собой. Но именно в случае построения произвольных математизированных гипотез («гипотетико-дедуктивный метод») открывается масса возможностей для логических ошибок.

Автор неутомимо критикует множество статей, указывая на положения, с которыми, как он выражается, «не согласится ни один грамотный биолог». Частично это в самом деле «ошибки опыта» — критикуемые авторы делают «ошибки первого эксперимента», не обращая внимания на важные привходящие обстоятельства, не умея сопоставить результаты с правильной базой сравнения. А частично это ошибки логики — когда авторы выдвигают произвольные, слишком широкие обобщения, по отношению к которыми проверяемая область сильно смещена — грубо говоря, утверждается нечто очень широкое, тремя-четырьмя *ad hoc* гипотезами произвольно выделяется из этой широчайшей области то, что считается предметом данного исследования — при этом предмет самим исследователем не рефлексируется, исследователь и сам не очень понимает, в каком логическом отношении находятся многочисленные принятые им гипотезы и как это соотносится с теми гипотезами, которые невольно заставляет продуцировать фактический материал — и из этого конгломерата, иногда самым нелепым образом, извлекаются «подтверждения» исходной гипотезы. Например, результат, не противоречащий исходному положению (или одному из привходящий положений) объявляется «подтверждающим».

Впрочем, логические ошибки в цитируемых автором неудачных статьях крайне разнообразны. Когда наивная методология «простого следования фактам» уступает место продвинутым вариантам гипотетико-дедуктивного метода, следует быть готовым к совсем новым типам затруднений. Остановимся для примера на принципе *герметичности* доказательства. Смысл его в том, что когда речь идет о доказательстве, считается, что в

нем использовано конечное число утверждений и доказательство не использует никакой информации, не входящей в эти утверждения. Если проверять адаптационистские гипотезы, старательно выписывая, что в них полагается «данным» — выяснится, что в них присутствует множество «богатых» утверждений, которые кажутся авторам очевидными, но не являются таковыми. То есть каждая внешне простая общая гипотеза на деле тащит с собой огромную массу слабо очерченных утверждений, по сути — чуть не всю биологию вместе с житейским здравым смыслом автора гипотезы. Это приводит к многочисленным ошибкам. Кратко говоря, следует стремиться к герметичности доказательства — оно должно быть закрыто от «посторонних» положений.

Конечно, биологи — не математики, однако правило полезное. Множество рассматриваемых адаптационистами гипотез очень широки, их формулировки имеют крайне общий характер. Это вовсе не всегда достоинство — при работе с такими общими гипотезами обычно выясняется, что доказательства, в них используемые, крайне не *герметичны* — они с необходимостью включают неопределенно большое число добавочных положений самого разного качества. Это обесценивает доказательства, работающие с такой «обширной» гипотезой. Причина в том, что в биологии пока мало абстрактных понятий, большинство слов биологического языка — понятия с очень богатым содержанием, причем не слишком формально проработаны. Поэтому общие гипотезы оказываются вовсе не стройными конструктами определенного значения, а очень расплывчатыми, богатыми разнообразным содержанием построениями, каждое из которых включает на деле чуть все биологические факты. Смысл стремления к герметичности доказательства в том, чтобы можно было отдавать себе отчет, что именно включают привлекаемые положения и аргументы, а чего они точно не включают. Е.Н. Панов множество раз указывает на антропоморфизмы, проникающие в аргументацию тех или иных положений теории о форме отбора. Авторы наивно привносят в теоретизирование весь «здравый смысл» отношений полов в человеческом обществе, полагая, что наскоро сформулированные гипотезы обладают биологическим смыслом, а не являются мифами современной культуры.

Разработка более определенных понятий, попытки к чему регулярно предпринимаются, пока не слишком успешны. Выход мог бы отыскаться, как кажется, в формулировке «теорий среднего уровня», не претендующих на глобальный охват. Имеется в виду формулировка теорий в пределах определенного таксона, где используемые понятия имеют вполне определенное и обозримое содержание и относятся к вполне определенному и понятному профессионалам кругу фактических данных. То есть не следует формулировать теории, с виду пригодные сразу для вирусов, амеб и попугаев. Желательны теории, которые изначально были бы рассчитаны на действенное применение лишь внутри семейства Чайковых или Шалашниковых, и не помышляли бы о большем. Тогда есть шанс со временем подняться до птиц, а то и до позвоночных возвыситься.

Слишком абстрактные, слишком широкие формулировки гипотез допускают потом «игру в наперсток», многочисленные манипуляции, которые затрудняют осознание истинного положения дел — что гипотеза не получает подтверждения. В результате в работах встречаются логические ошибки, примеры фактического опровержения которых во множестве представлены в данной книге. Самые частые ошибки, встречающиеся в статьях, содержащих адаптационистские объяснения, следующие.

Одной из обычных ошибок является подмена тезиса (*ignoratio elenchi*), то есть благодаря чрезвычайной абстрактности исходной гипотезы и крайней конкретности ло-

кальных гипотез, которые могут быть подтверждены экспериментально, возникает зазор, в котором происходит неверное отождествление того, что на самом деле доказано (или по крайней мере аргументировано) с тем, что, по мысли авторов, должно быть доказано. Поэтому столь обычны случаи, когда в работе на деле обосновано нечто иное, чем считают авторы.

Поскольку с появлением абстрактных гипотез биологи переходят от «экспериментального обоснования» в область логики, то есть им приходится строить длинные цепи понятий между провозглашенной аксиомой и конкретной разбираемой в эксперименте гипотезой о группе, возникают и самые простые логические ошибки, например ошибка *non sequtur* (не следует). Это происходит, когда к аргументации присоединяется следующий пункт, по мысли авторов рассуждения, продолжающий и уточняющий аргументацию, а на деле этот пункт лишь похож, но не имеет отношения к сути дела. Скажем, положение «самцы такого-то вида имеют морфоструктуры, обладающие свойством экспрессивности» вовсе не связано прямо с положением «у данного вида имеется половой отбор», но эти положения сплошь и рядом воспринимаются как почти синонимичные.

Другая ошибка называется заблуждением в основании, *error fundamentalis*. Из ложного суждения по законам логики могут быть извлечены любые следствия (из лжи — что угодно). В том числе и верные положения, проверяемые положения и т.п. Поэтому ситуация выглядит так: берется неверная посылка, делается вывод и затем находятся частичные подтверждения, авторы считают, что подтверждают исходную посылку, на деле в силу ложности исходного пункта они могут получить на выходе какие угодно положения.

Важно помнить также о *fallacia accidens*, ошибке поспешного обобщения. Ошибка называется «обобщением от случайного», ее суть — обнаружив некоторого признак в нескольких случаях, производят обобщение на весь обширный класс событий. Индуктивная логика устроена довольно сложно, и простой здравый смысл подсказывает, что надо хотя бы проверить крайние случаи, сделать несколько разных проверок в разных областях предметного поля. Вместо этого часто оказывается, что очень крупные теории обоснованы, по сути, двумя-тремя т.н. «парадными примерами». В результате очень популярная и хорошо известная теория может оказаться по сути опровергнутой после того, как будет получено иное объяснение всего для пары примеров (кажется, сейчас это происходит с гипотезой «кольцевого ареала»).

Чтобы избежать таких ошибок, нужно соблюдать правила работы с понятиями, правила корректного их определения и расчленения. Часто в биологии встречаются понятия очень богатые и неопределенные. В таких случаях лучше хорошо разъяснить смысл понятия, не прибегая к формальному определению, если с этим имеются затруднения. Между тем часто поступают наоборот — авторы легко дают нечто, с виду напоминающее определение, и не утруждают себя дальнейшим разбором. Внутри таких определений на каждом шагу встречаются логические ошибки, что делает сами определения непригодными. Например, ошибка *ignotum per ignotius* — «неизвестное через более неизвестное», когда для определения понятия используют еще более туманные и неясные понятия, чем определяемое. В результате определениями понятий мало кто пользуется, то есть определения имеются (скажет, многие десятки определений вида и т.п.), но в ходу некие интуитивные представления, потому что подавляющее большинство определений совершенно неоперациональны и нафарширована внутренними

ошибками. Поэтому данная книга посвящена прежде всего и главным образом работе с разбором экспериментальных оснований, а не работе с текстами. Е.Н. Панов не старается показать ошибки в тех определениях, которые давали «половому отбору», его интересуют сами факты, которые либо не укладываются это понятие, либо могут быть объяснены и другими способами.

Чрезвычайно обычным является использование аргумента к незнанию (*argumentum ad ignorantiam*). Форма, в которой он сплошь и рядом встречается в работах адаптационистского направления, такова: мы не знаем, как нечто произошло; то немногое, что мы можем сказать, недостаточно и формально недоказуемо, но это всё, что мы знаем сейчас по этому поводу, следовательно, научная точка зрения на этот вопрос заключается именно в этой (недоказанной, недостаточно обоснованной) гипотезе. Затем на этом основании возводятся целые леса дополнительных гипотез и построений — ведь исходное утверждение, как было заявлено, является точкой зрения современной науки на данный предмет.

Особой формой аргумента к незнанию являются гипотезы *ad hoc* (для данного случая). Такие гипотезы вводятся в рассуждение вне всякого шаблона, они не предполагаются предшествующим ходом рассуждения и ничем не подтверждены, это просто дополнительные средства, позволяющие сделать внешне более правдоподобным тезис, который, строго говоря, просто неверен.

При обсуждении чрезвычайно абстрактных гипотез, с легкостью выдвигаемых сейчас адаптационистами, часто используются гипотезы *ad hoc*, а также ошибка *argumentum ex culo* — умножение сущностей. С необычайной легкостью придумываются новые формы отбора, новые правила и стратегии, новые мотивы и побуждения, которые, едва возникнув в рассуждении, обретают статус доказанных или по меньшей мере обоснованных, и потом такие псевдообъяснения и псевдопонятия кочуют из статьи в статью.

Рациональная критика: *в ожидании ответа*

Точка зрения Е.Н. Панова на излагаемые исследования — в основном критическая. По типу это любищевская критика — то есть критика, проясняющая понятия, рассуждения, призывающая не отвернуться от проблемы, а решать ее более адекватными методами. Но далеко не все предложенные в книге задачи уже имеют решение. Чаще автор показывает, что принятые подходы к задаче, принятые типы экспериментов, непригодны для того, чтобы сделать заключение.

В основном автор придерживается концепции стохастических взаимодействий. То есть, с его точки зрения, мейнстримные объяснения поведения животных перегружены функционализмом, придумано слишком много целей, которые без особых оснований приписываются поведению. С его точки зрения, основные поведенческие акты происходят без таких специализированных целей, по самым общим причинам, если угодно — в силу устройства данного вида животных и специфики местообитаний. То есть поведение есть непрерывная самоорганизация поведенческих актов, которые возникают из соединения устройства животной формы и определенной среды, в которой проявляется это поведение. Но, разумеется, это не «теория» — это лишь общий стиль и настрой, а конкретных видоизменений слишком много, чтобы их можно было уместить в строгую формулу, пригодную для всех.

С этой позиции автор критикует построения адаптационистов о множестве четко разграниченных функций, которые якобы выполняют разные поведенческие акты.

Это ценная критика, в современной ситуации проясняющей, рациональной критики очень не хватает. Не хватает именно солидного, рационального мышления — строгой проверки аргументации, осознания логики собственных аргументов и аргументов соперничающей точки зрения, критики оснований исследования, которые полагаются «самоочевидными».

Например, часто не хватает умения выбрать предмет исследования. Множество ошибок совершается, поскольку операция выбора предмета не осознается, экспериментаторы полагают, что такие вопросы решаются как-то сами собой. В результате самой обычной является ситуация логической ошибки «ложной альтернативы» — автор рассматривает две или три соперничающие концепции, полагая, что они заполняют поле логических возможностей. Получив данные, противоречащие двум концепциям из трех, автор уверен, что они свидетельствуют в пользу третьей. Между тем предмет был сформулирован недостаточно строго, и автор просто не обратил внимание на несколько групп возможных объяснений. И если сопоставить его данные с правильной референтной группой, результаты получат совсем иное освещение, и иногда даже из собственных данных, приведенных в статье, можно понять, что они подтверждают какую-то еще модель поведения, которую автор даже не вспомнил, не считая, что она может иметь отношение к его данным.

В этом смысле гипотетико-дедуктивный метод исследования вовсе не безобиден. Многие авторы полагают, что этот метод подразумевает произвольный набор исходных гипотез — машина метода все перемелет, подтвердит верное, отсеет неверное, так что важно лишь накидать предположений, а дальше все получится. На деле тут ошибка, поскольку метод науки шире гипотетико-дедуктивного метода и включает еще, например, операции по выделению предмета исследования. Важно, откуда начинать, важно, как выделен и осмыслен предмет работы, важно, с какими явлениями происходит сравнение. Пренебрежение этой стороной научного исследования приводит к появлению множества «пустых» статей — в них гипотезы, которые проверял автор, «заведомо идиотские», так что даже и не важно, к чему автор пришел — понял характер своих исходных интуиций или смог этого избежать, придумав какие-то дополнительные мыслительные конструкции. Такие работы просто засоряют рабочее поле, заставляя тратить время на их прочтение и отсев. К сожалению, в области, в которой работает Е.Н. Панов, таких пустых работ особенно много, и книга, собственно, посвящена фильтрации — автор показывает, к каким общим оценкам привел его огромный опыт работы в сфере полевого изучения поведения животных.

Конечно, ко многим моментам этой глобальной критики адаптационистских построений надо подходить очень внимательно. Например, характерная черта критики автором построений эволюционистов — указание на то, что они переносят причинность событий, наблюдаемых в настоящее время, на прошлое, когда система приобретала нынешние свойства. Надо сказать, что эта черта, квалифицируемая автором как ошибочная, — просто формулировка принципа актуализма, со времен Лайеля и Дарвина являющегося одним из ключевых методологических принципов эволюционного мышления. Видимо, надо быть осторожнее и тщательно разобраться, отчего принцип актуализма кажется автору причиной регулярных ошибок и каким образом верно было бы описать его сомнения. Может быть, сомнения в построении некоторых работ по эволюционистике и не требуют отказа от этого важного методологического принципа.

Автор считает, что тут пролегает грань между принципами синхронии и диахронии, системного описания и спекуляций о прошлом. Видимо, следует сделать более четкой и корректной саму методологию диахронического описания. Вернее было бы, по-видимому, развести подходы несколько иным образом. Когда с одной стороны — факты, а с другой — умозрительные гипотезы о том, как бы могли обстоять дела в прошлом, следует придерживаться фактов. Если же из современных фактов вытекает некоторая картина причинности и нет никаких фактических оснований считать, что она не действовала в прошлом — можно распространять систему нынешних причин в прошлое. Другое дело, что данная причинность не может работать на стадии, когда сами эти причины только вырабатывались, и для описания той стадии выработки причинности следует разработать иную систему понятий.

Другая сторона критики, обращенной к адаптационистским концепциям, можно описать так, что ими не учитывается «грубость» поведения, то есть — его устойчивость к малым возмущениям. Логика адаптационистских объяснений такова, что самые малые преимущества будут подхвачены отбором, «потому что производится очень много ситуаций выбора». Между тем, поведение характеризуется забуференностью, устойчивостью реакций — на него действует множество частично сцепленных факторов, часто меняющих свое значение, и поведение оптимизируется в виде крупных поведенческих стратегий, не пытаясь приноровиться к мелким локальным «выгодам» и «утратам». Существует нижняя граница эффективности естественного отбора, есть частоты проявлений признаков, которые отбором уже не замечаются и не преследуются. В этом смысле поведение — грубая система, в то время как великое множество идущих от «здравого смысла» предположений адаптационистов исходят из обратного тезиса — что если схема, как она ими мыслится, могла бы приносить некоторую выгоду, хотя бы мельчайшую, за множество поколений — то такая схема непременно будет подхвачена отбором.

Если не учитывать эти моменты, всегда можно добавлять к произвольно вымышленной теории одну за другой гипотезы *ad hoc*, придумывать все новые положения и уточнения. Теория оказывается неопровержимой — она способна выращивать защитный кокон слабо проверяемых утверждений, она становится неоперациональной, зависит от ловкости интерпретатора. Избавиться от этого помогает именно строгое определение того, что же доказывается и с помощью каких критериев можно отличить предполагаемые явления от *похожих* на них.

Тем самым эта критика в книге Е.Н. Панова — позитивная, направлена на поиск более строгих формулировок. Книга ярко-полемическая, однако на нее следует не обижаться, а — критиковать. Можно указать на работы, которые автор не принял во внимание, есть такие, в которых половой отбор аргументирован лучше, чем в разобранных автором примерах. Можно разработать формулировки более строгие, привести более работающие аргументы. Всё это следует сделать — в ответ на ту критическую работу, которую провел автор.

Когда читатель знакомится с едкой критикой знаменитых работ и опровержением известных примеров («парадных лошадей пристреливают»), у него может возникнуть впечатление, что автор в одиночку занят этой неблагодарной работой — повышением уровня научной рациональности, требованием продуманно относиться к модным мейнстримным объяснениям. Конечно, это не совсем так. Не очень хороших работ всегда больше, чем очень хороших, и критику можно бы отклонить со словами: не читайте плохих статей.

Но дело не столь просто. Конечно, призывы отказаться от бездумного повтора адаптационистских объяснений звучат уже давно. Почти первый попавший пример: в 1994 г. вышла статья Рона Амундсона “Two concept of constraint”, в ней как раз говорится об ошибках адаптационизма и необходимости вернуться к точному описанию развития признаков. Из такого рода критики родилось направление эво-дево, сейчас уже вполне мейнстримное, в рамках этого направления написаны тысячи работ. Так что критика мейнстрима не бесполезна — то, что критикуется, вряд ли сразу исчезнет, но по крайней мере есть шанс, что рядом с ним появится нечто более вменяемое. Или еще более давняя критика адаптационистской программы, развернутая Гулдом и Левонтином (работа 1979 г.). Каждый раз такие работы сначала кажутся маргинальными, научный мейнстрим ведет в другом направлении — но по прошествии лет рядом с критикуемой модой (прошлой ли, нынешней) возникает нечто новое.

Тем самым благодаря рациональной критике и позитивному сомнению может возникать нечто новое, что не проявилось бы, если бы недостатки мейнстримных объяснений не получали отпора.

Г.Ю. Любарский

От автора

Идея полового отбора, выдвинутая Дарвином в тот период, когда было еще очень далеко до появления наук о поведении, носила очевидный натурфилософский характер. Именно так она была первоначально воспринята биологическим научным сообществом. Толчком к ее возрождению в XX столетии послужило победное шествие адаптационистской парадигмы, в основе которой лежит подход, именуемый мной «клиповым функционализмом». Суть его в том, что живая ткань биологических явлений дробится на «признаки», каждому из которых приписывают собственную эволюционную судьбу, ведущую, якобы, к всемерной их оптимизации. Удобным инструментом для утверждения справедливости этих воззрений оказывается математическое моделирование эволюционного процесса. Оно строится, по необходимости, на анализе таких событий в популяции, как трансформации во времени частот *небольшого числа* «признаков», произвольно вырванных аналитиком из реального биологического контекста. Именно такой была модель полового отбора, выдвинутая в начале прошлого века математиком Р. Фишером, которую восприняли в качестве «доказательства» реальности этого селективного фактора.

Показательно, что на Западе мощный всплеск интереса к теме полового отбора имел место на протяжении всего лишь одного-двух десятков лет (1970–1980-е гг.), после многочисленных попыток модернизации построений Фишера все теми же методами математического моделирования. 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».

Из концепции Т. Куна мы знаем, что парадигма, претендующая на всеобщность объяснений, со временем начинает жить собственной жизнью, и вынуждена, для поддержания своего существования, расширять область своей компетенции во все новые и новые сферы реальности. Или, другими словами, не имея возможности объективно углублять знания о своем собственном предмете, она всеми силами пытается охватить как можно большее пространство науки. В согласии с этим общим принципом, доктрина полового отбора осуществляла в последние два-три десятилетия мощную экспансию в те области зоологии и этологии, которые совсем еще недавно находились, очевидным образом, вне сферы ее компетенции.

По словам М. Андерссона, автора широко цитируемой книги «Половой отбор» (1994), без изучения роли этого фактора невозможно понять не только эволюцию морфологических особенностей видов (таких, например, как половой диморфизм), но также исторические трансформации полового и агрессивного поведения животных, сис-

тем их социальной организации, жизненных стратегий и даже, возможно, процессов видообразования и вымирания видов. На мой взгляд, столь всеохватывающий, универсальный характер, который приписывают действию «полового отбора», должен насторожить всякого, знакомого с историей науки.

Именно с таким настроением я приступал к работе над этой книгой. Я ставил перед собой две основные задачи. Первая из них состояла в том, чтобы показать, насколько непродуктивна с биологической точки зрения стратегия рассмотрения эволюции «отдельных признаков» (например, окраски самцов) в отрыве от всего того, что можно назвать морфофункциональным и поведенческим «синдромом», уникальным, по сути дела, для любого таксона невысокого ранга – видового или родового уровня. По этому вопросу читатель найдет в книге обширные эмпирические материалы новейших полевых исследований по особенностям образа жизни и социального поведения широкого спектра видов, как беспозвоночных, так и всех классов позвоночных. Я рассмотрел в деталях ряд так называемых «парадных примеров» доктрины полового отбора и попытался показать, что объяснения их специфики вполне возможны и без привлечения этого сугубо гипотетического селективного фактора.

Вторая моя задача состояла в том, чтобы выявить социально-психологические факторы, ответственные за «второе рождение» идеи полового отбора и той его популярности, которая удерживается в биологическом научном сообществе Запада на протяжении последних трех-четырех десятилетий. Этот аспект темы, окажется, как я полагаю, важным для всех тех, кто интересуется историей и методологией науки.

При работе над книгой я постоянно пользовался консультациями В.А. Непомнящих относительно строгости статистической обработки данных в той или иной из цитируемых мною статьях и, соответственно, весомости интерпретаций, которые их авторы предлагают на этой основе. Я глубоко признателен коллеге за оказанную мне помощь. Я благодарен моей жене, Е.Ю. Павловой за предложенный ею подзаголовок к книге: «Полевая зоология против кабинетного знания».

Российский фонд фундаментальных исследований отказал мне в гранте на публикацию этой книги, приняв во внимание отрицательную рецензию на нее и проигнорировав вторую, положительную. На заседании Ученого совета Института проблем экологии и эволюции РАН под председательством академика Д.С. Павлова, присутствующие усомнились в том, стоит ли институту принимать на себя ответственность за издание книги. Ведь «она дискуссионная и может вызвать вопросы». Другой академик, Ю.Ю. Дгебуадзе, настаивал на том, что Институту проблем эволюции спокойнее будет держаться подальше от таких тем, само обсуждение которых, не дай Бог, может быть воспринято кем-то неоднозначно и тем самым породить реальные проблемы для руководства и престижа организации. Именно такого рода опасения оказаться вне привычных представлений позволяют понять, почему доктрина полового отбора до сих пор не поставлена под сомнение научным сообществом. Об этом, среди прочего, как раз и идет речь в книге, предлагаемой читателю.

Когда на следующий совет была представлена третья положительная рецензия (четвертая, считая поданную в РФФИ), руководство Института дало согласие на использование в книге грифа организации, но финансовой поддержки не предоставило. К.Г. Михайлов, будучи в курсе этих событии, сам предложил мне издать книгу за счет Товарищества научных изданий КМК, за что я приношу ему свою искреннюю признательность. Особо хочу поблагодарить М.В. Скороходову, которая оформляет уже четвертую мою книгу, за скрупулезную, высоко профессиональную работу над макетом этого издания.

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 для 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) принадлежит зарубежным ученым, 17 — отечественным.

В первый отрезок рассматриваемого периода (1860–1920-е гг.) доброжелательное отношение к идее полового отбора были высказаны в шести публикациях, отвергнута она была в 16, тогда как у авторов еще девяти работ не сложилось четкого мнения о правдоподобности построений Дарвина. В последующие три десятилетия соотношение сторонников и противников гипотезы оказалось, по Давиташвили, равным (3 и 3), то время как число колеблющих 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 «Морфологические закономерности эволюции» (1939). И.И. Шмальгаузен (1939) относится к идее полового отбора

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

весьма сдержано, 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 книге[2] сам термин «половой отбор» отсутствует. Разумеется, Георгий Петрович, как энциклопедист в вопросах орнитологии, не мог позволить себе обойти это понятие молчанием, если бы относился к нему серьезно.

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.С. 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 pomatia*), 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, очевидно, *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

[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.

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 его 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], 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; курсив мой — *Е.П.*).

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; курсив мой — *Е.П.*).

Другой упрек в адрес идеи полового отбора, который неоднократно высказывали ее ранние критики, состоял в том, что она очевидным образом окрашена в телеологические тона. Впрочем, построения, касающиеся целевых функций полового отбора, вполне сродни тем, которые определяют всю адаптационистскую парадигму, построенную на дарвиновской же теории естественного отбора[4].

Именно это может быть одной из важных причин чрезвычайной зыбкости той границы, которую Дарвин попытался провести между явлениями «обыкновенного» (естественного) и полового отбора. 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

---

[3] Совершенно необоснованно!

[4] По словам М. Рьюза, 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.*)

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 ярым приверженцем идеи полового отбора, он сразу же дает отпор любому сколько-нибудь весомому возражению со стороны цитируемых им критиков. 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, 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 нисколько 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 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 сохра-

[5] В действительности, обстоятельство, о котором идет речь, коренным образом меняет суть дела, о чем будет подробно сказано в главах 5–8.

нения-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 удлиненные крайние перья хвоста у многих птиц или многократно ветвящиеся рога некоторых видов оленей, малопригодные 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 вторичных половых признаков, он предлагает для их обозначения новый специальный термин. «Перигамическими[6], — 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 ориментов[7], 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 аристогенезу[8], т. е. признать чудо фактором эволюции живых существ» (Давиташвили, 1961: 496–497).

---

[6] От греч. *peri* — вокруг, *gamos* — брак.

[7] Оримент (от лат. orior — возникаю) — зачаток органа, прогрессивно развивающегося в филогенезе и получающего у потомков более сложное строение. Синоним: ориментарное образование.

[8] Аристогенез (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» — аристогенов. Осборн предполагал, что изменения, обусловленные аристогенами, 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 аристогенеза имеет автогенетический характер и считается разновидностью неоламаркизма.

Рис. 1. Череп динозавра *Styracosaurus parksi*.
Из: Давиташвили, 1961.

В полемике с цитируемыми им авторами особое негодование у Давиташвили вызывают их попытки представить формирование межполовых различий в качестве результата некоего саморазвития структур и дальнейшего сохранения новообразований по принципу, именуемому 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 позднемеловой эпохе (94–66 млню 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[9].

[9] Анализ современных представлений об эволюции рогов дан ниже, а главе 5.

В истории цератопсий 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 цератопсий, в течение позднего мела происходит замещение цератопсий, у которых преобладал носовой рог, цератопсиями с мощными парными надбровными рогами и с очень слабым носовым*.

У примитивных предковых цератопсий 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 гамосематическим[10] образованием, которое производило «импонирующее» и «устрашающее» действие на самцов-соперников и, вероятно, также определенное стимулирующее действие на самок».

«В эволюции цератопсий, — продолжает Давиташвили, — весьма быстро изменялись рога и воротник, что подтверждает предположение о перигамическом значении этих структур. Особенно быстро эволюировал 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 цератопсий 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 цератопсид абсолютно априорно, не основано на каких-либо эмпирических данных[11]. Поэтому дальнейшие рассуждения не могли привести не к чему иному, кроме вывода о

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

[11] 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.).

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 невежества». 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. лет назад).

По мнению Ковалевского, у жвачных к концу нижнего миоцена уже сформировалась своеобразная, свойственная им система 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 усложнение 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 костные 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 присутствует уже немало видов с разветвленными и даже лопатообразно расширенными рогами, а также антилопы с узорчато структурированными рогами[12].

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

[12] Это краткий пересказ текста со страниц 22–24 книги Л.Ш. Давиташвили, где он обсуждает работу: Kowalevsky, 1873.

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 потенций 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 становления эксцессивных структур ведет Давиташвили 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»[12] у потомков как неизбежный побочный результат увеличения тела до какого-то критического 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"[13], признаки не особенно сильно отличаются от аристогенов, на которых Осборн строил свою теорию аристогенеза...» (там же: 459–460).

Между тем, сегодня явление аллометрического роста достоверно показано для множества видов животных, и в том числе жесткокрылых, самцы которых по характеру развития головных хитиновых выростов дают абсолютную параллель цератопсиям и прочим рогатым динозаврам (рис. 2). Процитирую 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

[13] Кавычки в двух словосочетаниях означают ироническое отношение автора цитаты к хромосомной теории наследственности, проповедуемой «вейсманистами-морганистами». Здесь Давиташвили, вольно или невольно, оказался в лагере губителей отечественной генетики, возглавлявшимся шарлатаном Лысенко. К нему автор книги относится с явным пиитетом, 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.

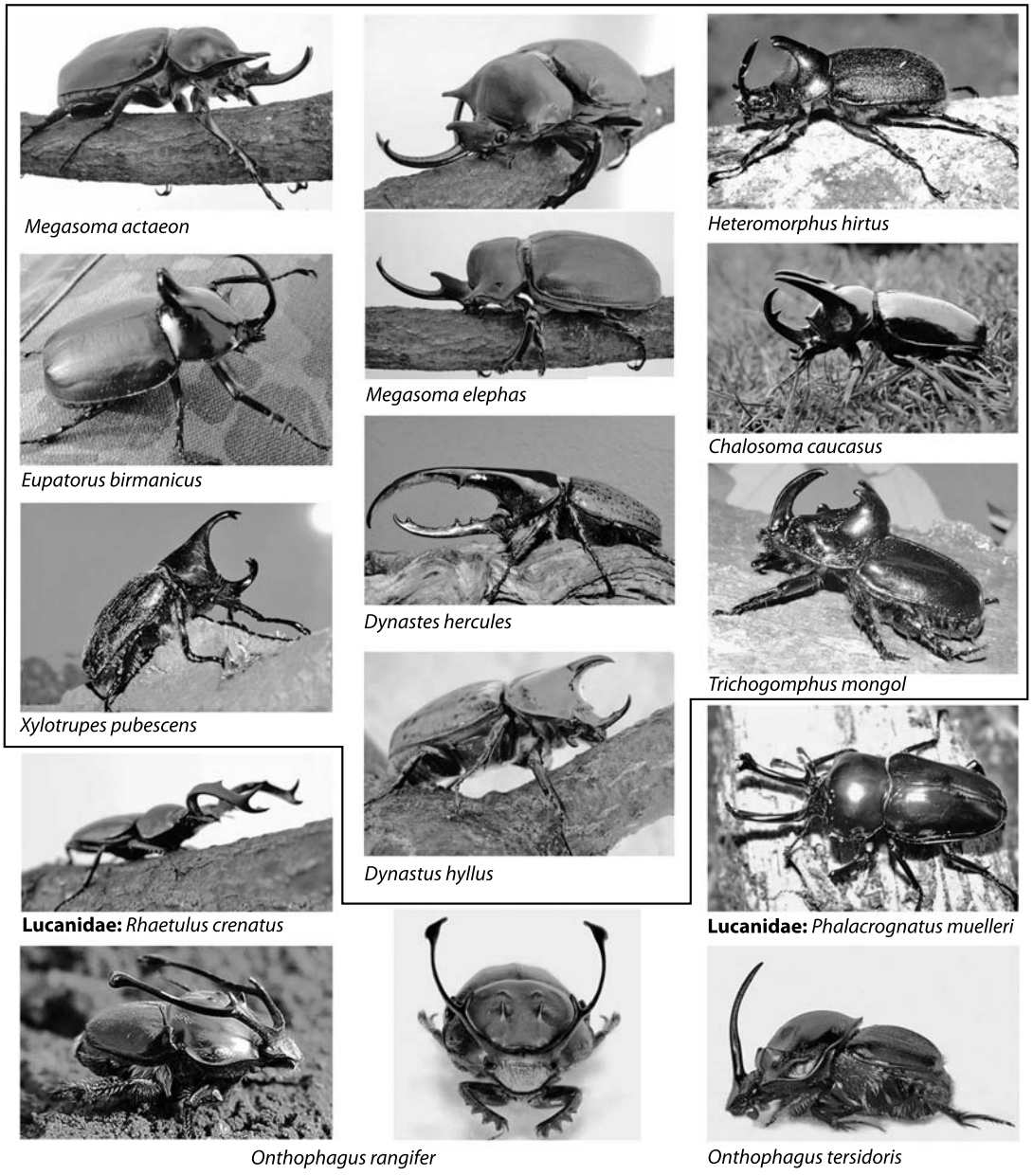


Рис. 2. Разнообразие головных выростов у рогатых жуков семейств Scarabaeidae (подсемейство Dynastinae — в рамке) и Lucanidae.
Фото: T. Libich (http://www. goliaphus.com/it/it-trichogomphus-mongol.html)

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 идеи полового отбора 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 гг. 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 отсутствовало в лексиконе специалистов в этой области[14]. Интересы этологов были сосредоточены на теме эволюции сигнального поведения и некоторых примыкающих к ней проблем, таких, например, как роль этологической изоляции в видообразовании (Панов, 1978/2009, 1989*а*; Panov, 2012*б*).

Ситуация начала стремительно меняться в 1980-х гг. 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 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 (Trivers, 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, сколь велико 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

[14] Например, в указателе к статьям в международном журнале Behaviour за 1945–1995 понятие «половой отбор» отсутствует (см. Index to Behaviour 1–132, 1996).

рода отвлеченным рассуждениям, не выходящим, 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). Каждому мыслящему биологу должно быть совершенно очевидно, что подобного рода отвлеченные модели не в состоянии объяснить ход столь сложных процессов, каковыми представляются становление и поступательное развитие структур, выступающих в качестве вторичных половых признаков — до достижения ими таких экстравагантных форм, какие мы видим, например, в оперении самца павлина.

Тем не менее, слепая вера зоологов-эмпириков в непогрешимость классиков, в особенности Р. Фишера, возродившего ушедшую было в историю идею полового отбора, незамедлительно сыграла свою роль. Начиная с 1980-х гг. 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 адаптационистской 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» (Kuhn, [1962] 1970; Кун, 1975).

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 большей части научного сообщества, которая движется в «правильном направлении современного мейнстрима». Опасность подобной 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 гг. в среде кабинетных теоретиков родилась идея конфликта репродуктивных интересов между особями противоположного пола (см., напр., Parker, 1979). Позже на этой почве сформулировали гипотезу «антагонистической 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 времени[15].

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, все же, 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 ухаживания за ней кого-либо из них и копуляции с ним. [Эти издержки могут быть связаны с] усилением пресса хищников*, уменьшение 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*[16]» (Eberhard, 2004*a*: 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 копуляции и ее осеменения, 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 некоторые виды клещей и ракообразных. Полученные результаты полностью опровергают предположение, согласно которому антагонистическая 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.

[15] При этом исходят из того, что выражения признака нередко различаются у близких видов.

[16] К каждому пункту даны ссылки на один или два источника.

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 Эберхард интерпретирует полученные им результаты. Он пишет: «Отбор, проистекающий из выбора самок, не исключает селекцию на основе полового антагонизма, и наоборот. Оба фактора, 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[17] и тех, что используются ими для захвата самок. Это не означает, однако, что антагонистический отбор не работает никогда. Гипотеза, тестируемая мной, относительно проста и рассматривается в ее крайней форме. То, что ее не удалось подтвердить, не отрицает возможности существования более сложных и, возможно, *более реалистических* версий гипотезы» (Eberhard, 2004*a*: 1956; курсив мой — *Е.П.*).

Итак, мы 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*a* и ниже,)? Для меня совершенно очевидно, что «теория полового отбора» здесь совершенно бессильна, что я попытаюсь подробно аргументировать в разделе 9.3 главы 9.

[17] О состоянии современных представлений об эволюции гениталий самцов насекомых под воздействием полового отбора см. в недавней работе: Bertin, Fairbairn, 2007.

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*a*: 1949; курсив мой — *Е.П.*).

Состояние дел сегодня. Четверть века назад Андерссон, цитируя 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» (см. Заключение).

Время от времени раздаются лишь робкие возражения против самой идеи, приобретшей за последние тридцать лет характер повальной 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 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 другому, примерно такого же умозрительного свойства.

Для полноты картины следует упомянуть позицию некоторых исследователей, которые акцентируют приоритет защитной, в частности, антихищнической, функции экстравагантных паттернов во 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 важны.

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 интересующих нас представлений лежит достаточно простая идея, которая, по сути дела, ничем не отличается от основополагающих в концепции естественного отбора: носители полезных признаков в силу своего повышенного успеха в воспроизведении потомства будут передавать эти признаки по череде поколений, а сами такие признаки будут все лучше выполнять свою адаптивную функция. Иными словами, ход эволюции, адаптивной по определению в рамках такого подхода, неизменно следует закону больших чисел, и с этой точки зрения может быть отображен в математических моделях.

В качестве неоспоримого довода в пользу существование 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 4 и 8, соответственно). Однако в качестве единственно возможного объяснения эволюционного становления и того, и другого стало хорошим тоном считать половой отбор. При этом не только необходимым, но и достаточным доказательством именно этого хода событий считают 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 характера (см. Заключение, 2). Это 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., Domineу, 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 бессознательно 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.

Глава 1.

«Теория» полового отбора

В наши дни, когда биология достигла таких успехов, как расшифровка генетического кода, секвенирование полных геномов ряда модельных видов (включая человека), возможности реконструкции хода филогенеза с использование методов кладистики и геногеографии, как-то даже неловко пересказывать наивные, умозрительные «догадки» Дарвина по поводу эволюции полового диморфизма у животных, ведущей, как он полагал, к прогрессивному развитию эксцессивных структур у самцов. На мой взгляд, эти построения должны были бы представляют сегодня лишь чисто исторический интерес. Однако, чтобы показать далее шаткость этих воззрений, я вынужден обрисовать их структуру в том виде, как она выглядит сейчас. При этом мне было достаточно отталкиваться от книги М. Андерссона, в которой он постарался придать расплывчатым идеям классика форму достоверного знания.

Этой попытке Андерссона в наибольшей степени способствовал обзор существующих генетико-математических моделей, которые служат, как он полагает, достаточно весомым доводом в пользу реальности полового отбора (главы 2 и 3 его книги «Половой отбор»). И если первым таким «доказательством» существования и значимости этого процесса для многих послужила модель Фишера, то вторым ныне бесспорно является книга самого Андерссона, которая непременно цитируется в начале каждой выходящей в свет статьи на эту тему. Далее, опираясь на эту сводку, я рассмотрю главные постулаты современной доктрины полового отбора.

1.1. Основные постулаты «теории»

I. *Отбор половой есть нечто иное, чем отбор естественный*. Вот что по этому поводу писал сам Дарвин: «Если оба пола ведут совершенно одинаковый образ жизни, и все-таки самец обладает органами чувств и перемещения, *выше развитыми, чем у самки*[1], то может случиться, что усовершенствование этих органов необходимо самцу для отыскивания самки; но в огромном большинстве случаев такие органы служат лишь для доставления преимуществ одному самцу над другим, потому что за достаточно долгий промежуток времени, менее одаренные самцы могли бы успешно спариваться с самками; а судя по строению самки, самцы эти во всех прочих отношениях одинаково хорошо приспособлены к *обычному образу жизни*. Так как в подобных случаях самцы прибрели свое нынешнее строение

[1] Это априорная декларация есть, по мнению Хабберд, свидетельство андроцентризма во взглядах Дарвина, что она приписывает переносу им в зоологию представлений об относительной роли полов у людей в викторианскую эпоху Англии (Hubbard, 1990; см. об этом во Введении).

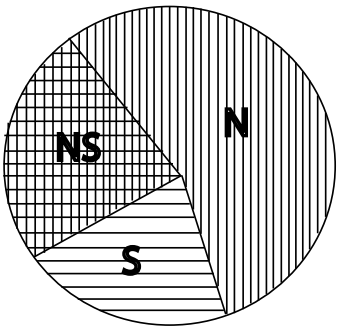


Рис. 1.1. Соотношение между естественным и половым отбором, как оно видится в доктрине полового отбора.
Из: Andersson, 1994.

потому, что они лучше приспособлены к переживанию в борьбе за существование, но по той причине, что это *преимущество было передано исключительно мужскому потомству*[2], половой подбор должен был здесь играть роль. Важность этого различия и привела меня к обозначению этой формы подбора именем «половой». Далее, таким же образом, если главная польза, оказываемая самцу его хватательными органами[3], состоит в предупреждении побега самки до прибыли других самцов или до нападения с их стороны, то и эти органы должны были улучшиться путем полового подбора, т.е. благодаря преимуществу, приобретенному известными особями над своими соперниками. *Но в большей части случаев этого рода, невозможно провести различия между действием естественного и полового подбора*» (Дарвин, 1896: 197–198; курсив мой — *Е.П.*).

Сказанное здесь, по-видимому, не кажется важным для Андерссона. Так или иначе, он ставит все точки над *i* в этих нечетких построениях Дарвина, облекая их в категорическую форму, которая приводится в виде графической схемы. Она показана на рис. 1.1, взятом из книги «Половой отбор». В подписи к нему сказано: «Соотношения между половым и естественным отбором. Внутри круга находятся ***все признаки*** (traits), находящиеся под действием (favored by) ***естественного отбора*** в природе. В левой половине круга содержатся те из них, которые связаны с конкуренцией из-за полового партнера (половой отбор NS и S). Некоторые признаки контролируются *другим* (other?) естественным отбором, как и половым отбором (NS) или только *другим* (?) естественным отбором (сектор N). Наконец, некоторые признаки подчиняются только половому отбору (сектор S). Этот сектор содержит набор признаков, имеющих отношение только к конкуренции между самцами. Это вторичные половые признаки, *снижающие выживаемость* (survival), которые Дарвин отнес к сфере действия «полового отбора». Заметьте, однако, что многие признаки контролируются *как половым отбором, так и другими формами* (*?*) *естественного отбора*. Относительная площадь разных секторов дана условно. Рассматриваются только те признаки, которые находятся под действием отбора в природных условиях, а не контролируются искусственным отбором или ***генетическим дрейфом***» (Andersson, 1994: 8; курсив и знаки вопроса мои — *Е.П.*).

Легко видеть нечеткость и путанность предлагаемой здесь классификации форм отбора, что делает проведение границы между ними процедурой совершенно искусственной. Она не обоснована ничем, кроме чисто произвольного домысла. Это обстоятельство придает «теории» откровенный натурфилософский характер и тем самым ставит под удар все дальнейшие ее построения.

II. *Межполовой и внутриполовой отбор*. Внешнюю видимость того, что «половой отбор» есть некая реальная сущность, придает для непосвященных подразделение этой категории на два класса. Межполовой отбор осуществляется за счет селекции самками

[2] Сегодня известно, что это не так.

[3] Во Введении речь шла о том, что изучение характера таких органов у членистоногих не удается однозначно объяснить действием полового отбора (Eberhard, 2004*a*).

лучших самцов-производителей. Внутриполовой же идет, якобы, на почве конкуренции между самцами из-за самок. Он, как полагал еще Дарвин, должен быть особенно интенсивен у видов, у которых соотношение полов сильно сдвинуто в пользу самцов, что обостряет их конкуренцию из-за доступа к самкам. Второе понятие предложил Дж. Хаксли, который был склонен считать половой отбор лишь разновидностью естественного (Huxley, 1938*а*, *б*). К сожалению, от трактовок Хаксли, много более реалистичных, чем дарвиновские, в современной конструкции анализируемых взглядов сохранили одно лишь понятие внутриполового (интрасексуального) отбора (Huxley, 1938*б*).

Сегодня теоретикам полового отбора кажется, что такое подразделение есть шаг вперед в сторону модернизации интуитивных построений Дарвина. Постулируя внутреннюю неоднородность полового отбора, они, как им кажется, уходят от чисто умозрительного (натурфилософского) взгляда на этот процесс, придавая ему видимость большей материальности и правдоподобия. В самом деле, если в явлении удается выявить хотя бы две разные составляющие, появляется возможность (в данном случае скорее иллюзорная) рассматривать его аналитически, не ограничиваясь одной лишь голой констатацией реальности этого явления, как это делал Дарвин.

III. *Признаки самцов, способствующие их успеху у самок, снижают приспособленность их носителей.* Идея, согласно которой самцы «обычно» окрашены ярче самок и несут вторичные половые признаки в виде всевозможных «украшений» и прочих эксцессивных структур (таких, например, как рога у многих копытных), стала главной в формулировании принципа полового отбора Дарвином. Проблема, с его точки зрения, состоит в том, что половой отбор, таким образом, противодействует естественному, который всегда должен работать в сторону повышения приспособления особей. В наши дни убеждение, согласно которому вторичные половые признаки самцов должны непременно снижать их выживаемость, нашла свое отражение в так называемом «принципе гандикапа» (Zahavi, 1975, 1993; Zahavi, Zahavi, 1997).

Суть этой идеи в том, что если уж самец смог выжить, несмотря на свою заметность, то его орнаментация означает для самки «честный» сигнал о его высоком качестве как производителя потомства.

Одно из отличий «честного» сигнала от всех прочих состоит, как полагают, в следующем. Все те структуры, которые рассматриваются в качестве украшений самца и при этом представлены в двойном наборе — справа и слева, как например, рога у копытных, должны, согласно теории, быть более или менее асимметричными. Это предположение базируется на том основании, что такие структуры есть результат интенсивного направленного[4] (strong directional) полового отбора. А тот должен, по мнению теоретиков этого направления, работать против генетических модификаторов, канализирующих развитие организма, в силу чего нарушается его стабильность. Именно это и должно приводить к неодинаковой скорости роста структур, обязанных действию полового отбора, в отличие от других, сугубо функционального характера (ноги, крылья и пр.[5]). Явление получило название «*варьирующей асимметрия*» (fluctuating asymmetry).

Варьирующей (флюктуирущей) она названа потому, что степень ее выраженности не одинакова у особей данной популяции (в том числе и самцов), причем отклоне-

[4] В отличие от отбора стабилизирующего.

[5] О глазах, ушах и зубах ничего не говорится.

ния от идеальной симметрии носят случайный характер (Parsons, 1990; подобнее см. раздел 10.3). Полагают, что у индивидов «высокого генетического качества» в период их онтогенеза некая буферная система должна работать против затрат (costs), тормозящих развитие ярко выраженных (elaborate) вторичных половых признаков, чего нет у генетически низкокачественных особей. В результате, высококачественные самцы будут иметь более крупные и более симметричные «честные» сигнальные структуры, а низкокачественные — меньшие по размерам и асимметричные (см., напр., Moller, Pomiankowski, 1993: 465). Все эти построения носят название «гипотезы честной сигнализации». В действительности, как нетрудно видеть, перед нами нанизывание друг на друга как минимум трех достаточно произвольных предположений, что вообще характерно для структуры рассматриваемой «теории».

Полагают также, что ярко выраженные вторично половые признак самцов могут служить честным сигналом для самок относительно качественности самца как носителя «хороших генов», поскольку это указывает ей на резистетность носителя таких признаков к паразитам. Согласно этой точке зрения, самцы с броской внешностью не только устойчивы против паразитов, но также, по сравнению с другими самцами, более изощрены в брачных демонстрациях, и/или обладают более разнообразным репертуаром вокализации, используемой при межполовых взаимодействиях. Коль скоро резистентность к паразитам, как принято думать, детерминирована генетически, самка, остановившая выбор на таком самце, может повысить жизнеспособность своих потомков. Таким образом, яркость брачного наряда самцов есть одновременно результат полового отбора и фактор дальнейшего усиления экстравагантности вторичных половых признаков, о которых идет речь (Hamilton, Zuk, 1982).

IV. *Если для украшенного самца половой отбор чреват потерями* (*cost*) *в выживаемости, то самки при спаривании с ним выигрывают в том или ином отношении.* Считается, что выигрыш (benefit) самки может быть «прямым» и/или «косвенным». В первом случае она приносит большее число потомков, во втором — ее отпрыски оказываются более качественными, нежели при спаривании с самцом с менее выраженными вторично-половыми признаками.

Нетрудно видеть, насколько расплывчаты используемые здесь понятия «потери» и «выигрыш». Очевидно, им едва ли можно дать четкое определение. Вот что сказано в одной работе, где речь идет об оценке стоимости так называемых «честных» сигналов. «Операциональные суждения о стратегической стоимости (strategic cost) будут спорными до тех пор, пока не существует строгой методологии ее отделения от эффективной стоимости (efficacy cost). По той же причине не информативно понятие сбалансированные затраты (equilibrium cost)... *Только* ***измерение*** *пограничных значений потерь (costs) и выигрыша (benefits) при трансляции сигнала может говорить о том, действительно ли его честность* (*honesty*) *поддерживается за счет неких затрат*» (Számadó, 2011: 8; курсив мой — *Е.П.*). Здесь снова уместно повторить слова Р. Левонтина (1978: 25), уже цитированные во введении: «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*» (курсив мой — *Е.П.*).

V. *Послебрачный половой отбор*. Чтобы половой отбор работал в каждом поколении, требуется закрепление репродуктивного успеха преуспевающих самцов. Для этого необходимо существование каких-то механизмов, «страхующих» благоприятную судьбу генов данного конкретного самца. К их числу относят самые разные приспособления. Они могут определяться, например, активностью самца, охраняющего самку от посягательств соперников после копуляции с ней. Пассивными средствами, как полагают, оказывается, в частности, формирование во влагалище самки посткопуляционной пробки. Но особое значение придают здесь явлению «*конкуренции спермы*», в которой самец может выиграть за счет увеличения числа актов спаривания с данной самкой (см. раздел 10.1).

Таков, вкратце, перечень того спектра явлений, которые сегодня относят к сфере действия полового отбора *у животных* в той его трактовке, которая идет от Дарвина. Этот спектр уже здесь оказался настолько широким, что покрывает собой не только все, относящееся к сфере биологии размножения, но также ряд вопросов, далеко выходящих за эти рамки — например, касающихся механизмов онтогенеза (флюктуирующая асимметрия) и эволюции отношений между паразитами и их хозяевами. Однако, апологеты «теории» не остановились на этом и попытались модернизировать ее таким образом, чтобы включить в ее сферу также происходящее в мире растений (см. ниже, 1.3). Но, как я уже упоминал, когда теория претендует на объяснение всего без исключения, трудно ожидать от нее четких ответов на конкретные вопросы более узкого содержания. Особенно если основополагающие понятия, такие, например, как «потери» и «выигрыш», предельно аморфны, не поддаются сколько-нибудь строгим оценкам, но могут быть с успехом адресованы обыденному здравому смыслу.

1.2. Поддержка «теории» со стороны абстрактных математических и генетических моделей

До сих пор речь шла о тех вопросах, которые можно пытаться более или менее убедительно обосновать эмпирическими данными. Теперь я остановлюсь на построениях кабинетных теоретиков, которые принято считать формальным доказательством теории полового отбора. Как уже было сказано, их основа была заложена математиком Рональдом Фишером, предложившим схему так называемого «неудержимого процесса полового отбора» (runaway process), имеющего *постоянный направленный* характер. Саму идею в вольной словесной форме он высказал в своей книге «Генетическая теория полового отбора» (Fisher, 1930), где он, по его словам, «рискнул внести свое в понимание в эволюцию психических явлений, именно вкусов самок (female taste) на основе того же самого процесса селекции»[6] (имеется в виду естественный отбор Дарвина).

Вскоре после выхода книги Фишер получил письмо от внука Ч. Дарвина, Чарлза Гальтона Дарвина[7], в котором тот писал, что он «пока что не понял, как может работать постулируемый неудержимый процесс полового отбора, приводящий экспоненциальному сопряженному усилению признаков самцов и предпочтений к ним самок, кото-

[6] Цитировано по предисловию Дж. Беннета к последнему изданию этой книги (Bennett, 2000).

[7] Ч.Г. Дарвин (1887–1962) — английский физик-теоретик и математик. Один из основоположников теории дифракции рентгеновских лучей. Интересовался вопросами евгеники.

рые параллельно нарастают в геометрической прогрессии» (Fisher, 2000: 305–306). Ч.Г. Дарвин спрашивал, нельзя ли отобразить ход этого процесса математически.

В нескольких ответных письмах Фишер изложил свою схему процесса в виде последовательности алгебраических формул. При этом он опирался на пример из орнитологии, взятый им из книги Силоуса «Реальная жизнь птиц» (Selous, 1927). Речь шла о куликах турухтанах (*Phylomachus pugnax*), а не о павлинах, как обычно пишут, ссылаясь на построения Фишера[8]. «Силоус наблюдал, — писал тот, — как самка важно (with perfect self composure) расхаживает в толпе самцов[9], но не торопится выбрать кого-нибудь из них. Это замечательный экологический пример (perfect ecological framework). Самка выбирает стиль (fashion) орнамента своих будущих сыновей» (там же: 308).

Модель «неудержимого процесса полового отбора» Р. Фишера. Чтобы показать, каким способом этот автор попытался внести свой вклад в «эволюцию психических явлений», я буду вынужден привести текст одного из писем Фишера Ч.Г. Дарвину (25 октября 1932 г.) почти полностью. Надеюсь, что эти материалы помогут рассеять миф, согласно которому Фишер «объяснил» ход процессов полового отбора.

«Обозначим красоту (beauty) самца через x, а вкусы (taste) самки через y. Эти [признаки — *Е.П.*]. будут варьировать вокруг некоторых средних значений $x_{ср.}$ и $y_{ср.}$ Из них на $x_{ср}$ пока что можно не обращать внимания, поскольку в природе для этой величины нет нулевого значения. Что касается $y_{ср,}$ то у него нулевое значение есть: $y = 0$ обозначает полную индифферентность самки, а $y_{ср}$ показывает среднюю интенсивность ее предпочтений. Мы можем допустить для удобства, что x и y определяются генетически, так что их средние значения у потомков пары равны среднему значению для их родителей и что для каждого значения шкала выбрана таким образом, что средние значения как $(x - x_{ср})^2$, так и $(y - y_{ср})^2$ равны единице. Они могут быть скоррелированы в той степени, которую мы и должны выяснить, так что мы можем заменить $(x - x_{ср})$ $(y - y_{ср})$ символом r.

Мы можем допустить, что красоту (beauty) удается измерить объективно — например, взяв длину перьев самца турухтана[10], тогда как вкусы (taste) самок могут быть измерены (measured) через ее реальные действия (actual performance). Самка, не обладающая такими вкусами, будет спариваться наугад (at random), то есть со средними значениями для исхода нескольких случаев (a number of trials), так что средняя величина по самцам, ставшим ее партнерами, будет $x_{ср.}$ Избирательная самка избежит некоторых возможностей спариться с некрасивыми (ugly) самцами и тем самым превысит среднее значение этой переменной (will score a higher average). Имея в виду нашу шкалу измерений, можно сказать, что показатель такой самки есть y, если красота избранного ей самца составляет $x_{ср} + ky$. Здесь k есть величина (datum), зависящая от силы способности к распознаванию (powers of discrimination), реальной ситуации при выборе, предпосылок к его осуществлению (opportunities for choice) и т. д. (etc).

Если самец со свойством (specification) x_1,y_1 спарится с самкой x_2y_2, показатели их потомков будут варьировать вокруг среднего $(x_1 + x_2)/2$, $(y_1 + y_2)/2$. Единственная гипотеза относительно наследования, в которой мы нуждаемся, состоит в том, что в по-

---

[8] См., например, И.А. Рухленко http://www.vuit.ru/faculties/Ecological/beauty1.pdf

[9] У турухтанов самки посещают самцов на токах. Об этом типе социальной организации см. в главе 8.

[10] У самцов этого вида эксцессивной структурой является так называемый воротник из сильно удлиненных перьев. Его окраска, кстати сказать, ***индивидуальна*** почти у всех самцов.

томстве этих особей *x* и *y* не скоррелированы. Если это так; то среднее *r* для потомков особей этой генерации будет ни чем иным как

$$(x_1 - x_{ср} + x_2 - x_{ср})(y_1 - y_{ср} + y_2 - y_{ср})/4$$

усредненное по всем спариваниям (averaged over all matings). Если здесь мы видим то же, что и в предыдущем поколении, то получается, что *r* для среднего

$(x_1 - x_{ср})(y_1 - y_{ср}) = r$ и $(x_2 - x_{ср})(y_2 - y_{ср}) = r$

в то время как для прочих (while for the rest)

$(x_1 - x_{ср})(y_2 - y_{ср}) = ky_2(y_2 - y_{ср}) = k$ и $(x_2 - x_{ср})(y_1 - y_{ср}) = r^2k$

как это следует из усреднения по самцам, спарившимся с самкой типа x_2, y_2.

В таком случае отсюда следует

$$2r = k(1 + r^2) \text{ или } r = (1 - \sqrt{1 - k^2})/k^{11}$$

и что отбор, который в каждом поколении повышает усреднение по *x* на $ky_{ср}/2$, должен увеличивать усреднение по *y* на $kry_{ср}/2$, то есть $y_{ср}$ растет в геометрической прогрессии (при том допущении, что *k,* и, следовательно *r*, остаются постоянными). Разумеется, я оставляю в стороне все проверки, часть из которых кажется несущественными сегодня, в то время как другие могут оказаться важными позже».

Это письмо Фишер завершает следующими словами: «Сообщите мне, помогли ли Вам мои разъяснения, чтобы продвинуться вперед. Я чувствую себя совершенно неудовлетворенным тем, что не в состоянии привести полную аргументацию (to get the argument across), но надеюсь, что идея, согласно которой *x* и *y* должны быть скоррелированы, сможет устранить те трудности, о которых Вы писали».

О моделях, подобных рассмотренной, с точки зрения эксперта в вопросах популяционной генетики. Через 48 лет после того как научная общественность была осведомлена о том, что идея полового отбора, высказанная Ч. Дарвином в 1871 г., получила «окончательное подтверждение» в модели Фишера, выдающийся исследователь в области генетики популяций Р. Левонтин писал: «Несмотря на то, что теория популяционной генетики хорошо разработана, ее пока еще можно считать теорией лишь в первом приближении. Она все еще зависит от *огромного числа упрощающих допущений и примитивных моделей*, так что противоречия между наблюдениями и теоретическими предсказаниями могут пока что вскрыть лишь очевидную *поверхностность* ее предсказаний» (Левонтин, 1978: 237; курсив мой — *Е.П.*).

Нетрудно согласится с этим автором в том отношении, что «еще задолго до появления прямых доказательств научные работники выносят на обсуждение свои глубоко укоренившиеся предубеждения, и чем важнее предмет спора, чем сомнительнее доказательства, тем глубже предубеждения...» (там же: 37). Наконец, в преамбуле к разделу своей книги под рубрикой «Теория», Левонтин так оценивает роль последней в первой половине XX столетия: «В течение многих лет популяционная генетика была необычайно обширной и мощной теорией, *лишенной, в буквальном смысле слова, фактов, которыми она могла бы оперировать*. Ее можно было сравнить со сложной и превосходной машиной, предназначенной для переработки сырья, которое никому не удается добыть. Время от времени какой-нибудь необыкновенно удачливый или опытный изыскатель наталкивался на природную жилу богатой руды, и тогда часть механизмов пускали в ход, чтобы убедить тех, кто финансирует машину,

[11] Значок √ обозначает корень квадратный (из разности 1 – k2).

что она и в самом деле может действовать. Но большую часть времени машина оставалась в руках изобретателей, которые вечно ее ремонтировали и совершенствовали в ожидании того дня, когда ее можно будет запустить на полную мощь и начать получать продукцию» (там же: 194).

На мой взгляд, нечто подобное происходит, когда теоретики, один за другим, вновь и вновь предпринимают попытки модернизировать модель Фишера, вводя в ее основания какие-либо новые переменные[12]. К сожалению, от результатов этой деятельности трудно ожидать глубокого понимания процессов, происходящих в эволюции органического мира. Каждому здравомыслящему биологу должно быть совершенно очевидно, что схема Фишера не может быть, в принципе, приближена к этой реальности. Она вообще не имеет ничего общего не только с биологией вообще, но даже с начальными представлениями о генетике. Возьмем хотя бы исходную посылку, на которой строятся все последующие умозаключения алгебраического характера: «Обозначим красоту самца через *x*, а вкусы самки через *y*». О каких усредненных значениях этих категорий, под каждым из которых кроется сложнейшая система механизмов и корреляций, может идти речь? А ведь все дальнейшие построения Фишера базируются именно на оперировании такого рода средними значениями.

Критика модели Фишера с позиций современной количественной генетики.

В статье Домини (Dominey, 1983) были высказаны сомнения относительно соответствия теории Фишера принципам этой дисциплины. Автор статьи кратко пересказывает идею Фишера, ссылаясь на второе издание его книги (Fisher, 1958). Он пишет: «“Неудержимый процесс”, как его именует Фишер, берет начало в ситуации, когда признак (trait) самца имеет некоторые преимущества, вне зависимости от тех или иных предпочтений самок. Коль скоро эти особенности самцов, как и выбор их самками по этому признаку, должны быть селективно выгодны, частоты того и другого будут нарастать в популяции. В конце концов, по мере того, как этот процесс прогрессирует, самки, которые выбирают самцов, лишенных рассматриваемых характеристик, должны оказаться в проигрыше (disadvantage) просто потому, что их сыновья не смогут приобретать такие качества и, таким образом, утратят возможность быть привлекательными для самок. Но признак самцов может продолжить свое развитие из-за сохраняющихся предпочтений самок, даже в том случае, если он утратил свое первоначальное преимущество, став чересчур гипертрофированным и вредным с точки зрения естественного отбора. Фишер утверждает, что скорость процесса должна нарастать в геометрической прогрессии в силу развития генетической взаимозависимости между крайне выраженными предпочтениями самок и максимальной выраженности признака у самцов.

В основе всей концепции лежит допущение, что признак самца должен быть наследуемым, то есть здесь должна иметь место аддитивная генетическая дисперсия[13], а следовательно, и корреляция между фенотипами отца и его сыновей. При отсутствии такой корреляции самка, выбирающая самцов с экстремально выраженным признаком, едва ли сможет производить больше сыновей того же типа, нежели самка,

[12] По словам В. Домини (Dominey, 1983), «Используя генетические модели и самые разные допущения, некоторые исследователи подтвердили и расширили существенные стороны модели Фишера (O’Donald, 1980; Lande, 1981; Kirkpatrick, 1982)». Подробнее см. Заключение, 2.

[13] Аддитивный эффект генов — это суммарный вклад отдельных полигенов в формирование фенотипа, так что фенотипический эффект одного гена суммируется с фенотипическими эффектами других генов.

спаривающаяся наугад. Поскольку фенотипы сыновей самки не будут соответствовать фенотипу их отцов, она утратит все преимущества от выбора самцов с экстремальной наружностью (в плане воспроизводства потомства с требуемым фенотипом) и, вероятно, потерпит всевозможные затраты при поисках партнера (время, энергию и пр.). В этой точке предпочтения самок должны вступить в стадию редукции. Эта трудность для построений Фишера была четко обозначена Мейнардом Смитом (Maynard Smith, 1978: 172).

Таким образом, построения Фишера должны быть существенно зависимы от фактора аддитивной генетической дисперсии. Но, согласно предсказаниям современной количественной генетики, при постоянном направленном отборе некоего признака должно происходить уменьшение аддитивной генетической дисперсии и, в конечном итоге, полная утрата[14]. Такая утрата может быть обусловлена фиксацией отбираемых аллелей или, в случае сверхдоминирования в данном локусе, результатом будет формирование устойчивого полиморфизма. В последнем случае в потомстве самок, спаривающихся наугад (без выбора самцов с генотипом, соответствующих ее собственному) фенотипы ее сыновей будут включать в себя разное соотношение гомо- и гетерозигот по данному признаку. В случае потери аддитивной генетической дисперсии процесс чрезмерного развития (exaggeration) признака остановится даже в отсутствие противодействия со стороны естественного отбора» (Dominey, 1983: 495–496).

В той же статье много внимания уделено другой мысленной конструкции, столь же охотно принимаемой на веру и еще менее реалистичной, чем построения Фишера и его эпигонов. Я имею в виду так называемый «принцип гандикапа» за авторством А. Захави (Zahavi, 1975)[15]. Об этой идее было упомянуто выше (1.1), но стоит еще раз повторить ее суть. Мерой качества генотипа самца является его способность дожить до размножения вопреки обладанию им структурами, затрудняющими существование. Таковы, например, роскошный хвост павлина, неудобный в полете, или шикарные, но очень тяжелые рога быка-оленя. Такого рода структуры служат, согласно этим представлениям, указанием самке на то, что самец прошел «тест полового отбора», подтвердив тем самым высокое качество своих генов. В том, что самец не скрывает свои пороки (трудности, с которыми ему приходится сталкиваться), но откровенно выставляет их напоказ, и состоит «честность» его коммуникативного поведения. Эти умозрительные построения, рожденные игрой ума в тиши кабинета, едва ли можно воспринимать всерьез.

Приходится только удивляться тому, что такого рода мысленные конструкции, не проверяемые в принципе и потому не относящиеся, строго говоря, к сфере истинной науки, могут серьезно обсуждаться годами. Понятно, что подтвердить их справедли-

[14] Впрочем, как замечает автор статьи (ссылаясь на ряд первоисточников), результаты долговременных лабораторных экспериментов по искусственному отбору часто противоречивы. В некоторых отбираемые линии теряют аддитивную генетическую дисперсию, в других такой эффект отсутствует или она даже возрастает. Однако, здесь необходимо учитывать, что в таких экспериментах невозможно воспроизвести всю сложность событий, происходящих в природных ситуациях (Dominey, 1983: 500).

[15] А. Захави — израильский орнитолог, автор серии работ о социальном поведении тимелий *Turdoides squameiceps* — вида птиц, живущих в составе так называемых «коммун». Приходится лишь сожалеть, что он оставил эти важные исследования и ударился в отвлеченное теоретизирование. Впрочем, в той удручающей ситуации, когда последнее кажутся более значимым, чем попытки понять реально происходящее в природе, А. Захави существенно «повысил свою приспособленность», оказавшись одним из наиболее цитируемых авторов.

вость удается только с применением все тех же умозрительных, отвлеченных моделей. Как пишет А. Графен[16], «... модели из области теории игр показывают, что принцип гандикапа работоспособен: каждый организм максимизирует свою приспособленность, и сигналы следует признать честными (signals are honest)» (Grafen, 1990: 517). На мой взгляд, комментарии излишни.

1.3. «Половой отбор» у растений

«*Новое*» в «*теории полового отбора*»[17]. В июне 1993 г. в Сноубирде (Юта, США) состоялся симпозиум по теме "Половой отбор у растений и животных». Его материалы открываются статьей С. Арнольда, который поставил своей задачей сформулировать концепцию полового отбора, применимую не только к животным, но и к растениям (Arnold, 1994). Стоит мимоходом заметить, что ее автор — герпетолог, специалист по биологии саламандр и змей, никогда прежде не замеченный в интересах к проблемам размножения у растений. Резюме этой статьи сводится к следующему. «Статья служит введением к теме симпозиума и направлена на поиски определения полового отбора, которое было бы применимо к происходящему в обоих царствах... Рассмотрены 10 критериев, которые могли бы быть положены в основу такого определения. Я утверждаю, что ***понятия «выбор полового партнера» (mate choice) и «половая конкуренция» (sexual competition) проблематичны и в определении их следует избегать***. Вместо них я предлагаю критерий успеха спариваний (mating success), которое может служить унифицированным понятием (unifying concept), пригодным в отношении как растений, так и животных» (Arnold, 1994: 1; курсив мой — *Е.П.*).

Автор статьи аргументирует необходимость в дефиниции следующим образом. «Ясно, — пишет он, — что если явление не определено, оно не поддается измерениям[18]. Но если идея полового отбора столь трудна для понимания (so troublesome), почему не

---

[16] Один из авторов книги "Modern statistics for the life sciences" (Grafen, Hails, 2002).

[17] "Sexual selection in plants and animals".

[18] Строго говоря, половой отбор как процесс не поддается измерению. Очевидно, что «измерять» можно результат этого процесса, если наблюдаемое действительно есть следствие его, а не каких-либо других эволюционных событий. Приравнивание тех или иных аспектов реальности (например, полового диморфизма и дифференциального репродуктивного успеха самцов) к «половому отбору» как таковому, то есть следствия — к некой гипотетической причине, есть главный методологический дефект всего этого направления исследований.

В качестве примера приведу выдержку из резюме к статье «Взаимодействие естественного и полового отборов: самцы помацентровой рыбы предпочитают спариваться или драться, а не защищать гнездо». (Leese et al., 2010). «Естественный и половой отборы часто действуют в противоположных направлениях, соответственно, в пользу активностей, необходимых для выживания и тех, которые требуются для воспроизведения потомства. Мы рассматривали взаимодействие ***давлений естественного и полового отбора*** в отношении поведения рыбы *Stegastes leucostictus*. Территориальным самцам, охраняющим кладку, предъявляли хищника, конспецифических самца либо самку. ***Так, испытуемый самец был вынужден отдавать приоритет либо защите кладки, либо ухаживанию за самкой или конфликту с конкурентом (буквально: intra-sexual competition)***. Измеряя время, проведенное самцом около раздражителя, мы рассматривали влияние нескольких факторов, включая тип стимула, вариации в числе хищников и значение для тестируемого самца кладки на его территории. ***В общем, самцы проводили больше времени поблизости от конспецификов, чем от хищников, угрожавших кладке. Сделан вывод, что давление полового отбора (привлечение самки или отпугивание соперника) перевешивает давление естественного отбора (охрана потенциального потомства)***».

отказаться от самого термина? Это означало бы прервать историческую преемственность, отказавшись от представлений Дарвина и от понятия, бывшего в употреблении на протяжении 130 лет. Даже если мы отбросим его, понадобится найти нечто взамен. Когда половой отбор противопоставляется другой селективной силе[19], его обозначение специальным термином особенно полезно. И, наконец, поиски такого определения, которое годилось бы для царств растений и животных, привело бы к интеллектуальному оживлению в обеих научных сферах и повело бы нас в новых направлениях» (Arnold, 1994: 3).

Все эти рассуждения едва ли можно признать логичными. С одной стороны, автор настаивает на том, чтобы изъять из понятия «половой отбор» главное его содержание в трактовке Дарвина (выбор половых партнеров самками и конкуренция между самцами за доступ к половым партнерам). Именно эти явления служили предметом исследований в зоологии, по словам Арольда, «на протяжении 130 лет»[20]. С другой стороны, он предлагает сохранить термин в таком выхолощенном состоянии, чтобы не прерывать историческую традицию. Если бы в науке следовали этому рецепту, мы бы до сих пор думали, что причиной горения служит присутствие флогистона в горючих субстанциях.

Не менее наивным оказывается утверждение автора, что «Чем проще определение, тем лучше» (Arnold, 1994: 9). Посмотрим, каков же итог построений, изложенных в статье. «В свете изложенного я предлагаю следующее определение полового отбора. *Половой отбор — это форма селекции, которая проистекает* (*arises*) *из различий в успехе спариваний* [число половых партнеров (*mates*), *которые произвели*[21] *потомство на протяжении некоторого стандартизованного отрезка времени*]. Это определение выигрывает из-за своей относительной простоты, поскольку лишено попыток дать дефиницию отбору как таковому (??? — *Е.П.*). В нем я избегаю трудностей применения к растениям категории выбора со стороны самок, а также операциональной дефиниции конкуренции у этих организмов» (там же, курсив автора статьи).

Не хотелось бы подавать читателям пример изощренной схоластики, ведущей в эмпирический тупик. Но я вынужден привести иллюстрацию из обсуждаемой статьи, чтобы показать, как представления ее автора о *половом отборе* незаметно сводятся к *стандартной схеме естественного отбора*: приспособление (fitness) есть следствие дифференциальной размножаемости особей (рис. 1.2). Об этом неявно свидетельствует и следующая сентенция самого автора: «Поскольку мое определение выдержано в терминах стоимости приспособленности (fitness currency), его соответствие формальной эволюционной теории самоочевидно (straightforward). Так или иначе, оно лежит в русле сказанного в большинстве произведений Дарвина[22]»

«*Половой отбор*» *у растений: история вопроса.* Первая серьезная попытка обосновать существование полового отбору в растительном царстве была предпринята в 1983 г. в книге «Выбор полового партнера у растений» (Willson, Burley, 1983). Указывают, что

[19] Имеется в виду, по-видимому, естественный отбор, хотя мне это противопоставление кажется в высшей степени сомнительным (см. в главе 2).

[20] На самом деле — лишь в период с 1980-х гг. и по сию пору, то есть не более 30–33 лет.

[21] За исключением всего того, что касается полового отбора, как следует из цитированного резюме к статье Арнольда.

[22] В оригинале: *bear* для партнеров-самок и *sire* — для самцов.

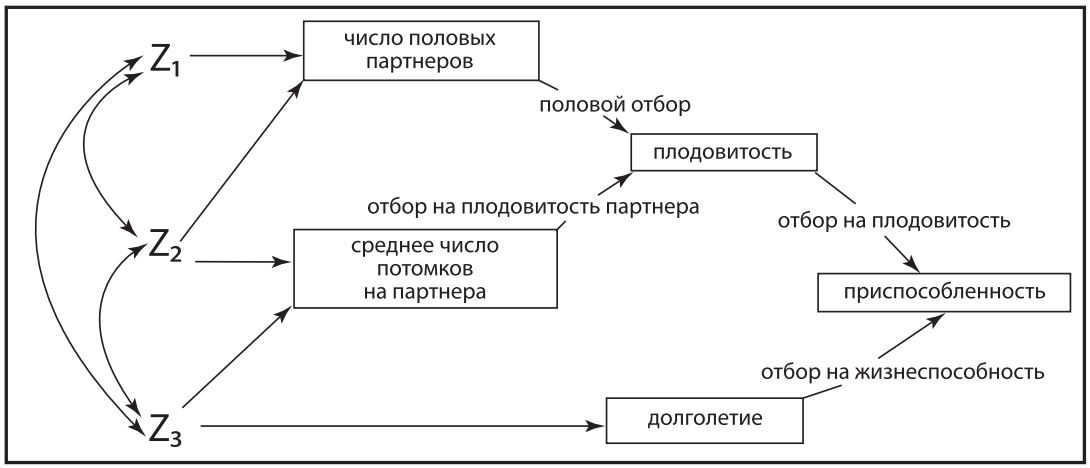


Рис. 1.2. Иерархия компонентов приспособленности, диктуемых разными формами отбора. Z_1, Z_2, Z_3 — три гипотетические фенотипические признака. Стрелки с двумя остриями показывают корреляции между этими признаками.
Из: Arnold, 1994.

ее появление повлек за собой бурный рост публикаций на эту тему (http://web.pdx.edu/~cruzan/SexualSelection inPlants.pdf)[23].

В основе построений авторов книги лежат два постулата из арсенала социобиологии: родительский вклад и конкуренция полов. Первый из них был выдвинут Р. Трайверсом еще на заре становления социобиологии. Суть понятия родительский вклад состоит в следующем. Это издержки, связанные с вероятностью риска для родителя произвести такое потомство, которое будет недостаточно успешным. Если вероятность этого выше для самок, чем для самцов, селективность первых при выборе потенциальных половых партнеров должна быть достаточно высокой, чтобы избежать ошибки. В таком случае самки оказываются «лимитирующим ресурсом» для самцов, так что конкуренция между ними в половой сфере обостряется. При этом интенсивность полового отбора выражается в соотношении репродуктивного успеха самцов и самок, так что для каждого из родителей он может быть выражен как выигрыш (benefit) для их потомства минус затраты (cost) — именно снижение их количества или качества в будущем (Trivers, 1972).

С моей точки зрения, все это трудно истолковать иначе, чем в качестве отвлеченной словесной эквилибристики. Примерно такой же характер носят представления о так называемом половом конфликте (sexual conflict). По определению, это конфликт между «эволюционными интересами» представителей двух полов (Parker, 1979), обусловлен-

[23] Взрывной характер нарастания публикаций в ответ на появление новой формулы — явление, вообще характерно для функционирования «нормальной науки». При этом чем экстравагантнее идея, тем более привлекательной она выглядит для желающих оказаться в авангарде. Их одобрение дает толчок к развитию соответствующей активности рядовых исследователей, которая отныне воплощается в изготовлении «поделок», по выражению Т. Куна. Срабатывает принцип «делай как я». Следование теме быстро становится модой, влияние которой стремительно нарастает по типу цепной реакции.

ный, в частности, несходством в генетических конституциях самцов и самок[24]. В одной из недавних публикаций на эту тему сказано: «Теория полового конфликта призвана ответить на вопросы о важности различий в репродуктивных интересах представителей двух полов в плане эволюции систем спаривания (mating systems), и действительно ли выбор самками самцов проистекает (can have its origin) скорее из конфликта между половыми партнерами, чем из их мутуалистических взаимодействий» (Madjidian, 2007: 1).

А вот что недавно писал по этому поводу тот самый Дж. Паркер, которого считают отцом «теории полового конфликта». «Различия между половым отбором и половым конфликтом состоит в том, что второй есть форма эволюционного конфликта, который может быть порождаем половым отбором и обладает потенциалом для генерации селективных процессов, таких как конфликт между родителями и потомством и между сиблингами» (Parker, 2006). Примерно в том же духе ставит вопрос Ж. Мадьидьян в программной статье о половом отборе у растений: «полное понимание полового конфликта требует знаний об эволюционных силах полового отбора, поскольку этот конфликт порождается половым отбором и движет его вперед» (Madjidian, 2007: 1).

По мнению Эберхарда, недоразумения, связанные с самим понятием «половой конфликт», проистекают из словосочетания «конфликт интересов». Он полагает, что, строго говоря, сама идея тривиальна. Коль скоро, как это хорошо известно любому натуралисту, при попытках самца спариться с самкой он может быть отвергнут ею, и здесь присутствует конфликт репродуктивных интересов. Иными словами, с эволюционной точки для самцов важна выработка механизмов, противодействующих отпору со стороны самок в преддверии спаривания, с одной стороны, и тех, которые благоприятствуют самкам в их способности противостоять домогательствам самцов (Eberhard, 2004*a*: 1947–1948). Именно эта мысль лежит в основе гипотезы «антагонистической коэволюции полов» (см. Введение, «Иные варианты объяснений эволюции полового диморфизма»). Как можно видеть из текста этого раздела, модель не нашла ни малейшего подтверждения на огромном материале по морфологии прекопуляционных структур у членистоногих (Eberhard, 2004*a*).

Что касается, растений, то применение к их размножению тех же принципов представляется, из общих соображений, совершенно невероятным. Как пишет Мадьидьян: «Из-за трудностей, связанных с выявлением полового конфликта, вероятность его существования у растений, которые в большинстве случаев гермафродитны, даже трудно себе представить». Однако воздействие парадигмы на сознание, направляющее его в

[24] За счет того, что в одних и тех же локусах мужского и женского генома аллели неодинаковы(см. ниже). Вот как М. Ридли в книге «Геном» (2008), претендующей на статус **научно**-популярного произведения, доносит эти взгляды до широкой публики: «…становится понятно, почему в жизни людей половые отношения создают так много проблем и почему мужчины и женщины по-разному интерпретируют понятия “сексуальные домогательства” и “нормальная половая жизнь”. Половые отношения развиваются не с учетом того, что хорошо для мужчины или женщины, а в контексте того, что выгодно их хромосомам. Способность к соблазнению женщин выгодна хромосоме Y, а нечувствительность к соблазнению — хромосоме X» (с. 156). «Нет также ничего удивительного в том, что геном, как и организмы, оказался сам полем боя и эволюционного соревнования между генами. С 70-х годов прошлого столетия эволюционная биология стала наукой не о животных, а о генах» (с. 172). И наконец: «Представления о генах, вступающих в конфликты друг с другом, и о *геноме как о поле битвы* между генами детства и генами отцовства или *между мужскими и женскими генами* — это новая концепция, о которой пока мало известно широкой публике. Но **эта концепция уже успела пошатнуть философские основы биологии**» (с. 163).

русло мейнстрима, настолько сильно, что заставляет исследователя искать обходных путей для преодоления самоочевидных логических противоречий. Цитируемый автор продолжает: «К счастью, сфера применимости понятия (половой конфликт — *Е.П.*) расширяется и на помощь приходит всесильное знание (powerful knowledge), что делает последующие исследования обнадеживающими и увлекательными» (Madjidian, 2007: 3).

К числу новшеств, именуемых здесь «всесильным знанием», можно отнести идею, выраженную в следующей сентенции: «Конкуренция между растениями при опылении ими других растений не требует ни борьбы (struggles), ни даже прямого контакта между конкурентами...; признаки (traits) могут быть подвержены половому отбору даже если они не воздействуют на внутри- или межполовые взаимодействия» (Murphy, 1998). Суть этих представлений состоит в следующем. У растений, опыляемых насекомыми или птицами, те особи, которые обладают развитыми структурами для их привлечения (более обильными и/или крупными цветами), будут посещаться опылителями чаще, чем те, чей облик скромнее. Таким образом, их пыльца будет распространяться с большей интенсивностью, а их приспособленность (fitness) окажется выше. Иными словами, усиление приспособленности мужских индивидов происходит посредством деятельности опылителей, а не через прямой контакт между самими растениями. То же самое действительно в отношении женских особей, особенно в тех случаях, когда продукция семян лимитируется численностью опылителей или сдвигом отношения полов в пользу женских индивидов (Delph, Ashman, 2005: 465).

Таким образом, согласно этой схеме, если у животных половой отбор базируется на взаимодействиях между особями, то у растений он протекает вне таких взаимодействий («interaction-independent sexual selection»). На место взаимодействия приходит *сигнал*, транслируемый цветами и именуемый *демонстрациями* (displays; подробнее см. Delph, Ashman, 2005: 467). Ясно, что в данном случае он воспринимается особями другого вида — насекомых-опылителей. Так что здесь, по образному выражению А.С. Серебровского ([1939]1973: 102), индивид-опылитель оказывается одновременно в роли «самки» для мужского цветка и «самца» — для женского.

Сам же «послебрачный» отбор как у растений (двуполых и гермафродитных), опыляемых животными, так и у ветроопыляемых, идет, как полагают, по принципу «конкуренция спермы» у животных (см. выше, 1.1, V и раздел 10.3) .

Суть явлений, относимых к сфере полового отбора у растений. Вот что сказано по этому поводу в обзоре под названием «Выбор полового партнера у растений» (Marshall, Folsom, 1991). Всякий раз, когда потенциальные мужские производители различаются по своим качествам, а пыльцевые зерна находятся в избытке, растения демонстрируют способность к неслучайному осеменению, находящемуся под контролем отбора. Неслучайность может проявляться на генетическом и структурном уровнях и зависеть от временных факторов. На уровне генетики избирательность может зависеть от степени родства мужской и женской особей, комплементарности их генотипов и от характеристик самой пыльцы и ее поставщика. На структурном уровне регулирование осеменения может определяться характеристиками пыльцевого зерна и яйцеклетки в цветках, расположением их на ветви или на растении в целом. Во временном аспекте значение могут иметь события, как предшествующие контакту пыльцевого зерна с рыльцем пестика, так и следующие за этим контактом (от прорастания пыльцевого зерна до созревания плода и семян), и зависящие от экологических и физиологических

коррелятов в разные сезоны года. Неслучайное осеменение может регулироваться механизмами, находящимися под контролем процессов, которые определяют структуру пыльцы, а также работают в тканях материнской особи и эмбриона. Все они влияют на приспособленность потомства, которая выражается в его количестве и качестве.

Идея, согласно которой может идти отбор на признаки, которые увеличивают вероятность избирательного оплодотворения семяпочек пыльцевыми зернами лучшего качества (например, прорастающими наиболее быстро), находит подтверждение в одних исследованиях (напр., Skogsmyr, Lankinen, 2000[25]), но не оправдывается в других (напр., Melser et al., 1997).

Нет ни малейших сомнений в том, что все те вопросы, которые подняты в статье Д. Мапшалл и М. Фолсома, имеют бесспорный биологический интерес и заслуживает тщательных эмпирических исследований. Вопрос лишь в том, насколько продуктивно подводить столь широкий круг явлений под этикетку «половой отбор», по аналогии с тем, что понимают под этим термином в отношении животных. В работе Л. Дельф и Т. Ашман обсуждаются результаты семи исследований, которые, по мнению этих авторов, относятся к сфере изучения полового отбора у растений. Но только в двух случаях из семи сами исследователи прибегают к понятию «половой отбор». Авторы обзора видят две причины такого положения вещей. Одна из них состоит в том, что введение этого понятия не дает исследователю ничего нового для понимания происходящего. Другие, как полагают Дельф и Ашман, избегают использовать термин, полагая, что это могло бы скомпрометировать их работу в глазах более скептически настроенных читателей (Delph, Ashman, 2005: 471). Такого рода скептическое отношение к реальности полового отбора у растений см., в частности, в обзоре: //web.pdx.edu/~cruzan/Sexual%20Selection%20in%20Plants.pdf.

1.4. Дальнейшее расширение сферы применения представлений о половом отборе

Недавно группа авторов из Гарвардского университета выступила с формальной моделью, согласно которой половой отбор может способствовать специализации насекомых к растениям-хозяевам (Quental et al., 2007). В резюме к статье сказано: «Мы предлагаем ***новый*** механизм, базирующийся на половом отборе, для объяснения эволюции расширения спектра объектов питания у насекомых. Точнее говоря, мы показали, что выбор полового партнера самками на основе предпочтений к таким феромонам самцов, которые содержат компоненты их кормовых растений, может воздействовать на гены, определяющие поведение самок при поисках предпочитаемого субстрата для яйцекладки. Наша аналитическая модель также говорит том, что этот процесс происходит с большей вероятностью у тех видов, у которых готовые к размножению самцы концентрируются на токах или на возвышенных местах (hill-topping). Модель предлагает ***новые*** объяснения сходства между составом феромонов у самцов бабочек и химической структурой их кормовых растений. Она также иллюстрирует ***новый*** механизм смены растений-хозяев насекомыми. ***Впервые*** половой отбор рассматривается в качестве медиатора специализации к растениям-хозяевам, и ***впервые*** говорится о том, что селективный механизм, работающий исключительно

[25] В экспериментах по скрещиванию растений *Viola tricolor* из двух разных популяций

на стадии взрослых особей может быть способным определять кормовое поведение личинок» (курсив всюду мой — *Е.П.*).

Для меня показательно то, что среди 40 источников, цитируемых в этой работе, нет ни одного по теме взаимоотношений между насекомыми и растениями-хозяевами за авторством кого-либо из трех создателей «аналитической модели». Характер рассуждений, по принципу нанизывания гипотезы на гипотезу, наводит на мысль о чисто умозрительном характере этих построений. Забавно видеть педалирование слов «новый» и «впервые», повторяющихся в общей сложности пять раз в тексте из 14 строк. Все это может служить прекрасной иллюстрацией к природе «нормальной науки», где для исследователя оказывается необходимостью как можно скорее «застолбить» свое место в структуре мейнстрима, завязанной на конформизме.

Очередная сфера реальности, на которую нацелились адепты «теории» полового отбора — это видообразование. Статья К. Пфеннинг и А. Хьюлберта (Pfenning, Hulbert, 2012), публикуемая одновременно с написанием этой книги, начинается словами: «Половой отбор считается ключевым детерминантом диверсификации как внутри вида, так и между видами». Здесь, разумеется, следует ссылка на книгу Андерссона (Andersson, 1994), к которой для разнообразия добавлена еще одна, в качестве более позднего свидетельства «справедливости» высказанной идеи: Ritchie, 2007. Анализ обеих этих «свежих» публикаций с очевидностью показывает, что их авторы в буквальном смысле слова «открывают Америку». Все, что здесь сказано — это пересказ концепции изолирующих механизмов, обильно сдобренный модной терминологией из арсенала понятий «теории» полового отбора. В этом отношении показательно, что из 103 публикаций[26], цитируемых в работе М. Ритчи, 47.7 % относятся к периоду 20–30-летней давности (1980–1990-е гг.), когда проблемы вида и видообразования находились в центре внимания эволюционистов. Однако в то время едва ли кто-либо из теоретиков сомневался в том, что эти процессы идут под действием *естественного*, а не полового отбора.

Как сказано в статье Т. Прайса, «Возможно, что половой отбор, путем порождения аллопатрических видов, создает новые перспективы для экологической дивергенции. Но малое число [эмпирических] свидетельств в пользу такого предположения не способствует подтверждению этой идеи. Роль полового отбора в ускорении экологической диверсификации до сих пор не продемонстрирована» (Price, 1998).

Сегодня вопросы, широко обсуждавшиеся в те дни, переформулируют в угоду новомодной терминологии. Например, тема пониженной приспособленности гибридов звучит в работе Ритчи так: «***половой отбор*** против гибридов» (Ritchie 2007: 83). Не обошлось здесь и без упоминания о «половом конфликте». Автор пишет: «Если в системе спариваний (mating system) преобладают предпочтения самок, видообразование более вероятно, но если конкуренция между самцами пересиливает предпочтения самок, оно может быть менее вероятным» (там же: 85). Как говорится, понимайте как хотите.

Вместе с тем, следует отдать должное осмотрительности этого автора. Вот как он суммирует сказанное на 23 страницах текста этой статьи: «Свидетельства того, что половой отбор есть важная причина видообразования, поступают из многочисленных источников. Естественно (of necessity), многие из них имеют чисто теоретический либо косвенный характер. Убедительные исследования на удивление скудны (thin on the ground), хотя и случаются. Концепция видообразования путем полового отбора на-

[26] Не считая восьми, написанных теоретиками эволюции и социобиологии до начала 1980-х гг.

ходится в настоящее время ***на волне популярности*** и, вероятно, вследствие этого наблюдается тенденция рассматривать данные в ее поддержку скорее некритически. *При этом альтернативные гипотезы не привлекают серьезного внимания*. В настоящее время случаи видообразования на основе полового отбора (как главного механизма) определенно не описаны с той же строгостью, как, скажем, примеры преобладающего аллопатрического видообразования. Кажется весьма вероятным, что половой отбор (или половой конфликт) вносит свой вклад в дивергенцию признаков, которые влияют на половую изоляцию при аллопатрии. Роль полового отбора в симпатрическом видообразовании намного более спорна. *Идея поддерживается со стороны теоретических построений, но вполне убедительные эмпирические доказательства отсутствуют*» (Ritchie, 2007: 95; курсив мой — *Е.П.*).

1.5. Заключительные замечания

Сказанное в этой цитате вполне применимо и к другим направлениям исследований, основанным на идее полового отбора. Вот, к примеру, что пишут Л. Симмонс с соавторами по поводу тезиса о роли флюктуирующей асимметрии в половом отборе. «Мы приводим количественные данные по анализу литературы, посвященной явлению флюктуирующей асимметрии. Эти подсчеты согласуются с представлениями Куна о принципах научных революций. Но более важно то, что полученные результаты заставляют нас предостеречь научное сообщество от того стиля, в соответствии с которым оно реагирует на ***популярные идеи***, имеющие хождение в определенный отрезок времени» (Simmons et al., 1999: 593; курсив мой — *Е.П.*).

История так называемой «теории полового отбора» может служить яркой иллюстрацией идей Т. Куна о влиянии психологических и социальных, то есть, по сути дела *вненаучных*, факторов на ход преобразований наших представление о реальности. В момент выхода книги Дарвина о половом отборе эти его построения вызвали наиболее острое неприятие со стороны научного сообщества. Как писал в то время ботаник А. Виганд, «Если бы целью было показать, до чего смешна теория отбора, то это нельзя было бы сделать удачнее, чем при помощи тех доведенных до крайности абсурдов, которые Дарвин, не щадя себя, производит на свет половым отбором» (Wigand, 1874; цит по: Чайковский, 2003: 88).

И вот, спустя 150 лет эта чисто умозрительная схема стала претендовать на почти что универсальное объяснения процессов эволюции в царствах животных и растений. Здесь приходится снова напомнить слова Р. Левонтина (1978), который утверждал, что если теория объясняет все, она не в состоянии объяснить ничего. Таково пагубное влияние моды на процесс поиска истины относительно реально происходящего в природе. Механизм действия моды таков: чем проще идея, чтобы быть понятой любым, кто не обладает серьезными предварительными знаниями о предмете, тем охотнее она будет принята на веру рядовыми научными работниками и тем быстрее будет распространяться по эстафете, охватывая все новые и новые сферы приложения данной науки. Именно такого рода экспансию осуществляет миф о половом отборе в последние три десятилетия

Вот что пишет А. Гофман (2010) в статье, посвященной вопросу о моде в науке: «В последние годы невнятность и расплывчатость теоретических построений стали восприниматься как синонимы глубины и признака хорошего вкуса. Можно сформулировать своего рода закон: чем более туманна, невнятна и противоречива теория (или

называющая себя таковой система представлений), тем больше у нее шансов стать популярной в научном сообществе». Основополагающий постулат, согласно которому половой отбор представляет собой фактор эволюции, отличный от традиционного естественного отбора, выглядит не проверяемым в принципе (см. в гл. 2). Другие перечисленные постулаты могут, как представляется на первый взгляд, быть верифицируемы либо фальсифицированы. Вопросу о том, насколько это возможно, и какими оказываются результаты их тестирования на эмпирическом материале, будут посвящены последующие главы книги.

Глава 2.

Отбор половой и отбор естественный: зыбкость подразделения и спорность противопоставления

В конце предыдущей главы я констатировал такую особенность концепции полового отбора, как расплывчатость и невнятность ее теоретических построений. Здесь в первую очередь следует подчеркнуть отсутствие строгости в обозначении границ ее центрального понятия. Первоначально половой отбор рассматривали в качестве «особой формы» отбора. Позже эта точка зрения начала постепенно сдавать свои позиции. На этом этапе здравый смысл восторжествовал, так что адепты идеи полового отбора вынуждены были включить его в сферу естественного отбора. Первые попытки признать необходимость этого были довольно неуклюжими (см. о невнятности разграничений полового и естественного отборов в цитате из книги Андерссона в начале главы 1). Через 13 лет после выхода этой книги читаем «Половой отбор: компонент естественного отбора, работающий на вариациях в успехе спаривания и фертилизации» (Ritchie, 2007).

В соответствии с этой дефиницией все признаки (или свойства — traits) вида без колебаний подразделяются на две категории — подверженные действию полового отбора и свободные от его влияния[1]. Например, в работе, посвященной эволюции брачного поведения у птиц шалашников (Ptilonorhynchidae) к числу вторых относят, в частности, все, что касается скелета (Zwiers, 2009: 4). Согласно представлениям этого автора, структура и окраска перьевого покрова эволюционируют по одним закономерностям (половой отбор), а тот субстрат, на котором растут перья — по другим (естественный отбор). Если придерживаться элементарной логики, то в данном случае не менее странно противопоставлять таким образом моторику брачных демонстраций шалашников и организацию акций при постройке ими беседок тому биомеханическому аппарату, который задействован во всех этих формах активности. Вся искусственность такого рода построений, лежащих в основе «теории» полового отбора, должна быть очевидна всякому мыслящему биологу. Кажется, сказанного достаточно, чтобы усомниться в продуктивности и объяснительной силе построений, которые базируется на чисто механическом подразделении признаков, относящихся и не относящихся к сфере полового отбора.

В обсуждаемой системе взглядов находит концентрированное выражение главный порок всей парадигмы современного адаптационизма. В ее рамках организм рассматривают не в качестве системы, основанной на сложнейших механизмах внутренних,

[1] Правда, в последнее время все чаще осуждается вопрос о реальности совместного действия обеих селективных сил (см. ниже, 2.2).

тесно взаимосвязанных регуляций и компромиссов, а как механическую сумму признаков, каждый из которых подвержен в ходе эволюции автономной селекции на оптимизацию его функций. Вот что писали об этом два выдающихся биолога — теоретик эволюции Стивен Гулд и генетик Ричард Левонтин так писали об этом: «Адаптационистская программа доминирует в мышлении эволюционистов Великобритании и Соединенных Штатов на протяжении последних 40 лет. Она базируется на вере во всемогущество естественного отбора как фактора оптимизации биологических систем. Суть ее в том, что организм мысленно расчленяется на некие унитарные «признаки» (traits), а затем для каждого из них предлагается собственный сценарий его адаптивной оптимизации. Компромиссы между конкурирующими требованиями оптимизации этих признаков рассматриваются лишь как фактор, тормозящий достижение совершенства. Таким образом, даже его отсутствие на выходе также оказывается результатом адаптивного процесса» (Gould, Lewontin, 1979).

2.1. Клиповый[2] функционализм как основа представлений о половом отборе.

Жираф: «*шея — для драки*». В качестве одного из парадных примеров тех результатов, к которым привел половой отбор — наряду с павлином и райскими птицами среди пернатых, рассматривается непомерно длинная шея жирафа (см., в частности, иллюстрации к статье “Sexual selection” в англоязычной версии Википедии). Любопытно, что эта идея не пришла в голову самому Дарвину, который упоминает характерные особенности строения жирафа (длинные ноги, длинная шея и длинный язык) как раз в качестве примера *естественного отбора* на почве выработки приспособлений к кормлению листьями кроны деревьев (Darwin 1872: 177)[3]. Эта точка зрения устойчиво сохранялась на протяжении 124 лет, до того момента, когда набрала силу парадигма полового отбора. Попытка объяснить «истинные причины» удлинения шеи жирафа в процессе эволюции была впервые предпринята уже через два года после выхода в свет нашумевшей книги М. Андерссона (Simmons, Scheepers, 1996). По мнению этих авторов, шея жирафа сформировалась как оружие в конкуренции между самцами. В драках между соперниками они наносят друг другу удары «шеей в шею», так что голова каждого служит как бы головкой молотка, чья тяжесть увеличивает силовой импульс, поступающий от «рукоятки» (clubbing — буквально, «избивание дубиной»; рис. 2.1).

Как полагает К. Холдреге, гипотеза на первый взгляд согласуется с различиями в размерах самцов и самок у данного вида. Но она может лишь объяснить, почему у него «признак длинная шея» мог сохраняться (be maintained) в череде поколений. Но гипотеза не говорит ничего о том, какова причина удлинения шеи до метра или двух к тому моменту, когда самцу становится возможным использовать ее в качестве оружия. Слабость гипотезы состоит и в том, что факт присутствия длинной шеи у самок можно объяснить лишь тем, что это качество есть следствие общности генотипов обоих полов. Кроме того, как пишет Холдреге, сами авторы гипотезы не отрицают того, что явление могло иметь иные причины, чем половой отбор, и что характер борьбы между самцами есть следствие удлинения шеи, а не его причина.

---

[2] По аналогии с выражением «клиповое сознание».

[3] По мнению К. Холдреге, здесь точка зрения Дарвина была близка к идеям Ламарка о роли «упражнения органов» для процесса поступательной эволюции (Holdrege http://natureinstitute.org/pub/ic/ic10/giraffe.htm

Холдреге рассматривает все прочие, альтернативные гипотезы относительно биологического значения плана строения жирафа (и его длинной шеи, в частности). Они касаются тех преимуществ, которые эти животные могут получать от своего высокого роста (выгоды в конкуренции с симпатрическими видами «низкорослых» копытных» — см. Cameron, du Toit, 2007; возможность широко обзора местности как антихищническая стратегия; термодинамические эффекты, связанные с увеличением поверхности тела; и ряд других). Каждая такая гипотеза основана на том принципе, который я называю ***клиповым функционализмом***. Суть его в том, что одной из составляющих целостной системы априорно приписывается некая функция, которая затем рассматривается в отрыве от всего остального.

В обзоре по биологии жирафа, о котором идет речь, подчеркивается, что ни одна из гипотез, взятая изолированно от всех прочих, не в состоянии объяснить истинной

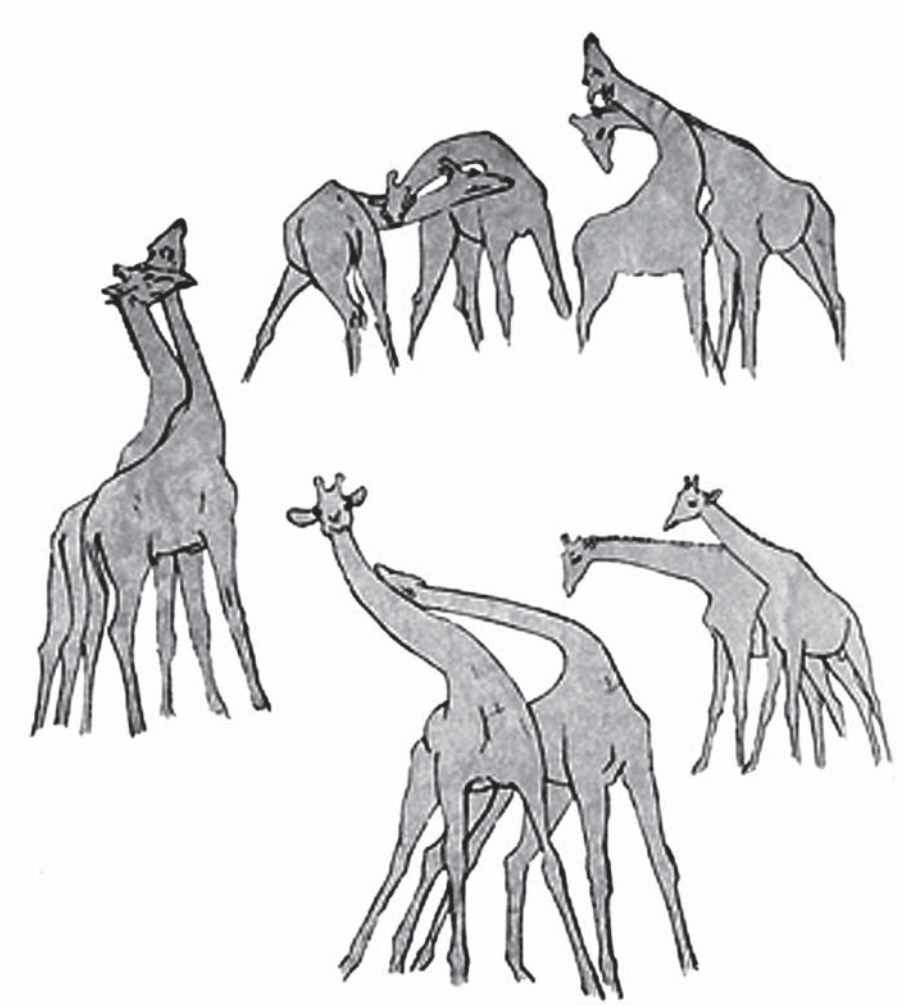


Рис. 2.1. Драка самцов жирафа с использованием шеи в качестве «оружия».
Из: Kingdon, 1989.

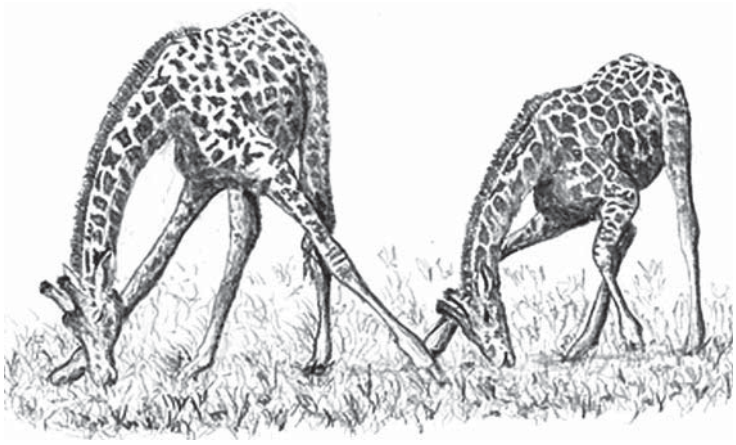


Рис. 2.2. Длинная шея жирафа не позволяет животному кормится травой или пить, не расставляя широко передние ноги. Из: Holdrege, http://natureinstitute.org/pub/ic/ic10/giraffe.htm

сущности того, что можно назвать «синдромом строения жирафа». Как получилось, в частности, что длинная шея жирафа оказывается на самом деле слишком короткой, по сравнению с его ногами, не позволяя животному кормится травой или пить, не расставляя широко передние ноги (рис. 2.2)? Абстрагируя те или иные свойства и их функции из единого целого, авторы такого рода гипотез уподобляются, добавлю от себя, слепым из известной «притчи о слоне».

Чтобы показать, насколько наивны и абиологичны попытки приписать роль движущего фактора в эволюции данной конструктивной особенности тела совершенствованию какой-либо одной из ее функций, приведу следующий пример. Самцы горилл почти втрое крупнее самок (у взрослых особей масса около 160 и 70 кг, соответственно). Понятно, что самцы обладают более мощными передними конечностями. В драках между ними один из приемов — это нанесение ударов противнику руками из положения стоя. В дистантной коммуникации у горилл используется такая форма поведения, как удары самцом руками по грудной клетке, за счет чего воспроизводятся далеко слышимые глухие звуки. Исходя из того, что конкуренция между самцами горилл за обладание гаремами самок есть важная составляющая социальной организации этого вида, можно было бы сделать заключение об «эволюции рук» у гориллы на почве полового отбора. Абсурдность такого заключения самоочевидна: руки приматов — это, компонент целостного плана строения всего этого отряда млекопитающих, обеспечивающие их способность к лазанию и манипулированию объектами внешней среды. Естественно, они могут использоваться и для выполнения множества других функций, как первостепенных (удержание и транспортировка детенышей), так и второстепенных (средство защиты и нападения в борьбе с конспецификами).

Ничуть не менее близоруко рассматривать шею жирафа как некий «признак», который эволюционировал автономно от прочих конструктивных черт организма под действием какой-то «особой» формы отбора[4] (рис. 2.3). Скелет жирафа — это

[4] Идея частично независимого действия естественного и полового отборов и компромисса между ними доведена до абсурда в работе: Stuart-Fox, Ord, 2004. Эти авторы полагают, что у ящериц окраска головы и нижней поверхности тела формируется под воздействием полового отбора, а дорзальная поверхность, «видимая» для хищников, есть субстрат для действия естественного отбора. Подробнее об этом см. в главе 4.

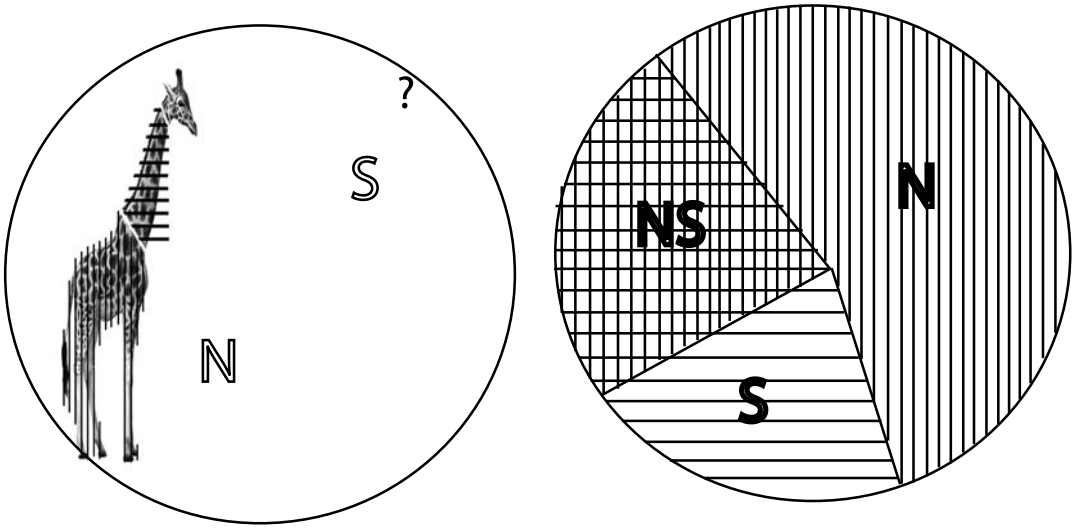


Рис. 2.3. Абсурдность рассмотрения шеи жирафа в качестве независимого результата действия полового отбора (слева). Справа — место полового отбора среди прочих селективных сил (по: Andersson, 1994). N — естественный отбор (natural selection), S — половой отбор (sexual selection).

каркас целостного плана строения, а шея — неотъемлемая часть несущей конструкции, выполняющая несметное число тесно взаимосвязанных функций, не все из которых оказались оптимальными. Длинная шея — неплохой инструмент борьбы[5] (за отсутствием других средств нападения и защиты, например, острых рогов), но оказывается недостаточно длинной по сравнению с ногами, что затрудняет жирафам пастьбу и питье. Крепление шейного позвоночника к остальному скелету необычно у этого вида и шло коррелятивно с удлинением передних ног. С биомеханической точки зрения представляется вероятным, что эти особенности конструкции связаны с необходимостью балансировки шеи и головы на относительно коротком туловище (Solounias, 1999).

У зауропод все было так же, как у жирафа! Выступление авторов, установивших, наконец, «истинную» причину удлинения шеи у жирафа, не осталось незамеченным. Идея быстро пополнило копилку «свидетельств» в пользу полового отбора. Недавно она была подхвачена Ф. Сентером[6]. В резюме к его статье сказано: «В соответствии с традиционной гипотезой, удлинение шеи у зауропод позволяло им добывать корм на большей высоте и тем самым уменьшало конкуренцию с другими растительноядными видами. По другой гипотезе, ***выдвигаемой впервые***, эта черта морфологии зауропод развилась на почве полового отбора. Имеющиеся данные соответствуют предсказаниям этой гипотезы и противоречат той, где речь идет о конкуренции при поедании листвы» (Senter, 2006: 45; курсив мой — *Е.П.*).

[5] Драки самцов жирафа могут приводить к смерти одного из соперников (D. Naish http://scienceblogs.com/tetrapodzoology/author/tetrapodzoology/

[6] Department of Math (математики) and Science, Lamar State College at Orange, Orange, TX, USA

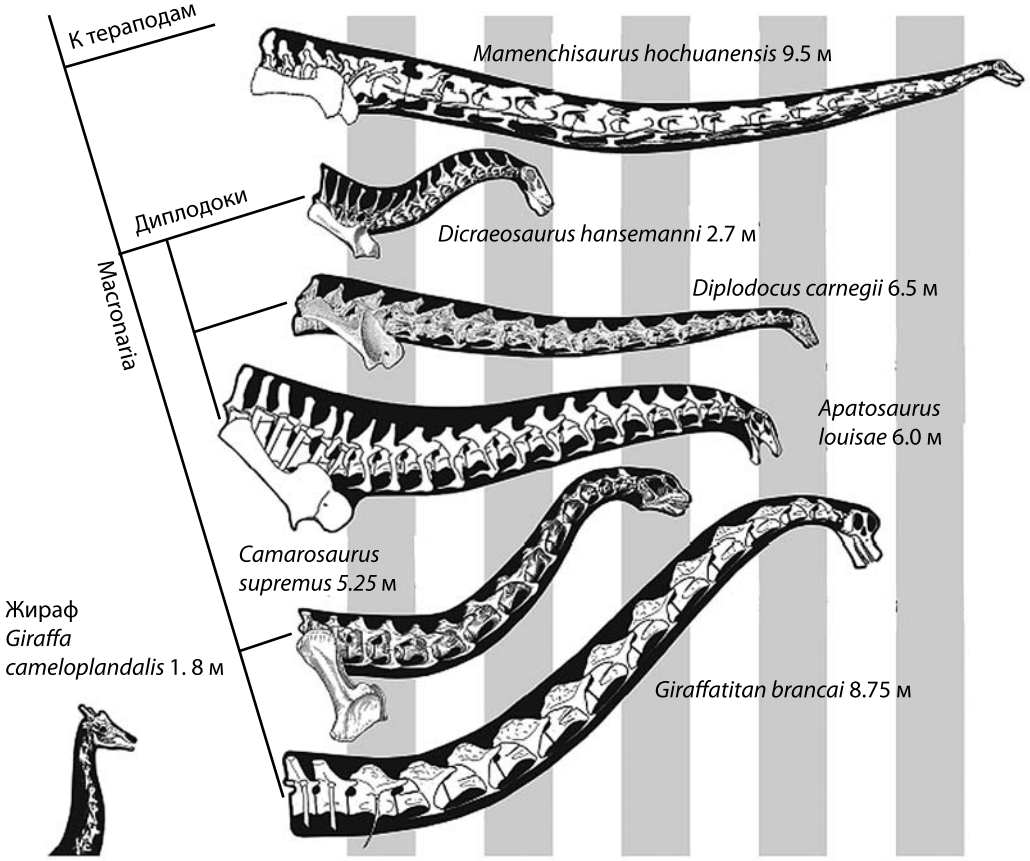


Рис. 2.4. Схема филогении зауропод. Ширина как белых, так и серых столбцов эквивалентна 1 м. Из: Taylor et al., 2011.

В ответ на эту публикацию группа профессиональных палеонтологов во главе с М. Тейлором из Бристольского университета[7], специалистом по ящероногим динозаврам, выступила со статьей, в которой полностью опровергнуто заявление Сентера об эмпирической обоснованности его гипотезы. В статье приведены наиболее полные, на сегодняшний день, данные по филогенезу этих ящероногих динозавров (рис. 2.4). В ней показано, что ни один из шести аргументов, высказанных этим автором в поддержку его гипотезы, не имеет под собой сколько-нибудь серьезной почвы. Во-первых, нет никаких свидетельств о существовании у зауропод полового диморфизма по длине шеи. Во-вторых, ничто не говорит о том, что она могла как-то использоваться при демонстрации доминантного статуса. В-третьих, очевидно, что строение зауропод обеспечивало им значительные энергетические преимущества за счет доступа к корму в кронах деревьев. В-четвертых, стоимость обладания сильно удлиненной шеей (fitness cost)[8], вероятно, сильно преувеличена. В-пятых, позитивная аллометрия в онтогенезе

[7] См. http://www.miketaylor.org.uk/dino/pubs/

[8] См. 1.1, III.

этих видов неинформативна, поскольку эта форма аллометрии — явление совершенно обычное в животном мире. В-шестых, утверждение, согласно которому в филогении зауропод отсутствовала корреляция между длиной шеи и ног неверно (основано на пересмотренных ныне данных по роду *Mamenchisaurus*). На самом деле, с позиций сравнительной анатомии можно показать, что увеличение общего роста животного проще достигнуть путем удлинения шеи, а не ног (Taylor et al., 2011: 1).

В заключение авторы пишут: «Предположение, согласно которому половой отбор и тот, что работает на повышение эффективности питания, есть взаимоисключающие механизмы в эволюции строения шей у зауропод, выглядит ошибочным. Не меньше сомнений вызывает также идея (лежащая в основе этих построений) о том, что удлинение шеи у жирафа обязано преимущественно действию полового отбора. Мы полагаем, что дальнейшие исследования покажут, что у этого вида эволюция конструкции шеи шла под давлением экологической конкуренции» (Taylor et al., 2011: 9).

«Открытие» Сентера относительно ведущей роли полового отбора в морфологической эволюции зауропод заставляет вспомнить аналогичное выступление Давиташвили (1961), который попытался сходным образом объяснить развитие костных выростов на черепах рогатых динозавров цератопсий (см. Введение). Как и в том случае, здесь перед нами совершенно беспочвенная спекуляция, не имеющая под сбой сколько-нибудь достоверной эмпирической базы. Обе эти гипотезы трудно назвать иначе, чем плодом отвлеченного фантазирования.

Преемственность двух рассмотренных сюжетов — по поводу шеи жирафа и зауропод — может служить ярким примером того, каким образом нарастает экспансия представлений о половом отборе. Появление очередной поспешной «поделки» (по Т. Куну), внешне эффектной, но никем не проверенной на научную достоверность, влечет за собой следующую, подобную ей. Далее, по эстафете цитирований (как с позитивными, так и с негативными оценками сделанного), тема оказывается представленной на популярных околонаучных сайтах, и воспринимается отныне как установленный факт. Дальше она в этом статусе оказывается на страницах так называемой «научно-популярной» литературы[9], а затем — и учебников для студентов. Теперь уже никому в голову не придет желание проверить достоверность первоначального источника.

2.2. Длинная история про ласточкин хвост

Идея полового отбора была выдвинута Дарвином в попытке объяснить причины, лежащие в основе резко выраженного полового диморфизма у животных. Он, как правило, состоит в том, что ко всем тем признакам, которые присутствуют у самок, у самцов добавляется еще нечто такое, что, по мнению классика, не является необходимым для *выживания* особи. Если бы самцу не нужно было бы оставить потомство, он бы вполне мог обойтись без того, что Дарвин называл, в частности, яркой окраской (gaudy coloration) и всевозможными украшениями (various ornaments). Если бы не эти качества,

[9] Вот что писал по этому поводу известный философ Пол Фейерабенд: «Научно-популярные книги... распространяют базовые постулаты теории; они приводят аргументы в ее пользу, подбирая явления совершенно иного порядка, из отдаленных областей знания; деньги предоставляют тем, кто верен общепринятой линии, и отнимают у несогласных. В результате теория все в большей степени выглядит так, *словно имеет надежные эмпирические обоснования* (Feyerabend, 1975: 43; курсив мой — *Е.П.*).

которые самцы используют в конкуренции из-за самок, «они во всех прочих отношениях, если сравнивать их самками, были бы столь же хорошо, как и те, приспособлены к повседневному существованию (for their ordinary habits of life)» (Darwin, 1871: 257).

Если остановиться, до поры до времени, на тех структурах, которые классик считал «украшениями», возникает вопрос, где провести границу между этой категорией и всем тем, что необходимо самцу для собственного успешного существования. Далее в этом разделе я собираюсь показать, что ответ на этот вопрос совсем не так прост, как может показаться на первый взгляд.

В конце 1980-х гг. один из апологетов «теории полового отбора», датчанин Андрес Моллер, посчитал, что к числу таких «украшений» следует отнести удлиненные перья хвоста у самцов деревенской ласточки *Hirundo rustica*. В европейских популяциях этого вида длина хвоста самцов составляет в среднем 103.4 мм (разброс значений 89–119 мм), самок 86.9 мм (70–99 мм). Как видно, имеется небольшое перекрывание. Длина крайних рулевых у самцов — около 6 см, у самок — около 4.5 см. Иными словами, крайние рулевые самок составляют в среднем около 75% от их длины у самцов (Cramp, 1988)[10]. Самцы и самки окрашены одинаково и различаются только по этому признаку.

Гипотеза 1: удлиненные перья хвоста у самцов деревенской ласточки как продукт полового отбора. В период с 1988 по 1992 г. Моллер опубликовал 10 статей на тему полового отбора у этих ласточек[11]. В первой из них он без колебаний заявил, что его исследование полностью подтверждает взгляды Дарвина и Фишера. На основе экспериментов по искусственному удлинению хвостовых перьев самцов он пришел к выводу, что особи, подвергшиеся этой операции, быстрее приобретают половых партнеров и достигают большего репродуктивного успеха (Møller, 1988).

Гипотеза 2: удлиненные перья хвоста у самцов деревенской ласточки снижают приспособленность их обладателей. Коль скоро, по Дарвину, половой отбор действует наперекор естественному, те признаки, которые обязаны своим происхождением половому отбору, должны, по его мнению, создавать их носителям дополнительные трудности, в частности потому, что повышают заметности таких особей для хищников (см. 1.1, III). Именно эту идею попытался подтвердить Моллер в своей следующей статье на интересующую нас тему. Он полагал, что подтвердил ее справедливость экспериментально при помощи все той же методики изменения длины рулевых перьев. Он пишет: «Я показал, что ...самки отдают предпочтение самцам с удлиненными перьями перед теми, у которых они укорочены. Но [первые] ...добывают более мелких жертв с пониженной пищевой рентабельностью, [нежели вторые]. Снижение эффективности кормодобывания у самцов с удлиненными перьями хвоста увеличивает дефекты рулевых, вероятно (probably) из-за ухудшения питания во время линьки. У этих самцов при линьке также уменьшается длина хвоста. За счет этого происходят потери их приспособленности: более позднее начало размножения на следующий год и, следовательно, снижение репродуктивного успеха в это время» (Møller, 1989: 132).

При чтении этой статьи напрашивается вопрос, каким должен быть первичный эмпирический материал, чтобы сделать все эти выводы, и можно ли получить репрезентативные выборки (например, по размерам жертв у двух категорий самцов) при ис-

[10] Или даже 85%, по утверждению Андерссона (Andersson, 1994: 159).

[11] Собственно, говоря, именно многочисленные статьи этого автора в значительной степени стимулировали возрожден интереса к теме полового отбора (см. ниже, 2.4).

пользовании применявшихся экспериментальных методов? Как мы сможем убедиться далее, сомнения на этот счет совсем не лишены основания.

В середине 1970-х гг. идея высокой стоимости самцовых «украшений» была переформулирована в так называемый «принцип гандикапа» (см. 1.1, III). Его автор А. Захави еще раз представил расширенный вариант этих своих построений 18 лет спустя (Zahavi, 1975, 1993)[12]. Так или иначе, они стали весьма популярными в западной литературе к моменту начала активной деятельности Моллера. Чтобы не отстать от моды, он выпускает в соавторстве с одним из своих единомышленников статью под названием «Дифференциальная стоимость (costs) вторичных половых признаков: экспериментальная проверка принципа гандикапа» (Møller, de Lope, 1994).

Гипотеза 3: самки ласточек предпочитают самцов с симметрично удлиненными крайними рулевыми. Один из постулатов «теории» полового отбора состоит в том, что генетически качественные самцы обладают более крупные и более симметричными сигнальными структурами, а низкокачественные — меньшими по размерам и асимметричными (см. 1.1, III). Попыткам верификации этих взглядов была посвящена очередная статья Моллера. В ней он пишет: «Я манипулировал независимо двумя признаками: длиной крайних рулевых и степенью их симметрии у самцов деревенской ласточки, чтобы выяснить, какой из них самки используют при выборе полового партнера. Самцы с удлиненными, симметричными перьями приобретают половых партнеров раньше тех, у которых эти перья укорочены и асимметричны. Таким образом, самки при выборе партнеров расценивают как величину украшения, так и его симметричный характер в качестве надежного показателя качества самца» (Møller, 1992: 238). Эта заметка, опубликованная на двух страницах журнала *Nature*, была через два года представлена в расширенном виде в журнале *Evolution* (Møller, 1994).

Оценка результатов Моллера в 1990-е гг. Как полагал Андерссон, имея в виду все три гипотезы, рассмотренные выше, «Половой отбор на орнамент вторичных половых признаков был на примере деревенской ласточки экспериментально продемонстрирован [Моллером]» (Andersson 1994: 159). Впрочем, этот автор отмечает ряд отличий между результатами Моллера и теми, что были получены в ходе аналогичного исследования, проведенного в Канаде (Smith, Montgomerie, 1991; Smith et al., 1991). По их данным, самцы с удлиненными перьями начинают гнездиться раньше, чем те, хвосты которых были укорочены, но это не приводит к повышению репродуктивного успеха первых. Андерссон объясняет эти различия между датской и канадской популяциями различиями в использованных экспериментальных процедурах, а также тем, что во второй из них «половой отбор не столь силен», как в первой. По данным ДНК-дактилоскопии, в гнездах самцов с удлиненными хвостами менее чем две трети птенцов оказались их прямыми потомками, тогда как самцы с укороченными хвостами оказались отцами всех птенцов, находившихся в их гнездах. Эти различия объясняли тем, что «удлинение хвостов, возможно, подавляет (hamper) способность самцов препятствовать их самкам вступать во внебрачные копуляции»[13] (Andersson 1994: 159). Интересно, что у контрольных самцов канадской популяции (не подвергавшихся манипуляциям) обнаружена обратная зависимость между длиной крайних рулевых и пропорцией внебрачных птенцов в гнезде (Smith et al., 1991).

[12] О надуманности этих взглядов, ведущих в методологический тупик см. Панов, 2012*б*, глава 1.

[13] Произвольность и беспочвенность такого «объяснения» самоочевидна.

Вопросы, возникшие относительно достоверности выводов Моллера. В конце 1990-х гг. у двух исследователей из Университета Копенгагена возникли сомнения по поводу утверждения, согласно которому степень асимметрии в проявлении признака может служить показателем приспособленности его носителя. Они обратились к статье Моллера с соавторами, которая подытоживала данные первого за 1990–1996 гг., где такая взаимосвязь декларировалась наиболее категорично (Møller et al., 1999). Заподозрив неладное при прочтении статьи, Г. Начман и К. Хеллер попросили Моллера прислать им первичные данные. После длительной переписки тот весьма неохотно все же выполнил их просьбу, но в присланном материале все измерения были даны скопом, без разбивки на выборки по годам, как это было сделано в таблице в оригинале статьи. Оказалось, в частности, что не все величины в присланном материале совпадают с приведенными в этой таблице. Грамотная статистическая обработка первичных данных показала, что выводы Моллера были неадекватными. Результаты проделанной ими работы Начман и Хеллер отразили в статье под названием «Флюктуирующая асимметрия как показатель приспособленности: причинность или статистический артефакт?» (Nachman, Heller, 1999).

Материалы, полученные этими двумя авторами от Моллера, были дополнительно проанализированы Дж. Раболом, который разбил всех самцов на три группы с разными показателями асимметрии (менее 20, 18 и 12 мм) и сравнил множественные логистические регрессии для них и для всей выборки в целом. Как пишет этот автор «..коэффициенты регрессии оказались отрицательными для всех четырех выборок, тогда как в таблице из статьи Моллера с соавторами они показаны положительными для каждого из семи лет. Возможно ли, — вопрошает автор, — чтобы негативный коэффициент для выборки в целом складывался из позитивных для каждого из семи лет исследований?» (Rabøl, 2007).

Поскольку это был уже второй такой случай в биографии Моллера, осенью 2003 г. он был обвинен датским научным сообществом (в лице Danish Committees on Scientific Dishonesty) в фальсификации фактов[14] и лишен права отлова птиц для научных исследований (там же; Borrell, 2007). Теперь читателю станет понятно, почему я с определенным недоверием отношусь к первым публикациям этого автора, где говорится о распознавания самками самцов, чьи крайние рулевые различаются на доли сантиметра[15]. Как писал Дж. Вилкинсон из Университета Мэриленда по поводу сказанного Моллером о роли асимметрии этих перьев у ласточек, «Результаты были слишком поразительными (amazing), чтобы в них охотно поверили. Именно это и заставило нас ближе присмотреться к сказанному в статье» и найти в ней противоречия между текстом и графиками (Borrell, 2007).

Как вопрос о сущности удлиненных перьев хвоста у деревенской ласточки видится с более широких биологических позиций. В одной из недавних статей на эту тему сказано: «Изучение морфологии и гнездовой биологии ласточки касатки, проводимое Андерсом Моллером и другими на протяжении последних трех десятилетий, породило несметное количество (incredible amount) заявлений о роли крайних рулевых у особей этого вида в половом отборе. Однако недавние исследования динамики полета ласточек дают основание полагать, что эволюция этих структур была движима скорее естественным, нежели половым отбором» (аноним. http://people.bu.edu/msoren/ReviewPaperExample.pdf).

---

[14] Моллера уличили также в плагиате.

[15] Андерссон, уверенный в реальности полового отбора, изложил их в своей книге как доказанный факт.

Далее я рассмотрю те изменения в трактовках интересующего нас явления, которые стали возможными после некоторого ослабления «тисков» парадигмы полового отбора. В истории науки это происходит всегда, когда господствующая доктрина утрачивает новизну и становится общим местом. Ее давление на умы ученых начинает ослабевать (по принципу привыкания к стимулу в этологической концепции поведения), так что появляется возможность подумать об альтернативных объяснениях, зачастую много более реалистичных. В данном случае речь идет о роли крайних рулевых в осуществлении повседневной активности ласточек; о том, являются ли эти структуры показателем качества самца и индикатором его будущего репродуктивного успеха; а также о некоторых более частных моментах, ставящих под сомнение всю концепцию полового отбора.

1. *Строение хвоста деревенской ласточки способствует улучшению маневренности полета*. В серии работ британских исследователей (Evans, Thomas, 1997; Evans, 1998; Buchanan, Evans, 2000; и др.) они использовали тот же метод манипуляций с длиной крайних рулевых, которому следовал Моллер (рис. 2.5). Было показано, что их присутствие улучшает аэродинамические показатели полета ласточек. Как ранее установил Норберг (Norberg, 1994), они обеспечивают подъем на малых скоростях и повышают угол атаки, если рулевые расправлены веером. Анализ видеозаписей полета позволил оценить ряд его характеристик, в частности, средний показатель изменений частоты виражей. Ученым удалось показать, что аэродинамический оптимум достигается при длине крайних рулевых в пределах от интактного их состояния до увеличенного на 2 см. Таким образом, как полагают авторы, если считать, что эти структуры эволюционировали в основном под действием естественного отбора на эффективность полета, то за счет полового отбора они могли, в принципе, удлиниться не более чем на 1 см (Buchanan, Evans, 2000).

Речь идет об эффективности полета при ловле ласточками их жертв. Известно, что в питании деревенской ласточки преобладают насекомые достоверно более крупные, чем у тех видов птиц, кормящихся на лету, которые лишены удлиненных крайних рулевых (ласточки городская *Delichon urbica* и береговая *Riparia riparia*[16], а также стриж *Apus apus* — Архипенко и др., 1968; Bryant, Turner, 1982). А охота на крупных летающих насекомых требует гораздо большей маневренности полета, чем ловля мелких (Cramp, 1988: 267).

В то время как Иванс с коллегами в работах, о которых речь шла выше, допускают, что в развитие удлиненных рулевых перьев у деревенской ласточки наравне с естественным отбором мог участвовать также половой отбор, в последующей статье с участием тех же авторов эта идея не отрицается, а как бы уходит на задний план. Здесь определенно заявлено, что «... крайние рулевые (tail streamers) могли первоначально возникнуть на основе естественного отбора ради увеличения маневренности полета», и что воззрения, согласно которым эти структуры следует рассматривать в качестве гандикапа, неубедительны (Park et al., 2001: 446).

2. *Удлиненные крайние рулевые* ***не увеличивают*** *стоимости* (*cost*) *локомоторной активности.* Один из постулатов «теории» полового отбора состоит в том, что структуры, выработанные на его основе, должны обладать высокой стоимостью, создающей

[16] Средняя масса жертв составляет 6.01 ± 5.64 мг у деревенской ласточки, 1.88 ± 1.49 у городской и 1.26 ± 1.28 у береговой. В питании последнего вида быстро летающие двукрылые весом от 90 до 120 мг и выше отсутствуют полностью, тогда как у деревенской ласточки они составляют 72.1–83.3% добычи (Bryant, Turner, 1982).

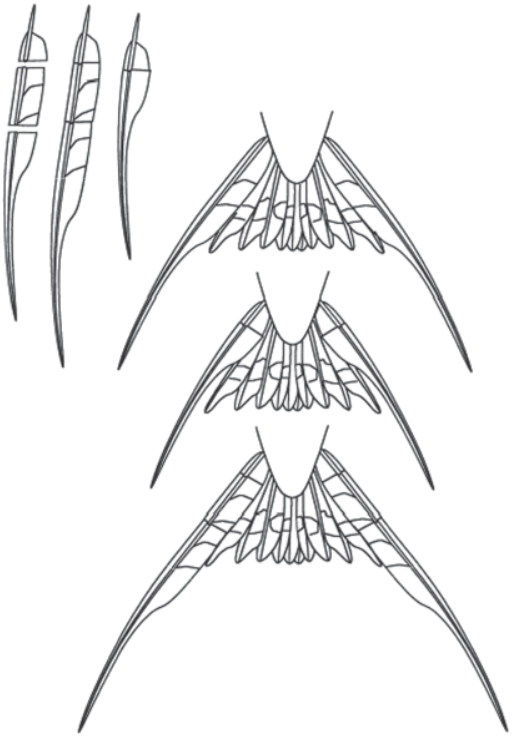


Рис. 2.5. Схема манипуляций с крайними рулевыми хвоста деревенской ласточки (обрезание и приклеивание обрезанных фрагментов).
Из: Evans, Thomas, 1997.

дополнительную нагрузку на организм. В отношении деревенской ласточки это попыталась доказать группа исследователей с участием Моллера (Saino et al., 1997). Они измеряли показатель гематокрита[17] у самцов с искусственно измененной длиной крайних рулевых. Идея состояла в том, что у тех из них, у которых эти перья удлинены, этот показатель должен быть выше, чем у самцов с укороченными перьями. Именно такой результат был достигнут в одной из двух исследованных популяций. В резюме к статье сказано: «Сравнительно высокий показатель гематокрита у самцов с экспериментально удлиненными орнаментными перьями может быть ответом на увеличение энергетических требований и повышенного потребления кислорода при полете, обусловленных морфологией их хвоста».

Аналогичное исследование было проведено восемью годами позже в Шотландии (Cuervo, de Ayala, 2005). Исследователи исходили из тех же предположений, что и авторы предыдущей работы, но получили совершенно иные результаты. Они установили, что уровень гематокрита наиболее высок у ласточек по окончании весенних миграций (интенсивная локомоция), но снижается по ходу репродуктивного сезона. Как оказалось, у птиц с интактными *длинными* хвостами, родительский вклад которых был невелик (*невысокая* локомоторная активность), показатели гематокрита снижались *более значительно*, чем у особей с первоначально более короткими крайними рулевыми (они были еще более укорочены на 21 мм), родительский вклад которых был близок к максимуму (*высокая* локомоторная активность). Как пишут авторы, «Эти результаты не подтверждают гипотезу, согласно которой крайние рулевые у деревенской ласточки удлинялись под действием полового отбора». Они добавляют: «... по крайней мере в изученной популяции», и что именно географическая изменчивость может быть причиной несовпадения полученных данных с результатами более ранних исследований. Однако, возможно и более простое объяснение, которое я приведу в комментарии к следующему пункту 3.

[17] Гематокрит — часть объёма крови, приходящаяся на эритроциты или же на все ее форменные элементы (эритроциты, лейкоциты, тромбоциты). Показатели гематокрита выражаются в процентах к общему объему крови.

3. *Длина крайних рулевых у самца деревенской ласточки не может служить для самок показателем «перспективности» самца.* К. Нейман с соавторами недавно повторили в штате Нью Йорк (США) исследования европейских орнитологов, работая с птицами местного подвида *Hirundo rustica erythrogaster.* Они намеревались решить те самые задачи, которые более десятилетия назад были поставлены на повестку дня Моллером. Результаты этого исследования не подтвердили ни один из тезисов, которые следовали из материалов последнего. Эти авторы пишут, что длина крайних рулевых самца не может служить показателем 1) его успеха у самок, 2) репродуктивного успеха в данном сезоне и 3) присутствия и количества внебрачных птенцов в его гнезде (Neuman et al., 2007).

Эти авторы объясняют полное несовпадение своих данных с теми, что были получены Моллером и его коллегами следующим образом: «Наши результаты подтверждают сложившееся мнение (recent suggestions), согласно которому у данного вида функции половых сигналов варьируют географически». Однако объяснение может быть намного более простым. В своем обзоре исследований по избирательности самок к облику самцов у деревенских ласточек в Европе они цитируют исключительно работы Моллера, опубликованные им самим в период между 1988 и 1995 г. (пять статей), либо в соавторстве (Møller, Tegelström, 1997; Saino, Primmer, Ellegren, Møller, 1997). Можно полагать, что подход американских исследователей отличался от того, который, как известно, практиковался Моллером (неясно, насколько часто) и состоял не в том, чтобы узнать истину, а в желании подтвердить свои предвзятые идеи (см. выше и 10.3).

4. *Самка деревенской ласточки выбирает не самца, а гнездовой участок, где есть прошлогодние гнезда.* Многократно показано, что самки птиц при выборе места гнездования ориентируются скорее на качество такого участка, нежели на конституцию пребывающего здесь самца. Это относится как к видам с территориальной моногамией, так и к тем, что размножаются на токах. Все это можно считать строго установленным фактом (см. материалы Главы 6).

При ближайшем рассмотрением не исключением оказалась и деревенская ласточка. Это убедительнейшем образом показано в превосходной работе Ребекки Сафран (Safran, 2007), одного из соавторов исследования, рассмотренного выше, в пункте 3. Из приведенного там текста следует, что самки американского подвида деревенской ласточки не отдают очевидного предпочтения самцам с наиболее длинными крайними рулевыми. Сафран попыталась выяснить, существует ли предпочтение самок к наиболее ярко окрашенным самцам. Ответ и здесь оказался отрицательным. В задачу автора входило также проверить справедливость утверждения, высказанного Моллером и Биркхидом (Møller, Birkhead, 1993), согласно которому внебрачные копуляции у птиц более обычны при высокой плотности гнездования. Она пишет: «На основе наблюдений и с использованием экспериментальных техник я проверила справедливость гипотез, согласно которым выбор места гнездования самок обусловлена (1) их предпочтениям к ярко окрашенным самцам и (2) повышению вероятности участия во внебрачных копуляциях в местах коллективного гнездования, но не нашла подтверждения им». Все оказалось гораздо проще. Особи разных полов концентрируются в таких местах, где наиболее вероятно найти прошлогодние гнезда. Эти места наиболее предпочтительны для самок, гнездящихся впервые (Safran, 2007: 1360; рис. 2.6).

«Таким образом, — пишет Сафран, — не удалось показать, что окраска самцов как таковая, а также прочие показатели (indicators) их качества, которые я принимала во внимание, оказывают серьезное влияние на выбор самками мест гнездования. Веро-

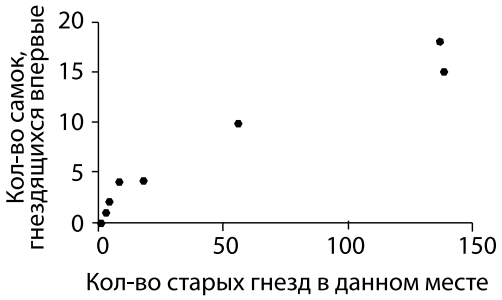


Рис. 2.6. Самцы и самки деревенской ласточки в начале сезона размножении концентрируются там, где наиболее вероятно найти прошлогодние гнезда. Эти места максимально предпочтительны для самок, гнездящихся впервые.
Из: Safran, 2007.

ятно, самка выбирает самца, который обладает территорией, где располагается старое гнездо и останавливается здесь как можно раньше. Поскольку внебрачные копуляции есть норма (prevalent) у данного вида, можно полагать, что самка сначала выбирает место гнездования, а лишь затем вносит поправки при контактах с [потенциальными] половыми партнерами» (Safran, 2007: 1365, 1366).

2.3. Стойкость приверженности научного сообщества идее полового отбора

Все сказанное выше с очевидностью показывает, насколько уязвима для критики вся система взглядов, именуемых «теорией полового отбора»[18]. При этом, однако, сила инерции взглядов, ставших привычными и определяющими направление мейнстрима, такова, что научные работники цепляются за них даже в тех случаях, когда на основе полученных ими результатов эти догматы могли бы быть безболезненно отброшены. Примером могут служить исследования, показавшие колоссальное значение удлиненных крайних рулевых в охотничьем поведении деревенской ласточки (см. предыдущий раздел, пункт 1). Так, в одной из сравнительно недавних статей на эту тему сказано: «... серия экспериментов подтверждает мысль, что основа структуры крайних рулевых может рассматриваться как результат естественного отбора, но они были удлинены за пределы аэродинамического оптимума, *вероятно*, под действием полового отбора» (Park et al., 2001; курсив мой — *Е.П.*).

Но что такое «аэродинамическй оптимум». На этот вопрос другие эксперты по данному вопросу (Buchanan, Evans, 1997: Discussion) отвечают так: «нет какого-то единого значения оптимума для разных переменных (variables) полета. Так, например, у некоторых особей при увеличение скорости затраты (costs) увеличатся, тогда как у других [при тех же условиях] они могут уменьшиться. Это происходит потому, что длина крайних рулевых согласована с другими морфологическими качествами. Птицы, у которых эти перья короче, обладают также более короткими крыльями. Не удивительно, что здесь могут существовать мало заметные, но [функционально] фундаментальные различия в стратегиях полета у птиц с разным морфологическим оснащением. Вероятно, к тому же, что разные переменные полета могут взаимодействовать друг с другом компенсаторно, а при индивидуальной изменчивости в морфологии возможен целый спектр оптимальных решений. Так, некоторые особи лучше адаптированы к скоростному полету, а другие — к маневренному».

[18] Последняя вся чаще именуется не теорией, а гипотезой, наравне с конкурирующими с ней «гипотезой естественного обора» и той, что предполагает совместное действие обеих этих селективных сил. Иными словами, статус представлений о половом отборе, как объяснительной конструкции, постепенно снижается.

Эти доводы, самоочевидные для любого мыслящего биолога, остаются, как ни странно, тайной за семью печатями для тех, кто непременно хочет доказать, что в эволюции интересующих нас структур принимал участие половой отбор. Так, группа польских исследователей решила имитировать первые стадии эволюции крайних рулевых в семействе Ласточковых (Hirundinidae). Первая их попытка состояла в том, что они искусственно удлиняли эти перья у береговой ласточки *R. riparia* и смотрели, что получится. Они пришли к выводу, что дальнейшая эволюция от короткого вырезанного хвоста, как у этого вида, к такому, которым обладает деревенская ласточка, шла в соответствии с принципом гандикапа (Matyjasiak et al., 2000; Matyjasiak, Jabłoński, 2001).

При этом авторы упустили из виду тот факт, что хвост и крылья у птиц работают в полете как компоненты единого аэродинамического механизма. Между тем, морфология крыла береговой ласточки заметно отличается от того, что мы видим у ласточки деревенской. У первого вида внешние опахала маховых не имеют каких-либо вырезок, тогда как у второго имеются участки их сужения на внутренних первостепенных и на второстепенных маховых (Cramp, 1988). Поэтому не приходится удивляться тому, что особи береговой ласточки с удлиненными крайним рулевыми ловили насекомых меньшего размера, по сравнению с птицами контрольной группы. Это обстоятельство, по мнению авторов, свидетельствует о том, что «украшение» (ornament) увеличивает стоимость (cost) полета и ухудшает охотничий успех. В данном случае и не могло быть ничего иного.

Не остановившись на этом, инициатор описанного проекта, П. Матиасяк, собрал новую группу, в которую вошел и сам Моллер. Теперь той же самой процедуре удлинения хвостов подверглась большая колония городских ласточек *Delichon urbica*. Конечным результатом этой статьи объемом более 100 страниц стало следующее заключение: «Эти результаты свидетельствуют о том, что именно сужение, а не удлинение крайних рулевых важно для повышения маневренности полета. Таким образом, их удлинение лучше объясняется гипотезой полового отбора, нежели той, которая предполагает увеличение маневренности [посредством естественного отбора]» (Matyjasiak et al., 2009).

2.4. О догматическом характере построений на тему полового отбора

Все сказанное выше может служить, на мой взгляд, прекрасной иллюстрацией к взглядам Т. Куна, изложенным в его книге «Структура научных революций». В самом деле, в том узком секторе реальности, который касается функций одной из морфологических структур у отдельно взятого вида, прослеживаются два этапа. На первом выдвигается априорная идея: интерпретация значения структуры как показателя реальности полового отбора. Интенсивное продвижение идеи в наиболее престижных журналах (*Nature*, *Evolution* и др.) создает видимость ее истинности. Это стадия формирования парадигмы, которая, чтобы окрепнуть окончательно, нуждается в накоплении верифицирующих ее исследований. Именно это происходит в первую половину 1990-х гг.

На этом этапе немалую роль в формировании «новых» воззрений играют массмедиа. Статья Моллера «Самки деревенских ласточек предпочитают самцов с симметричными вторичными половыми признаками» после опубликования ее в журнале *Nature* в 1992 г. была мгновенно разрекламирована средствами массовой информации всего мира под лозунгом: «симметрия означает привлекательность» (Borrell, 2007).

По мере того как доктрина утрачивает новизну, ее давление на сознание ученых начинает ослабевать, так что появляется перспектива поиска альтернативных объяснений. Эту стадию иллюстрируют упомянутые выше работы Норберга, Иванса с коллегами, американских орнитологов. Однако «хватка парадигмы» еще достаточно сильна, чтобы мог произойти категорический отказ от устоявшейся схемы мышления и привычной терминологии.

На этом этапе происходит раскол контингента исследователей, занятых данной темой. Большинство из них, во главе с апологетами первоначальной идеи либо при их активном участии пытаются всеми силами отстоять ее справедливость. Эти усилия требуют поисков новых аргументов (гипотезы *ad hoc*), что заставляет уходить во все большие частности и прибегать к использованию все более изощренной статистики[19]. Это период массового тиражирования работ такого сорта, которые Т. Кун называет «поделками». К их числу можно отнести, в частности, упомянутые выше статьи за авторством П. Матиасиака и его коллег (Matyjasiak et al., 2000, 2009 и др.), в которых исходная гипотеза о значении крайних рулевых у деревенской ласточки «тестируется» уже на других биологических объектах.

Количество подобных «поделок» растет чуть ли не в геометрической прогрессии. Теперь уже крайние рулевые ласточек не только измеряют, но и взвешивают. Нарастает количество работ о той роли крайних рулевых у самок[20], которая может быть связана с их репродуктивным успехом, а также об эволюции этих структур под действием, якобы, полового отбора (так называемая «ornament hypothesis»). Муссируется вопрос о каких-то особых причинах географической изменчивости длины крайних рулевых у деревенской ласточки. О масштабе этого процесса накопления сведений, информативность которых в общебиологическом плане минимальна, можно судить по следующим цифрам. Набрав в Интернете на английском языке словосочетание «крайние рулевые — деревенская ласточка» (streamers — barn swallow), вы получаете за первые 0.19 секунд 11900 ссылок.

Между тем сила инерционности устоявшихся взглядов такова, что даже противоречащие им данные склонны истолковывать в привычном контексте. Так, установление факта важности крайних рулевых в аэродинамике полета деревенской ласточки автор заметки «Полет важнее привлекательности облика» (в журнале «Новости науки») интерпретировал следующим образом: «...самки могут оказаться более проницательными при выборе полового партнера» — в том смысле, что они способны по длине его хвостовых перьев оценить, насколько он хорош в охоте на насекомых (http://www.sciencedaily.com/releases/2007/04/070405122441.html).

В свое время Карл Поппер писал: «Реальной опасностью для прогресса науки являются такие вещи как отсутствие воображения (иными словами — реального ин-

---

[19] См., например, Møller et al., 2006 (еще 11 авторов). Вот выдержка из резюме к этой статье: «Оценили количественно интенсивность отбора на морфологические параметры с использованием материала по 6495 взрослым особям из 22 популяций Европы и Северной Африки. Селекционный дифференциал и градиенты отбора по длине хвоста положительно коррелировали у особей разных полов во всех популяциях в контексте отбора на даты гнездования, но не на плодовитость. Эти данные свидетельствуют о том, что схемы (patterns) полового отбора действуют единообразно (are consistent) по всей изученной области, но варьируют от популяции к популяции».

[20] С использованием все того же метода обрезания и удлинения хвостовых перьев. См., например, Cuervo, Møller, de Lopec, 2003.

тереса), неоправданная вера в формализацию и точность, или *авторитаризм в той или иной из его многочисленных форм*» (Поппер, 1983: 326–327; курсив мой — *Е.П.*). Важность этого последнего обстоятельства подчеркивал позже генетик и эволюционист Д. Хоул. Он указывает на опасности, подстерегающие тех ученых, которые слишком поспешно поддаются энтузиазму, сопутствующему появлению нового в их области знаний. «Наш выбор невелик, — пишет Хоул, — кроме как искать вдохновения от новых идей, исходящих от светил науки (gurus); подчас эти идеи оказываются частично верными. Однако мы никогда не должны верить им без сопротивления. Если идея выглядит слишком хорошей, чтобы быть верной, она скорее всего не верна» (Houle, 1998: 1876).

Эта цитата взята из обширной публикации, в которой дана история обвинения Моллера в подтасовке фактов, а также приведен целый ряд комментариев разных ученых по этому поводу. Так что Боррел явным образом адресовал слова Хоула о «светилах науки» личности этого исследователя и его роли в формировании парадигмы полового отбора. Роль эта бесспорно велика и, на мой взгляд, скорее отрицательна, чем положительна. На своей странице в Интернете Моллер пишет о себе так. «Я был членом редакционных коллегий и нештатным редактором 12 журналов и прорецензировал 2245 статей в 129 научных журналах. Я прочел 37 курсов лекций в семи разных странах и провел 128 семинаров в 22 странах. К сентябрю 2010 мой индекс цитирования оценивался цифрой 24398. Я являюсь автором семи книг, 46 глав в коллективных монографиях и 614 статей в 99 международных журналах. Я отредактировал четыре книги...» и т.д. Вот яркий пример того, как в период, охватывающий всего лишь несколько лет, рождается парадигма — мощнейший детерминант конформизма, сковывающего и канализирующего мышление научного сообщества. В дальнейшем на преодоление тисков ее требуется годы, если не десятилетия.

Строго говоря, крайние рулевые у деревенской ласточки — это «украшение» настолько скромное, что со стороны Моллера было большой смелостью отнести названые структуры к данной категории. Эти перья действительно бросаются в глаза человеку, способному видеть происходящее вокруг, поскольку они в какой-то степени выпадают из привычного всем нам обобщенного образа певчей птицы. Но представить себе, что таково же восприятие самих птиц — это значит попасть в элементарную психологическую ловушку обыденного сознания: якобы, птицы видят мир вокруг себя точно так же, как люди. И если бы Моллер не пожелал страстно стать третьим в теме «полового отбора» после Дарвина и Фишера (что ему удалось отчасти и на короткое время), то сыр-бор мог бы и не разгореться. Но в результате, фактически третьим оказался не он, а М. Андерссон, который «оказался в нужное время в нужном месте», подхватив эстафету из рук Моллера.

2.5. Произвольность в отнесении признаков к категории выработанных половым отбором («sexually selected traits»)

Пример с деревенской ласточкой убедительно показывает, на каком механизме обыденного психологического восприятия строится тенденция приписывать действию полового отбора такие признаки, которые с точки зрения наблюдателя выпадают из привычного обобщенного образа животных того или иного таксона (см. о широкой распространенности этого заблуждения в работе: Bonduriansky, 2007). Например, длинная

шея жирафа «нетипична» для всех прочих представителей класса млекопитающих.

В научном климате сегодняшнего дня приверженность парадигме полового отбора оказывается непременным условием демонстрации лояльности по отношению к компактной группе лидеров направления (таких, в частности, как Моллер и Андерссон) и их ближайшего окружения. Разумеется, такое «чувство локтя» работает на подсознательном уровне. Суть мотивации состоит не только в желании не отстать, но и оказаться хотя бы немного впереди коллег. Все это требует от участников научного процесса как можно более высокой активности в попытках верификации самой идеи и даже в расширении спектра ее применения. Естественным следствием оказывается нарастание количества публикаций, которые трудно рассматривать иначе, как в качестве поспешных «поделок», что мы видели при анализе происходящего в сфере изучения роли полового отбора в «эволюции хвоста» у ласточек.

Реальность полового отбора нетрудно подтвердить, не выходя из лаборатории. В качестве примера приведу работу двух венгерских орнитологов, обнаруживших новый пример признака, подчиняющегося, по их мнению, действию полового отбора. Это своеобразный лицевой рисунок самцов так называемой усатой синицы *Panurus biarmicus*[21], напоминающий угольно черную раздвоенную бороду (отсюда — английское название вид, переводимое как «бородатый обитатель тростников»). Это всего лишь одна из целого ряда особенностей облика самца, отличающая его от самки. Другими оказываются, в частности, ярко-оранжевый клюв, окраска темени (голубовато-серая у самца, песочная у самки), черное подхвостье, более длинный хвост[22]. Но, разумеется, наиболее бросаются в глаза черные «усы» самцов, резко контрастирующие с прочими участками его светлого лицевого оперения. Такой паттерн не свойственен никаким другим европейским воробьинообразным.

Давайте же докажем, решили орнитологи, что эти «усы» есть продукт полового отбора. Ставится эксперимент, в котором самка может выбирать между пустой клеткой, клеткой с другой самкой, и теми, которые содержат по самцу с искусственно укороченными либо удлиненными усами. Тринадцать из 18 самок выбирают последний вариант, пять — клетки, где самцам усы укоротили. Результат вполне достоверен статистически (Hoi, Griggio. 2008).

Какой же вывод делается на этом основании? Коль скоро те же исследователи установили, что «в контролируемом вольерном эксперименте длина усов оказалась наилучшим показателем доминирования в конфликтах между самцами», сделано заключение, что этот орнамент может быть результатом полового отбора — одновременно на почве предпочтения самками длинноусых самцов, а также конкуренции между самцами. В этом авторы видят подтверждение ранее предложенной, и все же еще *новой*, «модели двойственного использования» (dual utility, заявленной разными авторами дважды — в

[21] В действительности, птица относится к особому семейству толстоклювых синиц Paradoxornithidae, филогенетически значительно отстоящему от семейства настоящих синиц Paridae.

[22] Справедливости ради следует упомянуть, что и хвост усатой синицы не обошел вниманием один из авторов анализируемой стать и (при соавторстве трех других). Опыты проводили в клетках по той же методике, что описана выше. Вот выводы из этой работы. «Мы установили, что непосредственный (direct) половой отбор действует по-разному на самцов и самок. Наше исследование показало, что в эволюции удлинение хвоста [у данного вида] шло на основе обоюдного выбора половых партнеров. При этом половой диморфизм есть следствие того, что давление полового отбора на самцов было более сильным, чем на самок» (Romero-Pujante et al., 2002). Не много ли столь фундаментальных выводов из краткосрочного эксперимента в условиях неволи?

1996 и 2005 гг.) В резюме к статье они подчеркивают важность своего исследования для развития теории полового отбора. При том, что контрастные участки оперения (melanin-based ornaments) привлекают к себе все большее внимание в контексте идей полового отбора[23], «очень мало работ, направленных на выявление их двойственных функций, причем результаты их оставались, в общем, неоднозначными». А вот теперь новая идея подтверждена бесспорно!

Внимание других орнитологов, увлеченных идей полового отбора, оказалась прикованным к признаку того же порядка, что и борода усатой синицы. Это двойная лицевая маска ремеза *Remiz pendulinus*, которая у самцов обычно (хотя и не всегда) шире, чем у самок, причем у первых она существенно варьирует по ширине. То, что самцы с широкой маской должны иметь преимущество при выборе половых партнеров самкой, кажется коллективу венгерских орнитологов само собой разумеющимся (Kingma et al., 2008). Но у этого вида гнездо строит самец и привлекает к нему самок. Поэтому вопрос, который поставили перед собой исследователи, состоял в следующем: что важнее для самки при выборе ею самца — ширина его маски или же качество выстроенного им гнезда? Им эта альтернатива представляется принципиальной вот почему. Если имеет место первое, то для самки важнее «косвенные выгоды» (indirect benefits), состоящие в том, что она в лице самца выбирает «хорошие гены». В том же случае, если для нее покажется предпочтительным хорошее гнездо, то ей важнее получит «прямые выгоды», то есть теплую колыбель для своих птенцов. В плане развития «теории полового отбора» авторам кажется важным узнать, кто был более прав: Фишер со своей концепцией «нарастающего отбора» (runaway sexual selection) — в первом случае, или же Захави с его принципами гандикапа и «честной коммуникации»[24] — во втором (Pogány, Székely, 2007).

Поставив серию экспериментов в лаборатории (рис. 2.7), авторы работы убедились в том, что качество гнезда не столь важно для самки, как приобретение ею самца с широкой лицевой маской. Остается только посочувствовать самкам ремеза в том отношении, что светлое будущее их вида для них значит больше, чем судьба собственных отпрысков. Разумеется, ни эти мои слова, ни тем более выводы авторов статьи не следует принимать всерьез.

Здесь перед нами типичный пример «поделок» по Т. Куну, природа которых совершенно естественным образом обусловлена стерильностью методологического костяка представлений о половом отборе. Здесь истинный научный поиск подменен формалистическим теоретизированием, основанном на словесной эквилибристике –жонглированием терминами, не имеющими реальных прототипов в природе. Именно таковы рассуждения авторов только что рассмотренной статьи, где противопоставляются мысленные ситуации, никак не противоречащие одна другой. Любому образованному биологу должно быть предельно ясно, что самка принимает свое решение на основе сложного комплекса стимулов, отвечающих всему спектру условий в данное время и в данном месте (включая как внутренние детерминанты поведения, так и всю специфику обстановки вовне). Понятно, что упрощенный лабораторный эксперимент не позволяет в принципе симулировать происходящее в естественных условиях обитания вида и, тем более, судить об эволюционных путях становления каких-либо конкретных «предпочтений» особей.

[23] 64 400 ссылок на термин в Интернете за 0.33 сек.

[24] Критику этих воззрений см. в книге: Панов, 2012б: 2.3.

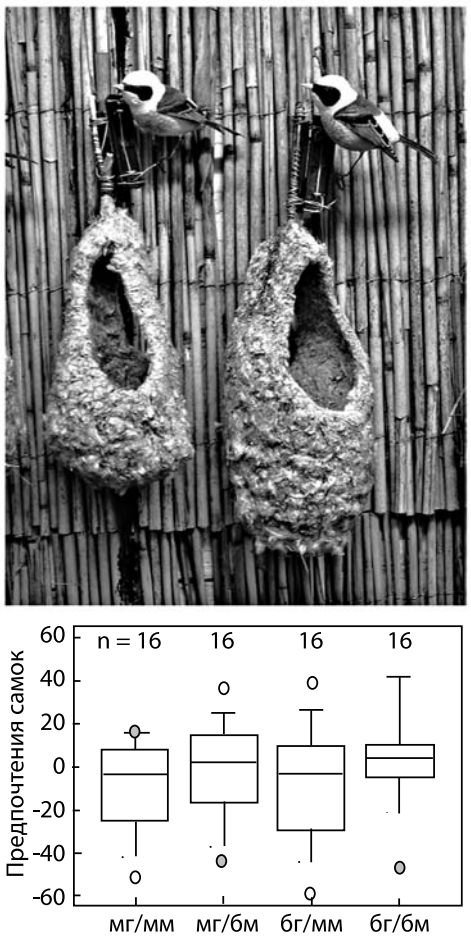


Рис. 2.7. Вверху — схема постановки опытов Погани и Дзекели. Внизу — результаты. Даны средняя для параметра избирательности самок (60 особей для каждого из 4 вариантов) и уровни перцентилей (10, 25, 75 и 90). Кружками показаны случаи, выходящие за пределы этого размаха вариаций. Три из них (темные кружки) относятся к тестированию одной и той же самки. МГ/ММ — маленькое гнездо — маленькая лицевая маска самца; МГ/БМ — маленькое гнездо — большая маска; БГ/ММ — большое гнездо — маленькая маска; БГ/БМ — большое гнездо — большая маска.
Из: Pogány, Székely, 2007.

Половой отбор и строительная деятельность животных. Произвольность механического подразделения «признаков» и структур на подверженные и не подверженные действию полового отбора ярко иллюстрируется тем обстоятельством, что к числу вторых явно или неявно относятся все то, что можно рассматривать в качестве неустранимых материальных посредников в отношениях между самцом и самкой. У тенетных пауков, например, это паутинная сеть, в присутствии и при посредстве которой только и возможна копуляция. Однако, слово «паутина» отсутствует в предметном указателе к книге Андерссона. О гнездах птиц в ней бегло упоминается только на двух страницах из 443 основного текста, в применении всего лишь к двум видам.

О том, что структура гнезда не относится к компетенции полового отбора, прямо сказано в работе Кусмиерски с соавторами (Kusmiersski et al., 1997: 311). Этот вывод должен вызывать удивление, поскольку хорошо известно, насколько важную роль гнездо играет в процессе формирования пар у птиц. Орнитологам нет нужды напоминать о том, что репродуктивный успех самца крапивника *Troglodytes troglodytes* в колоссальной степени зависит от количества выстроенных им гнезд, к которым он привлекает самок своим пением. В Нидерландах, например, самец за сезон сооружает в среднем

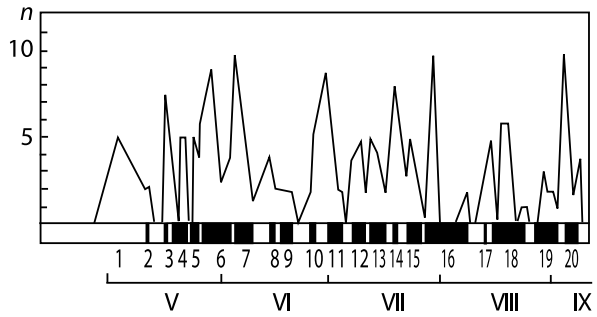


Рис. 2.8. Множественная постройка гнезд самцом *Cisticola juncidis* (Sylviidae) на протяжении 5 месяцев (май – сентябрь). Черными секторами показано время, затраченное на сооружение 20 гнезд. *n* — число прилетов со строительным материалом. Из: Motai, 1973.

5.4 гнезд (Armstrong, 1955; Garson, 1980). Аналогичное поведение свойственно многим другим видам птиц (рис. 2.8).

Относится сказанное и к европейскому ремезу[25], о котором речь шла в предыдущем подразделе. У этого вида самец может выстроить до девяти гнезд за сезон (Gergely et al., 2009). В одном из исследований под наблюдением находились 184 гнезда, из которых к ста тридцати одному самцам удалось привлечь самок, приступившими в них к гнездованию; 66 самцов, которых распознавали индивидуально, выстроили 103 гнезда. В тех 46 случаях, когда процесс гнездования был прослежен с самого начала (постройка гнезда самцом), в девятнадцати кладку насиживали самки, в девяти — самцы, и 18 гнезд были брошены обоими партнерами. Оказалось, что те самцы, гнезда которых были более велики, привлекают самок с большей вероятностью и в более ранние сроки. В то же время, такие крупные гнезда с толстыми стенками чаще удерживают при себе насиживающих самок (но чаще бывали брошены построившими их самцами). Таким образом, самки отдают предпочтения тем гнездам, на постройку которых самцами было затрачено больше времени. Оказалось, что этот показатель надежно коррелирует с конечным репродуктивным успехом (количество слетков — Szentirmai et al., 2005).

С прекрасным эмпирическом материалом этой работы резко контрастируют неубедительность привлекаемых авторами объяснений происходящего. Не останавливаясь на манере аргументации, которая выглядит как нанизывание гипотезы на гипотезу, в типичном стиле социобилогической софистики[26], обратимся к тем трактовкам, которые имеют непосредственное отношение к теме полового отбора. В статье сказано: «Предыдущие исследования показали, что величина гнезда есть фактор прекопуляционного (premating) полового отбора, поскольку самцы, выстроившие крупные гнезда, имеют больший успех в привлечении самок, чем те, гнезда которых невелики. Наши результаты, в дополнение к этому, показывают, что здесь может играть роль также посткопуляционный половой отбор, который способен усилить (amplify) эффект прекопуляционного. Самки, вкладывающие больше

[25]С той разницей, что ремезу свойственна весьма своеобразная система социо-сексуальных отношений: особи обоих полов практикуют последовательную полигамию, и кладка обычно насиживается либо самкой, либо самцом, Многие кладки бывают брошены.

[26] Например: «Самцы, которые располагают изобильным кормом на своих индивидуальных участках, могут потратить больше времени на постройку гнезда, так что потери (costs) их партнеров-самок будут меньше в процессе их фуражировки, и тем самым эти самцы получат выигрыш от лучшего выживания их потомства. С другой стороны, [само по себе] высокое качество самцов (например, их физическое состояние) может позволить им затратить больше времени на постройку гнезда, так что они могут в результате стать отцами более жизнеспособных и/или сексуально привлекательных (attractive) потомков» (Szentirmai et al., 2005: 998).

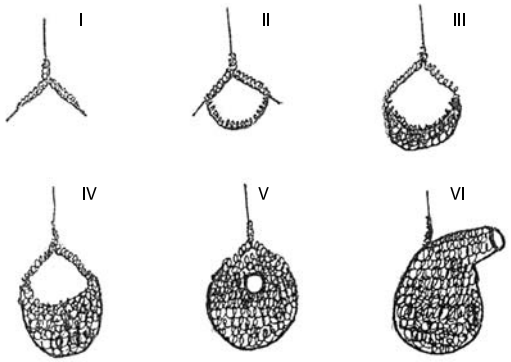


Рис. 2.9. Стереотип постройки гнезда самцом ремеза *Remiz pendulinus*, включающем 6 последовательных стадий.
Из: van Dijk et al., http://www.bath.ac.uk/bio-sci/biodiversity-lab/pdfs/PT_%20Field%20Guide_1_2.pdf

в потомков привлекательных самцов, тем самым повышают свой репродуктивный потенциал. Следовательно, существует положительная связь между двумя селективными силами, что может ускорять эволюцию признаков самцов. Это имеет важное значение для изучение полового отбора (две ссылки на работы Моллера с соавторами, 1998 и 2001 гг.). Полученные нами результаты предоставляют свидетельства в пользу *воздействия посткопуляционного полового отбора на гнездостроительное поведение самцов* посредством родительского вклада самок, предпочитающих успешных самцов-строителей» (Szentirmai et al., 2005: 999; курсив мой — *Е.П.*).

Итак, перед нами очередная попытка внести нечто новое в «теорию» полового отбора и тем самым углубить ее. Между тем, относительно «новым» здесь можно считать только терминологическое оформление, но не суть обсуждаемых вопросов. Все сказанное естественным образом умещается в стандартную триаду: «изменчивость, наследственность, отбор». Иными словами, повышение репродуктивного успеха самцов, строящих гнезд больше и лучшего качества, и, соответственно самок, гнездящихся с такими самцами, можно с ничуть не меньшим успехом объяснить механизмами естественного отбора.

Другое дело — эволюция *гнездостроительного поведения* самцов, о котором в работах по половому отбору не сказано ровным счетом ничего. Как объяснить, например, что самец красноголового сорокопута *Lanius senator*, приступая к устройству гнезда, как во Франции, так и в Закавказье, использует в качестве строительного материала виды травянистых растений, относящихся к одним и тем же родам *Filago* и *Medicago*? Тогда как самцы другого вида сорокопутов, чернолобого *L. minor*, в двух удаленных друг от друга регионах (Венгрия и Ростовская область России) вьют гнезда, соответственно, из растений местных видов одного и того же рода *Alyssum* (Panov, 2011: 429, 461). Все это проделывается без участия самок и, таким образом, никак не может быть связано с каким-либо контролем с их стороны.

По той же причине половой отбор не может быть ответственным за формирование в эволюции сложнейшего стереотипа постройки гнезда самцами ремеза (рис. 2.9). Разумеется, не может ответить на этот вопрос и теория естественного отбора, которая в состоянии объяснить *улучшение* структуры, *уже выполняющей* достаточно хорошо некую конкретную функцию, но не то, как такая структура *сформировалась первоначально*. В любом случае, «теория» полового отбора не имеет здесь никаких преимуществ перед традиционными объяснениями с привлечением механизмов естественного отбора, и потому не может быть противопоставлена последним. Впрочем, в первой и не делается даже попыток поставить соответствующие вопросы[27].

[27] Исключением можно считать лишь большую серию исследований, посвященных эволюции так называемых «беседок» у птиц шалашников, о чем будет сказано в разделе 9.6.

2.6. Резюме

На основе сказанного в этой главе можно прийти к выводу, что словосочетание «половой отбор» есть некая дежурная декларация, нечто вроде пароля, указывающего на знание автором основных теоретических положений, заученных им на университетской скамье. Идея полового отбора усиленно эксплуатируется новым поколением исследователей, которые учились на работах Моллера и Андерссона и охотно приняли на веру сказанное этими «классиками». Не сделай они этого, возможность их вхождения в круг публикуемых авторов, несомненно, оказалась бы под большим вопросом. Напомню, что сам Моллер был членом редакционных коллегий и нештатным редактором 12 журналов и активным рецензентом в 129.

Я попытался показать, что «теория» полового отбора не дает, фактически, ничего нового в содержательном плане для нашего понимания происходящего в природе. Ее можно отнести к категории тех сущностей, добавление которых к нашим представлениям о мире противоречит принципу «бритвы Оккама». Я имею в виду, что, отбросив эту устоявшуюся доктрину, мы бы сразу расширили наш научный горизонт и скорее могли бы приступить к поискам не надуманных, а действительно плодотворных объяснений. Примером тому может служить исследование Р. Сафран по биологии деревенской ласточки (Safran, 2007). Работая в рамках той же тематики, что и Моллер, она, в отличие от него, получила совершенно нетривиальные (и достоверно подтвержденные) результаты. В ее статье, о содержании которой было сказано выше, есть только три упоминания словосочетания «половой отбор» и то лишь в списке цитированной литературы. Одна из этих трех статей озаглавлена так: «У североамериканских деревенских ласточек ни окраска оперения, ни длина и симметрия крайних рулевых перьев не есть признаки, подверженные половому отбору» (Safran, McGraw, 2004).

Глава 3.

Различия между полами

Еще 80 лет назад Юрий Александрович Филипченко писал: «...было бы неправильным думать, что ... система половых органов равноценна каждой из других больших систем органов. Напротив, среди них она занимает совершенно особое положение, так как *половые различия* проникают, можно сказать, весь организм и находят свое отражение, вероятно, решительно во всех системах органов. В виду этого Гольдшмидт в одном из своих произведений (Goldschmidt, 1920) идет даже так далеко, что считает *половые различия в смысле характера их наследования вполне сравнимыми с теми специфическими различиями, которыми характеризуются более крупные единицы системы — виды, роды, даже семейства и классы*. Быть может, это и не совсем так, но, во всяком случае, громадное влияние половой системы на весь организм неоспоримо...» (цит. по: Филипченко, 1932: 258; курсив мой — *Е.П.*).

Уже в наши дни по этому поводу было сказано следующее: «Для биолога эволюциониста загадкой оказывается вопрос: как половой диморфизм формируется в условиях, налагающих ограничения на геномы, общие для обоих полов? В некоторых случаях конспецифические самцы и самки столь различны, что их на первый взгляд трудно даже считать принадлежащими к одному и тому же виду. И, тем не менее, столь непохожие фенотипы формируются на основе идентичных, по сути дела, геномов»[1] (Fairbairn, Roff, 2006: 319).

Таким образом, как мы увидим далее, все что относится к половой сфере данного вида, можно охарактеризовать как *двуединую сущность*, которая, имея *общую* генетическую и физиологическую основу, неодинаковым образом воплощается в морфологии и поведении особей разных полов. Способы преобразования базовых характеристик генетической основы пола в процессах их дифференциации в двух направлениях и последующего развития несомненно различны для разных крупных таксонов и, по сути дела, уникальным образом складываются в эволюции каждого отдельно взятого вида.

Совершенно очевидно, что все черты несходства между самцами и самками у каждого данного вида (хорошо заметные при выраженном внешнем половом диморфизме

[1] В этой статье обсуждаются более специальные аспекты генетики полового диморфизма у организмов с хромосомной системой XX/XY, что является частным случаем, поскольку половой димофизм широко распространен как у видов с другими типами хромосомных систем, так и у тех, у которых пол определяется средовыми факторами, например, температурой (отдельные виды нематод, ракообразных, рептилий и рыб). У морского кольчатого червя *Bonellia viridis* (тип Echiurida) личинки превращаются в карликовых самцов (живущих затем в выводных протоках выделительных органов самок), если они в момент развития имеют контакт с самкой, и в самок — при развитии в изоляции от нее (см. Berec et al., 2005).

и не столь явные при его отсутствии) должны быть тесно взаимосвязаны друг с другом. Я имею в виду такие качества, как размеры особей, особенности их внешней морфологии (такие, например, как присутствие или отсутствие рогов, если говорить о копытных млекопитающих) и детали окраски покровов. Весь такой комплекс признаков можно рассматривать в качестве единого *синдрома*, характеризующего данный вид.

К сожалению, нечто совершенно иное мы видим в книге Андерссона, которая представляет собой сегодня основное, и, по сути дела, единственное руководство по «теории» полового отбора. В ней половой диморфизм по размерам рассматривается в главе 11 (с. 247–294), рога млекопитающих и жуков, а также шпоры у птиц — в главе 12 («Оружие», с. 295–314), окраска в главе 13 (с. 315–348), акустические сигналы — в главе 14 (с. 349–368), а химические — в главе 15 (с. 369–378). При этом автор пытается для каждой такой категории «признаков» дать некое общее объяснение их эволюции в разных крупных таксонах.

Это нетрудно сделать, исходя из упрощенных схем «теории» полового отбора. Так, на с. 293 читаем: «Там, где самцы крупнее самок, обычная причина этому состоит в половом отборе на способность самцов конкурировать из-за самок, территорий или прочих ресурсов, необходимых для приобретения полового партнера. Существует изобилие данных по наземным видам животных, которые показывают, что крупные размеры дают самцам преимущество в конфликтах из-за самок или территорий. По этой причине самцы крупнее самок у некоторых жуков и амфибий, многих рептилий и большинства птиц и млекопитающих. У некоторых видов бóльшая масса тела самцов способствует также тому, чтобы устоять в длительных конфликтах, если значительные запасы энергии позволяют им тратить много времени на конкуренцию из-за самок.

У некоторых видов, приспособленных к полету или к жизни в воде, у которых такие столкновения происходят не на суше, а в трехмерном пространстве, половой отбор может благоприятствовать самцам меньших размеров, что увеличивает их проворность. Меньшие размеры самцов могут также ускорять их развитие и, тем самым, эффективность поисков самок, например, у многих членистоногих и глубоководных рыб-удильщиков» (Andersson, 1994). Это сказано в резюме к главе 11, основной текст которой, как и во всех остальных главах книги, основан на примерах, якобы, подтверждающих высказанные здесь положения в соответствии с принципом клипового функционализма.

Дежурный характер и наивность «объяснений», приведенных здесь Андерссоном, имеет, как кажется, мало общего с задачами истинной науки. Опираясь на них, невозможно понять, например, почему у остромордой лягушки *Rana arvalis* самцы крупнее самок, а у близкого вида, лягушки травяной *R. temporaria* — мельче. Оба вида чрезвычайно сходны экологически, нередко живут симбиотопично и придерживаются практически одинаковых систем спаривания.

Как пишет Ляпков (2005: 296), «... различия между этими видами нельзя объяснить, исходя из предположения о различной интенсивности конкуренции между самцами, обусловленной неодинаковой длительностью периода размножения, поскольку оба вида характеризуются четко выраженной сезонностью и сравнительно коротким периодом икрометания (так называемые “explosive breeders”). Кроме того, численность самцов на нерестилищах обычно существенно выше, чем самок, и многие самки приходят в водоемы уже в парах. Последнее обстоятельство подтверждает предположение, что *роль самки в оценке* “*качества*” *самца незначительна, если вообще существует*» (курсив мой — *Е.П.*). В цитируемой статье ее автор ищет реальные причины несходства в биологии названных видов лягушек, оставив в стороне «предсказания» так называемой «теории полового отбора», но занявшись *зоологи-*

ческим изучением происходящего. Он рассматривает в сравнительном плане популяционную структуру видов, механизмы динамики роста особей на протяжении их жизни и другие тонкие материи, возможная роль которых совсем не самоочевидна.

3.1. Двуединый механизм реализации половых различий в онтогенезе

Суть этого механизма в том, что ткани организма изначально несут в себе задатки обеих линий индивидуального развития — как в сторону самца, так и в сторону самки. Это свойство тканей именуется эквипотенциальностью.

У насекомых, в отличие от прочих таксонов, пол особи однозначно определен в момент формирования зиготы, и ни на стадии личинки, ни позже не может быть изменен какими-либо внешними воздействиями. Таким образом, у бабочек, например, дифференцировка вторичных половых признаков происходит в момент определения пола во время оплодотворения яйца. Их изменение возможно, однако, у ракообразных. Так, у водяного ослика *Asellus aquaticus* вторичным половым признаком самок служит выводковая камера, помещающаяся в области груди. При разрушении яичника эта структура у самок данного вида не развивается. Предполагается, что для ее развития необходимо определенное гормональное воздействие со стороны яичника.

Сходный эффект достигается у ракообразных в случаях так называемой паразитарной кастрации. Когда на крабе того или иного вида поселяется паразитический рачок *Sacculina* sp.[2], он сосет своими присосками соки из тела хозяина, что нередко приводит к разрушению его половых желез. Если подобной паразитарной кастрации подвергнется самка, это весьма мало отразится на ее внешности. Напротив, паразитарная кастрация самцов ведет иногда к резкому изменению их особенностей и делает их похожими на самок (рис. 145 в работе: Филипченко, 1932: 262).

Мозоли, которые у бесхвостых амфибий развиваются в период размножения на внутренних пальцах передних конечностей и способствуют захвату самок при спаривании — это разрастание кожных желез, регулируемое гормонами семенников (Emerson, 1996). После кастрации эти мозоли исчезают (рис. 3.1), но появляются вновь, если кастрированному самцу пересадить в подкожную лимфатическую полость хотя бы кусочек функционирующего семенника или же впрыснуть вытяжку из него. У тритонов фестончатый гребень самца, будучи пересажен самке, становится гладким под воздействием гормонов яичника (вторичный половой признак самок)[3].

Эксперименты, проведенные Михаилом Михайловичем Завадовским над курами, показали, что после кастрации у петуха исчезает часть его вторичных половых признаков: гребень, бородка, «песня», поведение приглашения самок корму и ряд других особенностей. В то же время такие вторичные половые признаки, как яркий перьевой наряд и шпоры, сохраняются. В результате получается форма, стоящая ближе по облику к самцу, чем к самке. Завадовский назвал ее «нейтральной», поскольку совершенно такая же форма получается, если у курицы удалить яичник. Таким образом, кастрация обоих полов у домашней курицы дает в результате нейтральную форму, которая по сумме своих особенностей ближе к самцу, хотя и лишена некоторых его признаков. Завадовский показал также, что у фазанов и уток нейтральная форма по сумме признаков еще ближе к самцу, так что в этих случаях кастрированные самцы сохраняют свой наряд, а кастри-

[2] Из группы корнеголовых ракообразных Rhizocephala.

[3] О реверсии пола у амфибий см. Witschi, 1936; Wallace et al., 1999.

рованные самки приобретают яркий наряд самцов.

Давайте теперь имплантируем кастрированному самцу половую железу противоположного пола. При этом происходит полная феминизация самца (развитие скромного наряда курицы с потерей всех ярких красок и шпор, а также поведения, свойственного самцам). При имплантации семенника кастрированной курице имеет место полная маскулинизация самки: появление гребня и бородки, петушиного голоса и т. д. (Завадовский, 1922, 1923).

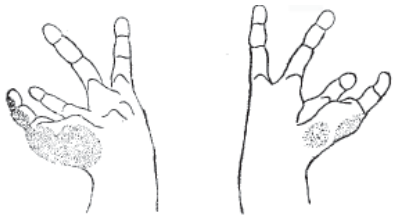


Рис. 3.1. Мозоли на передних лапках лягушек.
Из Филипченко, 1932

Нечто подобное мы видим и в опытах по кастрации млекопитающих. Еще в начале XX века Штейнах кастрировал молодых самцов крыс и морских свинок и пересаживал им яичники. Если эти железы приживались, то начинали оказывать действие в направлении феминизации самцов. У феминизированных самцов общая форма тела, строение скелета, шерсти и т. п. становились сходными с тем, что свойственно самкам: развивались молочные железы и соски, появлялся даже инстинкт кормления детенышей молоком. Такие особи даже охотно принимали ухаживание за ними нормальных самцов.

Диаметрально противоположные изменения наступали у самок, у которых удаляли яичники и заменяли их семенниками. Здесь происходила маскулинизация, которая распространялась не только на физические признаки животных, но и на их поведение, так что таких особей по некоторым их проявлениям бывало даже трудно отличить от нормальных самцов (Steinach, 1910; цит. по: Филипченко, 1932).

В «теории» полового отбора внимание сконцентрировано на некой гипотетической эволюции признаков самцов, обеспечивающих их привлекательность для самок и/или успех из-за доступа к ним в конкуренции с самцами-конспецификами. Между тем, рассмотренные здесь явления, которые лаконично обозначаются как *бисексуальность* (см. Панов, 2000), не позволяют строить гипотезы об эволюции какого-либо одного пола без учета изменений, происходящих в другом. Это обстоятельство принимают во внимание в тех работах по половому отбору, где обсуждается эволюция полового диморфизма по размерам, но часто обходят молчанием, когда речь идет об эволюции окраски.

3.2. Действительно ли различия в размерах самцов и самок есть результат полового отбора?

Размеры особей данного вида есть некий интегральный показатель всего того огромного многообразия внутренних ограничений и внешних влияний, которые в ходе эволюции данной формы воплощаются в неком компромиссном решении. Как сказано в работе Кэтрин Раллс из Смитсонианского института, «...степень полового диморфизма у млекопитающих есть равнодействующая суммарного эффекта селективных сил, определяющих размеры самок и аналогичного эффекта в отношении самцов» (Ralls, 1976). Из этого следует, что вычленение из всего этого некоего главного детерминанта полового диморфизма по размерам есть задача неблагодарная, если вообще выполнимая.

Размерный половой димрфизм в разных крупных таксонах. Принято считать, что в животном мире численно преобладают виды, у которых самки крупнее самцов (у боль-

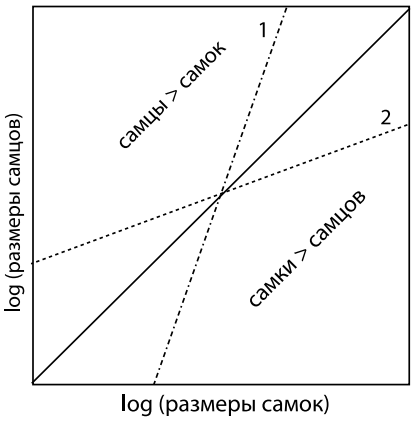


Рис. 3.2. Модель для оценки аллометрии при анализе размерного полового диморфизма (РПД). Диагональная линия отражает соотношение в размерах самцов и самок, равное единице (размеры особей обоих полов одинаковы). Если самцы крупнее самок, линия регрессии должна лежать выше диагонали, при обратном соотношении в размерах — ниже нее. Линия 1 означает такое состояние аллометрии, при котором размеры самцов варьируют в большей степени, чем размеры самок ($\beta > 1$). Линия 2 отвечает противоположной ситуации ($\beta < 1$). Когда $\beta > 1$, РПД уменьшается с увеличением размеров самок, но возрастает с увеличением размеров самцов (гипераллометрия, согласующаяся с предсказаниями правила Ренша). При $\beta < 1$ аллометрия носит обратный характер — это гипоаллометрия, не выводимая из правила Ренша.
Из: Faibrain, 1997.

шинства паукоообразных, насекомых, рыб, амфибий и рептилий), тогда как у большинства птиц и млекопитающих самцы крупнее самок (Darwin, 1871; Andersson, 1994). Разумеется, к такого рода широким обобщениям следует относиться с большой осторожностью. Так, например, при анализе 80 родов тенетных пауков оказалось, что в действительности только в 24 из них самки крупнее самцов (вдвое или более), тогда как 56 другим свойственен мономорфизм.

Общие закономерности размерного полового диморфизма описываются на уровне внешней морфологии так называемым правилом Ренша. Оно состоит в следующем: «... во многих группах животных степень выраженности полового диморфизма возрастает с увеличением размеров тела. Это правило, однако, применимо только к подвидам данного вида, тем, которые относятся к одному роду или родственным родам в семействе. У тех видов птиц, у которых самцы крупнее самок, относительные различия между полами возрастают по этой схеме. Если, в виде исключения, самки крупнее самцов (как у многих дневных хищных птиц), корреляция будет противоположной, т.е. большие половые различия обнаруживаются у видов с меньшими размерами тела» (Rensch, 1950: 159). Правило, таким образом, предсказывает, что половой диморфизм по величине тела (особи более крупного пола: особи меньшей величины) должен положительно коррелировать со средними размерами (*гипераллометрия*) в таксонах с большей величиной самцов и отрицательно (*гипоаллометрия*) — там, где самки крупнее их (рис. 3.2).

Е. Эбохейв и Д. Файрбайрн обобщили данные по применимости правила Ренша в отношении 40 таксонов ранга отряда и семейства из числа амфибий, рептилий, птиц и млекопитающих, а также ряда беспозвоночных — паукообразных, ракообразных и насекомых (Abouheif, Fairbrain, 1997; табл. 3.1). Они пишут, что полученные результаты предоставляют количественные свидетельства в пользу правила Ренша, особенно для тех таксонов, где самцы крупнее самок...[4]. Выявлена вполне определенная, статистичес-

[4] Поскольку статья написана в период пика увлечения идеей полового отбора, авторы бегло замечают, что причины найденной закономерности могу быть обусловлены действием названного селективного фактора.

ки значимая общая тенденция, отвечающая предсказаниям правила. По словам авторов, исключения из него относятся, как кажется, к тем таксонов, где самки крупнее самцов. Одно из них обнаружено в отношении отряда сов, а дальнейшие исследования могут выявит сходную ситуацию в некоторых филумах змей и у тенетных пауков. При этом создается впечатление, что в анализируемых явлениях очень сильна филогенетическая составляющая (обозначенная мной выше в качестве эволюционной инерции). Кроме того, аллометрические тенденции выявляются на уровне таксонов невысоких рангов (род и семейство), так что авторы объединяли выборки по ним только в случае, если наклоны линий регрессии для них были достаточно единообразными (Abouheif, Fairbairn, 1997).

Таблица 3.1. Анализ применимости правила Ренша к широкому спектру таксонов (из: Abouheif , Fairbrain, 1997)*.

ТАКСОНЫ	ПОЛ, ОСОБИ КОТОРОГО КРУПНЕЕ**	ТЕСТ НА ПРАВИЛО РЕНША***
1	2	3
ПТИЦЫ:		
Гусеобразные Anseriformes	♂	+
Ржанкообразные Charadriformes	♂♀	+
	♂♀	–
Трубконосые Procelariiformes Веслоногие Pelecaniformes	♂♀	+
Совы Strigiformes	♀	–
	♀	+
Дневные хищные Falconiformes	♀	–
	♀	+
	♀	–
	♀	–
	♀	+
	♀	+
	♀	+
Колибри Trochiliformes	♂♀	+
Курообразные Galliformes	♂	+
Тетеревиные Tetraonidae	♂	+
	♂	+
Попугаи Psittacidae	♂♀	–
Дрофиные Otididae	♂	+
Медоуказчики Indicatoridae	♂	–
Котинги Cotingidae	♂♀	+
Манакины Pipridae	♂♀	+
Райские птицы Paradisaeidae	♂	+
Беседковые птицы Ptilonorhynchidae	♂	–
Американские иволги Icteridae	♂	+
Ткачиковые Ploceidae	♂	+

Таблица 3.1. (*продолжение*)

1	2	3
МЛЕКОПИТАЮЩИЕ:		
Приматы Primates	♂	+
	♂	+
	♂	+
	♂	-
	♂	+
	♂	+
	♂	+
	♂	–
Кенгуру Macropodidae	♂	+
Ластоногие Pinnipedia	♂	+
	♂	-
Непарнокопытные Perrisodactyla	♂	+
Парнокопытные Artiodactyla	♂	–
Полорогие Bovidae	♂	+
Слоныs Proboscidea	♂♀	+
Рукокрылые Chiroptera	♀	+
	♀	–
Беличьи Sciuridae	♂♀	–
	♂	+
	♂	–
Гоферы Geomyidae	♂	–
Мешотчатые крысы Heteromyidae	♂♀	–
Грызуны: Muridae, Cricetidae	♂♀	+
	♂♀	+
Землеройки Soricidae	♂♀	–
Зайцеобразные Leporidae	♀	–
Куньи Mustelida	♂	–
АМФИБИИ	♀	–
Бесхвостые Anura	♂♀	–
РЕПТИЛИИ	♂♀	–
Черепахи Chelonia	♂♀	+
	♂♀	–
Ящерицы Lacertilia	♂♀	+
	♂♀	–
	♂♀	–
	♂♀	–
Змеи Serpentes	♂♀	–
НАСЕКОМЫЕ		
Водомерки Gerridae	♀	+
	♀	+
	♀	+

Таблица 3.1. (*окончание*)

1	2	3
Мухи-пестрокрылки Tephritidae	♀	+
Богомолы Phasmatodea	♀	–
ПАУКООБРАЗНЫЕ: Arachnida	♀	–
	♀	
РАКООБРАЗНЫЕ		
Веслоногие Copepoda	♀	+
	♀	–
	♀	–

* Каждая строка отражает данные одного исследования.
** ♂♀ в таксоне есть виды с большими размерами как самцов, так и самок.
*** + правило Ренша подтверждается, – не подтверждается.

Гипотезы относительно роли аллометрии в явлениях размерного полового диморфизма. Как сказано в фундаментальной аналитической статье генетика Дафне Файрбайрн, «Правило Ренша следует рассматривать не более как описание характера аллометрии, если ее констатация не сопровождается объяснениями принципов аллометрического роста и механизмов, лежащих в основе становления корреляций между размерами самцов и самок» (Fairbairn, 1997: 672). Речь идет как о закономерностях онтогенеза, так и об эволюционных причинах развития той или иной формы размерного полового диморфизма в разных таксонах. Автор рассматривает в сравнительном плане весомость восьми существующих гипотез относительно факторов, ответственных за аллометрию и за механизмы ее действия. Все эти гипотезы Фарбрайн называет «функциональными».

Одна из гипотез (**1** в списке Файрбайрн) трактует аллометрию как функцию общих размеров тела особей. Суть идеи в том, что у животных более крупных размеров аллометрический рост способствует сопротивлению скелета против действия сил тяжести массы тела. Иными словами, аллометрия рассматривается как некое функциональное «ограничение», имманентно присущее структурным особенностям саморазвития систем.

К этой гипотезе, на мой взгляд, близка другая (**5**), согласно которой «... *естественный отбор* действует сходным образом на самцов и самок и тем самым ведет к межвидовым различиям в степени размерного полиморфизма и к ковариантности размеров особей обоих полов. Иными словами, аллометрия возникает постольку, поскольку крупные размеры сами по себе способствуют поступательному развитию размерного диморфизма. В рамках данной гипотезы это может способствовать 1) эволюции полигинии, что, в свою очередь влечет за собой усиление *полового отбора*. Однако механизм, за счет которого усиливается степень полигинии, не рассматривается авторами гипотезы, так что она лишена теоретического обоснования. Предположение 2), согласно которому ограничения на возрастание размеров (энергетического или конкурентного характера) смягчаются у видов с крупными размерами особей, не подверждается ни

аналитически, ни эмпирически[5]. Позиция 3) состоит в том, что половой отбор влияет на размеры тела в большей степени, чем на другие особенности видов (например, окраску или вокализацию)» (Fairbairn, 1997: 675). По мнению Файрбайрн, это предположение, в отличие от двух предыдущих, достойно внимания.

Еще две гипотезы связывают становление размерного полового диморфизма напрямую с *половым отбором*. Одна из них (**2**) акцентирует гипертрофированное (аллометрическое) увеличение в размерах тех структур, которые выступают в качестве вторичных половых признаков самцов[6]. Вторая (**3**) предполагает, что эволюция размеров самок идет по принципу коррелятивного ответа на эволюцию размеров самцов, направляемую половым отбором. Эти взгляды, в той их части, которая касается корреляций как таковых, не противоречат явным образом закономерностям генетики. Гипотеза, на мой взгляд, лишь в частных деталях отличается от трех других — постулирующих в качестве детерминантов аллометрии различия в изменчивости размеров самцов и самок в пределах данного вида (**4**), стабилизирующий отбор на размеры самок (**7**) и так называемы коррелятивный отбор (**8**)

И, наконец, гипотеза **6** лежит в русле бытующих представлений из сферы поведенческой экологии. Она ставит во главу угла такой детерминант социальной эволюции, как характер распределение жизненно важных ресурсов, который, как полагают, влияет одновременно на общие размеры особей того или иного вида и на степень размерного диморфизма. Если таким ресурсом считать самок, то их контагиозное распределение в пространстве благоприятствует монополизации большого их числа данным самцом, что должно вести к увеличению размеров самцов действием полового отбора[7]. Но, по словами Файрбайрн, схема работает лишь в том случае, если характер размещение самок в пространстве оказывает больший эффект на размеры самцов, чем самок. Кроме того, гипотеза неприменима к множеству видов, у которых аллометрия наблюдается в отсутствии репродуктивных агрегаций. Таким образом, как указывает автор, гипотеза на дает общезначимого объяснения явлению.

Суммируя результаты проведенного ею анализа, Фарбайрн пишет: «Большинство функциональных гипотез относительно эволюции аллометрии *страдают от отсутствия теоретической строгости и эмпирического их подтверждения*. Они представляют собой, по существу, объяснения по принципу «после — значит вследствие» (post-hoc)[8] применительно к данному конкретному таксону. Кроме того, многие из этих гипотез базируются на рассмотрении одних и тех же переменных и различаются в основном тем, что ту или иную из них в одних случаях рассматривают в качестве причины, а в других — как следствие[9]» (Fairbairn, 1997: 681; курсив мой — *Е.П.*). И далее: «Вдобавок к тем трудностям, которые

[5] В недавнем обзоре фактических данных по этому вопросу сказано: «Имеющиеся материалы показывают, что позитивная аллометрия вторичных половых признаков (sexual traits) может быть скорее исключением, чем общим правилом, что направленный половой отбор не обязательно ведет к становлению позитивной аллометрии и что она не обязательно есть следствие полового отбора...» (Bonduriansky, 2007: 838; курсив мой — *Е.П.*).

[6] Этой точки зрения придерживался и сам Ренш.

[7] Примером могут служить, например, лежбища ластоногих (см. ниже и раздел 8.7).

[8] Неприемлемые в методологии.

[9] Например, как пишет М. Вебстер, обсуждая вопрос применительно к американским иволгам Icteridae, возможны два сценария: (1) сам крупный размер или же экологические особенности видов с крупными размерами особей способствует развитию полигинии или же (2) полигиния и колониальный способ гнездоавания ведет к увеличению размеров как самцов, так и самок (Webster, 1992: 1621).

связаны с потребностью делать различия между самой сутью разных гипотез и с анализом строгости их тестирования, многие из них применимы лишь к происходящему в разных эволюционных ветвях и потому лишены свойства общезначимости... Удовлетворительная общезначимая гипотеза должна быть применима к широкому спектру таксонов, вне зависимости от оценки средних величин для размеров самцов и самок или от характера преобладания в размерах особей разных полов» (там же).

По поводу гипотезы, согласно которой аллометрия возникает на почве гипертрофированного развития вторичных половых признаков самцов, автор пишет: «Об этой гипотезе часто идет речь (ссылки на соответствующие работы), но, насколько мне известно, суть ее никогда не была объяснена. Степень соответствия аллометрии по этим признакам и той, что связана с размерным половым диморфизмом, никем не анализировалась. Но даже если будет показано, что между той и другой существуют соответствия общего характера, *статистическая согласованность* (*juxtaposition*) этих *двух параметров не дает основания для формулирования функциональной гипотезы*» (Fairbairn, 1997: 672; курсив мой — *Е.П.*).

О том же ранее говорил Т. Прайс, обсуждая проблему тестирования гипотез эмпирическими данными. Он пишет: «Сами по себе эти тесты неудовлетворительны, поскольку не позволяют обойти вечную проблему размежевания коррелятивных отношений, с одной стороны, и причинности, с другой, а также в силу того, что противостоящие друг другу гипотезы часто основываются на сходных основаниях и потому не могут быть четко разграничены...» (Price, 1984: 500). Кстати сказать, это исследование, посвященное анализу полового диморфизма у одного вида (дарвинов вьюрок *Geospiza fortis*), может служить образцом адекватного, комплексного биологического подхода к проблеме.

Ниже я рассмотрю на нескольких примерах результаты применения идеи полового отбора в попытках объяснить эволюцию размерного диморфизма в разных филумах царства животных.

Приматы. При обсуждении причин эволюции полового диморфизма в этом таксоне П. Линденфорс и Б. Тиллберг не склонны принимать гипотезы 1 и 2 без оговорок. Они считают, что сама по себе констатации алометрических соотношений между общими размерами особей и степенью выраженности размерного полового диморфизма не обладает достаточной объяснительной силой, по крайней мере в отношении приматов. Поэтому авторы полагают, что лучшее объяснение состоит в том, что отбор «непосредственно воздействует на размеры самцов» (Lindenfors, Tullberg, 1998: 429).

Они пишут: «В этом исследовании предпринята попытка изолировать эффекты тех селективных сил, которые различно действуют на разные половые группы, именно, половой отбор в отношении самцов, основанный на их конкуренции в половой сфере. Нашей задачей было рассмотреть (examine) теорию полового отбора Дарвина (1871) и, следовательно, гипотезу, согласно которой потребность самца быть крупнее других самцов делает с течением времени всех самцов более крупными, чем самки. Этот отбор на размеры самца меняет, в конечном итоге, и размеры самок, если, например, существует корреляция между полами в отношении генов, контролирующих величину животных. Этот путь в направлении усиления диморфизма имеет своим следствием увеличение размеров» (Lindenfors, Tullberg, 1998: 429).

В основу исследования положена реконструкцию эволюции систем спаривания (mating systems) в отряде приматов (рис. 3.3*б*). На это древо накладывали оценки средних размеров самцов и самок каждого данного вида, которые затем снова усреднялись

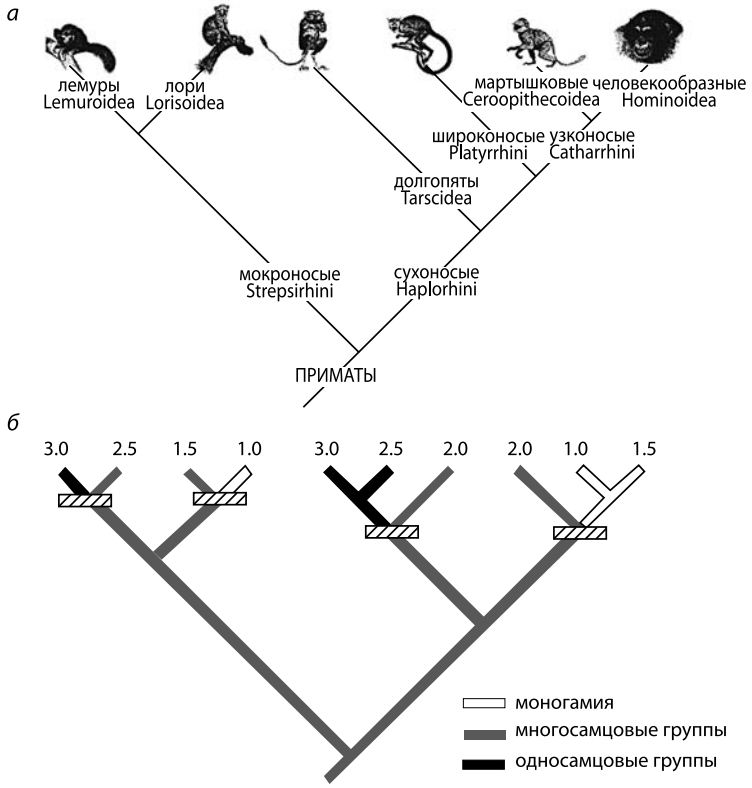


Рис. 3.3. Сопоставление индексов, выведенных в качестве показателей размеров тела у представителей шести филумов в отряде приматов. Например, попарное сравнение лемуров и лори дает величину 3.0 – 2.5 = 0.5, что, по мнению авторов, указывает на положительную корреляцию между размерами особей в данном филуме и степенью развития полигинии. Заштрихованные прямоугольники в позиции *б* показывают точки дивергенции систем спаривания. Из: Lindenfors, Tullberg, 1998.

для всей эволюционной ветви, которой те принадлежат. Авторы убеждены в том, что именно характер социо-сексуальных отношений «предсказывает» степень давления полового отбора на размер самцов. Они исходили из представлений, ставших своего рода аксиомой. Согласно им, «в филумах более полигинических[10] (с предсказуемым более высоким половым отбором) половой диморфизм развит сильнее, самцы крупнее и самки тоже, хотя и в меньшей степени» (Lindenfors, Tullberg, 1998: 413).

Результаты исследования сводятся к следующему. По мнению авторов, половой отбор оказал четкое (clear) влияние на характер полового диморфизма в подотряде Сухоносые Haplorhini[11]. Половой диморфизм характерен для тех видов, которые практикуют полигинию, но с некоторыми важными исключениями. Он необычен у представителей подотряда широконосых обезьян Нового Света (Platyrrhini) и четко выражен только среди узконосых обезьян Старого Света (Catarhini). Вместе с тем, все эти эффекты странным образом отсутствуют в подотряде Мокроносые Strepsirhini[12]. Именно, половой диморфизм почти не встречается у представителей инфраотрядов Лемурообразных (Lemuriformes) и Лориобразных (Loriformes), хотя доля полигинических видов в этих филумах примерно та же, что и в подотряд Мокроносых (около 2/3, по свидетель-

[10] Под понятие полигиния здесь подведены столь разные явления, как гаремная полигиния и промискуитет. См. ниже.

[11] 424 вида.

[12] 125 видов.

ству авторов статьи: с. 431). Диморфизм в типичном случае (typically) отсутствует у моногамных видов.

Таким образом, можно видеть, что научная добросовестность авторов не позволила им утверждать, что гипотетический половой отбор есть явление универсальное в отряде приматов. Однако вера в него от этого не стала меньшей. Чтобы удержаться на первоначальной позиции, авторы и прибегают к целому ряду приемов, чтобы обойти возникшие противоречия. Таких приемов в статье как минимум три.

1. Половой отбор изначально рассматривается как данность, то есть главный компонент экспланандума неявно присутствует в экспланансе[13], что является серьезнейшей методологической ошибкой. За счет этого авторы получают возможность оперировать такой категорией, как сила полового отбора: он сильнее, когда полигиния выражена в большей степени, и слабее, когда она выглядит менее развитой. Но при тех методах оценки характера полигинии, которыми пользуются авторы (***усреднение данных по целым крупным таксонам***), сами эти оценки не кажутся сколько-нибудь убедительными.

Чтобы не быть голословным, процитирую несколько пассажей из статьи. «В общем, степень диморфизма по размерам самцов и самок возрастает в случае *ожидаемого усиления полового отбора* и *уменьшается при ожидаемом его ослаблении*» (с. 413; курсив мой — *Е.П.*). «В этом исследовании мы попытались изолировать эффект полового отбора, выявив изменения в направлении и силе эволюции по размерам, когда давление полового отбора, потенциально работающего на этот показатель только у самцов, оказывается *сильным или слабым*» (с. 417; курсив мой — *Е.П.*). «Среди филумов с “ожидаемым уменьшением [степени диморфизма]” таковыми должны быть односамцовые группировки. В них *половой отбор не исчезает, а только ослабевает*» (с. 433; курсив мой — *Е.П.*). У мокроносых половой диморфизм по размерам отсутствует или невелик. Причина этого состоит в основном *в отсутствии полового отбора*, или *он, в общем, слаб* из-за того, что здесь нет видов, где бы самцы удерживали гаремы» (с. 431; курсив мой — *Е.П.*).

2. Несомненный дефект подхода авторов состоит в том, что они рассматривают системы спаривания как некие ***дискретные*** сущности[14]. «В литературе, — пишут они, — системы спаривания у приматов чаще всего (mostly) преподносятся в дискретной форме. Это односамцовые, многосамцовые и моногамные группировки. Мы принимаем этот достаточно грубую классификацию, а не более реалистичную (exact), в которой упор делается на оценки операционального соотношения полов. Это сделано для того, *чтобы максимизировать размеры выборок и, следовательно, быть аккуратными при реконструкциях анцестральных состояний* (явное логическое противоречие — *Е.П.*). Оптимальным решением было бы использовать такую переменную, как репродуктивный успех самцов при разных системах спаривания, но такие данные для большинства видов отсутствуют».

Следует подчеркнуть, что в действительности классификация систем спаривания представляет собой самостоятельную и в высшей степени сложную задачу,

---

[13] Экспланандумом называется то, что необходимо объяснить. Эксплананс означает совокупность положений, которые вместе взятые представляют собой объяснение экспланандума (подробнее см. Никитин, 1970).

[14] Надо сказать, что это **норма** в эволюционных построениях доктрины. Как указывает Д. Файбрайн, «В типичном случае сферы действия полового отбора редуцируют *до упрощенной классификации систем спаривания*, ***состоящей всего лишь из двух категорий***: моногамии *(с* ***предположительно*** *низкой интенсивностью* полового отбора) и полигинии (***предположительно*** *высокая* его интенсивность)» (Fairbairn 1997: 679; курсив мой – *Е.П.*). К этому фундаментальному дефекту «теории» я не раз буду возвращаться в дальнейшем.

при решении которой специалисты в этой области неуклонно движутся в сторону понимания того, что эти системы связаны друг с другом сериями постепенных переходов и потому никак не могут рассматриваться в качестве дискретных сущностей (обзор см. Панов, 1983*а*/2009).

То, что авторы называют «моногамией», относится к частично замкнутым ячейкам («моногамным семейным группам»), в которых, вопреки факту присутствия нескольких самцов, репродукция в норме осуществляется лишь одной парой особей-основателей[15]. Среди приматов они известны в основном у полуобезьян (индри *Indri* и др.) и у широконосых обезьян Нового Света (игрунки рр. *Callithrix*, *Cebuella*, тамарины *Saguinus*, каллимико *Callimico*, прыгуны *Callicebus*), изредка — у узконосых обезьян Старого Света, как в надсем. Cercopithecoidea (симиасы *Nasalis*), так и среди Hominoidea (гиббоны *Hylobales*) (Панов, 1983*а*/2009: 248).

Недавно пересмотрен даже такой «классический» случай моногамии у приматов, как система отношений у гиббонов. Долгое время ни у кого не вызывал сомнения факт строгости моногамныых отношений у этих приматов. Их группировки рассматривали в качестве «нуклеарных семей», сохраняющих свое единство до смерти одного из родителей. Однако позже было показано, что персональная структура таких ячеек гораздо более подвижна[16]. Часто случаются «разводы» (уход одной из взрослых особей, с приобретением нового полового партнера из числа обладателей соседних территорий), смена самца или самки пришлой молодой особью и т.д. (Palombit, 1994). Кроме того, внебрачные копуляции самок, описанные рядом авторов (например, Reichard, Somer, 1997), противоречат представлениям о группировке гиббонов как об истинной моногамной ячейке.

За счет разрастания моногамной (либо полигинической) семейной группы или в результате роста численности первоначально небольшой промискуитетной группы нескольких особей-основателей формируются инбредные группировки, включающие в себя значительное число особей обоих полов. Они описаны во всех филогенетических ветвях отряда приматов: у полуобезьян (лемуры *Lemur*), широконосых (ревуны *Alouatta*) и узконосых обезьян (надсем. Cercopithecoidea — макаки *Macaca*; павианы *Papio* и др.; надсем. Hominoidea — гориллы *Gorilla*) (Панов, 1983*а*/2009: 250).

Важно заметить, что не существует какой-либо резкой грани между группировками с разновозрастными самцами и многосамцовыми промискуитетными объединениями. У большинства лесных Cercopithecoidea эти два типа организации периодически сменяют друг друга. При этом первый тип (несколько разновозрастных самцов, один из которых в роли α-особи осуществляет основной вклад в репродукцию) отражает устойчивую фазу в жизни данной конкретной группировки и характерен для периодов относительно невысокой численности. Второй тип (несколько взрослых размножающихся самцов примерно одного возраста) — это своего рода промежуточная, нестабильная фаза, приуроченная к периодам роста численности группировки (см., напр., Eisenberg et al., 1972). В статье Линденфорса и Туллберг они именуются, соответственно, «односамцовыми» и «многосамцовыми».

В свете сказанного иначе, чем курьезом трудно назвать схему перехода крупных таксонов (например, ранга подотряда) от одной системы спаривания к другой, как это показано на рис. 3.2*б*, взятом из анализируемой статьи.

---

[15] Что, естественно, приводит к острой скрытой конкуренции между ними за обладание статусом самца-производителя. См. Панов, 2012*б*, глава 8.

[16] Из 11 пар (белоруких гиббонов *Hylobates lar* и сиамангов *Hylobates syndactilus*), только две распались со смертью одного из супругов, а в пяти других один из партнеров дезертировал (Palombit, 1994).

В итоге напрашивается вывод, что все построения авторов статьи покоятся на весьма шатком фундаменте и едва ли могут быть приняты в качестве достаточно убедительных. Это, по-видимому, подсознательно ощущают и они сами. Свидетельством тому могут служить попытки примирить наблюдаемое с тем, что авторы ожидали получить. Здесь в ход идут многочисленные «вспомогательные» гипотезы.

3. Использование гипотез *ad hoc*. Понятно, что, учитывая общий настрой авторов статьи, для них стало неприятной неожиданностью обнаружить отсутствие полового диморфизма по размерам у полигинических мокроносых. На с. 431 сказано, что среди них все Лориобразные полигинны и именно у них половой диморфизм выражен, но в небольшой степени (however little). Так или иначе, по заключению авторов, основной эффект полового отбора у сухоносых — это усиление полового диморфизма, а у мокроносых — уменьшение степени его развития: «...в среднем, — пишут авторы, — половой отбор оказал небольшое влияние, или вообще не повлиял на эволюцию размеров и полового диморфизма по этому качеству у мокроносых» (с. 432)[17]. Виды мокроносых в среднем обладают меньшими размерами по сравнению с тем, что мы видим у сухоносых.

Но в таком случае, пишут авторы, можно выдвинуть предположение, что «скорее быстрота [передвижения] и проворность (speed and agility), а не размеры и сила (size and strength) могли поддерживаться половым отбором (гипотеза *ad hoc*-1). Могло быть и так, что имел место сильный (strong) отбор на увеличения размеров самок, поскольку было показано, что у самок лемурообразных стоимость репродукции необычно высока (гипотеза *ad hoc*-2). По мнению авторов, следует учитывать также «уникальную сезонность в обилии ресурсов на Мадагаскаре, не имеющую параллелей в местообитаниях диморфных видов сухоносых. Это давление средовых факторов (environmental stress) могло также оказывать свое влияние» (гипотеза *ad hoc*-3).

Здесь авторы ссылаются на работу Капеллера (Kappeler, 1990), который считал, что в качестве причины отсутствия полового диморфизма у мокроносых можно рассматривать отбор на плодовитость самок и на «проворность» самцов, а не на увеличение их размеров. Любопытно, что и эти качества самцов названный исследователь приписывет действию *полового* отбора, чему Линденфорс и Тиллберг не возражают (Lindenfors, Tullberg, 1998: 431).

В любом случае, возможность апеллировать к любым, по сути дела, особенностям биологии видов говорят о бесперспективности попыток объяснить феномен полового диморфизма вообще и размерного, в частности, действием какого либо одного фактора, в особенности столь нечетко определяемого, как половой отбор.

Ранее Дж. Чеверуд с соавторами, обсуждая тему эволюции размерного диморфизма у приматов, использовали для анализа метод филогенетически автокорреляций (Cheverud et al., 1985). Авторы пришли к выводу, что особенности половых отношений лишь незначительно влияют на различия между самцами и самками по весу тела. В работе показано, что 50% его изменчивости внутри таксона можно отнести за счет

[17] Краткий экскурс авторов в палеонтологию приводит их к выводу, что предковым состоянием для всех мокроносых был слабый половой диморфизм, если проводить сравнение с бóльшим его развитием у ныне живущих видов рода *Galago*. Об этом говорит присутствие полового диморфизма «в некоторой степени» (some degree) у вымерших видов сем. Adapidae, к которому, вероятно, относились предки всех ныне живущих Лемурообразных и Лориобразных. Размеры особей разных полов менее разнятся у первых, чем у вторых, ведущих ночной образ жизни. Таким образом, заключают авторы, в процессе эволюции диморфизм по размерам сохранялся у Лориобразных и *уменьшался* у лемуров.

филогенетической инерции[18] и 36% — как следствие корреляций с общими размерами тела (в соответствии с гипотезой 1 по Fairbairn, 1997). О половом отборе в статье вообще не упоминается.

Ластоногие. Через 4 года после появления статьи, о которой только что шла речь, тот же авторский коллектив (в слегка расширенном составе) выпустил другую, где на материале названной группы млекопитающих разрабатывалась та же, по существу, линия аргументации. В этой статье, как и в предыдущей, высказано сомнение в том, что в эволюции размерного полового диморфизма аллометрические закономерности играют достаточно существенную роль. Авторы пишут: «... поскольку наклон линии регрессии отличается от 1.0 в большую сторону, хотя недостоверно статистически здесь (ссылка на Fig. 1), кое-кто может сказать, что график находится в согласии с правилом Ренша...» (Lindenfors et al., 2002: 190). Однако, последующее обсуждение материала ведет к отрицанию такой позиции[19].

В работе собраны воедино данные по средним линейным размерам и массе самцов и самок всех ныне живущих 34 видов ластоногих и подсчитаны соотношения в этих величинах (рис. 3.4). Эти данные авторы сопоставили с тем, что они называют «величиной гарема» у самцов каждого из этих видов. Были построены линии регрессии зависимости между этим показателем и размерами самцов и самок, соответственно. Приведенные графики показывают четкую (clear) взаимозависимость в первом случае и отсутствие ее во втором. Из этого сделан вывод что размеры самцов и самок эволюционируют не вполне сопряженно, в том смысле, что только у первых они находятся под давлением полового отбора. «Эти результаты, — пишут авторы, — подтверждают гипотезу, согласно которой половой диморфизм у ластоногих есть следствие воздействия полового отбора исключительно (exclusively) на самцов» (Lindenfors et al., 2002).

Уверенность авторов в справедливости их выводов можно было бы приветствовать, если бы не одно маленькое «но». Именно, под понятие «величина гарема» они подводят явления самого разного характера, не сопоставимые, по сути дела, друг с другом. Гаремы, включающие в себя различное число самок, характерны для большинства видов ушастых тюленей (Otariidae), размножающихся на суше. Наиболее адекватно использование понятия «гарем» в применении к тем видам, самцы которых охраняют индивидуальные территории (территориальная полигиния). Типичным примером могут служить лежбища сивуча *Eumetopias jubatus* с четко очерченными границами территорий секачей. При средней площади территорий порядка 20–30 м^2 их границы лишь изредка сдвигаются и не более, чем на 1–2 м. Здесь хозяин территории реально держит под контролем группировку самок, численность которых в силу этого сравнительно невелика (в среднем от трех до семи — Лисицына, 1976).

---

[18] Так называемый «филогенетический груз».

[19] Важно заметить, что эффект правила Ренша адекватно выявляем в таксонах невысокого ранга (не выше семейства), так что оно, строго говоря, не применимо, без дополнительной модификации, к таким таксонам, как отряд. Считают, что модификация возможно с использованием статистического метода «независимых контрастов» (independent contrasts — см. напр., Felsenstein J. 1985; Garland et al., 1992). Суть его — в «выравнивании» длин разных филогенетических ветвей — параметров, которые предварительно должны быть оценены количественно. Между тем, авторы анализируемой статьи бегло замечают, что длина ветвей принята равной единице (Lindenfors et al., 2002: 189). При таком подходе не исключены дополнительные артефакты, привносимые самой этой изощренной статистикой.

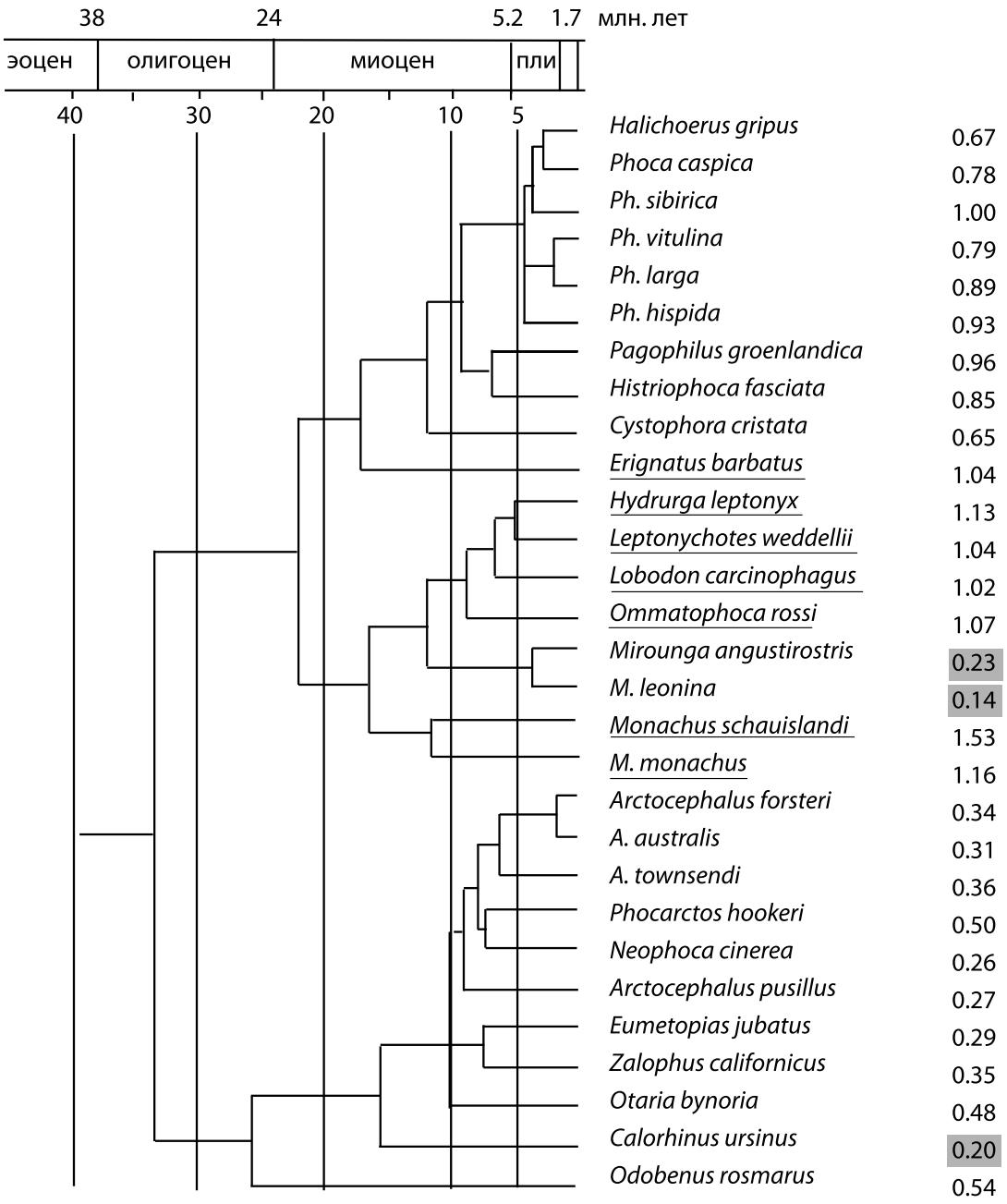


Рис. 3.4. Филогения ластоногих, построенная по маркерам мтДНК (Arnason et al., 2006), с данными по отношению размеров самок к размерам самцов из работы: Lindenfors et al., 2002. Выделены эти показатели для трех видов с максимальным развитием размерного полового диморфизма. Подчеркнуты виды, у которых самки крупнее самцов.

Принципиально иную картину мы видим на лежбище северного морского слона *Mirounga angustirostris* (настоящие тюлени Phocidae). Центральную его часть занимают взрослые самки (в возрасте свыше трех лет) и рассредоточенные среди них самцы старше 15 лет. Организация лежбища держится на трех основных принципах. Это 1) стремление самок образовывать компактные группировки, 2) взаимная агрессивность самцов-производителей, приводящая к их рассредоточению по лежбищу и 3) высокие сексуальные потенции самцов, занимающих центральные зоны лежбища. Эти самцы *не обладают четко очерченными территориями и не удерживают около себя персонализированные группы самок*. Поэтому каких-либо постоянных по составу гаремов не существует. Самец силой спаривается с любой самкой в течке, которая оказалась неподалеку от него в момент всплеска сексуальной мотивации производителя (Bartolomew, 1952; le Boeuf et al., 1972; le Boeuf, Briggs, 1977; и др.).

В последние годы строгостью классификаций, разработанных в социоэтологии, принято пренебрегать (что и делают авторы анализируемой статьи). Теперь «гаремом» нередко называют группировку самок, с которой самец-производитель лишь позже входит контакт. Как сказано в одной статье о размножении южного морского слона *Mirounga leonina*, «самки прибывают на сушу и объединяются в гаремы численностью до сотен особей» (Fabiani et al., 2004: 961). Не удивительно поэтому, что у данного вида, у которого принципы организации лежбища те же, что и у северного морского слона, максимальные размеры так называемых «гаремов» оцениваются цифрами 55, 75 и даже 91 (тот же источник, с. 966). В статье Линденфорса с соавторами, которую я анализирую, приведена цифра 48, которая, как я полагаю, послужила *единственной причиной* статистической достоверности полученной ими зависимости.

В отличие от всех видов ушастых тюленей и от морских слонов, у большинства представителей подотряда настоящих тюленей (15 видов из 18) спаривание происходит в воде. Общая схема такова: самец занимает участок акватории (индивидуальная территория), куда привлекает самок, систематически воспроизводя рекламные вокальные сигналы. У самцов антарктического тюленя Уэддела *Leptonychotes weddellii* в пределах их водных территорий есть одна или несколько полыней во льду, которые самки вынуждены посещать для пополнения запасов кислорода в легких. В это время они оказываются доступными для половых притязаний хозяина участка (Rousseau, 2006).

Во всех статьях, где речь идет о системах спаривания у тюленей, копулирующих в воде, подчеркивается резкая нехватка данных относительно происходящего. «В то время как репродуктивный успех самцов удалось оценить для некоторых видов, копулирующих в прибрежной полосе (например, котик *Arctocephalus philippii*, калифорнийский морской лев *Zolophus californianus*), это не могло быть сделано в отношении тех, у которых половые партнеры спариваются в открытом море» (Walker, don Bowen, 1993). «Детали, касающиеся поведения при размножении тюленей, копулирующих в воде, а также роль различных факторов, детерминирующих их системы размножения, остаются далекими от понимания» (Sjare, Stirling, 1996). «Нехватка данных, касающихся репродуктивных стратегий почти половины видов ластоногих — это значительная брешь в наших знаниях о способах размножения морских млекопитающих» (van Parijs et al., 2000). Вот, например, в каких выражения обсуждается вопрос о брачном поведении нерпы *Phoca vitulina*, досконально изученной во всех прочих отношениях. «Можно думать, что некоторые самцы спариваются более чем с одной самкой, так что

виду свойственна полигиния в небольшой степени». Здесь авторы статьи (Walker, don Bowen, 1993) дают три ссылки, в том числе и на работу: Stirling, 1983, которая отсутствует в списке литературы к обсуждаемой мною статьи Линденфорса с соавторами, опубликованной 21 годом позже.

Я останавливаюсь на этом моменте для того, чтобы показать произвольность авторов этой статьи в плане оценок величины «гаремов» у настоящих тюленей, копулирующих в воде. Так, всем трем подвидам обыкновенного тюленя они без колебаний приписывают нечто вроде моногамии (одна самка на самца). Точно так же они трактуют системы спаривания еще 12 видов с тем же характером поведения, что и у данного вида. Вообще, создается впечатление, что авторов не слишком интересовали детали зоологического характера, и они не затрудняли себя поисками достоверных первоисточников[20].

Столь же небрежно они обошлись с вопросом о характере системы спаривания у двух видов тюленей монахов, у которых характер отношений между полами достаточно своеобразен. Так, Пастор с соавторами описали ситуацию в двух субпопуляциях средиземноморского вида *M. monachus*. В обоих случаях самки с детенышами и неполовозрелые особи образовали лежку внутри обширных пещер, выходящих к воде. По 2–3 самца занимали индивидуальные участки акватории, примыкающие к входу в пещеры и копулировали самками, когда те спускались на воду (Pastor et al., 2011).

У тюленей монахов нет «гаремов» (состоящих, по данным анализируемой статьи, из одной самки), как нет их и у моржа *Odobenus rosmarus*. У этого вида самцы, готовые к спариванию, плавают вокруг залежки стада самок и призывают их в воду интенсивной вокализацией. Линденфорс с соавторами для двух подвидов моржа приводят величину «гаремов» средней численностью 5.0 и 9.4 самок. Эти цифры взяты из статьи Ковача и Лавигне (Kovach, Lavigne, 1992), которые, в свою очередь, получили эти данные из публикаций, датированных 1955–1979 гг.

Между тем, за 6 лет до выхода анализируемой статьи было опубликовано прекрасное оригинальное исследование, специально посвященное половому поведению атлантического подвида моржа *O. r. rosmarus* (Sjare, Stirling, 1996). После 9 лет наблюдений за животными, часть из которых были помечены индивидуально, авторы не решаются судить о том, к скольким самкам может иметь доступ самец, держащийся около их стада. В статье сказано: «... можно предсказать, что моржам свойственен слабый уровень полигинии, так что они практикуют промискуитет либо сериальную полигинию[21]. Разрозненные (anecdotal) данные по тихоокеанским моржам[22] говорят о том, что они умеренно полигиничны либо придерживаются стратегии подвижных токов. Наши наблюдения свидетельствуют о том, что самка, находящаяся в состоянии эструса, будет спариваться с любым самцом, опекающим стадо, к которому она принадлежит. Для нее эффективный способ максимизировать вероятность участия в репродукции в паре с успешным самцом — это оставаться в стаде вместе с другими рецептивными самками» (Sjare, Stirling, 1996: 898, 910).

---

[20] Для девяти видов сведения о величине гаремов были взяты не из первоисточников, а из компилятивных сводок (Alexander et al., 1979; Riedman, 1998) и для шести — из четырех статей одного и того же сборника скорее прикладной направленности, посвященного проблеме биоресурсов (Food and agriculture. Mammals in the seas. Vol II. Pinniped species summaries and report on sirenians. United Nations FAO, Rome. 1979).

[21] Последовательные контакты самца с разными самками, относящимися, возможно, к разным их группам.

[22] Речь идет о тех работах, на которые ссылались Ковач и Лавигне, а вслед за ними — Линденфорс с соавторами.

Способ работы Линденфорс и его соавторов, на который я указывал дважды, говорит о том, что они охотно брали на вооружение те цифры, которые удовлетворяли их априорной установке. А состояла она в том, чтобы показать, что чем более у вида выражен половой диморфизм в размерах, тем крупнее «гаремы» у самцов. Эти цифры затем были обработаны таким образом, что в результате появились графики, указывающие на статистически достоверную зависимость между названными параметрами.

Между тем, нетрудно показать, что информативность *усредненных* значений величины «гаремов» в высшей степени сомнительна. Например, для северного морского котика в статье этот показатель отражен цифрой 36.4. Сравним его с данными прекрасного исследования Сагателовой (2007) по этому виду. Она пишет, что основная часть самок залегала в небольших гаремах[23] размером от одной до 20 самок. В период с 3 июля по 5 августа 2006 г. на о. Медном (Командорские о-ва) из такого их количества состояли 83% гаремов (n=645). Что же касается цифры 36.4, приводимой Линденфорсом с соавторами, то она попадает в интервал 21–50 самок, которому в этом регионе соответствовали только 10% всех гаремов[24].

Из сказанного следует, что, опираясь на показатель, указывающий, якобы, на способность самца противостоять другим в доступе к большему или меньшему числу самок, авторы статьи оказались в плену виртуальных, мало что значащих цифр. Иными словами, их попытка доказать количественными методами реальность полового отбора в эволюции полового диморфизма у ластоногих может удовлетворить лишь самого доверчивого читателя, далекого как от зоологии, так и от теории эволюции. Перед нами еще один пример поспешной «поделки», по Т. Куну, одетой в данном случае в одежды «точных» статистических методов.

На рис. 3.4 показано, как относительные размеры самцов и самок распределены среди всех ныне живущих видов ластоногих. Обратите внимание, что из 34 видов у семи (24.6%), относящихся к двум разным компактным кластерам, самки крупнее самцов. Казалось бы, это обстоятельство требует объяснения, но в статье о нем не сказано ни слова. Факт очевидным образом выпадает из системы аргументации ее авторов.

Характер распространения разных вариантов полового диморфизма (самцы немного крупнее самок, самцы резко превосходят самок по размерам, самки крупнее самцов), иллюстрируемый рис. 3.4, наводит на мысль, что этот показатель есть не более чем следствие эволюционной инерции в данном филуме (об этом направлении эволюционной мысли см. Симпсон, 1948: глава 5).

Между тем, это далеко не единичные случаи в классе млекопитающих. Раллс собрала данные более чем о 350 видах млекопитающих, у которых самки крупнее самцов. Эти виды относятся к 12 отрядам из 20 (60%) и к 30 семействам из 122 (25%). Интересно, что такой характер размерного полового диморфизма есть в ряде случаев свойство всех видов данного рода. Таковы, например, антилопы дукеры *Madoqua* (14 видов) и киты полосатики Balaenoptera (6 видов) (Ralls, 1976: Table 1; Ralls, 1977).

Является ли аллометрия следствием полового отбора? Как мы видели из сказанного ранее, в аналитическом анализе методологических основ тех взглядов, которые ныне господствуют в зарубежной литературе, его автор, Д. Файрбайрн довольно скептичес-

[23] Этому виду действительно свойственна гаремная организация лежбища.

[24] Поведенческие аспекты организации лежбищ у ластоногих (в частности, вопрос об истинном характере взаимоотношений между самцами) будут подробно рассмотрены в главе 8.

ки относится к идее о тесной причинной связи между степенью выраженности размерного полового диморфизма и особенностями социальной структуры видов. По ее мнению, кажущийся успех попыток объяснить бóльшую степень его развития в тех таксонах, где отношения полов отличаются от моногамных, есть во многом результат поверхностной, далекой от реальности классификации так называемых «систем спаривания». Файрбайрн пишет: «В типичном случае сферы действия полового отбора редуцируют до упрощенной классификации систем спаривания, состоящей всего лишь из двух категорий: моногамии (с предположительно низкой интенсивностью полового отбора) и полигинии (предположительно высокая его интенсивность)» (Fairbairn, 1997: 679). Это именно то, на чем я фиксировал внимание, обсуждая выводы, сделанные Линденфорсом с соавторами в их сравнительных исследованиях размерного диморфизма в отрядах приматов и ластоногих.

Если принять к сведению процитированное заключение из статьи Файрбайрн, то своего рода курьезом начинает выглядеть недавняя статья интернационального коллектива из шести орнитологов во главе с Дж. Дейлом под громким названием «Половой отбор объясняет правило Ренша относительно аллометрии в размерном половом диморфизме». В резюме к ней сказано, среди прочего: «Согласно приведенным данным, характер аллометрии у более чем 5300 видов птиц свидетельствует о том, что правило Ренша есть следствие коррелятивных эволюционных изменений [размеров] самок в ответ на изменения самцов под действием направленного полового отбора. Во-первых, по данным детального многофакторного анализа, *сила полового отбора* оказалась наиболее строгим фактором предсказания характера аллометрии. Это показано с использованием контроля за многочисленными прочими (маскирующими) переменными, такими как общие размеры особей, степень их орнаментации, черты филогенеза и степень размерного диморфизма. Во-вторых, в таксонах, где половой отбор сильнее воздействует на самок, аллометрия устойчиво показывает отклонение от правила Ренша[25]. Взятые вместе, эти результаты дают первое четкое решение давнишней проблемы относительно эволюционных причин аллометрии при размерном половом диморфизме (allometry for sexual size dimorphism): половой отбор служит причиной размерного диморфизма, коррелирующего с общими размерами особей вида (species size)» (Dale et al., 2007: 2971; курсив мой — *Е.П.*).

А вот выдержка из раздела «Обсуждение результатов»: «Наибольшие различия найдены между двумя группами видов с *наибольшей ожидаемой (expected) степенью давления полового отбора* на самцов и на самок. В строго полигинных подсемействах (где *высока доля видов*, размножающихся на токах или практикующих территориальную полигинию) правило Ренша выступает четко и в высшей степени единообразно в широком спектре таксонов. Там, где функционирует моногамия, отсутствуют очевидные аллометрические соотношения[26], вопреки тому, что здесь наблюдается высокая изменчивость в диморфизме по размерам и окраске. В группах с четкой реверсией заботы о потомстве[27] аллометрия идет в противоположном направлении (goes in the opposite

[25] В действительности, наклон линии регрессии, показанный в статье для видов с так называемым «обратным» половым диморфизмом (Fig. 4a) соответствует предсказаниям правила Ренша для случаев большего размера самок по сравнению с самцами.

[26] Правильнее было бы сказать, что эти отношения близки к *изометрическим*.

[27] Уход за потомством осуществляют преимущественно самцы (см. о таких видах в: Панов, 1983*а*/2009: 163–167).

direction)[28]. Эти резко контрастирующие паттерны дают окончательное подтверждение гипотезе, согласно которой правило Ренша обязано коррелятивному эволюционному ответу особей одного пола на более сильное воздействие отбора на размеры особей другого» (Dale et al., 2007: 2977–2978; курсив мой — *Е.П.*).

Остается задать вопрос, действительно ли огромная работа, проделанная авторами[29], дает «окончательное подтверждение» гипотезы, согласно которой трансформации размеров движимы, в конечном итоге, половым отбором? Боюсь, что ответ будет отрицательным. Основной дефект в логике автров состоит в том, что они неявным образом вводят искомый фактор в само основание тестируемой гипотезы[30]. Если исходить из постулата, согласно которому ставится знак равенства между «полигинией» и «высокой интенсивностью полового отбора» (как на то справедливо указывает Файрбайрн)[31], то вывод, что именно половой отбор движет эволюцией размерного полового диморфизма, оказывается не более чем логическим кругом.

Новизна подхода авторов статьи состоит в том, что они несколько расширили классификацию систем спаривания, добавив сюда полиандрию. Кроме того, полигиния подразделяется на «слабую», «просто полигинию» и «сильную». Все эмпирические материалы статьи повторяют хорошо известное ранее, например, что у ряда (не всех) полиандрических видов самки крупнее самцов. Этот пример показывает, что стремление увеличить количество первичного материала далеко не всегда ведет к усилению качества результата.

Много ранее М. Бьерклунд попытался на примере 65 видов из двух подсемейств (Carduelinae и Emberizinae) семейства вьюрковых Fringillidae разобраться в вопросе о том, чем реально могут быть вызваны статистические корреляции между размерным диморфизмом и типом социальной системы. Он пришел к выводу, что после корректирования выборки по параметру общих размеров, значимых различий в степени размерного диморфизма у моногамных и полигинических видов обнаружить не удается. Это значит, что эволюционные трансфомации в системах спаривания сочетаются с изменением общих размеров особей, но не полового диморфизма по этому признаку.

Вот что пишет автор по этому поводу: «Необходима осторожность в интерпретациях, при которых такого рода зависимости истолковываются в терминах эволюционных закономерностей. Бóльшие размеры особей у полигинических видов по сравнению с моногамными еще не говорят о том, что увеличение размеров шло под воздействие усиленного полового отбора у первых. Это вопрос эволюционного плана, который может быть решен лишь в свете данных о специфике конкретных исторических событий

---

[28] Имеется в виду, что наклон линий регрессии β менее единицы, в отличие от случаев, когда самцы крупнее самок ($\beta > 1$). См. рис. 3.2.

[29] Собраны литературные данные по размерам самцов и самок более чем 5300 видов из 279 подсемейств, относящихся к 199 семействам и на этой основе проведен многофакторный анализ с использованием одиннадцати переменных, включая половые различия в окраски и степень участия полов в заботе о потомстве.

[30] Главный компонент экспланандума скрыто присутствует в экспланансе, что является серьезнейшей методологической ошибкой.

[31] Интересно, что в статье Дейла с соавторами работа Файбрайн цитируется многократно. Но это важнейшее ее место не было замечено ими, и они, спустя 10 лет продолжают идти по той же самой дороге, ведущей к логической тавтологии.

внутри рассматриваемого таксона. В данном случае бóльшие размеры особей у видов, практикующих полигигнию, могут рассматриваться и как результат становления такой системы отношений между полами и, в равной степени, как следствие редукции размеров при переходе от полигинии к моногамии. Важно помнить, что в такого рода исследованиях ничего нельзя сказать *ни о векторе развития систем*, *ни о причинности происходящих при этом изменений*. Говорить можно лишь о том, каких преобразований в ходе процесса ожидает исследователь, а не о том, какими реально были произошедшие изменения» (Bjorklund, 1990: 178; курсив мой — *Е.П.*).

Та же система аргументации содержится в другой работе того же автора (Bjorklund, 1991). При обсуждении эволюции систем спаривания и полового диморфизма у вороньих дроздов рода *Quiscalus* он пишет: «Одновременное присутствие выраженного полового диморфизма (точнее, более крупных размеров особей одного пола) и, например, высокой степени полигинии часто рассматривали как свидетельство того, что диморфизм есть адаптация, выработанная на почве данной системы спаривания. Однако обнаружение таких корреляций у данного вида не может служить подтверждением идеи о *причинности связей* между особенностями системы спаривания и степенью полового диморфизма. Аргументацию об эволюции адаптаций следует разделить на две составляющие: касающиеся современного и анцестрального состояний. Отсюда следует, что одни только сведения о современном состоянии не могут дать информацию о ходе эволюционного процесса, если не принимать во внимание суждений о предковом состоянии. Тот факт, что некое качество выглядит как адаптация, совсем не обязательно говорит о справедливости такого суждения» (Bjorklund, 1991: 608; курсив мой — *Е.П.*)[32].

К вопросу о размерном диморфизме у птиц я еще вернусь в главе 8, где речь пойдет о тех их видах, которые размножаются на токах и, которым, таким образом, свойственны промискуитетные отношения между полами.

Факты и гипотезы относительно эволюции размерного полового диморфизма, которые плохо укладываются в доктрину полового отбора. Тезис, согласно которому еще со времен Дарвина принято полагать, что самцы непременно должны быть крупнее самок[33], оправдывается в той или иной степени в применении преимущественно к птицам и млекопитающим. В большинстве таксонов пойкилотермных позвоночных (рыбы, амфибии и рептилии) соотношение в размерах полов обратное. Особый интерес в этом плане представляют те группы беспозвоночных, которые в этом отношении изучены достаточно полно. Это насекомые и паукообразные.

У представителей двух семейств отряде Двукрылых (дрозофилы Drosophilidae с более чем 4 тыс. видов и муравьевидки Sepsidae, объединяющем около 300 видов), а также в семействе водомерок Gerridae (отряд Полужесткокрылые, около 700 видов) самки крупнее самцов, то есть здесь, в соответствии с правилом Ренша, наблюдается негативная аллометрия (гипоаллометрия). Ту же тенденцию мы видим у Чешуекрылых. У Перепончатокрылых и Жесткокрылых соотношения в размерах особей разных полов близки к изометрии (Blanckenhorn et al., 2007: Table 2; в отношении жуков см. тж. раздел 4.1). По данных этих авторов, в названных шести таксонах насекомых, а

[32] Статья содержит важный аналитический разбор методологических принципов, требуемых для адекватного анализа сравнительных данных.

[33] Якобы, ***для того***, чтобы быть боеспособными в борьбе друг с другом за доступ к половым партнерам.

также у пауков самцы в среднем мельче самок. Самцы оказались крупнее самок (по крайней мере на 2%) только у девяти из 159 изученных видов, а еще у двадцати семи размерный половой диморфизм не выражен.

Отсутствие какого-либо единообразия по размерам в соотношении особей разных полов у паукообразных показано на рис. 3.5. В превосходном филогенетическом исследовании, где проблема анализируется на примере 536 видов тенетных пауков, Дж. Хормиг с соавторами показали, что в этой группе беспозвоночных усиление полового диморфизма гораздо чаще происходило за счет увеличения размеров самок, чем в результате уменьшения величины самцов. В согласии с принципом парсимонии, только четырех независимых эпизодов становления диморфизма было достаточно, чтобы он сформировался в двух родах и еще в одной филетической линии. В двух случаях размеры самок увеличивались, а самцов — уменьшались. В двух других самки становились крупнее, тогда как размер самцов оставался прежним либо также увеличивался, но в меньшей степени, чем у самок. Независимые *вторичные переходы от диморфизма к мономорфизму* могли иметь место по крайней мере 7 раз и только в той же самой обширной филетической линии, о которой я только что упомянул (Hormiga et al., 2000).

По мнению Блакенторна с соавторами, объяснение более мелких размеров самцов по сравнению с самками у членистоногих следует искать в механизмах их индивидуального развития. Исследования этих авторов на насекомых, как и ряд других работ на пауках, показывают, что в обеих группах самцы достигают состояния готовности к репродукции ранее самок (протандрия). Имеется в виду, что «...гонады самцов и их гениталии начинают развиваться и конкурировать за ресурсы с прочими тканями тела раньше, чем это происходит у самок... Это может приводить к редукции потенциала роста у самцов, что может служить объяснением факта замедления этого процесса» (Blanckenhorn et al., 2007: 254). Кроме того, у членистоногих существует легко объяснимый отбор (естественный) на плодовитость самок, чему способствует увеличение их общих размеров.

Хормига с соавторами, подводя итог исследованию эволюции размерного диморфизма у пауков, пишут: «Эти результаты показывают сложность эволюции размерного полового диморфизма в данной группе животных, так что здесь едва ли применимы упрощенческие адаптационистские объяснения[34], столь широко распространенные» (Hormiga et al., 2000: 445). Словосочетание «половой отбор» в статье не использовано ни разу.

Обсуждая вопрос о причинах разнообразия полового диморфизма по размерам самцов и самок у тенетных пауков, Хормига с соавторами пишут, что у этих животных размерный диморфизм эволюционировал по нескольким независимым траекториям. «Эта множественность путей развития категорическим образом отрицает

[34] Вот пример такого рода объяснений из книги Андерссона. Он пишет, что пауки могут служить прекрасной моделью для понимания эволюции карликовости у самцов. Одно из объяснений этого явления — сексуальный каннибализм (самка поедает самца до или после копуляции — *Е.П.*). Он может повышать эффективность питания самки (nutritional advantages) и тем самым способствовать увеличению ее плодовитости. В таком случае отбор может благоприятствовать самоубийственному поведению самцов (male offering himself as a meal). А если так, то это можно рассматривать в качестве формы родительского вклада с их стороны.

Другое объяснение отбора в сторону уменьшения размеров самцов предложил еще Дарвин. Если размеры самца очень малы, его риск быть съеденным самкой уменьшается (по принципу — не стоит тратить силы на поимку столь мелкой добычи — *Е.П.*) (Andersson, 1994: 191, 258). Очень трудно воспринимать все это всерьез.

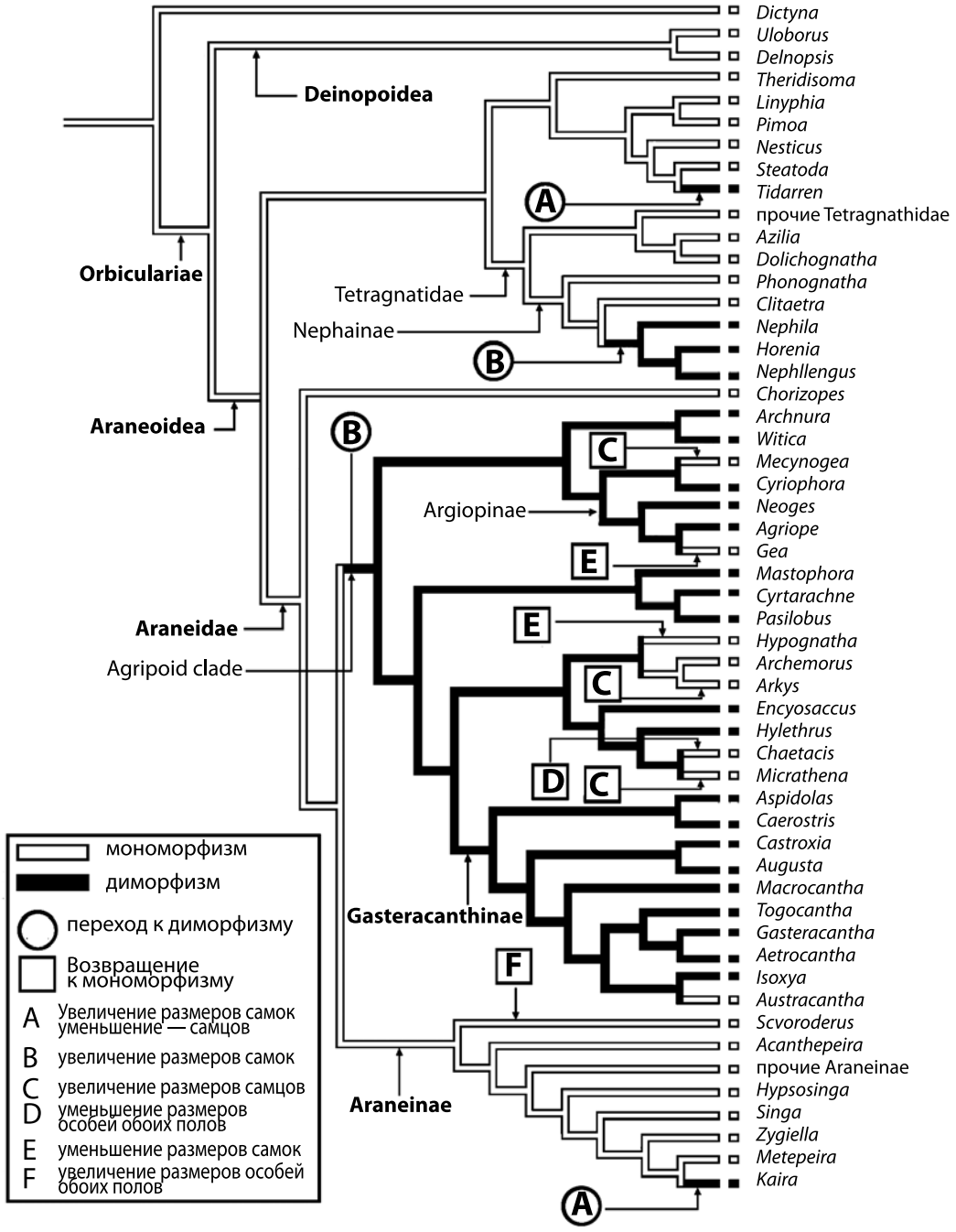


Рис. 3.5. Преобразования относительных размеров самцов и самок в эволюции некоторых таксонов тенетных пауков.
Из: Hormiga et al., 2000.

возможность неких унитарных объяснений общего порядка. Каждая траектория требует, вероятно, совершенно различных и, судя по всему, *уникальных* объяснений. Каждый паттерн [соотношений в размерах самцов и самок] должен быть понят в исторической перспективе, прежде чем его появление и дальнейшее сохранение сможет быть объяснено в терминах экологии и эволюции» (Hormiga et al. 2000: 435; курсив мой — *Е.П.*).

Примерно то же самое имеет в виду Раллс, обсуждая возможные причины большего размера самок, по сравнению с самцами, у многих видов млекопитающих. По ее словам, «Это явление не коррелирует с величиной родительского вклада со стороны самцов (даже если он необычно высок), не может рассматриваться как следствие полиандрии, повышения агрессивности самок, усиления их вооруженности, способности к доминированию и к поддержанию матриархата. Феномен может формироваться в эволюции под действием множества факторов, но редко (возможно, никогда) — за счет полового отбора» (Ralls, 1976).

К несчастью, в силу полного господства доктрины полового отбора в умах западного научного сообщества, ее поборники и здесь стараются всеми силами оставить за собой последнее слово. Так, например, акцентируется точка зрения, согласно которой протандрия есть адаптация к снижению уровня промискуитета у самок, поскольку, как полагают, именно спаривания с девственными самками есть базовая основа репродуктивного успеха самцов. А достигается это тем, что самцы созревают в половом отношении раньше самок и готовы к спариванию уже в момент вылета последних.

Ход мыслей здесь идентичен тому, которому следуют авторы проанализированных выше исследований на птицах и млекопитающих. Как пишут К. Виклунд и Дж. Форсберг, «у большинства насекомых с неперекрывающимися генерациями самцы становятся активными раньше самок. Это явление названо протандрией. Теоретики попытались рассматривать его в понятиях полового отбора, действующего либо на самцов ради увеличения ожидаемого количества осуществленных ими спариваний, либо на самок, чтобы минимизировать их предрепродуктивный период. Существуют косвенные указания на то, что обе гипотезы справедливы, и что протандрия есть не побочный эффект каких-либо других процессов, но проистекает из полового отбора, оперирующего как с самцами, так и с самками» (Wiklund, Forsberg, 1991: 374).

В статье А. Маклакова с соавторами под названием «Половой отбор на увеличение размеров самцов и протандрия у пауков» ее авторы показали, что среди самцов, вообще уступающим в размерах самкам, более крупные чаще побеждали в конфликтах с себе подобным и достигали большего успеха в доступе к жертвам, оказавшимися в ловчих сетях самок. Впрочем, такие самцы не были более успешны, по сравнению с самцами меньших размеров, на почве спаривания с девственными самками. Более крупные самцы имели больше шансов проникнуть в сеть самок, которые уже спаривались[35] и были, в отличие от девственных, весьма агрессивны в отношении самцов. В целом, репродуктивный успех самцов (оцениваемый по числу проникновений их в сети самок) достоверно возрастает с увеличением их размеров и с уменьшением разницы между величиной самца и самки, вовлеченных в такой процесс. Все это дает основания авторам, хотя и знакомым с цитированным выше обзором, выполненным

[35] Эти самки могли затем копулировать с разными самцами по несколько раз.

Дж. Хормига с коллегами, поверить в важную роль полового отбора в становлении протандрии у изученного ими вида (*Stegodyphus lineatus*) и у пауков вообще (Maklakov et al., 2004).

3.3. Действительно ли различия в окраске самцов и самок есть результат полового отбора?

Упомянутые выше опыты М.М. Завадовского на домашних курах и утках, позволили ему разбить все признаки внешней морфологии видов на три группы:

1) признаки *неполовые* (*асексуальные*), которые формируются совершенно независимо от действия половых желез;

2) признаки *независимые* (*псевдосексуальные*), которые также могут формироваться без участия половых желез, но развитие которых может быть остановлено половой железой другого пола. Таковы, в частности перьевой наряд петуха и шпоры на его ногах. Их развитие может быть приостановлено гормонами яичника.

3) признаки *зависимые* (*эусексуальные*), формирование которых возможно лишь при участии семенников либо яичника. У петуха это гребень и бородка, способность петь и другие формы полового поведения (например, приглашение кур к корму), а у курицы — структура и окраска ее оперения.

Задача пионерских исследований Завадовского состояла в том, чтобы раскрыть сложную диалектику формирования половой конституции самцов и самок в онтогенезе. Однако позже, под влиянием дарвиновской идеи полового отбора, внимание зоологов сместилось от анализа такого рода проксимальных механизмов, ведающих вторичными половыми признаками, в сторону обсуждений гипотетических сценариев их эволюции[36]. Наиболее популярным из них на рубеже 1980-х и 1990-х гг. стал тот, согласно которому эволюция работает *преимущественно с окраской одного пола*, именно самцов, и приводит, под действием полового отбора, к усилению ее яркости и броскости. Эта идея неявно предполагает, что исходным состоянием была тусклая окраска самцов, сходная с таковой самок, которая именуется «покровительственной» в силу ее криптичности. Эти представления оказались наиболее влиятельными и стойкими в орнитологии.

Однако возобновление на новом уровне исследований того же характера, что были проведены в начале XX века Завадовским и рядом зарубежных ученых, заставили серьезно усомниться в весомости этих взглядов. Обзор данных по филогенетическим аспектам детерминации окраски у птиц приводится в работе Р. Кимбелл и Дж. Лигона (Kimball, Ligon, 1999), содержанию которой будут посвящены последующие страницы.

Терминология. Говоря о характере сходства или различий в окраске особей разных полов у птиц, следует различать как минимум 4 его варианта (рис 3.6). Тип 1: самцы и самки окрашены «скромно» (мономорфизм по «самочьему» типу окраски). Пример: каменка плясунья *Oenanthe isabellina* (Панов, 1999). Тип 2: оба пола окрашены ярко (мономорфизм по «самцовому» типу окраски). Примеры: сорока *Pica pica*, зимородок *Alcedo attis*, удод *Upupa epops*. Тип 3. Самец окрашен контрастно, самка — тускло (степень отличий варьирует в достаточно широких пределах). Это дихроматизм в наиболее

[36] Одна из первых работ на эту тему появилась в середине 1940-х гг. (Witschi, 1936).

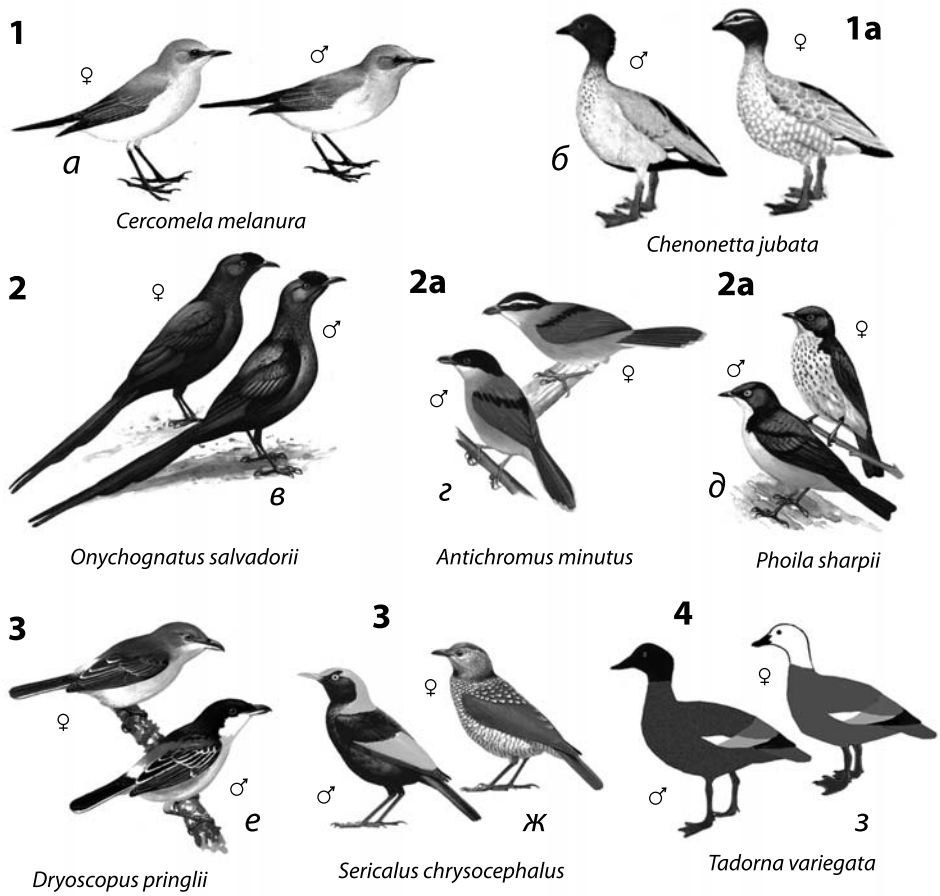


Рис. 3.6. Варианты отсутствия и проявления полового дихроматизма у птиц. Таксономическая принадлежность видов по семействам: *а* — дроздовые Turdidae; *г*, *е* — кустарниковые сорокопуты Malaconotidae; *в*, *д* — скворцовые Sturnidae; *ж* — шалашники Ptilonorhynchidae; *б*, *з* — утиные Anatidae.
Оригинал.

строгом смысле слова[37]. Примеры: зяблик *Fringilla coelebs*, кряква *Anas platyrchynchos*, тетерев *Lyrurus tetrix*. Тип 4: самки окрашены контрастнее самцов, преимущественно у тех немногих видов, которым свойственна реверсия половых ролей (см. Панов, 1983*а*/2009: 59–60, 163–167). Примеры: тинаму *Crypturellus boucardi*, круглоносый плавунчик *Lobipes lobatus*.

Следует подчеркнуть, что границы между приведенными категориями достаточно условны, а критерии, лежащие в основе их разграничения (яркость, контрастность, тусклость), основаны на предельно субъективных оценках. Дело в том, что самцы

[37] При поисках материала для рис. 3.6 я был поражен, обнаружив, что этот тип полового дихроматизма, на котором во многом базировались представления Дарвина, встречается у птиц относительно редко. В то же время весьма широко распространен тип 3 во множестве вариантов.

и самки четко различаются по окраске *только* у видов, относимых к категории 3. Как правило, окраска полов различна в той или иной степени и у большинства видов, помещенных в категории 1[38] и 2. Здесь самцы зачастую окрашены немного контрастнее самок (варианты 1*a* и 2*a*, соответственно), хотя, несомненно, существуют виды, у которых пол особей невозможно определить по внешнему виду. Субъективность оценок состоит и в том, что у ряда видов внешне «мономорфных» по окраске, в действительности она различна у особей разных полов, что, вероятно, может быть оценено самими птицами, но не воспринимается человеком (см., напр., Santos et al., 2006).

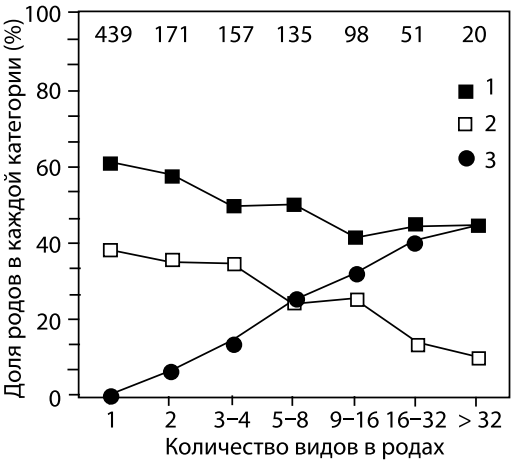


Рис. 3.7. Распределение видов птиц между родами, содержащими только формы без полового дихроматизма (1), только окрасочно-диморфные (2) либо и те и другие (3). Ряд цифр в верхней части графика — суммарное число родов с данным количеством видов.
Из: Price, Birch, 1996.

Т. Прайс и Дж. Бирч проанализировали характер окраски самцов и самок у 5398 видов воробьинообразных из 1125 родов (Price, Birch, 1996). Оказалось, что среди 304 родов, содержащих пять и более видов, в большей часть их (46%) все виды лишены выраженного полового диморфима по окраске, в 22% родов все их представители диморфны, а в 32% случаев род содержит виды обеих категорий (по крайней мере, один мономорфный и один диморфный; рис. 3.7). В превосходном исследовании А. Петерсона проанализирвана географическая изменчивость полового дихроматизма у 158 видов из 43 семейств. По словам этого автора, «по меньшей мере в 107 случаях меняется окраска самцов, тогда как не менее чем в девяноста — трансформации затрагивают окраску самок. Иными словами, преобразования в пределах обоих полов почти одинаково вероятны. Впрочем, их направление не выглядит случайным. У самцов утрата яркого наряда происходит почти в пять раз чаще, чем его приобретение, а у самок картина прямо обратная. Отсюда очевидно, что самцы у большинства видов первоначально были окрашены ярко, а самки — тускло» (Peterson, 1996: 157–158).

Этот автор показал, что чаще вскего эволюционные преобразования окраски приходится наблюдать у островных видов (табл. 3.2). Он трижды бегло упоминает о существовании взглядов, согласующихся с представлении о половом отборе, но в случае островных форм отдает предпочтение идее о механизмах дрейфа генов: «Я считаю, пишет Петерсон, что эта гипотеза применима к большему числу ситуаций, чем некие селекивные механизмы» (Peterson, 1996: 160).

[38] Для таких случаев часто вводят дополнительные категории: «диморфизм, особи обоих полов тусклые (drab)» и «диморфизм, особи обоих полов яркие (colorful)» (Burns, 1998; Figuerola, Green, 2000). Я в дальнейшем буду обозначать такие ситуации символами 1a и 2a.

Таблица 3.2. Эволюционные изменения в окраске в зависимости от пространственных отношений сравниваемых видов. Из: Peterson, 1996.

Характер распределения видов в пространстве	Самцы		Самки	
	Я → Т*	Т → Я	Я → Т	Т → Я
Островные	29	7	3	11
Аллопатрия	12	1	1	1
Аллопатрия-парапатрия	2	0	0	8
Парапатрия	4	2	1	5
Парапатрия-клинальное	1	0	0	2

Я — наряд яркий, Т — тусклый

Еще один важный момент состоит в том, что у многих видов дихроматизм носит сезонный характер. Так, у большинства воробьинообразных имеется единственная осенняя линька, по окончании которой самцы ряда видов, относимых ко всем трем категориям, утрачивают контрастный «брачный» наряд и становятся похожими на самок. К весне их окраска снова становится яркой за счет обнашивания светлых дистальных фрагментов контурного оперения.

Что касается механизмов детерминации окраски, то, согласно принятой сегодня терминологии, они делятся на 3 класса. Суть первого из них была проиллюстрирована выше (3.1), когда речь шла об экспериментах Завадовского по кастрации кур и уток. Было показано, что при удалении половых желез как у самцов, так и у самок, результатом в обоих случаях оказывается наряд, близкий к контрастному «самцовому». Из этого следует, что у самцов он формируется *в отсутствии* влияния мужского полового гормона тестостерона, а у самок его развитие *тормозится* женским половым гормоном эстрогеном. Коль скоро в наши дни (в рамках парадигмы полового отбора) акцентируется проблема *эволюции окраски самцов*, только последнее обстоятельство легло в основу терминологического определения данного типа детерминации, который был назван «эстроген-зависимым» (ЭЗ)[39]. Это расшифровывается так: присутствие эстрогена препятствует развитию яркой, контрастной окраски самцов. Показано, например, что в крови самцов уток во время осенней линьки в скромный зимний наряд наблюдается повышенный уровень эстрогена.

Другой тип детерминации именуется «тестостерон-зависимым» (ТЗ). Суть его в том, что для развития самцового наряда *необходимо* влияние мужского полового гормона. И, наконец, третий тип назван «зависимым от лютеинизирующего гормона[40]» (ЛГЗ). У

[39] Не следует, однако, забывать, что в отсутствие тестостерона фенотип петуха будет неполным: разовьются структуры «псевдосексуальные» (окраска), но будут отсутствовать «эусексуальные» – именно, кожные выросты на голове и особенности поведения. Так что при названном подходе, как это вообще принято в западных эволюционных построениях, внимание перенесено с целостной системы на ее отдельные «признаки».

[40] Лютеинизирующий гормон (ЛГ — лютеотропин, лютропин) секретируется гонадотропными клетками передней доли гипофиза. Совместно с другим гипофизарным гонадотропином (фолликулостимулирующим гормоном), ЛГ необходим для нормальной работы репродуктивной системы. В женском организме гонадотропин стимулирует секрецию эстрогенов яичниками, а пиковое повышение его уровня инициирует овуляцию. В мужском организме ЛГ включен в процесс выработки тестостерона.

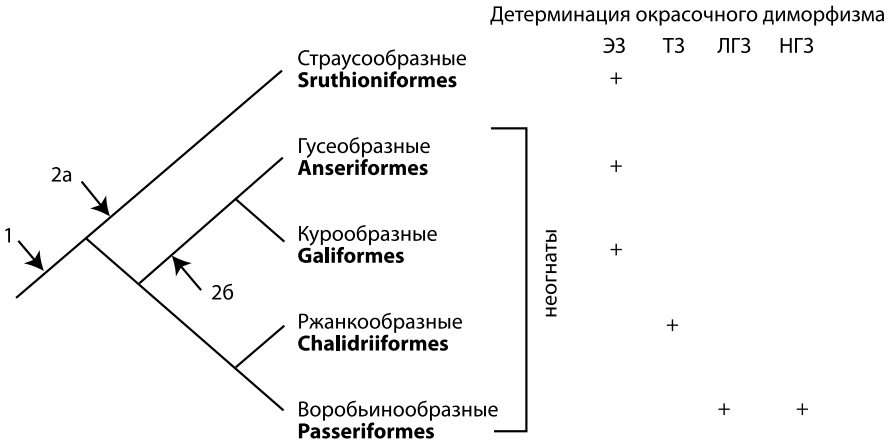


Рис. 3.8. Становление в эволюции разных форм гормонального контроля над окраской оперения самцов у птиц. ЭЗ — эстроген-зависимый, ТЗ — тестостерон- зависимый, ЛГЗ — зависимый от лютеинизирующего гормона, НГЗ — не зависящий от влияния гормонов. Согласно предлагаемой гипотезе, становление ЭЗ имело место однократно (стрелка 1) либо дважды (2*а*, 2*б*).
Из: Kimball, Ligon, 1999

видов с такой системой ни эстроген, ни тестостерон не влияют напрямую на характер окраски. Наряд самца детерминирован присутствием лютеинизирующего гормона, а скромная окраска самки развивается в его отсутствии.

Три типа детерминации окраски в филогенезе птиц. Гипотеза, согласно которой система ЭЗ свойственна представителям отряда Куроообразных (Galliformes), к моменту выхода в свет статьи Кимбелл и Лейгона была подтверждена экспериментально (помимо сделанного ранее на домашних курах рода *Gallus*), еще на шести видах, относящихся к родам *Callipepla*, *Coturnix*, *Meleagris*, *Phasianus*, *Chrysolophus*, *Syrmaticus* (перепела, куропатки, индейки, фазаны). Материал по отряду Гусеобразных Anseriformes скромнее (два вида уток рода *Anas*), но высказывается уверенность, что тот же принцип может быть приложим к отряду в целом.

На примере шести видов из отряда Ржанкообразных (Charadriiformes — чайки, кулики из трех родов) была убедительно показана детерминация полового дихроматизма по схеме ТЗ. И, наконец, данные по девяти видам Воробьинообразных (Passeriformes — к сожалению, только из двух родов) позволили отнести их к третьему типу — ЛГЗ.

Кимбелл и Лейгон наложили эти данные на схему филогенеза птиц[41] (рис. 3.8). В своих последующих рассуждениях они попытались реконструировать характер детерминации окраски у древненёбных птиц и на стадии ранней дивергенции неогнат. Эта задача усложняется тем обстоятельством, что среди первых в отношении интересующих нас явлений изучен только африканский страус *Struthio camelus*, которому свойствен резкий половой диморфизм (тип 3), поддерживаемый системой ЭЗ. Коль скоро все прочие страусообразные и близкие к ним тинаму характеризуются мономорфиз-

[41] По: Mayr, Amadon, 1951; Wetmore, 1960; Sibley, Ahlquist, 1990. Эта упрощенная схема не противоречит недавним построениям по филогенезу птиц (см., например, Livezey, Zusi, 2007).

мом типа 1 (оба пола скромно окрашены), а африканский страус считается эволюционно продвинутой формой (Lee et al., 1997), авторы берут за основу гипотезу, согласно которой система ЭЗ впервые сформировалась еще у палеогнат.

Следующий вопрос, который они ставят перед собой, состоит в том, единственный ли это случай «возникновения» названной системы, или же она была затем утрачена и сформировалась повторно в сестринских отрядах Курообразных и Гусеобразных, занимающих базальную позицию среди неогнат. Авторы полагают, что, согласно принципу парсимонии, первая гипотеза выглядит более правдоподобной. По их предположению, система ЭЗ могла быть утрачена в филумах, возникших позже, и заменена здесь другими, например системой ЛГЗ в самом молодом отряде Воробьинообразных.

Статья Кимбелл и Лейгона важна для нашей темы в том отношении, что в ней акцент переносится с идеи отбора на яркую окраску самцов, импонирующей обыденному сознанию, на поиски эволюции подспудных физиологических механизмов, управляющих окраской особей обоих полов. В то же время в работе содержится ряд произвольных предположений, которые чреваты логическими противоречиями. Без конкретных данных по системе детерминации окраски у Страусообразных и близких к ним тинаму слишком поспешной выглядит гипотеза о «возникновении» системы ЭЗ у африканского страуса. Почему бы не предположить, что эта система была исходной для всех птиц. Ведь разница в фенотипическом облике самцов и самок у тинаму, например, по сути дела такая же как, скажем, у обыкновенного перепела *C. coturnix* (мономорфизм по самочьему типу[42]). А ведь для перепела показано, что такое состояние находится под контролем системы ЭЗ.

Тот факт, что всем палеогнатам и тинаму, за исключением африканского страуса, свойственен мономорфизм по самочьему типу, говорит в пользу предположения, согласно которому это состояние могло быть исходным не только для них, но и для всех птиц вообще. Разумеется, не исключено, что у неогнат возобладал другой принцип, и эволюция пошла, как полагают авторы статьи, от мономорфизма по самцовому типу (столь характерному для многих древних отрядов птиц, таких, например, как пингвины) в сторону полового дихроматизма. Все это явно противоречит основной идее относительно роли полового отбора как фактора поступательного усиления яркости окраски самцов.

Последний сценарий представляется мне достаточно правдоподобным. А если так, то следствием функционирования системы ЭЗ могло стать постепенное уменьшение яркости окраски самок. Этот тренд не получил бы развития у тех видов, которые гнездятся в укрытиях, и где насиживающая самка не нуждается в покровительственной окраске (как например, у дятлов и ракшеобразных). Но трансформации наряда самок в названном направлении были бы, бесспорно, адаптивны для видов, у которых самки насиживают в открытых гнездах на земле. Иными словами, в данном случае картина прекрасно укладывается в схему стандартного естественного отбора и не требует для дальнейших объяснений апелляции к мифическому половому отбору.

Характер окраски курообразных как сильный аргумент против «теории» полового отбора. Самое забавное во всей этой истории состоит в том, что у пресловутого индийского павлина *Pavo cristatus*, выступающего в качестве парадного примера всей доктрины, половой дихроматизм подчиняется как раз системе ЭЗ. А она, как было сказано выше, может считаться скорее примитивным, нежели эволюционно продвинутым состоянием в классе птиц.

[42] У этого вида самцы окрашены чуть контрастнее самок.

Поэтому, как полагают Такахаши с соавторами, настойчиво муссируемый вопрос о происхождении экстравагантного наряда самцов этого вида оставляет в тени другой — о путях эволюции скромной окраски самок (Takahashi et al., 2008: 1216). То же можно сказать о ряде других видов курообразных из семейства Tetraonidae — столь популярных объектов в построениях на тему полового отбора. Здесь резко выраженный половой диморфизм этих птиц принято рассматривать не иначе как в качестве следствия острой конкуренции самцов из-за доступа к самкам на токах (тетерева родов *Tetrao*, *Pediocetes*, *Tympanuchus*).

Для тех, кто верит в догмат полового отбора, идеальным объектом для его подтверждения могла бы быть еще одна группа курообразных с поистине великолепной окраской самцов, ни в чем не уступающей, на мой взгляд, роскошному наряду павлинов. Это так называемые павлиньи фазаны рода *Polyplectron*, имеющего ближайшего общего предка с филумом, включающим в себя 4 рода павлинов в строгом смысле слова (*Pavo*, *Afropavo*, *Argusianus*, *Reinartia*; в общей сложности 5 видов — см. рис. 9.7)[43]. Шесть видов павлиньих фазанов населяют тропики Юго-восточной Азии.

В отличие от павлинов рода *Pavo*, у которого глазчатые пятна присутствуют только на надхвостье, у пяти из шести видов этих птиц они распределены почти равномерно на оперении верхней части тела (включая надхвостье) и крыльев, а самые крупные украшают перья хвоста (вкладка 1 между с. 400 и 401). Это касается не только самцов, но и самок, так что половой дихроматизм выражен здесь далеко не столь резко, как у павлинов.

У вида *P. inopinatum* эти глазчатые пятна контрастируют с общим тоном верхнего контурного оперения в меньшей степени (вкладка 1*в*), чем у большинства видов рода, а у *P. chalcurum* они присутствуют только на рулевых перьях (вкладка 1*г*). В свете устоявшегося мнения, согласно которому глазчатые пятна павлинов есть результат полового отбора, до недавнего времени было принято считать эти два вида стоящими ближе к истокам рода *Polyplectron*, а их окраску состоянием примитивным. Однако реконструкция филогенеза этой группы с использованием молекулярных методов показала, что они, напротив, являются наиболее молодыми представителями группы (Kimball et al., 2001).

По данным этого исследования, возможны два сценария сравнительно недавней вторичной редукции глазчатых пятен у названных видов. Это могли быть два независимых события, или же утрата имела место еще у общего предка группы *P. inopinatum – P. chalcurum – P. bicalcaratum*, после чего у последнего из этих видов произошел возврат к примитивному глазчатому оперению (вкладка 1*б*). Авторы пишут: «Если утрата признака и его приобретение есть события равновероятные, то нет возможности отдать предпочтение тому или другому сценарию. Однако утрата столь комплексного признака (trait) как окрасочный дихроматизм, была признана событием более вероятным, чем его приобретение (ссылка на работу: Omland, 1997). Поэтому первый сценарий выглядит более правдоподобным» (Kimball et al., 2001: 193).

Дж. Хагулин и Д. Лейгон провели большую серию экспериментов по парному выбору самками самцов двух видов перепелов Нового Света (диморфно окрашенного *Callipepla gambelii* и *C. squamata*, у которого половой диморфизм выражен в гораздо меньшей степени (рис. 3.9). При выборе между интактными самцами самки первого из названных видов не отдают предпочтений самцам как более ярко окрашенным[44],

[43] Филогенетические связи этих видов показаны на рис. 9.7.

[44] Тенденция к большему успеху прослеживалась только у самцов с более развитыми перьями плюмажа

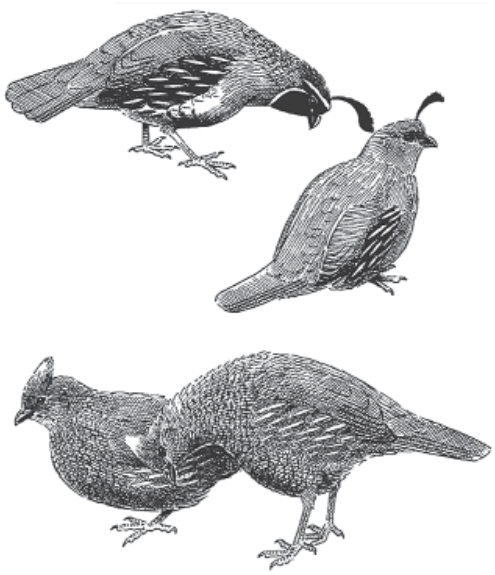


Рис. 3.9. Позы при ухаживании за самками самцов двух видов перепелов: *Callipepla gambelii* (вверху) и *C. squamata* (внизу). Из: Hagelin, Ligon, 2001.

так и более крупных размеров. Интенсивность вокализации самцов оказалась обратно коррелированной с предпочтениями самок: акустическая продукция «успешных» самцов была в среднем ниже, чем у «проигравших». У второго, сексуально мономорфного вида картина выглядела несколько иной. Достоверно выигрывали самцы более крупные и обладающие более длинными хохлами (эти два показателя связаны положительной корреляцией). Различии в окраске самцов не оказывали достоверного влияния на выбор самок.

В серии опытов с самцами, облик которых меняли путем перекрашивания ярких участков оперения и манипуляций с перьями плюмажа у первого вида и хохла у второго, результат оказался следующим. Самки обоих видов не проявляли каких-либо четко выраженных различий при выборе между самцами с измененной внешностью и контрольными (интактными). Это четко показано в табл. 3.3.

Таблица 3.3. Прелпочтения самок двух видов перепелов к самцам интактным и с измененным обликом (из: Hagelin, Ligon, 2001.

	Самки предпочли		
	контрольных (интактных) самцов	самцов с измененным обликом	*p*
Callipepla gambelii			
аннулирована темная окраска брюха	12	13	0.42
аннулированы перья плюмажа	12	13	0.42
удлинены перья плюмажа	14	11	0.27
аннулирована рыжая окраска головы	14	11	0.73
удалены вся контрастная окраска и плюмаж	13	12	0.56
Callipepla squamata			
аннулирована темная окраска брюха	12	10	0.66
аннулирован хохол	11	9	0.67

В третьей серии экспериментов самкам предъявляли самцов, проявлявших четкое несходство в интенсивности демонстраций, измеряемой их количеством в единицу вре-

на темени (см. рис. 3.9).

мени: например, в тринадцати опытах у активных самцов средняя частота смещенных клеваний земли составляла 83±16, а число демонстраций и поз, показанных на рис. 3.9, равнялась 30±6, против 23±9 и 4±1, соответственно, у неактивных. Как и следовало ожидать, самки оказывали статистически достоверное предпочтение самцам первой группы в тех случаях, когда уровни интенсивности акций самцов различались столь существенно, как в показанном примере (Table 5 в цитируемой статье).

Авторы приходят к заключению, что окраска и перьевые украшения самцов у изученных видов не играют определяющей роли в избирательных реакциях самок, поскольку эти признаки, как представляется, не отражают достоверно (accurately) качество их носителей. Хагулин и Лейгон идут дальше, ставя под сомнений господствующую точку зрения, согласно которой окраска и украшения вырабатываются под действием полового отбора. Они пишут: «Даже если броское оперение не дорогостояще для их носителей[45], неясно, как «слабые» предпочтения самок могут поддерживать устойчивость этих признаков. Максимальное выявленное нами отклонение от нулевой гипотезы (отсутствие предпочтений самок) составляет 6% (Table 3). Расчеты показывают, что для достижения такого уровня дискриминации с достоверностью 80% самка должна произвести 500 сопоставлений между самцами. В действительности выборка может быть и значительно большей. Правда, избирательность даже столь слабого уровня, возможно, и не обязательна на больших эволюционных временах. У некоторых организмов нефункционирующие гены сохраняются в геноме до 10 миллионов лет, то есть на отрезки времени большем, чем период существования рода *Callipepla*» (Hagelin, Ligon, 2001: 473).

Забавно видеть, однако, как полученные этими авторами эмпирические результаты неожиданным образом преломляются в их сознании. Опираясь на тот давно установленный факт, что детерминация окраски самцов у Курообразных является «эстрогензависимой», они настаивают на том, что именно поэтому данные признаки не могут служить для самок индикаторами качества самцов. Говорится, что самки, напротив, полагаются в своем выборе на признаки, определяемые *мужским* гормоном тестостероном. Это размеры тела и брачное поведение самцов. Читая статью, непосвященный может подумать, что самки птиц обладают такими же знаниями о физиологии самцов, как ученые-биологи. Здесь мы снова сталкиваемся с наивным антропоморфизмом, столь глубоко укоренившимся в суждения о поведении животных, основанных на адаптационистской парадигме.

Утрата яркого наряда самцов в других таксонах птиц. Прогресс в методологии филогенетических реконструкций (в том числе совершенствование молекулярно-генетических методов), ставший особенно заметным с середины 1990-х гг., позволил получить реальные свидетельства происходящего в сфере эволюции окраски и преобразований форм полового дихроматизма. Оказалось, что утрата яркой окраски самцов, оказавшейся в ряде таксонов признаком анцестральным, — это явление вполне стандартное среди птиц. Как пишет Вайенс, такие потери выглядят даже более обычными по сравнению со случаями усиления контрастности наряда самцов (Wiens, 2001: 518)[46].

Реконструкцией филогенеза трибы Anatini (43 вида, относящиеся к пяти родам) было определенно показано, что выраженный половой дихроматизм есть в этой груп-

[45] Как пишут авторы, в этом отношении не ясно, сопряжена ли линька «украшенных» самцов *C. gambelii* с бóльшими энергетическими затратами, по сравнению с линькой самок этого вида.

[46] По аналогии, можно упомянуть и о явлении упрощения вокального репертуара самцов в ходе филогенеза. См., например, работу: de Kort, Ten Cate, 2004.

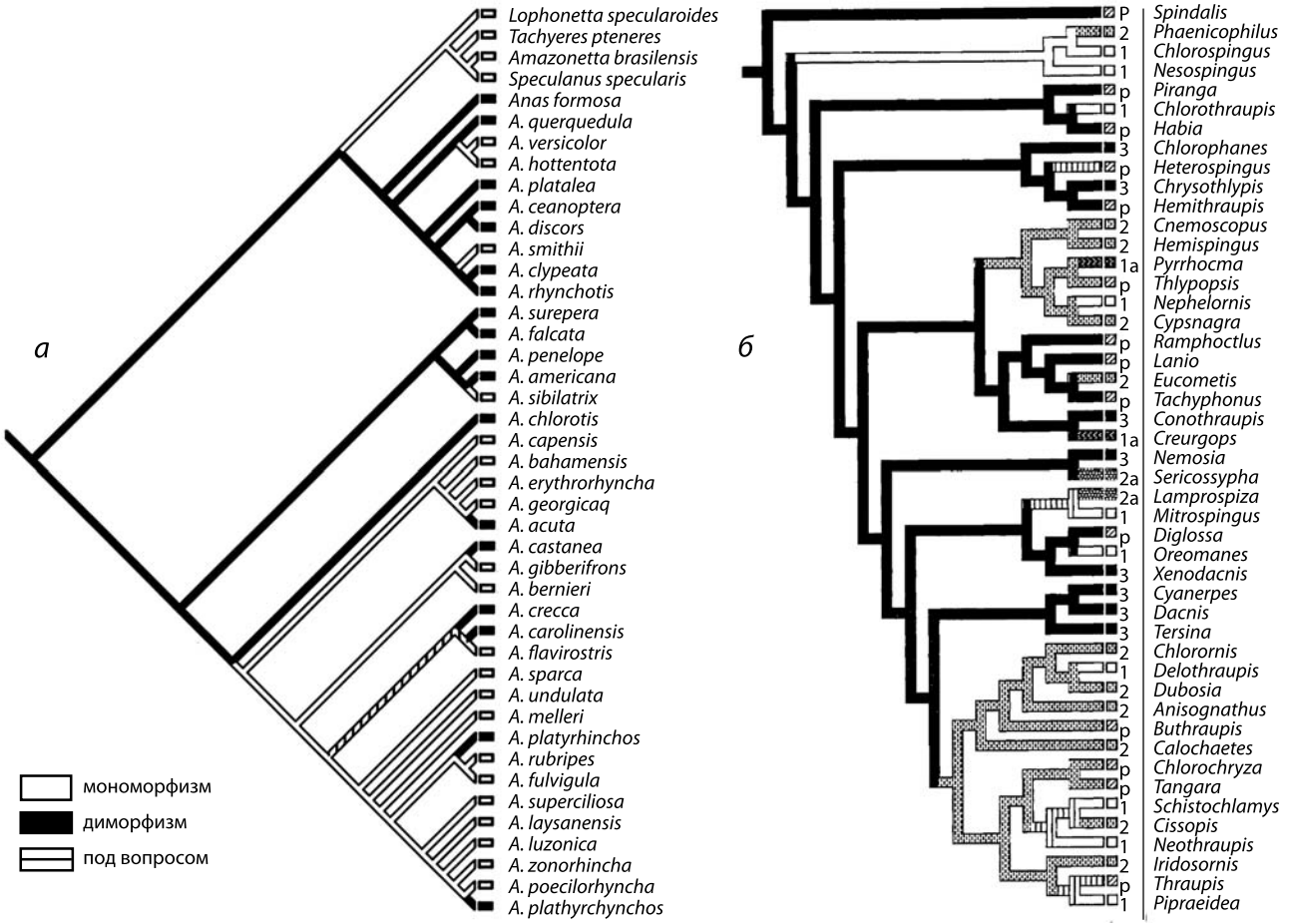


Рис. 3.10. Эволюция полового диморфизма в семействах утиных Anatidae (*а*) и танагров Thraupidae (*б*). Деревья построены с использованием маркеров цитохрома *b*. Цифры в позиции *б* соответствуют классификации, приведенной на рис. 3.6. Буква Р («разное») обозначает, что в данном роде имеется несколько вариантов дихроматизма либо его отсутствия.
Из: Johnson 1999 (*а*), Burns 1998 (*б*, с изменениями).

пе исходное состояние, которое в 25 случаев уступает место мономорфизму в той или иной форме. Соотношение в числе утрат и приобретений яркой окраски самцами составляет, по двум конкурирующим сценариям, 6:5 либо 5:6 (Johnson 1999; рис. 3.10*а*). К. Барнс реконструировал филогенез семейства танагры (Thraupidae) из отряда Воробьинообразных. В своем анализе дивергенции 47 родов этого таксона он использовал более дробную классификацию вариантов соотношения окраски самцов и самок (рис. 3.10*б*). По словам автора, стандартная ситуация, предсказываемая догматом полового отбора (переход от мономорфизма типа 1 к дихроматизму с яркой окраской самцов и тусклой — самок) имела место только в редких случаях (Burns, 1998: 1222).

Как показали Т. Прайс и Дж. Бирч, в эволюции 32% родов воробьинообразных, содержащих как мономорфные, так и диморфные по окраске виды, имели место не менее 130 переходов от одного из этих состояний к другому. При этом переходы от дихроматизма к мономорфизму происходили примерно втрое чаще, чем в обратном направлении (Price, Birch, 1996: 845).

К. Хофманн с соавторами исследовали в том же ключе эволюцию окраски в роде *Icterus* из семейства американских иволог Icteridae. Они приходят к выводу, что яркая окраска самцов есть признак анцестральный и весьма консервативный. Что касается окраски самок, то она в эволюции этой группы менялась многократно в сторону утраты насыщенности и контрастности цветов. Иными словами, развитие полового дихроматизма было обязано не усилению яркости наряда самцов, а редукции этого признака у самок (рис. 3.11). Эти авторы завершают свою статью следующими словами: «Наши данные не отвечают традиционной парадигме, согласно которой к половому дихроматизму ведет усиление цветовой орнаментации наряда самцов (ссылки: Darwin, 1871, Andersson, 1994). Они находятся в противоречии и с выводами других авторов (напр.,

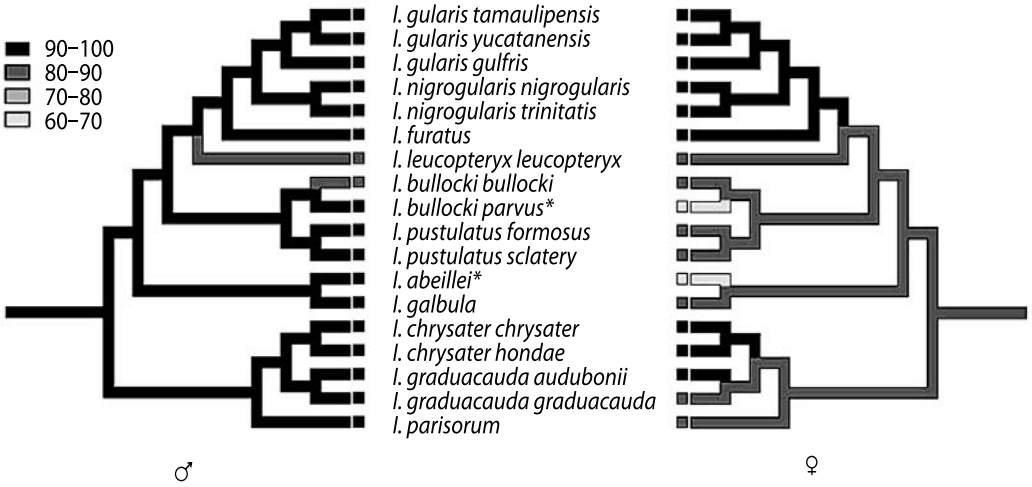


Рис. 3.11. Степень (%) насыщенности окраски оперения низа тела у американских иволог рода *Icterus*. Звездочками обозначены формы с наиболее ярко выраженным половым дихроматизмом.
Из: Hofmann et al., 2009.

Irwin, 1994), суть которых в том, что монохроматизм у птиц был получен от монохромно окрашенного предка. Таким образом, наши результаты дают основу для постановки и тестирования гипотез относительно того, каковы были экологические и эволюционные детерминанты наблюдаемых трансформаций, таких например, как изменения в локализации гнездовых ареалов (в широтном направлении) и миграционного поведения конкретных видов, приводившие к периодически сменявшим друг друга утратам и приобретениям яркости перьевого наряда» (Hofmann et al., 2008: 786).

Любопытная картина обнаружена в эволюции окраски в двух других подразделениях того же семейства Icteridae, именно у колониально гнездящихся оропендол (роды *Gymnostinops*, *Ocyalus*, *Psarocolius*) и кассиков (*Cacicus*). У всех видов, входящих в эти роды, выраженный половой дихроматизм отсутствует: самки лишь немного тусклее самцов как у моногамных, так и у промискуитетных видов. В исследовании показано, что эволюционные преобразования в окраске отдельных участков оперения имели место одновременно и у самцов, и у самок. Это, по словам авторов, говорит о том, что в данном случае «... окраска самцов не есть мишень для полового отбора» (Price, Whalen, 2009: 2986). При этом, однако, эволюция идет быстрее у видов, практикующих промискуитет и у тех, у которых наблюдается хорошо выраженный размерный диморфизм (рис. 3.12).

Дж. Фигерола и А. Грин в работе по половому диморфизму у гусеобразных не ограничились анализом соотношений между характером систем спаривания (однократное либо многократное формирование пар в ходе одного сезона размножения) и степенью различий в фенотипах самцов и самок. Они вернулись к старой идее, согласно которой яркая окраска самцов может быть обусловлена взаимоотношениями между близкими видами на почве устранения потенций к гибридизации (гипотеза опознавания конспецификов[47]). С этой целью авторы проанализировали степень развития полового дихроматизма у островных видов, обитающих 1) в условии симпатрии с другими видами рода, либо 2) не имеющих такого рода соседей (Figuerola, Green, 2000). В некоторых (далеко не во всех) случаях действительно наблюдается редукцию яркой окраски самцов в ситуации 2, как у островных, так и у материковых видов (см. об этом в работе: Peterson, 1996[48]). Впрочем, авторы оговариваются, что на островах могут действовать и другие факторы, например усиление тенденция к более длительным половым связям между партнерами и, следовательно, к устойчивой моногамии. Такая тенденция обнаружена у некоторых островных видов уток рода *Anas*, но в отношении гусеобразных в целом это явление никак не может считаться нормой. Из следующей цитаты ясно, насколько опасно объяснять феномен полового диморфизма, опираясь на действие какого-либо одного или немногих факторов. «Возможно, — пишут они, — генетический дрейф и инбридинг в малых островных популяциях может вести к снижению генетической изменчивости, уменьшению *интенсивности полового отбора* и, соответственно, к редукции орнамента у самцов» (курсив мой — *Е.П.*). Весь аналитический строй цитированной статьи таков, что словосочетание, выделенное курсивом, выглядит как вынужденная отсылка к модной формуле. Ничто в приводимом материале не выглядит реальным аргументом в пользу необходимости прибегать к этой дежурной видимости объяснения. Статья завершается следующими словами: «В итоге, характер отношений между полами (mat-

[47] Эта гипотеза категорически и вполне аргументировано отвергается в весьма содержательной статье А. Петерсона (Peterson, 1996: 160).

[48] Об этом подробнее см. в разделе 3.3.

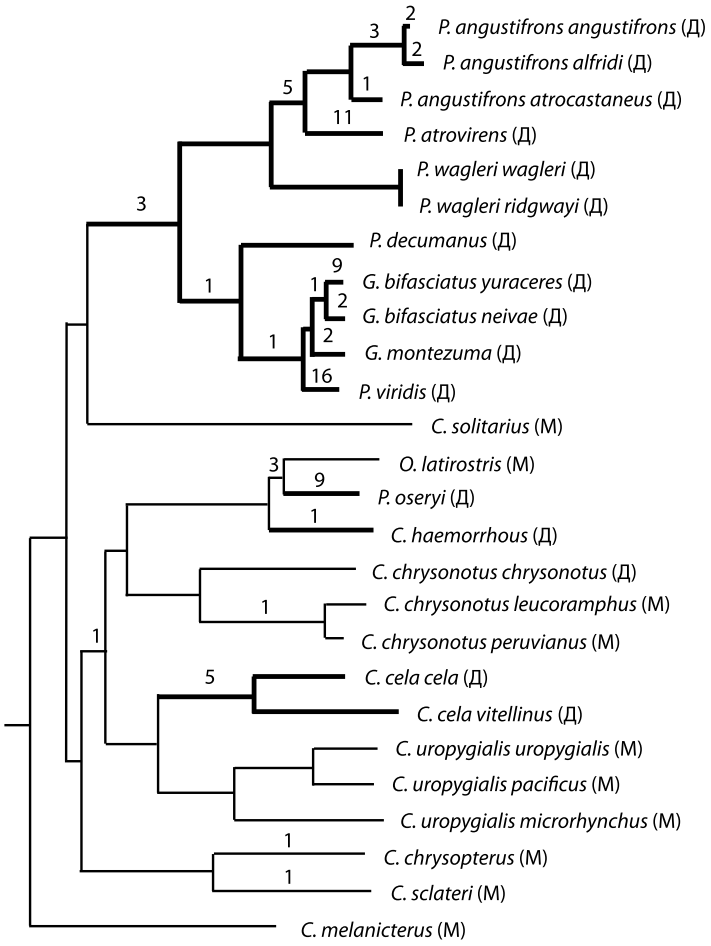


Рис. 3.12. Филогенетическое древо оропендол и кассиков. Цифры над ветвями древа обозначают количество признаков окраски, определенно претерпевших эволюционные изменения (отсутствие цифр означает, что в этих ветвях такого рода изменения не установлены достоверным образом). Утолщенные ветви показывают анцестральные филумы с обобщенными оценками соотношений в размерах самцов и самок: Д — «диморфизм» (самцы крупнее самок более чем на 15%); М — «мономорфизм» (самцы крупнее самок менее чем на 15%). Множественные изменения в окраске в «диморфных» таксонах происходят чаще, чем можно ожидать при случайном ходе событий ($P = 0.0013$).
Из: Price, Whalen, 2009.

ing patterns), обитание видов на островах и число [близких] симпатрических видов[49] ассоциируются с преобразованиями в окраске (но не в размерах) особей разных полов у гусеобразных».

[49] Это утверждение плохо согласуется со следующим замечанием авторов: «Вообще говоря, наш индекс симпатрии (имеется в виду число симпатрических видов — *Е.П.*) оказался несовершенным показателем (imperfect measure) потенциальных конкурентов того или иного вида».

В статье показано также, что особенности локализации гнезд (на земле или на деревьях, открыто или в укрытиях) не связаны у гусеобразных с межвидовыми различиями в развитии полового диморфизма, в отличии, например, от того, что мы видим в семействах вьюрковых Fringillidae и американских славок Parulidae.

Здесь уместно вспомнить следующее замечание из статьи за авторством М. Винка и А. Диржа: «Полигиния, промискуитет и полиандрия не обязательно представляют собой стратегии, заимствованными в том или ином таксоне от общего предка. Из этого следует, что, если мы хотим объяснить причины того или иного типа взаимоотношений полов, нам следует рассматривать экологические особенности и поведение каждого отдельного вида; но делать затем предсказания относительно соответствующих стратегий у прочих видов, даже относящихся к той же монофилетической группе, опасно либо вообще невозможно» (Wink, Dyrcz, 1999: 98).

Половой дихроматизм у бесхвостых амфибий

Недавно Р. Белл и К. Замудио рассмотрели характер распределения вторичных половых окрасочных признаков у 2400 видов этого отряда, относящихся к 90 родам (почти 40% представителей таксона). Авторы разграничивают две обширные категории дихроматизма. В случае *динамического дихроматизма* самцы приобретают окраску, отличную от окраски самок, только на время брачного сезона, на период от нескольких часов[50] до нескольких недель. При *онтогенетическом дихроматизме* особи какого-нибудь одного пола претерпевают устойчивые изменения в окраске, обычно к моменту полового созревания. Как и у птиц, различия в окраске самцов и самок варьируют от едва заметных до весьма экстравагантных (Bell, Zamudio, 2012). При этом более яркая окраска может быть свойственна у одних видов самцам, у других — самкам (рис. 3.13).

Исследование показало, что половой дихроматизм свойственен лишь сравнительно небольшому числу видов и распространен в отряде крайне неравномерно. Динамический дихроматизм наблюдается у видов лишь восьми семейств (15.4%) из 52. В семи семействах доля диморфных видов варьирует от 0.1 до 5%, и лишь в одном подсемействе Laliostominae (сем. Mantellidae) превышает 5%. Всего в выборке, исследованной авторами статьи, этот тип диморфизма присущ всего только 31 виду.

Онтогенетический дихроматизм распространен несколько шире. Он наблюдается у представителей 14 семейств (26.9%) из 52, причем доля диморфных видов выше 5% в семи семействах. Всего в эту категорию попадают 92 вида, большая часть которых относится к трем семействам: жабы Bufonidae, прыгуньи Hyperoliidae и квакши Hylidae. Интересно, что в подсемействе Laliostominae, содержащем максимальное число видов с динамическим дихроматизмом, не обнаружено таких, которым был бы свойственен дихроматизм онтогенетический. Это может указывать на принципиальное различие в проксимальных детерминантах двух выделенных категорий дихроматизма у бесхвостых амфибий.

Об этом говорит и характер распределения видов двух категорий на филогенетическом древе. Динамический дихроматизм присущ только видам подотряда Neobatrachia, который считают эволюционно продвинутым, тогда как онтогенетический обнаружен как у представителей в трех эволюционно молодых филумов, так и нескольких базальных. Дихроматизм и той и другой категории, таким образом, возникал у бесхвостых амфибий неоднократно и независимо в разных их группах**,** преимущественно у тропических видов (108 видов против пятнадцати, населяющих умеренные широты).

[50] Например, у центральноамериканской жабы *Incilius luetkenii.*

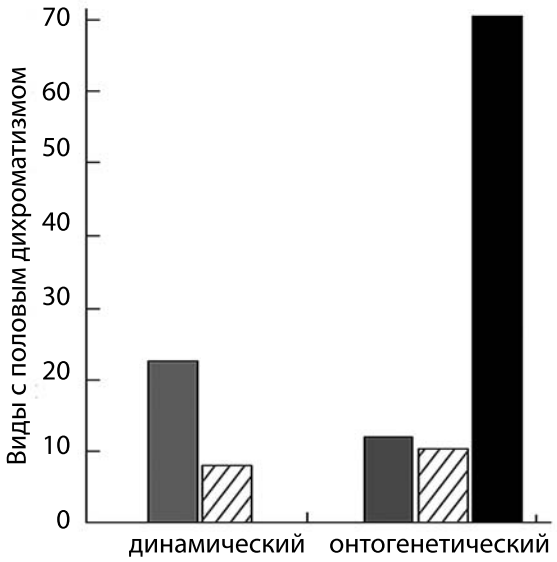


Рис. 3.13. Варианты полового дихроматизма у бесхвостых амфибий. У 75% видов с динамическим дихроматизмом самцы становятся на короткий срок желтее или ярче самок (серый столбец), а у 25% видов — голубее или темнее самок (заштрихованный столбец). У 13% видов с онтогенетическим дихроматизмом самцы окрашены ярче самок (серый столбец), у 11% видов самки ярче самцов (заштрихованный столбец) и у 76% видов особи обоих полов окрашены ярко, но по-разному (черный столбец).
Из: Bell, Zamudio, 2012.

Авторы остаются в рамках парадигмы, допуская, что явление динамического дихроматизма «совместимо» с идеей полового отбора. Но, по их мнению, онтогенетический дихроматизм у видов с ночным образом жизни определяется скорее влиянием средовых факторов. В этой связи они указывают, что у преимущественно наземных тропических узкоротых (сем. Microhylidae) полное отсутствие динамического дихроматизма может объясняться необходимостью самцов оставаться незаметными на фоне листового опада (криптическая окраска как защита от пресса хищников). Не отрицается, что онтогенетический дихроматизм может быть неадаптивным, особенно у видов, у которых наблюдаются резкие различия в окраске юных и взрослых особей, как это имеет место в семействе прыгуний Hyperoliidae.

В отношении этой группы авторы пишут: «Онтогенетические изменения окраски могут приводить к половому монохроматизму, если особи обоих полов претерпевают идентичные изменения окраски при половом созревании, или же к половому дихроматизму в том случае, если программы онтогенетического развития особей одного из полов нарушаются таким образом, что они сохраняют ювенильную окраску. Поскольку стероидные гормоны и те, что воздействуют на меланоциты, влияют сходным образом на хроматофоры, изменения в чувствительности последних к мужским либо женским гормонам могут приводить к онтогенетическим преобразованиям в окраске у особей какого-либо одного пола[51]. Детальный анализ генетики онтогенеза[52] необходим для суждений о том, действительно ли многочисленные утраты онтогенетического монохроматизма в этой группе, содержащей 29% сексуально диморфных видов, могут быть объяснены процессами неадаптивной эволюции» (Bell, Zamudio, 2012: 4691).

[51] Я не имею возможности вдаваться в детали физиологических механизмов, управляющих окраской. Об этом см. на с. 4690 цитируемой статьи.

[52] Здесь в неявной форме содержится призыв к переходу от навязших на зубах пустых *деклараций* о роли полового отбора к конкретным эмпирическим исследованиям в рамках стратегии эво-дево. Подробнее о ней см. в разделе 4.1.

Следует подчеркнуть, что картина, нарисованная авторами этой статьи, может существенно поколебать устоявшиеся представления о некой всеобщности явления полового дихроматизма и его необходимости как медиатора конкуренции между самцами и избирательности самок в отношении половых партнеров. То, что мы видим на примере бесхвостых амфибий — процветающей группы животных (около 7 тыс. видов), должно сильно подорвать веру в объяснительную силу доктрины полового отбора.

Утрата яркой окраски самцов у рептилий. У многих видов рогатых ящериц Phrynosomatidae[53] горловая область и низ боков тела отличаются по цвету от прочих его поверхностей, будучи окрашены более контрастно (обычно в разные оттенки синего). Анализ филогенетических отношений в одном из подразделений этого семейства показал, что эпизоды вторичной утраты цветовых отметин у самцов имели место примерно в 4 раза чаще, чем их приобретение. У самок, напротив, эти отметины часто появлялись *de novo*, и если утрачивались, то в высшей степени редко. Утрата яркой окраски самцов приводит к мономорфизму типа 1, а указанные изменения в окраске самок — к мономорфизму типа 2 (рис. 3.14). В итоге оказалось, что преобразования в сторону усиления контрастности окраски чаще наблюдаются у самок, чем у самцов, что явно противоречит одному из главных постулатов догмата полового отбора. Перед нами очевидная параллель с выводами, полученными в исследовании Хофмана с соавторами на американских иволгах и с другими работами по эволюции окраски птиц в прочих их семействах (см., напр., Irwin, 1994).

Аналогичная картина утраты самцами всевозможных эксцессивных структур (горловой мешок, гребни на голове, туловище или хвосте, и другие) в филогенезе ящериц семейства Agamidae показана в работе Орда и Стюарта-Фокса (Ord, Stuart-Fox, 2006). Некоторые из этих образований у агамовых ящериц контрастируют по яркости окраски с другими участками тела. Однако указанные авторы считают, что сами структуры и их окраска — это «разные признаки», и о втором из них в этой статье не упоминается ни словом, Поэтому рассмотрение ее результатов будет помещено в следующую главу 4.

Состояние современных представлений об эволюции полового дихроматизма как иллюстрация идей Томаса Куна. Анализ литературы последних десятилетий по этой теме дает прекрасный пример работоспособности концепции, описывающей стандартный ход научных революций. Первое, что мы здесь видим, это накопление сведений, противоречащих устоявшемуся догмату — то, что Кун называет «аномалиями». И второй характерный момент, — это нежелание или неспособность даже тех исследователей, кому принадлежат это новые сведения, отказаться от устоявшегося догмата.

Вместо этого, ими самими и множеством других предпринимаются все новые попытки «спасти» парадигму путем выстраивания так называемых «дополнительных» гипотез *ad hoc*. Так, Дж. Вайнс, которому принадлежит заслуга обобщения тех сведений, которые он называет «неожиданным» (surprising) с точки зрения представлений о половом отборе (Wiens, 2001: 517 и др.), завершает указанную статью следующими словами: «Эти многократные (repeated) приобретения самками [окрасочных признаков самцов] выглядят связанными (related) с явлениями выбора самцами самок и конкуренции между самками»[54] (там же: 518).

В другой своей статье, вышедшей двумя годами раньше, тот же автор пишет: «Броская (conspicuous) окраска самок могла формироваться в эволюции за счет выбора самок [по

[53] Семейство, насчитывающее 10 родов и около 130 видов, широко распространено в Новом Свете.

[54] Ссылка на статью: Amundsen, 2000 под названием «Почему самки птиц ярко окрашены?».

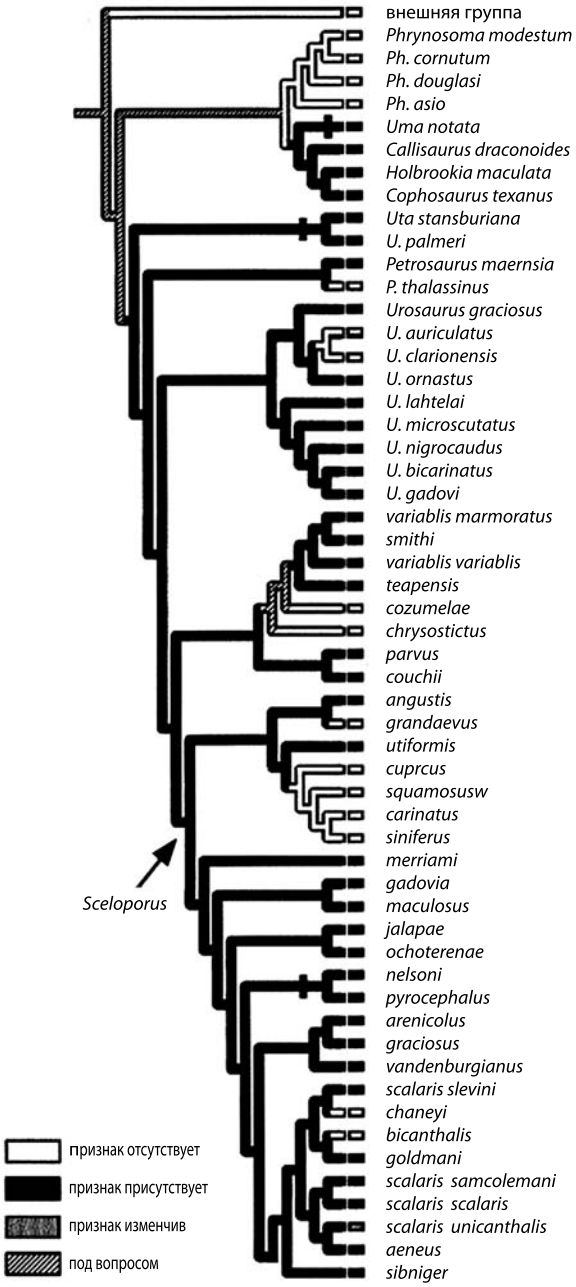


Рис. 3.14. Филогения некоторых таксонов игуановых ящериц с данными по трансформациям характера полового дихроматизма. Он проявляется в том, что окраска нижней стороны тела у самцов («признак» в легенде) может отличаться от таковой у самок.
Из: Wiens, 1999.

фенотипу — *Е.П.*] самцами (ссылка на работу другого автора за 1993 г.) или в силу взаимной агрессивности самок либо их территориальности (ссылки на работы 1978 и 1983 гг.)» (Wiens, 1999: 1534).

Авторы, обнаружившие мономорфизм, преимущественно по «самцовому типу» (см. 3.3), у большинства видов африканских скворцов рода *Lamprotornis*, пишут, что Дарвин не обратил внимания на важность конкуренции между самками как на фактор отбора в эволюции их ярких (elaborate) орнаментов (Rubenstein, Lovette, 2009). Эти авторы выдвигают для даного *частного случая*[55] свою гипотезу *ad hoc*, согласно которой «выработка» наряда самок, не отличающаяся от такового у самцов, есть результат усиленной конкуренции первых за социальный статус в условиях так называемого коммунального гнездования, свойственного многим видам этих скворцов.

К. Барнс, обнаруживший, что в эволюции семейства Thraupidae (танагры) изменения в характере полового дихроматизма чаще были обусловлены изменениями окраски самок, чем самцов, пишет, что объяснение этому следует искать в «половом отборе, воздействующим на наряд самок на общем фоне естественного отбора» (Burns, 1998: 1219).

Если обратиться к описанию постулатов «теории» полового отбора, данному в главе 1, станет очевидным, что ни выбор самцами самок, ни их конкуренция не имелись в виду в начальном ее варианте, и есть не что иное, как попытки ее «совершенствования» задним числом, что запрещено строго научной методологией (см., например, Поппер, 1983). К сожалению, попытки верифицировать эти «новые объяснения» набирают силу на наших глазах. Анализ их правдоподобия будет дан в последующих главах книги.

Говоря о многочисленных гипотезах *ad hoc*, выдвигаемых сегодня для спасения «теории» полового отбора, следует более подробно остановиться на трех из них. Первая — это так называемая «гипотеза переключения (switching)». Интересно, что именно она импонирует автору статьи об эволюции танагров, в ущерб основополагающим положениям в современных представлениях о сопряженной эволюции окраски самцов и самок (они были изложены выше, в разделе 3.1 и в начальной части раздела 3.3). Этот исследователь полагает, что преобразования в окраске самок, напротив, шли ***независимо*** от соответствующих изменений в облике самцов (Burns, 1998: 1221).

По мнению Барнса, в основе этого процесса могли лежать изменения в предпочтениях самок относительно тех или иных признаков (traits) самцов своего вида (female preference switching). Вот как детализируется эта «гипотеза»: «Если у самцов сформировались два или более сигналов, самки могут, *теоретически*, перенести предпочтения и сильнее реагировать на некий данный, чем на другой. *Если первый перестает быть предпочитаемым, он легко будет устранен естественным отбором* или генетическим дрейфом. Переключения могут происходить от одного морфологического признака к другому, или между двумя поведенческими особенностями, либо между оптическими (морфологическими, поведенческими), акустически или химическими сигналами. Почему же переключение должно (should) иметь место? Самки могут делать выбор в пользу того сигнала, который оказался более надежным индикатором качества самца[56] или же более заметен (conspicuous) в данном местообитании. Более того, возможен отбор как

[55] Например, у коммунально гнездящихся тимелий рода *Turdoides* имеет место мономорфизм по «самочьему типу», а у австралийских славок *Malurus* наблюдается резкий половой диморфизм. Об этом типе социальной организации см. в разделе 6.4.

[56] В основе этих построений лежат представления о так называемых «честных сигналах» (см., например, Schluter, Price, 1993). О стерильности этого направления см. Панов, 2012*б*: глава 2.

на самцов (непосредственно), так и на самок (косвенным образом), чтобы переключение произошло на *признаки* (traits) более эффективные энергетически (на коротких временах), более эффективные метаболически (на больших временах, в плане онтогенетического развития) и более приватных (например тех, которые могут быть видимы конспецификами, но не хищниками — такие как цветовые отметины, доступные восприятию только тогда, когда они активно демонстрируются особью)» (Wiens, 2001: 521; курсив мой — *Е.П.*)

Для меня очевидно, что подобные схоластические рассуждения могли родиться только в голове кабинетного теоретика, имеющего очень слабые представления о реально происходящем в природе. Как говорят англичане, «too many ifs». Сугубо умозрительный характер этих построений настолько бросается в глаза, что просто диву даешься, как все это можно воспринимать всерьез. В действительности, обмен информацией невозможно свести к трансляции и приему четко отграниченных друг от друга элементарных «сигналов» уровня телодвижений или отдельных звуков. Значимыми для хода и исхода взаимодействия оказываются протяженные во времени поведенческие цепи, определенно континуальные по своей природе (Панов, 1978/2009, 1983*а*/2009, 2012*б*: глава 5).

Рис. 3.15. Внешний вид и характер признаков внешней морфологии у самцов и самок момота *Eumomota superciliosa*.

Еще одна попытка выйти из противоречий, которые повлекла за собой дарвиновская идея о путях формирования резкого полового диморфизма за счет усиления вторичных половых признаков самцов, воплощена в формулировании гипотезы «взаимного полового отбора». Суть ее в том, что при отсутствии выраженного полового диморфизма, дифференцированные (elaborate) орнаменты у особей обоих полов могут вырабатываться за счет ассортативного спаривания особей с наибольшим выражением этих признаков. То есть, наиболее эффектно выглядящие самцы должны выбирать в качестве половых партнеров таких же самок, и наоборот. Предполагается, что в череде поколений выражение этих признаков будет постепенно усиливаться. Проверка этой гипотезы на примере момота *Eumomota superciliosa* (рис. 3.15) показала, как и следовало ожидать, ее полную несостоятельность (Murphy, 2008).

Наконец, третья гипотеза, о которой пойдет речь, именуется «гипотезой переноса» (transference hypothesis). Она основана на постулате о *дорогостоящем* характере окраски и орнаментации самцов.[57] Суть гипотезы состоит в том, что возможен уход от нагрузок этой высокой стоимости (cost). В качестве примера обычно приводят некоторые виды птиц шалашников, которые якобы «освободились» от этого бремени, утратив яркую окраску, но

[57] Вопрос о том, насколько сам этот постулат соответствует истине, будет подробно рассмотрен в главе 10.

взамен развив практику постройки так называемых беседок, которая служит физическим («неодушевленным») средством привлечения самок (см. об этом в разделе 9.5).

В том же ключе обсуждается стратегия снижения стоимости яркого наряда в эволюции уток трибы Anatini. Обнаружив у этих пернатых тенденцию, согласно которой у тех видов, где самцы обладают скромной окраской оперения, они имеют ярко окрашенный клюв, К. Джонсон делает следующий вывод. «Поскольку яркое оперение часто покрывает большую часть тела самца и поэтому очень бросается в глаза, оно, вероятно, более дорогостояще (по крайней мере, в плане заметности для хищника), нежели яркое пятно на клюве, занимающее только небольшую его часть». В этом автор видит объяснение многократных потерь яркой окраски оперения самцов в эволюции утиных (см. рис. 3.6*а*), полагая, что такие потери компенсируются усилением яркости клюва (Johnson, 1999). Тем самым, по его мнению, хорошо подтверждается «гипотеза переноса».

Сходным образом сформулирована так называемая «модель преследования» (chase-away model — Holland, Rice, 1998), которая, по мнению ее авторов, может успешно конкурировать с давно принятыми на вооружения гипотезами «стремительного» действия полового отбора (runaway model) Р. Фишера и с концепцией «хороших генов». В отличие от них, она «предсказывает» не усиление привлекательности самцов для самок, но, напротив, утрату предпочтений самок к «демонстративным признакам» самцов. Эти построения имеют много общего с гипотезой «антагонистической коэволюции полов», которая фактически полностью провалилась при тестировании ее на большом эмпирическом материале по беспозвоночным (Eberhard, 2004*а*). Об этом достаточно много сказано во Введении, и я не буду возвращаться здесь к этому вопросу.

Любопытно, что даже наиболее трезво мыслящие исследователи не замечают несуразности своих выводов, в основе которых лежат устоявшиеся штампы. Одним из них является постулат, провозглашающий в качестве одного из столпов полового отбора выбор самцов самками. Ставя под сомнение этот принцип при обсуждении соответствующего поведения курообразных и гусеобразных, Кимбелл и Лайгон пишут: «У видов, у которых дихроматин окраски определяется системой ЭЗ, яркая окраска самцов дает самкам мало информации об их состоянии или не дает никакой. В согласии с моделью хороших генов (good genes models of sexual selection), самки некоторых видов курообразных и гусеобразных обращают мало внимания на характер окраски самцов (ссылки на четыре публикации 1995–1998 гг.). Иное может быть предсказано для ситуаций выбора половых партнеров у ржанкообразных, где яркость наряда самцов определяется системой ТЗ[58] (Kimball, Ligon, 1999: 189–190). Авторы явно упускают из виду,

[58] Ответ на этот вопрос содержится в резюме к статье венгерских орнитологов. Они пишут: «У морских зуйков *Charadrius alexandrinus* мы исследовали роль двух признаков, которые наверняка используются в качестве сигнальных структур, отражающих различные показатели (attributes) самцов. Ранее было показано, что у самцов этого вида варьирует время, затрачиваемое на приобретение нового полового партнера, и мы предположили, что это может быть связано с их привлекательностью [для самок] или с их родительскими способностями. У самцов аннулировали самок и кладки, после чего у них изменяли ширину темных перевязей на груди (предполагаемый индикатор их генетического качества или доминантного статуса и, тем самым, способностей к охране территории). Изменяли также длину перьев на боках брюшка (предполагаемый индикатор их родительских качеств при насиживании). Мы не обнаружили различий в сроках приобретения нового полового партнера между этими самцами и контрольными. Более того, ни размеры тела самцов, ни их физическое состояние не отражались на этих сроках, хотя самцы с расширенными ошейниками конфликтовали с соседями меньше времени, чем контрольные. В целом наши результаты показали, что ни ширина перевязей, ни длина боковых перьев не влияют на решение самок при выборе полового партнера» (Lendvai et al., 2004). На мой взгляд, это тот самый вывод, которого следовало ожидать с самого начала.

что самкам неизвестно, каковы физиологические закономерности, лежащие в основе окраски самцов (о том же см. выше в этом разделе: *Характер окраски курообразных как сильный аргумент против* «*теории*» *полового отбора*).

3.4. Заключительные замечания

В обзорной статье под названием «Половой дихроматизм у птиц в аспекте филогении и экологии» ее авторы пишут: «В недавних исследованиях обнаружен целый ряд трендов в эволюции окрасочных вторичных половых признаков у птиц, которые выглядят противоречащими тому, что следовало бы ожидать в случае, если бы ныне действующий половой отбор был бы главным детерминантом в становлении этих различий между полами. Например, изменения в этом комплексе признаков нередко затрагивают окраску самок, а не самцов. Более того, половой дихроматизм часто выглядит как признак анцестральный, а не эволюционно продвинутый. Ныне наблюдаемая выраженность дихроматизма есть нередко результат отбора не на усиление орнаментации оперения, а на ее уменьшение. Потери и приобретения этих качеств подчас предшествуют изменениям в предпочтения особей к окрасочным паттернам, а те, в свою очередь, оказываются чрезвычайно лабильными в эволюции таксонов, вопреки сложностям их становления в онтогенезе и многогранности функций (Badyaev, Hill, 2003: 27).

Хотелось бы обратить внимание на то важное обстоятельство, что во всех реконструкциях, приведенных выше, в кластерах близких видов и родов все они или большая их часть характеризуются сходными соотношениями в размерах (рис. 3.3) либо в окраске самцов и самок (рис. 3.6, 3.7). Это служит указанием на весьма существенную роль филогенетической составляющей в эволюции этих систем признаков, и, таким образом — на реальность принципа эволюционной инерции. Показательно, что под давлением изложенных выше результатов по эволюции полового дихроматизма исследователи, которые все еще остаются верны, в той или иной степени, догмату полового отбора, впервые заговорили о возможности макроэволюционных закономерностей в этой сфере.

Вот что по этому поводу пишет Вайнс: «Однотипности данных по птицам и ящерицам указывает на интригующую возможность существования общих макроэволюционных принципов (patterns) изменения признаков, подчиняющихся половому отбору (sexually selected characters). Особенно интересно то, что в обоих названных таксонах две наиболее часто случающиеся трансформации (утрата этих признаков у самцов и их приобретения самками) *идут иначе, чем это утверждается* (*emphasized*) *в большинстве исследований микроэволюционного плана* (приобретение признаков самцами и выработка предпочтений к ним у самок). Эти макроэволюционные паттерны, в особенности — часто случающиеся утраты признаков самцами, могут быть использованы для тестирования микроэволюционных моделей полового отбора и открывают новые перспективы для анализа (inquiry) результатов теоретических и экспериментальных исследований» (Wiens, 1999: 1534; курсив мой — *Е.П.*).

И в другом месте: «С позиций *стохастической*, *макроэволюционной* перспективы не выглядит полностью неожиданным то, что утраты признаков, характерных для самцов, более многочисленны, чем случаи приобретения их самками,. Если некий признак появляется в обширном филуме рано, следует ожидать большей частоты его утрат, чем последующих его приобретений» (Wiens, 2001: 520; курсив мой — *Е.П.*).

Глава 4.

Различия между полами: структурные особенности покровов[1]

Формирование доктрины полового отбора и ее стремительная интервенция в область представлений о ходе эволюции органического мира ознаменовалась, среди прочего, отказом от основополагающего, устоявшегося термина «вторичные половые признаки». Он незаметно оказался подмененным другим, который наиболее благозвучно переводится на русский язык словосочетанием «продукты полового отбора» (sexually selected traits). В эту категорию включают множество разноплановых явлений, к числу которых относят, помимо половых различий в размерах особей, также структурные особенности покровов и те формы поведения, которые *a priori* считают связанными исключительно с процессами взаимодействия особей на почве секса и агрессии. Показательно, что в конкретных работах словосочетание «продукты полового отбора» стандартно и без малейших колебаний привлекается к явлениям, суть которых еще только *предстоит изучить*. Иными словами, этот термин превратился в шаблонный стереотип, о смысловом содержании которого задумываться совершенно не обязательно.

Особенно благоприятной материей для приверженцев идеи полового отбора оказывается все то в облике и в поведении животных, что по характеру своих проявлений очевидным образом выходит за рамки привычного. Это так называемые эксцессивные, или перигамические, структуры (по Давиташвили) во внешней морфологии (рис. 4.1), а также экстравагантные формы поведения — так называемые демонстрации (displays). При таком стиле мышления рога жука оленя или причудливые перьевые «украшения» самцов райских птиц уже сами по себе *должны* служить неопровержимым свидетельством реальности полового отбора.

Задача любой научной теории состоит в том, чтобы объяснить происходящее во внешней реальности. Можно ли сказать, что те явления, о которых только что шла речь, объяснены «теорией» полового отбора? Думаю, что нет. Помимо того, что эти представления дают лишь иллюзию объяснения, декларируя, что все это — продукт полового отбора, они резко сужают поле зрения исследователей, вынуждая их ходить по замкнутому кругу. Новизна сводится здесь к комбинированию в новых сочетаниях шаблонных словесных конструкций.

Далее я рассмотрю несколько сюжетов на тему эксцессивных структур в разных подразделения животного мира. Они подобраны таким образом, чтобы показать, что при желании, за завесой дежурных деклараций, в проблеме удается нащупать аспекты,

[1] Здесь имеются в виду производные как собственно покровных, так и костной. Пример — рога полорогих.

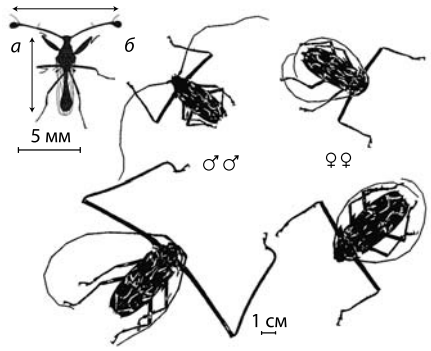


Рис. 4.1. Структуры, которые считают развившимися на почве полового отбора. *а* — длинные стебельки глаз у мухи *Cyrtodiopsis dalmanni*, *б* — передние ноги у жука *Acrocinus longimanus.* У второго вида наблюдается полиморфизм по размерам у особей обоих полов. Вариации в длине передних ног является, скорее всего, следствием аллометрии. Из: Wilkinson, Reillo, 1994 (*а*), Zeh et al., 1992 (*б*)

наполненные действительно важным биологическим содержанием. Некоторые авторы исследований, о которых пойдет речь, не избегают беглых упоминаний о половом отборе, другие игнорируют их, справедливо полагая, что те не добавят нам ничего нового для понимания происходящего в природе. В отдельных случаях делаются попытки согласовать новые и интересные результаты с упрощенными схемами господствующей парадигмы. Я же при изложении результатов всех этих исследований попытаюсь акцентировать факт поразительного многообразия путей морфогенеза и обнадеживающую возможность выявления неких общих закономерностей в ходе этих процессов.

4.1. Хитиновые рога у представителей отряда жесткокрылых

Как указывает К. Кавано, рассмотревший характер полового диморфизма у 349 видов жуков, у всех у них без исключения он проявляется в большей или меньшей степени, так что «...“половой мономорфизм” у жесткокрылых — это лишь следствие восприятия происходящего людьми» (Kawano, 2006: 327). Различия в морфологии самцов и самок варьируют от почти незаметных для наблюдателя до крайне гипертрофированных. Это касается, в частности, таких структур, характерных для семейства Пластинчатоусых (Scarabaeidae), как всевозможные выросты на голове и переднеспинке.

Например, в роде *Onthophagus* наблюдаются все более ли менее постепенные переходы бугорков либо продольных возвышений в виде килей на лбу и/или темени (*O. taurus*) до образований в виде небольшого рога (например, у *O. vacca* и *O. nuchicornis*) (рис. 4.2). Такого рода образования получают эксцессивное развитие у большинства видов, принадлежащих к трибе Dynastini. Эти жуки относятся к числу наиболее крупных насекомых на Земле, а величина и разнообразие их «рогов» не может не вызывать изумления у натуралиста (рис. 4.3). Таковы, в частности южноамериканские жуки геркулесы рода *Dynastes* (длина самцов до 16 см), слоновые жуки *Megasoma* и жуки-дупляки *Golofa*, также представляющие неотропическую фауну (Céspedes, Ratcliffe, 2010). Некоторые виды показаны во Введении на рис. 2.

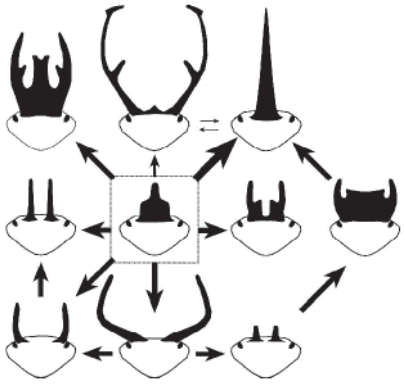


Рис. 4.2. Трансформации головных выростов у жуков рода *Onthophagus*. Из: Emlen et al. 2005

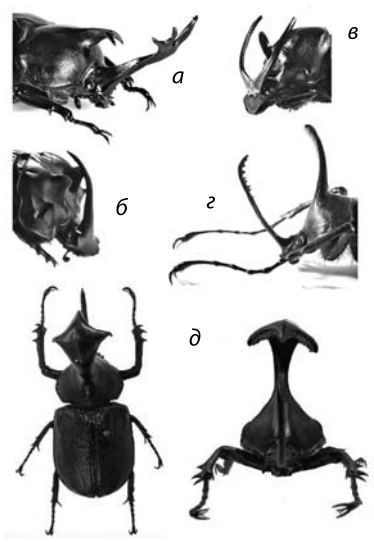


Рис. 4.3. Хитиновые выросты у рогатых жуков: *а — Trypoxylus* (*Allomyrina*) *dichotoma*, *б — Phanaeus imperator*, *в — Onthophagus watanabei*, *г — Golofa clavigera* (?), *д — G. clavigera* (слева — вид сверху, справа — спереди). Форма выроста в позиции *д* заставляет усомниться в том, что эта структура может служить сколько-нибудь эффективным оружием.
а–г — из: Moczek, 2009a, *д* — из: Céspedes, Ratcliffe, 2010.

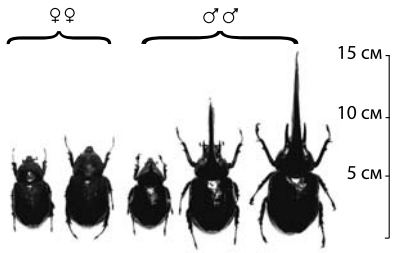


Рис. 4.4. Полиморфизм у жука *Dynastes neptunus*.
Из: Kawano 2006

Размерный и структурный полиморфизм рогатых жуков как следствие аллометрического роста в онтогенезе. У всех хорошо изученных видов рогатых жуков обнаружены существенные различия в размерах особей обоих полов[2]. Как видно из рис. 4.4, у самцов *Dynastes neptumus*, например, степень развития хитиновых выростов положительно коррелирует с общими размерами тела. У японского подвида рогатого жука *Trypoxylus dichotomus* различают две размерные «морфы» самцов. У них размеры меняются континуально, поэтому Йошито Хонго в работе, посвященной анализу социального поведения этих жуков, проводит границу между этими морфами условно. Самцов с длиной тела свыше 22.5 мм (и с рогами длиннее 25.13 мм) он относил к числу «крупных», а тех, у которых эти показатели были ниже, к категории «мелких». Соотношение тех и других в изученной популяции составляло, соответственно 81.7 и 18.3% (Hongo, 2007).

Необходимо подчеркнуть, что, согласно результатам этого исследователя, положительная аллометрия свойственна категории «мелких» самцов, то есть только среди них наиболее крупные особи обладают рогами непропорционально длинными (относительно размеров тела), тогда как у «крупных» самцов с максимальными размерами тела рога оказываются «недоразвитыми» (Hongo, 2007). Аналогичная картина показана для вида из другого рода, именно, навозника-быка *Onthophagus taurus* (Tomkins et al., 2005). Отсюда следует весьма важный вывод: факт отрицательной аллометрии у «крупных» самцов этих видов говорит о том, что рост их рогов достигает потолка, после которого их увеличение попросту невозможно в силу неких физиологических ограничений (Hongo, 2007: Discussion).

Эпигенетический характер детерминации полиморфизма. В процессе индивидуального развития как самцов, так и самок размеры особей имаго определяются характером питания личинки. При хорошей диете развиваются крупные особи, при недостатке корма — более мелкие. Это многократно показано в экспериментах по выращиванию жуков в лаборатории (Emlen 1997*a*; Iguchi, 1998; Moczek, Emlen, 1999; Karino et al., 2004; и др.). Но, несмотря

[2] То же наблюдается у жуков-оленей семейства Lucanidae и у длинноусых жуков Cerambycidae, где размерный полиморфизм сочетается с разными степенями увеличения размеров мандибул (Kawano, 2006).

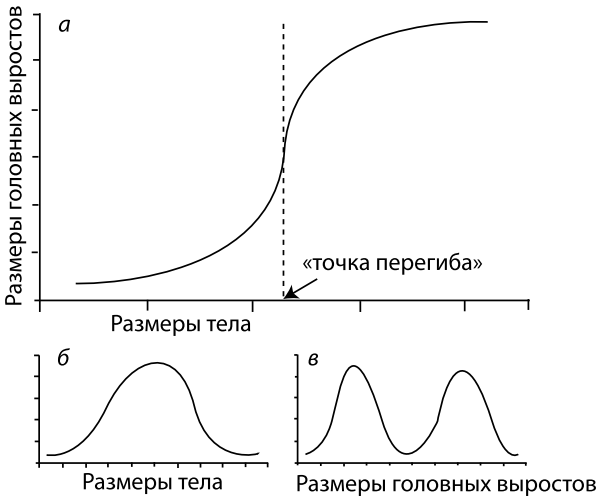


Рис. 4.5. Теоретическая кривая изменений соотношения между размерами тела и величиной головных выростов у жуков рода *Agathidium* (семейство Leiodidae; *а*, *б*, *в* — кривые изменений размеров тела и рогов как проявление полиморфизма у изученных видов. Из: Miller, Wheeler, 2005

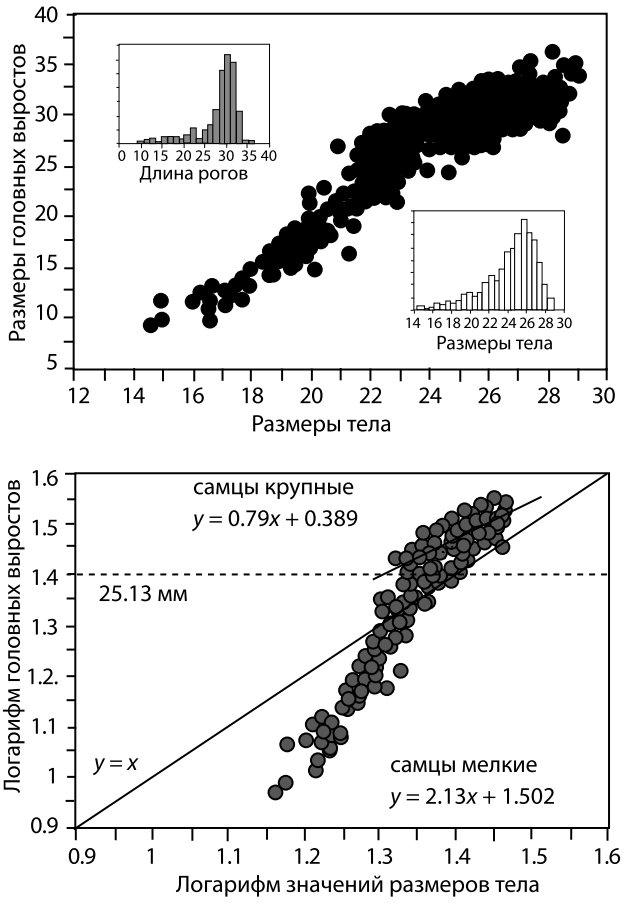


Рис. 4.6. Полиморфизм по размерам тела в соотношении с изменчивостью головных выростов у самцов жука *Trypoxylus dichotomus septentrionalis*. Прерывистой линией показана точка перегиба (см. текст).
Из: Hongo, 2007

на то, что распределение значений размеров имаго выглядит непрерывным, в действительности существует некая «точка перегиба», минуя которую, особь приобретает потенциал к более интенсивному развитию головных выростов (рис. 4.5). Иными словами, у ряда видов выявляются два более или менее автономных режима морфогенеза (рис. 4.6). Данные исследования, из которого взят этот рисунок, не согласуются с выводами Ю. Игучи, который считает, что у японского рогатого жука *Trypoxylus dichotomus* аллометрия рогов описывается тремя независимыми линиями регрессии. По мнению

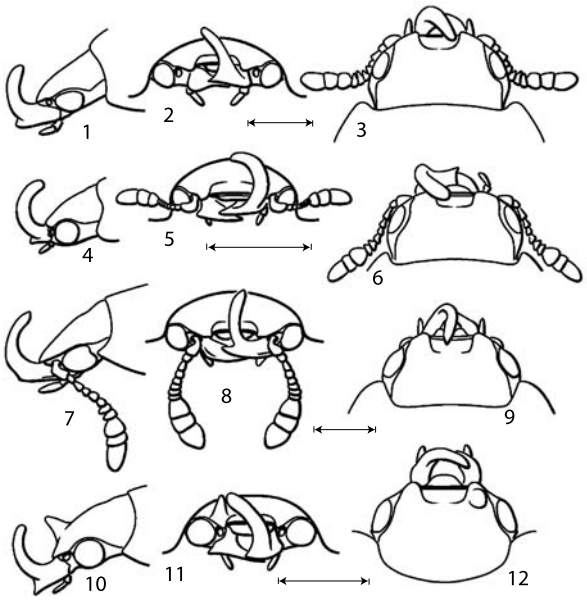


Рис. 4.7. Антисимметрия выростов нижней челюсти у четырех видов жуков рода *Agathidium*. *A. angulare* (1–3), *A. mollinum* (4–6), *A. pulchrum* (7–9), *A. marae* (10–12). Во всех случаях слева направо — вид слева, спереди и сверху. Масштаб 0,5 мм.
Из: Miller, Wheeler, 2005

этого исследователя, у данного вида самцы распределяются между тремя морфами, причем особи среднего размера наиболее многочисленны (Iguchi, 2002).

Помимо условий питания личинок, определяющих траекторию развития головных выростов, у навозника-быка *Onthophagus taurus* выявлен также фактор гормонального контроля. Присутствие экдистероидов[3] обнаружено в организме самок и безрогих самцов, но они отсутствуют у самцов с рогами (Emlen, Nijhout, 1999).

Важно заметить, что при анализе морфологических характеристик потомства от 29 пар производителей вида *Allomyrina dichotoma*, подвергнутых предварительно тщательным измерениям длин рога у самцов и элитр у особей обоих полов, не удалось обнаружить эффекта наследования этих характеристик (Karino et al., 2004). Таким образом, эти авторы приходят к заключению, что у данного вида полиморфизм самцов определяется исключительно средовыми факторами, и в первую очередь — режимом питания личинок. Сказанное наводит на мысль, что эта модификационная изменчивость едва ли может служить материалом для отбора, естественного или полового[4].

Другие несоответствия предсказаниям «теории» полового отбора. Согласно одному из постулатов доктрины полового отбора, асимметрия его «продуктов» есть индикатор «низкого качества» самца. Это, якобы, предопределяет неуспех его у самок, «выбирающих» половых партнеров с соответствующими *симметричными* структурами (см. 1.1, III). Этим построениям полностью противоречит морфология жуков рода *Agathidium*, у которых «рога» на удивление асимметричны (рис. 4.7). На это обстоятельство указывают Миллер и Уиллер, которые пишут, что «...по крайней мере, в этом таксоне асимметрия этих структур не является показателем средового стресса и низкой приспособленности (fitness) самцов» (Miller, Wheeler, 2005: 780).

Развитие головных выростов в онтогенез этих насекомых подчиняется тем же эпигенетическим закономерностям, которые были рассмотрены в предыдущем подразделе

[3] Экдистероиды — это половые гормоны насекомых, задействованные также в процессах линьки.

[4] Впрочем, ранее Д. Имлин в опытах по искусственному отбору на длину рогов у жука *Onthophagus acuminatusm* пришел к выводу, что в детерминацию различий между «морфами» определенную роль вносит генетическая компонента (Emlen, 1996).

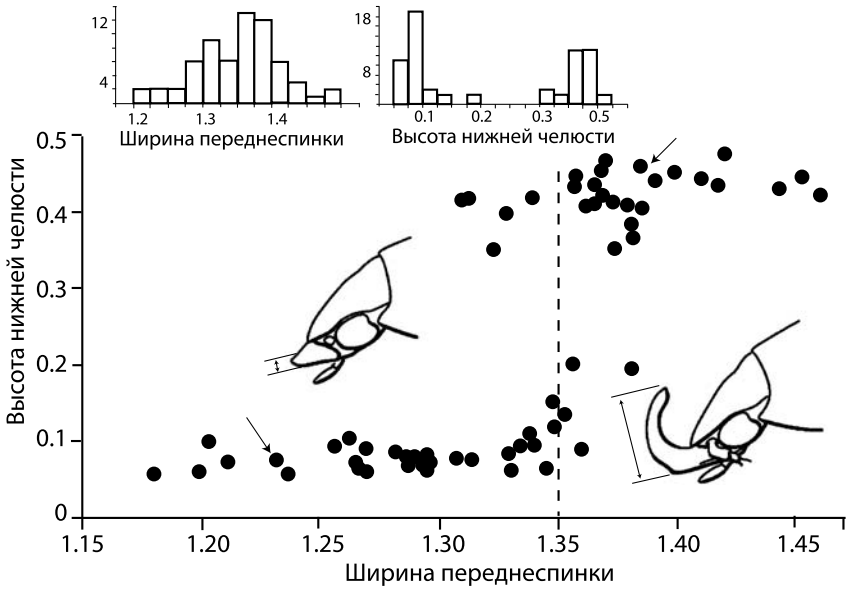


Рис. 4.8. Характер полиморфизма самцов жука *Agathidium pulchrum* (n = 564). Прерывистой линией показана точка перегиба. Все значения в мм. Стрелками показаны экземпляры, для которых приведены изображения головы.
Из: Miller, Wheeler, 2005.

(рис. 4.8). Наблюдения за конкурентными взаимодействиями самцов в местах кормежки показали, что те из них, у которых рога длиннее и, соответственно, выглядят более асимметричными, получают в этих ситуациях преимущество над безрогими самцами (Miller, Wheeler, 2005: 788). Подробнее о поведении этих жуков будет сказано ниже.

Другой основополагающий постулат представлений о половом отборе предсказывает, что обладание ярко выраженными структурами «селектированными на его основе» (пресловутые sexually selected traits) дорогостояще для их обладателей и ведет к снижению их приспособленности (см. 1.1, IV). МакКаллог с соавторами решили проверить, действительно ли солидные выросты на голове самцов гигантского рогатого жука *Trypoxylus dichotomus* (рис. 4.9) снижают эффективность их полета. К их удивлению, оказалось, что самцы летают с такой же скоростью, как безрогие самки, и что размеры выростов у самцов не коррелировали со скоростью их полете и с дальностью маршрутов. В качестве компенсаторного механизма авторы рассматривают некоторое увеличение массы летательных мышц и площади крыла у самцов, по сравнению с самками, причем это более характерно для тех самцов, у которых выросты крупнее относительно размеров тела. Что

Рис. 4.9. Крупный самец жука *Trypoxylus dichotomus.*
Из: McCullough et al., 2012

касается массы мышц у самцов, то она не коррелирует с размерами выростов на их головах. Чтобы примирить полученные результаты с постулатом, который, по их собственным словам, является «центральным догматом (tenet) теории полового отбора», они предлагают следующее объяснение. «...рога *T. dichotomus* могли быть дорогостоящими (costly) *в прошлом*, но затем имела место морфологическая компенсация за счет увеличения площади крыла и летательных мышц» (McCullough et al., 2012: 1; курсив мой — *Е.П.*). Мы снова обнаруживаем необходимость для тех, кто продолжает верить в справедливость доктрины полового отбора, прибегать к пустым по содержанию гипотезам *ad hoc*.

Мы видим, что как только при рассмотрении этой доктрины словесная эквилибристика уступает место детальному анализу явлений в строго поставленном эксперименте, искусственные схемы, выстроенные кабинетными теоретиками, рушатся одна за другой. Так, Ю. Игучи не нашел ни одного подтверждения тезису о какой-то высокой стоимости формирования головных выростов у самцов рогатых жуков в онтогенезе. Он показал, что у вида *Trypoxylus dichotomus* личинки крупных самцов (с большими рогами) окукливаются раньше в сезон, чем личинки мелких. Это противоречит идее, согласно которой у первых продолжительность личиночного периода выше, чем у вторых. Выяснилось, что у самок, как и у самцов, длительность личиночной стадии в равной степени коррелирует с размерами имаго, то есть для первых не требуется никаких дополнительных затрат на формирование рога. Все энергетические затраты в обоих случаях идут на возрастание массы тела. Наконец, автором было установлено, что соотношения между массой тела в последней личиночной стадии и массой тела имаго не отличаются у самцов и самок. Иными словами, рост рогов не оказывает какого-либо отрицательного влияния на дефинитивные размеры тела самцов (Iguchi, 2006).

Несоответствия предсказаниям «теории» полового отбора данным по анализу поведения рогатых жуков. Морфологический полиморфизм самцов у этих насекомых принято связывать с приспособительными различиями в их социо-сексуальном поведении, которые в современной литературе обозначаются как «альтернативные тактики»[5]. Считают, что крупные самцы с большими рогами легко добиваются доступа к самкам, тогда как мелкие ведут себя как «хитрые ловкачи» (sneakers), который пытаются исподтишка спариваться с теми самками, которые уже находятся в распоряжении успешных производителей. Для жуков описаны три типа такой тактики. Первая состоит в том, что «хитрец» приближается к самцу, который в преддверии копуляции пребывает еще только в положении «лицом к лицу» с самкой, и пытается сделать садку на нее. В других случаях нахлебник, оказавшись около копулирующей пары, пытается разделить партнеров, всовывая рог между брюшком самца и спиной самки. Наконец, «хитрец» может с выгодой для себя воспользоваться моментом, когда самец, опекающий самку, отвлекается, чтобы изгнать равного себе соперника (Hongo, 2007).

Первая попытка подтвердить эмпирически эту идею «нахлебничества» принадлежит Д. Имлину. Он поставил лабораторный эксперимент с жуками *Onthophagus acuminatus*. У этого вида самка выкапывает глубокий вертикальный коридор в земле, в нижней камере которого происходи спаривание и откладка яиц. По наблюдениям Имлина, крупные рогатые самцы контролируют входы в эти туннели, тем самым добиваясь монопольного доступа к хозяйкам таких нор. Что касается мелких безрогих самцов, то они прокапывают боковые ходы к камере самки и пытаются спариться с ней здесь. Это-

[5] О спорности этих представлений см., в частности, Панов, 1983*а*/2009: 141–142; Панов, Опаев, 2012.

му пытаются препятствовать самцы- рогачи, что выливается в их конфликты с «хитрецами». В таких столкновениях, по данным Имлина, победа почти неизменно остается на стороне крупных самцов с относительно более крупными рогами (Emlen, 1997*б*)[6].

Внимательный анализ этой работы позволяет предположить, однако, что полученные результаты могли быть предопределены самой схемой постановки лабораторного эксперимента, выполненного, к тому же, на сравнительно небольшом числе особей (29 парных сочетаний самцов с разной степенью развития рогов). Эксперименты такого рода, как указывает Хонго, могут быть потенциальным источником поспешных и не вполне достоверных заключений (Hongo, 2003: 512). Сам этот автор исследовал тот же самый вопрос путем наблюдений в природе за социо-сексуальным поведением японского рогатого жука *Trypoxylus dichotomus*. За два сезона были собраны данные по репродуктивному поведению 601 индивидуально меченых самцов, каждый из которых был измерен детальнейшим образом.

Полученные результаты сводятся к следующему. Репродуктивный успех (по числу копуляций) был заметно выше у самцов крупной морфы, чем у отнесенных к числу мелких (Hongo, 2007: Table 1). При этом в отношении первых статистически достоверные различия в средней длине рогов обнаружены только между особями, которым не удалось спариться ни разу, и теми, что копулировали более трех раз. Если же говорить о средних по общим размерам тела, то здесь достоверно различались самцы, не имевшие успеха ни разу и те которые спаривались единожды, дважды и более трех раз. Самый важный вывод, на мой взгляд, состоит в том, что ***не относительная длина рогов, а лишь общие размеры самцов были детерминантами их репродуктивного успеха*** (Hongo, 2007: Table 2). Показательно в этом отношении, что при конфликтах между самками, которые лишены рогов, всегда выигрывают более крупные. В целом, у крупных самцов обнаружена достоверная корреляция между репродуктивным успехом и числом выигранных конфликтов.

В категории мелких самцов не обнаружено достоверных различий ни в общих размерах тела, ни в длине рогов между теми, которым удалось либо не удалось спариться. Не различались они также и по количеству выигрышей в конфликтах.

Использование тактики «нахлебничества» наблюдали у 14 мелких самцов и только у трех крупных. Автор приходит к выводу, что использование этой «тактики» практически не ведет к успеху: в 27 эпизодах с участием 27 самцов, только один крупный самец добился расположения самки. Иными словами, по крайней мере в этом случае поведение нахлебников не есть некая практически полезная «альтернативная тактика», но лишь попытки решить свои задачи негодными средствами.

О самом характере *агонистических взаимодействий* между самцами рогатых жуков известно немного. Беглые наблюдения в отношении вида *Agathidium pulchrum* (асимметричные рога, рис.4.4: позиции 12–14) показали следующее. Как крупные рогатые самцы, та и мелкие безрогие могут входить в столкновения с конспецификами в местах кормежки. Активные действия против оппонента — это выпады всем телом в его

[6] Как полагает Имлин, его данные «...говорят о том, что альтернативные репродуктивные тактики могут благоприятствовать дивергенции в морфологии рогов у самцов, поскольку длинные рога способствуют крупным самцам охранять входы в туннели самок, а отсутствие рогов помогает мелким самцам использовать альтернативу “нахлебничества”». Этой наивной точке зрения противостоит тот факт, что различия в величине рогов у разных морф самцов есть результат эпигенетических процессов индивидуального развития и едва ли наследуются генетически (Karino et al., 2004)

сторону и быстро следующие друг за другом толчки головой. Такое поведение наблюдается как у рогатых, так и у безрогих самцов, но первые несколько чаще преуспевают в вытеснении оппонента с кормового участка. При этом победитель подцепляет противника рогом и, совершая толчки головой, пытается, успешно или безуспешно, перевернуть его на спину (Miller, Wheeler, 2005).

Агонистическое поведение рогатых жуков детально исследовано только у одного вида — *Trypoxylus dichotomus*. Й. Хонго детально описал 124 конфликта между особями, для которых были известны значения всех морфологических параметров, важных для нашей темы. Исследователь подразделил ход взаимодействия на три стадии (рис. 4.10). При встрече двух самцов в местах кормежки они сближаются и входят в непосредственный телесный контакт друг с другом. После этого они некоторое время остаются друг против друга. Автор обозначает эту стадию как силовую борьбу посредством толкания (shoving), полагая, что жуки в это время оценивают возможности противника (mutual appraisal)[7]. После этого, в 72 из 124 случаев кто-либо из соперников ретировался, а второй преследовал его, толкая рогом. Иное происходило в остальных 52 конфликтах: самцы просовывали рога под оппонента, и каждый пытался приподнять этим инструментом другого. Эту стадию Хонго называет «действием с помощью рычага» (pry). Как только кто-либо из самцов оказывается приподнятым таким образом (24 случая из 52), взаимодействие заканчивается. В других 28 эпизодах столкновение все-таки продолжалось. При этом самцы оставались друг подле друга в положении, показанном в позиции 3 на рис. 4.10, и продолжали описанную силовую борьбу.

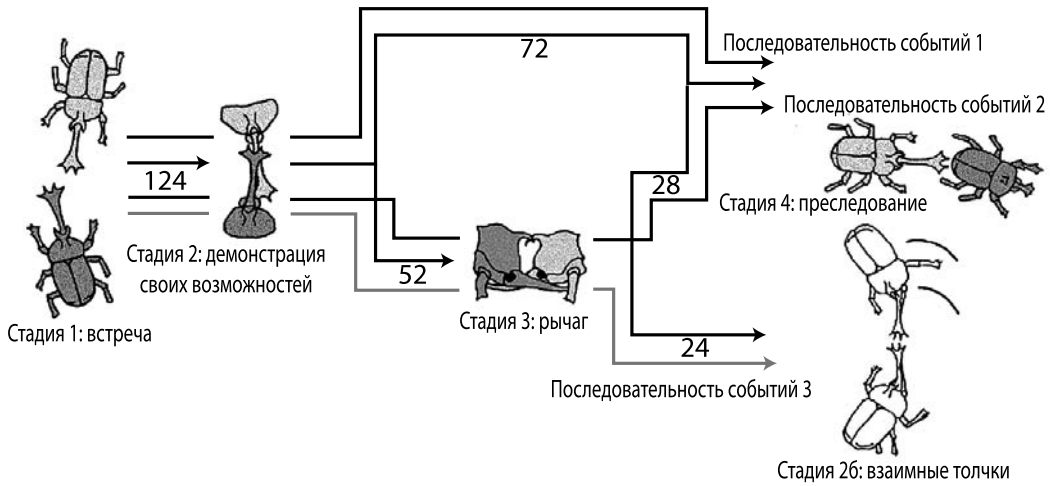


Рис. 4.10. Схема агонистических взаимодействий между самцами жука *Trypoxylus dichotomus septentrionalis*. Объяснения в тексте. Цифрами показано количество наблюдений.
Из: Hongo, 2003

[7] Дело происходит ночью, так что жуки не могут оценивать возможности противника визуально, То же касается рогатых навозников *Onthophagus*, у которых столкновения оппонентов происходят в подземных туннелях. Поэтому как в поле, так и в эксперименте, наблюдения ведут с использованием красного света.

Статистический анализ данных показал, что на исход поединка достоверное влияние оказывает не длина рогов, но исключительно общие размеры противников. Совершенно аналогичная ситуация наблюдается при конфликтах самок, вообще не обладающих рогами. Как пишет Хонго, «Они ударяют друг друга головой в голову и толкаются изо всех сил — точно так же как самцы в стадии 3». Это продолжается до тех пор, пока одна из соперниц не ретируется. Выигрывает всегда более крупная самка. Подводя итог своим изысканиям, автор статьи приходит к следующему выводу: «Высокая изменчивость длины рогов работает главным образом на взаимную оценку возможностей противника, а не на использования в реальных боях (actual fighting)» (Hongo, 2003: 501).

Брачное поведение *Agathidium pulchrum* выглядит следующим образом. Когда самец и самка оказываются неподалеку друг от друга, первый обычно очень быстро сокращает разделяющую их дистанцию. Затем он проделывает несколько толчков головой, касаясь ею самки. Эти действия напоминают те, которые самцы демонстрируют при встрече друг с другом, но выглядят не столь интенсивными (vigorous) и часто включают в себя всего лишь один-два сравнительно легких толчка. Садке самка не препятствует. Время от момента садки до копуляции составляет 5–10 сек, после чего партнеры быстро расходятся в стороны. Важно заметить, что толчки головой, производимые самцом, наблюдаются не только в преддверии копуляции, но и по ее окончании (Miller, Wheeler, 2005). Это обстоятельство, как и сходство в агонистическом и брачном поведении, обычно не обращает на себя внимания исследователей, несмотря на его принципиальную важность. Об этом будет подробно сказано в разделе 9.5, где я постараюсь показать универсальность этих явлений в животном мире.

Джейн Котиахо исследовала в лаборатории брачное поведение самцов трех видов рогатых навозников (*Onthophagus taurus*, *O. binodis*, *O. australis*). Оно сходно у всех этих видов и заключается в том, что самец похлопывает головой и передними лапками (tapping) по спине самки. Автор называет это «ухаживанием» (courtship). Оно включает в себя несколько сеансов, длящихся немногие секунды. Чтобы выяснить роль такого поведения в успехе самцов у самок, для каждого высчитывали количество таких сеансов в единицу времени (courtship rate).

В этом исследовании было показано, что именно этот показатель определяет предпочтения самок в отношении самцов (при отсутствии конкуренции между ними). Только у *O. binodis* при выборе самцов самками крупные самцы имели преимущество перед мелкими, но при этом выявлена ***отрицательная корреляция между репродуктивным успехом и длиной рогов***. У двух других видов успех самцов у самок не зависел ни от общей величины их тела, ***ни от длины рогов***. Что касается самого показателя темпа ухаживаний, то он оказался определенно зависимым от обеспеченности самца кормом в период, предшествующий его встрече с самкой (Kotiaho, 2002)[8].

Как вопрос об эволюции рогов у жесткокрылых видится сегодня. Результаты, полученные в исследованиях Хонго, Игучи, Катиахо и МасКаллога с соавторами заставляют с недоверием отнестись к словам, сказанным всего лишь три года назад,

Я имею в виду следующий пассаж из статьи А. Мочека: «... множество данных, накопленных по широкому спектру видов жуков, свидетельствуют о том, что их рога

[8] Стоит заметить, что автор намекает на несоответствие полученных результатов так называемой «концепции хороших генов». Но вопреки тому факту, что они никак не укладываются в постулаты доктрины полового отбора, обсуждение сделанного продолжается в терминах данной парадигмы. Очевидно, автор полагает, что отказ от этих взглядов сделал бы статью недостаточно «научной».

используются в качестве оружия (weapons) при столкновениях (combats) самцов из-за доступа к самкам (ссылки на работы 1978–2000 гг.[9]). Точнее говоря, в зависимости от величины рогов, их формы и от контекста конфликта, жуки используют эти выросты, чтобы толкать, схватывать, колоть и протыкать противника, дабы снизить его возможности добиться расположения самок в ближайшей округе... Бои (fights) [у видов рода *Onthophagus*] представляют собой силовое противостояние (shoving contest), которое может продолжаться длительное время, приводя изредка к энергетически дорогостоящим травмам» (Moczek, 2009*а*: 138). И далее: ...даже очень небольшое увеличение длины рогов ведет к значительному возрастанию успеха в драках с соперниками и в приспособленности (fitness)» (там же: 155).

Простим этому автору его нежелание отказаться от привычных стереотипов, обязанное, вне сомнения, его незнакомству с публикациями вышеназванных исследователей, появившимися значительно ранее выхода в свет его статьи, в 2002–2007 гг. В несомненную заслугу А. Мочека следует поставить то, что он смог, все же, перенести акценты с умозрительных построений доктрины полового отбора[10] на формулирование программы реального эмпирического изучения возможной роли в эволюции рогов у жесткокрылых ***проксимальных детерминантов их развития в онтогенезе*** (Moczek, 2009*а*,*б*; Moczek et al., 2011, и др.).

В этой серии исследований анализируется в сравнительном плане характер трансформации в процессе метаморфоза клеточных ансамблей в области головы и переднегруди. Показано, что на стадии ранней предкуколки в эпидермисе верхних покровов головы личинки формируются зачатки будущих рогов. Ансамбли клеток в этих участках претерпевают бурный пост на стадии поздней предкуколки. На последующей стадии куколки, однако, эти образования не только не увеличиваются в размерах, но, напротив, происходит их резорбция, особенно очевидная в отношении выпячивания на переднеспинке. Таким образом, куколка, обладающая этой структурой, в момент превращения в имаго может утратить ее[11]. Этот процесс идет по-разному и с разным конечный результатом у того или другого вида. Среди 19 видов рода *Onthophagus*, изученных к настоящему времени, у четырех рога утрачивают только куколки самок, за счет чего у имаго формируется половой диморфизм по этому признаку (самцы обладают рога-

[9] В числе этих шести работ упоминается также исследование М. Сива-Джофи, в котором по этому поводу сказано следующее: «Следствием такого рода атак были два явных прокола в хитиновом скелете, причиненные очень острым рогом на переднеспинке нападавшего. Похожие повреждения часто обнаруживаются у жуков *Allomyrina dichotoma*, и в одном случае это была по-настоящему серьезная травма. Эти проколы могут служить причиной разрезов в надкрыльях и лежащих под ними крыльях, что, вероятно, серьезно снижает способность самца к полету. Кроме того, самцы могут пострадать от падения на землю, будучи сброшены соперником с кормового дерева. При этом возможны даже столь серьезные повреждения, как утрата головного рога» (Siva-Jothy, 1987: 169). Комментируя эту статью, Хонго пишет: «Сива-Джофи указывает на значение для исхода конфликта эффекта приоритета пребывания на месте кормежки (prior residence). В моем исследовании множественный логистический анализ не дает указаний на значение этого фактора... Различия между результатами двух исследований могут быть обусловлены неодинаковостью примененных методов. Сива-Джофи проводил эксперименты в поле, выпуская на кормовой участок самцов, пойманных в другом месте, так что мог иметь место эффект хендлинга» (Hongo, 2003: 512). Мы помним, что работа этого автора основана на непосредственных наблюдениях без вмешательства в происходящее извне.

[10] Словосочетание «половой отбор» ни разу не использовано в недавних работах этого автора.

[11] Установлено, что здесь имеет место запрограммированная смертность клеток, и генетически механизмы этого явления интенсивно исследуются (Moczek, 2009*а*: 148).

ми, самки — нет). У остальных 15 видов, рог на переднеспинке не сохраняется у имаго обоих полов, следствием чего оказывается половой мономорфизм по данному признаку. У одного вида, *O. taurus*, за счет резорбции рога на переднеспинке, ярко выраженный половой диморфизм у куколок не сохраняется у особей-имаго (Moczek, 2009*а*: 147–148). В силу того, что у каждого данного вида эти процессы имеют уникальный характер, наблюдается высокое разнообразие степени аллометрии даже в пределах одного рода (рис. 4.11).

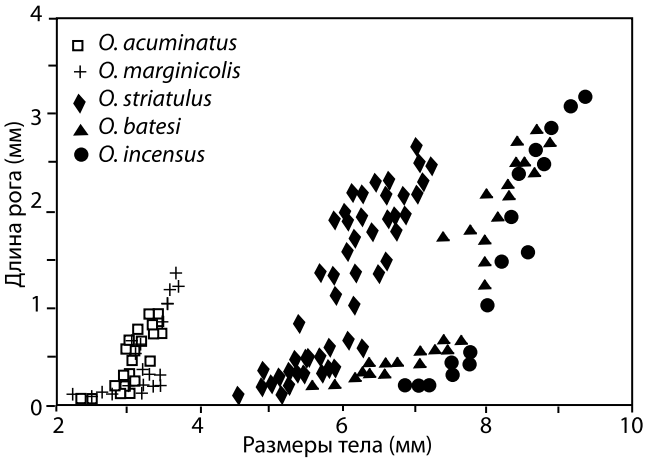


Рис. 4.11. Соответствие между размерами тела и величиной рогов у пяти видов рода *Onthophagus* (семейство Scarabaeidae).
Из: Emlen, 1996

Одним из результатов этих исследований стало открытие, показавшее, что рог на переднеспинке куколки выполняет у видов рода *Onthophagus* важную функцию, способствуя адекватному ходу процесса трансформации личинки в куколку. Если экспериментально удалить зачатки этого образования до наступления стадии предкуколки, насекомое утратит способность освободиться от личиночной головной капсулы. Как указывает Мочек, «... в момент превращения личинки в куколку первое, что можно увидеть снаружи при разрыве головной капсулы личинки, — это не голова куколки, но зачаточный рог на переднеспинке» (Moczek, 2009*а*: 153).

Как полагает Мочек, этот случай может служить ярким примером ***эволюционного новообразования***, сформировавшегося за счет расширения функций органа (экзаптации, по терминологии, используемой в англоязычной литературе). В качестве «новой» функции автор, как кажется, видит использование спинного рога в качестве оружия, хотя в другом месте он пишет, что эти выросты не играют сколько-нибудь очевидной приспособительной роли (Moczek, 2009*а*: 155). В действительности, дело выглядит так, словно в данном случае источником для формирования дефинитивной структуры, которая нередко принимает явно гипертрофированные формы (см., напр., рис. 4.3*г*), скорее всего, было образование, обеспечивающее нормальный ход линек.

К сожалению, ясности не существует так же в отношении головных рогов у интересующих нас жесткокрылых. По крайней мере, у видов рода *Onthophagus*, перестройки, описанные в отношении рогов на переднеспинке, выражены в гораздо меньшей степени, так что морфологические особенности имаго легко обнаруживаются уже на стадии куколки (Moczek, 2009*б*). По мнению этого автора пути формирования этих структур были принципиально иными — заключение, кажущееся мне сомнительным.

В силу того обстоятельства, что у каждого данного вида описанные процессы имеют уникальный характер, наблюдается высокое разнообразие степени аллометрии даже в пределах одного рода, о чем уже было сказано выше. Это выражается в том, что при общем сходстве в морфологии родственных видов они различаются в основном формой и

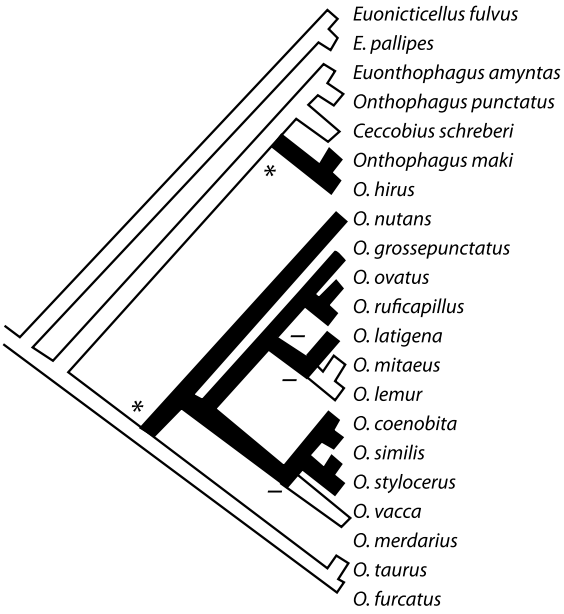


Рис. 4.12. Гипотетический сценарий приобретения (звездочки) и утраты (дефисы) рогов в филогенезе некоторых таксонов жуков семейства Scarabaeidae.
Из: Moczek, 2007.

длиной рогов. В рамках доктрины полового отбора такое положение вещей объясняют «неподчинением» процессов индивидуального развития требованиям целесообразности, диктуемых естественным отбором. Этой умозрительной схеме теперь можно противопоставить гораздо более весомое объяснение, основанное на детальном анализе процессов морфогенеза в ходе индивидуального развития.

В рамках этого направления, именуемого эво-дево, внимание смещается с микроэволюционных трактовок, подчас явно упрощенческого свойства, в сторону поисков макроэволюционных закономерностей морфогенеза[12]. В данном случае показано, что в силу высокой подвижности процессов индивидуального развития на больших эволюционных временах (в частности, за счет индивидуальных отклонений от нормы), эксцессивные структуры, именуемые сегодня «продуктами полового отбора», могут не только формироваться *de novo*, но и исчезать (рис. 4.12), как это было показано в предыдущей главе в отношении окрасочных признаков.

В заключение этого раздела приведу точку зрения на эволюцию морфологических особенностей рогатых жуков, которая представляется мне наиболее правдоподобной. «Большая часть гипертрофированных (oversized) характеристик самцов могла возникнуть в эволюции в результате сильного отбора на их крупные размеры, что сопровождалось развитием аллометрии. Менее вероятным кажется последующий отбор в сторону ее усиления. В некоторых родах бросающиеся в глаза (conspicuous) структуры самцов могли сохраниться просто как аллометрическая инерция результатов отбора на крупные размеры — даже после того, как положительная аллометрия перестала быть функционально адаптивной» (Kawano, 2006: 327).

4.2. Половой диморфизм у ящериц

Чтобы читателю стали понятными мои претензии к тому, что говорится в современной литературе о половом отборе у ящериц, я предварю ее обзор общей оценкой бытующих представлений о поведении этих животных.

О состоянии изученности коммуникативного поведения ящериц. В последние годы эта группа рептилий все чаще привлекает к себе внимание в контексте обсуждений темы

[12] В работах Мочека обсуждаются аналогии между онтогенезом рогов и конечностей у насекомых (в частности, у дрозофил), а таксе с полиэтизмом у муравьев.

полового отбора. ***Обсуждения, о которых идет речь, вообще не имели бы смысла, если бы не опирались на все то, что касается поведения этих животных***. Приверженцы идеи полового отбора постоянно апеллируют к данным о коммуникативном и социальном поведении ящериц таким образом, что у непосвященного может сложиться мнение о достаточно хорошей его изученности. В действительности, это далеко не так. Поэтому многие широкие эволюционные обобщения, все чаще предлагаемые здесь в последнее время, выглядят, с моей точки зрения, малоубедительными, а подчас и явно дезориентирующими.

Около десяти лет назад была дана следующая оценка знаний в области этологии ящериц. «Подавляющее большинство сведений по сигнальному поведению ящериц получены в лабораторных условиях» (Martins, 1991). Это не дает возможности адекватно судить о том, как именно интегрированы процессы обмена информацией между особями в целостную систему социального поведения, служащего инструментом поддержания и регуляции внутрипопуляционной социальной структуры. Само сигнальное поведение также обычно не анализируется как внутренне скоординированная система: большинство имеющихся исследований посвящено анализу оптических сигналов в отрыве от всех прочих (Gillingham et al., 1995), много реже внимание наблюдателей сконцентрировано на ольфакторной коммуникации (см. Madison, 1977; Graves, Halpern, 1990). Лишь единичные публикации основаны на длительных систематических наблюдениях за индивидуально помеченными особями в естественных условиях (см., напр., Роговин, 1991; Martins, 1991; Tsellarius, Men'shikov, 1994; Панов, Зыкова, 2003).

Примерно о том же говорил около четверти века назад классик в изучении поведения ящериц Чарлз Карпентер в обзоре исследований на эту тему. Он писал: «Часть этих работ несущественны [по содержанию (marginal)], но они могут указать исследователям на те вопросы, по которым пока что еще мало известно... Совершенно очевидно, что мы только лишь начали описывать паттерны демонстраций (display-action-patterns), которые свойственны, как я полагаю, огромному большинству (если не всем) видам из семейств Iguanidae, Agamidae и Chameleontidae» (Carpenter, 1986).

На первой странице этого обзора помещено изображение ящерицы, проделывающей характерные «поклоны» (push-up display, head-bob display). Эти движения составляют такой элемент поведения ящериц, который можно видеть наиболее часто, так что он очевидным образом бросается в глаза. По этой простой причине вместо того, чтобы изучать целостное коммуникативное поведение этих рептилий, этологи-герпетологи сосредоточились на узкой теме анализа данных акций, которые рассматриваются ими в качестве чуть ли не главного компонента сигнального поведения как в ситуациях противостояния самцов, так и в их взаимоотношениях с самками. Это позволило исследователям уйти от трудоемкой работы в поле и анализировать данный тип моторики в тиши лабораторий. Работы такого плана в последние годы растут как грибы (см., например Ord et al., 2002; Ord, Evans, 2003; Peters, Evans, 2003; Peters, Ord, 2003; Van Dyk, Evans, 2008).

Вот что сказано по этому поводу в одной из обзорных статей по поведению ящериц. «Агамовые и игуановые ящерицы демонстрируют чрезвычайное разнообразие оптических (visual) сигналов. Социальная коммуникация у этих животных осуществляется преимущественно за счет дискретных моторных паттернов, следующих в виде предсказуемыми секвенций. ***Центральным их звеном служат демонстрации поклонов всем туловищем и/или головой*** (push-ups, head-nods). Эти сигналы важны в ситуациях

захвата, защиты и выбора полового партнера. Сложность сигналов варьирует от вида к виду и может быть оценена количеством «модификаторов», сопровождающих [названные] демонстрации. К числу модификаторов относятся увеличение горлового мешка, движения хвоста, помахивание передними лапами, приподнимание чешуй на голове, латеральные сжатия или расширение тела, приподнимание его на ногах, выгибание туловища дугой кверху и изменения окраски» (Ord, Blumstein, 2002: 145–146).

В преамбуле к одной из недавних статей ее авторы пишут: «Несмотря на существование обширной (substantial) литературы, посвященной поклонам (head bob displays), наше понимание структуры и функций этих сигналов ограничивается двумя обстоятельствами. Во-первых, большинство работ оказываются чисто описательными, показывающими временну́ю организацию [двигательных элементов] и скорости их воспроизведения. Однако, другие аспекты этой моторной структуры, такие как амплитуда движений, обычно игнорируются. Во-вторых, большинство исследований проводили с видами родов *Anolis* (Polychrotidae) и *Sceloprus* (Phrynosomatidae) (приведены ссылки на три работы: 1977, 1978 и 1993 гг.)» (Labra et al., 2007: 12). Так эти авторы обосновывают важность своего «всестороннего» исследования этих телодвижений, *опять же в лаборатории*, у одного вида рода *Liolaemus*, относящегося теперь уже к другому семейству — Iguanidae.

О характере теоретических обобщений по эволюции сигнального поведения ящериц. К сожалению, материалы такого характера зачастую бывают положены в основу построений широкого сравнительно-эволюционного плана. В качестве примера упомяну работу под названием «Размерные ограничения в эволюции сложности демонстраций: почему у крупных ящерицы они простые?». В преамбуле к ней сказано: «Мы использовали три комплементарных вариантов сравнительного анализа с целью выяснить, действительно ли размеры тела влияют на макроэволюционный тренд в репертуаре модификаторов демонстраций у 110 видов игуановых ящериц. Мы обнаружили свидетельства того, что сложность сигналов, отраженная в величине их репертуаров, отрицательно коррелирует с размерами тела». Причину этого авторы видят, среди прочего, в том, что крупные ящерицы обычно травоядны и в норме не охраняют кормовые участки[13] (Ord, Blumstein, 2002).

Впрочем, дело даже не в том, к какому выводу пришли авторы на основе использования сложных формальных операций. Для нашей темы сейчас важнее, какова весомость первичных данных, положенных в их основу. Они почерпнуты из 136 литературных источников, относящихся к самым разным периодам развития этологии, которые неизбежно различались по методологическим подходам, по господствующим принципам описания поведения (см. Панов, 2012*б*), а также техническими возможностями фиксации данных (словесное описание, киносъемка, видеосъемка). Двенадцать работ относится к периоду между 1935 и 1950 гг., 26 — к 1960-м гг., 45 — к 1970-м, 25 –1980-м и 26 — к 1990-м. Интересно, что 28.8% публикаций в 1970-х гг. принадлежат одному автору (T. Jennsen), и это один из тех немногих случаев, когда их результаты сопоставимы друг с другом. Зная по собственному печальному опыту[14], насколько мало инфор-

[13] По мнению этих авторов, в репертуарах их сигналов должны отсутствовать те, что связаны с территориальным поведением. На самом деле, такие, например, растительноядные виды ящериц, как крупные горные агамы, — это типичные территориальные животные (см. Панов, Зыкова, 2003).

[14] При поисках данных по поведению ящериц рода *Laudakia* для книги «Горные агамы Евразии» (Панов, Зыкова, 2003) мы почти неизменно оказывались ни с чем.

мации можно извлечь их беглых, схематически описаний поведения ящериц в природе (работы, которые Карпентер назвал «несущественными»), я категорически отказываюсь доверять качеству исходного материала в работе.

Еще проще подошел к стоявшим перед ним вопросам сходного характера Дж. Вайенс. Он пишет: «Данные по морфологии сигнальных структур (display morphology) были получены на заспиртованных музейных экземплярах. Присутствие либо отсутствие ярких отметин на горле и брюхе — это обычно очень важный признак, а мое знакомство с живыми ящерицами многих видов, а также с заспиртованными недавно и много времени назад показало, что не происходит существенных изменений названных признаков при фиксации» (Wiens, 2000: 599).

Что касается данных по сигнальному поведению, то все они и в этой работе были получены из литературных источников. Правда, в отличие от того, что мы видели в статье Орда и Блюмстейна, Вайенс действовал гораздо более продуманно. Данные по большинству рассматриваемых видов четырех родов принадлежат одному и тому же авторитетному исследователю (Ч. Карпентеру) и двум другим — по видам еще четырех родов. И все же, сам подход, основанный на анализе эволюции окрасочных признаков в их отношении к поведению с использованием одних только спиртовых материалов заставляет с осторожностью отнестись к конечным выводам этого исследования, хотя по содержанию они мне импонируют. Речь идет о том, что окраска и сигнальное поведение могут эволюционировать более или менее независимо. На этой теме я подробнее остановлюсь ниже.

Как реальное состояние дел видится в свете данных, полученных в ходе систематических полевых исследований. Здесь я хочу показать, насколько картина истинных взаимоотношений между особями в популяциях ящериц далека от тех штампов, примером которых может сложить приведенная выше цитата из статьи Орда и Блюмстейна (Ord, Blumstein, 2002: 145–146). Я буду опираться на свои собственные результатам по изучению поведения нескольких видов ящериц в естественных условиях. Заранее хочу сказать, что полученные данные имеют очень мало общего с упрощенными схемами, преподносимыми в подавляющем большинстве статей зарубежных авторов на эту тему. Рассмотрим последовательно, как выглядят в действительности взаимоотношения 1) между самцами, 2) самцов и самок — то, что принято обозначать штампованной формулой «выбор брачного партнера» (mate choice) и 3) о сути истинных различий в репертуарах коммуникативных сигналов у разных видов ящериц.

1) Наиболее полные данные были получены по кавказской агаме *Laudakia caucasia*, изучение которой охватило период с 1985 по 1995 г. (Панов, Зыкова, 2003). У самцов этого вида практически отсутствует дифференцированный репертуар собственно агрессивного поведения. Рассредоточение особей в пространстве поддерживается преимущественно за счет взаимного избегания друг друга взрослыми самцами и взрослыми самками в случае двустороннего визуального контакта, а также, по всей видимости, средствами химической сигнализации, проводниками которой служат ольфакторные метки, оставляемые владельцем участка по всей его площади, преимущественно в местах его максимальной активности (в районе постоянного убежища, на наблюдательных постах и т.д.).

Лишь в качестве подсобного, хотя и весьма действенного способа охраны участка обычно используется стремительный бег по направлению к пришельцу. Наиболее

стандартный ответ на эту акцию — бегство оппонента и возвращение его в пределы собственного участка. Эскалация конфликта с переходом его в прямое противостояние, столкновение и драку возможны лишь в исключительно редких случаях. Коль скоро прямые столкновения между самцами у кавказских агам крайне редки, характерную «позу угрозы» наблюдали лишь дважды за все годы исследований. Самец принимает боковую стойку по отношению к противнику, приподнявшись на всех четырех лапах и слегка опустив голову. В таком положении он медленно пятится назад.

Что касается акции поклонов (push ups), то их можно постоянно наблюдать у особей всех половозрастных классов, но стандартной компонентой поведения они оказываются преимущественно у половозрелых самцов. Здесь имеет место полный континуум переходов от мимолетных однократных опусканий передней части тела и/или головы до структурированных серий разнообразных движений длительностью до 18.5 сек, включающих в себя до 8 поклонов. Как и у других изученных нами видов рода *Laudakia*, поклоны (или «кивания», по нашей терминологии) — это наиболее часто наблюдаемая форма поведения. Однако у кавказской агамы полный стереотип видоспецифических поклонов имеет место преимущественно *при отсутствии социальной стимуляции*, в форме спонтанных, регулярно повторяющихся телодвижений. Это происходит, когда особь пребывает в постоянно используемом ею месте баскинга. Напротив, при социальных взаимодействиях этот стереотип в норме выглядит, как правило, «усеченным», возможно, в силу того, что приоритетными формами действий самца здесь оказываются целенаправленные формы поведения (такие, например, как сближение с социальным партнером, будь то самец или самка), а не какая-либо «сигнализации о намерениях» (Panov, Zykova, 1999: 228).

У степной агамы *Trapelus sanguinolentus*, относящейся к другому роду того же семейства Agamidae, самцы патрулируют границы своих территорий и склонны к взаимной агрессии на их рубежах. У этого вида, как и у представителей рода *Laudkia*, кивания (push ups), перемежающиеся с неподвижностью — это наиболее постоянная форма ***спонтанного*** поведения самца, занимающая весьма значительную часть его временного бюджета в то время когда он проводит время в одиночестве на одном из своих наблюдательных постов.

Кивание наблюдается и в других, самых различных ситуациях. Например, во время перебежек самца между его наблюдательными пунктами; при виде другого самца, находящегося *по ту сторону границы* на его собственной территории; в присутствии самки, когда самец *не пытается* активно сближаться с ней; *после* копуляции и т. д. Однако эти акции ни в коей мере нельзя считать неотъемлемым или даже важным компонентом каких-либо последовательностей действий коммуникативного характера.

Не входит оно и в репертуар самцов, используемый в территориальном поведении. Самец, обнаруживший пришельца в пределах своей территории, не сразу решается на открытый конфликт. Сначала он покидает свой своей возвышенный наблюдательный пункт и начинает ползать, распластав туловище и лапы по песку. Самец заползает под куст и вновь выползает на открытое место, время от времени меняя направление движения. В это время он утрачивает свою обычную окраску и становится молочно-белесым. Затем противники принимают одинаковые позы (сгорбленная спина и опущенная голова) и начинают медленно сближаться, обратившись головами в противоположные стороны. Самцы движутся по кругу, временами меняя направление движе-

ния, но сохраняя при этом постоянную дистанцию порядка полуметра. Последующая драка может проходить в несколько раундов, продолжаясь до 40 мин. Никаких киваний при этом не наблюдается (Панов, Зыкова, 1986; Панов, 2012*б*: 7.1).

Нетрудно видеть, что реально происходящее в сфере отношений между самцами не имеет, фактически, ничего общего с тем, что удается увидеть при попытках моделировать взаимодействия самцов в лаборатории путем ссаживая их попарно в замкнутом помещении[15]. Иными словами, эти опыты ничего не добавляют к нашим знаниям о происходящем в природе и представляют собой нечто вроде *пристального*, *все более углубляемого количественного изучения виртуальной реальности*[16].

2) Взаимоотношения между полами принципиально различны у видов рода *Laudakia* и у степной агамы *Trapelus sanguinolentus*. Так, у кавказской агамы характер половых отношений можно обозначить в качестве «одновременной территориальной полигинии» (Панов, 1983*а*/2009: 149–150). Поскольку на территории самца нередко обитает лишь одна самка, полигиния оказывается факультативной. Число половозрелых самок, живущих на территории самца, может достигать четырех, при средних значениях 1.33-2.43 в разные годы. Репродуктивную ячейку, состоящую из одного территориального самца-резидента и всех самок (достигших либо не достигших половозрелости), привязанных к данной территории мы называем «семейной группой».

Формирование семейных групп происходит автоматически, без каких-либо специальных поисков в отношении особей противоположного пола. Самки, родившиеся в пределах территории данного самца, входят в состав такой ячейки по мере их взросления и вступления в половую зрелость. Со сменой самца-обладателя территории все живущие здесь самки переходят к ее новому хозяину. Если на данной территории живет лишь одна самка, в случае ее гибели самец остается холостяком и не предпринимает попыток разыскивать самок за пределами своей территории (подробности см. Панов, Зыкова, 2003: глава 5).

Членов семейной группы связывают совместные ночевки и особая форма ухаживаний самок за территориальным самцом (см. ниже). Ничего подобного нет у степной агамы, где на территории самца также могут жить несколько самок. Здесь также никто

[15] Австралийский вид *Amphibolurus muricatus*, поведение которого интенсивно исследуют Орд, Эванс и их соавторы, относится, как и виды рода *Laudakia*, к семейству Agamidae и, таким образом, едва ли принципиально отличается от них по общим принципам организации социального поведения, которое, ***в соответствии с бытующими тенденциями в герпетологической этологии, остается неизученным***.

[16] На фоне отсутствия реальных знаний о поведении *Amphibolurus muricatus* в природе весьма показателен характер лабораторных исследований на этом виде. Процитирую резюме к одной из статей данного направления. «Здесь мы показали, что сложная акция поклонов (push-up display) у самцов *A. muricatus* формировалась, вероятно путем взаимодействий между типичными условиями сигнализации и сенсорными свойствами особи-приемника. Мы использовали новую технику, чтобы раскрыть (define) структуру сигнала и спектр типичных телодвижений в плане их направленности, скорости, ускорений и амплитуды. Результаты позволили нам оценить относительную заметность (conspicuousness) моторных паттернов в каждой стереотипной секвенции внутри демонстрации. Вступительный (introductory) взмах хвостом активизирует большую зону зрительного поля, возбуждение не затухает много дольше, по сравнению с происходящим в других его секторах, а скорость процесса говорит о том, что сигнал не будет фильтроваться тем же способом, как поступающие от движения растительности под действием ветра. Эти данные согласуются с идеей, что взмах хвостом выполняет особую функцию. Количественный анализ таких двигательных сигналов может, таким образом, продвинуться в понимании процессов восприятия, что облегчит выявление селективных процессов, ответственных за данные сигнальные структуры» (Peters, Evans, 2003). Здесь перед нами очередной пример изощренной «поделки», по терминологии Т. Куна.

не выбирает полового партнера. Самец в период размножения высматривает самок со своего наблюдательного пункта и, завидев одну из них, ловит ее, хватая за загривок, удерживает так около часа, после чего спаривается с ней (Панов, Зыкова, 1986).

Ни того, ни у другого вида кивания (push ups) не являются сколько-нибудь постоянным компонентом предсовокупительного поведения.

3) Репертуары коммуникативного поведения кавказской и степной агам различаются не «сложностью модификаторов» акции кивания (push ups), как полагают Орд и Блюмстейн, а тем, что помимо акций кивания они включают в себя разное число иных форм поведения. Например, у кавказской агамы имеет место особая церемония «приветствия», адресуемая самкой самцу и включающая в себя длительный телесный контакт между ними: самка ползает в разных направлениях по самцу и пролезает под его головой, передними лапами и под хвостом. Это целостный комплекс поведения, включающий в себя ползание самки на брюхе около самца, замирание в распластанной позе, виляние хвостом и потирание щеками о субстрат. Эти взаимодействия часто, хотя и не всегда заканчиваются серией «согласованных круговых проходов» самца и самки, при которых партнеры многократно проползают друг по другу (подробнее см. Панов, Зыкова, 2003). Эти взаимодействия никогда не ведут к копуляции[17].

Ползанье на брюхе наблюдается и у самцов степной агамы, но как компонент агонистического поведения. Самцы кавказской агамы в этом контексте (например, у при обследовании запаховых меток других особей) проделывают так называемый «медленный проход». Самец передвигается не как обычно (быстрой рысью), а медленным шагом. Характерные сопутствующие элементы — опущенный гиоид и ощупывание субстрата языком. Медленный проход характерен для самца также в момент приближения к самке непосредственно перед брачными играми или копуляцией, а также в заключительной фазе брачных игр (при встречном движение партнеров по круговым траекториям).

Все акции такого рода не являются дискретными (хотя бы в силу того, что зачастую имеют общие элементы) и, строго говоря, могут быть наиболее адекватно описаны в качестве звеньев единого континуума. Поэтому процедура подсчета числа демонстраций (displays) у того или иного вида, на чем основаны построения Орда и Блюмстейна, не имеет под собой реальной почвы и создает лишь обманчивую иллюзию точности.

В заключение этого раздела полезно будет сказать несколько слов о взаимосвязи между структурами покровов, окраской и поведением ящериц, поскольку эта тема активно эксплуатируется в тех работах, где говорится о половом отборе у рептилий, о чем речь пойдет ниже. Изменения окраски наблюдаются не только в коммуникативных контекстах. Они служат очевидным ответом на изменения температуры воздух и общего физиологического состояния особей. Вторичные половые окрасочные признаки становятся явно выраженными лишь при жаркой погоде. Например, у обыкновенного стеллиона *Laudkia stellio brachydactyla* взрослые особи обоих полов характеризуются хорошо заметными оранжевыми полями вокруг глаз и ушных отверстий, контрастирующими с общим грязно-желтовато-серым тоном верхней части тела. При повышении температуры воздуха окраска спины и головы становится белесо-серой, а желтовато-оранжевые отметины на голове, пятна на спине и хвост — ярко оранжевыми. Самец в состоянии сексуальной мотивации, при контактах с самкой и во время агрессивных

[17] Эти формы поведения присутствуют в репертуарах по крайней мере еще двух видов рода *Laudakia*, именно у *L. erythrogastra* и *L. stellio* (Панов, Зыкова, 2003).

взаимодействий с соперником приобретает иной вариант окраски. Голова, грудь, передние лапы и спина становятся темными синевато-асфальтовыми, почти черными. На этом фоне контрастно выделяются оранжевые поля по бокам головы, отметина того же цвета внизу горловой складки и оранжевые пятна на спине. Задние лапы и хвост также выглядят ярко оранжевыми. На горле вдоль края нижней челюсти иногда проступают неясно очерченные беловатые пятна.

Самка степной агамы в период откладки яиц меняет свою обычную тусклую серо-бурую окраску спины на светло-оранжевую с крупными красноватыми пятнами. Едва ли такие особенности внешнего облика, как и белесую окраску агрессивно настроенного самца кавказской агамы, можно обнаружить при работе со спиртовыми музейными экземплярами. Мой собственный опыт работы с таким материалом говорит о том, что он, вопреки мнению Дж. Вайенса (см. выше), совершенно не годится для анализа окрасочных признаков.

Клиповый функционализм во взглядах на эволюцию полового диморфизма у ящериц. Как следует из сказанного выше, в коммуникативном поведении ящериц окраска служит неотъемлемым компонентом сигнальных акций, адресуемым конспецификам. При этом ее изменения чаще приурочены к тем фрагментам покровов, которые Вайенс называет сигнальной морфологией (display morphology). К числу таких областей у многих видов ящериц относится нижняя поверхность головы. Здесь в момент социальных взаимодействий у самцов, за счет опускания гиоида, появляется так называемый горловой мешок, кожа которого одновременно становится контрастно окрашенной. Характер этой окраски имеет строго видоспецифический характер. Появление ярко окрашенного горлового мешка нередко сопровождается изменением окраски некоторых (хвост) либо всех без исключения поверхностей тела. Они могут менять свой цвет и в отсутствии выпячивания горлового мешка, как это происходит, например, при территориальных конфликтах между самцами степной агамы. Таким образом, сама суть сигнального поведения состоит у ящериц в одновременном изменении конфигурации тела и окраски отдельных его частей либо всей поверхности покровов. Это всегда воспринималось как азбучная истина в этологии ящериц.

По-другому думают неоднократно упоминавшийся Т. Орд и его соавтор Д. Стюарт-Фокс. Они рассматривают окраску и «сигнальную морфологию» как две независимые системы признаков, В первой их публикации на эту тему обсуждается только эволюция окраски и полового дихроматизма (Stuart-Fox, Ord, 2004). Во второй, опубликованной годом позже, анализируются гипотетические пути эволюционных преобразований особенностей сигнальных структур, которые авторы обозначают термином «орнамент»[18]. В этой статье окраска *не упоминается ни единым словом* (Ord, Stuart-Fox, 2006).

Идея первой статьи состоит в следующем. Авторы делят окраску на две категории «экспонируемую» (exposed) и «скрываемую» (concealed). Первая относится к верхней поверхности тела и потому может восприниматься хищниками. Вторая распространяется только на те участки тела, которые меняют окраску во время социальных взаимодействий. Поэтому, как полагают авторы, эволюция «экспонируемой» окраски идет под воздействием хищников и находится под контролем естественного отбора. Что касается «скрываемой» окраски, то это — поле действия полового отбора. Для подтверждения этих построений использовали материалы музейных коллекций (по 253 видам из 48 родов, то есть 67% всего видового разнообразия семейства Agamidae) и литера-

[18] Он широко используется в литературе по проблеме полового отбора, о чем еще будет сказано ниже.

турные данные, касающиеся характера местообитаний этих видов. Затем, с использованием всевозможных формальных процедур высчитывали для всей выборки корреляции между степенью полового диморфизма по двум категориям окраски и характером местообитаний (открытые – лесного типа). Эти подсчеты привели к выводам, согласно которым самцы обычно (typically) обладают окраской, более яркой (conspicuous) по сравнению с самками в местообитаниях лесного типа. С другой стороны, дихроматизм по «скрываемой» окраске положительно коррелировал с половым диморфизмом по общим размерам особей (Stuart-Fox, Ord, 2004).

На первый взгляд, все это выглядит очень основательно и современно. Однако, как известно, количество далеко не всегда служит гарантией качества, в данном случае — конечных выводов (как, например, в рассмотренной выше статье Орда и Блюмстейна). Я уже указывал на всю ограниченность методов оценки характера окраски с использованием спиртовых музейных коллекций, а также на шаткость сопоставлений, проводимых на основе массивов разнородных литературных данных. Но главный дефект подхода, использованного авторами, состоит в том, что бесспорно интегральное свойство организма, каковым является окраска его покровов, априорно «режется по живому» на две половины, каждой из которых приписывают собственные функции, находящиеся, якобы, под давлением разных селективных сил. Помимо всего прочего, результаты проделанного математического анализа первичных материалов не являются ни в какой мере доказательством гипотезы об эволюции части окрасочных признаков под действием естественного отбора, а других — на основе отбора полового. Чтобы показать несостоятельность такого хода мысли, я отошлю читателя к материалам глав 1 и 2, где дана более детальная аргументация этой моей позиции.

По изложенным причинам не менее рискованным представляется мне предлагаемое авторами категорическое разграничение свойств покровов на две составляющие (окраска и орнамент), эволюционные истории которых, по их мнению, позволительно рассматривать вне зависимости одной от другой.

Утрата самцами вторичнополовых структурных признаков в ходе эволюции. В упомянутой выше другой статье тех же двух авторов (Ord, Stuart-Fox, 2006) они рассматривают предположительный ход эволюции эксцессивных структур, относимых к категории орнаментов, у 240 видов агамовых ящериц. Сюда авторы относят семь типов морфологических образований. Это горловой мешок и всевозможные ансамбли увеличенных (в большей или меньшей степени) роговых чешуй: головной, спинной и хвостовой гребни, их разрастания в области ушного отверстия. Еще одна структура свойственная немногим видам — это удлиненная роговая пластина, локализованная на роструме[19] (рис. 4.13*ж*, *з*; рис. 4.14).

Данные относительно присутствия или отсутствия того или иного типа орнаментов у каждого данного вида были наложены на филогенетические деревья, построенные на основе молекулярных (митохондриальная ДНК) и/или морфологических признаков.

[19] Любопытно, что ни словом не упоминается такой «демонстративный орган» (по терминологии из работы: Geist, 1966), как хвост круглоголовок рода *Phrynocephalus*, включающего в себя более 45 видов евразийской фауны. При сложно дифференцированных движениях хвоста, имеющих строго видоспецифичный характер, становится хорошо заметной (по крайней мере, для наблюдателя) контрастная окраска его нижней поверхности (см., например, Панов и др., 2004). При той схеме классификации явлений, которой придерживаются Орд и Сюарт-Фокс, они попросту не имели возможности включить этих ящериц в круг своего рассмотрения. Сам хвост едва ли возможно рассматривать в качестве «орнамента», а окраска, как следует из их построений, — это уже совсем иная материя.

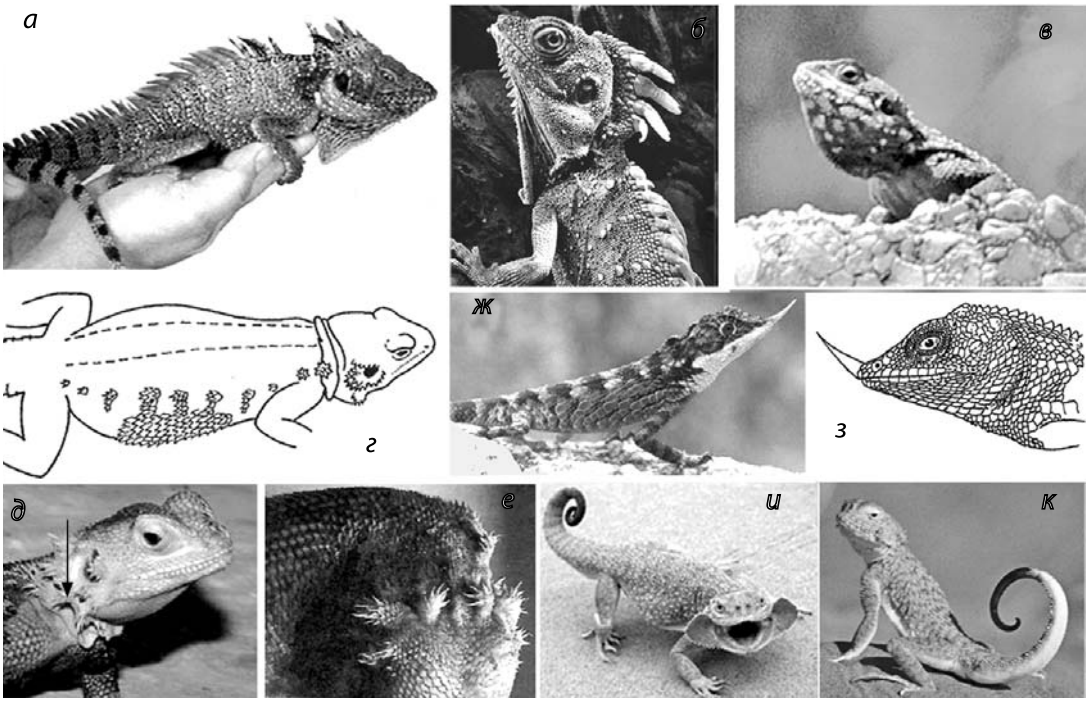


Рис. 4.13. Структуры покровов у ящериц, традиционно относимые к продуктам полового отбора (*а*, *ж*, *з*). *а* — *Hypsilurus dilophus* (Agamidae, Папуа Новая Гвинея), *ж*, *з* — *Ceratophora stoddarti* (Agamidae, Шри Ланка). Другие структуры, используемые (*в*, *и*, *к*) и не используемые (*г*, *д*, *е*) в демонстрационном поведении. К числу последних относится конфигурации чешуй в области шеи, варьирующей от умеренной шиповатости (*г* — кавказская агама *Laudakia caucasia*) до гипетрофированной в меньшей (*д*, *е* — *Laudakia nupta*) или большей (ушастая круглоголовка *Phrynocephalus mystaceus*) степени. *к* — использование хвоста в качестве «демонстративного органа» ушастой круглоголовкой.
а, *ж*, *з* — из: Ord, Stuart-Fox 2006; *г, д*, *е* — из: Панов, Зыкова, 2005; *к* — фото автора

Реконструкции анцестральных состояний орнаментальных структур показали, что они обычно развиваются первоначально у особей обоих полов, а половой диморфизм формируется затем в результате утраты их самками. В некоторых филогенетических ветвях возможен иной ход событий: структура приобретается самцами, а вслед затем — и самками, так что результатом оказывается мономорфизм по «самцовому типу».

Удалось установить, что утраты исследуемых структур имеют мес-

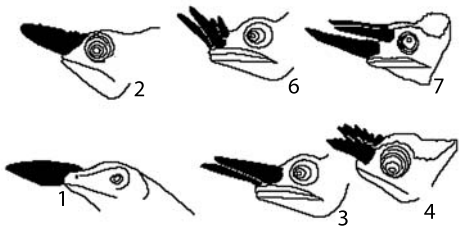


Рис. 4.14. Головные выросты у хамелеонов. 1 — *Ceratophora tennentii*, 2 — *Calumma nasuta*, 3 — *Chamaeleo* (*Trioceros*) *montium*, 4 — *Bradypodion tavetanum*, 5 — *Harpesaurus beccarii*, 6 — *Chamaeleo quadricornis*, 7 — *Ch. jacksonii*.
Из: Emlen, 2008.

то в эволюции ящериц очень часто. Неожиданным для исследователей оказался факт широкой распространенности этого явления у самцов. Так, например, гребни чешуй на голове утрачивались у самцов 11–30 раз (средняя 21), а у самок 10–26 раз (средняя 19). Многочисленными оказались эволюционные утраты таких структур, как спинной гребень чешуй и горловой мешок, причем эти события затрагивали преимущество фенотипы самцов (Ord, Stuart-Fox, 2005: 801).

Поскольку эти результаты явно противоречат классическому варианту доктрины полового отбора, авторы, как и в других подобных случаях, вынуждены прибегать к дополнительным гипотезам *ad hoc*, которые уводят нас далеко за пределы ее предсказаний. Одна из них основана на предположении, что утрата эксцессивных структур самцами снижает их риск гибели от хищников, в особенности в местообитаниях, где их пресс *представляется авторам* особенно высоким (см. предыдущий подраздел). В развитие этой гипотезы выдвигается еще одна, согласно которой условием для утраты признака могут служить особенности убежищ, в которых ящерицы скрываются от хищников. Еще менее убедительной представляются следующие построения: «... возможен исторический сдвиг в направлении полового отбора вследствие изменений экологической обстановки, трансформаций в предпочтениях самок или демографических процессов, Так, резкое уменьшение размеров популяции может вести к тому, что предпочитаемый [самками] фенотип самцов оказывается исключительно редким, в силу чего самки становятся менее избирательными, поскольку стоимость (cost) поисков самца возрастает. Предпочтения самок к облику самцов может существенно измениться после того, как популяция минует такое бутылочное горлышко» (Ord, Stuart-Fox, 2006: 805). Далее таким же способом привлекаются сценарии, основанные на явлениях генетического дрейфа и эффекта основателя. Все это трудно расценить иначе как совершенно произвольное теоретизирование, которое способно лишь испортить впечатление от интереснейших результатов, полученных авторами статьи.

Не знаю, чувствовали ли это они сами, но в итоге они вынуждены признать, что «Утрата самцами признаков, *выработанных половым отбором* (пресловутые sexually selected traits) распространена *на удивление часто* и остается, в целом (largely), феноменом не объясненным» (там же; курсив мой — *Е.П.*). Хочу подчеркнуть, что результаты, полученные в филогенетических реконструкциях Орда и Стюарт-Фокса, полностью согласуются с выводами об эволюции окраски и полового дихроматизма, изложенными в предыдущей главе 3.

4.3. «Орнамент» или «оружие»?

Стремление проводить четкие границы там, где их существование по меньшей мере спорно (например, окраска экспонируемая/скрываемая; орнамент/окраска) — это характерная особенность тех, кто неуклонно следует постулатам доктрины полового отбора. Эта процедура, не рекомендуемая принципом бритвы Оккама, порождает иллюзию продвижения науки вперед. В действительности же, на этом пути накапливаются все новые термины, смутно оформленные и зыбкие по содержанию.

Совсем недавно Д. Имлин продолжил эту традицию. «В ранних обзорах признаков, выработанных половым отбором (sexually selected traits) имела место тенденция придавать одинаковый вес орнаментам и оружию[20], но современная мысль концентрируется преимущественно на явлениях первой категории (ссылки: Andersson, 1994; Andersson,

[20] Здесь, наряду с Дарвином, цитируется также изданная на русском языке книга Л.Ш. Давиташвили (1961).

Iwasa, 1996). Это особенно явно проявляется в теоретических трактовках полового отбора, а генетические модели эволюции структур, созданных половым отбором, почти неизменно строятся на механизмах выбора самками самцов. Следовательно, мы не имеем четкого (explicit) теоретического каркаса для рассмотрения эволюции оружия...» (Emlen, 2008: 388).

Рис. 4.15. Рогатая ящерица *Phrynosoma asio*.

Из многочисленных превосходных иллюстраций, приведенных в этой статье, напрашивается мысль, что ее автор склонен считать оружием все то, что *может выглядеть* в качестве режущих или колющих инструментов. В отношении ящериц в статье сказано немного: «Немногие виды “хоботных анолисов” и некоторые агамиды обладают ростральными рогами, и у многих видов африканских хамелеонов также есть подобные образования, варьирующие от широких, плоских выступов, покрытых чешуей, до заостренных рогов, максимальным числом до четырех. То *немногое, что известно об этих ящерицах*, говорит о том, что эти образования имеют *сигнальный характер, а* ***также*** *используются в качестве оружия* при агонистических взаимодействиях самцов на ветвях деревьев»[21] (там же: 397). Следует заметить, что Орд и Стюарт-Фокс относят удлиненную ростральную чешую, изображенную на рисунке из статьи Имлина (рис. 4.14) в качестве разновидности оружия, к категории орнамента.

Совершенно очевидно, что считать образования такого рода «орнаментом» (сигнальной структурой) либо оружием, или же и тем и другим (как следует из слов самого Имлена, выделенных мной курсивом) — это дело вкуса и едва ли требует серьезного обсуждения. Дело в том, что наиболее действенное оружие у ящериц — это их зубы, а у варанов — также хвост, сильный удар которого весьма болезнен. Поэтому эти животные едва ли нуждаются в ситуациях нападения и защиты в структурах, использование которых в борьбе не выглядит достаточно очевидным.

Сейчас я более подробно остановлюсь на другом примере, из которого должно стать понятным, насколько расплывчато понятие «оружие» в трактовках Имлина и какие новые затруднения оно порождает для доктрины полового отбора.

Костные рога жабовидных ящериц. К роду *Phrynosoma* относятся 15 видов ящериц, населяющих Северную Америку. Одна из характерных особенностей их морфологии это направленные назад выросты чешуйчатой и височной костей. Такого рода шип присутствует также на лобной кости в заглазничной области (рис. 4.15). У некоторых

[21] Все что мне удалось узнать по этому поводу, сводится к следующим строчкам из работы Г. Уоринга: «McKeown (1995), — пишет он, — замечает, что взрослые самцы хамелеона *Chamaeleo jacksonii* бросают вызов (challenge) самцам равной величины и вступают с ними в дуэль, в ходе которой противники толкают друг друга рог в рог и пытаются изгнать оппонента. Слабый в конце концов всегда ретируется» (Waring, 1997, http://www.hear.org/alienspeciesinhawaii/waringreports/chameleon.htm).

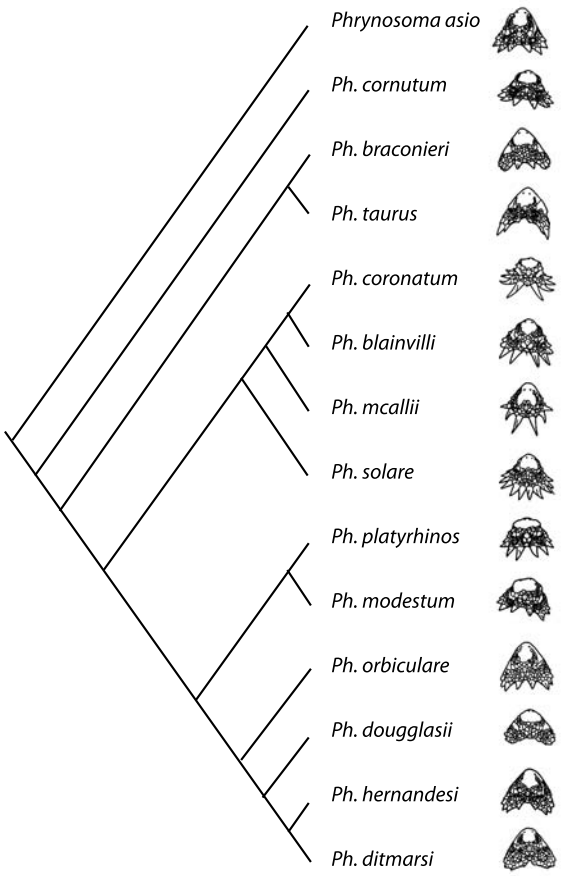


Рис. 4.16. Межвидовые различия в количестве и форме костных черепных выростов у рогатых ящериц рода *Phrynosoma*.
По: Bergmann, Berk, 2011 с изменениями

видов эти образования короткие и сравнительно тупые, у других — сильно удлинены и заострены, так что вполне соответствуют тому, что укладывается в понятие «эксцессивные структуры» (рис. 4.16).

Замечу вскользь, что они выглядят очень похожими на черепные выросты представителей некоторых родов динозавров, на что в свое время обратил внимание Э. Колберт, описавший череп формы *Hypsognatus* из верхнего триаса Северной Америки (Colbert, 1926, цит. по: Давиташвили, 1961; рис. 4.17*а*). Аналогичные выросты у динозавров рода *Styracosaurus* располагаются на той же чешуйчатой кости, что и у жабовидных ящериц (Давиташвили, 1961: 333 и далее). Этот автор рассматривает подобные образования у динозавров в качестве эксцессивных структур и предполагает, что они могли использоваться в качестве оружия при драках между самцами.

Еще одна особенность жабовидных ящериц состоит в том, что у них самки крупнее самцов (иногда весьма заметно). Более крупные размеры самок объясняются тем обстоятельством, что их рост продолжается дольше, чем у самцов (Zamudio, 1998) и, таким образом, в силу аллометрических закономерностей, они имеют более длинные «рога». Сейчас считается общепризнанным, что в данном случае главная функция этих образований состоит в обеспечении защиты особи от хищников (Sherbrooke, 1987, 2008; Brodie, 2004; Young et al., 2004). Антихищническое поведение жабовидных ящериц, которому уделяют много внимания, включает в себя, в частности, позы, в которых они демонстрируют нападающему свои эффективные средства защиты (Sherbrooke, 1987, 2008; и др.).

Таким образом, здесь мы имеем дело со структурами, задействованными в межвидовых отношениях, которые, по определению, не входят сферу явлений, относимых к сфере полового отбора. Именно это имеют в виду Бергманн и Берк, которые подчеркивают, что рога этих ящериц обязаны действию естественного отбора, результатом которого в данном случае оказываются структуры, внешне не отличимые от тех,

что принято относить к категории «орнаментов» (Bergmann, Berk, 2011).

Стоит обратить внимание на то обстоятельство, что явно эксцессивный характер эти образования имеют, фактически, только в одной филетической линии рода *Phrynosoma* (центральная группа из четырех видов на рис. 4.16). Если допустить, что эти острые выступы достаточно эффективны при защите от хищников у всех прочих видов рода[22], то здесь перед нами очевидные «излишества». Их сущность можно рационально объяснить лишь одним обстоятельством, именно ***эволюционной инерцией потенций морфогенеза***, свойственной этой группе рептилий. А если так, то и многие «орнаменты», о которых речь шла ранее, скорее имеют ту же природу, а не являются результатом мифического полового отбора.

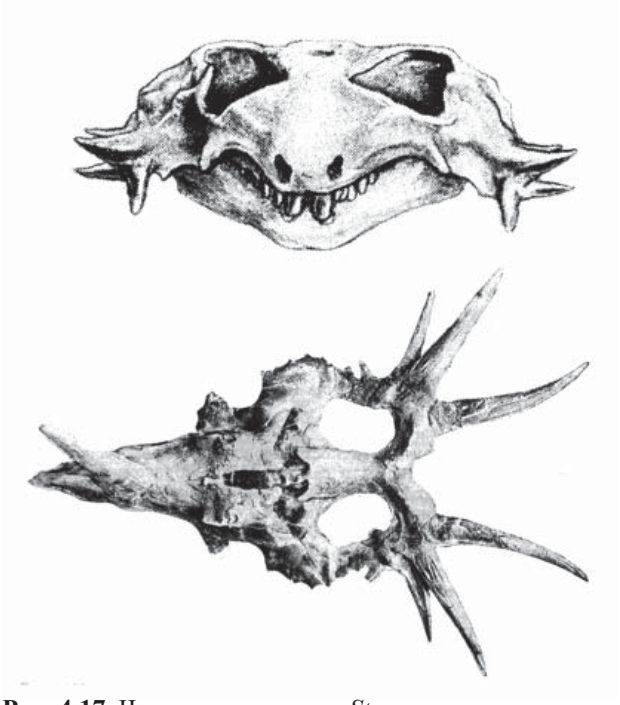


Рис. 4.17. Череп стиракозавра *Styracosaurus albertensia*.
Из: Давиташвили, 1961

В статье Бергманна и Берка головные шипы жабовидных ящериц по традиции именуются «оружием». К сожалению, Д. Имлин, предлагая программу изучения «эволюции оружия в животном мире», не обратил внимания на принципиальные различия в функциях средств самозащиты (в особенности от хищников) и тех инструментов, которые, согласно доктрине полового отбора, используются при конкуренции самцов из-за доступа к самкам. Отсутствие четко оговоренного разграничения этих двух явлений вносит дополнительную путаницу в рассуждения об относительной роли естественного и полового отбора. Стремление этого автора рассматривать в качестве «оружия» все то, что по степени своей экстравагантности своей формы соответствует эксцессивным структурам в трактовке Давиташвили, приводит подчас к поистине поразительным несоответствиям. Так, в основном тексте обширной статьи Имлина (26 страниц) отсутствует слово «птицы»[23], упоминаемое в списке литературы в названии одного-единственного источника. В самом деле, в понимании приверженцев полового отбора птицы располагают множеством разнообразных «орнаментов», но

[22] Действенность этих образований в плане самозащиты видят в том, что торчащие шипы мешают хищнику проглотить ящерицу, а если ему удастся сделать это, то он погибнет от прободения кишечного тракта. Но такой же эффект могут оказывать пучки острых роговых чешуй по бокам головы многих агамовых ящериц (см., например, рис. 4.13*г–е*).

[23] Рассмотрены многие группы беспозвоночных, амфибии, рептилии и млекопитающие (среди них рогатые свиньи, рогатые грызуны и прочие существа, которым «не полагается быть рогатыми»).

лишены «оружия» как чего-то «излишнего» с точки зрения их выживания. Спрашивается, куда в этой системе взглядов отнести клювы и когти птиц, используемые ими как для самозащиты, так и в драках между особями одного и того же пола? И если в рамках доктрины полового отбора позволительно считать «оружием» шею жирафа, то почему то же назначение не приписать ногам страуса?

Очевидная для грамотного биолога нелепость построений, подобных тем, что выстроены вокруг темы «оружия» у животных, заставляет кое-кого все чаще склоняться в сторону постепенного отказа от идеи полового отбора в пользу представлений об универсальной роли в эволюции селективных процессов, более широко принятых научным сообществом. Так, например, эволюцию рогов у самок млекопитающих все чаще объясняют действием естественного отбора (см. следующую главу). Намеки на ту же тенденцию наблюдаются сегодня и при попытках объяснить происхождения экстравагантной окраски у рептилий (см., напр., Stuart-Fox et al., 2007).

4.4. Половой диморфизм в структурных особенностях оперения птиц

Половые различия в оперении затрагивают не только его окраску, но также длину и форму перьев. Так, например, при кастрации петуха такие признаки, как изогнутые перья хвоста и удлиненные — воротника сохраняются почти в первоначальном виде, отличающем их от коротких перьев на тех же участках тела у самок. Не исчезают и шпоры на ногах птицы[24]. Тот же фенотип получает и самка после кастрации. Эти черты структуры оперения М.М. Завадовский называл признаками *псевдосексуальными*, или *независимыми,* в том смысле, что они могут формироваться без воздействия со стороны гонад половых желез, но развитие которых может быть остановлено половой железой другого пола. Именно, формирование перьевого наряд петуха и шпор на его ногах блокируется у самок кур гормонами яичника. То же самое справедливо в отношении знаменитого «хвоста» павлина.

Экзотическая форма перьев надхвостья (а не хвоста) индийского павлина *Pavo cristatus*, как и все это образование в целом, много годы казалось неопровержимым доказательством творческой роли полового отбора. Этому догмату был нанесен существенный сравнительно недавними исследованиями японских орнитологов. Это наиболее тщательно выполненная работа, по сравнению с многими другими, которые проводили в *традициях верификации* привычных представлений. Как это вообще свойственно японским исследователям, здесь к вопросу подошли с непредвзятых позиций, вне желания подтвердить или опровергнуть устоявшиеся взгляды. Результат оказался, как мне кажется, неожиданным даже для самих исполнителей этой работы.

Как пишут М. Такахаши с соавторами, задача работы состояла в том, чтобы исследовать роль шлейфа (удлиненного надхвостья) во взаимоотношениях самцов и самок в дикой популяции вида в Японии. Исследование продолжалось 7 лет. Самцов отлавливали на приманку, после чего взвешивании и измеряли длину шпор, клюва, крыла, надхвостья и хвоста. Всего таким образом были обследованы 34 самца. Удалось сопоставить данные по длине надхвостья и успеха у самок для 24 самцов (33 самцов/лет). Не было обнаружено свидетельств того, что самки проявляют предпочтения к самцам с наиболее экстравагантными шлейфами (такими, которые имеют большую длину, украшены большим количеством глазков, и с более симметричным их расположением). С учетом ранее полученных данных исследователи пришли к выводу, что шлейф сам

[24] Которые Д. Имлин забыл рассмотреть в своем обзоре «оружия» в животном мире.

по себе не является универсальным стимулом, на который направлены поиски самок. Он подвержен малой межиндивидуальной изменчивости и не может служить надежным индикатором общей конституции самца, что соответствует имеющимся физиологическим данным. Было обнаружено также, что некоторые особенности сигнального поведения самцов во многом обусловлены поведением самок и, таким образом, коррелируют с успехом самцов у самок. В то время как шлейф и демонстрации самцов необходимы для успешной репродукции, в данной популяции самки осуществляют выбор самцов, ориентируясь на стимулы иные, чем те, которые поступают от демонстрации шлейфа самцами (Takahashi et al., 2008[25]).

Разнообразие форм полового диморфизма по структуре оперения у африканских ткачиков рода Euplectes. В поисках подтверждения справедливости идеи полового отбора ее приверженцы чаще всего обращаются к таким структурным особенностям оперения птиц, как длина и форма хвоста. Первая работа в этом направлении была выполнена самим М. Андерссоном. Именно она оказалась одним из стимуляторов дальнейшего развития всей этой системы представлений[26]. Путем искусственного изменения длины хвоста у африканских полигинных ткачиков *Euplectes progne* (рис. 4.18) автор показал, что самцы с удлиненными хвостами. привлекали на свои территории достоверно ($p < 0.5$) больше самок, чем те, у которых хвосты были оставлены интактными или укорочены. Заключительная фраза этой статьи звучит так: «Представленные здесь результаты подтверждают гипотезу Дарвина, что некоторые (certain) орнаменты самцов способствуют самкам в их выборе полового партнера и, ***вероятно*** (***probably***), возникают в эволюции на этой почве (Andersson, 1982). Выделенная мной оговорка Андерссона очень важна. В самом деле, позволяет ли строго научный подход выводить без колебаний из событий, имеющих место сегодня, характер тех процессов, которые могли стать их основой? Думаю, что этот прием весьма малопродуктивен.

Рис. 4.18. Самец ткачика-вдовушки *Euplectes progne* в полете.
http//www.google.ru/images?imgurl

Осторожность в выводах, проявленная Андерссоном в цитируемой работе, была полностью утрачена в интерпретациях происходящего после того, как идея полового отбора превратилась в господствующую доктрину. В ин-

[25] Эта статья в русском переводе опубликована в № 5 электронного журнала «Этология и зоопсихология».

[26] На этой почве развернулись попытки Моллера и его многочисленных соавторов доказать, что форма хвоста деревенской ласточки *Hirundo rustica* есть результат полового отбора. О том, что эти попытки потерпели провал, см. в разделе 2.2.

тересной серии исследований, предпринятых в продолжение ранней работы Андерссона, половой отбор рассматривается уже как нечто само собой разумеющееся. Я имею в виду цикл изысканий, проводившихся в последние годы коллективом зоологов Гётеборгского университета (Pryke et al., 2001; Pryke, Andersson[27], 2002, 2003, 2005, 2008; Prager et al., 2008) на нескольких видах ткачиков рода *Euplectes*.

Итогом этих исследований стала превосходная в плане эмпирического содержания работа М. Прагер «Филогения и разнообразие сигнальных структур у вдовушек и бархатных ткачей» (Prager, 2010). Согласно филогенетическому древу, построенному автором на маркерах митохондриаальной и ядерной ДНК, монофилетической является группа бархатных ткачей (*Euplectes* s. str.), но «истинные» вдовушки принадлежат к другой филогенетической ветви (вкладка 2 между с. 400 и 401). Как можно видеть, наиболее длиннохвостые виды присутствуют в обоих этих подразделениях. По мнению автора работы, «Ныне живущие виды происходят от короткохвостого предка с желтыми сигнальными участками оперения [т.н. «эполеты» на крыльях — *Е.П.*] . Длинный хвост, приобретаемый самцами лишь на время размножения (nuptial tail) и красная окраска эполет формировались в эволюции по крайней мере по одному разу в каждой из двух филетических линий, вероятно в качестве *конвергентного ответа на установившийся ранее направленный половой отбор в сторону как можно большей заметности демонстрированя самцами своего качества*. Эти результаты находятся в любопытном контрасте с нескольким недавними исследованиями, показавшими лабильность эволюции орнамента у птиц и других животных» (там же: Abstract. Курсив мой — *Е.П.*).

Хочу обратить внимание читателя на несколько любопытных обстоятельств, которые, на мой взгляд, не вполне укладываются в приведенную интерпретацию. Дело в том, что предпочтения самок к самцам с искусственно удлиненными хвостами показаны не только для трех видов вдовушек, у которых самцы наиболее длиннохвосты (рис. 4.19, внизу), но и в отношении сравнительно короткохвостого вида вдовушек *Euplectes axillaris* и даже у *E. ardens*), который относится к кладе типично короткохвостых бархатных ткачей (Pryke, Andersson, 2002, 2008).

Как пишут эти авторы, здесь можно видеть филогенетически исходное (ancestral) предпочтение самок у видов всего этого таксона в отношении самцов с удлиненными хвостами, вопреки тому обстоятельству, что эти виды лишены полового диморфизма по данному признаку. Объяснение этому можно видеть либо в том, что такая реакция самок унаследована от общего длиннохвостого предка всей группы (а не короткохвостого, как это следует из реконструкции М. Прагер), либо в их свойстве реагировать на соответствующие суперстимулы. По словам самих авторов, интересующее нас явление, именуемое ими «сдвигом в восприятии» (sensory bias), заставляет самок этих видов позитивно реагировать с большей охотой на незнакомые им ранее признаки самцов (сверхнормальные стимулы), нежели на те, что соответствует естественному размаху изменчивости сигнала, к которой его приемник адаптирован генетически либо на основе предшествующего опыта (Pryke, Andersson, 2008). Здесь эти авторы ссылаются на представления о суперстимулах Н. Тинбергена (Tinbergen, 1948), который видел в явлении некое имманентное свойство восприятия, свойственное в равной мере и бабочке сатиру и серебристой чайке. Когда птица этого вида предпочитает садиться на яйцо, в три раза крупнее обычного, а не на свое собственное, здесь едва ли следует апеллировать к какой либо специальной форме отбора в качестве эволюционной причины,

[27] Стаффан Андерссон, не автор книги «Половой отбор».

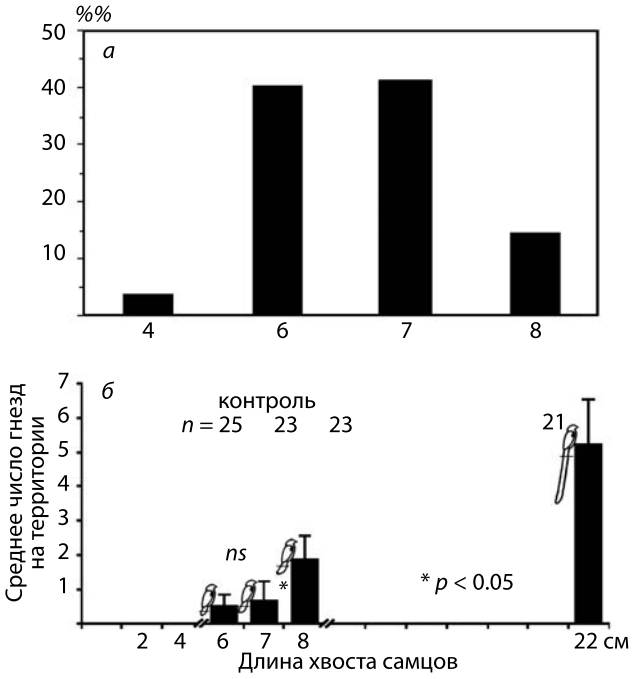


Рис. 4.19. Значение длины хвоста в брачных взаимоотношениях ткачиков *E. axillaris*: *а* — распределение самцов с разной длиной в естественной популяции; *б* — реакция самок на самцов с естественной и искусственно увеличенной (до 22 см) длиной хвоста.
Из: Pryke, Andersson, 2002.

сформировавшей подобное поведение. Точно так же можно отбросить идею о том, что предпочтения самок ткачиков к самцам с длинными хвостами сформировалось под влиянием полового отбора.

О том, что это возражение не голословно, могут свидетельствовать факты, приведенные в одной из статей С. Прайк и С. Андерссона. Она посвящена изучению реакции самок *E. axillaris* (вида, у которых самцы сравнительно короткохвосты) на потенциальных половых партнеров с хвостами, удлиненными в три раза. Исследователи предварительно оценили естественный размах изменчивости самцов. Как видно из рис. 4.19*а*, оказалось, что наиболее длиннохвостые самцы в выборке из 252 особей составляют чуть меньше 15% (Pryke, Andersson, 2002). Из этого, на мой взгляд, с очевидностью следует, что предпочтения самок к длиннохвостым самцам не приводят к сдвигу в соотношении между долями самцов с хвостами разной длины, так что распределение значений остается из поколения в поколение близким к нормальному[28]. Или, другими словами, вопреки мнению авторов статьи, какой-либо очевидный результат действия полового отбора в данной популяции не обнаруживается.

Результат, показанный на рис. 4.19*б*, может, в принципе, иметь несколько иную трактовку, по сравнению с преподносимой авторами статьи. Мы видим, что самцы с максимальной естественной длиной хвоста (8 см) способны привлечь на свою территорию достоверно больше самок по сравнению с менее длиннохвостыми самцами (6–7 см). Резкое увеличения числа самок на территориях самцов с искусственно удлиненными хвостами может быть результатом своего рода цепной реакции, зависящей не столько от длины хвоста обладателя территории, сколько от того, каким здесь было начальное количество самок.

[28] Это хороший пример так называемого транзитивного полиморфизма (см. Мейен, 1978: 505).

Рис. 4.20. Внешняя морфология и половой диморфизм у капского сахарного медососа *Promerops cafer* (сем. Promeropidae; вверху) и нектарницы *Antobaphes violacea* (Nectarinidae; внизу).

Как показало исследование, проведенное Фридлом и Клюмпом на другом виде ткачиков (*E. orix*) с аналогичной социальной организацией[29], самки распределяются по территориям самцов случайным образом, оказываясь преимущественно на тех из них, где уже есть гнездящиеся самки (Friedl, Klump, 2000). Таким образом, можно допустить, что и в популяции *E. axillaris* при достижении определенного порога численности самок на данной территории процесс их вселения пойдет ускоренно, по принципу положительной обратной связи. Прайк и Андерссон цитируют эту статью, но при пересказе полностью искажают основную идею ее авторов. Те буквально пишут, что их исследование *не показало* приверженности самок к территориям с бóльшим числом гнезд, выстроенных самцами-хозяевами (Friedl, Klump, 2000: Abstract), а в цитировании утверждается, будто распределение самок определяется именно числом таких гнезд (Pryke, Andersson, 2002: 2145).

О неубедительности попыток объяснить структурные особенности оперения птиц действием полового отбора. Чтобы аргументировать мысль, согласно которой эти попытки дают лишь видимость объяснения эволюционных трансформаций, сошлюсь на содержание еще одной статьи по поводу экстравагантной структуры хвостового оперения птиц. Ее недавно опубликовал международный коллектив из пяти орнитологов, которые занимались сравнением строения хвоста у двух неродственных друг другу видов птиц: капского сахарного медососа *Promerops cafer* (сем. Promeropidae) и нектарницы *Antobaphes violacea* (Nectarinidae). У самцов первого вида хвост чрезвычайно длинен, у второго он ступенчатый с сильно удлиненными средними рулевыми[30] (Grégorie et al., 2007; рис. 4.20).

Отлавливая птиц, авторы сравнивали для обоих видов коэффициенты вариации в оперении хвоста («орнаментальные признаки», по их выражению) и других, «не орнаментальных» параметров у самцов и самок. Оказалось, во-первых, что и там и тут самцы и самки не различались по коэффициентам вариации признаков второй категории, тогда как орнаментальные признаки в обоих случаях варьировали в гораздо большей степени. Во-вторых, было показано, что изменчивость оперения хвоста была досто-

[29] У обоих видов самец, занявший территорию, еще до появления самок строит в ее пределах несколько гнезд (так называемые «cock's nests»).

[30] Что вообще свойственно многим видам этого семейства (например, *Nectarinia famosa, N. ignicauda, N. johnstoni, N. gouldae, N. phoenicura, N. pulchella, N. reichenowi, N. tacazze, N. violacea*).

верно более высока у капского медососа, нежели у нектарницы. На этом основании сделан вывод, что у капского медососа структура хвоста есть результат полового отбора, тогда как у нектарницы развитие такого рода эксцессивных структур сдерживалось естественным отбором.

Когда, как в данном случае, мы имеем дело с видами, достаточно далекими друг от друга филогенетически, можно допустить, хотя и с большим трудом, что их эволюция подчиняется столь неодинаковым закономерностям самого общего порядка (половой и естественный отбор). Такая трактовка происходящего выглядит еще менее правдоподобной, если речь идет о видах, принадлежащих одному семейству. На рис. 4.21 показаны два вида семейства Laniidae, характер различий в хвостовом оперении которых дает полную параллель с тем, что мы видим при сравнении *Promerops cafer* и *Antobaphes violacea.* На мой взгляд, сама постановка вопроса о том, могло ли идти эволюционное становление формы хвоста у *Urolestes melanoleucus* и *Lanius humeralis* в соответствии с разными модусами селекции, выглядит для грамотного биолога чистейшим нонсенсом.

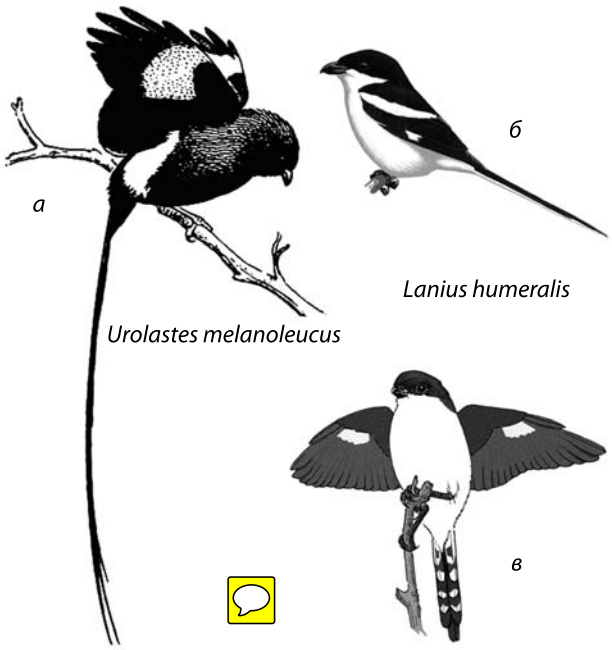


Рис. 4.21. Различия в структуре хвостового оперения у двух видов семейства Laniidae.
а — из: Fry et al., 2000; *б* — из: Lefranc, Worfolk, 1997; *в* — по фотографии из: Armstrong, 1947.

В роде *Lanius* (настоящие сорокопуты) длиннохвостые виды встречаются во всех его ветвях. Это говорит о том, что потенция к «длиннохвостости» заложена в архетипе этого рода. Однако в наибольшем числе такие виды представлены в двух филумах (рис. 4.22). Эту ситуацию можно рационально объяснить тем, что именно в этих группах потенции к удлинению хвоста реализуются наиболее полно в силу неизвестных нам закономерностей морфогенеза. Здесь можно видеть очевидную параллель с *максимальным* развитием головных выростов лишь в одной филетической линии жабовидных ящериц (рис. 4.16). В надвиде *Lanius schach* длина хвоста у разных форм варьирует от 119.5 до 159 мм, отношение длины крыла к длине хвоста — от 0.88 у сравнительно короткохвостой формы до 0.67 у самой длиннохвостой (рис. 4.23). Было бы крайне нереалистично придумывать свой сценарий эволюции длины хвоста для каждого отдельного случая, еще и прибегая в этих объяснениях к мифическому половому отбору.

В основе рассуждений Грегори с соавторами о причинах различий межу хвостами капского медососа и нектарницы лежит постулат, согласно которому морфология «излишков украшательства» менее строго канализирована в индивидуальном развитии

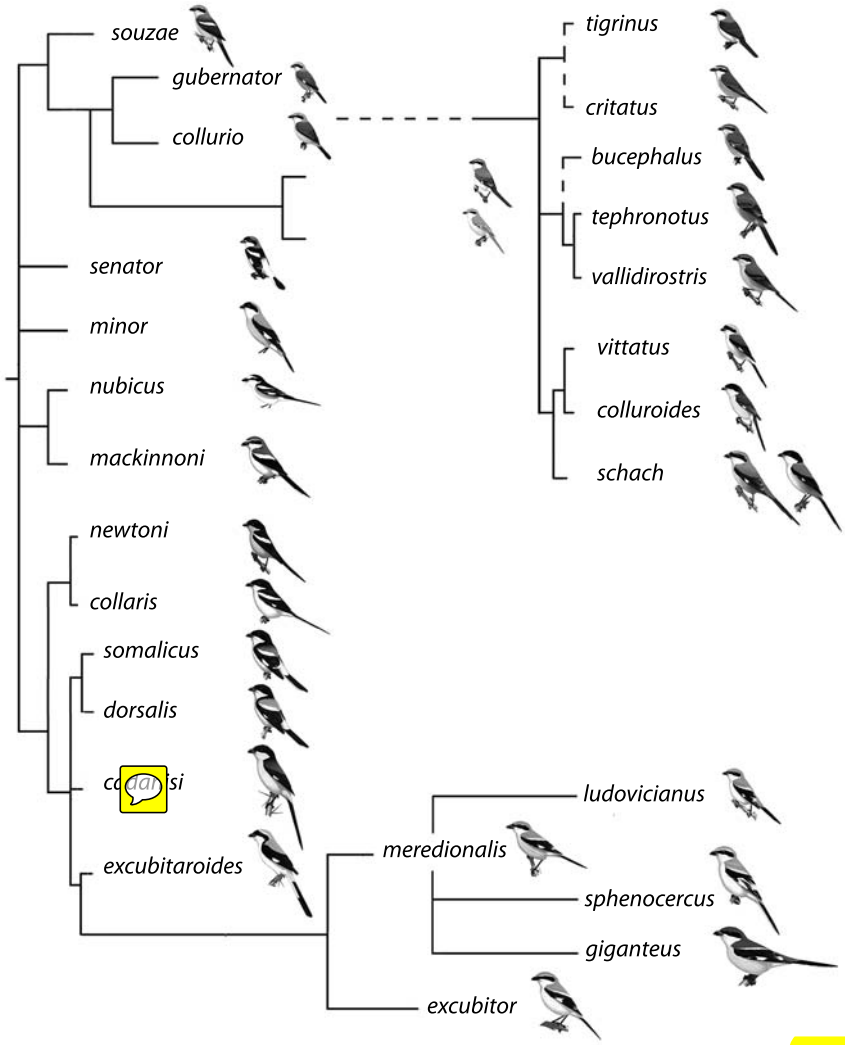


Рис. 4.22. Межвидовые различия в длине хвоста у настоящих сорокопутов рода *Lanius*. Из: Panov, 2011.

по сравнению со структурами, несущими иные, «*жизненно важные*» функции (см. 1.1, III). Сначала это положение (принципиально недоказуемое[31]) введено *произвольно* в число характеристик «продуктов полового отбора». Затем, обнаружив у тех или иных животных структуры с соответствующими лабильными параметрами, их столь же произвольно относят к категории «орнамент» (см. выше, 4.2: «“Орнамент” или “оружие”?») после чего используют факт их существования для *подтверждения* реальности полового отбора. Подробнее о соответствии данного постулата фактам будет сказано в главе 10, где речь пойдет о так называемой флюктуирующей асимметрии.

[31] Поскольку разбалансировка развития может быть вызвана совершенно иными причинами, лежащими, например, в сфере имманентных закономерностей самого морфогенеза.

Выше, в разделе 3.2 упоминалось о том, что нет оснований приписывать увеличение общих размеров особей у полигинических видов действию «усиленного» полового отбора (Bjorklund, 1990, 1991). Этот автор при анализе эволюционных преобразований внешней морфологии в двух семействах воробьинообразных пришел к выводу, что полигинические виды характеризуются большей степенью диморфизма по длине хвоста, чем та, что наблюдается у видов моногамных, при отсутствии различий между теми и другими по абсолютной длине рулевых. В первой из этих статей Бьерклунд сомневается в существовании функциональной связи между морфологией хвостового оперения и характера отношений между полами. Он пишет, что теоретически события могли идти таким образом, что вид от полигинии перешел к моногамии, и при этом длина хвоста самцов уменьшилась.

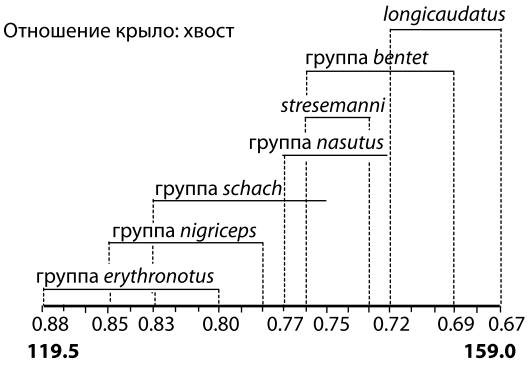


Рис. 4.23. Географическая изменчивость длины хвоста у длиннохвостого сорокопута *Lanius schach*. Полужирным шрифтом внизу показан разброс средних значений длины хвоста в пределах таксона.
По: Dunajewski, 1939.

Однако, рассматривая позже изменчивость по этому параметру у вороньих дроздов рода *Quiscalus* (семейство Icteridae), Бьерклунд вынужден был придти к выводу, что гипертрофированное развитие хвостового оперения у двух сестринских видов рода с ярко выраженной полигинией обязано «направленному отбору». Автор пишет, что резкий размерный половой диморфизм у этих двух видов может быть следствием генетического дрейфа (повторные мутации в одном и и том же направлении[32]), с одновременным стабилизирующим отбором на размеры самок. Этот ход событий, по его словам, противоречит гипотезе полового отбора (Bjorklund, 1991: 617). Но тот же механизм, по его мнению, едва ли может быть ответственным за трансформации хвоста у исследованных видов. Будучи настроен скептически в отношении доктрины полового отбора, автор принимает это последнее заключение с множеством оговорок. В частности, он пишет: «Если мы сможем показать, что изменения в системах спаривания снова и снова сопровождаются однотипными изменениями в орнаментах самцов, тогда появляется уверенность, что во всех этих случаях действует один и тот же механизм» (Bjorklund, 1991: 617).

Но как раз этого не удается показать в отношении прочих полигинических видов того же семейства Icteridae. В нем существуют еще по меньшей мере 6 видов с таким уровнем полигинии, который сопоставим с наблюдаемым у вороньих дроздов, рассмотренных Бьерклундом. Размах полигинии и промискуитета принято оценивать по величине «гарема» самцов или по числу копуляций, осуществленных производителем за данный брачный сезон. Для *Quiscalus mexicanus*, о гипертрофированном хвосте которого говорит Бьерклунд, этот показатель составляет в среднем 5.14, а у шести других только что упомянутых мной видов эта цифра варьирует от 3.56 до 13.29 (Webster, 1992: Appendix). Но ни у одного из них нет и намека на заметно удлиненный хвост.

[32] И в этом смысле даже чрезвычайно сильные различия в размерах особей двух или более видов могут быть просто функцией времени их дивергенции (Bjorklund, 1991: 618).

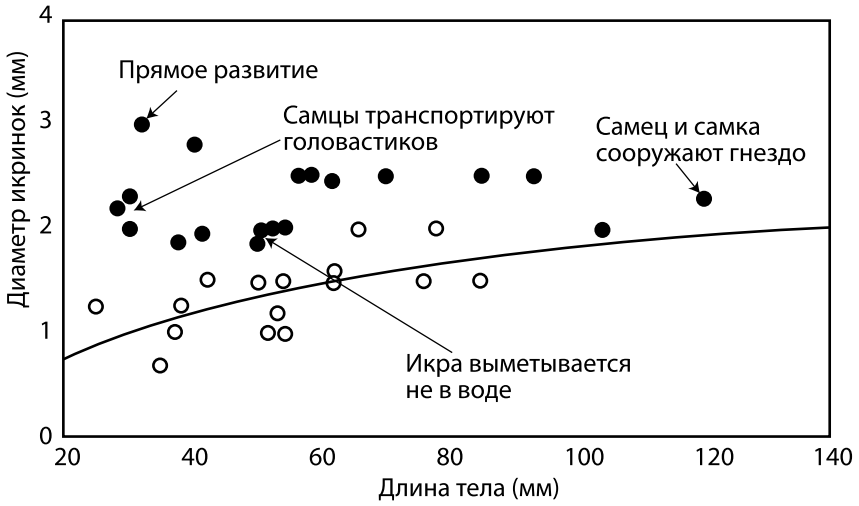


Рис. 4.24. Некоторые особенности биологии клыкастых лягушек. Размеры их икринок показаны черными кружками, те же показатели для лягушек *Hylarana* — пустыми кружками. Из: Emerson, 1996.

Системный характер трансформаций различий в морфологии и поведении самцов и самок. В главе 1 и в разделе 4.2 я говорил о той форме редукционизма, которую я называю «клиповым мышлением». Суть подхода, о котором идет речь, в том, что организм рассматривается как механическая сумма признаков. В согласии с этими взглядами позволительно говорить, например, о независимой эволюции покровных структур («сигнальная морфология»), с одной стороны, и их окраски, с другой. Некоторые авторы идут дальше, веря в то, что и саму окраску можно разбить на две категории признаков, эволюционирующих независимо одна от другой («экспонируемая» и «скрываемая» окраски в работе: Ord, Stuart-Fox, 2006). Именно в таком ключе принято рассматривать эволюцию полового диморфизма, строя независимые сценарии гипотетических преобразований вторичных половых признаков отдельно для самцов и для самок.

Яркий пример того, насколько эта схема далека от реального хода событий, дает исследование Ш. Эмерсона по филогенетическим трансформациям морфологии и поведения самцов и самок в группе так называемых клыкастых лягушек. Здесь преобразования гормональных систем и приверженности к определенному типу местообитаний ведет к изменению всего строя жизненных стратегий видов, включая кардинальные трансформации способов заботы о потомстве. При этом инновации в половом поведении особей обоих полов могут быть лишь в самой грубой абстракции отделены от всех прочих сторон существования вида. Каждый такой видоспецифический синдром уникален, а его эволюцию имеет смысл рассматривать лишь как процесс саморазвития целостной системы, но никак не суммы неких «признаков», изолированных друг от друга.

Описано более 40 видов клыкастых лягушек, условно относимых к роду *Limnonectes*. Типичные размеры особей показаны на рис. 4.24, но некоторые виды сущест-

венно крупнее (свыше 25 см в длину). Ареал таксона локализован на крайнем юго-востоке Азии и прилежащих островах, до Новой Гвинеи на востоке. Эти амфибии обитают вблизи водотоков в девственных и вторичных лесах. У особей обоих полов в передней части нижней челюсти присутствуют по два костных зубовидных отростка. В отличие от того, что мы видим в других родах лягушек, самцы большинства видов лишены мозолей на пальцах передних ног и сильно развитой мускулатуры, то есть обоих приспособлений, обеспечивающих длительный амплексус. Кроме того, самцы вторично утратили резонаторы, и по крайней мере у четырех видов отсутствует рекламная вокализация.

К числу эволюционных инноваций в проявлении полового диморфизма относятся увеличение размеров самцов и, особенно их головы — из-за развития гипетрофированной челюстной мускулатуры. Снижение уровня андрогенов в крови самцов считают возможной причиной того, что они тем или иным способом принимают участие в заботе о потомстве (транспортирование головастиков или охрана гнездо с кладкой) — в отличие от того, что мы видим у большинства видов из других таксонов бесхвостых амфибий. Вторично приобретенной особенностью поведения самок оказывается их особая вокализация, стимулирующая самца к садке (Emerson, 1992).

Инновации в сфере социо-сексуальных отношений тесно связаны с изменениями в таких аспектах репродуктивной биологии зубатых лягушек, как уменьшение количества икры, выметываемой самками и увеличение размеров самих икринок (рис. 4.24). У некоторых видов имеет место прямое развитие, без стадии головастики, а в отношении одного предполагается живорождение (Emerson, 1996).

4.5. Резюме

С каждым годом появляются все новые данные, которые указывают на возможность процесса вторичной утраты самцами таких качеств, которые в доктрине полового отбора обозначаются в качестве «орнаментов» для привлечения самок, либо «оружия», используемого, якобы, в борьбе между самцами из-за доступа к ним. Мы видели, что эти материалы касаются всех без исключения систем признаков: размеров особей, их окраски и структурных особенностей покровов.

Такого рода явления, очевидным образом противоречащие основным постулатам доктрины, обнаружены к настоящему времени у животных самых разных таксономических групп. Упомяну здесь недавнее исследование, показавшее, что в процессе эволюции бабочек рода *Arcas* имели место три утраты пахучих подушечек на нижней поверхности задних крыльев у самцов, выполняющих роль вторичны половых признаков. Ни в одном случае эти структуры не были приобретены *de novo*. Авторы объясняют полную или частичную утрату этих образований у четырех видов рода тем обстоятельством, что те оказались симпатричными с близкими им формами, так что эти трансформации могли способствовать более эффективной репродуктивной изоляции в зонах вторичного контакта (Robbins et al., 2012).

Прогресс в использовании методов филогенетического анализа и результаты, получаемые на их основе, заставляют некоторых (к сожалению, пока что очень немногих) исследователей уходить от попыток объяснить наблюдаемые события в терминах микроэволюционного подхода и склоняться в сторону более широких обобщений макроэволюционного характера. Первый основывается на представлениях, подпадающих под привычную формулу «выбор полового партнера» (mate choice) и предполагающих

возможность медленного, постепенного «улучшения» признаков, сигнализирующих потенциальным половым партнерам о «генетическом качестве» их носителей. Эта система взглядов базируется на наивных, в основе своей антропоморфических, идеях о так называемых «честных сигналах» и «честной коммуникации»[33]. При макроэволюционном подходе не отрицается возможность *спонтанных* сдвигов в эволюции вторичнополовых признаков [свободная эволюция, по терминологии А.С. Серебровского (1973)] либо прогрессирующего усиления гротескности тех или иных структур, не контролируемого воздействиями извне (эволюционная инерция).

Приходится признать, однако, что в настоящее время общий климат в сфере проблем, рассматриваемых в этой книге, определяется засильем парадигмы полового отбора. Авторы, выбирающие для исследования новый объект, идут по проторенной дорожке, принимая на веру выводы, истинная суть которых им недоступна уже в силу нынешней узкопрофессиональной специализации. Так, например, коллектив из девяти авторов, изучавших характер так называемой «половой кожи» у самок двух видов павианов (анубис *Papio anubis* и гамадрил *P. hamadryas*), для подтверждения своей убежденности в роли полового отбора в эволюции этих образований ссылаются на выводы из работ по насекомым (чешуекрылые) и по птицам (см. Huchard et al., 2009: 1239). Они, в частности, цитируют, очевидно, в качестве примера, достойного подражанию, статью Грегори с соавторами (Grégorie et al., 2007), критике которой я посвятил последний раздел этой главы. Вот таким образом в литературе по интересующей нас теме нарастает, по принципу цепной реакции, информационный шум устойчивых заблуждений.

[33] Критику этих воззрений см. в работе: Панов 2012*б*: 2.3.

Глава 5.

Рога млекопитающих

В своей книге о половом отборе Дарвин писал: «Самцы, наделенные клыками или резцами, годными *для обыкновенных жизненных целей*, например, самцы плотоядных, насекомоядных и грызунов редко обладают оружием, *специально приспособленным к драке с соперниками*. Совсем иное надо сказать о самцах многих других животных. Мы видим это на рогах оленей и некоторых антилоп, у которых самки безроги... Если самцы снабжены оружием, отсутствующим у самок, то *едва ли может быть сомнение, что оружие это служит самцам для драк между собою*, и что оно было приобретено путем полового подбора и передавалось одному только мужскому полу. Невероятно, по крайней мере, в большинстве случаев, чтобы самки могли встретить препятствие для приобретения такого рода оружия по причине его бесполезности, излишества или какого-либо причиняемого им вреда. Наоборот, так как *самцы часто пользуются таким оружием для разных целей, главным образом для защиты против врагов*, то даже поразительно, что оно так скудно развито или совсем отсутствует у самок многих животных» (Дарвин, 1896: 467–468; курсив мой — *Е.П.*).

Здесь внимательный читатель легко обнаружит по меньшей мере одно явное противоречие. С одной стороны, сказано, что это оружие служит самцам для драк между собой и что именно это обстоятельство заставляет видеть в нем продукт полового отбора. Но далее Дарвин пишет, что теми же самыми инструментами самцы пользуются, например, для защиты против врагов, что, несомненно, следует отнести к «обыкновенным жизненным целям».

Сторонники идеи полового отбора в дальнейшем многократно пытались обойти это противоречие, связанное с несомненной полифункциональностью[1] таких образований, как всевозможные головные придатки, особенно широко представленные у копытных животных. Вот, например, что писал Ш. Давиташвили немногим менее века после выхода в свет книги Дарвина. На с. 404 он частично присоединяется к точке зрения другого исследователя (Соколов, 1953), по мнению которого «вначале рога возникли как вторичный половой признак, а именно, как украшение, в дальнейшем же, по мере их увеличения, они приобрели значение средства физической борьбы за обладание самкой; и только в сравнительно немногих группах полорогих рога стали орудием нападения и защиты не только от соперников, но и от врагов, — крупных хищных». На с. 405–406 сказано: «Вместе с тем следует отметить, что форма рогов у многих пред-

[1] Она состоит, прежде всего в том, что невозможно разделить модусы использования «оружия» в межвидовых и внутривидовых взаимоотношениях животных.

ставителей семейства полорогих делает их малопригодными в качестве оружия. В таких случаях структуры, первоначально служившие оружием, приобрели, очевидно, преимущественно, если не исключительно, аллэстетическое значение». И в другом месте: у видов мегацеросов «... рога были, по-видимому, не столько оружием для драк между самцами, сколько аллэстететическими образованиями, действовавшими на ***зрительные анализаторы*** самцов и в еще большей степени — самок» (Давиташвили, 1961: 411; курсив мой — *Е.П*).

В этом разделе своей книги Давиташвили обрушивается на всех тех, кто «допускает эволюцию, не зависящую от адаптивного значения органов». Он пишет: «Поборники ортогенеза, а также неодарвинисты видят тут гипертелию[2], но такое понимание генезиса “эксцессивно” развитых рогов равноценно отходу от дарвинизма и признанию каких-то таинственных, сверхъестественных сил, якобы управляющих эволюцией животных». Давиташвили уверен в том, что адаптивность таких «гипертелических» рогов у некоторых форм полорогих, имеющих, по всей вероятности, аллэстетическое значение, может быть понята «только в свете теории полового отбора» (там же: 406).

Через 47 лет после выхода в свет этой книги Д. Имлин публикует программную статью, в которой настаивает на необходимости пристального изучения «эволюции оружия у животных» (Emlen, 2008). Тот факт, что в качестве основателя этого направления автор называет Л.Ш. Давиташвили, говорит о том, что за эти полвека в лагере приверженцев доктрины полового отбора не произошло никакого движения вперед от тех интуитивных догадок на уровне обыденного здравого смысла, которые были высказаны Дарвином. Не только не было предпринято попыток понять, каким образом в эволюции ***впервые*** могли возникнуть образования, о которых идет речь, но этот вопрос даже ни разу не был поставлен (см. Davis et al., 2011). Между тем, эти структуры могли быть использованы их носителями для выполнения тех или иных гипотетических функций (см. ниже, 5.3) лишь после того, как они получили определенное начальное развитие.

В этой главе я постараюсь познакомить читателя с тем, что было сделано в последние десятилетия для понимания эволюции интересующих нас образований учеными, работающими вне доктрины полового отбора, и с теми из полученных результатов, которые позволяют поставить под сомнение ее соответствие реальности. Наибольшее внимание в этих исследованиях было уделено, как уже видно из ранее сказанного той группе млекопитающих, которая традиционно именуется копытными.

5.1. О разнообразии структур типа «рогов» у копытных

Коль скоро эти структуры в разных группах копытных различаются не только по признакам размеров и формы, но также принципиальным характером их формирования в онтогенезе и межсезонной устойчивостью в жизни особи, Дэвис с соавторами предложили подразделять эти «головные придатки» (cranial appendages, headgear) на четыре четко разграниченные категории, соответственно тем таксонам, которым свойственен тот или иной тип этих морфофункциональных образований (Davis et al., 2011).

Среди копытных выделяют два отряда: парнокопытные, включающий в себя около 260 видов, и непарнокопытные (всего лишь чуть более 15 видов). В первом отряде рога

[2] Гипертелия (от гипер... и греч. télos — цель, предел), сверхспециализация, «переразвитие», тип филогенетического развития; то же, что гиперморфоз.

(преимущественно у самцов) характерны для представителей ныне живущих видов четырех семейств, которые по характеру потребления пищи объединяются в категорию жвачных (см. ниже). Не обладают рогами современные нам виды трех других семейств (бегемоты, свиньи, верблюды) и, естественно, представители отряда китообразных, который сегодня сближают с бегемотами (рис. 5.1).

Среди непарнокопытных рога (совершенно иной природы, чем у жвачных) характерны лишь для видов семейства носорогов — как ныне живущих, так и вымерших. Правда, палеонтолог и палеоэколог Кристина Дженис считает, что некогда могли обладать рогами и прямые предки лошадей (Janis, 1982: 309).

Как видно из рис. 5.1 и 5.2, величина и форма рогов необычайно изменчивы даже у видов, относящихся к одному роду, не говоря уже о представителях крупных семейств. Кроме того, как среди полорогих, так и в семействе оленей есть безрогие виды.

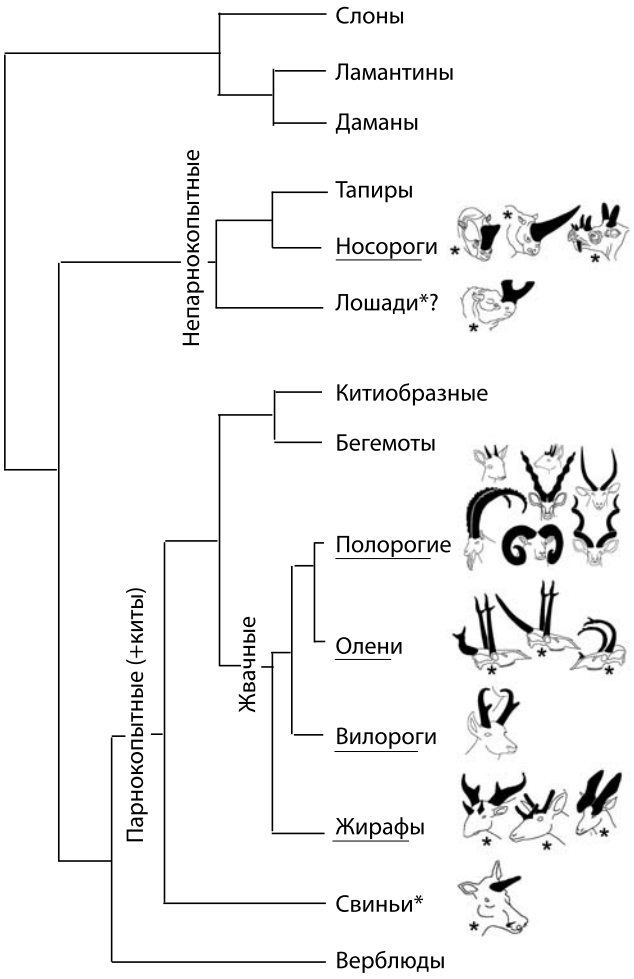


Рис. 5.1. Распространенность рогов среди копытных. Семейства, ныне живущие виды которых обладают рогами, подчеркнуты. Звездочкой обозначены семейства, в которых обладали рогами вымершие виды. Проиллюстрированы некоторые варианты рогов у вымерших форм (показаны звездочкой).
Схема филогенеза по: http://www.google.ru/imgres?imgurl. Изображения рогов из: Emlen, 2008.

Рога во всех подразделениях жвачных, как правило, парные и симметричные, располагаются на лобной кости (в отличие от того, что мы видим у носорогов). Для видов семейства оленей (Cervidae) характерны ветвящиеся рога, что отличает их от головных выростов у прочих форм жвачных. Уникальны они и в том отношении, что периодически сбрасываются по окончании брачного сезона и регенерируют на следующий год[3]. У пред-

[3] Эти различия между интересующими нас структурами у видов семейств Bovidae (Быки) и Cervidae столь существенны, что в англоязычной литературе для их обозначения используются разные термины: *horns* и *antlers*, соответственно.

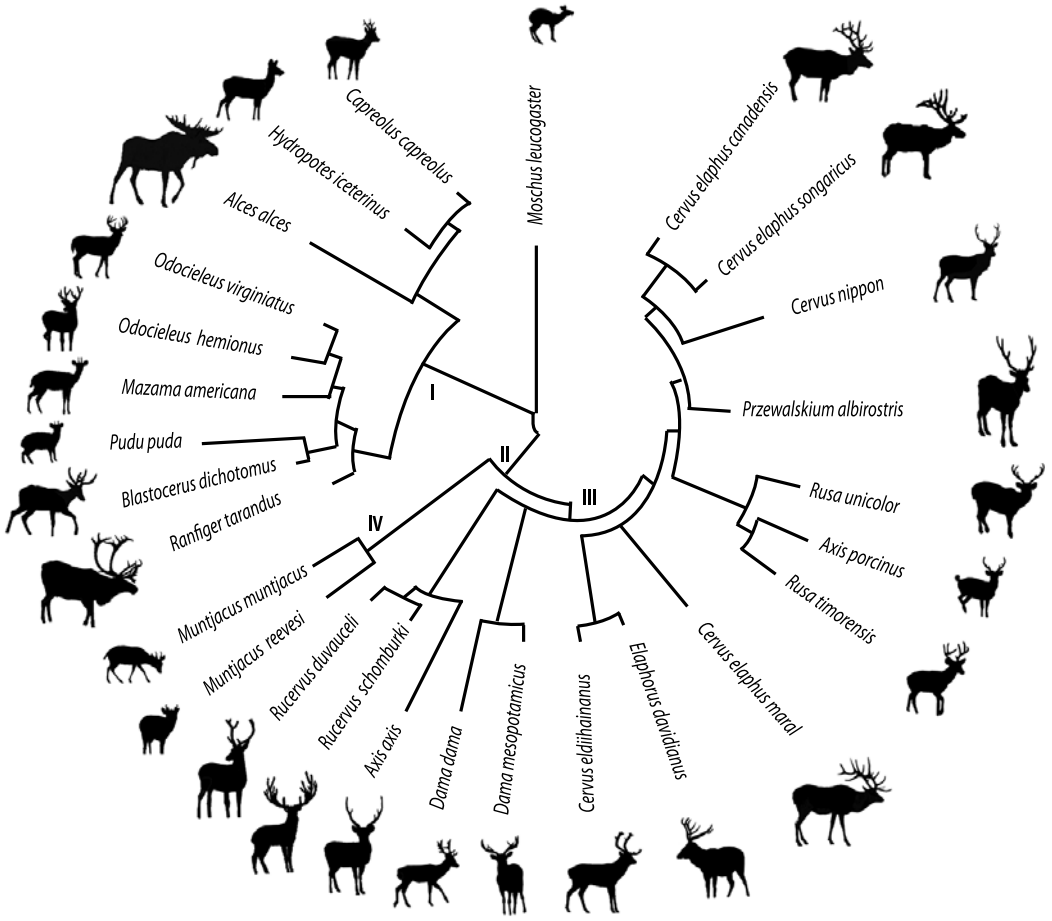


Рис. 5.2. Разнообразие форм рогов в семействе Оленевые (Cervidae). Дерево построено по данным анализа митохондриальной ДНК. Кабарга *Moschus leucogaster* взята в качестве внешней группы. По: Pitra et al., 2004, упрощенно.

ставителей каждого из четырех семейств жвачных физиология развития головных выростов в онтогенезе подчиняется собственной схеме, что предопределяет и глубокое несходство в тонком строении этих структур в дефинитивном состоянии.

Простейшее строение рогов мы видим у жирафов. Это сравнительно короткие костные выступы, одетые кожей с шерстным покровом. Им предлагают присвоить особое название «костные конусы» (ossicones). У единственного ныне живущего представителя семейства Antilocarpidae, вилорога *Antilocapra americana*, «вильчатые рога» (prong-horns), сходные по внутреннему строению с тем, что мы видим у жирафов, заключены еще и в кератиновый чехол, который ежегодно сменяется. Такого же рода чехол покрывает, наподобие ножен, костные выросты лобной кости (собственно рога, horns) у представителей семейства Bovidae (быки, бараны, козлы и антилопы, всего около 110 видов). Наконец, ветвящиеся рога оленьих (Cervidae), ежегодно сменяющиеся, построены целиком из живой кости (Davis et al., 2011; рис. 5.3).

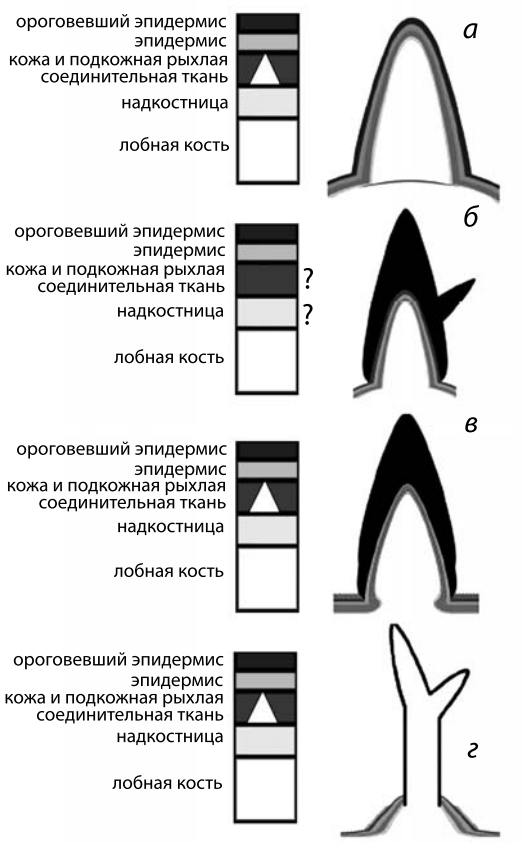


Рис. 5.3. Схематическое изображение внутреннего строения рогов у жирафа (*Giraffa camelopardalis*, *а*) вилорога (*Antilocapra americana*, *б*), полорогих (*Antidorcas marsupialis*, *в*) и оленей (*Rusa unicolor*, *г*). Белым треугольником показана область, где предположительно начинается окостенение.
Из: Davis et al., 2011.

В рамках проблемы эволюционного становления рогов важнейший вопрос состоит в том, гомологичны ли названные четыре типа рогов друг другу. На первый взгляд, руководствуясь теми общими чертами внешней морфологии, о которых сказано выше (парность, симметричность, месторасположение на черепе), ответ представляется положительным. В этом случае рабочая гипотеза состоит в том, что рога у жвачных возникли единовременно. Однако резкие различия в их гистогенезе у представителей четырех семейств заставляют выдвинуть альтернативную гипотезу. Дженис, например, полагает, что рога возникали независимо в разных таксонах как минимум три раза, но не исключает, что таких событий могло быть семь (Janis, 1982: 310). Кроме того, существуют веские основания считать, что кабарги (сем. Cervidae) утратили рога вторично (Davis et al., 2011: 2858).

5.2. Эволюция рогов в свете данных палеонтологии и палеоэкологии

Принято считать, что жвачные (так называемые Eupecora), главным образом из семейства Bovidae, — это «типичные» копытные, и что обладание рогами (а также половым диморфизмом по этому признаку), что характерно для представителей этого таксона, есть норма в отношении всей этой обширной группы животных (см., например, Geist, 1966). Между тем, дело обстоит иначе, так что названные особенности представляют собой лишь частный случай среди копытных. В частности, все представители этой группы в

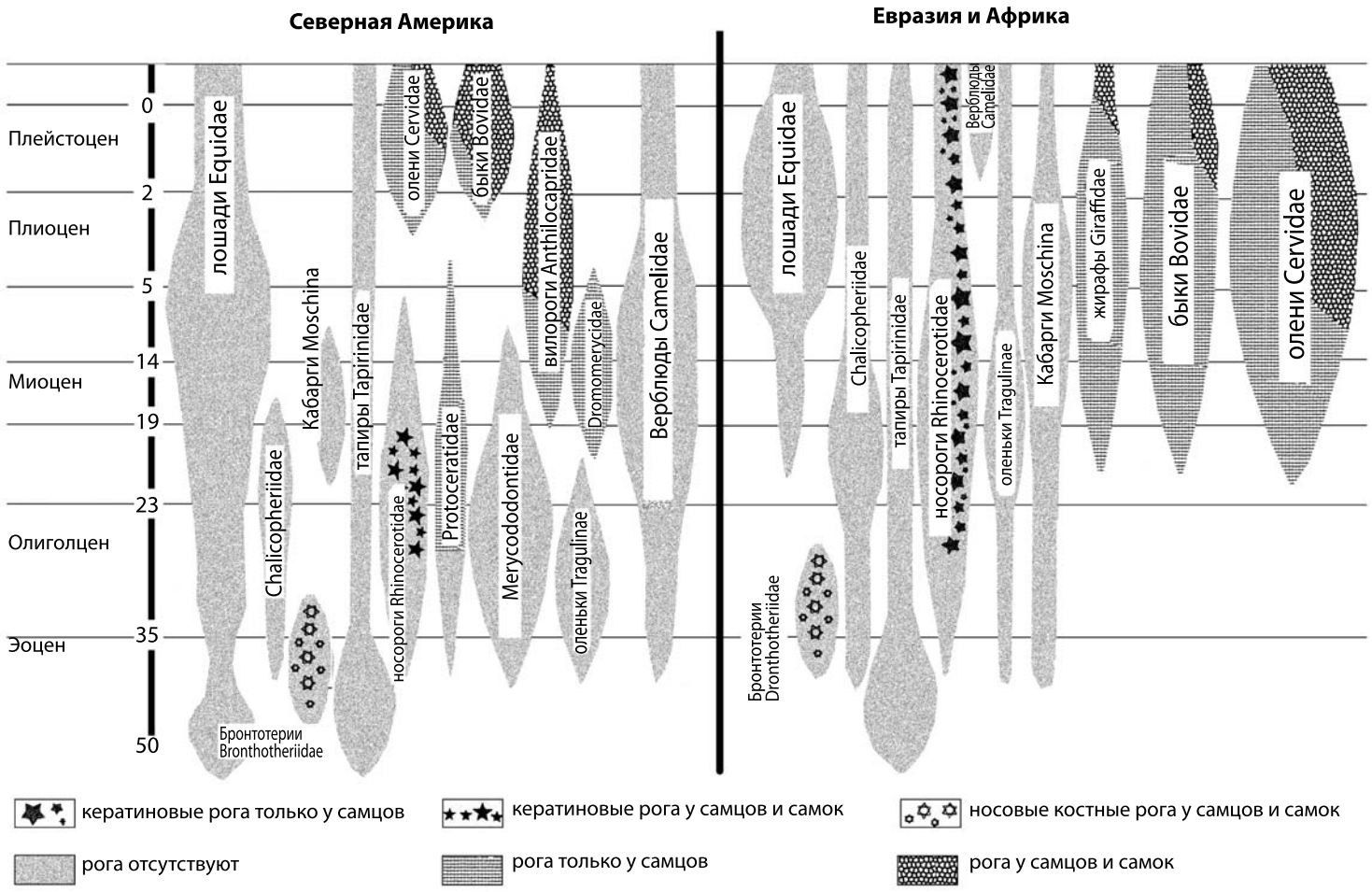


Рис. 5.4. Возникновение и эволюция рогов по данным палеонтологии.
По: Janis, 1982. Объяснения в тексте.

ископаемой фауне Северной Америки были лишены как рогов, так и очевидного полового диморфизма в размерах особей. Различия между полами, там где их удается выявить, проявлялись главным образом в величине клыков, более развитых у самцов[4].

Можно сказать, что рога и ярко выраженный половой диморфизм — это *специализированные черты отряда парнокопытных*, а не правило, если говорить обо всех крупных растительноядных животных. Из общего числа семейств копытных и близких к ним таксонов (91 по: Romer, 1966) только в десяти эволюция привела к развитию костных рогов, причем лишь в шести из этих семейств (пять у жвачных и одно у мозоленогих) на этой почве сформировался половой диморфизм. Еще в двух семействах костные рога обнаруживаются у представителей единичных уклоняющихся родов. Таковы вымершие свиньи рода *Kubunochoerus*, обладавшие непарным рогом на лобной кости (рис. 5.1, иконка справа от ветви «Свиньи») и носовые рога у оредонтов *Cyclopideus*[5]. У халикотрерий (*Chalicotherium*: Chalicotheridae), отдаленно родственных вымершим бронтотериям, современным лошадям, тапирам и носорогам, череп имел куполовидное возвышение в области лба, а у носорогов развились кератиновые носовые рога. Наконец, еще в шести семействах получили развитие гипертрофированные клыки (например, у свиней и слонов), но это не сопровождалось становлением ярко выраженного полового диморфизма. Таким образом, в 72 семействах копытных не возникли морфологические структуры, которые принято считать специализированными в качестве оружия, предназначенного для борьбы между самцами. Не произошло этого у эндемичных копытных Южной Америки, а также у сумчатых Австралии, которых можно рассматривать чем-то вроде экологического эквивалента копытных Старого Света (Janis, 1982: 267–268).

Становление морфологических структур перигамического характера в кайнозое. Последовательность этих событий в Евразии, Африке и Северной Америке показана на рис. 5.4, взятом из превосходного исследования К. Дженис.

Во Введении (раздел «Две точки зрения на происхождение эксцессивных структур...») я говорил о том, что В.О. Ковалевский датировал появление и прогрессивное развитие рогов у жвачных миоценом, рассматривая это как автогенетический процесс, последовавший за завершением у этих животных оптимизации морфологии конечностей. Однако, как было показано позже, костные рога появились в палеонтологической летописи примерно на 30 миллионов лет ранее, еще в эоцене. У бронтотериев, доминировавших в этот период в фаунах растительноядных млекопитающих как Евразии и Африки, так и Северной Америки, они располагались в носовой части головы у особей обоих полов (рис 5.1, иконка справа от ветви «Лошади»). Во второй половине олигоцена как носовые, так и лобные *костные* рога присутствуют также у видов североамериканского семейства Protoceratidae, на этот раз — только у самцов всех известных видов. Это семейство считают родственным верблюдам. Его представители варьировали в размерах от 20 до 350 кг (медиана около 150 кг). Носовой непарный рог раздваивался на конце, лобные рога были парными (рис. 5.5 *а*,*б*). Костные стержни были одеты покровными тканями, но не обладали роговыми чехлами того типа, которые мы находим у быков Bovidae. Эти рога, в отличие от оленьих, не сбрасывались ежегодно, чтобы отрасти заново.

---

[4] Что и сегодня наблюдается у лошадиных и верблюдов. У нежвачных парнокопытных, относящихся к сем. Tayassuidae (пекариевые, 4 вида) половой димофизм в размерах нижних клыков уменьшался в ходе эволюции группы (Wright, 1993).

[5] Поскольку у оредонтов эти образования известны лишь у данного рода, небогатого видами, на рис. 5.4 ореодонты представлены семейством Merycoidodontidae, как таксона, для которого рога неизвестны.

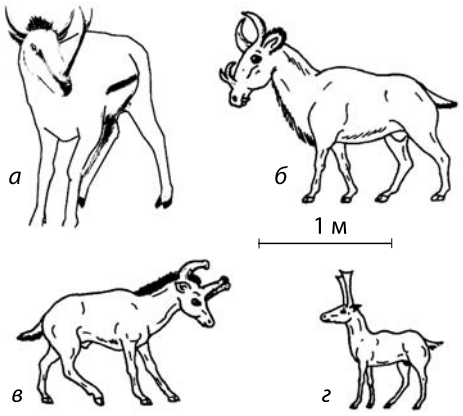


Рис. 5.5. Ископаемые рогатые копытные. *а* — *Synthetoceras* (Protoceratidae, верхний миоцен), *б* — *Syndioceras* (Protoceratidae, нижний миоцен), *в* — *Procranioctras* (Dromomerycidae, средний миоцен), *г* — *Paracosoryx* (Antilocapridae, средний миоцен). *а* — по: http://ru.wikipedia.org/wiki/Synthetoceras, *б*-*г* — из: Janis, 1982.

В то же время (конец олигоцена – начало миоцена) появляются носороги с кератиновыми рогами. Интересно, что в Евразии и Африке ими обладали только самцы, а в Северной Америке — особи обоих полов. Иными словами, мы не видим какой-то очевидной закономерности в становлении полового диморфизма на ранних стадиях описываемого процесса.

У мелких (массой 8–12 кг) вымерших вилорогов подсемейства Merycodontinae, появившегося в палеонтологической летописи Северной Америки в начале миоцена, рога присутствовали только у самцов, причем они ветвились поразному у разных видов (рис. 5.5 *г*). В отличие от ветвящихся рогов оленей семейства Cervidae, которые эти образования часто напоминали по форме, они не опадали и не регенерировали затем ежегодно. Независимо от эволюционных событий, касающихся ранее рассмотренных таксонов жвачных, рога обоих типов (носовые и лобные) возникли и у видов эндемичного североамериканского семейства Dromomericidae, существовавшего на протяжении всего среднего и верхнего миоцена (рис. 5.5 *в*).

Как видно из рис. 5.4, рогатые формы в семействе Dromomericidae в Северной Америке и у жирафов, быков и оленей в Старом Свете появляются в палеонтологической летописи почти одновременно, во второй половине среднего миоцена. Немногим позже это явление фиксируется и у североамериканских Antilocarpidae (вилороги). Во всех случаях рогами первоначально обладали только самцы. К. Дженис, анализируя ход этих событий, связывает происходящее с изменениями климата, растительности и с вызванными ими сменами в рационах копытных того времени и, как следствие, в их социальном поведении (см. ниже). Однако, учитывая несомненные различия в условиях существования этих животных в Старом и Новом Свете, более правдоподобной представляется гипотеза В.О. Ковалевского, который рассматривал появление рогов у жвачных в миоцене как процесс скорее автогенетический.

Морфологические особенности видов, у которых рога появились впервые. В пользу этой точки зрения, на мой взгляд, говорит и то явление, которое Дженис называет «критическим размером тела», позволяющим животным «обзавестись» рогами. Исследовательница опирается, в частности, на свою гипотезу, согласно которой такие виды уменьшились в размерах вторично. Анализ палеонтологических материалов заставляет ее придти к выводу, что появление рогов имело место независимо в нескольких филогенетических ветвях жвачных при значении размеров особей не менее 5 кг, в диапазоне до 20 кг. Это примерно соответствует массе таких ныне живущих антилоп как *Raphiceros campestris*, *Ourebia ourebib* и кабарг рода *Moschus*. Первыми рогатыми жвачными с такими размерами тела были представители рода *Protoceras* (мозоленогие

семейства Protoceratidae) из позднего олигоцена Северной Америки, находки которых датируются примерно 27 миллионами лет назад. Половой диморфизм у этих животных, а также в других родах семейства, заключался не только в присутствии рогов, лобных и носовых, у самцов, но также и в том, что те обладали еще и увеличенными клыками (рис. 5.5 *б*). Самки были безрогими и располагали небольшими клыками.

Здесь уместно заметить, что увеличенные клыки у самцов считают примитивным состоянием у настоящих жвачных Eupecora. Этот признак полового диморфизма был свойственен также представителям двух наиболее древних родов семейства Dromomerycidae, масса которых составляла около 20 кг. Его присутствие прослеживается и у более поздних видов этого семейства. Эту же составляющую полового диморфизма мы находим у кабарг *Moshus*, мунтджаков *Muntiacus* и, в качестве широко распространенной черты, свойственной ныне живущим оленям.

В Старом Свете первые находки представителей семейства Bovidae, обладавших рогами, датируются временем около 20 миллионов лет назад (конец раннего миоцена). Костными рогами с кератиновым чехлом обладал *Eotragus*, животное с массой примерно 18 кг, широко распространенное в этот период в Европе и Африке. Предполагается, что самки были безрогими. Так или иначе, принято считать, что у быков, как и в других крупных таксонах жвачных, половой диморфизм по этому признаку есть состояние исходное (см. рис. 5.4). Самцы *Eotragus* не располагали увеличенными клыками, как и появившиеся в тот же период примитивные жирафы.

На основе обширных палеонтологических данных К. Дженис приходит к следующему выводу. «Таким образом, образования типа рогов у жвачных парнокопытных имело место по меньшей мере трижды при достижении порогового значения массы тела в 18 кг: у протоцератид, относящихся к мозоленогим, в Северной Америке, а также у быков и оленей (Eupecora) в Старом Свете. Вероятность того, что черепные выросты развились независимо также в семействах Hoplitomerycidae, Dromomerycidae, Giraffidae, и Antilocapridae, позволяет предположить, что в эволюции было не менее семи событий такого рода» (Janis, 1982: 278). В этих словах, как мне кажется, содержится намек на роль аллометрии как важного детерминанта интересующих нас процессов морфологической инновации.

5.3. Гипотеза происхождения рогов с позиций поведенческой экологии

Интересный сценарий начальных этапов эволюции рогов у копытных был предложен К. Дженис (Janis, 1979, 1982). Она исходила из построений П. Джермена, который на основе сравнительного изучения социальной организации и репродуктивных стратегий у антилоп пришел к выводу, что их характер определяются тем обстоятельством, размещены ли пищевые ресурсов в пространстве сконцентрировано или относительно равномерно (Jarman, 1974).

Основная идея состоит в том, что в тех случаях, когда запасы кормов сконцентрированы и обильны, оптимальной стратегией будет охрана самцом ограниченного участка местности. Это *территория* в классической трактовке данного понятия[6]. Она находится в исключительной собственности ее владельца, что позволяет ему осуществлять полный контроль за поведением пребывающих здесь особей противоположного пола. Оптимальным вариантом оказывается при этом так называемая *территориальная моногамия*. В рамках этих представлений важным моментом, благоприятствующим эффективной охране территории, будут рога, выполняющие функцию оборонительного оружия.

[6] Территория А, по М. Найс (Nice, 1941). См. Панов, 1983*а*/2009: 3.4.

Почему костные лобные рога отсутствуют у парнокопытных. У ныне живущих парнокопытных только носорогам свойственны носовые кератиновые рога, а у вымерших форм они присутствовали у одних лишь бронтотериев. Дженис попыталась объяснить это отличие парнокопытных от непарнокопытных, у которых обладание костными лобными рогами является скорее правилом.

Основной аргумент, выдвигаемый исследовательницей в поддержку предлагаемой ею гипотезы, основывается на различиях в характере потребления корма жвачными, составляющими основную массу парнокопытных, с одной стороны и непарнокопытными, с другой. У первых строение желудка позволят извлечь максимум энергии из кормов, основу которых составляет клетчатка. В первом отделе их четырехкамерного желудка, так называемом рубце, обитают симбиотические простейшие, которые ферментируют целлюлозу за счет деятельности бактерий, живущих в их тканях внутриклеточно. Обработанную таким образом порцию пищи животное отрыгивает из рубца и пережевывает вновь, получая в результате и некоторую долю животного белка из тканей перевариваемых простейших. Предпочитаемыми растительными кормами жвачных оказываются такие, где доля белков по сравнению с целлюлозой сравнительно высока, что заставляет этих животных вести себя избирательно при поисках пропитания. Но эффективность обработки кормов в пищеварительном тракте жвачных позволяет им, как полагает Дженис, экономить время на поиски корма и довольствоваться тем сравнительно немногим, что они могут найти в пределах активно охраняемого ограниченного участка местности.

Что касается непарнокопытных, то у них ферментация клетчатки симбиотическими простейшими происходит в заднем отделе желудка, что исключает возможность повторной обработки пищи во рту. Это заставляет их тратить больше времени на кормление, быть менее избирательными в отношении качества корма и, таким образом, поглощать бóльшие порции растительной массы с относительно низким содержанием белка. Это, в рамках рассматриваемой гипотезы, служит предпосылкой к преобладанию номадного образа жизни, к отсутствию строгой территориальности и, соответственно, необходимости иметь оборонительное оружие для защиты участка.

Квинтэссенция этих построений выражена следующим образом. «Корреляция между половым диморфизмом в плане присутствия рогов [только у самцов — *Е.П.*] и рубца, где происходит ферментация клетчатки, свидетельствует о взаимосвязи между стратегиями репродуктивного поведения и потреблением пищи. Таким образом, можно видеть, что удержание территорий жвачными определяется структурой местообитаний» (Janis, 1982: 294).

Дженис приводит множество примеров в поддержку этой системы взглядов. Так, по ее словам, для жвачных с массой тела 20...200 кг, обитающие в смешанных субтропических лесах, богатых разнообразными кормовыми ресурсами, оптимальным решением оказывается именно обладание индивидуальными территориями. Это подтверждается тем фактом, что самцы антилоп с такими размерами тела в этих местообитаниях удерживают за собой эксклюзивные территории на протяжении круглого года (ссылка на работу: Jarman, 1974). Но, продолжает Дженис, лесным непарнокопытным тех же размеров требуются существенно большие запасы кормов. Поэтому даже наименее крупные из них (такие, например, как разные виды тапиров и суматранский носорог), ведут, как принято думать, одиночный образ жизни и не охраняют индивидуальных территорий.

Вероятно, суммирует автор, что непарнокопытные никогда не проходили ту эволюционную стадию, при которой благоприятная комбинация кормового и социального поведения соответствовала тому, что мы видим у антилоп, о которых только что шла

речь. Потребности непарнокопытных в кормовых ресурсах заставляли их осваивать столь обширные участки местности, охрана которых в качестве эксклюзивных владений была бы энергетически не эффективной и физически невыполнимой. Из этого следует, по мнению Дженис, что и в рогах у них не было необходимости[7]. «Таким образом, — пишет она, — здесь не было резона развивать (to evolve) костные рога вторично полового характера наподобие тех, что развились у жвачных парнокопытных» (Janis, 1982: 295).

А вот как этот автор объясняет отсутствие рогов у ныне живущих мозоленогих, система обработки пищи у которых мало чем отличается о того, что присуще прочим жвачным. Рога, которыми обладали только самцы, были свойственны вымершим мозоленогим семейства Protoceratidae (см. выше и рис. 5.5). Отсюда следует, что в дальнейшей эволюции этой ветви копытных не было, казалось бы, генетических преград к развитию рогов. Однако они не сформировались у представителей двух других семейств мозоленогих (вымерших Merycoidodontidae и ныне живущих Camelidae). Оба они возникли и эволюционировали в Северной Америке и лишь затем расселились в Старый Свет. По мнению Дженис, в период их становления биомы первого материка отличались от европейских и африканских большей открытостью местообитаний и, соответственно, не концентрированным характером распределения кормовых ресурсов. Поэтому ситуация в первом регионе не благоприятствовала становлению территориального поведения (и рогов) у верблюдов, в то время как во втором рога сформировались независимо по крайней мере в шести филумах жвачных. В Южной Америке, добавляет Дженис, местообитания в третичном периоде были еще более открытыми, чем севернее, и здесь также не сформировались какие-либо линии копытных, обладающих рогами.

Важнейшие положения гипотезы, предложенной К. Дженис. Исходным состоянием для копытных было отсутствие рогов. Половой диморфизм выражался здесь первоначально в том, что одни лишь самцы обладали удлиненными клыками. С появлением рогов они присутствовали только у самцов, и стали затем достоянием также и самок у относительно немногих видов жвачных (об этом см. ниже, 5.5). Дженис предполагает, что небольшие размеры особей у таких видов — это состояние вторичное.

Рога появились у самцов лесных видов жвачных, которые обладали небольшими размерами и были преимущественно фруктоядными. Такой характер рациона предполагал активную охрану кормовых ресурсов, сконцентрированных в пространстве, и, таким образом, становление развитого территориального поведения. Это и послужило толчком к развитию рогов как оборонительного оружия ради эффективной конкуренции с конспецификами на этой почве.

По данным палеонтологии, во всех тех случаях, когда рога развивались независимо в разных филогенетических ветвях жвачных, это происходило у видов с критической массой порядка 18 кг, на фоне постепенных преобразований в структуре местообитаний. Этот процесс начался в эоцене, когда глобальные изменения климата способствовали становлению сезонности условий существования в северном полушарии. В связи с этим здесь началось отступление сомкнутых тропических лесов, которое в дальнейшем, в раннем миоцене, привело к прогрессирующему расширению площадей, занятых биомами типа саванн. Для нынешних обитателей таких местообитаний в Африке, именно, антилоп с массой более 15 кг, которые питаются в основном листвой деревьев

[7] Тем не менее, они почему-то все же присутствуют у того же суматранского носорога *Dicerorhinus sumatrensis*.

и кустарников, характерна территориальность того типа, которая, согласно гипотезе, была свойственна тем лесным видам, которые в процессе эволюции стали первыми обладателями рогов.

Достоинства и недостатки гипотезы К. Дженис. Будучи профессионалом-практиком в области палеонтологии, автор рассмотренной гипотезы не мог, естественно, позволить себе вдаваться в досужие рассуждения о роли полового отбора в эволюции рогов. Этот термин полностью отсутствует как на 51 странице текста статьи, так и в названиях цитированных источников, список которых занимает еще 5 страниц.

Статья, в которой представлена рассматриваемая гипотеза, может служить блестящим примером продуманного синтеза данных палеонтологии, палеоэкологии и всего того, что было известно о физиологии питания и социальном поведении ныне живущих копытных. В этом отношении исследование К. Дженис резко контрастирует с характерными для наших дней работами, основанными на отвлеченных построениях относительно того, насколько «сильным» должен был быть половой отбор, чтобы привести к появлению всевозможных эксцессивных структур, в качестве одного из парадных примеров которых рассматриваются рога копытных.

Вместе с тем, построениям автора можно предъявить все те претензии, которые неизменно возникают при оценках правдоподобности объяснений, базирующихся на адаптационистской парадигме. Их общая беда состоит в той прямолинейности причинно-следственных связей, якобы существующих между неким реконструированном состоянием дел в прошлом и реальностью, наблюдаемой сегодня, которую проще всего рассматривать как неизбежное следствие этой гипотетической предпосылки. В данном случае ход мыслей таков: если вымершим жвачным было необходимо, в силу особенностей их биологии питания, охранять кормовые ресурсы средствами территориального поведения, то «для этого» у них развились рога, которые мы видим у них сегодня.

На самом деле, изобилие хорошо установленных фактов очевидным образом противоречит этой схеме, кажущейся на первый взгляд достаточно стройной концепцией. За недостатком места я коротко коснусь лишь некоторых возражений против нее, лежащих буквально на поверхности.

1. Территориальность как система конвенциональных отношений. Дженис исходит из наивной идеи, согласно которой монополия на фрагмент местности (территории) требует от его обладателя регулярного физического противостояния в отношениях с другими претендентам на данный участок. На самом деле это не так, поскольку сама система территориальности построена на конвенциональных отношениях между особями, регулируемых широким спектром коммуникативных сигналов, как дистантных, так и ближнего действия. Но даже если бы представления о непременно активной защите участка была верна, успех его владельца не обязательно предполагает обладание им каким-то специальным оружием вроде рогов. Так, например, территориальные самцы оленей рода *Mazama* могут прекрасно справляться с задачей противостояния соперникам, используя конечности, служащие в другое время для локомоции. Они дерутся передними ногами или в прыжке наносят удар сопернику всеми четырьмя одновременно (Black-Décima, 2000). В ход могут быть пущены и зубы. Аналогичным образом ведут себя в конфликтных ситуациях и самцы кабарги (Зайцев, 2006).

То же самое еще более справедливо в отношении таких непарнокопытных, не обладающих (в отличие от только что упомянутых оленей[8]) рогами, как зебра Греви *Equus grevyi*. Эти лошадиные, обитающие в сухой кустарниковой саванне, придерживаются типичной системы территориальности. Самцы-производители удерживают за собой эксклюзивные участки площадью от 2 до 12 км^2, в среднем 6 км^2 (Klingel, 1972, 1974; Hollingshead, 2010).

Тот факт, что обладание рогами не является необходимым условием эффективной охраны территории, подтверждается существованием строгой территориальности у копытных, которые либо не располагали этим оружием изначально, либо, как полагают, утратили его вторично. К числу первых относятся оленьки Tragulidae, вторые представлены кабаргами Moschidae (см. ниже и рис. 5.13). В распоряжении самцов как у тех, так и у других имеются удлиненные клыки, которые, в принципе, могут служить не менее эффективным оружием нападения и защиты, чем рога того или иного строения. Важно, однако, подчеркнуть, что самцы кабарги *Moschus moschiferus* редко пускают этот инструмент в ход, чаще ограничиваясь демонстративным их показом оппоненту. При этом животное приподнимает верхнюю губу, обнажая клык, и вибрирует ею (Приходько, 2003; Зайцев, 2006; рис. 5.6).

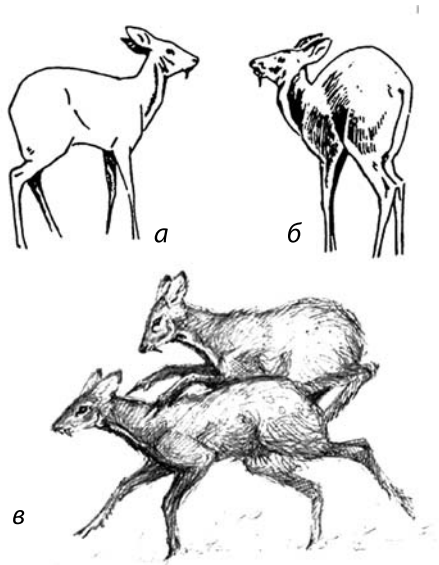


Рис. 5.6. Элементы агонистического поведения самцов сибирской кабарги *Moschus moschiferus*. *а* — боковая стойка, *б* — демонстрация клыков, *в* — нападение одного самца на другого. *а* — из: Соколов и др., 1981; *в* — из: Зайцев, 2006.

О редкости открытых конфликтов с использованием «оружия» (в данном случае рогов) говориться и в работе о территориальном поведении *Mazama gouazoubira*. Автор пишет, что за 4 года наблюдений с регистрацией 123 социальных взаимодействий (33% агрессивного характера) он ни разу не был свидетелем по-настоящему серьезной схватки между самцами (Black-Décima, 2000). У косули *Capreolus capreolus* территориальные конфликты между самцами есть, напротив, явление обычное, но они в большинстве своем очень коротки, занимая в среднем минуту и 10 сек. В тех сравнительно немногих случаях (менее 20%), когда поражение терпел обладатель территории, он ни разу не оставил своего участка и продолжал владеть им монопольно и в дальнейшем (Hoem et al., 2007).

2. Мечение границ территории как средство ее пассивной охраны. Но главное возражение, которое приходится выдвинуть против приравнивания территориальности использованию того или иного «оружия», будь то копыта и зубы лошадиных, удлиненные клыки жвачных или их рога, состоит в том, что при таком подходе игнорируют те системы сигнальных средств, которые делают территориальность системой конвенциональной. Это значит, что вероятность эпизодов активной защиты участка резко сни-

[8] У оленей о рода *Mazama* рога слабо развиты (см. рис. 5.7).

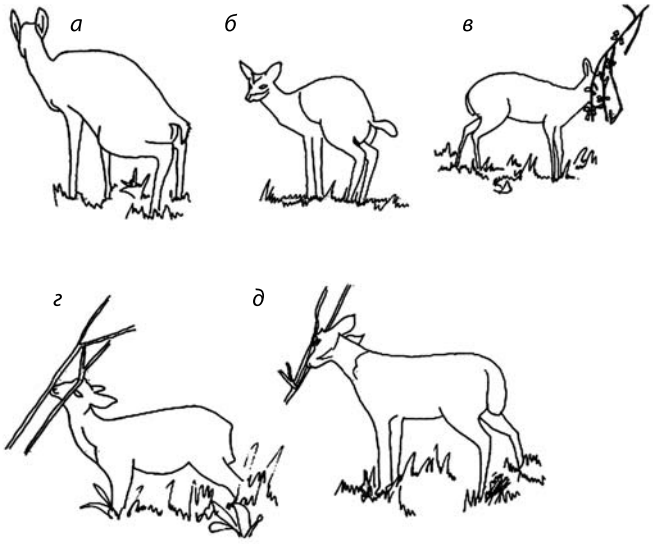


Рис. 5.7. Варианты мечения территории у оленя мазамы *Mazama gouazoubira*. *а* — уринация, *б* — дефекация, *в* — бодание куста, *г* — трение лбом о ветви, *д* — обгладывание концевых веточек.
Из: Black-Decima, 1981.

жена за счет целой серии механизмов ее пассивной охраны. Наиболее действенным среди таких механизмов в биологии копытных оказывается мечение границ территории мочей, калом и секретами всевозможных желез (рис. 5.7).

У архаического малого канчиля *Tragulus javanicus* самцы, которые, кстати сказать, мельче самок, лишены рогов, но обладают удлиненными клыками. Центральные зоны (core areas) участков обитания особей одного и того же пола полностью разнесены в пространстве, но перекрываются, если принадлежат самцам и самкам (Matsubayashi et al., 2006). И те и другие метят свои участки секретом подбородочных желез (intermandibular gland), которые крупнее у самцов и содержат более высокую концентрацию феромона. Предполагается, что в силу высокой концентрации липидов запаховая метка, нанесенная на ствол дерева или поверхность скалы, может служить отпугивающим сигналом для посторонних конспецификов достаточно длительное время. Ту же функцию, очевидно, выполняют эти железы у другого вида оленьков, большого канчиля *T. napu* (Agungpriyono et al., 2006).

Взрослые самцы кабарги в тот период, когда происходит расселение молодых особей, пытающихся занять собственный индивидуальный участок, интенсивно метят границы собственной территории секретами так называемой «хвостовой железы». Собственно говоря, в ее роли выступает весь хвост животного, который по мере взросления его обладателя все более утрачивает шерстный покров. В момент нанесения пахучей метки на поверхность пня или на кору дерева самец довольно долго трется хвостом об их поверхность, оставляя на ней неприятно пахнущее «сальное» пятно. Наиболее интенсивное мечение имеет место в тех участках периметра территории, которые граничат с участками других самцов. По окончании гона мечение осуществляется преимущественно мелкими порциями экскрементов, которые самец оставляет по периметру границы при ее патрулировании (Приходько, 2003). Фигурально выражаясь, хвост самца в плане охраны им территории значит для него много больше, чем его острые клыки.

Для многих видов территориальных антилоп, находящихся в самых разных степенях филогенетического родства друг с другом, характерно мечение границ индивидуального участка секретами предглазничных желез, а также пометом, который самец оставля-

ет кучками в одних и тех же местах (так называемые «уборные»). Таковы, в частности, представители подсемейства карликовых антилоп (Neotraginae) — так называемые дикдики. Изучение социальной организации обыкновенного дикдика *Rhynchotragus kirkii* в Танзании показало, что моногамные пары занимают территории площадью 0.11–0.13 га, разделенные дистанциями от 4.5 до 100 м. Большинство (70%) закартированных территорий сохраняли более или менее постоянные очертания в период между 1982 и 1987 г. (Amubode, Boshe, 1990). При изучении поведения другого вида, дикдика Гюнтера *R. guentheri* удалось установить, что кучки помета размещаются вдоль границы территории, а метки подглазничных желез — ближе к зонам постоянной активности ее обладателей (Ono et al., 1988).

У антилопы-прыгуны *Oreotragus oreotragus* мечение растений секретом предглазничных желез осуществляется обоими членами моногамной пары, зачастую синхронно. В таких случаях инициатором акции чаще оказывается самка, но затем больше меток оставляет самец, которому принадлежит и последнее слово перед уходом с места действия. Он оставляет свою метку поверх той, что нанесена самкой. Метки располагаются в таких местах, где их обнаружение чужаками наиболее вероятно, в частности, на тех деревьях, листья которых представляют собой излюбленный корм вида. Плотность распределения меток оказывается выше вдоль того отрезка периметра территории, где она граничит с владениями соседнего самца или пары, чем в зонах отсутствия соседей. Авторы приходят к выводу, что оптимальное расположение кольца меток будет при значении его 0.78 от радиуса территории в целом (Roberts, 1997; Roberts, Lowen, 1997; Roberts, Dunbar, 2000).

Самцы ориби *Ourebia ourebi*, вида из числа карликовых антилоп, метят свои участки секретом предглазничных желез, а также мочой и калом. Считают, что в данном случае наименее затратным оказывается обозначение границ территории кучами помета. Территориальный самец оставляет такие метки только в одних и тех же точках периметра границы, общей с участками соседних самцов, тогда как молодые самцы, не обладающие территориями, а также самки, испражняются где попало. Территориальные самцы, обладающими гаремами из нескольких самок, оставляют больше меток, но используют каловые массы более экономно, чем те, на территориях которых самки в данный момент отсутствуют (Brashares, Arcese, 1999).

Территориальные самцы зебры Греви удерживают за собой участки кустарниковой саванны площадью от 2 до 12 км^2 (в среднем 6 км^2). У этого вида описано семь способов мечения территории, тогда как у близкого вида, бурчеллевой зебры *Equus burchelli* с иным типом социальной организации, их известно только два. У территориальных жеребцов зебры Греви, которые на время оставили свой участок, концентрация мужских половых гормонов в крови ниже, чем у тех, что находятся в пределах своих территорий. У этих последних данный показатель отрицательно коррелирует с промежутком времени, прошедшего вслед за последним пребыванием самок на данной территории (Chaudhuri, Ginsberg, 1990; Kimura, 2000).

Таким образом, можно видеть, насколько разнообразны и эффективны у копытных (как у жвачных, так и у непарнокопытных) механизмы пассивной охраны территорий, сформировавшиеся в эволюции вне какой-либо очевидной связи с оснащенностью животных «оружием» защиты и нападения. Кажется вполне правдоподобным, что во многих случаях оно и вовсе не требуется.

5.4. Другие гипотезы о причинах поступательной эволюции рогов

Рассмотренная ранее гипотеза К. Дженис, при всех ее изъянах, импонирует широтой охвата данных из самых разных разделов биологии и детальным их сопоставлением в устоявшихся традициях индуктивной логики. Гипотеза выглядит непротиворечивой и достаточно правдоподобной в рамках господствующей адаптационистской парадигмы. По сути дела, единственная претензия, которая может быть предъявлена этим компилятивным построениям, состоит в том, что в них не были учтены те интимные стороны поведения копытных, глубокое осознание которых не входит, естественным образом, в компетенцию кабинетного палеонтолога и палеоэколога.

Совершенно на иных принципах построено исследование Дж. Бро-Йоргенсена, ставшее возможным лишь в силу широкого внедрения в зоологию компьютерной техники (Bro-Jørgensen, 2007). Автор собрал литературные данные по внешней морфологии и социальному поведению 91 вида полорогих и предпринял чисто формальный анализ корреляций между тем, что он называет «величиной оружия», и рядом других характеристик интересующих его видов. Последние ограничиваются следующими восемью (!) показателями: средняя масса тела взрослых самцов и самок, средняя длина рогов у тех и у других, средняя численность «размножающихся ячеек» (breeding groups), географическая широта центра ареала вида, широта и характер стратегии самцов в их отношениях с самками. Все многообразие этих взаимоотношений автор делит на две категории: «охрана самки» и охрана территории.

Обработка этих компилятивных данных приводит автора к выводу, что степень полового диморфизма по размерам тела, а также длина рогов у самцов положительно корррелируют с численностью «размножающихся ячеек». В то же время оба морфологических показателя менее выражены (less extreme) у видов территориальных. Автор уверен в том, что эти результаты свидетельствуют в пользу идеи, согласно которой при территориальности конкуренция самцов из-за доступа к самкам менее интенсивна, чем у видов, где самки держатся группами, что, в свою очередь, служит предпосылкой к полигинии.

«Исследование, — пишет автор, — дает свидетельства того, что длина рогов у самцов и половой диморфизм по размерам тела находятся у полорогих под воздействием полового отбора... Таким образом, показано, что фактор численности размножающихся ячеек в сочетание с характером системы спаривания (mating system) позволяет предсказывать ***интенсивность*** полового отбора в отношении этих признаков» (Bro-Jørgensen, 2007).

Что касается рогов у самок, то оказалось, что их длина коррелирует отрицательно с длиной рогов у самцов. Отсюда сделан вывод, что у видов с длиннорогими самками ***естественный отбор*** на эффективность их защиты от хищников может препятствовать экстремальному развитию рогов у самцов на почве ***полового отбора***. «Повышенная стоимость (costs) чрезмерно развитых продуктов полового отбора у таких видов подтверждает важность затрат на почве естественного отбора для объяснения диверсификации тех признаков, которые первоначально формировались под действием полового отбора» (Bro-Jørgensen, 2007).

Нетрудно видеть, насколько мало дает для понимания сути явлений продемонстрированный здесь сугубо формальный подход в сочетании с раз и навсегда заученными стереотипами. Эти последние представляют собой цепочки произвольных, непроверяемых утверждений и могут лишь для очень доверчивого читателя выглядеть в качестве сколько-нибудь весомых объяснений.

Гораздо более содержательны результаты исследования Т. Каро с соавторами, выполненного по тому же принципу, что и работа Бро-Йоргенсена. Авторы задались целью проверить, насколько форма рогов у видов, относящихся к двум крупным семействам жвачных, соответствует способам использования этих структур в ситуациях физического противостояния между самцами, а также характеру социальной организации и местообитаний сравниваемых видов. В анализ были включены 104 вида полорогих и 32 — оленьих. Предложена классификация 13 типов строения рогов (прямые, извитые, ветвящиеся в той или иной степени, и т.д.), пяти типов их использования в борьбе (укол, удар с разбега, попытки повалить противника путем захвата и удержания его рогов, и др.; см. рис. 5.8). Спектр особенностей социального поведения обогащен, по сравнению со схемой Бро-Йоргенсена, включением в нее системы токов и модусом пребывания особей в группах численностью промежуточной между территориальными моногамными парами, с одной стороны, и большими стадами, с другой. В итоге коррелятивному анализу были подвергнуты 30 переменных (Caro et al., 2003).

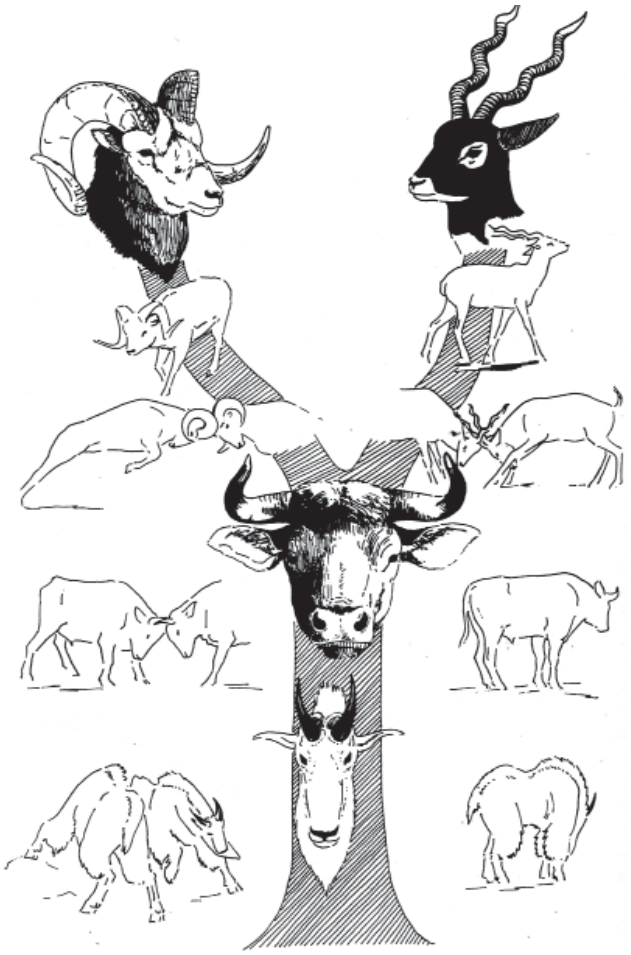


Рис. 5.8. Эволюция рогов и бойцовского поведения у копытных. Первая стадия — колющие рога, боковая стойка при встрече соперников, нападение сбоку. Через промежуточную стадию происходит переход к встрече соперников лицом к лицу, рога становятся средством утяжеления головы (вверху слева) или турнирным оружием борьбы (вверху справа).
Из: Geist, 1966.

Результаты этого исследования сводятся, вкратце, к следующему. Как пишут авторы, оправдались многие предсказания гипотезы об обусловленности формы рогов тактикой их использования при конфликтах между самцами. Так, например, полорогие, у которых концы рогов направлены внутрь, используют их чаще в силовой борьбе, а обладающие гладкими рогами — как колющее оружие. Олени, чьи рога имеют более пяти отростков, пользуются ими в качестве щита. Эти и другие результаты имеют хо-

рошую статическую поддержку. Высоко достоверной оказалась также коррелятивная связь между 1) обладанием рогами, чьи концы направлены вовне и 2) склонностью к полигинии у самцов тех видов, которым свойственен высокий индекс стадности. Но далеко не столь очевидна связь между формой рогов, чьи концы направлены внутрь и моногамией (p=0.049) либо одиночным образом жизни (p=0.024). Тем не менее, авторы заявляют, что моногамным видам *определенно* присущи рога указанной формы, тогда как у полигинических видов наблюдается весьма высокое разнообразие в морфологии этих структур.

О половом отборе авторы упоминают лишь в одном месте, чтобы процитировать мнение о его важности из книги М. Андерссона (с. 33). Зато в другом месте они пишут, что форму рогов едва ли можно объяснить как результат предпочтений самок той или иной конфигурации этих образований (резюме к статье).

Таким образом, этим исследованием в значительной степени подтверждена старая идея В. Гейста (Geist, 1966) о соответствии формы рогов приемам их использования в конфликтных ситуациях (рис. 5.8). Этот автор полагал также, что рога лишь на начальных этапах их эволюции выполняли во внутривидовых отношениях реальную функцию опасного оружия, а затем через ряд промежуточных стадий приобрели роль так называемых «демонстративных органов», наряду с другими образованиями, придающими специфические очертания контуру животного. Эту роль, по мнению исследователя, выполняют, помимо рогов, удлиненная бахрома шерсти на подбородке («бороды» у козлов), на груди, передних ногах и брюхе. Следует заметить, однако, что недавние результаты более пристального *количественного* изучения агонистического поведения самцов нескольких конкретных видов позволяют поставить под сомнение реальность этого гипотетического процесса ритуализации (см. ниже, 5.6).

5.5. Почему самки тоже бывают рогатыми?

Присутствие рогов у самок многих видов жвачных плохо согласуются со всем строем представлений о половом отборе, изначально ориентированных на поиски причин эволюции экстравагантных структур у самцов. Еще совсем недавно стойкий поборник идеи полового отбора, Д. Имлин писал, что в контексте исследований этой направленности тема вооруженности самок остается вопросом, наименее разработанным. «Например, остается выяснить, при каких обстоятельствах (circumstances) у самок развиваются рога? Возникают ли они у особей обоих полов под действием естественного отбора (например, как защита от хищников), а затем приобретают роль сигнальных структур у самцов? Или это оружие первоначально появляется у самцов и лишь затем, при некоторых особых обстоятельствах становится достоянием также и самок? В какой степени эволюция вооруженности самок может идти независимо от соответствующей эволюции у самцов? (Emlen, 2008: 406).

Выше, в подразделе «*Состояние современных представлений об эволюции полового дихроматизма как иллюстрация идей Томаса Куна*» уже было сказано о том, что обнаружение в ходе филогенетических реконструкций таких эволюционных событий, как многократное приобретение самками яркого «самцового» наряда заставляет исследователей прибегать к выстраиванию «дополнительных» гипотез *ad hoc*. Тем самым они стараются спасти доктрину полового отбора, дряхлеющую перед лицом нового непредвзятого знания. Совершенно аналогичную картину приходится видеть и в попытках объяснить феномен рогатости самок.

Так, не далее как пять лет назад Т. Клаттон-Брок в статье под названием «Половой отбор у самок» писал: «Здесь я утверждаю, что механизмы, ответственные за эволюцию вторичных половых признаков у самок, сходны с теми, которые действуют в отношении самцов. Они включают в себя внутриполовую конкуренцию между самками за возможность репродукции, за предпочтения со стороны самцов, а также конкуренцию в сфере привлечении половых партнеров. Но, в отличие от самцов, самки чаще конкурируют из-за ресурсов, необходимых для успешного размножения, чем за доступ к половым партнерам[9], так что развитие вторичных половых признаков у самок может быть ограничено платой (costs) скорее на почве плодовитости, чем выживания» (Clutton-Brock, 2009: 3). Та же идея «выбора самками самцов» (female mate choice) настойчиво преподносится в другой недавней работе за авторством этого исследователя (Clutton-Brock, McAuliffe, 2009).

Такого рода декларациям общего характера, основанным скорее на вере, чем на достаточно весомом фактическом материале, полезно будет противопоставить два превосходных аналитических исследования, в которых к решению вопроса применили методы реконструкции филогенеза копытных. Ни в том, ни в другом о половом отборе вообще не упоминается. В обоих случаях проблема сформулирована следующим образом: какие особенности видов, где самки несут рога, могли стать главным детерминантом появления этих структур в процессе эволюции? На этот счет было предложено несколько гипотез, из числа которых к настоящему времени остановились на двух, конкурирующих между собой.

Гипотеза конкуренции самок из-за ресурсов. С. Робертс проанализировал достоинства и недостатки трех основных сценариев появления рогов у самок копытных, которые были в ходу к моменту написания его статьи (Roberts, 1996). В них роль рогов трактовали как 1) инструмент защиты от хищников; 2) средство имитации самками облика молодых самцов, что якобы повышает порог агрессивности взрослых самцов по отношению к носителям рогов ювенильного характера; 3) структуры, облегчающие самкам конкуренцию за кормовые ресурсы с самцами[10].

Показав искусственность всех этих построений и недостаточную их обоснованность фактическим материалом, автор выдвигает взамен гипотезу, согласно которой наиболее правдоподобное объяснение развития рогов у самок обязано, в первую очередь, их взаимоотношениям друг с другом на почве конкуренции за жизненно важные ресурсы (в первую очередь пищевые). Эти конкурентные отношения между самками, по мнению автора, должны быть наиболее напряженными у видов, для которых характерны группировки с высокой численностью особей. Как пишет Робертс, «Величина групп и размеры тела оказались единственными переменными, которые надежно (successfully) предсказывают состояние рогатости у самок. Впрочем, если оставить в стороне возможное влияние других факторов, один только показатель размера групп оказывается значимым в этом плане» (Roberts, 1996: 399). Этот вывод, продолжает Робертс, надежно подтверждается как данными, вытекающими из широких филогенетических реконструкций, так и материалами по внутривидовым вариациям в присутствии или отсутствии рогов у самок[11].

[9] Подробнее об этом см. работе: Robinson, Kruuk, 2007.

[10] Автор считает, что в действительности следует рассматривать два варианта этой гипотезы, применительно к малым группам и большим стадам (Roberts, 1996: 413).

[11] Имеются в виду различия по этому признаку в разных популяциях антилопы-прыгуна *Oreotragus oreotragus*.

Менее акцентирована автором статьи идея, согласно которой рогатость самок может быть связана с их территориальным поведением, именно, с конкуренцией за участки местности, выступающие в качестве резервуара кормовых и прочих ресурсов (см. ниже).

Эмпирические данные, положенные в основу выводов Робертса. На мой взгляд, материей, гораздо более интересной в общебиологическом плане по сравнению с самим этим выводом, оказывается характер распространения признака рогатости самок у копытных вообще и у отдельных их видов, в частности. Вывод, полученный автором, важен и полезен тем, что заставляет уйти от привычных стандартных апелляций к мифическому половому отбору. Он с очевидностью показывает, что рога у самок копытных гораздо проще объяснить действием стандартного естественного отбора, к чему сейчас склоняются многие авторы. В то же время этот вывод страдает тем, что я называю «клиповым функционализмом». Очень маловероятно, что становление в эволюции любой морфологической структуры, и рогов в частности, можно правдоподобно объяснить действием одного единственного фактора. Едва ли можно сомневаться в полифункциональности рогов у самок. Сам автор рассматриваемой статьи указывает, что у каждого данного вида они более выпрямлены, чем у самцов и в этом смысле могут служить вполне эффективным инструментом защиты от хищников. Это никак не противоречит возможности их постоянного использования в противодействии агрессивным выпадам со стороны самцов и при разрешении конфликтов друг с другом.

Но давайте лучше оставим в стороне эти самоочевидные истины и остановимся на огромном фактическом материале, обобщенном в статье Робертса. Интересна, прежде всего, неравномерность распространения признака рогатости самок в обоих наиболее крупных таксонах копытных. Например, среди полорогих (Bovidae) в 12 родах четырех триб самки неизменно безроги. В 17 родах четырех других триб они неизменно рогаты. Еще в трех трибах самки рогаты у видов пяти родов и безроги в семи родах. Таким образом, безрогость самок свойственна видам 19 родов полорогих, тогда как рогаты они у представителей 22 родов (Table 1 цитируемой статьи, составленная по данным Kiltie, 1985).

В семействе оленьих (Cervidae) только у северного оленя — единственного представителя монотипического рода *Rangifer* — часть самок несут рога наравне с самцами. Все виды прочих 15 родов характеризуются безрогостью самок. В семействе Giraffidae у жирафов самки рогаты, у окапи — безроги. Рога, развитые в значительно меньшей степени, чем у самцов, присутствуют у самок вилорога — единственного ныне живущего[12] представителя рода *Antilocapra* и семейства Antilocapridae.

Таким образом, можно видеть, что рогатость или безрогость самок — это признаки не видовые, а родовые, к тому же весьма устойчивые и в пределах таксонов более высоких рангов (рис. 5.10). Этому заключению отчасти противоречит факт внутриродовой и внутривидовой изменчивости по признакам рогатости/безрогости самок. Например, у антилоп лесных дукеров *Cephalophus*, для которых вообще характерны рогатые самки, у двух видов из 16 они безроги. В роде газелей *Gazella* только у одного из 10 видов самки одной из географических рас преимущественно безроги. В популяциях некоторых видов антилоп, где самки в норме безроги (роды *Aepyceros*, *Kobus*, *Redunca*), среди них очень редко встречаются рогатые особи. Безроги некоторые самки и в отдельных популяциях барана *Ovis orientalis musimon.*

[12] Другие 11 видов вымерли на протяжении плейстоцена.

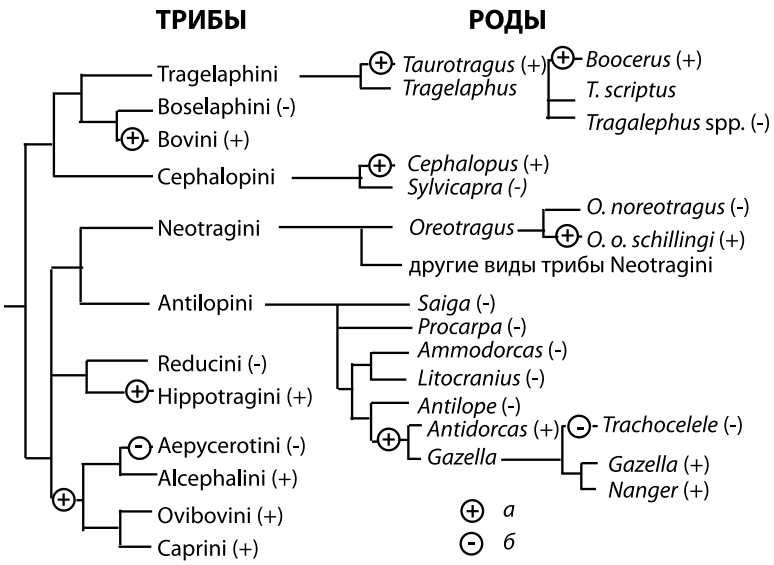


Рис. 5.9. Приобретения (+) и утраты (-) рогов самками в филогенезе полорогих (Bovidae). *б* — эпизоды, где переход к безрогости самок остается проблематичным. Из: Roberts, 1996.

Внутривидовой полиморфизм по интересующим нас признакам имеет место у северного оленя (Cervidae) и вилорога (Antilocapridae), у которых самки в норме несут рога. Отдельные эпизоды рогатости самок описаны также у видов некоторых других родов первого из этих семейств (настоящие олени *Cervus*, лоси *Alces*, косули *Capreolus*, американские олени *Odocoileus*). Автор предполагает, что в тех случаях, когда безрогость самок выглядит нормой, появление рогов у отдельных особей может быть результатом отклонений в концентрации половых гормонов в крови[13]. Так или иначе, по мнению Робертса, такие явления говорят о «замечательной пластичности» феномена и, соответственно, скрытого потенциала к адаптивному ответу (появление либо исчезновение рогов) на меняющиеся давления отбора (Roberts, 1996: 408).

Однако рис. 5.9, помещенный в статье Робертса, говорит, как кажется, об обратном. Можно видеть, что, согласно этой реконструкции филогенеза семейства полорогих, на протяжении миллионов лет здесь имели место 8 эпизодов приобретения рогов самками в тех или иных таксономических группах и лишь 2 случая *вторичной утраты* этих образований. О том же говорит рис. 5.10, из которого хорошо видно, что каждое из альтернативных состояний (рога у самок есть или отсутствуют) с поразительной устойчивостью сохраняется в разных филетических линиях полорогих, как я полагаю, в соответствии с принципом эволюционной инерции.

Идея, согласно которой рога самок служат оружием, используемым в момент приобретения территории и при ее защите (см. выше), родилась на почве изучения внутривидового полиморфизма по этому признаку у антилопы прыгуна *O. oreotragus*. У этого вида только в двух из девяти изученных популяций (подвид *O. o. schillingsi*) большая часть самок несет рога. Было показано также, что в местах их обитания в Кении площадь территорий моногамных пар минимальна и не превышает 1.5–2 га против 8–15 га в других участках ареала. То, что самки у этого вида территориальны, подтверждается

[13] О гормональной регуляции годового цикла роста и сбрасывания рогов у северного оленя см. в работе: Lincoln, Tyler, 1994.

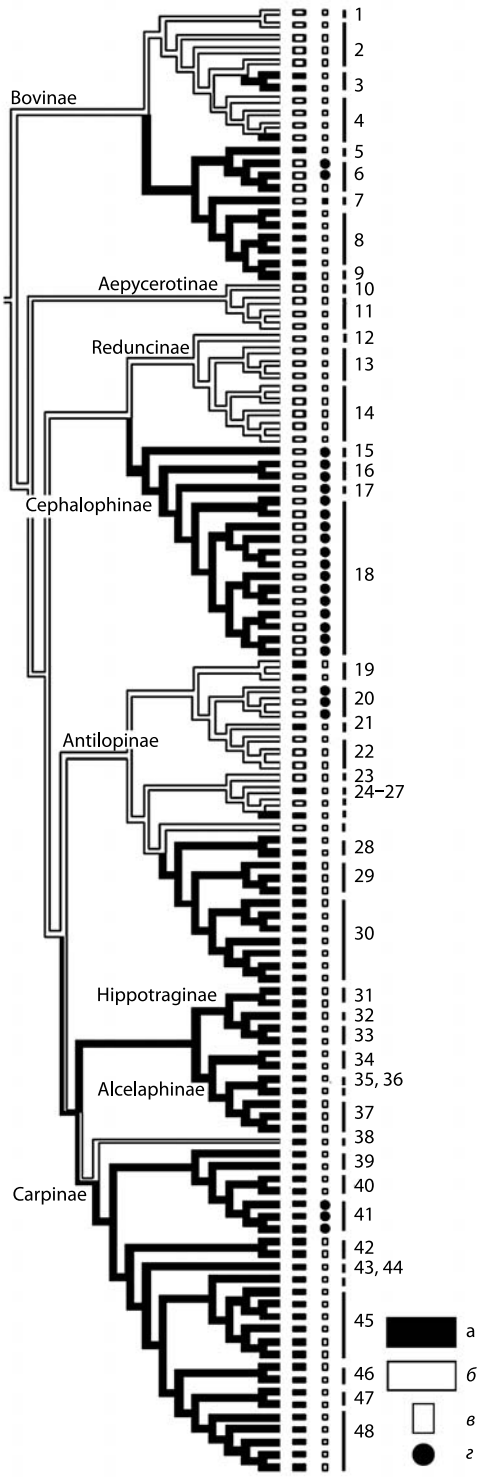


Рис. 5.10. Филогения семейства Bovidae. Белые ветви — самки безроги, черные ветви — самки рогаты. *а* — особи хорошо заметны; *б* — особи скорее криптичны; *в* — самки не территориальны; *в* — самки территориальны.
Названия родов: 1 — *Boselaphus*; 2 — *Tetracerus*; 3 — *Taurotragus*; 4 — *Tetracerus*; 5 — *Syncerus*; 6 — *Bos*; 7 — *Pseudooryx*; 8 — *Bos*; 9 — *Bison*; 10 — *Aepiceros*; 11 — *Neotragus*; 12 — *Pelea*; 13 — *Redunca*; 14 — *Kobus*; 15 — *Oreotragus*; 16 — *Philantomba*; 17 — *Sylvicapra*; 18 — *Cephalopus*; 19 — *Procapra*; 20 — *Madoqua*; 21 — *Dorcatragus*; 22 — *Raphicerus*; 23 — *Litocranius*; 24 — *Saiga*; 25 — *Ammodorcas*; 26 — *Antidorcas*; 27 — *Antilope*; 28 — *Eudorcas*; 29 — *Nanger*; 30 — *Gazella*; 31 — *Hippotragus*; 32 — *Addax*; 33 — *Oryx*; 34 — *Connochaetes*; 35 — *Alcelaphus*; 36 — *Sigmoceras*; 37 — *Damaliscus*; 38 — *Pantholops*; 39 — *Oreamnos*; 40 — *Naemorhedus*; 41 — *Capricornis*; 42 — *Rupicapra*; 43 — *Ammotragus*; 44 — *Budorcas*; 45 — *Ovis*; 46 — *Pseudovis*; 47 — *Hemitragus*; 48 — *Capra*.
По: Stankowich, Caro, 2009.

прямыми наблюдениями за активным участием их в мечении территорий наравне с самцами (см. выше, 5.3: 2. Мечение границ территорий...). По мнению Робертса, конкуренция между самками в этих условиях должна быть выше, чем в других местах, что как он полагает, может вести к отбору на приобретение ими рогов. Впрочем, автор оговаривается, что процесс может идти и в обратном направлении, то есть в сторону увеличения доли в популяции безрогих самок, если энергетическая стоимость (cost) развития рогов достаточно высока (Roberts, 1996: 430).

Гипотеза антихищнической функции рогов у самок. По результатам недавнего исследования на ту же тему, его авторы приходят к иному заключению об адаптивных функциях рогов у самок (Stankowich, Caro, 2009). Они согласны лишь с той частью выводов Робертса, где он связывает прогрессивную эволюцию рогов с явлением территориальности у самок. Отвергая идею, согласно которой самки конкурируют из-за пищевых ресурсов, эти авторы настаивают на том, что главная функция их рогов — это противостояние хищникам.

В статье вводится понятие «заметность» (exposure), которая для каждого вида оценивается сочетанием нескольких переменных, главными из которых авторы считают размеры особей и характер местообитаний вида. Максимальный индекс заметности они присваивают видам, которые отличаются крупными размерами особей и обитают в открытых ландшафтах. Сама идея о значении размеров особей в противостоянии вида прессу хищничества не нова. Она впервые была высказана в работе К. Пекера (Packer, 1983). По мнению этого автора, для большинства видов антилоп, у которых масса особей не превышает 25 кг, характерна скрытность и стратегия спасения от хищников бегством. В то же время, крупные размеры особей (около 40 кг) позволяют им не только убегать от опасности, но и активно защищаться от нападений плотоядных. Именно среди таких видов примерно у 75% их самки обладают рогами.

Филогенетический анализ, выполненный Станковичем и Каро, позволил им показать очевидную корреляция между присутствием рогов у самок и 1) индексом их заметности[14] либо 2) их территориальностью (рис. 5.10). Здесь стоит заметить, что, как хорошо известно, корреляция между двумя переменными не является ни в какой мере доказательством того, что между ними имеет место прямая причинно-следственная связь (см., например, Гидденс, 1999: раздел Общая методология).

Однако наименее правдоподобна мысль авторов, согласно которой хищник способен, завидев издалека рогатую антилопу, «понять», что животное располагает опасным оружием, так что от него лучше держаться подальше. Такое может придти в голову только тому, кто наделяет животных той же способностью к оценке увиденного, какой обладает он сам. Таким образом, полезность сложнейших формальных операций, проделанных авторами для оценки индекса заметности, полностью аннулируется для профессионального этолога в силу очевидного антропоморфизма исходной предпосылки.

Вместе с тем, появление в последние годы подобных работ весьма символично, ибо они демонстрируют желание исследователей уйти от умозрительных рассуждений о роли полового отбора в становлении тех или иных перигамических структур и попытаться объяснить происходящее с позиций более реалистической биологической логики.

[14] В качестве главного критерия которой авторы рассматривают среднюю высоту самок в плечах.

5.6. Результаты исследований, противоречащие устоявшимся схемам

Ранее я упоминал о том, что результаты полевых исследований, основанных на полноценном количественном материале, позволяют поставить под сомнение многие господствующие шаблонные объяснения происходящего в природе. Ниже будут приведены примеры, подтверждающие это положение.

Размер самца, а не особенности его рогов определяют выигрыш особи во взаимодействиях с конкурентами. Это показано в своего рода естественном полевом эксперименте, результаты которого получены Х. Джонсоном с соавторами при наблюдениях за благородными оленями подвида *Cervus elaphus nannodes* в Калифорнии (Johnson et al., 2007). В этом регионе имеет место дефицит минеральных веществ в рационе оленей, поэтому рога самцов очень часто ломаются. На протяжении двух лет более чем у 80% самцов из 112 находившихся под наблюдением были утрачены отдельные отростки рогов, а у 35% рога были сломаны у основания.

Авторы наблюдали 446 столкновений между самцами, 59 до и 387 после того, как у их участников имели место поломки рогов. В статье было показано следующее: если при статистическом анализе таких качеств самца, как его способность адекватно оценивать потенции противника, результативность в драке и статус обладателя гарема, *делать поправку на размеры и массу тела*, приходится придти к выводу, что морфология рогов как таковая не влияет на успех их обладателя. Авторы справедливо замечают, что способность оленей оценивать бойцовские качества оппонентов по характеру рогов едва ли соответствует тому, как характер этих образований выглядит для человека-охотника или зоолога.

В статье проводится мысль, что привычная «истина», согласно которой именно величина и форма рогов являются главным фактором, обеспечивающим репродуктивный успех самцов во время гона, есть следствие недооценки естественного соотношения между особенностями этих структур и физической силой самца, однозначно зависящей от массы его тела. Иными словами, величина и форма рогов есть, вероятно, не более чем побочный продукт возраста и, соответственно, общих размеров их носителя. Здесь мы видим полную параллель с выводами, полученными при оценке бойцовских качеств самцов у рогатых жуков (см., напр., Hongo, 2007 и 4.1: «Несоответствия предсказаниям «теории» полового отбора...»).

Демонстрация рогов оппоненту не несет информации о бойцовских качествах их обладателя. У тех видов оленей, агонистическое поведение которых изучено достаточно полно, описана так называемая демонстрация бокового очертания рогов (lateral palm presentation). Принято считать, что таким способом один из участников конфликта информирует другого о своих качествах как бойца, а другой на основе полученной информации выбирает дальнейшую линию поведения, например, драться или отступить. Д. Дженнингс с соавторами решили проверить, так ли в действительности обстоит дело при конфликтах между самцами лани *Dama dama.* У этого вида конфликтующие быки часто прерывают контакт рога к рогам, после чего один из них поднимает голову и поворачивает ее так, что другому становится видна вся поверхность лопаты его рога. Авторы работы задались следующим вопросом: «Если величина или степень симметричности рогов содержит информацию о физическом и генетическом качестве особи, остается центральный вопрос: как эта информация может быть представлена в ходе демонстрации и как она воспринимается и декодируется другим?» (Jennings et al., 2002: 390).

Из большого количества видеозаписей драк они отобрали 98, где оба оппонента были индивидуально опознаваемы, а сам конфликт с определенностью заканчивался в пользу одного или другого из них. Оказалось, что те самцы, которые чаще демонстрируют рога таким образом, с большей вероятностью проигрывают бой. Исследователи приходят к выводу, что демонстрация, о которой идет речь, не служит способом трансляции информации об индивидуальных качествах самца, но свидетельствует скорее о его состоянии неуверенности в своих возможностях продолжать поединок.

Боковая стойка самцов-оппонентов не служит средством взаимной оценки ими потенциальных возможностей противника. Согласно гипотезе Гейста (Geist, 1966), превратившейся со временем в аксиому, в преддверии столкновения самцы копытных становятся или движутся параллельно друг другу, демонстрируя противнику свой силуэт и тем самым информируя другого о своих размерах, величине рогов и, соответственно, бойцовских качествах. Для проверки того, насколько эта идея оправдывается в конфликтах между самцами лани, тот же коллектив авторов (Jennings et al., 2003) собрал сведения об использовании этих акций в ходе 2739 драк, отснятых на видеопленку. Из них только в 1377 (50.3%) наблюдали параллельные проходы оппонентов. Число драк с очевидным исходом, когда можно говорить о победителе и побежденном, составило 1241. Из них только в 446 (35.9%) имели место параллельные проходы противников. Средние по числу активных наскоков на оппонента с ударом его рогами не отличались достоверно в тех драках, которые включали в себя параллельные проходы (2.29 ± 0.39) или проходили в их отсутствие (1.06 ± 0.24). В итоге оказалось, что присутствие этих проходов в репертуаре самцов-участников конфликта не сказывается на его исходе, то есть акция ни в какой мере не повышает предсказуемости хода событий для того или другого бойца (табл. 5.1).

Таблица 5.1. Отсутствие связи между акцией «параллельный проход» в конфликтах между самцами лани *Dama dama* и предсказуемостью исхода противостояния. Из: Jennings et al., 2003.

Ситуация	Параллельные проходы есть		Параллельных проходов нет	
	Исход драки очевиден	Исход драки не очевиден	Исход драки очевиден	Исход драки не очевиден
До драки	21	14	42	24
После драки	34	53	31	23

В итоге авторы приходят к заключению, что параллельный проход оппонентов не служит средством демонстрации противнику размеров своего тела и эффективности оружия и не ведет к снижению эскалации конфликтов.

Самцы конфликтуют одинаково часто как в присутствии, так и в отсутствии самок. Это было показано в исследовании агонистического поведения самцов лани во время гона, когда встреча самцов и самок у этого вида происходит на токах. Детальное описание хода 205 столкновений между взрослыми быками позволило придти к следующим выводам. Частоты использования тех или иных акций в репертуаре агонистического поведения самцов были очень близки в ситуациях, когда самки находились

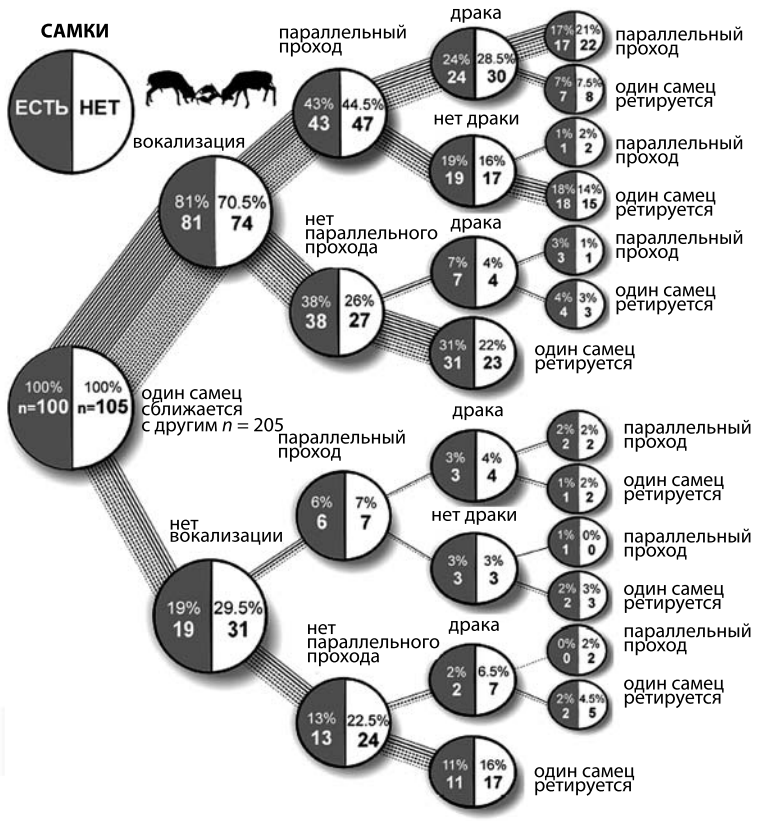


Рис. 5.11. Ход агонистических взаимодействий между самцами лани *Dama dama* в присутствии и отсутствии самок. Цифры — количество наблюдавшихся эпизодов.
Из: Fričová et al., 2007.

поблизости хотя бы от одного из самцов (n = 100), и в тех, где самки отсутствовали (n = 105) (рис. 5.11).

Если самки находились при одном самце или при обоих, процентные доли столкновений между быками были почти одинаковыми (52.0 и 48.0%, соответственно, $\chi^2 = 0.16$, NS). Драки как таковые имели место только в 39.5% всех противостояний. Авторы приходят к выводу, что присутствие самок снижает вероятность серьезного противостояния между самцами. Более того, наблюдается тенденция к большей частоте драк в отсутствие самок. Таким образом, сделано заключение, согласно которому у ланей «присутствие самок не оказывает влияния на агонистическое поведение самцов во время гона» (Fričová et al., 2007: 253).

Все это не имеет ничего общего с бытующими представлениями о «постоянных боях между самцами из-за самок», что служит лейтмотивом гимну полового отбора, представленному, например, в книге Л.Ш. Давиташвили.

Большие рога самцов не снижают продолжительность жизни их носителей. Одна из аксиом доктрины полового отбора состоит в том, что обладание массивными рогами дорогостояще (costly) для их носителей, что, в частности, должно проявляться в снижении их жизнеспособности и уменьшении продолжительности жизни. П. Бергерон с соавторами получили данные о скорости роста, размерах рогов и продолжительности жизни 383 самцов альпийского горного козла *Capra ibex*, доживших до естественной

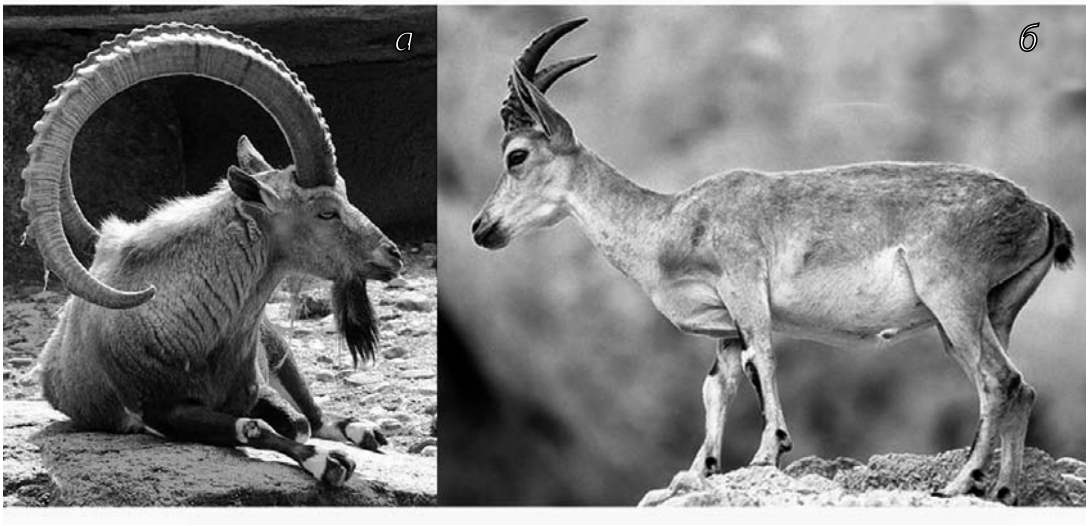


Рис. 5.12. Половой диморфизм по величине и форме рогов у козла *Capra ibex nubiana*. *а* — из: http://www.google.ru/search?q=Capra+ibex&hl; *б* — из: arkive.org/nubiana-ibex/capra-nubiana/image-G15061.html

кончины (Bergeron et al., 2008). Для горных козлов характерен резкий половой диморфизм по строению рогов, гипетрофировано развитых у самцов (рис. 5.12). Результаты исследования показали, что рост больших рогов (максимально до 75 см) не сказывается на долголетии этих животных. Изменчивость величины рогов у данного вида на 22% объясняется индивидуальными особенностями особей, что говорит о *постоянстве* различий в фенотипической конституции животных (Bergeron et al., 2008).

Следует заметить, что эти результаты не заставили авторов отказаться от традиционных представлений о том, что обладание крупными рогами может быть дорогостоящим для их носителей и что они представляют собой «честный сигнал» о качестве самца, в соответствии с принципом гандикапа. Чтобы выйти из противоречия между собственными данными и привычными стереотипными схемами, авторы прибегают, по традиции, к дополнительным гипотезам *ad hoc* с привлечением такого фактора, как длительность стадии репродуктивной активности самца. Однако наибольшее доверие вызывают конкретные обширные материалы, полученные в ходе данного многолетнего исследования.

Другая работа, объектом которой стала островная популяция одичавшего крупного рогатого скота (*Bos taurus*), к удивлению ее автора показала повышенную смертность взрослых самок по сравнению с самцами (47.7 и 18.3%, соответственно), что также никак не укладывается в предсказания доктрины полового отбора. Автор указывает, что к моменту написания статьи такое явление было описано только у африканского слона *Loxodonta africana*. Он предполагает, что в его случае феномен можно попробовать объяснить предшествующим воздействием на исследуемый вид одомашнивания (Berteaux, 1993).

5.7. Вопросы, поставленные филогенетическим подходом к анализу эволюции рогов

Как мы видели из предыдущих глав, все большее число исследователей склоняются к уходу от микроэволюционных объяснений эволюции эксцессивных структур (которые зачастую носят упрощенный, наивно адаптационистский характер), в сторону поисков макроэволюционных закономерностей морфогенеза. Очевидный прогресс здесь состоит в растущем понимании важности детального анализа морфогенетических преобразований в ходе индивидуального развития и, соответственно, в попытках понять механизмы *эволюции самих этих процессов* (методология, подпадающая под понятие эво-дево).

В проблеме эволюции рогов у копытных важное значение сегодня придают вопросу о том, гомологичны ли друг другу столь разные по тканевому строению образования, как те четыре типа рогов, о несходстве которых на этом уровне речь шла в разделе 5.1. Мы помним, что по мнению Дженис, сформулированному на палеонтологическом материале, эти структуры независимо формировались в эволюции по меньшей мере три раза. Более поздние филогенетические реконструкции, основанные на молекулярных данных (Marcot, 2007; Spaulding et al., 2009), а также на их комбинации с морфологическими и этологическими показателями (Hernández Fernández, Vrba, 2005), позволяют обсуждать как минимум две другие, неодинаковые гипотезы относительно путей становления рогов в эволюции копытных (рис. 5.13). Как видно из этого рисунка, согласно одной гипотезе, рога были приобретены ими однажды, с последующей их утратой кабаргами. Согласно другой, они были вторично утрачены в филуме, ведущем к сестринским группам оленей и кабарог, а затем вновь приобретены видами первой из этих групп.

Как пишут Дэвис с соавторами, не будет возможности решить, какой из этих сценариев более правдоподобен, до тех пор, пока мы не сможем располагать достаточно полными данными о гистогенезе рогов у представителей всех крупных таксонов копытных (Davis et al., 2011: 2862).

Дело в том, что рога нельзя рассматривать в качестве неких простых «выростов» на костях черепа. Их морфогенез — это процесс многоступенчатый, начинающийся еще в раннем эмбриогенезе, на стадии замыкания нервного желобка в нервную трубку и формирования нервного гребня. Считается, что, скорее всего, именно клетки, мигрирующие из этого образования, ответственны за становление специализированной зоны в надкостнице лобной кости, именуемой «рогообразующей надкостницей» (РН, antlerogenic periosteum). Популяции этих клеток, которые можно отнести к разряду *эмбриональных стволовых*, управляют у оленей ростом рогов *видоспецифической формы* и их регенерацией

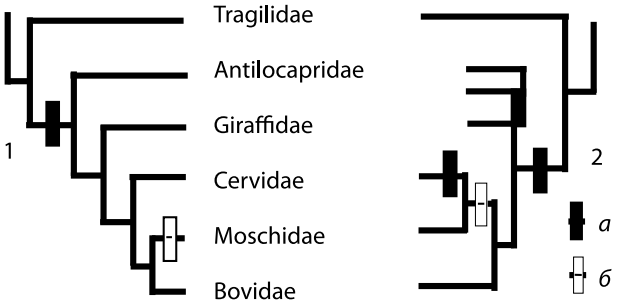


Рис. 5.13. Два сценария приобретения (*а*) и утраты (*б*) рогов в филогенезе жвачных. 1 — по: Marcot, 2007; 2 — по: Spaulding et al., 2009.
Из: Davis et al., 2011.

после очередного сезонного сбрасывания[15].

Оказалось, что РН обладает способностью к автономной дифференциации в рогоподобную структуру, даже если ее трансплантировать на кости другого участка тела (рис. 5.14). Соответственно, если у детеныша-самца косули удалить РН с того места, где должны формироваться зачатки рога (pedicles), животное так и останется безрогим. Кстати сказать, тот факт, что у некоторых самок оленей формируются рога, указывает на существование РН у особей обоих полов, но ее потенции к дифференциации реализуются у подавляющего большинства видов Cervidae только у самцов (Kierdorf, Kierdorf, 2002: 25).

На стадии зачатка рога он складывается из «внутренних» костной и хрящевой тканей, одетых снаружи кожными тканями. Дальнейший рост рогов определяется сложными многостадийными взаимодействиями между этими разными компонентами, которые осуществляются по принципу *индукции*. Например, преобразование кожных покровов в особую «бархатную» ткань (velvet), обязано, как полагают, активности диффузных молекул, несущих соответствующий индуктивный сигнал из надкостницы и надхрящницы зачатка рога.

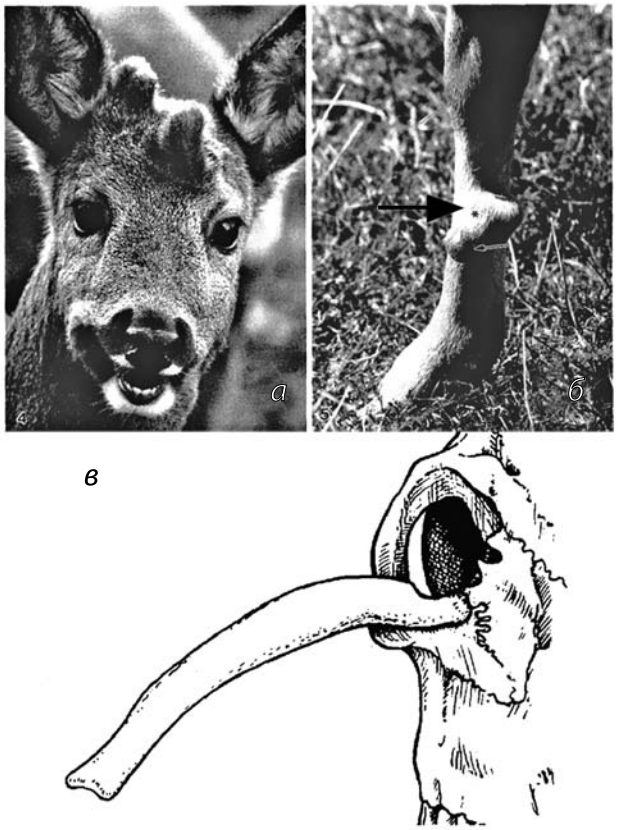


Рис. 5.14. Развитие зачатков рогов (pedicles) (*а*, *б*) и дефинитивных рогоподобных структур (*в*) в результате трансплантации рогообразующей надкостницы на другие участки тела.
а — смещение ее на лобной кости молодого самца косули *Capreolus capreolus*; *б* — после ее пересадки на ногу лани *Dama dama*; *в* — рог в орбитальной области самца белохвостого оленя *Odocoileus virginianus*.
Из: Kierdorf, Kierdorf, 2002.

Изложенные здесь представления получены при изучении нескольких представителей семейства оленьих (косуля, лань, благородный олень). Относительно того, как процесс гистогенеза рогов идет в других крупных таксонах копытных, известно гораздо меньше (табл. 5.2). Лишь заменив выставленные в ней вопросительные знаки, исследователи, интересующиеся эволюцией рогов, смогут выстроить наиболее правдоподобный ее сценарий.

[15] Если РН повернуть в эксперименте на 180°, рога подопытного животного будут расти не вперед, а назад. Активности РН свойственна периодичность. Так, если рога текущего сезона почему-либо оказались не сброшенными, на следующий год у самца отрастает вторая пара рогов.

Таблица 5.2. Различия в строении и онтогенезе рогов в четырех семействах жвачных (из: Davis et al., 2011).

Свойства рогов	Олени	Полорогие	Жирафы	Вилорог
		Ткани, осуществляющие индукцию		
эпидермис	–	?	?	?
кожа/ПРСТ	–	+	(+)	?
надкостница	+	–	?	?
Место начала окостенения				
лобная кость/надкостница	+	–	–	?
кожа/ПРСТ	-	+	+	?
Масса дефинитивной кости				
живая, одетая покровом	+	+	+	+
живая, обнаженная	+	–	+/–	?
мертвая обнаженная	+	–	–	–
			Характер эпидермиса	
обволосенный	+/–	–	+	+
ороговевший	–	+	-	+
Ветвление/верхушечный рост				
кости	+	–	–	–
чехла	–	–	–	+
Регенерация				
костной ткани	+	–	–	–
покровов	+	–	–	–
рогового чехла	–	–	–	+

[1] ПРСТ — подкожная рыхлая соединительная ткань

+ да; – нет; +/– и то и другое у разных представителей группы; (+) предположительно.

5.8. Гипотетические сценарии ближайших причин первого появление рогов в ходе эволюции

Киердорф и Киердорф в статье о механизмах развития рогов в онтогенезе оленей приводит ссылки на ряд публикаций, авторы которых уверены в том, что зачатки рогов могут появляться как в специализированной зоне РН, так и за ее пределами в результате неспецифической *травматической* стимуляции (Kierdorf, Kierdorf, 2002: 26, 29). Это обстоятельство заставляет с бóльшим интересом обратиться к двум умозрительным построениям на тему: «как рога могли возникнуть впервые?». Время выхода в свет статей, где вопрос был поднят, разделяет промежуток в 26 лет.

В первой из них (Barrette, 1977) в основу рассуждений положено детальное описание поведения, наблюдаемого при драках между самцами индийского мунтжака *Muntiacus muntjak.* У этого вида из семейства оленевых, как и у других представителей рода, самцы обладают, наряду с удлиненными клыками, также короткими слабо вильчатыми рогами. И те и другие используются в острых конфликтах между самцами, выполняя разные функции. Наиболее эффективным оружием нападения оказываются клыки. Рога

служат нападающему в основном для того, чтобы лишить соперника равновесия и в этот момент нанести сверху удар клыками, тогда как третируемая таким образом особь использует рога в качестве щита для парирования такого удара. Основная мысль этой работы состоит в том, что в эволюции оленей функция оружия постепенно смещалась от клыков к рогам.

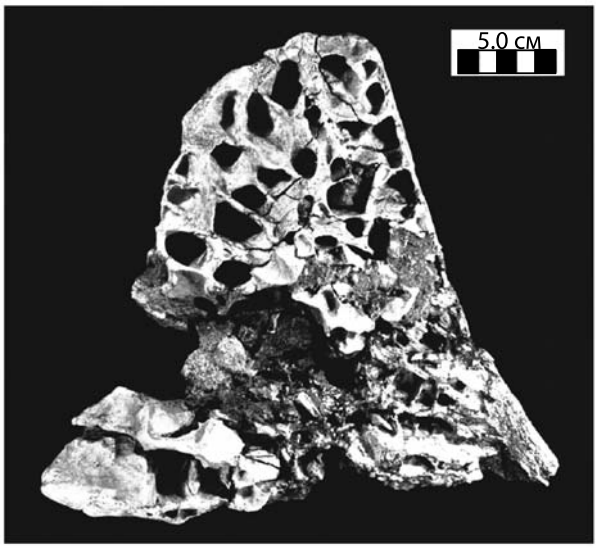


Рис. 5.15. Внутренняя структура лобного утолщения у халикотерия *Tylocephalonyx* (нижний миоцен, около 19–18 млн. лет назад).
Из: Hunt, 2005.

Автор статьи полагает, что появлению рогов у примитивных оленей, обладавших первоначально только клыками, предшествовали утолщения (bumps) лобной кости. Такие образования присутствуют у самок мунтжаков и внешне напоминают одетые шерстистой кожей рога жирафа. По мнению автора, эти структуры гомологичны подобным им у вымерших североамериканских оленей, таких как *Aletomeryx* (Barrette, 1977: 173). Здесь автор, вероятно, заблуждается, поскольку, по данным Дженис, у этих оленей не только самцы, но и самки уже обладали короткими рогами (Janis, 1982: 288). Однако и этот автор указывает на существование внешне похожих структур у представителей нижнемиоценового рода *Tylocephalonyx* из вымершего семейства халикотериевых, относящегося к непарнокопытным.

Эти ископаемые обладали массивным костным выступом на лбу (возможно, даже *парными* выступами), с необычной ячеистой структурой (рис. 5.15). Авторы, впервые описавшие это образование (Munthe, Coombs, 1979) допускали, что оно могло использоваться в драках с конспецификами, поскольку их внутреннее строение позволяло, в принципе, выдержать (и, вероятно, смягчить) достаточно сильный удар извне. В подтверждение этой идеи авторы указывают на определенное сходство во внутреннем строении данной структуры с тем, что наблюдается в черепе жирафа, который, как известно, использует самцами этого вида в драках друг с другом в качестве «молота». В обсуждении последующих палеонтологических находок халикотериев с подобным строением черепа эта гипотеза рассматривается, наряду с несколькими другими[16], как достаточно правдоподобная (см. Hunt, 2005: 24–25).

Мысль Ц. Беррет, стимулированная изучением тактики драк у мунтжака, нашла продолжение в статье Д. Люссе, где предлагается гипотеза под названием «от кусания к боданию» (Lusseau, 2003: 533). Автор обращает внимание на широкое распространение борьбы по принципу «лоб в лоб» у многих млекопитающих. Наиболее генерали-

[16] Использование в акустическом поведении, в качестве «демонстративного органа и/или видового опознавательного признака».

зованным модусом такого рода взаимодействий с оппонентом будет бодание, даже в том случае, если голова не несет каких либо инструментов наподобие рогов. В качестве примера Люссе приводит, помимо жвачных, бегемотов и китообразных. Он пишет: «Недавние исследования показывают, что дельфины бодаются во время межгрупповых конфликтов[17]. У всех китообразных, за исключением серых китов, наблюдали бодание. О социальных взаимодействиях серых китов мало что известно, однако есть сведения, что при атаке на лодку они таранят ее» (там же: 532–533). Атаки с боданием наблюдали также у самцов дюгоней *Dugong dugon* (Anderson, 1997).

Люссе предлагает простое физическое объяснение целесообразности тактики бодания. «Если особи грозит нападение, — пишет он, — наиболее выигрышным ответным поведением будет снижение до минимума кинетического момента удара. Проще всего этого можно достигнуть, сокращая дистанцию до нападающего: чем короче дистанция, тем меньше этот момент. Таким образом, атакуемый получает выигрыш, если бежит, плывет или прыгает в сторону нападающего. Изменения способов борьбы от кусания к боданию ведет, естественным образом, к встрече противников лоб в лоб и, следовательно, к боданию» (там же: 533).

Если так, то следует ожидать изменений в морфологии головы, которые приводили бы к формированию некоего буфера, который защитил бы от повреждений жизненно важные системы, локализованные в черепе. У китообразных, например, это система звукоизлучения и локации (акустическая линза, melon). В недавней работе М. Харди действительно показано, что по крайней мере у двух видов китообразных только у самцов имеют место защитные приспособления такого характера. У самцов бутылконоса *Hyperoodon ampullatus* лишь при достижении ими половозрелости в области лба резко увеличивается масса фиброзной ткани, которая, по мнению автора статьи, служит для защиты акустической линзы во время агрессивного бодания самцов. У самцов клюворыла *Ziphius cavirostris* вокруг акустической линзы формируется защитная камера (prenarial basin) и одновременно идет процесс укрепления рыла за счет его окостенения (Hardy, 2005).

В отношении первого их этих видов Харди без колебаний называет фиброзную массу ткани на лбу самцов (maxillary crest) «эффективным оружием», предназначенным для функционирования во время их столкновений с использованием тактики бодания. Возможно, это несколько преждевременно, если принимать во внимание следующие слова автора: «Увеличенная лобная структура является, очевидно (in its own right), внешне приспособленной для бодания или тарана (battering ram) во время столкновений самцов, *хотя таковые никогда не наблюдали в природе*» (Hardy, 2005: 90; курсив мой — *Е.П.*).

Строго говоря, построения всех трех цитированных авторов (Беррет, Люссе, Харди) выглядят как продолжение идей К. Лоренца (Lorenz, 1952) и В. Гейста (Geist, 1966) об адаптивной целесообразности ритуализации конфликтов в ходе эволюции, снижающей вероятность их летальных исходов. На мой взгляд, однако, эти, умозрительные, в общем, конструкции могут стать полезными в объяснительном плане, если сконцентрировать внимание на таком вполне материальном факторе, как возможная роль травматизма в эволюции рогов и функционально аналогичным им структур.

[17] Использование бивней в конфликтах между самцами предполагается у нарвалов *Monodon monoceros* (Silvermav, Dunbar, 1980).

Глава 6.

«Выбор полового партнера» самками: ограничения, накладываемые пространственными и временными факторами

Формула «выбор полового партнера» (mate choice) — это центральное понятие доктрины полового отбора. В качестве научного термина в понятийном арсенале ее теоретиков это словосочетание закрепилось после того, как математик Р. Фишер попытался, по его словам, «внести свой вклад в понимание эволюции психических явлений». В первоначальных версиях построений на тему полового отбора, начиная с предложенной Ч. Дарвином, в эту формулу вкладывали все связанное с выбором самцов самками. Позже понятие существенно расширили, включив в него также гипотетическую избирательность самцов в отношении самок, о чем будет подробнее сказано в последующих главах книги.

6.1. Эволюция взглядов на избирательность самок в отношении самцов

В письме к Ч.Г. Дарвину (внуку Ч. Дарвина), Фишер писал, взяв в качестве примера поведение самок на токах кулика турухтана: «Мы можем допустить, что красоту удается измерить объективно — например, взяв длину перьев самца, тогда как вкусы самок могут быть измерены через ее реальные действия. Самка, не обладающая такими вкусами, будет спариваться наугад, то есть со средними значениями для исхода нескольких случаев... Избирательная самка избежит некоторых возможностей спариться с невзрачными самцами и тем самым превысит среднее значение этой переменной»[1] (подробнее см. 1.2).

Столь наивная трактовка взаимоотношений между самцами и самками, а также неизбежных, якобы, следствий этого — именно, полового отбора, вполне простительна для кабинетного ученого, писавшего эти слова 80 лет назад, в 1932 г., когда даже профессионалам-зоологам было известно ничтожно мало о реальных механизмах организации процессов размножения в природных популяциях животных. Сегодня, располагая поистине гигантским массивом сведений о том, насколько многообразны и сложны для понимания эти процессы, трудно, казалось бы, рассматривать эту предельно упрощенную детерминистскую схему в качестве основы для сколько-нибудь серьезной теории. Поразительно, однако, то, насколько эта идея цепко укоренилась в сознании адептов доктрины полового отбора, где она по сей день носит характер аксиомы, согласно которой пресловутое избирательное поведение самок осуществляется словно бы в идеальном вакууме, вне каких-либо реальных пространственно-временных координат.

Такое однозначно-инвариантное поведение самок было бы возможным в принципе, если бы, как принято считать в рамках этих построений, самка делала свой выбор,

[1] Письмо впервые опубликовано в книге: Fisher, 2000.

ориентируясь исключительно на фенотип самца. Считают, что по этой сумме внешних признаков самка способна оценить не только «выигрыш» в плане количества и жизнеспособности своих потомков в случае, если тот станет их отцом, но и их потенции в качестве производителей в будущем. Как писал Фишер, «Самка выбирает стиль орнамента своих будущих сыновей» (Fisher, 2000: 308).

Идеи, близкие к модели «неудержимого/нарастающего отбора» (runaway sexual selection), предложенной этим автором (см. 1.2), послужили основой другой умозрительной схемы, известной как гипотеза «хороших генов» (Williams, 1966; Trivers, 1972). По мнению этих авторов, именно на их обладателях должны останавливать свой выбор самки у всех видов животных. Этой, фактически непроверяемой аксиоме позже была противопоставлена другая, близкая по духу, но еще менее реалистичная. Я имею в виду так называемый «принцип гандикапа», согласно которому самки еще более предусмотрительны в отношении будущего своих отпрысков. Как я уже говорил в разделе 2.1, согласно этой схеме, мерой качества генотипа самца является его способность дожить до размножения вопреки обладанию им структурами, затрудняющими существование. Такого рода структуры (типа тяжеленных ветвящихся рогов лося) служат, согласно этой идее, указанием самке на то, что самец прошел «тест полового отбора», подтвердив тем самым высокое качество своих генов.

Эти построения характерны для того детерминистского стиля мышления, господствовавшего в так называемой «классической этологии», который фиксировал внимание на локальных парных взаимодействиях между особями, оставляя за скобками все прочее, происходящее в данный момент в социуме, неотъемлемой частью которых эти особи являются (см. Панов, 2012*б*: 2.2.1). На более поздней стадии развития представлений о социальном поведении животных возобладал популяционистский, стохастический подход к пониманию происходящего, при котором локальные взаимодействия между конкретными индивидами продуктивно рассматривать лишь в рамках пространственно-временных координат, которые, собственно говоря, и определяют характер происходящего в каждом элементарном сегменте социума.

Важнейшим шагом в формировании этого подхода оказалось создание концепции территориальности (Howard, 1920; Nice, 1941). Принципиальная важность принятия зоологами понятия «территория» состоит в следующем. На смену невнятным представлениям о якобы хаотическом размещении особей в пространстве (взятом в качестве некоего «вакуума») пришло понимание механизмов, регулирующих не только характер использования ими ресурсов, но и самые разные типы взаимоотношений между индивидами. Сюда относятся, в частности, и контакты между самцами и самками в целях оставления потомства. Это обстоятельство сразу же было замечено Г.П. Дементьевым, который еще в 1940 г. писал, что система территориальности у птиц ведет к замене «боев» между самцами их конкуренцией из-за гнездовых участков. В ответ Давиташвили, будучи ярым сторонником теории полового отбора, попросту отмахнулся от этого замечания, возразив одной фразой, что все это нисколько не уменьшает ее значения (Давиташвили, 1961: 57).

Значительно позже, в ходе детальных исследований по территориальности многих видов птиц, выяснилось, что выбор самками самцов может базироваться не столько на свойствах их фенотипов, сколько на качествах тех участков местности, которые они занимают в сезон размножения. Следует заметить, что территориальность в ее классическом выражении есть лишь частный случай регуляции размещения особей в про-

странстве. Однако здесь перед нами наиболее очевидный пример влияния внешних пространственно-временных координат социума на шансы самца оказаться в роли производителя потомства.

Прежде чем идея выбора самцов самками превратилась в глазах поборников доктрины полового отбора в аксиому, не требующую доказательств, раздавались голоса скептиков, сомневавшихся в ее весомости. Например, в 1986 г. Р. Алатало с соавторами писали, что «многие свидетельства, касающиеся самой основы такого выбора, неубедительны (inconclusive). Во-первых, неслучайность спариваний может быть результатом конкуренции между самцами, во-вторых, даже если показано, что самки могут осуществлять выбор половых партнеров, часто трудно сказать с определенностью, что именно они выбирают. Такими критериями могут быть, предположительно, гены самца, его родительские способности и качество ресурсов, которые он удерживает за собой. Однако, в естественных условиях эти факторы часто взаимозависимы». Далее авторы пишут, что в полевом эксперименте они обнаружили, что у мухоловок-пеструшек «... ни возраст самца, ни его размеры и окраска, ни характер песенного репертуара не оказывают влияния на выбор самок, и что единственным наиболее важным критерием для них является качество территории самца» (Alatalo et al., 1986: 152).

Ниже я попытаюсь показать, почему и при классической территориальности и при других типах социальной организации популяций успех самок в приобретении половых партнеров выглядит скорее как результат вероятностных процессов, типа броуновского блуждания, нежели их устремленности на поиски обладателей «хороших генов».

6.2. Ограничения на выбор самками полового партнера в реальных ситуациях

Начну с того, что сам термин «выбор полового партнера» выглядит не вполне удачным. Его смысл воспринимается так, словно самка действительно стоит перед выбором из нескольких вариантов, которые *уже даны* ей. Так предпочтения самок оценивают в лабораторных тестах на одновременный выбор (см., например, Bischoff et al., 1985; Seehausen, van Alphen, 1998; Aspbury, Basolo, 2002), которые едва ли могут абсолютно адекватно отражать происходящее в природе. Поэтому было справедливо замечено, что следует делать разницу между функцией *предпочтения* особи к тем или иным стимулам и активностью, направленной на поиски носителей таких стимулов, за счет чего и осуществляется *выбор* как таковой (Jennions, Petrie, 1997).

*Ограничения пространственного характ*ера. То обстоятельство, что самкам свойственно перемещаться в пространстве, прежде чем вступить в контакт с самцом-производителем, соответствует как простому здравому смыслу, так и несложным наблюдениям. В реальных ситуациях каждая самка, если она активно стремится к контакту с потенциальным половым партнером[2], вынуждена, прежде чем остановится на той или иной вакансии, проводить сопоставления между самцами, рассредоточенными в пространстве. Такая задача стоит, естественным образом, перед самками всех тех видов, у которых самцы пребывают в пределах своих индивидуальных наделов, будь то охраняемые территории классического типа или частично перекрывающиеся участки обитания (home ranges).

Например, самцы рыбки трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* в период размножения охраняют друг от друга территории площадью в несколько квадратных метров,

[2] У многих видов самки ведут себя пассивно, прежде чем бывают схвачены сексуально активным самцом и оплодотворены насильно.

где каждый строит гнездо. Обозреть эти участки с одной точки невозможно, хотя бы уже потому, что, по крайней мере некоторые гнезда укрыты водной растительностью. Таким образом, чтобы выбрать партнера, располагающего гнездом, куда самке предстоит отложить икру, ей следует сопоставить качество нескольких гнезд и их хозяев лишь после того, как она *последовательно* посетит все эти территории. М. Беккер и К. Милинский попытались выяснить, чем руководствуются самки, выбирая в качестве партнера хозяина той или иной территории. Они пришли к выводу, что особь использует *стохастический алгоритм принятия решения*, суть которого в сопоставлении брачной окраски тех двух самцов, которые оказались предпоследним и последним в ее поисках (Bakker, Milinski, 1991). Это результат, по-видимому, не противоречит выводам других исследователей, согласно которым определяющим фактором в выборе самки у данного вида оказывается качество территории самца (Sargent, Gebler, 1980). Более того, сделан вывод, что «качество самца, не выглядит непосредственно влияющим на поиски самкой пригодного для нее гнезда» (Sargent, 1982: 364)[3].

Определяющая роль качества территории самца при выборе самками половых партнеров показана в работе по цихлидовым рыбам рода *Pundamilia*, у которых брачные агрегации особей относят к категории токов (Dijkstra et al., 2008; подробнее см. 8.3).

Из всего этого следует, что при обсуждении такого рода ситуаций правильнее было бы говорить о многоступенчатом процессе *поиска* полового партнера, чем о его *выборе*. Самка должна получить информацию относительно ситуаций на участках тех нескольких самцов (именуемых «выборкой» из популяции), которых она посещает *последовательно*, сопоставить полученные сведения и лишь после этого принять решение. Относительно того, как именно может быть организован этот процесс, существует несколько гипотез.

Одна из них предполагает, что самка может спариться с первым попавшимся ей самцом, облик которого отвечает неким минимальным требованиям (модель «фиксированного нижнего порога оценки»). Она может отвергать всех тех, оценка которых лежит ниже этого порога, но принимать любого со свойствами, превышающими пороговые значения (модель «порогового критерия»). Самка может сопоставлять свойства самцов, которые были встречены ею последовательно, и остановить поиски после встречи с самцом «низкого качества», вернувшись к встреченному до этого (модель «последовательного сравнения»). Выбор может быть остановленвлен на том самце, чье качество оказалось выше, чем средний показатель по всем самцам, встреченным ранее (модель «одношаговой оценки»). Самка может провести последовательную оценку как можно большего числа самцов и затем вернуться к лучшему из них (модель «наилучшего из многих»).

Все эти модели формального характера были построены в период между 1980 и 1983 гг., когда бурное развитие получили объяснения поведения животных с позиций социобиологии, имевшие явный антропоморфический оттенок. Сопоставление этих моделей алгебраического характера друг с другом привело в то время к заключению, что наилучшей тактикой поисков выглядит последняя из перечисленных выше (так называемое «best-of-n rule»). Легко можно видеть, что именно по этому принципу полового партнера ищут и находят люди.

---

[3] Впрочем, в экспериментах, где самки могли делать выбор между моделями самцов разного размера, они отдавали предпочтение более крупной, даже если та превосходила среднюю длину самцов данной популяции на 25% (типичный эффект *суперстимула* — см. Rowland, 1989).

Примеры тестирования этих моделей на конкретных видах можно найти в статье М. Дженионса и М. Петри (Jennions, Petrie, 1997). Из таблицы, приведенной в этой работе, следует, что лишь в двух случаях из десяти разобранных авторы соответствующих исследований пришли к твердому заключению, что ситуация отвечает модели «наилучшего из многих». У трех видов (дупеля *Gallinago media*, белощекой казарки *Branta leucopsis* и рыбы бычка *Pomatoschistus minutus*) самки спаривались с первым встреченным ими самцом в 33, 51 и 54% случаев, соответственно. Но даже для этих ситуаций не удалось провести различий между возможным сответствием их какой-ибо одной из двух разных моделей. Именно так обстояло дело еще в трех примерах из десяти, а в двух других не удалось однозначно установить их соответствие какой-либо одной из трех моделей.

Здесь стоит упомянуть еще о двух исследованиях того же характера. По данным М. Бергмана с коллегами, самки бабочки *Pararge aegeria* обычно, хотя и не всегда, копулируют с первым самцом, предпринимающим активные попытки к спариванию. В эксперименте таких самок было 64 (77.7%) из 88 (Bergman et al., 2007). Как пишут Дж. Кули и Д. Маршалл в статье о брачном поведении цикады *Magicicada septendecim*, «Репродуктивный успех самцов, принимающих активное участие в хоровой вокализации, неотличим от случайного, и нам не удалось обнаружить устойчивых различий между успешными и неуспешными самцами по размерам или по характеру пения» (Cooley, Marshall, 2004).

О том, насколько неблагодарны попытки приписать тому или иному виду некий стандарт поискового поведения самок, станет ясно при знакомстве с материалами раздела 7.2.1, в котором показано, сколь много различных факторов задействованы в процессе единения половых партнеров (в обсуждаемом случае у птиц) и насколько неодинаково ведут себя разные особи даже в пределах небольшой локальной популяции.

Так или иначе, в контексте этой главы формальные модели, о которых идет речь, полезны в том отношении, что позволяют уяснить те *ограничения, которые накладываются на поиски самок* (*если таковые вообще имеют место*) *самим фактом рассредоточения их потенциальных половых партнеров в пространстве*. Можно видеть, что происходящее, по всей видимости, не столь элементарно, как об этом думали первые теоретики полового отбора, такие как Фишер, Уильямс и Трайверс. Беда, однако, состоит в том, что правдоподобность этих моделей трудно проверить эмпирически. Вот что об этом позже писали Мэри Рейд и Джули Стемпс: «Бурное развитие теоретических изысканий по тактикам поисков полового партнера не привело, однако, к получению соответствующих по объему полевых эмпирических данных на эту тему. Одна из возможных причин отсутствия информации относительно характера этого поведения в природе состоит в следующем: теоретики часто пренебрегают необходимостью осведомить полевых исследователей о том, какие именно сведения им следует собирать для проверки соответствующих гипотетических построений и их предсказаний» (Reid, Stamps, 1997: 98).

Ограничения временно́го характера. Если с учетом ограничений одного только пространственного характера оптимальной тактикой поиска выглядит правило «лучший из многих» (см. выше), то эта оценка оказывается неверной, когда в силу вступают ограничения временно́го характера. Это обстоятельство, самоочевидное для зоолога, нашло отражение и в формальных алгебраических моделях (см., например, Real 1990). У видов со строго сезонным размножением время, отведенное на развитие и завершение физиологических механизмов реализации половых потенций самок, очевидным образом огра-

ничено. Обилие данных синэкологии четко свидетельствуют о том, что максимальный репродуктивный успех гарантирован, при прочих равных условиях, тем особям, которые приступают к размножению в возможно более ранние сроки. Поэтому и тот отрезок времени, в который самка должна уложиться при поисках полового партнера, весьма ограничен по продолжительности[4]. Об этом говорит, в частности, факт высокой синхронности начала гнездования в данном секторе территориальной мозаики у многих перелетных птиц. Как пишут Беккер и Милинский, имея в виду поисковое поведение самок колюшки, «сбор информации (sampling в англоязычной литературе) по самцам становится особенно дорогостоящим, когда самка приближается к верхнему порогу времени, отведенному для икрометания» (Bakker, Milinski, 1991: 206). Поэтому предполагается, что на этом этапе избирательность самок в их поисках должна снижаться.

Впрочем, К. Гебор и Т. Холлидей, изучавшие в лаборатории характер избирательности самок у обыкновенного тритона (*Triturus v. vulgaris*) приходят к прямо противоположному выводу. У этого вида самцы обладают кожистым гребнем, варьирующим по высоте. Принято считать, что высокий гребень есть показатель «высокого качества» самца как производителя потомства. В опытах названных авторов было показано, что на ранних стадиях сезона размножения самки не отдают предпочтений самцам с высокими гребнями и принимают сперматофор от любого первого встреченного ими самца. На этом основании исследователи отвергают гипотезу «порогового критерия» (см. выше). Они полагают, что самке было бы невыгодно следовать этому правилу при любых обстоятельствах, поскольку в этом случае она, в силу чрезмерной разборчивости, могла бы остаться ни с чем. Но поскольку у этого вида самка контактирует с самцами на почве размножения по нескольку раз за сезон, она может компенсировать эту уступку обстоятельствам, каждый раз повышая требовательность к качеству полового партнера. В действительности, оказалось, что при каждом новом спаривании самка отдает предпочтения самцам с все более высокими гребнями (Gabor, Halliday, 1997).

Таким образом, в этом исследовании важное значение придается фактору времени, хотя интерпретации происходящего с упором на высокую целесообразность поведения самок вызывают определенные сомнения. Дело в том, что к полученному результату могла привести сама постановка лабораторных экспериментов, и совершенно не доказано, что в природе имеют место те же самые эффекты и что причина их такова, как это представляется авторам статьи.

Ограничения, накладываемые спектром возможностей сенсорных систем. В построениях приверженцев доктрины полового отбора дело выглядит так, словно для самки не составляет труда отличить «качественного» самца от «некачественного». Зачастую самка поставлена в такие условия, что на принятие ею решения о том, остановить ли выбор на данном самце или отвергнуть его, отведены считанные минуты. Примерно так обстоит дело у стрекоз красоток, у которых самки спариваются с самцами, посещая их индивидуальные участки, распределенные мозаично в местах, пригодных для откладки яиц.

Готовая к спариванию самка красотки блестящей *Calopteryx splendens* стремительно летит над водой вдоль русла реки, часто в сопровождении двух или более преследующих ее самцов. Эти попытки самцов догнать самку совершенно безрезультатны,

[4] У птиц, например, самки, не нашедшие вовремя половых партнеров, вынуждены откладывать неоплодотворенные яйца в чужие гнезда или даже прямо на землю (Yom-Tov, 1980).

поскольку спаривание возможно лишь с неподвижно сидящей самкой. Создается впечатление, что во время этого полета самка оценивает перспективность того или иного фрагмента поселения самцов как места для откладки яиц (например, плотность полупогруженных в воду стеблей водной растительности, на которые она садится, приступая к яйцекладке). Миновав расстояние в несколько десятков метров, самка возвращается назад и здесь сужает зону своего поиска. В этот момент у самцов (по крайней мере у тех, которые среагировали на воздушные маневры самки), чьи участки локализованы в этой зоне, повышается двигательная активность и изменяется характер полета, который становится резко отличным от используемого в повседневных ситуациях.

Предполагается, что именно теперь самка делает свой окончательный выбор того участка, где такая двигательная активность самца наиболее высока. При этом, однако, посетив этот участок в первый раз и присев в его пределах на короткое время, она может покинуть место на несколько минут, после чего возвращается сюда. Такие отлеты-возвраты могут повторяться несколько раз. Все это время самец находится в движении. При каждом посещении самкой его участка он стремительно падает в воду и, отдавшись течению на несколько секунд, взлетает особым «трепещущим» полетом. В тех редких случаях, когда спаривание происходит практически без подготовки со стороны самца, он прямо с воды взлетает с теми же движениями крыльев почти вертикально вверх и делает садку. Много чаще он не решается сразу сблизиться с самкой и по нескольку раз перелетает неподалеку от нее особым трепещущим полетом (Панов и др., 2010).

В этой статье приведено полное описание одного типичного эпизода спаривания, выполненного на основе анализа видеозаписи. Самка после первого прилета на участок самца дважды улетала и возвращалась. При этом, однако, все происходившее от момента появления самки до садки заняло всего лишь 30 сек. Трудно представить себе, что за это время, значительную часть которого самка находилась в стремительном полете, ей удалось установить, что «качество» самца вполне удовлетворительно. Многочасовые наблюдения за поведением этих стрекоз позволят утверждать, что самка выбирает не самца по его фенотипу, но оптимальное место для яйцекладки.

В обширной литературе по биологии красоток господствует мысль, что эффектная синяя окраска крыльев самцов есть результат полового отбора, и что в репродукции успеха добиваются те из них, у которых этот признак выражен в максимальной степени (см., например, Grether, 1997; Siva-Jothy, 1999). Во второй из этих работ ее автор пытается убедить читателя, что самки *C. splendens xanthostoma* в состоянии при выборе полового партнера распознавать и учесть мельчайшие оттенки в степени пигментации крыльев самцов (см. Панов и др., 2010: рис. 13). Эти утверждения совершенно не убедительны, о чем говорят наши многочисленные эксперименты с нанесением на крылья самцов белых меток разной величины и в разном количестве (рис. 6.1).

Добавлю к этому, что срок жизни самки не превышает одного месяца, а спаривание возможно только в хорошую солнечную погоду, так что ограничивающий фактор времени также играет здесь важную роль.

Другой пример влияние ограниченных возможностей сенсорики касается случаев «неверного» выбора самками половых партнеров, относящихся к другому виду. Ниже речь пойдет о двух близкородственных видах рыб рода *Haplochromis*, симпатричных во многих акваториях озера Виктория. Самцы этих видов резко различаются по окраске. У одного они розовые сверху со спинным плавником того же цвета, у другого — с се-

Рис. 6.1. Искусственное нанесение меток, существенно меняющих облик самцов стрекозы *Calopteryx splendens*, не препятствует выбору их самками. Показан момент спаривания насекомых. Цветовые метки показаны стрелками.
По данным из: Панов, Опаев, 2013.

ровато-белой спиной и блестящим сине-голубым спинным плавником. Самок испытывали в тестах на одновременный выбор между конспецифическими и неконспецифическими самцами для проверки возможностей к распознаванию тех и других. Оказалось, что при нормальном дневном свете самки демонстрируют адекватные предпочтения к самцам своего вида. Другую серию опытов проводили при искусственно измененном освещении, имитирующем его характер в мутной воде тех участков озера Виктория, где предыдущие наблюдения показали высокую частоту особей гибридного происхождения. В этих условиях самки обоих видов чаще отдавали предпочтения самцам с синей окраской спинного плавника. При этом паттерны брачного поведения самцов и реакции на них самок оставались теми же, что и при стандартном белом свете (Seehausen, van Alphen, 1998).

Эти авторы делают вывод, что при поисках конспецифического полового партнера самки в норме ориентируются главным образом на окрасочные признаки самцов. Когда же условия освещения неблагоприятны, в роли действенных стимулов со стороны самцов выступают иные комплексы признаков, такие, в частности, как моторика их брачного поведения. Коль скоро в рамках господствующей адаптационистской парадигмы гибридизацию считают явлением отрицательным (обзор см. Панов, 1993), выбор самками в качестве половых партнеров особей другого вида расценивается авторами статьи как действия, ведущие к непроизводительным потерям времени и энергии.

У бесхвостых амфибий поиски самками половых партнеров, резко лимитированы в естественных условиях за счет того, что рекламные сигналы самцов заглушаются средовыми шумами, такими как вокализация других видов лягушек и жаб, не говоря уже о хоровых крикак конспецифических самцов (подробнее см. 7.1.3).

6.3. Две основные категории ситуаций во взаимоотношениях самок с самцами

Приверженцы доктрины полового отбора в своих построениях придают важное значение резкому разграничению двух вариантов вклада самцов в репродукцию. Этот вклад может ограничиваться передачей самцом самке одних лишь его спермиев (речь идет в этом случае попросту о ее оплодотворении). В такой ситуации самка получает, на языке доктрины, «опосредованный выигрыш» (indirect benefit) от своего выбора, результат которого проявиться лишь позже. Именно, выбрав в качестве полового партнера самца с «хорошими генами, самка повысит приспособленность своего потомства[5]

[5] Можно задать вопрос, насколько адекватно понятие «опосредованный ***выигрыш***» соответствует случаям выбора самками самцов с «плохими генами».

Суть альтернативной ситуации состоит в том, что самец, помимо спермиев, предоставляет самке некие «материальные выгоды». Имеется в виду возможность использования самкой тех или иных ресурсов, которые находятся в пределах территории самца (например, запасы корма, место для откладки яиц, убежище, где пройдет весь цикл выведения потомства самкой). Считают, что в таких случаях самка получает от своего выбора «непосредственный выигрыш» (direct benefit).

По этому поводу Дж. Элькок писал следующее: «Наиболее распространенная точка зрения состоит в том, что в случаях, когда самцы способны предоставить самкам некие материальные выгоды, выбор самок будет направлен на извлечение максимума из предложенного. У тех же видов, где имеет место только передача спермиев самкам, задача последних [при выборе полового партнера] становится более затруднительной (perplexing). Отдают ли самки предпочтение тем признакам самца, которые считаются продуктом [фишеровского] полового отбора, или же они выбирают самцов, полагаясь на фенотипические маркеры «хороших генов» (то есть на те, которые повысят приспособляемость их отпрысков перед лицом трудностей на пути к достижению ими репродуктивного успеха в данных природных условиях (environment)»? (Alcock, 1987: 327).

Эти две ситуации привязывают к двум основным типам пространственной организации популяций. Под актами передачи спермиев самцами самкам понимают прежде всего те события, которые имеют место в местах скопления самцов, посещаемых самками, готовыми к размножению. Одной из разновидностей этого типа репродуктивных стратегий являются так называемые тока. Сюда же относятся те ситуации, которые я называю встречей самца и самки вне какой-либо привязки к пространственно-временным координатам. Что касается возможности самок получить материальные выгоды от своих избранников, то они выполнимы во всех тех случаях, когда самцы рассредоточены в пространстве, например, при системе территориальных отношений.

В действительности, эта схема, широко эксплуатируемая и лежащая в основе множества других отвлеченных построений социобиологического толка, упрощена настолько, что с трудом применима к истинному пониманию происходящего в природе. Это касается, прежде всего, условности разграничении двух следующих категорий: «разреженного» и «скученного» размещения самцов в пространстве. Под вопрос приходится поставить и весомость постулируемых взаимосвязей между этими паттернами и характером ресурсов (включая сюда гаметы как таковые), предоставляемых самцами самкам. Чтобы показать, что такие связи вовсе не обязательны, я остановлюсь на результатах двух исследований, весьма качественных в эмпирическом плане, которые посвящены анализу поведения самок при поисках ими половых партнеров.

1) М. Рейд и Дж. Стемпс изучали этот вопрос на примере жуков короедов *Ips pini* (Coleoptera: Scolytidae). У этого вида каждый самец выгрызает в древесине под корой округлую камеру и остается в ней, поджидая рецептивных самок. Принимая во внимание малые размеры самих жуков (4 мм в длину) и их убежищ, размещение камер на поверхности древесного ствола — максимально 2–3 на 100 см^2 — можно считать «разреженным». При поисках самого такого дерева самки руководствуются феромонами, продуцируемыми самцами. Обнаружив место, где располагаются камеры самцов, самка уже не покидает его и продолжает поиски здесь. Только 10 из 205 самок, прилетевших к данному кластеру самцовых камер, не стали искать подходящую вакансию здесь и сразу же покинули место.

Оставшаяся самка может ползать от одной камеры к другой, однако 53 (57.6%) из 92 самок, по которым есть полные наблюдения, прекратили поиски после обнаружения пер-

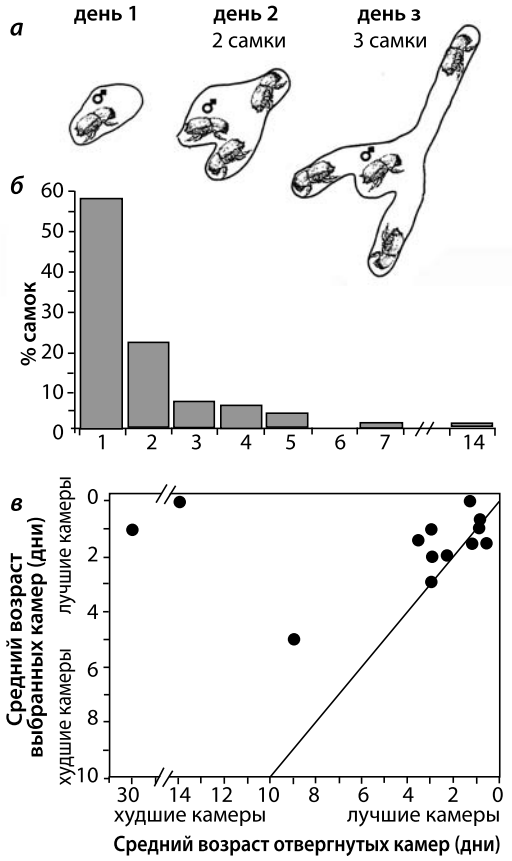


Рис. 6.2. Избирательность самок жука короеда *Ips pini* (семейство Scolytidae) в отношении камер-убежищ, подготовляемых самцами в начале брачного сезона. *а* — типичная последовательность формирования семейных групп; *б* — число самцов, посещаемых самкой ($n = 92$), прежде чем она остановит свой выбор на той или иной камере. Основная масса самок остается с первым встреченным ей самцом; *в* — время от момента готовности камеры самца к приему самки как показатель качества убежища.
Из: Reid, Stamps, 1997.

вой же камеры (рис. 6.2*б*). Только 12 из 205 самок, которые продолжали поиски, посещали уже осмотренные места пребывания самцов повторно, и лишь одна из них осталась с таким самцом. На следующий день самка начинает прокладывать галерею, как продолжение камеры самца, и в конце ее откладывает яйца (рис. 6.2*а*). С избранным самцом самка остается и далее, до конца сезона размножения.

В размножении этих жуков важную роль играет синхронность освоения самцами мест их дальнейшего пребывания (на протяжении примерно одной недели). Виду свойственна полигиния, и в камере самца за 3 дня могут поселиться 3 самки. Присутствие самки у входа а камеру[6] делает это убежище непривлекательным для других претенденток, и в такой ситуации вновь прибывшая самка обычно ретируется. Таким образом, чем больше времени прошло от начала всего процесса, тем меньше остается самцовых камер, привлекательных для самок. Иными словами, перед нами еще один пример временных ограничений на поисковое поведение самок (Reid, Stamps, 1997).

[6] Прежде чем заползти в камеру, самка пребывает у ее входа в среднем 1.7 мин, максимально — до 71 мин. Встречи двух претенденток у входа в одну и ту же камеру наблюдали в 8% случаев от общего числа посещений самками мест пребывания самцов.

На этом примере авторы попытались выяснить, какая из теоретических моделей поискового поведения самок, перечисленных выше (6.2), соответствует тому, что происходит у данного вида короедов. Все варианты этих построений они свели к четырем типам: 1) случайный выбор партнера, 2) сопоставления между разными самцами, 3) фиксированный нижний порог оценки, 4) порог, меняющийся по ходу оценки самцов, попавших в выборку самки (adjustable thresholds)[7]. Сделан вывод, что полученные данные хорошо соответствуют предсказаниям последней из этих моделей.

Важно заметить, что авторы все время говорят о «качестве» самцов, вероятно, не желая отказываться от стандарта, принятого в литературе по теме полового отбора. Между тем, из содержания статьи совершенно очевидно, что самки выбирают самцов по характеру их убежищ и по другим привходящим обстоятельствам. Показателями высокого качества самца авторы считают: «возраст» камеры самца (предпочтения самка отдает тем убежищам, которые выстроены как можно ближе к моменту ее появления в месте действия — см. рис. 6.2*в*); длину галерей, уже проложенных другими самками, находящимися при данном самце (предпочтительны малые значения этого показателя); общую длину галерей (то же); число самок, уже обосновавшихся в убежище самца (оптимальное значение 0).

К сожалению, авторы не обсуждают вопрос, как самка, еще находящаяся снаружи, способна оценить второй и третий (может быть, также и четвертый) параметры. Дело в том, что измерения камер и галерей были выполнены самими исследовательницами уже задним числом. Показательно, однако, что первый параметр, который самке нетрудно оценить ольфакторно, оказывается наиболее четким критерием оценки. Ясно также, что остальные три показателя не являются, вероятно, независимыми от этого основного. Все это дает основания сомневаться в том, что самка действительно оценивает «качество» самца, а не общую обстановку в том месте, где ей предстоит выращивать потомство.

2) Предыдущий пример относится к тому классу событий, при которых мобильная самка проводит сравнения между самцами, пребывающими в фиксированных точках пространства на значительных (по сравнению с величиной самих особей) дистанциях друг от друга. Выбирая партнера, самка получает доступ к удерживаемым им материальным ресурсам. Теперь я рассмотрю ситуацию иного рода: самки посещают место пребывания самцов, которые держатся скученно и свободно перемещаются в пространстве друг относительно друга.

Речь пойдет о взаимоотношениях полов у навозной мухи *Scatophaga stercoraria*. Самцы этого вида собираются на коровьих «лепешках» и здесь поджидают самок, которые после спаривания откладывают яйца на поверхность навозной кучи. Джеральд Борджиа изучал происходящее, придав свежему помету в месте своих наблюдений форму пирамиды с диаметром основания 18 см и высотой 12 см. Площадь ее поверхности он оценивает в 25 см^2. На этом пространстве в разное время самцы собирались в неодинаковых количествах. Обычно их число не превышало 10. Если самцов было от трех до семи, они активно конфликтовали друг с другом. Обычно между ними складывались иерархические отношения, так что наиболее крупный самец занимал доминирующее положение и абонировал обычно центральный сектор близ вершины пирамиды, оттесняя более мелких конкурентов к ее периферии[8]. Фактически, он контролиро-

[7] Авторы пишут, что это новое понятие, введенное ими, во многом соответствует по смыслу модели «одношаговой оценки».

[8] У этих навозных мух наблюдается значительная изменчивость по размерам тела (рис. 6.3), но этот признак не наследуется, а зависит от режима питания личинок.

вал не только всю поверхность пирамиды, но и травянистый покров в ее ближайших окрестностях. При высокой плотности самцов (больше десяти) при появлении самки антагонизм между самцами обостряется. Здесь между ними наблюдается конкуренция из-за доступа к крупным самкам, успех которых в выборе предпочитаемых ими самцов оказывается, как следует полагать, весьма мало предсказуемым.

В целом, сборище самцов выглядит чем-то вроде тока, с той разницей, что ни один из них не обладает четко очерченным индивидуальным участком. Таким образом, в то время как пирамида в целом представляла собой жизненно важный ресурс для самок (место для откладки яиц), он не находился в распоряжении какого-либо конкретного самца, так что каждый был способен лишь на то, чтобы (по терминологии, принятой у приверженцев идей полового отбора), «предоставить самке только свои гаметы».

Большинство самок прилетает на навозную кучу вскоре после того, как она образовалась, поскольку только помещение яиц в свежий помет гарантирует выживание личинок. Здесь перед нами очередной пример временных ограничений на поиски самками половых партнеров. Спариванию предшествует захват самки самцом, что, на первый взгляд, делает ее пассивной стороной происходящего. Однако автор работы всеми силами пытается доказать способность самок регулировать доступ к нимсамцов. В заслугу Дж. Борджиа следует отнести его талант наблюдателя, что позволило ему за 92 *ч* наблюдений подметить многие интересные аспекты поведения мух в местах спаривания. Однако трудности сбора материала в ситуации, когда большое число особей свободно перемещаются в пространстве, хотя и ограниченном по площади, интерферируя при этом друг с другом, не позволяют получить достаточно большое количество данных для категорического подтверждения интерпретаций происходящего. Выводы, сделанные автором, основываются на полных наблюдениях за поведением 31 самки от момента ее прилета на пирамиду и до той стадии, когда по окончании спаривания самец держится около партнерши, якобы «охраняя» ее от притязаний других самцов.

Тем не менее, факты, представленные в статье, выглядят достаточно убедительными, чтобы принять основную идею автора. Суть ее в том, что самка предпочитает спариваться с крупными самцами. При тех ограниченных возможностях, которыми самка при этом располагает, она, по мнению автора, может использовать две тактики «поиска»: пассивную и активную. Не останавливаясь на многочисленных тонких деталях, полученных в ходе наблюдений, скажу лишь, что при «пассивном поиске», самка пытается занять такое «место на поверхности пирамиды, где она с *большей вероятностью* будет схвачена крупным самцом». В случае же «активного поиска она движется в сторону крупного самца и *предлагает себя* (presents) ему» (Borgia, 1981: 74; курсив мой — *Е.П.*).

Рис. 6.3. Соотношение в размерах самцов и самок в копулирующих парах навозной мухи *Scatophaga stercoraria.* Из: Borgia, 1981.

Что представляется мне наиболее важным, так это конечный результат постулируемых автором устремлений самок к половым контактам с самцами более крупных размеров. Этот результат можно оценить по соотношению размеров самцов и самок во всех парах, отловленных автором в момент копуляции (рис. 6.3).

Можно видеть, что только 144 (62%) самок из 233 достигли успеха в своих попытках выбора наиболее крупных самцов, если они реально к этому стремились. Остается задать вопрос, можно ли считать остальных 121 самку проигравшими в этом соревновании?

6.4. Разнообразие стратегий поведения самок в преддверии их половых контактов с самцами

В действительности, две ситуации, обозначаемые в построениях относительно полового отбора главными и альтернативными друг другу (предоставления территориальными самцами материальных ресурсов самкам либо передача им спермиев на токах), далеко не охватывают всего спектра взаимоотношений особей разных полов в преддверии копуляции. Помимо них многочисленны и разнообразны системы отношений между полами, при которых самка вообще лишена возможности делать какой-либо активный выбор между самцами.

Самец отыскивает самку и спаривается с ней насильно. Во всех тех подразделения животного мира, где самки по тем или иным причинам менее мобильны, чем самцы, лучшее, на что они способны при контакте с *нежелательным* половым партнером — это попытаться отвергнуть его. Однако у видов с наружным оплодотворением и эта тактика не позволяет самке контролировать наследственность своего потомства.

Пассивную роль самок в таких ситуациях можно проиллюстрировать на примере мечехвостов *Limulus polyphemus*, относящихся к древнейшей группе членистоногих — классу меристомовых. Они обитают на морских мелководьях и выходят для размножения на сушу во время наиболее высоких приливов. В эти периоды встреча самцов и самок возможна на протяжении дня лишь в короткий отрезок времени. В эти несколько часов самцы уже плавают вдоль уреза воды, подстерегая самок, которые устремляются на пляж, где им предстоит откладывать яйца в песок. Завидев самку, самец захватывает ее панцирь клешнями первой пары ходильных ног, после чего может удерживать ее подчас на протяжении нескольких недель. Поскольку соотношение полов сильно сдвинуто в пользу самцов, многие из тех, которым не удалось захватить самку в момент ее выхода на сушу, пытаются оттеснить удачливых самцов от удерживаемых ими самок. Претендент силой втискивается между телами партнеров по тандему и, как полагают, оплодотворяет часть ее яиц наравне

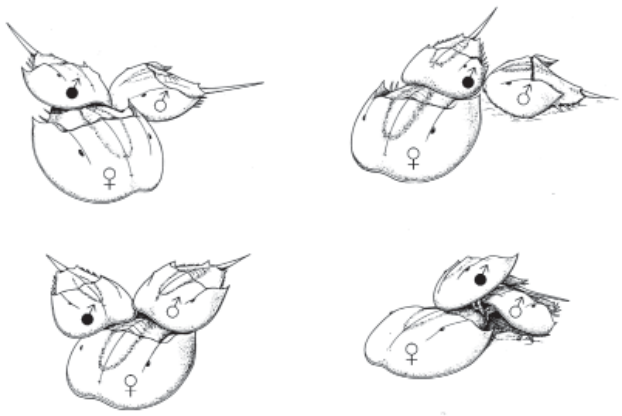


Рис. 6.4. Конкуренция из-за доступа к самкам между самцами мечехвоста *Limulus polyphemus*. Самец, овладевший самкой первым, показан зачерненным символом ♂. Слева внизу — самец-претендент пытается столкнуть конкурента с самки. Справа внизу — претендент использует другую тактику, пытаясь втиснуться между успешным самцом и самкой.
Из: Brockmann, 1990.

с самцом, удерживающим самку (рис. 6.4). В отдельных случаях претенденту удается даже выиграть схватку и занять место первого самца. Такая напряженная борьба между конкурирующими самцами часто ведет к более или менее значительным повреждениям края панциря самки (см. Brockmann, 1990: Fig. 3). Как пишет этот автор, при такой системе взаимоотношений между полами остается весьма мало возможностей не только для избирательности самок, но и для действенной конкуренции между самцами в плане достижения ими репродуктивного успеха. По мнению Джейн Брокманн, в репродуктивном поведении мечехвостов есть много общего с тем, что можно видеть у позвоночных с внешним оплодотворением, например, в местах брачных скоплений лягушек. Отсутствие какой-либо избирательности в отношении половых партнеров во многом обусловлено краткостью времени, отведенного на формирования брачных альянсов. Автор называет такие системы спаривания «взрывными» (explosively breeding systems).

У крупной африканской многоножки *Alloporus uncinatus* активная роль в поисках половых партнеров принадлежит самцам. При этом они определяют пол каждой встреченной особи лишь при непосредственном телесном контакте с ней. Любая самка стимулирует попытку спаривания со стороны самца. При этом самец заходит сзади, взбирается ей на спину и обвивается вокруг нее так, чтобы брюшные поверхности обоих особей вошли в соприкосновение. В лабораторных экспериментах показано некоторое предпочтения самок к более крупным самцы. Однако при копуляции такого самца с очень мелкой самкой та может получить фатальные травмы. При этом единственный способ, которым располагают самки, желающие отвергнуть не приглянувшегося ей самца — это свернуться кольцом и опрокинуться на спину, двигаясь одновременно рывками в сторону от него. У этих членистоногих, так же как и у мечехвостов, самцы, находящиеся избытке, примыкают к копулирующим парам, не вызывая очевидной агрессии со стороны первого претендента, который часто бывает мельче второго. В лабораторном эксперименте второй самец в таком «триплете» неизменно копулирует с самкой по окончании ее спаривания с первым, хотя средняя длительность этого второго акта достоверно короче предыдущего (Telford, Dangerfield, 1993).

Пассивная роль самок самоочевидна для каждого, кто наблюдал взаимоотношения полов в брачных скоплениях разных видов лягушек. Здесь мы имеем дело с теми же «взрывными» системами спаривания, что и у мечехвостов. Самцы пытаются делать садку на особей обоих полов, что ведет к хаотическому смешению актов агрессивного и собственно полового поведения (Wells, 1977). Многолетние наблюдения над травяными и остромордыми лягушками в таких ситуациях показали отсутствие какой-либо избирательности в отношении размеров и возраста самок со стороны самцов, не говоря уже о «предпочтения» самок. С. Ляпков (2005) объясняет это краткостью сезона размножения и готовностью самцов спариться при первой же самкой, попавшейся ему на пути. У самок же нет ни малейших возможностей избежать амплексуса. Среди рептилий у степной черепах *Testudo horsfieldi* самки, которые вдвое крупнее самцов, могут лишь пассивно сопротивляться их попыткам к спариванию (Панов, Галиченко, 1980).

М. Олссон и Т. Мейден обратили внимание на то, насколько редки указания на возможность активного поиска половых партнеров самками у ящериц и каких-либо предпочтений у них в отношении самцов. В частности, у прыткой ящерицы *Lacerta agilis* самка может спариваться без разбора с несколькими самцами, что приводит к множественности отцовства у ее отпрысков. Копулировать с ней самка позволяет каждому самцу в период ее рецептивности, но отвергает их вне этого времени. Активному по-

иску самцов у данного вида препятствует низкая подвижность самок в брачный сезон: площадь их участка обитания в это время составляет в среднем около 100 м^2. Чем крупнее самка, тем больше у нее возможностей отвергнуть притязания самца, который попытался бы копулировать с ней вне периода ее рецептивности (Olsson, Madsen, 1995).

Лабораторные эксперименты, проведенные этими авторами, показали, что рецептивные самки не отвергают молодых самцов чаще, чем более зрелых Вопреки бытующим взглядам, успеху последних не препятствует большая зараженность их клещами *Ixodes ricinus*, что, однако, не снижает интенсивности брачной окраски этих особей (как того следовало бы ожидать согласно господствующим схемам). Не подтвердилась также идея, что самки отдают преимущество наиболее ярко окрашенным самцам.

Согласно данным Олссона, у прыткой ящерицы участки обитания самцов широко перекрываются, так что они разыскивают самок, перемещаясь наугад (Olsson, 1992). У строго территориальной степной агамы *Trapelus sanguinolentus* самок, живущих в пределах индивидуального участка самца, он высматривает со своих постоянных наблюдательных постов. Завидев одну из них, самец устремляется в погоню, настигает ее, хватает за загривок и удерживает так около часа, после чего спаривается с ней. Повторную попытку спаривания после его окончания самка может предотвратить, приняв особую угрожающую позу (Панов, Зыкова, 1986).

Насильственные попытки спаривания у ряда других агамовых ящериц также возможны за счет иммобилизации самки самцом (например, у круглоголовок *Phrynocephalus*). Самка, которую он держит мертвой хваткой за кожу в области шеи, в состоянии не допустить спаривания, только если перевернется на спину. У ящурок рода *Eremias* самец удерживает пойманную им самку за кожу в области поясницы. Среднее время такой иммобилизации *уже по окончании копуляции* составляет у *E. argus* 1 ч 17 мин (Kim et al., 2012). Эти авторы приравнивают такое поведение самцов к охране полового партнера (mate guarding), якобы для защиты своего отцовства от попыток других самцов спариться с той же самкой.

Как это вообще характерно для исследований, опубликованных в пору полного господства доктрины полового отбора, Олссон и Мейден даже не пытаются выйти за рамки ее постулатов, несмотря на явное несоответствие полученных ими результатов этим априорным построениям. Они задают вопрос: «Могут ли самки ящериц получить [от самцов] хорошие гены, не выбирая при этом половых партнеров?» в ситуации, когда все, что самец предоставляет самке, ограничивается его спермиями. Они вторят одному из идеологов доктрины Г. Паркеру, который вопрошал несколькими годами ранее: «Если геном самца есть критический фактор жизнеспособности потомства самок, почему у них не развивается в эволюции способность к адекватному выбору?» (ссылка: Parker, 1992).

И вот как авторы выходят из положения. «Мы утверждаем, — пишут они, — что множественные спаривания [с разными самцами] могут открыть самкам прыткой ящерицы альтернативный эволюционный путь поиска “хороших генов”. При таком характере спариваний самка может способствовать конкуренции спермы и за счет этого, опосредованным путем, “отсеять” для себя “хорошие гены”» (Olsson, Madsen, 1995: 184).

Надо сказать, что авторы далеко не одиноки в своей попытке примирить эмпирические данные со всем строем мышления алаптационистов, интерпретирующих происходящее в понятиях социобиологии и полового отбора. Как обычно, делается это путем апелляции к внешне правдоподобным, хотя и не проверяемым эмпирически «дополни-

тельным» гипотезам *ad hoc*[9]. Среди них одна из наиболее эксплуатируемых как раз и представлена идеей конкуренции спермы. К ней же обращаются авторы рассмотренных ранее работ по взаимоотношениям полов у мечехвостов и многоножки *Alloporus uncinatus*. Как было сказана в главе 1, тема «послебрачного полового отбора» вылилась в особое, интенсивно развивающееся направление внутри парадигмы, рассмотрению которой посвящена эта книга. В его основе лежат наивно генетические представления о существовании некой «генетической качественности» самцов, к доступу к которой неизменно должна стремиться каждая самка (подробнее см. в разделе 10.1).

Самки поставлены в такие условия, что какой-либо выбор с их стороны исключен. Эту ситуация можно проиллюстрировать на примере двух видов, чрезвычайно далеко отстоящих друг от друга на филогенетическом древе. Первый из них — это кавказская агама *Laudakia caucasia*. Напомню, что было сказано о характере взаимоотношений самцов и самок у этого вида в разделе 4.2. На территории самца чаще всего живут несколько самок разного возраста, из которых половозрелыми оказываются в среднем 1.33–2.43 в разные годы. Каждая самка, родившаеся в пределах территории данного самца, с первого года жизни придерживается здесь небольшого индивидуального участка площадью не более 100 м^2. По мере их взросления и вступления в половую зрелость они входят в состав семейной группы данного самца в качестве производителей потомства. Иными словами, состав ячейки формируется автоматически, без каких-либо специальных поисков в отношении особей противоположного пола.

Спаривание может происходить по инициативе самки, так что самцу нет необходимости удерживать самку, как это происходит, например, у степной агамы. Однако если самка случайно оказалась на территории другого самца, тот ловит ее, хватая за загривок. Но самка в таких случаях противостоит копуляции, переворачиваясь на спину.

Со сменой самца-обладателя территории (обычно совпадающей с гибелью предыдущего) все живущие здесь самки «наследуются» ее новым хозяином (подробности см. Панов, Зыкова, 2003: глава 5)[10].

Сходную систему взаимоотношений между полами мы находим у африканских львов. Костяк группировки, занимающей территорию площадью от 20 до 100 км^2, составляют несколько самок-родственниц, которые в разное время были рождены в ее пределах. Прайд может объединять от 3 до 12 львиц, приходящихся друг другу матерями и дочерьми, бабушками и внучками, тетками и племянницами, родными и двоюродными сестрами и т. д. Возможна эмиграция молодых самок, достигших трехлетнего возраста, но местные львицы никогда не допускаются в группу самок со стороны.

Рожденные в прайде самцы, достигнув самостоятельности в том же трехлетнем возрасте, неизменно покидают прайд — обычно группами, включающими в себя от 2 до 5–6 индивидов. Все взрослые самцы в прайде — это пришельцы со стороны, те самые эмигранты, которые, оставив несколько лет тому назад место своего рождения и ведя после этого номадный образ жизни, выбирают, наконец, территорию по вкусу и внедря-

[9] Другая такая гипотеза, преимущество которой состоит в том, что ее можно проверять эмпирически, состоит в следующем. «Выбор самцов на основе хемосенсорных стимулов может быть шире распространен у ящериц, чем принято думать. Наши данные указывают на необходимость при дальнейшем изучении поисков полового партнера у ящериц принимать во внимание разную роль и относительную важность морфологических, окрасочных и химических стимулов» (López et al., 2003: 77).

[10] Наследование доминантным самцов территории родителей со всеми самками, живущими в ее пределах, характерно также для видов с социальной организацией типа «коммун» (см. ниже).

ются туда компанией, объединяющей бродяг-родичей. Иногда этим пришельцам удается найти территорию, где местная группа самок-старожилов по той или иной причине оказалась на холостяцком положении, так что пришлым самцам остается лишь занять вакантное место производителей. Чаще же пришельцы встречают сопротивление уже освоивших данную территорию взрослых самцов, которые стали ее обладателями год, два или три тому назад. Как правило, самцам-пришельцам удается вытеснить прежних хозяев, особенно если группа захватчиков превосходит местных самцов численно.

Смена самцов-владельцев территории не всегда обходится без кровопролития. Отношения между пришельцами и местными самками еще несколько месяцев остаются несколько напряженными. Б. Биртрем описал четыре случая уничтожения новыми владельцами территории детенышей, рожденных здесь ранее местными самками от их прежних партнеров. Так что львицы-старожилы поначалу опасаются новых самцов и, по крайней мере пару месяцев избегают вступать с ними в половые связи. Позже взаимоотношения налаживаются, но рано или поздно самок ожидают новые перемены. За семь лет, на протяжении которых Биртрем систематически наблюдал за двумя соседними прайдами в национальном парке Серенгети, в одном из них контингент взрослых самцов сменился трижды, а в другом — даже пять раз. За все это время только однажды, в течение всего лишь двух месяцев, группа из десяти взрослых львиц находилась под опекой самца-одиночки. Коалиции из двух львов удерживали за собой прайд не более полутора лет. Дольше всего удавалось сохранить контроль над территорией и львицами прайда сплоченным группам из трех (на протяжении трех лет) и из пяти самцов.

В прайде господствует система отношений между полами, отвечающая принципу промискуитета. Все взрослые львицы вступают в половые отношения с разными самцами. Вполне обычно ситуация, при которой несколько самок приходят в состояние половой охоты одновременно. С самкой копулирует тот из них, кто оказался неподалеку от нее в данный момент ее эстрального цикла. За четыре дня течки львица может быть покрыта разными самцами, и каждый лев имеет все шансы спариться с несколькими самками[11]. Какой-либо антагонизм на этой почве между особями одного пола в прайде отсутствует (Bertram, 1975*а*, *б*).

Другие случаи ограничения поисковой активности самок внешними обстоятельствами. В построениях относительно роли полового отбора акцентируется связь его интенсивности с характером социальной организации у тех или иных видов. Вслед за Дарвином упор делается на том, что этот отбор должен быть наиболее выраженным у видов, именуемых «полигамными». Именно здесь, как принято думать, конкуренция между самцами в сфере размножения наиболее интенсивна, результатом чего оказывается быстрое усиление у них перигамических признаков, на которые полагаются самки при выборе наиболее «красивых и сильных» самцов.

В большей части формальных моделей их авторы придерживаются упрощенного подразделения социальных систем на два класса: территориальная моногамия и система токов. Вторую рассматривают как способ взаимоотношений полов, наиболее способствующий действию полового отбора. При использовании более дробных классификаций внимание концентрируют на оппозиции «гаремная полигиния»– «ре-

[11] Коль скоро зачатия у разных львиц в прайде часто происходят в близкие сроки, их детеныши появляются на свет также почти одновременно. Подрастающие детеныши самок, склонных поддерживать дружеские связи друг с другом, нередко временно перемешиваются, и львицы столь же охотно кормят молоком чужих детенышей, как и своих собственных.

сурсная полигиния». Суть первой состоит в «охране» самцом группы абонированных им самок (которых он «снабжает» своими гаметами), а в случае второй — в охране территории, предоставляющей его самкам материальных благ, о чем я уже упоминал выше (6.3).

Убогий схематизм такого рода классификаций, принимаемых на веру кабинетными теоретиками в качестве базиса для формальных построений, приводит к тому, что вне сферы рассмотрения остаются целые категории способов социальной организации, которые трудно поместить в прокрустово ложе такого рода упрощенческих оппозиций. Я уже не говорю о том, что в животном мире преобладающей формой отношения между самцами и самками оказывается промискуитет, что само по себе наталкивает на мысль о широкой распространенности неизбирательности спариваний. Здесь я хочу обратиться к вопросу о поведении самок у видов с несколькими иными типами социальной организации. Функционирование тех или других из них может существенно различаться в деталях, но в эмпирической социоэтологии их обычно объединяются под общим названием «коммуны». Эти системы во всем их своеобразии подробно рассмотрены мной в другом месте под названием «устойчивые группировки закрытого типа» (Панов,1983*а*/2009: глава 7).

Общая и главная особенность наиболее распространенной категории этих коллективов[12] состоит в том, что структурным ядром каждого из них оказывается одна размножающаяся пара взрослых особей, помимо которой в группе присутствуют половозрелые особи обоих полов, не принимающие, однако, участия в репродукции. Они называются «помощниками» и могут быть как потомками нескольких поколений доминирующей α-пары, так и иммигрантами из других групп. Коль скоро коммуна занимает охраняемую групповую территорию, присутствие помощников способствует поддержанию неприкосновенности ее границ[13]. Это состояние коллектива можно назвать «статус-моногамией».

Важно подчеркнуть, что это состояние есть не что иное, как временная стадия в циклической динамике развитии единой системы отношений, другой стадией которой оказывается *территориальная моногамия*. На этом этапе эмигранты из разных групп — молодые самец и самка, закрепляют за собой вакантную до этого территорию. Они успешно размножаются, оставаясь единоличными собственниками участка. Их первые отпрыски не выселяются, а остаются жить на территории родителей, что свойственно видам, практикующим коммунальный образ жизни. Так начинается второй этап в цикле существования семейной ячейки. Из года в год число потомков пары-основательницы, остающихся жить на ее территории, неуклонно увеличивается. Чем успешнее идет размножение, чем выше ежегодный приплод, тем быстрее нарастают эффекты социальной напряженности, взаимной агрессивности и непредсказуемости для особей-помощников. В такой обстановке локальное популяционное давление приводит к эмиграции особей, находящихся на нижних ступенях иерархии. В случае массовой эмиграции помощников-самок, если она совпадает во времени с

[12] Другая разновидность коммун характеризуется неограниченными промискуитетными отношениями между слагающими группу самцами и самками. Такой тип социо-сексуальных отношений свойственен, в частности, султанке *Porphyrio porphyrio*, желудевому дятлу *Melanerpes formicivorus* и кукушке ани *Crotophaga sulcirostris* (Vehrencamp, 1978; Koenig, Pitelka, 1979; Craig, 1979). См. также Панов, 2001: глава 10.

[13] Для некоторых видов показано также увеличение репродуктивного потенциала с ростом числа помощников (см., например, Yáber, Rabenold, 2002). Однако это явление не универсальное, и в ряде случаев наблюдаются обратные соотношения (Панов 1983*а*/2009: 332–334).

изгнанием самцом-доминантом всех своих соперников мужского пола, разросшаяся коммуна может вновь вернуться к состоянию компактной моногамной семьи[14].

У подавляющего большинства видов птиц с коммунальной системой гнездования интенсивная эмиграция более характерна для самок. Примером может служить южноамериканский полосатоспинный крапивник *Campylorhynchus nuchalis*. Количество особей в коммунальных ячейках этого вида варьирует от двух (моногамная пара) до 14, в среднем их около пяти (Wiley, Rabenold, 1984). На основе 20-летнего исследование меченых популяций этого вида показано, что самки эмигрируют примерно в два раза чаще, чем самцы (Yáber, Rabenold, 2002). По словам этих авторов, приобрести полового партнера в группировке с уже устоявшейся социальной структурой, основанной на отношениях доминирования — это задача не простая для самки. Она может быть осуществлена лишь в результате острой конкуренции самки с самками-старожилами за репродуктивный статус. Из этого, на мой взгляд, напрашивается вывод, согласно которому чрезмерная разборчивость со стороны иммигрантки здесь едва ли уместна, так что она будет вынуждена довольствоваться любой вакансией, которая представится ей в немногих коммунах, соседствующих с той[15], откуда она вынуждена была эмигрировать.

О том, насколько интенсивна в популяциях этого вида крапивников конкуренция между самками, склонными к иммиграции, за внезапно открывшуюся перспективную вакансию, говорят результаты экспериментов С. Зака и К. Рабенольда (Zack, Rabenold, 1989). При удалении из группы самки-супруги α-самца на территорию этой ячейки устремляются претендентки, состоявшие до этого членами нескольких других групп (рис. 6.5*б*). В данном случае совершенно очевидно, что для них важно не «качество» вакантного самца, а сама возможность быстрого приобретения полового партнера.

Оказалось, что поисковое поведение самок-иммигрантов определяется двумя факторами, не имеющими сколько-нибудь очевидной связи с пресловутой «качественностью» самцов. Первый из них — это близость той территории. куда птицы иммигрируют, к месту их рождения. Когда после прибытия в вакантное местонескольких самок-претендентов они начинают конфликтовать друг с другом, выигрывают те, которые прилетели сюда из ближайших окрестных участков. Это наблюдали в пяти случаях из семи, вопреки тому обстоятельству, что 59% пришелиц происходили из более удаленных группировок. Второй фактор — это стремление самок внедриться в группу с бóльшим количеством резидентов. Такая избирательность была особенно характерна для самок старше года, свыше половины которых успели побывать в своих группах в роли помощников. За внедрение в крупные группы с овдовевшим самцом во главе боролись 64% таких самок (16 из 25), а возможность войти в малые группы оспаривали лишь14% (4 из 28). Среди более молодых самок соответствующие цифры составили 12 и 14%. Готовность войти в малые группы не отличалась значимо у самок двух возрастных групп.

Следует подчеркнуть высокую интенсивности агонистических взаимодействий между пришелицами. Во время конфликтов с их участием в утренние часы (между 6 ч и полуднем) число агрессивных акций за одно взаимодействие могло превышать

---

[14] Сказанное может служить хорошей иллюстрацией условности категорического подразделения социальных систем на разные «типы» и выделения моногамии в особый класс событий, противопоставляемый всем прочим.

[15] При диаметре территории группы немногим более 50 м, дистанции расселения самок составляют в среднем всего лишь 388 ± 22 м.

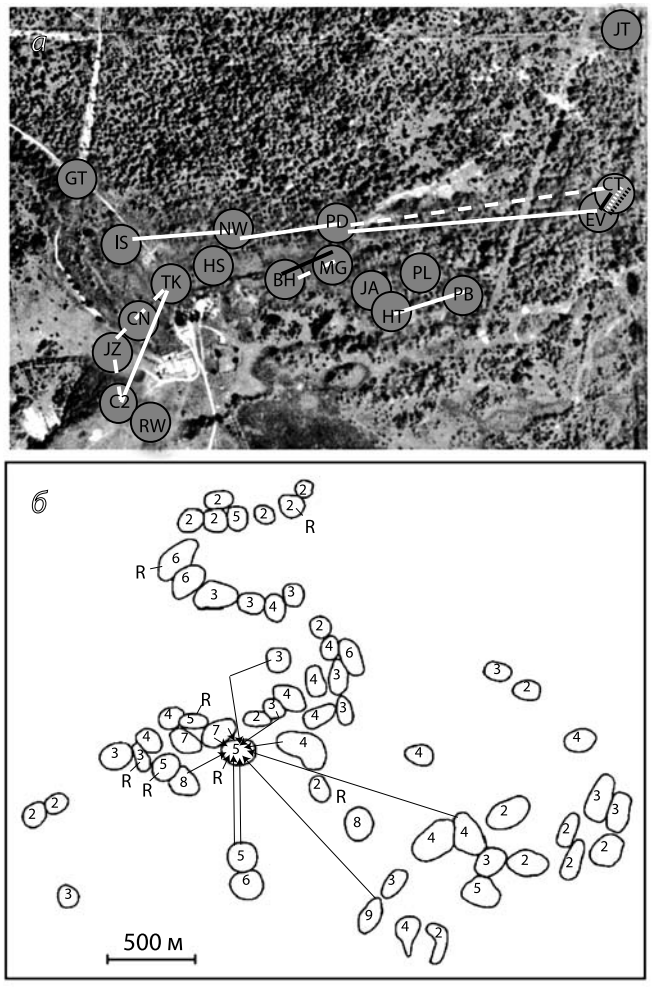


Рис. 6.5. Аспекты демографии полосатоспинного крапивника *Campylorhynchus nuchalis*.
а — пример размещения коммунальных группировок в пространстве. Окружностями очерчены центральные зоны участков групп в радиусе 50 м от гнездового дерева. Белыми линиями показаны случаи расселения самок, черными — самцов (сплошными — натальная дисперсия, прерывистыми — перемещения половозрелых особей, пунктирными — помощников).
б — участки коммунальных группировок с указанием количества их членов (цифры внутри эллипсов). Буквой R показаны территории, с которых в эксперименте были удалены репродуктивные самки. Можно видеть, что после этого на участок, находящийся в центре схемы, устремились самки-претендентки с 10 других территорий.
а — из: Yáber, Rabenold, 2002; *б* — из: Zack, Rabenold, 1989.

50. Эти конфликты, с разным количеством участников, длились иногда до пяти дней после удаления α-самки (Zack, Rabenold, 1989: Fig. 5). Иммигрантки конфликтовали не только между собой, но и с помощниками обоих полов, чье вмешательство еще более усиливало взаимный антагонизм между пришлыми самками. Для каждого, кто хоть немного знаком с поведением птиц в природе, совершенно очевидно, что в такой напряженной обстановке самка не будет даже и пытаться «оценить качество» самца. Все ее устремления направлены на то, чтобы закрепиться в пределах данной территории.

О дальнейшей судьбе самок-иммигрантов у этих крапивников известно немного. Можно лишь упомянуть, что из 393 самок, окольцованных в их бытность птенцами или помощниками в местах рождения, только для 63 (16.0%) известно, что в новом месте жительства они вырастили по крайней мере по одному отпрыску (Yáber, Rabenold, 2002).

Описанная ситуация, при которой самке необходимо *экстренно воспользоваться любой вакансией*, которая внезапно открылась в группировке с устоявшейся структурой, основанной на строгой системе доминирования, ни в какой мере не уникальна для по-

лосатоспинного крапивника. Дело в том, что социальная организация, описанная для этого вида, свойственно в той или иной мере весьма широкому спектру видов животных. Среди птиц коммунальные ячейки такого типа присущи, в частности, некоторым видам щурок (сем. Meropidae, отряд Coraciiformes), врановых, тимелий, славковых, сорочьих жаворонков (сем. Corvidae, Timaliidae, Sylviidae, Grallinidae из отряда Passeriformes), кукушек-личинкоедов (подсемейство Crotophaginae, отряд Cuculiformes) (см., напр., Rowley, 1965, 1981; Fry, 1972; Zahavi, 1974; Gaston, 1977; Woolfenden, Fitzpatrick, 1978; Vehrencamp, 1978). Аналогичные социальные системы мы находим также у многих видов млекопитающих. Они известны среди хищных (например, у мангустов: карликовый мангуст *Helogale parvula*, суриката *Suricatta suricatta* — Creel, Waser, 1991; Clutton-Brock et al., 2006), а у приматов — в основном среди полуобезьян (индри *Indri* и др.) и широконосых обезьян Нового Света (игрунки *Callithrix*, *Cebuella*, тамарины *Saguinus*, каллимико *Callimico*, прыгуны *Callicebus*), изредка — у узконосых обезьян Старого Света — как в надсемействе Cercopithecoidea (симиасы *Nasalis*), так и среди Hominoidea (гиббоны *Hylobales*). Все это, по сути дела, разросшиеся «моногамные» семьи, к которым зачастую присоединяются особи-иммигранты. К этой же категории можно, с известной степенью условности, отнести «стаю» волков *Canis lupus* и частично замкнутые группировки гиеновых собак *Lycaon pictus*. Кроме того, структурные аналогии такого типа организации мы находим и у некоторых беспозвоночных, например, у термитов. Обзор этих и близких к ним социальных систем см. в работе: Панов. 1983*а*/2009: 248–255.

В коммунах млекопитающих потомки размножающейся α-пары и молодые особи обоих полов, иммигрировавшие в данную группу, исключаются из размножения посредством особого механизма, именуемого «психологической кастрацией». Например, в коммунальной ячейке южноамериканских белкообразных обезьян уистити (*Callithrix jacchus*) могут присутствовать до 14–18 особей (самцов и самок), не принимающих участия в размножении. Все члены коллектива метят пространство своей групповой территории, оставляя на ветках деревьев выделения особых желез, которые локализованы под хвостом и на груди зверька. Биологически активные вещества (феромоны), содержащиеся в этих выделениях, а также в моче, играют роль сигналов в пассивной охране территории.

Эти же летучие химические сигналы, исходящие от α-самки, блокируют половые потенции ее родичей женского пола, даже когда те уже достигли возраста половой зрелости и стали физиологически вполне способными к размножению. Сам по себе факт присутствия в группе α-самки, моча и прочие выделения которой несут ее индивидуализированный запах, воздействует на всех прочих самок в группе таким образом, что они в этой ситуации оказываются попросту не способными к зачатию[16]. Когда же α-самка состарится, и ее феромоны перестанут производить такой ингибирующий эффект, кто-либо из этих аутсайдеров (например, из числа давних иммигрантов) «наследует» ее доминантный статус и может приступить к размножению в паре с прежним с α-самцом (см., например, Rothe, 1975; Ingram, 1977). Понятно, что здесь трудно говорить о каком-либо активном выборе полового партнера со стороны такой самки. Аналогичную картину можно видеть в коммунальных группировках упомянутых выше видов мангустов и прочих млекопитающих, которым присущ данный тип социальной организации.

[16] Сходный принцип регуляции отношений между полами и демографического состава общин имеет место у эусоциальных пчел и термитов (см. Панов, 2001: глава 12).

Группировка гиеновых собак к началу очередного сезона размножения обычно включает в себя одной-двух взрослых самок, около пяти половозрелых самцов и нескольких годовалых животных, рожденных в группе в прошлый сезон (так называемых «прибылых», если пользоваться терминологией русских охотников на волков). Взрослыми считаются особи в возрасте порядка двух лет («переярки») и старше. В больших группах, численностью до 18 индивидов, взрослых может быть значительно больше, чем в типичной компактной ячейке — по крайней мере, по пяти-шести особей каждого пола, а то и больше, хотя самки, как правило, несколько уступают в числе самцам. Независимо от того, как велико число половозрелых самцов и самок в составе группировки, право приносить потомство принадлежит обычно лишь одной доминирующей супружеской паре. При этом, однако, самцам, занимающим в стае подчиненное положение по отношению к доминирующему супругу-производителю, нередко удается между делом покрыть самку, так что щенки одного выводка зачастую принадлежат, как полагают, нескольким отцам (Frame et al., 1979). Это говорит об отсутствии строгой избирательности самок в отношении половых партнеров.

Спаривания α-самки не только с доминантным самцом, но и с теми, которые занимают более низкие ступени иерархии, описаны также в группировках волков (Schotte, Ginsburg, 1987; Derix, van Hoof, 1995). Последние авторы подчеркивают отсутствие прямой связи между социальным статусом самца, с одной стороны, и предпочтениями доминирующей самки при выборе ею полового партнера, с другой. Иными словами, в коммунах псовых доминантный статус самца, который для наблюдателя выглядит как показатель его «высокой качественности», может не восприниматься как таковой α-самкой, отдающей при спаривании предпочтения самцу с более низким социальным рангом или же практикующей ограниченный промискуитет.

6.5. «Выбор» со стороны самки ограничен ее тесной привязанностью к собственной территории

Наиболее ярким примером такой ситуации может служить поведение нерестящихся самок у непроходной формы нерки *Oncorhynchus nerka.* У этих рыб в период нереста, *жестко лимитированного сроками*, возникает острая конкуренция между особями одного и того же пола из-за пространства в тех акваториях, которые традиционно используются для этой цели местными локальными популяциями. Агрессивное по-

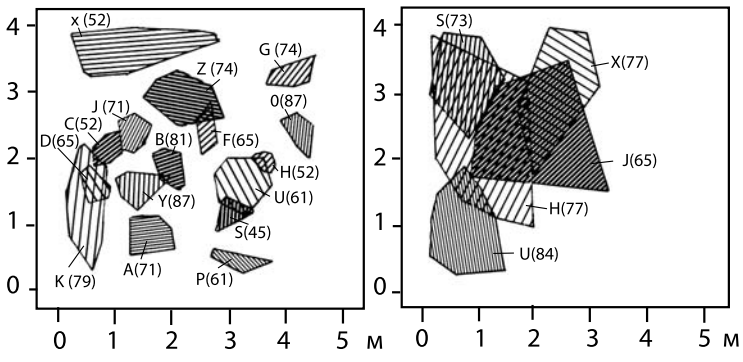


Рис. 6.6. Территории самок (слева) и самцов (справа) в месте нереста нерки *Oncorhynchus nerka*. Буквами обозначены индивидуально опознаваемые особи. Цифры в скобках — доля времени (%) пребывания особи на участке в период наблюдений.
Из: Foote, 1990.

ведение самки в отношении прочих особей того же пола позволяет ей абонировать охраняемую индивидуальную территорию. В агонистических взаимодействиях между самками успех особи обеспечивается в соответствии с принципом «не по праву сильного, но по праву первого». Показано, что размеры самок не влияют на успешность их территориального поведения. Что касается самцов, то они конкурируют друг с другом за возможность осеменения икры на территориях тех или иных самок, в участках с наиболее благоприятными условиями для устройства гнезд (рис. 6.6). Та же система свойственна, в более или менее ярко выраженной форме, целому ряду других лососевых рыб (Foote, 1990). Вполне понятно, что при таком типе системы спаривания у видов с внешним оплодотворением не может быть и речи о какой-либо избирательности самок в отношении полового партнера.

У манящего краба *Uca lactea* оседлые локальные популяции населяют грязевую литораль в зоне морского прилива. Питанием этим мелким ракообразным (размерами менее 2 см) служат беспозвоночные, выбрасываемые на берег приливной волной. Своих жертв краб собирает с субстрата клешнями. Самцы хватают их маленькой правой клешней и отправляют в рот (рис. 6.7, справа вверху), тогда как левая, сильно у них увеличенная, используется ими в качестве инструмента сигнального поведения и противостояния соперникам. Местная популяция организована в виде мозаики территорий, занятых вперемежку самцами и самками (рис. 6.8). На площади 1.5 х 1.5 м на побережье о. Тайвань в два разных года самцы по численности несколько превосходили самок (63–62 и 44–48, соответственно).

Рис. 6.7. Самец манящего краба *Uca lactea.* Использование малой клешни для кормления (справа вверху) и крупной в качестве демонстративного органа. http://www.google.ru/search?q=uca+lactea&hl=ru&newwindow

Центрами территорий служат норы их обладателей, а краевые участки соседей частично перекрываются (рис. 6.8а). Среднее расстояние между норами по данным Л. Северингхаус и Х. Лина составляет 7.91 ± 2.80 см (Severinghaus, Lin, 1990). На границах территорий и в зонах их перекрывания отношения между соседями антагонистичны. Этот антагонизм проявляется как во взаимодействиях между особями одного и того же пола, так и при контактах разнополых крабов. Самцам проще изгонять из своих владений

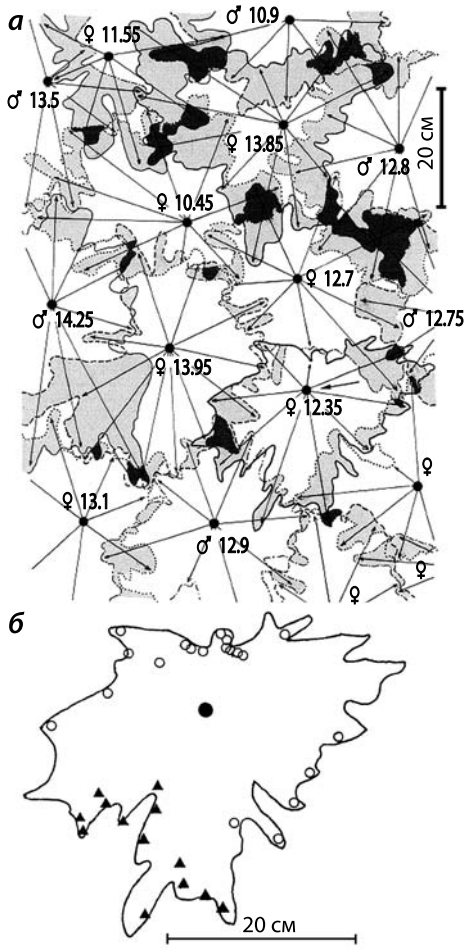


Рис. 6.8. Мозаика территорий в поселении манящего краба *Uca lactea* (*а*). Черными кружками показаны норы. Рядом с каждой обозначен пол и размеры (в мм) ее хозяина. Зоны перекрывания двух соседних территорий залиты серым, трех — черным. Стрелки показывают случаи экспансии особей за пределы их участков. *б* — территория самки. Кружки — места конфликтов хозяйки с самкой с соседнего участка, треугольники — места нападений на самку самца-соседа.
Из: Yamaguchi, Tabata, 2004.

самок, не обладающих крупной хватательной клешней, хотя и те иногда пытаются дать отпор агрессору. Впрочем, сколько-нибудь серьезные драки редки и между самцами.

Разумеется, в сезон размножения, приуроченный к максимуму весенних приливов (Kim, Choe, 2003), антагонизм между однополыми особями существенно снижается. Судя по содержанию статьи Северингхаус и Лина, как и по замечаниям из других источников, инициатива половых контактов принадлежит преимущественно самцам[17]. При виде самки самец начинает проделывать ритмичные взмахи своей крупной клешней, на что та зачастую не обращает внимания. Если это происходит вблизи норы самки, она, если не готова в данный момент к копуляции, может сделать угрожающий

[17] У другого вида манящихъ крабов, *Uca beebei,* активные поиски половых партнеров свойственны не только самцам, но и самкам. Различия в этой форме активности между особями разных полов определяются локальной плотностью крабов в разное время и в разных участках поселения. Самки в этом отношении более активны при высокой плотности и стремятся в те участки поселения, где концентрация нор самцов более значительна. Самцы, напротив, снижают интенсивность поисков при возрастании плотности, отдавая больше времени попыткам привлечь самку к своим норам движениями сигнальной клешни. Подробности см. в достойной самого пристального внимания работе: de Rivera et al., 2003.

выпад в сторону самца или же ретироваться в свое убежище. В последнем случае настойчивый самец подходит к норе и производит особые вибрирующие движения ходильными ногами левой или правой стороны, которыми самец касается стенок отверстия. Он может даже зайти в нору, а выйдя из нее спустя некоторое время, снова посылает эти «сейсмические» сигналы хозяйке убежища. Все это в норме оканчивается спариванием, которое имеет место на поверхности у входа в нору.

В описанных ситуациях самка может принять либо отвергнуть самца, то есть выбор ее носит скорее пассивный характер. К тому же она вынуждена довольствоваться кем-либо из тех очень немногих самцов (максимум трех), чьи территории граничат с ее собственной. Более протяженные маршруты в поисках партнера исключены по двум причинам. Во-первых, этому препятствует система территориальных запретов. Во-вторых, уход далеко от норы грозит ее утратой, что влечет за собой большие неприятности для особей обоих полов.

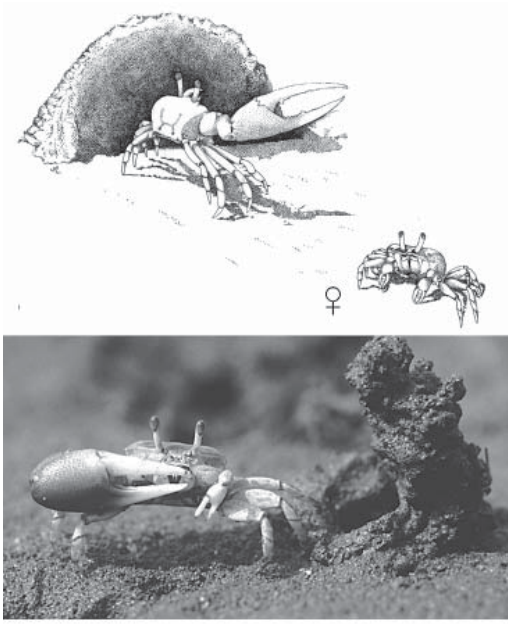


Рис. 6.9. Грязевые структуры возле нор манящих крабов. Вверху — «капюшон», внизу «колонна».
Из: Christy, 2007.

В целом, создается впечатление, что сфера альтернативных решений здесь весьма ограничена. Показательно и то, что возможны копуляции самки с двумя разными самцами. В четырех случаях с участием разных самок интервалы между такими спариваниями составляли 1, 3, 5 и 57 мин. Интересно, что первый самец во время копуляции самки с другим претендентом лишь несколько раз взмахивал своей большой клешней и сразу же уходил и начинал кормиться. То есть никаких «боев» между самцами за доступ к самкам не было и в помине.

Только в один из двух полевых сезонов Северингхаус и Лин наблюдали также немногие эпизоды активного поиска самками половых партнеров. В четырех случаях самки коротко инспектировали норы самцов-соседей и сразу же возвращались на свои участки. И только дважды самки оставались в норах самцов длительное время (более недели). В этих случаях самцы закрывали входы в свои убежищ грязевыми пробками, пытаясь, возможно, воспрепятствовать уходу посетительниц.

В пользу предположения, согласно которому самка осуществляет выбор самца, говорит тот факт, что среднее расстояние между норами самки и ближайшего к ней самца было достоверно меньше средней дистанции между норами членов 78 копулировавших пар (9.56 ± 3.73 и 14.33 ± 6.14 см, соответственно)[18]. Авторы статьи, подчеркивают, однако, что «хотя самка не всегда спаривается с ближайшим к ней самцом, она входит в половые контакты только с живущими вокруг нее».

[18] Этот последний показатель не отличался достоверно от средней дистанции между норами самки и трех ближайших к ней самцов, составлявшей 13.8 ± 3.41 см.

Северингхаус и Лин попытались выяснить, какими критериями руководствуются самки, если они действительно отдают предпочтения тем или другим самцам[19]. В частности, имеют ли для них значение общие размеры полового партнера? Оказалось, что почти в половине случаев (41.3%) в копулирующей паре самец был чуть меньше или немного крупнее самки (0.96–1.10 от ее размеров). Пары, в которых самец был равен или крупнее самки, составили 76% от всей выборки. Было показано также, что более крупные самцы спариваются не чаще, чем уступающие им в размерах. В итоге авторы приходят к заключению, что размеры самца не влияют очевидным образом на его успех у самок.

Анализ брачного поведения самцов показал, что их сигнальные движения крупной клешней не являются определяющими в качестве детерминанта успешной копуляции. Во-первых, эти движения не обязательно предшествуют спариванию. Во-вторых, в размножении могут участвовать самцы, лишившиеся до того крупной клешни. Такой самец сближается с самкой и начинает ритмично постукивать ходильными ногами по ее ногам или панцирю. Копуляция невозможна без этих сигналов, направленных на вход в нору самки либо на нее самое. Длительность вибрирующих движений самца при попытках склонить самку к спариванию варьирует от 20 до 2527 сек, составляя в среднем 260 сек. Оказалось, что самцы, добивающиеся при этом успеха, вибрируют ногами достоверно дольше отвергнутых (Mann-Whitney U Test, $p<0.05$).

Кроме того, преуспели в основном те самцы, которые были более резистентны к попыткам самцов-конкурентов интерферировать с ними в то время, когда они адресовали вибрацию самкам. Только 18.5% самцов добились успеха вопреки вмешательству соперника в церемонию ухаживания. Таких самцов оказалось всего лишь пять. Из них два были крупнее своих оппонентов, один — такой же величины, и в двух других случаях сравнения не удалось произвести. Из 22 самцов, которым не удалось копулировать после того, как их ухаживание было прервано на время вмешательством другого претендента, шесть были крупнее соперника, 15 мельче него и один — таких же размеров. На основе этих предварительных данных авторы делают следующее заключение: «создается впечатление, что преимущество самца в размерах перед другим не гарантирует ему успеха в противоборстве, но все же повышает (статистически недостоверно) его шансы к успешному спариванию, несмотря на попытки извне помешать ему в этом».

Я столь подробно остановился на этом исследовании, чтобы продемонстрировать читателю результаты непредвзятого количественного анализа того, что реально происходит в природе. Нетрудно видеть, насколько эти результаты далеки от надуманных нелепых интерпретаций, с которыми постоянно приходится сталкиваться в работах, базирующихся на представлениях о половом отборе. Как раз манящие крабы, в силу особенностей их морфологии и поведения, дают богатую почву для такого рода «теоретических» изысков. Сошлюсь здесь на одну лишь публикацию под интригующим названием «Нечестная (dishonest) сигнализация у манящего краба» (Backwell et al., 2000).

---

[19] У 17 видов манящих крабов к норам самцов примыкают разного рода возвышения, именуемые «укрытиями», «капюшонами», «колоннами» и др. (рис. 6.9). По мнению ряда авторов (например, Christy, 2007), эти структуры используются самками в качестве ориентиров при «поисках» ими половых партнеров. На это Т. Ямагучи и С. Табата возражают, указывая, что у *Uca lactea* самцы, не имеющие у своих нор подобных возвышений, не менее успешны в привлечении самок, чем те, которые располагают «капюшонами». Эти авторы склоняются к мысли, что структуры, о которых идет речь — это просто побочный эффект деятельности краба по выкапыванию норы. Подобия таких возвышений можно видеть и около нор некоторых самок (Yamaguchi, Tabata, 2004: 1077).

Известно, что если краб утрачивает конечности, в частности, большую клешню, органы регенерируют, увеличиваясь с каждой новой линькой и достигая в конце концов своей первоначальной длины[20]. Однако при этом внешнем сходстве с интактной клешней регенерировавшая обладает немного меньшей мышечной массой и чуть менее массивна. У краба *Uca annulipes* различия в средней длине интактной и регенерировавшей клешни составляет 1.37 мм для верхней «челюсти» и 1.02 мм для нижней. Авторам удалось показать в экспериментах (в частности, при искусственных ссаживаниях самцов), что особи с регенерировавшей клешней немного уступают в бойцовских качествах тем, у которых она интактна.

Какой же вывод сделан на этом основании? Оказывается, что размахивая «неполноценной» клешней, ее обладатель вводит в заблуждение как своих соперников, которые расцениваю отправителя сигналов в качестве достойного противника, так и самок. Те не отдают предпочтения самцам той ли другой категории, что вполне естественно, учитывая мизерность внешних различий в размерах их клешней. В результате самки, по мнению авторов статьи, несут потери (cost), спариваясь с партнерами, клешни которых не достигают максимальной массы. В популяции крабов, ставшей объектом этой работы, доля самцов с регенерировавшими клешнями составляет 44%.

Авторы ставят себе в заслугу, что они *впервые* показали, насколько широко может быть распространена в популяции «нечестная» сигнализация. Такого рода новинки представляют собой, на мой взгляд, типичный пример поделок-однодневок, по терминологии Т. Куна. Подобные надуманные интерпретации находятся, как я полагаю, в очевидном противоречии со всей логикой биологического мышления, не отягощенного махровым антропоморфизмом.

[20] См., напр., Hopkins, 1982.

Глава 7.

«Выбор полового партнера» самками: отсутствие жестких ограничений на их перемещения в пространстве

В этой главе я рассмотрю гипотетические возможности самок осуществлять активный выбор полового партнера в ситуациях, где их перемещению в пространстве не препятствуют специфические факторы, коренящиеся в особенностях тех нескольких типов социальной организации, о которых речь шла в предыдущей главе. Примером может служить формирование пар у перелетных птиц, которому предшествует широкое перемещение самок в пространстве и распределение их по территориям, уже поделенным между самцами.

Виды, у которых встреча половых партнеров осуществляется по такой схеме, во многих случаях располагают дополнительными средствами, способствующими, как полагают, оптимизации этих процессов[1]. Среди животных, наиболее перспективных в плане изучения гипотетических механизмов «выбора полового партнера», оказываются те, у которых развита акустическая дистантная сигнализация. Сюда, помимо птиц, которые издавна служат классическим примером привлечения самок пением самцов, относятся насекомые из отряда прямокрылых, бесхвостые амфибии и некоторые виды млекопитающих.

7.1. Поведение самок бесхвостых амфибий

В рамках доктрины полового отбора принято проводить резкое разграничение между двумя категориями ситуаций, при которых осуществляется встреча половых партнеров. К первой относят такие виды, у которых самцы занимают взаимоисключающие территории, а самки, готовые к спариванию, вынуждены, так или иначе, распределяться по индивидуальным участкам самцов. Здесь, в грубой схеме, прямая конкуренция между самцами с применением ими физической силы в отношении друг друга выражена тем меньше, чем обширнее территории самцов (см., напр., Foster, 1983). Вторая категория объединяет виды, у которых самцы в период размножения образуют более или менее плотные агрегации, посещаемые рецептивными самками. Ходу процесса способствует то обстоятельство, что сигналы, транслируемые членами агрегации, совмещаются и формируют тем самым концентрированное сигнальное поле: акустическое, ольфакторное или же полимодального характера (как, например, на токах некоторых видов антилоп).

---

[1] Интересно отметить, что целый класс наземных позвоночных, именно рептилии (около 7 тыс. видов) процветает, не обладая механизмами акустической сигнализации.

По мнению адептов доктрины полового отбора, различия между этими двумя типами ситуаций принципиальны — по причинам, упомянутым в разделе 6.3. Считается, что вторая система отличается от первой тем, что в ее рамках самка получает от самца только гаметы. Если исходить из этой аксиомы, именно здесь наиболее широко распространены полигамия и промискуитет, при которых самки *вынуждены* следовать принципу поиска самцов с «хорошими генами», поскольку ничего больше им не причитается. При этом они получают так называемое «косвенное преимущество» (indirect benefit), работающее в пользу их потомков. Здесь, по этой схеме, половой отбор получает идеальный простор для своей деятельности, в отличие, якобы, от того, что имеет место, например, при территориальной моногамии[2], где самец предоставляет самке «прямые преимущества» в виде арены для поисков пропитания и мест-убежищ для выращивания потомства (подробнее см. 6.3).

Эта оппозиция могла бы рассматриваться всерьез, если бы обе альтернативы имели реальную эмпирическую поддержку. Но таковая имеется лишь для той из них, где речь идет о «ресурсах». Что касается другой («гаметы»), то она выдвинута, по сути дела, как продолжение чисто умозрительной идеи поиска самками «хороших генов» и потому сама оказывается выстроенной на песке. Вся схема может выглядеть неким теоретическим откровением лишь для профана в области биологии (например, для студента-первокурсника биологического факультета). На самом деле, она не в состоянии дать что-либо по-настоящему полезное для объяснения мотивов поведения рецептивных самок в естественных условиях. Ведь малейшая попытка задуматься над постулируемым противопоставлением должна привести к очевидной истине: самки животных, готовые к спариванию, стремятся исключительно к удовлетворению сиюминутного зова полового инстинкта.

Теоретики, стоящие на позициях социобиологии, и те, что признают реальность полового отбора, пытаются уверить нас, что в мотивах выбора, осуществляемого самками, содержится нечто, отдаленно напоминающее рассудительность невесты, выбирающей между возможностями выйти замуж за несимпатичного ей богача или же за бедного писаного красавца. Только слепой верой в привычные формулы[3] можно объяснить тот факт, что эта простенькая идея с подспудным антропоморфическим привкусом присутствует практически в каждой преамбуле к статьям на тему полового отбора, в том числе и во всех тех, которые я буду цитировать в этом разделе.

В действительности, речь здесь может идти не более, чем о двух полюсах единого континуума, прекрасным примером чему могут служить бесхвостые амфибии (Wells, 1977*a*). Подавляющее большинство их видов привязаны в период размножения к акваториям большей или меньшей площади, где самцы вынуждены концентрироваться, формируя плотные агрегации. Они характерны для видов, период размножения которых ограничен сжатыми сроками, так что численность самцов и плотность их размещения в водоеме весьма значительны. В силу всего этого такие системы получили название «взрывных» (explosive systems). При высокой плотности самцов взаимоотношения между ними хаотичны, они отличаются неупорядоченностью контактов преимущественно агонистического характера, которые придают происходящему характер

[2] Как мы увидим ниже (раздел 10.1), одна из дополнительных гипотез *ad hoc* оправдывает многочисленные случаи «действия полового отбора» также и у моногамных видов.

[3] Идея обсуждаемого противопоставления была выдвинута еще четверть века тому назад (Alexander, 1975; Emlen, Oring, 1977) и с тех пор тиражируется в несметном количестве публикаций.

непрекращающейся свалки (scramble competition). Здесь, как полагают те, кто верит в реальность полового отбора, действует его разновидность, именуемая внутриполовым отбором. Считают, что в этих условиях количество спариваний, осуществленных самцом, зависит от его физической силы, определяемой, в свою очередь, его размерами. Отсюда следует заключение, что в этих условиях высокой синхронизации размножения самки едва ли способны осуществлять какой-либо выбор партнеров и что им в системе спариваний принадлежит, в общем, пассивная роль (как мы видели это, в частности, у мечехвостов *Limulus polyphemus*, также практикующих взрывную систему размножения — см. 6.4).

Поэтому подтверждение идеи «выбора половых партнеров самками» (межполовой отбор) принято искать у тех видов бесхвостых амфибий, у которых размножение не приурочено к какому-то краткому периоду времени. У них самцы остаются, постоянно или время от времени, в пределах своих индивидуальных участков и активно рекламируют свое присутствие видоспецифическими сигналами, по большей части (хотя и не всегда) акустическими. Эти участки посещаются теми самками, которые готовы к спариванию в данный момент. Образ жизни разных видов, относящихся к этой категории, может быть принципиально различным — главным образом, по степени их зависимости в период размножения от доступа к водной среде. Этот фактор определяет в значительной степени и характер взаимоотношений между полами у разных видов, например, в сфере развития заботы о потомстве (см., напр., Haddad, 2000). Большинство видов остаются привязанными в период размножения к открытым акваториям, другие приспособились либо вообще обходиться в это время без воды, либо нашли способ пользоваться лишь ограниченными ее количествами, без которых личинки-головастики не смогли бы выжить.

7.1.1 Лягушки древолазы

Вопрос о том, существует ли избирательность самок в отношении половых партнеров, детально изучен в отношении некоторых видов, относящихся к числу тех, которые существенно продвинулись в направлении сугубо наземного образа жизни[4]. Это древесные ядовитые лягушки семейства Dendrobatidae, обитающие в Южной Америке. Характер использования пространства их особями был изучен для 12 видов из 250, входящих в семейство (Pröhl, 2005). У девяти из них территориальны только самцы, у одного — только самки и у двух — предположительно, особи обоих полов. У большинства видов площадь территорий особи не превышает 5 м^2, но для некоторых приводятся значительно большие цифры (до 7, 11, 16 и даже 44 м^2) (там же: Table 1). В последнем случае (усредненное значение) речь может идти не об охраняемой брачной территории, а об участке обитания особи. Для девяти видов описана вокализация самцов, служащая для охраны территории и привлечения самок.

После спаривания на влажном субстрате кто-либо из родителей охраняет кладку[5], а после вылупления головастиков этот член временной пары переносит их на спине туда, где есть хоть немного воды. Многие виды дендробатид используют для этой цели

[4] К их числу относятся, в частности, многие виды семейства Mantellidae, эндемичного для о. Мадагаскар. У части из них наблюдается прямое развитие, минующее личиночную стадию головастиков (Randrianiaina et al., 2007).

[5] Исходным состоянием считают уход за потомством со стороны одного лишь самца, а участие в этом процессе также и самок рассматривается как состояние вторичное в эволюции группы.

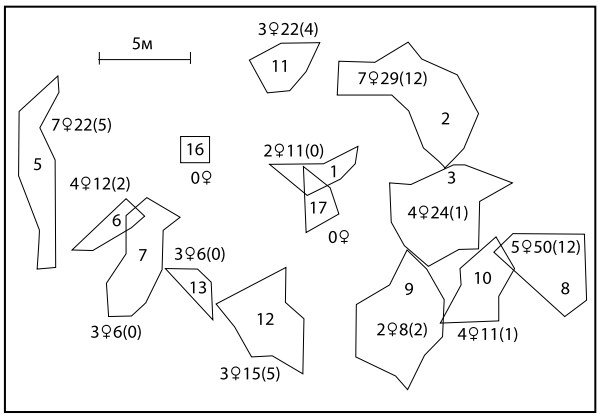


Рис. 7.1. Территории самцов лягушки *Dendrobates pumilio*. Цифры в полигонах — номера самцов. Цифры, выстроенные в строки, обозначают количество самок, посетивших данную территорию, число посещений и (в скобках) те из них, которые закончились спариванием. Самец 17 занял участок после исчезновения самца 1.
Из: Prohl, Hödl, 1999.

розетки листьев эпифитных растений из семейства бромелиевых (Bromeliaceae), в которых скапливается дождевая вода. Это свойственно, в частности, амазонским лягушкам вида *Dendrobates ventrimaculatus*, у которых головастиков в эти розетки транспортируют самцы, а самки подкармливают потомство своими оплодотворенным яйцами, если появляется опасность высыхания личинок (Poelman, Dicke, 2008).

У этого вида территории самцов локализованы в местах с наибольшей плотностью бромелий. Самки, участки обитания которых больше территорий самцов, должны быть хорошо осведомлены о распределении на местности колыбелей для будущих головастиков. Поскольку в данном случае, в отличие от ряда других видов дендробатид, самцы не практикуют широковещательную рекламную вокализацию, очевидно, что самки выбирают территории тех самцов, где бромелии произрастают в наибольшем количестве. После появления самки на территории самца она следует за хозяином участка, обходящим последовательно известные ему экземпляры бромелий. Эта церемония, сопровождаемая вокализацией самца, может длиться несколько часов. Нередко один и тот же экземпляр растения пара посещает несколько раз. Вокализация самца может привлечь на место действия самца-соперника. В таких случаях хозяин участка отвлекается от взаимодействий с самкой, пытаясь изгнать пришельца с помощью угрожающих вокальных сигналов и прямого физического контакта с ним. Иногда пришлому самцу удается увести самку на свою территорию. Все это говорит о том, что при поисках полового партнера самка может ориентироваться главным образом на качество его территории.

У амазонского вида *D. pumilio* самцы занимают участки обитания площадью до 25–55 м^2 (в среднем в соответствующих популяциях 11.0–16.5 м^2), охраняя внутри них территории величиной от 0.3 до 5 и более м^2 (в одной из популяций в среднем 4.8 ± 2.0 м^2) посредством рекламной вокализации. Дистанция между кричащими самцами может составлять 2–3 м (рис. 7.1). Когда другой самец приближается к территории хозяина, тот сменяет рекламное пение на агрессивный сигнал, воспроизводя его в форме антифонального дуэта с пришельцем.

Размножение не ограничено какими-либо временными рамками, и на протяжении года особь каждого пола спаривается с разными половыми партнерами. Прежде чем копулировать с данным самцом, самка посещает нескольких других (максимально до девяти), принимая их ухаживания, то есть, осматривая их участки, вероятно, на пред-

мет оценки *количества и качества мест для выращивания головастиков*[6] (как об этом сказано выше в отношении вида *D. ventrimaculatus*). Некоторые самцы при этом могут быть отвергнуты самкой (Pröhl, Hodl, 1999; Pröhl, 2005). После спаривания, происходящего в опаде листвы, с оплодотворенной кладкой остается самец, охраняющий ее. К моменту вылупления головастиков, примерно через 7 дней, сюда возвращается самка, которая переносит их на бромелию. Во время пребывания с потомством самка не принимает ухаживания самцов, агрессивна к другим самкам и подкармливает личинок своими неоплодотворенными яйцами (Haase, Pröhl, 2002; Breed, 2008).

По данным Х. Прол, на протяжении 9 месяцев половой активности количество спариваний самца может варьировать в разные годы от нуля до 18 или даже 26. Самец может спариваться подряд с двумя и тремя самками. Прол поставила своей задачей оценить зависимость репродуктивного успеха самца от характера его вокализации (Pröhl, 2003). Исследовательница приходит к выводу, что единственный показатель, коррелирующий с успехом самца — это уровень его акустической активности. Физические параметры сигнала (такие, как его частотные характеристики и длительность отдельных криков) можно в этом плане не принимать во внимание.

В то же время, как пишет автор, сомнительно, чтобы самка могла оценивать качество партнеров, основываясь на уровне их акустической активности. Во-первых, самка не в состоянии оценить значение этого параметра за длительное время. Во-вторых, тот факт, что она может отвергнуть самца, уже пребывая на его территории, говорит, по мнению автора, о том, что ее выбор основывается иных на стимулах, действующих на небольших расстояниях. Кроме того, поскольку участок обитания самки перекрывает территории двух-шести самцов, самка вынуждена ограничиваться этой небольшой выборкой, что не дает возможность вывести строгие корреляции между особенностями вокализации самца и его репродуктивным успехом.

И, наконец, как полагает автор, склонность самок позитивно реагировать на сигналы, подаваемые в высоком темпе, дает более правдоподобное объяснение, чем поиски ею хороших генов (Pröhl, 2003: 287). К тому же, как она указывает, не существует специальных исследований, свидетельствующих о наследственном характере интегральной временной организации акустической активности. Отсутствие ее стабильности во времени показано и в цитируемой работе.

Прослеживание судеб одних и тех же самцов на протяжении двух лет показало, что успех их у самок повышается с возрастом и коррелирует с длительностью удержания ими территорий. В отличие от многих других исследований по вокализации бесхвостых амфибий (см. ниже, 7.2), не удалось найти корреляций между доминантной частотой сигнала, с одной стороны, и размерами и массой самцов, с другой, а также указаний на ассортативность скрещиваний по размерным признакам самцов и самок[7].

Очевидная неравномерность числа спариваний у разных самцов (рис. 7.1) свидетельствует, на первый взгляд, о каких-то предпочтениях самок в выборе половых партнеров. Хотя их число может достигать трех у одной и той же самки, некоторые самки

---

[6] Прол и Ходл не согласны с предположением, что территориальное поведение самцов этого вида направлено на охрану мест выращивания головастиков, поскольку, по их словам, самка обычно уносит личинок за пределы территорий самцов, ставших их половыми партнерами (Pröhl, Hodl, 1999). Однако это может быть естественным следствием малых размеров территорий самцов. Кроме того, у вида *D. ventrimaculatus* и сами самцы иногда уносят головастиков за пределы своих территорий (Poelman, Dicke, 2008).

[7] У этого вида, как и у других дендробатид, амплексус во время спаривания отсутствует.

спариваются повторно (с интервалом 3–7 дней, в среднем 4.4 дня) с одним и тем же самцом. Одна из девяти таких самок спаривалась подобным образом шесть раз (Pröhl, Hödl, 1999).

Поскольку, как мы видели, не выяснено, какими именно показателями самца можно объяснить предпочтения к нему со стороны самок[8], проще предположить, что самка посещает для очередного спаривания уже привычное ей место. Как подчеркивает Прол, слишком мало известно о поисковом поведении самок дендробатид в природе (Pröhl H., 2003: 288). Возможно, например, что самка остается на территории «менее привлекательного» самца, если испытывает *срочную потребность* отложить яйца или, напротив, отвергает партнера в момент его ухаживания за ней в том случае, если физиологическая готовность к яйцекладке еще не достигла максимума.

7.1.2. Гиперолииды, квакши, филломедузы

Учитывая, что размеры лягушек, о которых шла речь, составляет всего лишь около 2 см, характер их размещения в пространстве сопоставим с тем, что мы видим в случае рыхлых токов (так называемых «разреженных арен») у таких птиц, как, например, манакины[9], но в сильно уменьшенном масштабе. Я подчеркиваю это обстоятельство, чтобы еще раз напомнить читателю об условности подразделения интересующих нас систем на категории «территориальность» и «ток». Если придерживаться чисто формальной классификации социальных и брачных систем, рассмотренный случай укладывается в рубрику «территориальность самцов». Ситуация отличается от тех, которые имеют место у других видов лягушек с растянутым сезоном размножения, лишь в том отношении, что у них самцы присутствуют на своих индивидуальных участках эпизодически, а не постоянно, как у древолазов-дендробатид[10]. Таковы, в частности, мелкие лягушки из семейств Hyperoliidae и Hylidae (куда относятся квакши рода *Hyla* и филломедузы рода *Phyllomedusa*). Все они ведут наземно-древесный образ жизни, концентрируясь вблизи водоемов и/или на полупогруженной в воду растительности только эпизодически, в силу необходимости воспроизведения потомства. Когда речь идет об этих временных агрегациях готовых к размножению особей, строгость в использовании терминологической оппозиции «территориальность» — «ток» соблюдается далеко не всегда. Одни авторы пользуются здесь первым понятием (напр., Matos et al., 2000), другие называют группировки самцов «хоровыми сборищами» (Grafe, 1997; Dyson et al., 1998), что, по сути дела, есть синоним слова «ток».

В тех исследованиях по этим видам, где обсуждается тема успеха самцов у самок, важное значение придают временным показателям присутствия самца в такого рода агрегациях. Как пишут М. Дайсон с соавторами, «хотя некоторые фенотипические особенности самца, такие, как настойчивость в эманации вокальных сигналов и их длительность, существенно влияют на частоту спариваний самца, в качестве наиболее важного фактора считают время его пребывания в группе кричащих самцов» (chorus tenure — Dyson et al., 1998). На мой взгляд, уже в самом этом заключении содержится

[8] Чего не удается сделать почти никогда.

[9] Подробнее см. Панов, 1983*а*/2009 и ниже, 8.4.

[10] Впрочем, то же, по-видимому, справедливо и для древолазов, у которых самец остается на крошечной охраняемой территории внутри своего более обширного участка обитания только в момент готовности привлечь сюда самку.

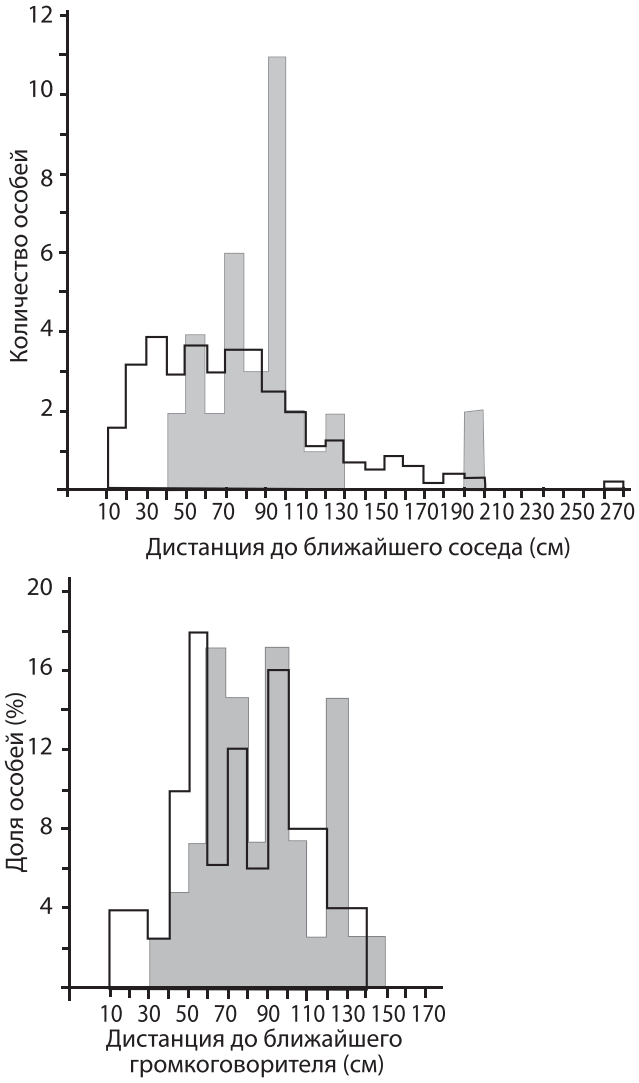


Рис. 7.2. Реакции самцов квакши *Hyla regilla* на вокализацию соседей (*а*) и на проигрывание видоспецифического вокального сигнала через громкоговоритель (*б*). В обоих случаях наблюдаемые значения индивидуальных дистанций показаны серыми столбцами, ожидаемые — белыми. В позиции *а* различия между распределениями достоверны ($p < 0.01$, тест Колмогорова-Смирнова), в позиции *б* — недостоверны ($p > 0.20$).
Из: Whitney, Krebs, 1975

намек на то, что успех самцов основывается не на его индивидуальных характеристиках, но есть результат случайного стечения обстоятельств. Как мы увидим ниже, именно к такому выводу приводят результаты целого ряда исследований.

В рамках обсуждаемой темы критерием ничуть не менее, а возможно, даже более важным, чем периодичность посещения самцом своего «песенного поста», мне представляется характер размещения всех участников хора внутри агрегации в каждый данный момент времени. Как я полагаю, именно плотность их распределения и величина разделяющих их дистанций могли бы дать почву для реальных суждений о том, каковы в действительности могут быть возможности самки осуществлять выбор полового партнера в данных конкретных условиях (см., например, Wollerman, 1999). К сожалению, именно эти сведения о топологии агрегаций отсутствуют в явном виде во многих работах, посвященных интересующей нас теме.

В брачных агрегациях квакши *Hyla regilla* дистанции между самцами варьируют от 40 до 130 см, максимально — до 190 см. Модальное значение равно 90–100 см (Whitney, Krebs, 1975; рис. 7.2). Средняя дистанция между кричащими самцами квакши *Hyla goiana* составляет 2.7 ± 1.5 м, значения менее 1 м наблюдали редко (Menin et al., 2004). Средняя дистанция между самцами в их агрегациях у вида *Hyperolius marmoratus*, особи ко-

торого примерно такой же величины (до 4.5 см в длину), еще значительнее, в среднем 7.58 ± 6.45 м (в 75% случаев менее 10 м — Dyson et al., 1992). Оба последние вида принято относить к категории размножающихся на токах (Grafe, 1997; Friedl, Klump, 2005). В отличие от этих видов, хоровые сборища которых формируются на поверхности акватории, у филломедуз самцы концентрируются на ветвях деревьев или кустарников, нависающих над водой. Здесь самец филломедузы *Phyllomedusa rohdei* перемещается между своими песенными постами в радиусе около метра (101.7 ±50.0 см — Wogel et al., 2005). Хотя эти индивидуальные участки не отличаются по размерам, от того, что мы видим у квакш, Фогел с соавторами называют их территориями (Wogel et al., 2006). При этом они исходят из того, что у филломедуз самец предоставляет самкам «не только свои гаметы», но и место для устройства гнезда. О том, что именно авторы имеют в виду, будет сказано позже. Любопытно, однако, то упорство, с каким они следуют наивной аксиоматике доктрины полового отбора.

Посмотрим теперь на нескольких примерах, что же все-таки удалось узнать о «выборе самками самцов» у перечисленных выше видов лягушек.

1. Древесные лягушки семейства Hyperoliidae. Поведение африканской раскрашенной лягушки *Hyperolius marmoratus* группа исследователей во главе с Мирандой Дайсон изучала на протяжении всего сезона размножения, с сентября по февраль (Dyson et al., 1992). Самцы, участвующие в хоре, держатся в водоеме на выступающей из воды растительности. Они активны только в темное время суток, когда можно слышать их хоровую вокализацию. Чем многочисленнее самцы в составе агрегации, тем меньше средняя дистанция между ними. В среднем в радиусе 10 м вокруг самца присутствуют 5–7 других.

Состав самцов в данном фрагменте водоема непостоянен. Время пребывания здесь самца составляет от одной ночи до одиннадцати ночей (в среднем 2.4±1.6); 79.5% самцов присутствовали в составе хора три ночи или менее. В среднем только 20% самцов были встречены две ночи подряд. Те, которых отмечали повторно, оставались неподалеку от места своего пребывания в предыдущую ночь: 80% на расстоянии не более 8 м от него и почти 50% вдвое ближе.

Самки, посещающие агрегацию самцов, в каждый данный момент немногочисленны, обычно уступая первым в численности примерно в 10 раз. Поэтому за ночь спариться удается в среднем только 12% самцов, участвующих в хоровом пении. За 6 месяцев наблюдений за большим хором 75% самцов не спаривались ни разу. Поскольку самки, посещающие сборище самцов, предпочитают те его зоны, где плотность последних выше, большинство спариваний приурочены именно к таким участкам. Но пребывание в этих местах не гарантирует успеха конкретным участникам хора. Показано, что потенциальная возможность спариться выше у тех самцов, которые имеют в данный момент больше соседей того же пола: 6.46 и 2.51 в радиусе 10 и 5 м, соответственно, против 5.03 и 2.03 у самцов, не добившихся успеха.

Из 252 самцов, которым удалось спариться (25% от числа помеченных), 216 достигли успеха по одному разу, 32 — дважды и 4 — трижды. Интересно, что по затрате времени те самцы, которые спарились однажды, оказались в выигрыше перед спаривавшимися большее число раз. Первые добились успеха на протяжении 45% ночей своего присутствия в составе хора, а вторым потребовалось для этого больше времени (53% ночей). В итоге, статистический анализ полученных данных показал, что «наблюдаемые вариации в успехе самцов у самок (mating success) объясняются *случайным*

характером контактов между половыми партнерами» (Dyson et al., 1992: 244; курсив мой — *Е.П.*). Авторы поясняют, что все самцы, независимо от того, находились ли они в гуще других или держались несколько в стороне, имели одинаковые шансы привлечь самку. Из этого, на мой взгляд, следует, что и самки не проявляли какой-либо очевидной избирательности в отношении самцов. Как пишут авторы, самка в момент посещения хора инициирует амплексус, проплыв первые 3 метра. О том же сказано в другой работе: самки предпочитают самцов, находящихся близко от места их выпуска экспериментатором (Grafe, 1997).

Другое исследование тех же авторов по поведению *H. marmoratus* было проведено в период с октября по апрель на двух сообщающихся прудах общей площадью 4 м^2 (Dyson et al., 1998). Под наблюдением находился хор из 45 самцов, который посетили 86 самок. Появление каждой из них заканчивалось спариванием.

Успех самцов в доступе к самкам сильно варьировал. При этом оказалось, что самцы, пребывающие в составе хора в те ночи, когда численность самок была высокой, не обязательно превосходят других по количеству спариваний. Не найдено также свидетельств того, что успех самца так или иначе коррелирует с его размерами и/или общим физическим состоянием (condition index).

Удалось показать, что у самца, который спарился однажды, повышается вероятность добиваться успеха в дальнейшем. Выяснили также, что продолжительность вокализации у таких самцов в каждую данную ночь ниже (в среднем на 2.5 ч), чем у тех, которые не получили доступа к самкам. Первые транслируют в среднем 2137 звуковых сигналов (разброс от 9 до 7286), вторые — 6110 (1852–11281). Авторы не объясняют причин этих различий, но можно думать, что участие в спаривании ведет к снижению половой мотивации и, соответственно, к снижению интенсивности саморекламирования.

Вывод, к которому приходят авторы исследования, состоит в следующем: «первоначальная вероятность самца [добиться благосклонности самки] зависит в *большой степени от случайных факторов*… элементы стохастичности в процессе попадания самца на траекторию повышенного репродуктивного успеха способствуют поддержанию генетического разнообразия среди участников тока, вопреки общему направлению отбора на хорошие гены»[11] (Dyson et al., 1998: 1420; курсив мой — *Е.П.*). Характерно то, что интересные результаты этого исследования, явно противоречащие господствующим воззрениям, не позволили его авторам выйти за рамки этой парадигмы.

2. Квакши. Такое же нежелание порвать с устоявшимися взглядами мы видим в работе Т. Фридла и Дж. Клампа, посвященной анализу происходящего в брачных агрегациях европейской квакши *Hyla arborea* (Friedl, Klump, 2005). В самом названии их статьи соседствуют друг с другом противоречащие, казалось бы, друг другу понятия «половой отбор» и «случайное спаривание». Дело в том, что вывод из статьи состоит в следующем: «систему спариваний у этого вида наиболее правильно назвать случайной, в том смысле, что самка спаривается с первым самцом, встреченным ею, или с одним из первых, которого она может безошибочно опознать как особь своего вида» (там же: 11). О том, как авторам удается совместить эти положения с одним из главных постулатов доктрины полового отбора, будет показано ниже.

Исследование проводили на пруду площадью около 150 м^2, где в два последовательных сезона были помечены, соответственно, 38 и 56 самцов. В ночное время здесь при-

[11] Речь здесь идет о так называемом «парадоксе тока» (см. Borgia, 1979; Rowe, Houle, 1996).

сутствовали от одного до пяти самцов. К сожалению, авторы не говорят ничего о том, как самцы размещались друг относительно друга[12]. Из 38 самцов, помеченных в первый год, на следующий в хорах участвовали 14.

Самки, количество которых в каждую данную ночь резко уступает численности самцов, обычно спариваются при первом своем появлении здесь. В первый год только 22 самки спаривались по одному разу и только 3 — дважды. На следующий год соответствующие цифры были теми же, и одна самка спарилась три раза. Интервалы между спариваниями одной и той же самки варьировали от 16 до 40 дней (в среднем 28–29 дней).

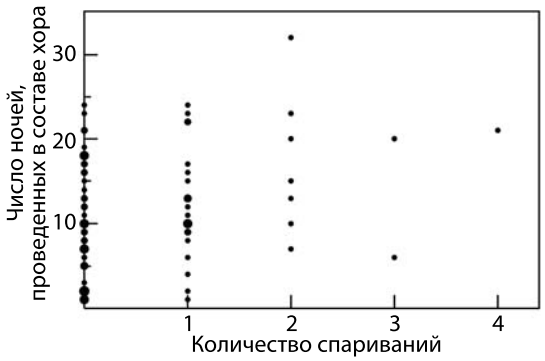


Рис. 7.3. Зависимость репродуктивного успеха самцов европейской квакши *Hyla arborea* от времени их пребывания в составе хора. Размеры точек соответствуют числу наблюдений.
Из: Friedl, Klump, 2005.

Что касается успеха самцов, то больше половины из них (58 и 59% в разные годы) не преуспели ни разу. У других максимальное число спариваний могло достигать четырех. Тридцать три успешных самца присутствовали в хорах большее число ночей по сравнению с 47 неуспешными: 13.55 ± 6.39 и 10.26 ± 4.51, соответственно (Mann–Whitney U test P = 0.049; рис. 7.3). К числу самцов, которые наиболее часто присутствовали в составе хора, относятся те, что были помечены в предыдущий год. Они превосходили самцов, встреченных на второй год впервые, и по количеству спариваний (0.79 ± 0.70 и 0.50 ± 0.89; различия близки к нижнему порогу достоверности). Интересно, что эти две категории самцов не различались достоверно ни по возрасту, ни по темпам роста, ни по размерам, ни по времени первого появления на току. Оказалось также, что склонность самца участвовать в хорах, объединяющих большое количество особей, не влияет на его успех у самок. В итоге авторы приходят к выводу, что в оба года распределение числа спариваний меду самцами не отличались от случайного.

Авторы ссылаются еще на 19 других исследований по видам, которые они называют размножающимися на токах (из родов *Hyla* — 6, *Pseudacris* — 2 и *Ololygon* — 1), и у которых встречу половых партнеров рассматривают как процесс стохастический.

Посмотрим теперь, как этот результат, явно противоречащий всему строю доктрины полового отбора, можно интерпретировать таким образом, чтобы не выйти за ее рамки. Авторы пишут: «Самки имеют хорошие шансы спариться с самцом высокого качества, даже если они спариваются наугад и тем самым минимизируют затраты (costs), связанные с поисками полового партнера. Следовательно, даже в отсутствие некоего механизма выбора половых партнеров самками, здесь действует сильный отбор на самцов

[12] Как упоминалось выше, дистанции между самцами в хорах вида *Hyla regilla* варьируют от 40 до 130 см, максимально — до 190 см, с модой 90–100 см (Whitney, Krebs, 1975). У южноамериканской *Hyla ebraccata* средняя плотность размещения самцов в хоре составляет 0.08 на квадратный метр, а среднее расстояние до ближайшего соседа. 1.8 ± 1.9 м. Число самцов, держащихся на расстоянии менее метра друг от друга, наиболее велико. Таким образом, наблюдается очевидная тенденция к неравномерности контагиозного характера (Wollerman, 1999).

в сторону выработки у них манеры проводить как можно больше ночей, транслируя звуковые сигналы в месте, удобном для спаривания. Это происходит потому, что при системах, где самки спариваются наугад, успех самцов *должен быть* скоррелирован с длительностью их пребывания в составе хора» (Friedl, Klump, 2005: 1151; курсив мой — *Е.П.*).

Я оставляю на совести авторов этот способ объяснения происходящего «по результату», который есть не что иное, как движение в порочном логическом круге. С этой точки зрения их интерпретация настолько беспомощна в содержательном плане, что ее даже трудно назвать добавочной гипотезой *ad hoc*. Но важно то, что здесь перед нами блестящая иллюстрация явления, которое Т. Кун называл аномалиями, постепенно подтачивающими прочность господствующей парадигмы. Ее сторонники первоначально стараются попросту не замечать бьющее в глаза несоответствие результатов теории либо истолковывают аномалии в ее пользу, как мы видим это в данном случае.

3. Филломедузы. У видов этого рода самки откладывают яйца в свернутый лист дерева или куста, нависающих над водой. Сворачивание листа осуществляется или самкой, готовой к спариванию(Wogel et al., 2006), или обоими партнерами после садки самца на самку (Vaira, 2001; Rodriges et al., 2007). Вышедшие из яиц головастики падают в воду и там завершают свое развитие.

Группа зоологов во главе с Хенрик Фогел исследовала в деталях брачное поведение вида *Phyllomedusa rohdei* в Бразилии, на пересыхающем водоеме площадью около 170 м (Wogel et al., 2005, 2006). Число кричащих самцов варьировало в разные ночи от 8 до 61 (в среднем 26.6 ± 14.3). При сравнительно невысокой плотности самцов в хоре выявлена очевидная тенденция к контагиозному их размещению. Число самцов в кластерах составляло от 2 до 6 (3.2 ± 1.0).

Самцы держались на ветвях прибрежной растительности на высоте около полуметра и не далее 70 см от воды. Здесь они перемещались с ветки на ветку в радиусе около метра (101.7 ± 50.0 см), оставаясь на той или иной присаде по 6–7 мин. При остановках они вертели головой или поворачивались всем телом в разные стороны, сканируя окружающую обстановку. Самцов подразделяли на 1) «державшихся в группе» (ДГ) и 2) «изолированных» (И). К числу первых относили тех, в радиусе 1 м от которых находился по крайней мере еще один самец. И-самцы находились на расстоянии более 1 м от всех прочих. Вокализация самцов не была одновременной и постоянной. Интервалы между сериями сигналов длились по несколько минут. И-самцы присутствовали в хорах любой величины.

В зоне хора пребывали на протяжении ночи максимум до десяти самок (в отдельные ночи не было ни одной). Их число положительно коррелировало с численностью самцов в хоре, но не обнаружено четкой зависимости обилия самок от величины каждого данного хора. Когда самка приближается к скоплению самцов, она перемещается с ветки на ветку, явно разыскивая нависающий над водой лист, пригодный для постройки гнезда. Найдя подходящий лист, она пробует его пригодность и может переместиться на другой. Когда самка свертывает лист, работая всеми четырьмя лапами, к ней быстро приближается самец, иногда издавая при этом тихий вариант рекламного звукового сигнала. Если активных самцов более одного, они начинают конфликтовать друг с другом, что подчас переходит в подобие драки. Самец, оказавшийся первым рядом с самкой, сразу же делает садку на нее. После того, как произошел амплексус, самка начинает откладывать яйца, одновременно оплодотворяемые самцом.

Авторы подчеркивают, что роль самки в этом процессе полностью пассивна. Они никогда не наблюдали, чтобы самка стимулировала амплексус, как это происходит у квакш. Более того, в немногих случаях она может быть схвачена самцом еще до того, как нашла подходящий лист.

Двадцать семь (55%) спариваний из 49 осуществили ДГ-самцы, 18 (37%) — И-самцы (еще 4 случая классифицировать не удалось). При этом показано, что те и другие не различались достоверно по размерам (39.2 ± 1.7 и 38.4 ± 2.9, соответственно) и по массе тела. Не удалось обнаружить также указаний на ассортативность спариваний по этим признакам. Не различались по размерам также самцы, занявшие участки в местах, как пригодных для откладки яиц самками, так и в непригодных для этого. Единственным показателем, коррелирующим с успехом самцов, оказалось число ночей, проведенным тем или иным их них в составе хора.

Авторы приходят к выводу, что самцы держатся предпочтительно в тех местах, которые благоприятны для самок в ряде отношений (например, при поисках пропитания) и, естественно, для постройки гнезд. Эта самоочевидная, казалось бы, идея носит название «модели горячих точек» (Bradbury, Gibson, 1983). Она предсказывает, что отбор должен приводить к концентрации здесь наиболее крупных и сильных самцов. Однако, по словам Фогел с коллегами, результаты их исследования не подтверждают эту гипотезу. Более того, сделано о заключение, согласно которому *выбор половых партнеров самками у изученного вида отсутствует*, поскольку инициатива в спариваниях принадлежит самцам.

7.1.3. Вопросы общего характера в теме «выбора самками полового партнера» у бесхвостых амфибий

Здесь мы обсудим два вопроса, представляющих, на мой взгляд, общебиологический интерес. Первый состоит в том, существуют ли принципиальные различия в поведении самок и во взаимоотношении полов у бесхвостых амфибий в ситуациях, которые традиционно принято относить к трем разным типам социальной организации. Второй вопрос касается роли вокализации самцов в гипотетическом процессе адекватного выбора «лучших» из них самками.

Роль социальной организации. Три типа социальной организации, которые принято разграничивать у бесхвостых амфибий, это 1) так называемые взрывные системы размножения, 2) тока (или хоры) и 3) система территориальности. Отбросим в сторону критерий отсутствия ресурсов на участке самца, располагающего, якобы, только своими спермиями, как чисто умозрительный, и будем ориентироваться на факторы, поддающиеся объективному наблюдению и количественному анализу. В таком случае различия можно искать в характере пространственного распределения самцов, поджидающих самок, а также в интенсивности их конкурентного поведения. Как я уже упоминал, здесь нормой оказывается тесная связь между размерами участков самцов, с одной стороны, и числом и напряженностью агонистических контактов между ними, с другой (обзор см.: Foster, 1983). Только при величине участков, попадающих в разряд «супертерриторий», временные затраты на их охрану сводятся к абсолютному минимуму (Winny-Edwards, 1962; Панов, 1983*а*/2009: 135–136). Этот тип пространственного размещения мы не наблюдаем у бесхвостых амфибий, где участки самцов при всех трех упомянутых типах социальной организации имеют весьма ограниченную площадь.

У абсолютного большинства видов с взрывной системой размножения дистанции между самцами в репродуктивных агрегациях сопоставимы с размерами их тела. Здесь и речи не может идти о какой-либо избирательности самок в отношении потенциальных половых партнеров. Агрегации самцов часто бывают очень плотными, состоящими из сотен особей. Например, у озерной лягушки *Rana ridibunda* насчитывали от 25 до 30 особей на м^2, при дистанциях между самцами в 10–20 см (Kyriakopoulou-Sklavounou, Kattoulas, 1990). Самцы пытаются делать садку на ближайших к ним особей, вне зависимости от их пола (Engeler, Reyer, 2001). Иногда до 5–6 самцов борются за обладание одной самкой (Wells, 1977*а*). Естественно поэтому, что в ситуации хаотической «борьбы без правил» всех со всеми (scramble competition) преимущество получают, хотя и не всегда, более крупные в среднем самцы старших возрастных групп, способные отбить самку у меньших по размерам конкурентов. При этом победитель может даже вытеснить самца, уже схватившего самку, и занять его место. Такое явление описано для 10 видов жаб рода *Bufo* из четырнадцати, детально изученных на этот предмет, и для двух из четырех видов лягушек рода *Rana* (Cherry, 1992).

Период размножения таких видов занимает обычно от нескольких дней до двух недель, как это описано, например, для пяти видов американских лягушек рода *Rana*. У них икрометание происходит весьма синхронно, так что большая часть самок откладывает яйца на протяжении одной ночи (обзор см.: Wells, 1977*а*).

Между тем, границы между взрывными системами размножения и теми, которые функционируют на протяжении более длительного периода, не абсолютны. Они могут быть свойственны даже разным популяциям одного и того же вида, как это показано для жаб *Bufo bufo* и *B. calamita* в Европе (Cherry, 1992). Какая из двух систем имеет место в зависимости от локальной численности вида, которая определяется, в свою очередь, климатическими условиями региона и динамикой их изменений из года в год. От состояния погоды зависит длительность периода размножения вида в данной местности (см., напр., Höglund, 1989*а*). Как пишет этот автор в отношении изученной им обыкновенной жабы, «нет смысла привлекать механизмы выбора полового партнера (со стороны самок или самцов) для объяснения неслучайного спаривания», которое может, при определенных условиях, выглядеть как ассортативное.

Как только внешние условия позволяют удлинить период размножения, взрывная система уступает место более или менее четко выраженной территориальности. Последняя описана у двух североамериканских видов зеленых лягушек: *Rana catesbeiana* и *Rana clamitans*. Как показал Т. Вайвандт, три наиболее активно кричавших самца первого из этих видов занимали широко разнесенные в пространстве участки пруда площадью 30 х 25 м и охраняли от посягательств конспецификов фрагменты береговой линии длиной от 9 до 25 м (Wiewandt, 1969). У второго вида размеры участков самцов зависят от плотности водной растительности. В плотных зарослях камыша, где видимость ограничена, самцов-соседей разделяли дистанции в 1.0–1.5 м. Там, где участки водной глади были обширнее, самца охраняли друг от друга зоны диаметром 4.0–6.0 м, стараясь не выходить за их границы, дабы не вступать в конфликты с соседями (Wells, 1977*б*). Этот автор не обнаружил очевидных поведенческих различий между самцами и пришел к выводу, хорошо обоснованному эмпирически, согласно которому самки ориентируются не на их размеры и/или акустическую активность, но на качество их территорий (там же: 760). После посещения нескольких из них, самка останавливается, как правило, на участках с наиболее плотными зарослями элодеи, создающими максимально благоприятные условия для развития яиц.

Приведенные выше данные по взаимоотношения полов у двух видов лягушек, относимых к категории размножающихся на токах (*Hyperolius marmoratus* и *Hyla arborea*), и у *Phyllomedusa rohdei*, которую называют видом территориальным, показывают, что и там и тут трудно говорить об избирательности самок в отношении половых партнеров. Стоит, однако, упомянуть о некоторых особенностях поведения как самцов, так и самок, которые могли бы говорить в пользу разграничения этих двух вариантов единой, по сути дела, социальной системы. Самцы квакш, хотя и вступают в открытые схватки друг с другом при высокой плотности (Menin et al., 2004), делают это сравнительно редко по сравнению с филломедузами, у ряда видов которых драки между самцами — явление довольно обычное (Costa et al., 2010). М. Янсен и Дж. Кёлер объясняет взаимную агрессивность самцов филломедуз тем, что они вынуждены конкурировать друг с другом за территории высокого качества (Jansen, Köhler, 2008).

С большей активностью агонистического характера у самцов филломедуз можно, вероятно, связать и то, что им принадлежит инициатива вхождения в амплексус. Как я уже упоминал выше, если самка *Phyllomedusa rohdei* попадает на участок хора с плотным скоплением самцов, те начинают конфликтовать друг с другом, что подчас переходит в подобие драки. Самец, оказавшийся первым рядом с самкой, сразу же делает садку на нее (Wogel et al., 2005, 2006). Самцы филломедуз пытаются интерферировать с особями в амплексусе — с намерением вытеснить самца, удерживающего самку. Это приводит иногда к формированию трио (см., например, Vaira, 2001; Wogel et al., 2005). Здесь легко можно видеть черты, общие с взрывными системами. Все эти формы поведения нехарактерны для *Hyperolius marmoratus* и квакш рода *Hyla*.

У этих видов, в отличие от того, что мы видим у филломедуз, самка, идущая на крики самца, движется очень медленно и целенаправленно, с остановками. Самец *Hyperolius marmoratus*, опознающий самку с расстояния около 20 см, остается неподвижным и лишь увеличивает темп вокализации. Только после того, как самка коснулась его, он делает садку. Создается впечатление, что самки избегают тех самцов, которые проявляют двигательную активность в момент сближения потенциальных партнеров (Telford, 1985; Telford, Dyson, 1988). Аналогичную картину мы видим у европейской квакши. Даже когда самка оказывается в нескольких сантиметрах от самца, он продолжает кричать и никогда не делает садку, прежде чем она коснется его мордой. Также и самцы, кричащие на расстоянии в несколько сантиметрах от пары в амплексусе, не предпринимают попыток сместить самца, добившегося успеха. Исследователи никогда не наблюдали у этого вида активного поиска самцами самок (Friedl, Klump, 2005). Совершенно аналогичное поведение партнеров в преддверии амплексуса описано также у зеленой лягушки *Rana clamitans*, относимой к категории территориальных видов (Wells, 1977*б*) — в противоположность тому, что мы видим у «территориальных» филломедуз.

Сказанное в этом разделе наводит на мысль, что категорическое подразделение социальных систем на три типа носит скорее не сущностный, но чисто формальный и аксиоматический характер, по крайней мере если речь идет о бесхвостых амфибиях. В частности, можно видеть, что главный принцип системы территориальности (именно, снижение частоты агонистических контактов между соседями за счет конвенциональности пространственных отношений между ними) соблюдается у видов, относимых к категории формирующих тока («lekking species»), но не работает у «территориальных» филломедуз. Таким образом, акцентирование важности априорной альтернативы «ре-

сурсы – гаметы» отвлекает внимание от более сущностных проблем в сфере изучения реальных механизмов взаимоотношений между полами.

Роль рекламной вокализации самцов. Главная, если не единственная тема обширнейшей литературы по этому вопросу — это обсуждение избирательности самок в отношении «качества» самцов, проистекающая из сопоставления первыми звуковых сигналов, подаваемых разными потенциальными половыми партнерами. Первоначально существование такой избирательности не ставили под сомнение, так что исследования были направлены в основном на поиски того, какие именно характеристики структуры дистантных акустических сигналов самцов определяют «оптимальный» выбор со стороны самок. Большая часть таких работ была выполнена в лабораторных тестах на одновременный выбор самками между сигналами, транслируемые через разные динамики. Один из выводов, сделанных на этой основе, состоял в том, что самки некоторых изученных видов склонны отдавать предпочтения звукам с преобладанием низких частот. Поскольку известно, что низкочастотность сигналов характерна для крупных особей, отсюда следовало заключение, согласно которому самки выбирают в качестве половых партнеров именно таких самцов (см., напр., Marquez, 1995).

В дальнейшем, за счет интенсификации полевых исследований по выявлению реально происходящего в природе, эта простая идея была поставлена под сомнение, как и сама возможность самок к направленному поиску конкретного участника хора. Все более преобладает точка зрения, высказанная, в частности, в следующей цитате: «Поиски самками половых партнеров у видов бесхвостых амфибий, размножающихся на токах, резко лимитированы в естественных условиях, где рекламные сигналы самцов заглушаются средовыми шумами, которые генерируются вокализацией других видов лягушек и жаб, не говоря уже о хоре самцов-конспецификов. Поскольку самка в состоянии оценить характер звуков, издаваемых лишь немногими самцами, ближайшими к ней, возможности ее поисков ограничены лишь малой выборкой (subsample) потенциальных половых партнеров» (Friedl, Klump, 2005: 1149). Авторы добавляют, что основная задача самки в таких условиях состоит в поисках конспецифического самца, дабы избежать нежелательного межвидового спаривания.

То, что дело обстоит именно так, подтверждено экспериментально. Например, самки *Hyperolius marmoratus* в тестах на одновременный выбор из числа видоспецифических сигналов с разными частотными характеристиками действительно отдают предпочтение тем, которые лежат в нижней зоне спектра. Однако если самок тестируют в условиях хоровой вокализации самцов, то при увеличении числа последних реакции самок сдвигаются от предпочтений к этим сигналам в сторону случайного выбора половых партнеров, издающих звуки иной структуры (Telford et al., 1989). То же самое показано в отношении самок квакши *Hyla ebraccata.* В отсутствие шума (соотношение сигнал/шум >25 децибел) они предпочитают низкочастотные видоспецифические сигналы. При умеренных уровня шума (6 и 9 децибел) возможность распознавания снижается. При высокой зашумленности сигналов предпочтения самок к низкочастотным сигналам уступает место поискам источников таких, которые по частотным характеристикам соответствуют модальным для изученной популяции. Подчеркивается снижение способностей к дискриминации самками частотных характеристик рекламной вокализации самцов даже при умеренных уровнях зашумленности акустического канала связи (Wollerman, Wiley, 2001).

В завершение этого обзора данных по вопросу о «выборе полового партнера» у бесхвостых амфибий приходится признать, что эти материалы трудно считать работаю-

щими в пользу идеи о реальности полового отбора. Расшить число примеров, где в непредвзятых, эмпирически качественных полевых исследованиях показан стохастический характер процесса встречи половых партнеров, мешает только недостаток места. Более широкий обзор литературы наводит на мысль, что это явление характерно для всего отряда бесхвостых амфибий, включающего в себя около 2900 видов и дающего пример широчайшего спектра адаптивной радиации. Если главный постулат доктрины полового отбора оказывается не подтвержденным на столь обширной категории природных объектов, то это означает отсутствие теоретической общезначимости ее предсказаний. На мой взгляд, здесь перед нами серьезный провал всей этой системы бытующих представлений.

7.2. Птицы

В силу множества причин птицы отличаются от бесхвостых амфибий гораздо большим структурным разнообразием своих социальных систем и способов взаимоотношений между полами. Они не столь единообразны морфологически, а их высокая мобильность позволяет популяциям каждого вида экстренно модифицировать генетическую предрасположенность к тому или иному типу распределения особей в пространстве в соответствии с изменениями локальных условий окружающей среды. Поэтому здесь классификация систем спаривания сталкивается с существенными трудностями из-за широкого перекрывания структурных критериев, которые кладут в ее основу.

Приведу в качестве примера попытку дать строгую классификацию лишь одного из множества типов социальных систем у птиц, именуемую «коммунальной». Дж. Браун выделил 8 критериев, каждому из которых он присвоил от двух до трех состояний (всего 19 признаков). После присвоения каждому из 34 рассмотренных видов набора характерных для него признаков получается 25 комбинаций, в том случае, если придавать всем признакам одинаковый вес, и 28 комбинаций, если признаки интуитивно взвешивать. Иными словами, в любом случае 21 вид (61% от всей выборки) оказываются обладателями уникальных наборов признаков (представляя собой, таким образом, самостоятельные группы) и лишь 13 видов объединяются в группы от 2 до 5. Эти группы, как правило, включают в себя представителей разных отрядов, тогда как близкие виды подчас имеют совершенно разные наборы признаков (Brown, 1978; подробнее см. Панов, 1983*б*: 40–41). Другой случай касается трудностей разграничения классической территориальности и колониальности, которые на поверку оказываются крайними звеньями единого континуума (Панов, 1983*в*; рис. 7.4).

В последние десятилетия под напором аксиоматики доктрины полового отбора все это отошло на задний план, уступив место схематическому противопоставлению двух альтернатив, о которых речь шла в начале главы. В основу схемы положены оценки гипотетического «выигрыша» самок при выборе ими половых партнеров. Либо самка получает «прямые выгоды», эксплуатируя ресурсы, находящиеся в распоряжении самца, либо выгоды должны быть «косвенными», выражающимися в передаче «хороших генов» самца-партнера ее потомкам[13]. В рамках адаптационистского мышления само собой разумеется, что уж какая-то выгода для самки несомненно должна существовать.

Носителям этой идеологии трудно представить себе, что стремление к воспроизведению потомства есть имманентный процесс, не требующий для своего объяснения

[13] Так называемая «гипотеза сексуального сына» (см., например, Searcy W.A., Yasukawa K. 1981) и ей подобные.

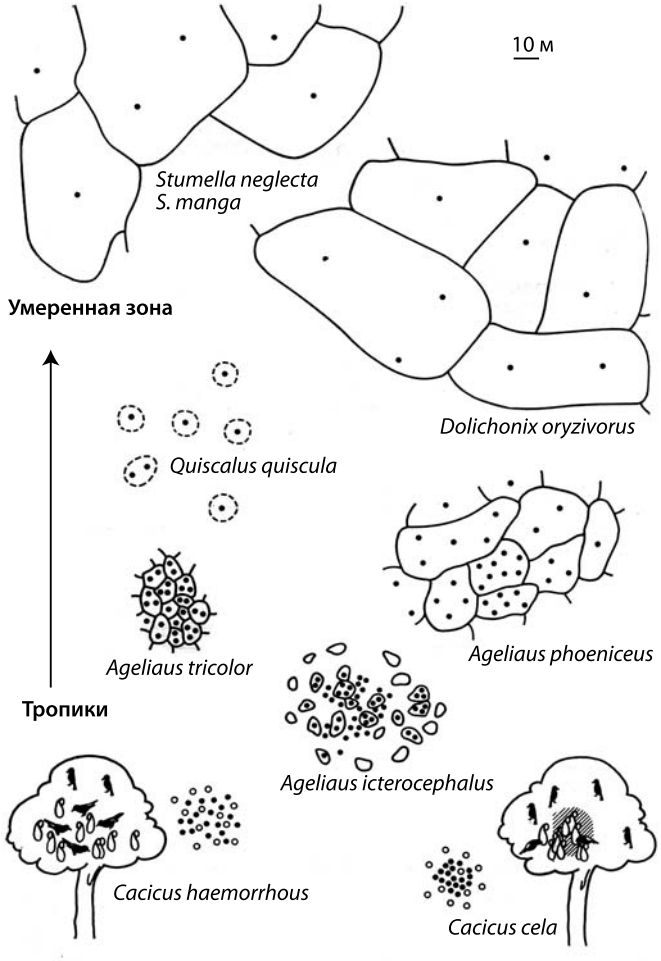


Рис. 7.4. Разнообразие способов использования пространства в семействе американских иволог Icteridae. Контурами показаны границы территорий самцов, точки внутри контуров — гнезда (по числу самок. У *Agelaius icterocephalus* гнезда самок располагаются как в пределах территорий самцов, так и вне их. В колониях кассиков самцы показаны пустыми кружками, висячие гнезда — точками и иконками. Характер распределения особей дан в масштабе.
Из: Панов, 1983*а*/2009.

никаких дополнительных соображений. Они необходимы лишь постольку, поскольку адаптационистская парадигма требует, чтобы с каждым новым поколением происходило «улучшение», оптимизация любого предшествующего состояния. Если говорить о половом отборе, это должно выражаться в поступательном развитии неких качеств самцов, которые благоприятствуют их успеху у самок — яркости окраски, интенсивности брачных демонстраций и т.д. Эта логика такова, что объяснения, на которых она базируется, неизбежно оказываются телеологическими и неявно предполагающими существование у животных таких мотивов и возможностей дискриминации качеств потенциального полового партнера[14], которые могут себе представить только люди, далекие от ясного понимания механизмов поведения этих существ.

С моей точки зрения, при всех типах социальной организации у птиц встреча половых партнеров осуществляется в ходе стохастических процессов. Их характер, разумеется, определяется характером плотности той или иной локальной популяции. Понятно, что ход процесса принципиально различается в случаях широкого рассредоточения самцов (при обладании ими обширных супертерриторий),

[14] Как пишут Р. Алатало с соавторами, «Когда полигиния базируется на охране самцами критических ресурсов, а самки ***осведомлены*** (*aware*) о том, что они имеют дело с самцом, уже обладающим партнершей, выбор самкой полового партнера (female choice of mate) *должен* базироваться на комбинации качеств территории и самца как такового (Alatalo et al., 1984: 253).

с одной стороны, и пребывания их в компактных группах (токах), с другой. Но суть происходящего там и тут не в том, какой выигрыш приобретает самка в момент спаривания, а в том, каковы реальные ограничения для осуществления ее физиологических потребностей в сжатый во времени период рецептивности. Иными словами, при разграничении систем классической территориальности и тех, что именуются токами, я отказываюсь от априорных функциональных объяснений и буду придерживаться реально наблюдаемых структурных параметров происходящего[15].

В силу того, что у птиц структурные различия между названными системами носят принципиальный характер, а литература, посвященная им (в особенности, токам) чрезвычайно обширна, детальное рассмотрение происходящего в каждой из них потребует больших объемов текста. Поэтому далее я проанализирую поведение самок в ситуациях, которые можно отнести к категории территориальности, а тока и подобные им способы социальной организации (разреженные арены) будут рассмотрены в следующей главе.

7.2.1. Поведение рецептивных самок при системах типа классической территориальности: виды, практикующие моногамию

Наиболее полные и убедительные сведения по этому вопросу получены в многолетних исследованиях шведских и норвежских орнитологов в отношении мухоловки пеструшки *Ficedula hypoleuca.* Этот вид оказывается одним из наиболее полно изученных среди европейских воробьинообразных. Причина этого в методических удобствах объекта, обязанных тому обстоятельству, что есть возможность создавать управляемые микропопуляции вида путем развешивания искусственных гнездовий и проводить затем многолетние наблюдения за индивидуально опознаваемыми особями.

Одну из таких микропопуляций в Швеции изучают, начиная с 1980 г. Первые результаты этих исследований сводятся, вкратце, к следующему. Самки охотно присоединялись к самцам, которые прилетали весной в место гнездования первыми и занимали территории лучшего качества. Наиболее успешными авторы считали те 15% самцов, которым на протяжении сезона размножения удалось привлечь по две самки (мухоловке пеструшке свойственна факультативная полигиния). Именно эти самцы были в числе тех, что прибыли с зимовок первыми (рис. 7.5). Большинство из них относилось к старшим возрастным группам[16]. Самцы этого вида с возрастом приобретают, в среднем, более контрастную окраску, но ее вариации свойственны самцам всех возрастных групп. Оказалось, что различия в окраске не были достоверными между самцами-полигамами («наиболее успешными») и теми, которым удалось приобрести лишь одну самку. Репродуктивный успех самок не коррелировал с окраской их половых партнеров (Alatalo et al., 1984).

Фактор качества территории самцов. В преамбуле к своей более поздней статье эти авторы пишут: «Выбор половых партнеров самками — это центральный пункт в теории полового отбора. Но большая часть свидетельств относительно основ такого выбора неубедительны; ... даже если удается показать неслучайный характер спариваний,

[15] Тогда как ход мысли приверженцев полового отбора определяется потребностями функциональных объяснений, наиболее полную картину сущностных характеристик объекта дают именно структурные объяснения (Никитин, 1970: 88), которые должны, по необходимости, предшествовать функциональным.

[16] Это можно считать правилом для подавляющего большинства перелетных птиц.

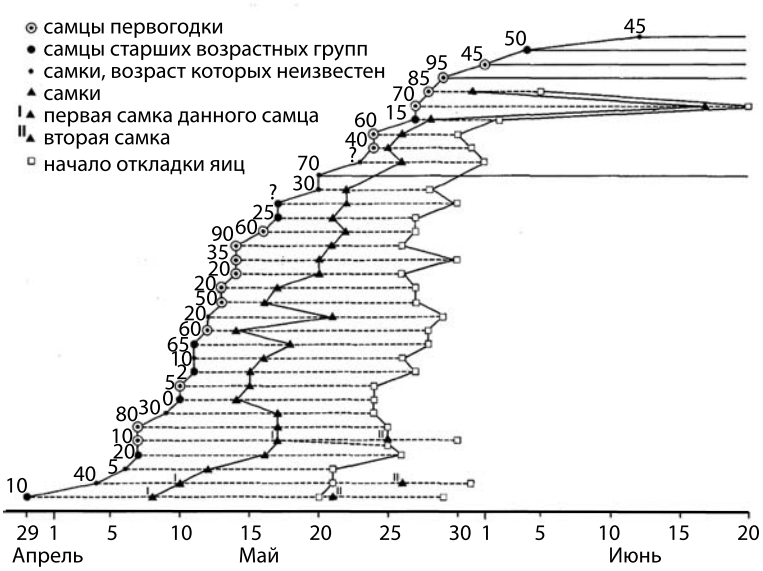


Рис. 7.5. Фенология весеннего прилета и начала гнездования мухоловки пеструшки *Ficedula hypoleuca* в Швеции. Из: Alatalo et al., 1984.

зачастую трудно сказать с определенностью, какие критерии самки используют при таком выборе. Это могут быть гены самца, его родительские способности и качество ресурсов, удерживаемых самцом, но в природе все эти факторы взаимозависимы».

С целью выяснить, отдают ли самки предпочтение «наилучшим» самцам по признаку их фенотипа и песенного поведения, или же руководствуясь качеством территорий, удерживаемых самцами, авторы поставили полевой эксперимент. В нем участвовали 37 самцов, при контрольной выборке в 226 особей, данные по которым были получены на протяжении четырех полевых сезонов. Методика, примененная авторами, была достаточно изощренной, чтобы можно было пересказать ее коротко. Состояла она в том, чтобы с использованием продуманных отловов самцов освобождать занятые ими участки и заставлять тем самым вновь прибывающих занимать искусственные гнездовья случайным образом. Далее анализировали корреляции между порядком присоединения самок к самцам во времени и такими характеристиками самцов, как их размеры, окраска, репертуар песенных нот и сложность песен как таковых.

В результате оказалось, что при отсутствии вмешательства со стороны исследователей (контроль) самки достоверно предпочитали рано прилетающих самцов (рис. 7.6*а*). Напротив, в эксперименте, где была искусственно устранена зависимость между порядком появления самцов в районе гнездования и качеством их территорий, выбор самок не отличался достоверно от случайного (рис. 7.6*б*). И хотя самки часто посещают участки нескольких самцов, прежде чем остаться в пределах того или иного из них, их выбор базируется именно на качестве места для их последующего гнездования. Об этом говорит тот факт, что ни возраст самцов, ни их окраска, ни структура их песенных конструкций не влияют достоверно на выбор самками своих половых партнеров (Alatalo et al., 1986). В оценку качества территории авторы включили, помимо плотности распределения деревьев, особенности гнездовых убежищ, такие, в частности, как высота их расположения. Было показано также, что самки отдают предпочтение синичникам с узким летком.

В одном из исследований, выполненным коллективом норвежских орнитологов, они регулировали расстояния между синичниками, изменяя тем самым плотность распре-

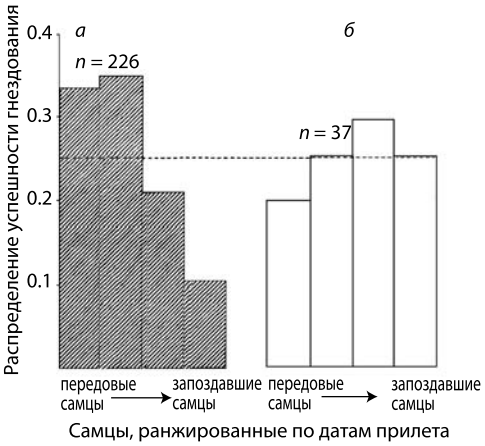


Рис. 7.6. Влияние срока прилета самцов мухоловки пеструшки *Ficedula hypoleuca* на их репродуктивный успех. Ежедневно всех холостые самцы подразделяли на 4 группы, равные по числу особей, и для каждой подсчитывали число тех, что приобрели самок. Затем эти данные обобщались за весь период наблюдений. Если самки выбирают самцов вне зависимости от порядка их появления в местах гнездования, во всех группах должна быть одинаковая доля самцов, которым удалось пробрести половых партнеров (0.25). На контрольных участках такие самцы достоверно преобладали (*а*). На экспериментальных участках (*б*), где самцов вынуждали абонировать гнездовые убежища без выбора (элиминация взаимосвязи между порядком появления самцов и качеством их территорий), распределение успеха самцов не отклонялось достоверно от случайного (горизонтальная пунктирная линия).
Из: Alatalo et al., 1986.

деления холостых самцов. Было показано, что самки предпочитают останавливаться для гнездования в местах с меньшей плотностью потенциальных половых партнеров и, соответственно, с более обширными их территориями. Именно этот показатель был признан «единственным наиболее важным» в плане успеха самцов в привлечении ими самок. Авторы приходят к выводу, что полученные ими результаты соответствуют гипотезе, согласно которой самка остается с первым встреченным ею самцом. Эта тактика выглядит наиболее оптимальной в условиях, когда временные и энергетические затраты на поиски полового партнера могут иметь отрицательный эффект. Однако, далее следует ни на чем не основанное предположение, что обладателями крупных территорий непременно должны быть самцы «высокого качества» (Dale, Slagsvold, 1990).

Прямые наблюдения за поведением самок. Другое исследование, выполненное с участием этих же авторов (Dale et al., 1990), основано на прямых наблюдениях за поведением самок, отловленных в одном месте и выпущенных в другом, где всех самцов (23) лишили их партнерш, так что они были холостыми в начале эксперимента. Из 15 самок, помеченных цветными кольцами, шесть остались в пределах экспериментального участка. Три из них остановили свой выбор на первом из встреченных им самцов (рис. 7.7*а*) на следующий день после выпуска, что соответствует предположению относительно поисковой тактики самок, высказанному в цитированной выше статье Дейла и Слагсвольда.

Однако другая половина самок посетила несколько синичников, прежде чем остановить свой выбор на участке того или иного самца. Две самки, как и три предыдущие, сделали это на следующий день после выпуска (рис. 7.7*б*, *в*), а еще одна — только два дня спустя (рис. 7.7*г*). Время, затраченное самками на принятие решений, варьировало от 6 до 32 ч. Участки 22 самцов самки посетили за это время 131 раз. Важно, однако, то, что поиски самок ограничивались пространством, близким к месту их выпуска (16–

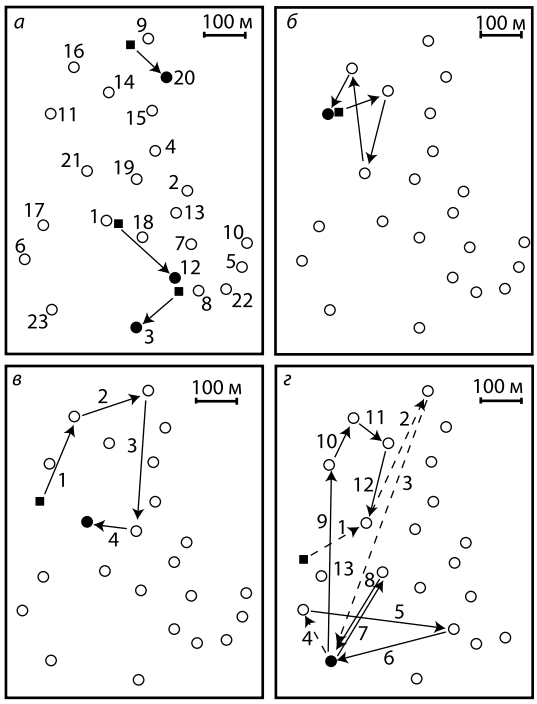


Рис. 7.7. Перемещения шести самок мухоловки пеструшки *Ficedula hypoleuca* при выборе ими места гнездования. Кружками показано расположение синичников и, соответственно, владеющих ими самцов. В позиции *а* самцы пронумерованы в соответствии с порядком их весеннего прилета. Самок, отловленных ранее в другом месте, выпускали 4 июня и прослеживали их перемещения 5 и 6 июня. Место выпуска обозначено черным квадратиком. В позиции *г* прерывистой линией показаны маршруты самки в первый из этих дней, сплошными — во второй. Черными кружками обозначено место окончательного выбора, сделанного данной самкой. В позициях *в* и *г* цифры показывают последовательность маршрутов самок. Из: Dale et al., 1990.

243 м, в среднем 131 м). Две из тех трех самок, которые посетили несколько самцов, выбрали того из них, чей участок был ближайшим к месту выпуска.

Те шесть самцов, на которых самки остановили свой выбор, посещались ими в среднем 7.8 раз, другие, оставшиеся в одиночестве — 4.9 раз (различия недостоверны). Самцы, принадлежавшие к этим двум категориям, не различались достоверно ни по времени их прилета весной на экспериментальный участок, ни по возрасту, ни по размерам и весу. Таким образом, авторы показали, что поведение самок может свидетельствовать об активном выборе половых партнеров с их стороны. Однако полученные данные свидетельствуют о том, что этот выбор не удается связать с какими-либо характеристики «качества» самцов, то есть он носит настолько случайный характер, что происходящее трудно назвать «выбором» в строгом значении этого слова.

Тот факт, что при посещении участков самцов самки в 78% случаев инспектировали синичники (залезая в них 36 раз из 131, и заглядывая в леток 65 раз), наводит на мысль, что главным критерием их выбора могло быть качество гнездового убежища, что хорошо согласуются с выводами из работы Р. Алатало с соавторами (Alatalo et al., 1986).

Спустя несколько лет Дейл и Слагсвольд опубликовали результаты аналогичных экспериментов, проведенных на двух площадках на протяжении пяти полевых сезонов (Dale, Slagsvold, 1996). Всего были выпущены 309 меченых самок, для 125 из которых удалось проследили порядок их посещений синичников до момента приобретения половых партнеров. Самки посещали в среднем 3.1 самца на протяжении менее одного дня. Поведение 78 самок при посещении ими самцов было зафиксировано видеосъемкой. Из них 26 (33%) остановили выбор на первом из встреченных ими самцах, не посещая других; 11 (14%) побывали на участках двух самцов и выбрали первого из них;

шесть (7.7%) вернулись к первому после посещений еще двух. Две самки (2.6%) сделали то же после визитов на участки еще трех и шести самцов. Таким образом, первого встреченного самца предпочли более половины самок (57.3%). На втором самце остановили выбор 10 (12.8%) самок, посетив еще от двух до четырех (в одном случае даже девять). Две самки выбрали последнего из посещенных ими шести самцов. Динамика посещений самками участков разных самцов показана на рис. 7.8.

Как видно из этого рисунка, самки по несколько раз возвращаются к самцам, которых позже отвергают. Как пишут авторы, такие самцы «имеют тенденцию быть более ярко окрашенными и обладать гнездовыми убежищами лучшего качества, чем самцы, посещенные однажды» (резюме к статье). 28 самок (22%) посещали других самцов уже после того, как приступили к постройке гнезда на участке избранного ими самца, что в семи случаях (6%) привело к смене полового партнера. Все это, как полагают авторы, говорит о способности самок «сравнивать» самцов по таким показателям, как окраска и диаметр летка синичника. Утверждается, что 77–86% самок выбирают самца, лучшего по этим параметрам среди всех посещенных ими. С этим плохо согласуется следующее замечание авторов: «Мы проанализировали, действительно ли поведение самок во время их визитов к самцам как-то связано (related to) с качествами последних. Не удалось показать, что это так. Ни длительность визитов, ни доля тех из них, при

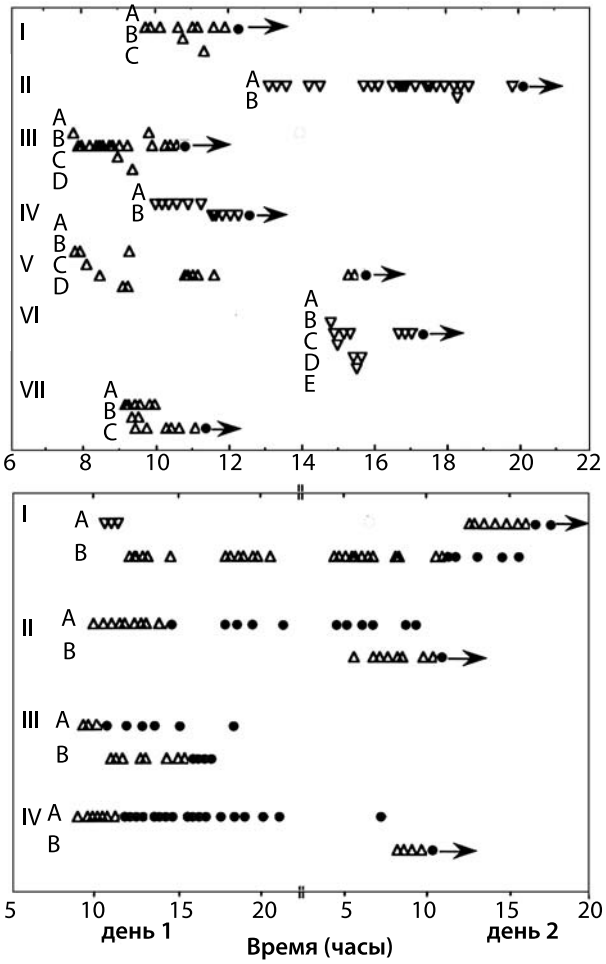


Рис. 7.8. Контакты самок мухоловки пеструшки *Ficedula hypoleuca* с самцами до начала гнездостроения.
а — данные наблюдений над семью самками. Белыми треугольникам показаны посещения самкой самца, разделенные интервалами не менее 6 мин, черными треугольниками — начало гнездостроения, стрелками — дальнейший ход этого процесса. Самцы, посещаемые самкой, обозначены буквами A, B, C... Перевернутые треугольники показывают ход событий для вторых самок данного самца.
б — поведение четырех самок, сменивших партнера после того, как они начали постройку гнезда. Обозначения те же, что и в позиции *а*.
Из: Dale, Slagsvold, 1996.

которых самка осматривала синичник изнутри, не свидетельствовали о том, что такая связь очевидна» (Dale, Slagsvold, 1996: 924).

В статье, о которой идет речь, авторы ставят себе в заслугу то, что они впервые рассматривают поисковое поведение самок мухоловки пеструшки как ориентированное сразу на несколько параметров, характеризующих самцов. Помимо двух названных выше (окраска и диаметр летка[17]) они привлекают третий. Здесь речь идет о том, что самки избегают самцов, которые уже имеют пару. Но ни слова не сказано ни о песенном поведении самцов, ни о размерах и качестве их территорий. Не процитированы статьи Р. Алатало с соавторами, в которых показана важность именно этого последнего фактора в поисковом поведении самок. Из-за этого возникает ощущение, что авторы пытаются выдать желаемое за действительное, то есть интерпретировать полученные ими данные таким образом, чтобы они не входили в противоречие с парадигмой полового отбора.

Фактор филопатрии самок. Много более убедительными выглядят выводы из исследования, проведенного на меченой популяции мухоловки пеструшки в Испании (Potti, Montalvo, 1991). Результаты этой работы во многом совпадают с полученными Р. Алатало с соавторами в Швеции. Как пишут авторы, «Проведенный анализ не позволил обнаружить... ни одного фенотипического признака, который может иметь отношение к избирательности самок [в отношении половых партнеров]. Только даты прилета самцов, которые приобрели партнерш, и тех, что остались холостыми, оказались достоверно определяющими выбор самок. Ни размеры и вес самцов, ни количество и состояние контролируемых ими синичников не определяют успеха первых по сравнению со вторыми. Не обнаружено также достоверных различий в окраске (степень присутствия бурых тонов в оперении) между этими двумя категориями самцов» (там же: 50). Любопытно, что в противоположность данным других авторов (например, приведенным в работе: Dale, Slagsvold, 1996), тенденция к большему успеху у самок прослеживалась у более тусклых самцов.

Оказалось, что нет достоверной положительной корреляции между размерами самцов и количеством контролируемых им синичников. Это, по мнению авторов, говорит о том, что размерные различия не влияют на исход территориальных конфликтов между самцами. Крупные размеры самца могут способствовать более успешному преодолению им расстояний во время весенних миграций с мест зимовок.

Авторы этой работы предлагают весьма правдоподобное объяснение тому обстоятельству, что самки мухоловки пеструшки в процессе поиска половых партнеров инспектируют лишь весьма ограниченное число самцов. Идея основывается на том, что самкам этого вида свойственна весьма высокая степень филопатрии. Поэтому самка возвращается весной к своему прошлогоднему синичнику (показано эмпирически) и, если обстоятельства позволяют, присоединяется к самцу, занявшему его, либо осуществляет поиск среди тех немногих других, которые удерживают гнездовые убежища в ближайших окрестностях предыдущего места гнездования самки.

О тактиках поискового поведения самок мухоловки пеструшки. Эта идея представляется мне более содержательной в биологическом плане, чем формальная классификация тактик поискового поведения самок мухоловки пеструшки в статье Дейла и Слагсвольда, которые пришли к выводу, что поведение 13% самок укладывается в модель

[17] Кстати сказать, такой показатель, как диаметр летка в искусственно созданном гнездовом убежище, трудно отнести к «качествам» обладающего им самца.

«порогового критерия», 18% соответствует модели «последовательного сравнения», и 36% — модели «наилучшего из многих» (Dale, Slagsvold, 1996: 925). Суть этих моделей рассмотрена выше, в разделе 6.2. В данном случае получается, что самки мухоловки пеструшки используют весь мыслимый спектр возможных способов принятия решений. Но если возможно все, то ни о какой отчетливой специфики поиска у самок данного вида говорить невозможно. Если принять, что мухоловка пеструшка есть репрезентативная модель принципов поведения перелетных воробьинообразных, то можно сделать вывод, согласно которому сказанное приходится отнести ко всей этой весьма обширной группе животных.

7.2.2. Поведение рецептивных самок при системах типа классической территориальности: виды с устойчивой склонностью к полигинии

Модельным видом в изучении механизмов принятия решений самками, приступающими к очередному репродуктивному циклу, можно уверенно считать краснокрылого трупиала *Agelaius phoeniceus*. Это вид из семейства американских иволог Icteridae, широко распространенный на всем пространстве Северной Америки от Полярного круга до Юкатанского полуострова. Половой диморфизм резко выражен: самцы величиной со скворца и контрастно окрашены (рис. 7.9), самки почти вдвое мельче и обладают неброской, покровительственной окраской.

Краснокрылы гнездятся колониями невысокой плотности (см. рис. 7.4). Средняя площадь территорий может существенно варьировать даже в разных фрагментах одной и той же местности, различающихся по степени увлажненности и, соответственно, по характеру растительности: от 7.5 до 41 м^2. Вариации того же масштаба возможны в одном и том же регионе в разные годы. В отдельных регионах средняя величина территории может достигать почти 100 м^2 (Orians, 1961: 292). В сильно гетерогенных местообитаниях отдельные пары зачастую гнездятся на территориях, не имеющих общих границ.

Территорию самца в случае его успеха занимают от одной до нескольких самок, составляющих его гарем. Прямой зависимости между площадью территории и величиной гарема не наблюдается (рис. 7.4). Между самками устанавливается собственная, достаточно жесткая система территориальных отношений. Самцы не принимают участия в постройке гнезда. В некоторых популяциях они регулярно кормят птенцов, в других практически не делают этого. Основную часть корма для себя и для своих птенцов самка добывает в пределах своей территории. Поэтому здесь перед нами типичный случай одновременной ресурсной полигинии.

Рис. 7.9. Самец краснокрылого трупиала *Agelaius phoeniceus* в позе токования. Приподнятые плечевые партии ярко красные.

Самцы способны приобрести и удержать территории, начиная с двухлетнего возраста. За обладание территориями идет острая конкуренция. В силу этого часть самцов вынуждена занимать территории в субоптимальных местообитаниях. Участки, освобождающиеся по тем или иным причинам (например, при экспериментальном удалении самца-хозяина), оказываются занятыми очень быстро, часто на протяжении одних суток. Годовалые самцы пытаются воспользоваться такими вакансиями, но это им не удается практически никогда. Поэтому при близком к равному соотношению полов в популяции, в гнездовых колониях самки преобладают в соотношении 1.61–3.72 : 1 (Orians, 1961). Около 70% самцов, которые участвуют в размножении по несколько лет, гнездятся в новый сезон на своих прошлогодних территориях и около 30% занимают участки не далее 200 м от места предыдущего гнездования (Beletsky, Orians, 1987).

Вид занимает широкий спектр местообитаний, которые в разной степени привлекательны для самок. Например, в прериях средняя величина гарема самцов 2.3 ± 0.4 самки, а на болотах в участках с глубокой водой (оптимальные местообитания[18]) 2.8 ± 0. В то же время, в болотистых местах с низким уровнем воды на территории самца нередко гнездится только одна самка (Yasukawa et al., 1987).

Очевидная избирательность самок в отношении местообитаний не может не сказаться на их требованиях к условиям, существующим в пределах тех или иных территорий самцов. Среди исследователей, которые вплотную занимались изучением биологии краснокрылого трупиала, существует почти полное единство мнений о важности качества территорий как первостепенного критерия при выборе самками места для гнезда. Вопросы, которые эти орнитологи пытаются решить, состоят в следующем. Во-первых, определяется ли качество территории индивидуальными особенности самца-хозяина (степень «конкурентоспособности» самцов). Во-вторых, о каких особенностях здесь может идти речь. И, в-третьих, могут ли какие-либо конкретные характеристики самца быть критериями выбора для самок в момент принятия ими решений, о которых идет речь. Именно этот последний вопрос наиболее важен для нашей темы.

О конкурентоспособности самцов. Попытка экспериментальной проверки предположения, согласно которому существует положительная связь между качеством территории и персональными свойствами ее обладателя, была предпринята Х. Эккертом и П. Везерхедом (Eckert, Weatherhead, 1987*a*). С 41 территории они изъяли самцов-хозяев, для которых ранее были получены оценки их общих размеров, площади такой сигнальной структуры, как ярко-красные плечевые партии оперения (рис. 7.9), степени агрессивности в отношении чучела самца-конспецифика и ряда параметров песенного поведения. Четыре наиболее устойчивые из числа этих показателей сравнивали затем с соответствующими им у самцов, занявших освободившиеся территории. Авторы исходили из предположения, что если качество самца и качество территории тесно взаимосвязаны, то при таком сопоставлении следует ожидать высоких положительных (близких к единице) корреляций между названными качествами у первоначальных обладателей территорий и у самцов, заместивших их. Однако только для одного из четырех сравниваемых признаков удалось показать слабую его корреляцию с качеством территорий. На основе этих результатов сделан вывод, что при анализе поведения самок, готовых к гнездованию, качество их потенциальных половых партнеров и характеристики принадлежащих им территорий следует рассматривать как независимые переменные (Eckert, Weatherhead, 1987*a*).

[18] Значительную долю в питании вида занимают околоводные насекомые, такие, в частности, как стрекозы.

Неоднократно отмечали, что корреляции, которые находились в центре внимания этих исследователей, не могут быть сколько-нибудь строгими по ряду причин. Одна из них состоит в том, что самец стремится из года в год занять одну и ту же территорию, а условия в ее пределах могут существенно меняться из года в год. Указывали также, что некоторые самцы рекламируют территории, на которых в предыдущие годы самки вообще не гнездились. Кроме того, конкурентоспособность самцов может определяться множеством их характеристик, среди которых нет таких, которые отвечали бы за эту способность в несопоставимо большей степени, чем все прочие (Searcy, 1979).

Качества территории, которые могут, в принципе, определять предпочтения самок. Сюда следует отнести кормность участка, зависящую, в частности, от глубины водоема (см. выше), и характер растительности, обеспечивающей надежность крепления гнезда и обеспеченность его маскировки ради уменьшения риска разорения хищниками. С. Прибил сравнивал особенности опор для гнезд со случайной выборкой внешне похожих структур и пришел к выводу, что самки краснокрылого трупиала обладают строгой приверженностью к вполне определенным конфигурациям растительных объектов, пригодных в качестве места расположения гнезд (Pribil, 1998). В. Сирси полагает, что самкам следует оценивать также уязвимость территории для хищников (Searcy, 1979*a*), хотя трудно представить себе, что эта задача выполнима для самок[19].

Еще один фактор, очевидным образом подлежащий оценке со стороны самки — это количество других особей того же пола, уже присутствующих в пределах той или иной территории. В этом существенное отличие происходящего от того, что мы видим у видов преимущественно моногамных. Фактор конкурентных отношений между самками неожиданным образом модифицирует влияние двух основных, ранее названных средовых факторов на размещение самок внутри колонии. Как показала С. Ленингтон, самки, прилетающие первыми, выбирают наиболее крупные и кормные территории с открытыми участками воды, окруженными полосами рогоза *Typha.* Вселение на эти открытые территории более поздно прилетающих самок затруднено из-за агрессивности их первых хозяек. В результате многочисленные хорошие убежища для устройства гнезд на этих оптимальных территориях остаются неиспользованными. Основная же масса самок вынуждена селиться на более мелких территориях с густой растительностью, которая создает визуальные барьеры, разделяющие их индивидуальные участки. Все это приводит к тому, что максимальные по размерам гаремы формируются на небольших и менее кормных территориях, в общем непривлекательных для самок. Репродуктивный успех самок связан обратной корреляцией с их числом в полигинической ячейке (Lenington, 1980).

Ленингтон приходит к заключению о несомненной инадаптивности поведения самок в условиях выбора мест гнездования (там же: 357). Дело в том, что в крупных гаремах имеет место снижение репродуктивного успеха самок из-за повышенной частоты антагонистических взаимодействий между ними (Caccamise, 1976), голодания птенцов и их повышенной гибели от хищников, наиболее активных в густых зарослях растительности. Те же результаты получены в другом исследовании, где качество разных параметров территории оценивали с применением методов балльного шкалирования (Weatherhead, Robertson, 1977).

---

[19] М. Милкс и Дж. Пичмен считают, например, что, поскольку гнезда краснокрылого трупиала часто разоряют болотные крапивники *Cistothorus palustris*, самкам первого вида следует при выборе мест гнездования избегать близости хорошо заметных гнезд крапивника и даже следить за тем, не поют ли те в пределах слышимости (Milks, Pichman, 1994).

Качества самца, которые могли бы определять предпочтение самок к тому или другому из потенциальных половых партнеров. В принципе, сюда позволительно было бы отнести любые признаки фенотипа самца, которые теоретически поддаются оценке самок, а также все особенности поведения обладателей территорий, с той же оговоркой. Вопрос состоит в том, какие из этих качеств могут восприниматься самкой «на глаз» и, кроме того, поддаваться сравнительной оценке перед лицом гипотетического выбора между десятками самцов данной колонии. В литературе прослеживается тенденция придавать то или иное значение признакам, определяющим выбор самок, задним числом. Считают, что если на репродуктивный успех самки положительно влияют принадлежность самца к старшей возрастной группе, связанная с этим бóльшая его опытность, активность в защите гнезда от хищников и готовность принимать участие в выкармливании птенцов, то именно ориентируясь на эти качества самка должна осуществлять свой выбор.

Однако интуиция здравомыслящего биолога подсказывает, что эти подспудные предположения ошибочны. Едва ли самка в состоянии распознать различия в длине (масштабом в несколько миллиметров) крыла или цевки у разных самцов и определить на этом основании, кто из них старше и опытнее. Не исключено, что самкам импонируют самцы, обладающие более широкими красными «эполетами». Но едва ли, опираясь на этот признак, самка может, как полагают Х. Эккерт и П. Везерхед, сделать вывод, что именно такие самцы будут наиболее активными защитниками гнезда (Eckert, Weatherhead, 1987*б*).

Как пишут В. Сирси и К. Яшикава, «Кажется нереалистичным предполагать, что в преддверии гнездования самка краснокрылого трупиала при оценке параметров места для устройства гнезда может предсказать свой будущий репродуктивный успех столь же точно, как исследователи “предсказывают” его по результатам гнездования» (Searcy, Yasukawa, 1981: 346). Та же мысль звучит в другой работе: «Принимая во внимание, что конкурентоспособность самцов не в полной мере коррелирует с качеством территории, еще менее правдоподобно, что с качеством территории будут коррелировать отцовские способности самцов» (Eckert, Weatherhead, 1987*а*: 374).

Статья М. Милкса и Дж. Пичмена называется: «Каким признакам (cues), определяющим выбор самками партнеров у краснокрылого трупиала мог бы способствовать отбор[20]?». Авторы идут по тому самому пути, о котором речь шла только что, то есть по способу оценки важности того или иного признака самцов в данном контексте по конечному результату репродуктивного успеха особей. На огромном материале, собранном за три года (по 17 признакам были оценены минимум 103 и максимум 224 самца), был сделан вывод, что только четыре показателя могут, в принципе, надежно предсказывать самкам оптимальный вариант выбора. Это 1) расстояние до ближайшего гнезда болотного крапивника, 2) расстояние до ближайшего гнезда, принадлежащего конспецифичной паре, 3) высота растения, на котором выстроено гнездо и 4) величина усилий самца по охране гнезда (Milks, Pichman, 1994).

Нетрудно видеть, что только последний показатель имеет отношение к качеству самца, но он полностью непредсказуем в момент выбора самкой полового партнера. Более того, по утверждению других исследователей, не найдено свидетельств того, что уровень агрессивности самцов влияет на выбор самками половых партнеров, и что характер брачного поведения самцов может служить предсказанием его способности

[20] Авторы не уточняют, идет ли речь о половом или естественном отборе. Первое понятие в статье не упоминается.

защищать гнездо (Yasukawa, 1981; Yasukawa et al., 1987). В последней работе сказано также, что самки не отдают предпочтения самцам с интенсивной манерой ухаживания.

В программной работе В. Сирси относительно поведения самок при адекватном выборе ими полового партнера сказано, что на этот выбор «не должна влиять оценка самкой *будущих* усилий самца по защите гнезда... и оценка ею *будущего* вклада самца в кормление птенцов» (Searcy, 1979*a*: 99; курсив мой — *Е.П.*). Автор обосновывает эти положения тем, что, во-первых, «защита гнезда самцом оказывает, как представляется, слабое влияние в предотвращении хищничества и гнездового паразитизма[21]» и, во-вторых, что «родительский вклад самцов невелик, а оценки со стороны самки должны быть неточными» (там же). На мой взгляд, эти объяснения несостоятельны, а суть адекватных объяснений состоит в том, что самкам не дано заглядывать в будущее.

Пожалуй, единственное, на что могли бы ориентироваться самки, «сравнивая» самцов — это их песенное поведение, характеристики которого можно, в принципе, оценить одновременно, находясь в данной точке пространства. К. Яшикава с соавторами поставили своей задачей оценить связь между 1) объемом песенного репертуара разных самцов (от двух до восьми типов песен), 2) датами первых гнезд, выстроенных на их территориях и 3) окончательными размерами их гаремов. Корреляции между переменными 1 и 2, а также 1 и 3 оказались недостоверными в выборке самцов, которые впервые участвовали в размножении («неопытные», $n = 28$). Тот же результат получен для выборки из 11 самцов, гнездившихся второй год. Достоверные корреляции удалось выявить, когда в последнюю выборку включили еще 10 самцов, гнездившихся более двух лет ($p<0.05$ и $p<0.01$; Yasukawal et al., 1980). Для меня эти доказательства идеи, согласно которой самка может по характеру пения самцов определять степень их опытности в делах секса и выращивания потомства, выглядят не слишком убедительно.

Проблема «генетического качества» самцов. По словам В. Сирси, «Генетическое качество самцов может влиять на выбор самок, но важность этого фактора не известна, поскольку мы не знаем,... насколько аккуратно могут оценивать его самки. Эмпирические данные говорят о том, что качество территории оказывает большее влияние на выбор самки, нежели генетическое качество самцов» (Searcy, 1979*a*: 96). Понятно, что репродуктивный успех самцов прямо зависит от их привлекательности для самок и, соответственно, от величины их гаремов. По поводу факторов, определяющих успех самцов, тот же автор заявляет: «Получены лишь слабые свидетельства в пользу того, что крупные размеры самцов, их индивидуальный опыт, хорошее физиологическое состояние и способность отдавать много времени охране территории способствуют успеху самцов у самок в конкретные годы» (Searcy, 1979*b*: 353).

Некоторую определенность в досужие рассуждения о значении генетического качества самцов с точки зрения выбора их самками вносит исследование К. Дюфо и П. Везерхед. Они задались целью проверить на примере краснокрылого трупиала справедливость одного из постулатов доктрины полового отбора. Суть ее в том, что билатеральная симметрия характерна для особей, прошедших адекватное индивидуальное развитие, отличающихся высоким качеством организации и, таким образом, представляющих собой носителей качественных генотипов. Считается также, что самки должны отдавать предпочтение самцам именно с такими свойствами. Авторы изучали выборку из 67 свободноживущих трехлетних самцов на предмет анализа степени симметрии девяти их морфологических признаков и соотношения этих показателей с бо-

[21] Со стороны воловьей птицы *Molophrus ater*.

лее общими особенностями биографий и поведения этих самцов. Никакой связи между степенью симметрии и общим состоянием самцов обнаружить не удалось, как и влияния фактора симметрии/асимметрии на зараженность самцов эндо- и эктопаразитами. Анализ возвратов особей на места гнездования после двух зимовок не подтвердил предсказаний о большей жизнеспособности «симметричных» самцов по сравнению с «асимметричными». То же сказано в отношении поведения при защите гнезд и при выкармливании птенцов. Как пишут авторы, «Вместе взятые, эти результаты никак не согласуются с утверждением, что симметрия отражает высокое качество самцов. Это, в свою очередь говорит о том, что у краснокрылых трупиалов потенциал для выбора самок, основанный на этом аспекте морфологии, судя по всему, незначителен либо отсутствует вообще» (Dufour, Weatherhead, 1977).

Не удалось также подтвердить идею, согласно которой билатеральная симметрия есть следствие гетерозиготности особей и может служить показателем «хороших генов» (Brown, 1997). Сравнивали 32 самцов, полностью гомозиготных по семи полиморфным локусам, с 35 преимущественно гомозиготными по тем же маркерам. Первые оказались менее симметричными, чем вторые. Ни успех самцов в приобретении самок, ни общее их физическое состояние никак не были связаны с фактором гетерозиготности. Не оказывал он влияние ни на жизнеспособность, ни на социальный статус самцов, ни на степень их участия в заботе о потомстве. В общем, чисто умозрительная гипотеза о прямых функциональных зависимостях между гетерозиготностью, малой степенью флюктуирующей асимметрии и повышенной приспособленностью оказалась полностью опровергнутой (Weatherhead et al., 1999).

Гипотеза случайного размещения самок по территориям самцов. Исследование поведения самок в преддверии гнездования, проведенное на другом полигиническом виде из того же рода *Agelaius*, желтоголовом трупиале *A. icterocephalus* (см. рис. 7.4), показало, что они распределяются внутри колонии случайным образом. Здесь на репродуктивный успех самок не оказывают очевидного влияние ни характер занимаемых ими территорий, ни качества самцов, обладающих ими (Lightbody, Weatherhead, 1987). Эти авторы предположили, что тот же стохастический принцип, возможно, действует и в колониях краснокрылого трупиала. В свете всех тех неясностей, к которым приводят попытки связать репродуктивный успех самцов и самок у последнего вида, эта гипотеза начинает выглядеть наиболее правдоподобной (Lightbody, Weatherhead, 1988). Огромное количество исследований по краснокрылому трупиалу, из числа которых я в этом обзоре затронул лишь малую их часть, заставляет многих авторов придти к тривиальному, в общем, заключению, что влияния характеристик территорий и их обладателей на выбор самок неразделимы в принципе.

Все это серьезно подрывает саму основополагающую концепцию, суть которой в том, что самки непременно должны стремиться к оптимальному поиску. Вот что сказано по этому поводу в одной из статей по нашей теме. «Если критерии[22], которым самки следуют [в своих поисках], удовлетворяют их намерениям лишь эпизодически (intermittently) от сезона к сезону, ориентиры (cues), используемые ими при поисках полового партнера, будут способствовать их репродуктивному успеху только случайно. В ходе большей части сезонов гнездования успех таких самок будет тем же самым или даже более низким по сравнению с самками, спаривающимся случайным образом. Причина состоит в том, что особь может затрачивать время и энергию непроизводи-

[22] Чисто гипотетические — *Е.П.*

тельно — в поисках такой ситуации, которая не существует реально или из которой им едва ли удастся извлечь некие дополнительные преимущества» (Milks, Pichman, 1994: 1621). Примерно то же самое имеют в виду Дж. Лайтбоди и П. Везерхид, предлагая гипотезу случайного размещения самок в начале гнездового сезона (neutral-mate-choice hypothesis: Lightbody, Weatherhead, 1988).

В пользу этой позиции свидетельствует весьма широко практикуемые в популяциях краснокрылого трупиала внебрачные спаривания самцов и самок за пределами их территорий. В популяции штата Вашингтон от 18 до 43% самок спариваются таким образом в каждый репродуктивный сезон (Gray, 1997). С применением методов ДНК-дактилоскопии удалось показать, что репродуктивный успех некоторых самцов, вычисляемый по числу птенцов, выращенных на их территориях, существенно ниже реального, взятого с учетом их потомков от внебрачных копуляций. Оказалось, что стандартизированные компоненты дисперсии показателей реального годового репродуктивного успеха превышают показатели для наблюдаемого на 16%[23], и на 39%, если речь идет о репродуктивном успехе, высчитанном с теми же поправками для всей продолжительности жизни самцов. У некоторых самцов вклад в последующую генерацию за счет внебрачных спариваний составлял весьма значимую часть их репродуктивного успеха (Weatherhead, Boag, 1997).

Широкий промискуитет у полигинического краснокрылого трупиала *Agelaius phoeniceus* удалось выявить лишь путем экспериментальной вазэктомии самцов. Хотя сперма сохраняется в половых путях самок до 26 дней, одним этим фактом нельзя объяснить сравнительно высокий процент оплодотворенных яиц у самок из гаремов вазэктомированных самцов (Bray et al., 1975; Roberts, Kennelly, 1980).

Авторы этого исследования полагают, что столь высокая частота внебрачных копуляций расширяет сферу действия полового отбора и усиливает его (см. об этом в разделе 10.1). Мне же кажется, что полученные ими данные показывают всю неэффективность поисков исследователями неких универсальных закономерностей, якобы управляющих выбором самками каких-то «оптимальных вариантов» реализации их половых потенций. Оказывается, что за внешней видимостью возможности такого выбора кроются совершенно иные, подспудные процессы явно стохастического характера.

7.3. О гипотезе «вторичные половые признаки как индикатор генетического качества самцов»

Для полноты картины я рассмотрю результаты нескольких исследований, направленных на верификацию этой гипотезы. В одной из них сделана попытка доказать, что самки квакши *Hyla versicolor* выбирают в качестве половых партнеров самцов, ориентируясь на определенные особенности их вокализации. Действительно, при парном выборе в лабораторном эксперименте самки отдают предпочтения самцам, воспроизводящим посылки длительностью 1.41–1.75 сек (28–32 пульса в каждой), отвергая тех, у которых посылки короче (0.7–1.1 сек, 16–18 пульсов). Основываясь при этом на косвенных данных, Х. Герхард с коллегами полагают, что то же самое должно происходить в естественных условиях.

Они указывают, что в хоровых скоплениях этих лягушек самка не всегда сближается для спаривания с ближайшим к ней кричащим самцом. По результатам одиннадцати наблюдений таких случаев было три (27.3%), причем характер вокализации «дальнего» самца, к которому двигалась самка, установить не удалось (Gerhardt et al., 1996).

[23] Этот показатель варьирует из года в год.

А. Велш с соавторами решили выяснить, является ли длительность посылок признаком наследуемым, и если да, то отражает ли он «генетическое качество» самцов. Для этого был применен метод сопоставления характеристик полусибсов — потомков одной и той же самки, которую одновременно скрещивали с двумя самцами, из которых одному были свойственны длинные звуковые посылки, а другому — короткие (Welch et al., 1998).

Результаты сопоставления особенностей потомства от самцов с этими альтернативными характеристиками приведены в табл. 2 цитируемой работы. Сравнивали такие показатели головастиков, как темпы их развития при двух режимах обилия корма, выживаемость и скорость роста после метаморфоза. Приведены данные по двум разным годам, в один из которых последний показатель не рассматривали. В итоге таблица содержит 18 клеток, в десяти из которых показатели различий недостоверны, а еще в одной приближаются к нижнему порогу достоверности[24]. Впрочем, обращение авторов к методике многомерного дисперсионного анализа позволило им утверждать, что «длительность» вокальной посылки самцов может выступать в качестве надежного («честного» — honest) показателя их наследуемого генетического качества.

Тот же метод сравнения характеристик полусибсов был применен в исследовании на птицах, опять же с целью верификации гипотезы «хороших генов». Объектом послужила мухоловка белошейка *Ficedula albicollis* — вид, для которого характерны многочисленные внебрачные спаривания. Эту работу проводили в природе, оценивая методом генетической дактилоскопии отцовство птенцов в гнездах тех самок, которые спаривались как с собственным супругом, так и с самцами пришельцами (Sheldon et al., 1997).

Авторы убеждены в том, что надежным показателем *генетического качества* самца служит величина белого пятна на лбу. Оно увеличивается с возрастом, и у самцов старше года широко варьирует по величине (81.5 ± 16.34 мм^2; $n = 84$). Самцы с большим пятном чаще выходят победителями конфликтов из-за гнездовых убежищ. Считают, что они же с большей вероятностью могут выступать в роли внебрачных половых партнеров самок, и что те используют этот признак при выборе чужака во время адюльтера[25] (Gustafsson et al., 1995; Sheldon et al., 1997). На этих основаниях все эти исследователи без колебаний именуют белое лобное пятно самцов структурой, сформированной действием полового отбора (sexually selected trait). Как будет сказано ниже, величина пятна может варьировать по ходу жизни самца под влиянием разных обстоятельств (и не только с возрастом), но Л. Густафсон с соавторами утверждают, что в проявлении этого признака есть значительный наследственный компонент (significant narrow-sense heritability for this trait; цит. по: Sheldon et al., 1997: 297–298).

[24] В.А. Непомнящих так прокомментировал данные таблицы: «Когда какой-нибудь показатель, например, выживаемость, сравнивают несколько раз в разных группах (этих групп четыре для каждого показателя), то получается множественное сравнение, для которого надо вводить поправку: чем больше сравнений, тем больше вероятность того, что случайно выскочит якобы достоверный результат среди многих недостоверных. Для показателя «выживаемость головастиков» достоверный результат есть только в одной группе. Здесь можно применить поправку Бонферрони для множественных сравнений. Она заключается в том, что вероятность ошибки (p) надо умножить на число сравнений — в данном случае на четыре. В той клетке таблицы, где результат для показателя выглядит достоверным, не указано, какова вероятность ошибки этого показателя «выживаемость головастиков». Возможно, при умножении на 4, вероятность ошибки окажется больше порога в 0.05. То же самое касается показателя «рост после метаморфоза».

[25] Такие самцы неизменно имеют участок в радиусе 1–2 территорий вокруг той, где они соблазняют чужих самок (Sheldon et al., 1997).

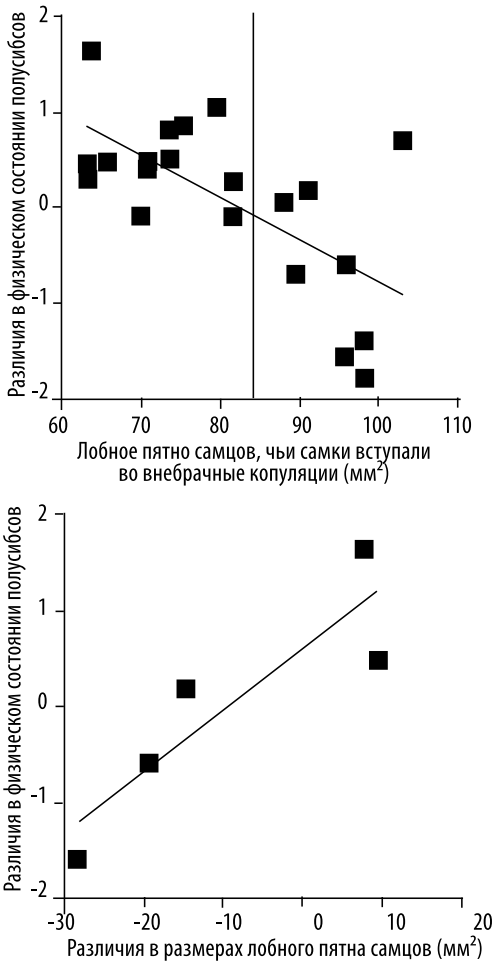


Рис. 7.10. Связь между размерами белого лобного пятна у самцов мухоловки белошейки и гипотетическим генетическим качеством их потомства. (*а*) Соотношение между этим фенотипическим признаком и различиями в физическом состоянии слетков-полусибсов в гнездах, где отцовство принадлежит разным самцам (по оси ординат отношение средних для потомков от внебрачных копуляций к средним для отпрысков самца-хозяина гнезда; $p = 0{,}0014$). (*б*) По оси ординат — то же, По оси абсцисс различия в размерах лобного пятна между самцом-хозяином гнезда и тем, кто осуществил внебрачные копуляции с его самкой ($p = 0{,}046$). Вертикальной линией в позиции *а* показана средняя площадь белого лобного пятна.
Из: Sheldon et al., 1997 с изменениями.

Б. Шелдон с коллегами рассматривали состояние птенцов в двадцати одном гнезде (всего 67 особей), где генетическая дактилоскопия выявила смешанное отцовство. Конституцию птенцов оценивали по индексу, построенному по соотношениям массы тела и общих размеров (по параметрам длины плюсны; детали см в: Merilä, 1996). Основные результаты исследования показаны на рис. 7.10. Подводя итог своей работе, авторы пишут: «Полученные данные показывают, что генетический выигрыш (benefits) от выбора самками полового партнера может быть предсказан [в данном случае] величиной вторичного полового признака самцов, что дает прямое подтверждение модели, утверждающей, что такие признаки играют роль индикатора в ходе полового отбора (indicator models of sexual selection)». Показательно, что ни о каких-либо других особенностях фенотипа поведения самцов в работе не упоминается.

В.А. Непомнящих дал следующий комментарий относительно качества статистической обработки исходных данных. «Из таблицы 1 статьи видно, что на качества оперившихся полусибсов действительно влияет их происхождение от тех или иных самцов. Но, во-первых, это влияние мало по сравнению с другими факторами. Во-вто-

рых, сам по себе дисперсионный анализ не показывает, улучшаются или ухудшаются качества потомства в зависимости от размеров лобного пятна самцов (рис. 7.10*а*). Впрочем, такое улучшение видно на рис. 7.10*б*. Однако здесь есть две сомнительные вещи: прежде всего, хотя на рисунке линия регрессии вроде бы круто поднимается вверх, на самом деле эта регрессия хоть и достоверная, но слабая: коэффициент регрессии равен всего 0.063. Это означает, что если бы оси X и У были бы даны в одном и том же масштабе (т.е. если бы величины, равные единице, были представлены на обеих осях отрезками одинаковой длины), то зависимость была бы не особенно заметной. По-моему, на рисунке следовало бы показать, как выглядит зависимость не между абсолютными признаками, а относительными. Например, вместо разности средних показателей состояния птенцов можно было бы взять отношение этих средних, а вместо разности средних размеров лобных пятен — также их отношение. Тогда бы оси X и У были бы изображены в одном масштабе, и лучше было бы видно, насколько убедительно выглядит регрессия.

Кроме того, вся регрессия на рис. 7.10*б* построена всего по пяти измерениям. Учитывая, что зависимость пологая, то удаление или добавление одной точки могло бы очень сильно изменить наклон регрессии. Представим себе, что самая высокая точка на этом рисунке отсутствует, а ось X растянута, чтобы соответствовать масштабу оси У. Вряд ли тогда вообще была бы заметна какая-либо зависимость».

Хочу обратить внимание читателя на рис. 7.10*а.* Любопытно, что 8 (31%) из двадцати одного самца, чьи самки вступали во внебрачные копуляции, характеризовались лобным пятном с размерами *выше* средней его величины. Хотелось бы знать, располагали ли самцы-соблазнители пятном больших или меньших размеров, чем хозяева гнезд, но об этом в статье ничего не сказано. На мой взгляд, этот рисунок сильно подрывает уверенность в правдоподобии логической схемы происходящего, выстроенной авторами статьи со столь непоколебимой уверенностью в ее непогрешимости. В этой связи важно следующее замечание, касающегося другого вида птиц, индигового овсянкового кардинала *Passerina cyanea*: «Наши наблюдения за поведением птиц и генетические данные показали на большом материале, что один и тот же самец может быть одновременно “рогоносцем” и сам принимать участие во внебрачных копуляциях» (Payne , Westneat, 1988: 944).

В другом исследовании обширного коллектива авторов, занятых многолетним изучением биологии мухоловки белошейки на о. Готланд (Швеция), внимание сконцентрировано на вопросе о повышенной стоимости обладания крупным лобным пятном, выступающим, якобы, в качестве «честного сигнала». Как уже неоднократно было сказано (см. также раздел 10.2), в системе понятий доктрины полового отбора такой сигнал должен отличаться от всех прочих тем, что он более дорогостоящ для его отправителя. А. Густафссон с коллегами приводят аргументацию в пользу идеи, согласно которой самцы с лобным пятном больших размеров (особенно если они полигамы в данный сезон гнездования) испытывают большее репродуктивное напряжение по сравнению с теми, у которых этот признак выражен в меньшей степени. Этим они объясняют тот факт, достоверно установленный, что у самцов первой категории во время частичной линьки на африканских зимовках размеры лобного пятна уменьшаются, а у особей второй категории — увеличиваются (Fig. 1 в работе: Gustafsson et al., 1995).

Внимание авторов полностью поглощено стремлением доказать, что лобное пятно самцов мухоловки белошейки есть продукт полового отбора и «честный сигнал», посылаемый самцами самкам. К сожаления, оставлено за скобками какое-либо более широкое обсужде-

ние этого поистине удивительного явления. Ни слова не сказано о том, каковы могут быть реальные, *проксимальные* механизмы его реализации, и описаны ли какие-либо его аналоги у других видов птиц (например, у детальнейшим образом изученного близкого вида — мухоловки пеструшки, самцы которого также располагают подобным лобным пятном, правда, раздвоенным). Все силы брошены на попытку застолбить свое место в русле мейнстрима и дать новое сенсационное доказательство торжества доктрины полового отбора.

Еще одна попытка такого же рода была предпринята одновременно одним из наиболее последовательных сторонников этой доктрины, М. Петри. Ее задачей было показать, что самцы индийского павлина *Pavo cristatus* с максимально развитыми глазками на надхвостье должны иметь более качественное потомство по сравнению с теми, у которых такой орнамент более скромен. С этой целью из полувольной популяции этих птиц в парке Випснейд (Великобритания) были пойманы 8 самцов, у которых суммарная площадь глазков варьировала от 124 до 155 $см^2$. Они были помещены в отдельные вольеры и получили возможность спариваться с четырьмя самками не моложе двух лет с однотипными фенотипами, которых подсаживали к самцам случайным образом.

«Результат эксперимента, — пишет автор, — показал, что существует тенденция, в соответствии с которой потомки самцов с сильно развитым орнаментом растут лучше, причем эти их преимущества отражаются на вероятности различного последующего их выживания в условиях, приближенных к естественным. Эти данные дают поддержку идеи, согласно которой самки могут получать для своих отпрысков хорошие гены "жизнеспособности", когда спариваются с привлекательными самцами. Полученные материалы расширяют свидетельства того, что у видов, размножающихся на токах, самцы, предпочитаемые самками, имеют повышенные шансы на выживание» (Petrie, 1994: 599).

В статье ни слова не сказано о самой возможности каких-либо иных трактовок тех подспудных причин, которые могли быть реально ответственными за обнаруженную корреляцию. Она может быть обусловлена, в принципе, некими особенностями общей морфологической конституции самцов либо их возрастом. К сожалению, данные по морфометрии и возрастным показателям самцов в работе отсутствуют, что наводит на мысль о некоторой предвзятости сделанных выводов.

В. Вагнер с коллегами рассмотрели интересный вопрос о том, какие именно компоненты призывной песни самцов сверчка *Gryllus lineaticeps* служат наиболее значимыми стимулами для рецептивных самок в преддверии копуляции (Wagner et al., 2012). Песня звучит как монотонная последовательность звуковых посылок, состоящая из нескольких звуковых импульсов, каждый из которых генерируется однократным трением передних крыльев друг о друга. Изменчивость песни определяется темпом следования посылок (увеличение числа пульсов на единицу времени) и их длительностью (удлинение числа импульсов в каждой). В эксперименте как высокий темп пения (тип 1), так и увеличение длительности посылок (тип 2) повышают привлекательность самца для самок. В обоих случаях для достижения этого эффекта самец должен увеличивать количество движений крыльями. Эта моторика подвержена ограничениям разного рода, ресурсным (уровень обеспечения кормом) и биомеханическим. В любом случае, самец лишен возможности максимизировать оба параметра песни одновременно.

Как полагают авторы, копуляция самки с самцами, поющими песню одного либо другого типа, имеет для нее разные последствия. Цитирую буквально: «Получается, что предпочтения самок определяются тем, что они получают выигрыш в плодовитости (fecundity benefit), если копулируют с исполнителями песни типа 1, и выигрыш в

долголетии (longevity benefit) — при спаривании с самцами, поющими песню типа 2), хотя оба эти преимущества могут быть зависимыми от конкретных условий (environment-dependent)» (Wagner et al., 2012: 2900).

Основная идея статьи состоит в том, что в эволюции вокальной сигнализации самцов данного вида был выработан компромисс, оптимизирующий соотношение между двумя названными стилями пения. «Итоговый результат наших исследований[26] — пишут авторы, — дает строгие свидетельства существования фундаментального, широко распространенного [в популяциях этих сверчков] и эволюционно значимого компромисса (tradeoff) между двумя признаками самцов, которые используются самками при выборе половых партнеров. Этот компромисс, как мы полагаем, ограничивает способность самцов одновременно демонстрировать более чем один признак из числа привлекательных для самок. Мы обнаружили негативную корреляцию между темпом пения и длительностью посылок в линиях, состоящих из полных сиблингов. Это согласуется с идеей о генетической детерминации компромисса, о котором идет речь, хотя признаки могут совпадать в таких линиях в силу доминирования, эпистатического и материнского эффектов» (Wagner et al., 2012: 2902).

Впрочем, для темы этой и предыдущей глав более интересны следующие рассуждения авторов. «Компромиссы между признаками могут быть значимыми не только в аспекте эволюции сигнального поведения самцов, но также в плане эволюции половых предпочтений самок. Например, у *Gryllus lineaticeps* самцы с песней типа 1 предоставляют самкам семенную жидкость, которая увеличивает плодовитость самок, а семенная жидкость самцов с вторым вариантом пения повышает продолжительность жизни партнерши. Эти выгоды (direct benefits), предоставляемые самцами самкам, наиболее эффективны в условиях низкого обеспечения кормом, когда компромисс в использовании сигнальных средств выражен в максимальной степени. Самки могли бы, таким образом, быть вынуждены склоняться (to trade off) в разных условиях в пользу одного либо другого выигрыша. Это могло бы способствовать пластичности в их предпочтениях при выборе половых партнеров. Например, внешние условия могли бы способствовать выбору, при котором оба выигрыша повышают приспособленность самки, и если так, то она должна приспосабливать (adjust) свои предпочтения к каждому параметру песни в соответствии с сиюминутными обстоятельствами... Важная область дальнейших исследований состоит в том, чтобы выяснить, действительно ли компромисс между разными модусами поведения самцов порождает компромисс между выигрышами (benefits) в половом поведении самок» (Wagner et al., 2012: 2904).

Комментируя этот отрывок, можно сказать, что ко всему сказанному в нем трудно относиться всерьез. Совершенно очевидно, что авторы несколько преувеличивают прогностические возможности самок сверчка в момент принятия ими решений, с каким из самцов имеет смысл копулировать в данный момент. К сожалению, львиная доля публикуемых интерпретаций относительно *мотивов* поведения самок самых разных видов животных при выборе ими половых партнеров основывается как раз на чисто умозрительных построениях подобного рода, очевидным образом весьма далеких от реальности. Ярким примером может служить статья М. Дженионса и М. Петри, в которой обсуждается «генетический выигрыш» тех самок, которые в ходе одного сезона размножения спариваются с несколькими самцами (Jennions, Petrie, 2000).

[26] Ранее тем же коллективом авторов была опубликована целая серия статей на ту же и близкие к ней темы. Их библиографию можно найти в цитируемой работе.

Глава 8.

Стержень доктрины полового отбора: социальное расслоение самцов на токах и лежбищах

Идея полового отбора, чисто умозрительная в изложении Ч. Дарвина, получила позже видимость достоверности, будучи облачена в форму отвлеченных алгебраических построений Р. Фишера (см. 1.2). Одной из важных составляющих была тема их значимости операционального соотношения полов. Суть ее в том, что в случае значительного преобладания в популяции половозрелых особей какого-либо одного пола между ними обостряется конкуренция за доступ к индивидам другого. Дарвин был уверен в том, что такая конкуренция обычно происходит между самцами, что и движет эволюцию таких их качеств, как физическая сила, эффектный внешний облик и эффективность вооружения. Самкам же остается возможность выбирать в качестве половых партнеров «лучших» из них[1].

Позже Дж. Хаксли модернизировал и детализировал эти представления. По его словам, «... у видов, практикующих полигинию, изменчивость репродуктивного успеха самцов, вероятно, выше, чем у самок» (Huxley, 1938*a*). В акцентировании контраста между ролями самцов и самок в сфере воспроизведения потомства большую роль сыграл так называемый «принцип Бейтмана». Он гласит: «Энергетический вклад самки в воспроизведении потомства почти всегда выше по сравнению с тем, что предоставляет самец и, таким образом, у большинства видов самки оказываются лимитированным ресурсом, за который конкурируют особи другого пола» (Bateman, 1948)[2].

Эмпирическим обоснованием этого принципа служит то, что спермий несопоставимо меньше яйцеклетки. Поэтому самец может тратить свои гаметы «не задумываясь»,

---

[1] Как было сказано во Введении, теория полового отбора антропоморфична по самой своей сути. Дарвин представил в качестве «закона природы» свою интерпретацию поведения животных, которая была своего рода слепком социальных отношений и морали Викторианской эпохи, в которую жил он сам (Hubbard, 1990: 94).

[2] Принцип Бейтмана имеет настолько широкое хождение, что некоторые предлагали рассматривать его как фундаментальный закон. Сегодня количество источников в англоязычной литературе, в которых упоминается этот принцип, оценивается в Интернете цифрой 1 300 000. Между тем, как показано недавно, выводы из работы А. Бейтмана по генетике мух *Drosophila melanogaster* (Bateman, 1948), считающейся классикой биологии, были совершенно ошибочными. По словам П. Говати с соавторами, при попытке воспроизвести эксперименты Бейтмана они обнаружили, что его выводы, «которые для многих выглядели непоколебимой скалой, оказались зыбучим песком». При повторении этих экспериментов авторам не удалось найти никаких свидетельств в пользу действия полового отбора (Gowaty et al., 2012). О том же было сказано еще 24 годами ранее (Sutherland, 1985). Показательно, что выводы Бейтмана, постоянно цитируемые даже в наиболее поздних работах, были опровергнуты в трех независимых исследований (Roughgarden, Akşay, 2010: 2).

тогда как самке следует дорожить небольшим количеством своих энергетически ценных яйцеклеток. Отсюда следует якобы очевидный вывод: самка при выборе полового партнера следует быть более осмотрительной (choosy) по сравнению с самцом. Забегая вперед, скажу, что здесь перед нами яркий пример вульгарного редукционизма. События, реально существующие на низком, клеточном уровне организации системы (различия в размерах гамет у двуполых организмов) используются в качестве основы суждений о происходящем на высших уровнях, определяющем в данном случае социосексуальное поведение животных[3].

Следствия из принципа Бейтмана, которые определяют господствующие сегодня трактовки процесса взаимоотношений между полами. Различия между самцами и самками, о которых шла речь выше, приводят к так называемому «конфликту полов» (см. Введение). Самцы обычно увеличивают свою приспособленность (fitness), спариваясь со многими самками, тогда как те, в силу своей большей избирательности выигрывают от выбора наилучшего партнера. Это особенно свойственно самкам тех видов, которые придерживаются моногамии и характеризуются «высоким порогом» ответа на стимуляцию (stimulation threshold) со стороны самцов. Они, таким образом, более избирательны, чем самки видов, практикующих полиандрию. Самцы отдают предпочтение самкам с низким порогом реагирования, поскольку это позволяет им спариваться чаще и с небольшими энергетическими затратами.

Многое зависит от степени «верности» (fidelity) самок своим партнерам. Те самцы, которые уже имеют партнеров, выигрывают, имея дело с верными самками, тогда как холостые предпочитают тех, которые не склонны к этому качеству, поскольку самцы могут таким образом увеличить шансы спариваться чаще. Самки выигрывают в тех случаях, когда семенная жидкость самцов менее токсична, а предпочтения самцов прямо противоположны, поскольку усиление токсичности увеличивает их конкурентоспособность. Самцы выигрывают от высокой плодовитости самок, так как в этом случае отец будет иметь больше потомков. У многих видов самец выигрывает, если вклад самки в его потомков велик, поскольку это позволяет ему сохранить больше энергии и времени для спариваний с другими самками, вместо того, чтобы вкладывать все в выращивание своего потомства от единственной самки. С другой стороны, для самки слишком большой ее вклад в воспроизведение потомства будет разрушительным.

Прошу прощения у читателей за отнятое у них время, которое им пришлось потратить на чтение этих откровений. Трудно представить себе, что все это можно воспринимать всерьез. Но, как бы это ни показалось странным, именно таким образом основные итоги интересующего нас научного направления преподносит нам Wikipedia в статье «Конфликт между полами» — со ссылками на три статьи, опубликованные в последние годы в престижных биологических журналах (*Nature* в 1995 г., *Proceedings of Royal Society London* в 2005 г. и *Animal Behaviour* в 2010 г.).

Вот так выглядят «теоретические обобщения» самого высокого порядка в наши дни, когда идею полового отбора можно считать полностью овладевшей сознанием научного сообщества в зоологии.

Как «теория полового отбора» стала главным объяснительным принципом в зоологии. Серьезным стимулом к этому послужила статья двух орнитологов под названием «Эко-

[3] С рассмотрения явления анизогамии (контраста в размерах мужских и женских гамет) начинается глава 1 в книге М. Андерссона «Половой отбор» (Andersson, 1994: 4).

логия, половой отбор и эволюция систем спаривания» (Emlen, Oring, 1977). Первый ее автор на протяжении начального периода своей научной деятельности занимался почти исключительно миграционным поведением птиц. Этой теме посвящена большая часть из 32 его статей, вышедших в свет в период между 1963 и 1976 г. Его коллега к моменту написания статьи, о которой идет речь, опубликовал единственную работу, в которой была затронута тема систем спаривания у птиц на примере одного вида куликов — пятнистого песочника *Actitis maculaia* (Oring, Knudson, 1973). С таким багажом предшествующего опыта авторы подошли к формулированию общих закономерностей эволюции социальных систем в животном мире. Сегодня, спустя более 30 лет, эта статья остается одной из наиболее цитируемых в публикациях, где так или иначе затрагивается тема полового отбора. Одна из причин такого успеха работы С. Имлинга и Л. Оринга состоит в том, что она была опубликована в престижнейшем международном журнале *Science*.

Но главное, разумеется, состоит в том, что авторы оказались на этом почетном месте «в нужное время». Они хорошо усвоили чрезвычайно модные в середине 1970-х гг. теоретические установки таких лидеров недавно зародившейся социобиологии, как В. Гамильтон, Е. Уилсон и Р. Трайверс, и ни минуты не сомневались в том, что это и есть биологическая истина в последней инстанции, дающая исчерпывающие объяснения эволюции социального поведения и социальных систем у животных. Вот один из примеров терминологии, используемой в статье: «Эффект конкуренции в сфере *эгоистического поведения* может быть не полностью выражен у долгоживущих животных, существующих в составе небольших замкнутых групп. Причины этого могут быть следующими: 1) следствия *отбора родичей*, за счет которого *эгоистическое поведе*ние может снизить *итоговую приспособленность* активно действующей особи в результате производимого ею негативного влияния на ее близких родичей в составе группы; 2) взаимодействия на почве р*ецип*рокного *альтруизма*, в его понимании Р. Трайверсом (Trivers, 1971); 3) если общие преимущества жизни в группе существенно выше тех, которые дает *эгоистическое поведение*, не доходящее до такой степени, когда оно вынуждает подчиненных особей покинуть группу» (Emlen, Oring, 1977: 222, сноска 19; курсив мой — *Е.П.*). Перед нами типичный пример социобиологической схоластики, замешанной на подспудном антропоморфизме.

В эту модную в то время фразеологию авторы внедрили мотивы, связанные с принципом Бейтмана и якобы вытекающую из них с необходимостью идею полового отбора. Последняя в их изложении выглядит как непререкаемая данность, без какого-либо обоснования ее правдоподобности. Они пишут: «Мы попытались дать экологический каркас объяснений и предсказаний относительно строения систем спаривания у животных. Основная предпосылка состоит в том, что взаимоотношения между особями одного пола в сфере воспроизведения потомства конкурентны в своей основе. Ожидается, что особи того пола, который находится в меньшинстве, будут *максимизировать свою итоговую приспособленность*, пытаясь контролировать доступ [других] к половым партнерам противоположного пола. Степень такого контроля зависит от *потерь и выигрыша* при его осуществлении. Определяющими для этих потерь и выигрышей служат те или иные средовые факторы, в частности распределение ключевых ресурсов в пространстве, а также доступность рецептивных половых партнеров в данное время. Чем выше возможность особей монополизировать ресурсы или половых партнеров, тем выше ***интенсивность полового отбора***, а также средовой потенциал для развития полигинии» (Emlen, Oring, 1977: 222; курсив мой — *Е.П.*).

Когда я говорил, что эти авторы оказались в нужное время в нужном месте, я имел в виду еще одно обстоятельство. К середине 1970-х гг. зоологами было накоплено значительное количество данных по способам организации группировок самого различного характера, преимущественно у птиц и млекопитающих. Эти данные послужили к тому времени базой для ряда важных публикаций сравнительно этологического характера (обзор см. Панов, 1983*а*/2009). Используя эти материалы в качестве эмпирического обоснования построений, заимствованных из социобиологических концепций, авторы добились того, что их построения выглядели надежно обоснованными фактическим материалом. В этом плане неспециалист в данной области и сейчас сможет извлечь из их статьи немало интересных сведений. Однако приводимая там интерпретации реально наблюдаемых событий не выдержали испытания временем. Сегодня все, что связано с концепциями отбора родичей и итоговой приспособленности все чаще подвергается резкой критике как построения умозрительные и не давшие на протяжении почти полувека реальных успехов в объяснении эволюции биосоциальности. Эта критика исходит даже от наиболее авторитетных лидеров ранней социобиологии (см., напр., Nowak et al., 2010).

С моей точки зрения, линия объяснений, выстроенная С. Имлингом и Л. Орингом, представляет собой типичный пример синкретического[4] совмещения взглядов, выработанных в существенно разных сферах представлений биологического характера. Роднит их между собой лишь умозрительная интерпретация аксиом из сферы элементарных основ биологии (трактовка анизогамии как основы полового отбора) априорный характер постулатов социобиологии и доктрина полового отбора). Кроме того, все это прекрасно укладывается в адаптационистскую парадигму, господствующую в западной биологии. Но выглядит эта система взглядов убедительной лишь в том случае, если не вникать серьезно в *исходные предпосылки* того, на чем, собственно, эти взгляды основаны. Например, не обращать внимания на их вульгарно редукционистский и антропоморфический характер, о чем уже было упомянуто выше. Не сделав этого, будет нетрудно поверить в такое, например, утверждение одного из апологетов доктрины полового отбор, Дж. Борджия: «Когда вклад самцов в их потомство минимален, следует ожидать, что самки будут полом более избирательным» (Borgia, 1981: 74).

К сожалению, статья Имлинга и Оринга, вопреки всем ее перечисленным изъянам, продолжает и сегодня определять ход мыслей целой армии исследователей социального поведения животных. При этом не соблюдается, как и в работе названных авторов, важнейший методологический принцип. Суть его в неправомерности экстраполяций причинности событий, непосредственно наблюдаемых в данное время, в сферу объяснений того, как исследуемая система могла приобретать нынешние свойства в ходе своего развития. Вот что об этом писал классик лингвистики Ф. де Соссюр: «Совершенно очевидно, что в интересах всех вообще наук следовало бы более тщательно разграничивать те оси, по которым располагаются входящие в их компетенцию объекты. Всюду следовало бы различать ... 1) ось одновременности, касающуюся отношений между сосуществующими явлениями, *где исключено всякое вмешательство времени,* и 2) ось последовательности, на которой располагаются все явления первой оси со всеми их изменениями» (де Соссюр, [1916]1977: 113; курсив мой — *Е. П.*).

Как раз этого не сделано в статье, о которой идет речь. В ней половой отбор категорически провозглашен как единственный правдоподобный и неоспоримый механизм

[4] Синтез знаний может быть отрефлексирован на основе строгого научного подхода, или же он оказывается синкретичным, построенным на обыденном сознании и обыденном опыте.

становления всего необозримого разнообразия социальных систем в животном мире. «Наилучшее понимание причин полового отбора, пишут авторы, — это центральный пункт в развитии любой теории систем спаривания» (Emlen, Oring, 1977: 215). Столь же смело авторы пользуются понятием «интенсивность полового отбора»[5]. Вслед за Дарвином они утверждают, что «половой отбор относительно слаб в группах моногамных видов, но интенсивен там, где степень полигамии очень высока» (там же).

Итак, центральным в доктрине полового отбора оказывается вопрос о роли избирательности самок в отношении половых партнеров во всех тех системах, где отношения между полами обозначаются широким понятием «полигамия». Тема эта поистине необозримая, поэтому я постараюсь далее сосредоточиться в основном на анализе немногих принципиально важных исследований по данному вопросу.

8.1. Уточнение понятий

Говоря о полигамии, обычно имеют в виду три ее варианта. Это промискуитет, полигиния и полиандрия. Они часто, явно или неявно, рассматриваются в качестве неких дискретных сущностей, хотя в действительности имеются все варианты переходного и промежуточного характера.

Существует множество факторов, одни из которых (*предписывающие*) поощряют те или иные из возможных вариантов социо-сексуальных отношений, а другие (*запрещающие*) противодействуют их реализации. Различные комбинация этих факторов предопределяет, какой из типов отношений (из всего спектра, доступного виду) окажется реализованным данной популяцией в данных частных условиях. Вот ориентировочный перечень такого рода факторов:

1. Локальная плотность популяции. При прочих равных условиях повышение плотности должно стимулировать промискуитет или полигинию, тогда как умеренная или невысокая плотность усиливает тенденции к моногамии.

2. Локальные сдвиги в третичном или четвертичном соотношении полов в пользу самок способствуют полигинии или промискуитету, в пользу самцов — полиандрии.

3. Неравноценность качества или дефицит пригодных для размножения местообитаний может приводить или к повышению локальной плотности, или к сдвигам в четвертичном соотношении полов и в результате — к последствиям, описанным под пунктами 1 и 2.

4. Наружное оплодотворение благоприятствует промискуитету, хотя и необязательно связано с ним. Длительное сохранение спермы в семеприемниках самки, а также образование посткопуляционной пробки во влагалище противодействуют широкому промискуитету.

5. У видов с коротким эстральным (или менструальным) циклом, а также с рефлекторным типом овуляции создаются предпосылки для полиандрии и (или) промискуитета.

6. Высокий уровень агрессивности в отношениях как между самцами, так и между самками способствует моногамии. Взаимная агрессивность самок препятствует полигинии и поощряет полиандрию. Снижение агрессивности в обеих половых группах благоприятствует промискуитету.

7. Стремление половых партнеров к самоизоляции от прочих особей своего вида (жесткая территориальность, скрытное поведение в предкопуляционных ситуациях)

[5] О попытках измерить ее см. подробнее в главе 10.

способствует моногамии, тогда как пребывание в скоплениях конспецифических особей и (или) широковещательный характер предсовокупительных демонстраций создают предпосылки для полиандрии или промискуитета.

Этот перечень не претендует на полноту. Его полезность в том, что он рисует сложную сеть причинно-следственных отношений, конечным выражением которых и является та или иная репродуктивная стратегия.

Исходным типом половых отношений у раздельнополых организмов принято считать промискуитет (см. выше, пункт 4). Однако промискуитет в той или иной форме широко представлен на всех ступенях филогенетической лестницы, в том числе в сравнительно молодых таксонах (таких, например, как грызуны и высшие приматы). С другой стороны, в тех группах, для которых промискуитет на первый взгляд кажется наиболее естественной формой половых отношений (например, у необщественных насекомых), размах его часто ограничен действием тех или иных привходящих обстоятельств, перечисленных выше (обзор см. Панов, 1983*а*/2009: 143–149).

Следует подчеркнуть, что явления, которые традиционно принято именовать полигинией, в действительности чаще всего более соответствуют представлениям о промискуитета, который может быть ограничен в той или иной в большей или меньшей степени. Сюда относится, в частности, происходящее на так называемых токах. При этой системе отношений рецептивные самки посещают сборища готовых к размножению самцов, причем особь каждого пола может в разное время спариваться разными половыми партнерами.

Явления такого рода описаны для представителей самых разных подразделений животного мира: у насекомых (Southwood, 1957; Raw, 1975; см. ниже, раздел 8.2), рыб (раздел 8.3), бесхвостых амфибий (7.1), реже у хвостатых (Берман и др., 1983), птиц и млекопитающих. Более отдаленный аналог токов описан у морской игуаны *Amblyrhynchus cristatus* из класса рептилий (Wikelski et al., 1996, 2001). Вспышки демонстрационного поведения самцов, перемежающиеся периодами относительной инактивности, высоко синхронизованы даже в отсутствие самок. Демонстрации становятся более интенсивными при появлении на току самки или группы самок.

8.2. Агрегации типа токов у насекомых

Самцы гавайского вида дрозофилы *Drosophila conformis* поджидают самок на листве нижних ветвей изолировано стоящих деревьев *Pisonia umbellifera* на высоте около 2 м над землей. На концах веток этого дерева листья собраны в рыхлые пучки. Некоторые из них служат местом постоянного пребывания самцов. Каждый самец изо дня в день использует нижнюю поверхность какой-либо одной листовой пластинки в качестве своей территории. Предпочтение самцы отдают нижним листьям пучка, но если число самцов, облюбовавших такой пучок, велико, часть из них могут занимать и верхние листья. Группировку самцов, занимающую листья одного пучка, Т. Шелли называет «кластером». Расстояния между кластерами составляет обычно около полуметра. Все кластеры одного дерева в этой работе именуются током, который объединяет максимально до 40 самцов. Ток занимает площадь порядка 3–4 м^2. Деревьями, на которых локализованы тока, отстоят друг от друга примерно на 2.5 м (Shelly, 1989).

Самки, основная жизнедеятельность которых сосредоточена у поверхности земли, прилетают оттуда на ток поодиночке. Они явно предпочитают посещать более крупные кластеры, ограничивая свое пребывание здесь, как правило, лишь примерно 30% ниж-

них листьев. Крупные кластеры привлекают самок в 1.4–2.4 раз чаще, чем те, которые значительно уступают им по количеству самцов.

Чем больше самцов пребывает в данный момент в кластере, тем затруднительнее для прилетающей сюда самки участвовать в копуляции. Когда самцов в такой ситуации было 10, попытки самцов-соседей преследовать самку на чужой территории наблюдали примерно каждые 2 мин, а при численности самцов вдвое меньшей — каждые 15 мин. В крупных кластерах только 14% посещений их самками оканчиваются спариванием, а в небольших, менее привлекательных для самок этот показатель составляет 7%.

Автор статьи возражает против предположения, согласно которому предпочтения, отдаваемые самками крупным кластерам, определяется их возможностью сравнивать бóльшее число половых партнеров — с тем, чтобы выбрать из них наилучшего. Он пишет, что малые размеры самцов и трехмерная структура кластера делает маловероятной возможность самки оценить издали не только фенотипы присутствующих здесь самцов, но даже их количество. Отсутствие у самцов каких-либо средств дистантной сигнализации делают эту задачу столь же мало выполнимой прежде, чем самка окажется на какой-то конкретной территории. Таким образом, по мнению Шелли, тактика поведения рецептивной самки состоит в том, чтобы выбрать издалека крупный пучок листьев и сесть на его нижние листья.

Отталкиваясь от распространенного мнения, что самки склонны выбирать в качестве половых партнеров крупных самцов, Шелли сравнил размеры самцов в кластерах разной величины. Оказалось, что самцы, удерживающие территории на нижних листьях как в больших кластерах, так и в малых, не различались достоверно по длине крыльев. В один из периодов наблюдений самцы, занимающие нижние листья в малых кластерах, были достоверно крупнее тех, чьи территории располагались на верхних листьях в больших кластерах. Любопытно, что самцы этой второй категории имеют больше шансов контактировать с самками, чем крупные самцы, чьи территории располагаются на нижних листьях в малых кластерах.

Все это заставляет придти к выводу об отсутствии у данного вида активной избирательности самок в отношении качества самцов. Мы видим здесь близкую параллель с тем, что происходит в брачных агрегациях у бесхвостых амфибий (см. раздел 7.1).

При изучении двух видов равнокрылых стрекоз (*Calopteryx splendens*, *C. virgo*) , самцы которых формируют репродуктивные скопления типа токов, получен обширный материал, указывающий на отсутствие предпочтений самок в отношении фенотипов самцов. В момент готовности к копуляции самки ориентируются на характер водной растительности в пределах индивидуальных участков разных самцов, оценивая пригодность места для откладки яиц (см. раздел 6.2; Панов и др., 2010; Панов, Опаев, 2013)[6].

8.3. Тока у рыб

Самцы многих видов цихлидовых рыб образуют плотные репродуктивные агрегации, именуемые токами. Самцы строят кратеры из песка, подчас во много раз превышающие по величине размеры самой рыбки (до 3 м в диаметре). Эти структуры называют «шалашами», или «беседками» (bowers), по аналогии с постройками птиц шалашников (рис. 8.1). Самка, посетившая самца, после оплодотворения икры откладывает ее в кратер, но сразу же забирает в рот и уплывает. Развитие потомства идет в ротовой

[6] Токам уподобляют места концентрации самцов некоторых видов насекомых на открытых возвышенных участках и на вершинах деревьев (бабочки, осы и др.) — так называемый hilltoping (Alcock, 1987).

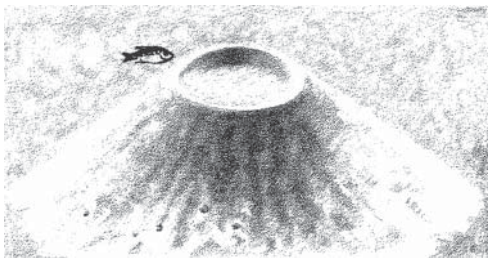


Рис. 8.1. Песчаный кратер самца *Cyrtocara eucinostomus*. Длина рыбы 10 см. Из: McKaye et al., 1990.

полости самки, без какого-либо дальнейшей помощи со стороны самца (см., например, McKaye et al., 1990). Показано, что самки отдают предпочтения тем самцам, территории которых расположены в центре тока (Dijkstra et al., 2008).

Мнения относительно причин неодинакового успеха разных самцов у самок тех видов, для которых характерны тока данного типа, прямо противоположны. Одни авторы считают, что происходящее бесспорно подтверждает «модель выбора самками наилучших» (например, самых больших) кратеров, то есть свидетельствует о *межполовом отборе* (Young et al., 2009). Другие убеждены, что все дело в конкуренции между самцами за доминантный статус на почве *внутриполового отбора* (Genner et al., 2008: 1395).

К числу видов, которым свойственен данный тип социальной организации, относят также цихлидовых рыб рода *Pundamilia*. Самцы видов *P. pundamilia* и *P. nyererei*, обитающих симбиотопично, концентрируются в тех участках песчаного дна водоема, где имеются выходы каменистой породы с отверстиями разного диаметра. Эти «норы» служат центрами индивидуальных территорий самцов, которые самки посещают во время нереста. Самцы этих двух близких видов резко различаются по окраске: у *P. nyererei* они ярко красные с желтыми боками, у *P. pundamilia* — голубые с металлическим блеском. Оказалось, что в контролируемом эксперименте самки первого вида склонны отдавать предпочтения самцам второго, если в распоряжении тех оказываются убежища с входом более широким, чем у нор конспецифических самцов (Dijkstra et al., 2008).

Некоторое сходство с токами можно видеть в традиционных местах нереста локальных популяций рыб, в частности, лососевых. Поскольку время нерестта жестко лимитировано, возникает острая конкуренция между особями одного пола из-за пространства, примером может служить поведение нерки *Oncorhynchus nerka* (подробнее см. выше, 6.5).

8.4. Истинные тока у птиц

Общая характеристика

У птиц можно выделить как минимум 8 разных вариантов облигатно промискуитетных отношений между полами, особенности которые определяются кардинальными биологическими характеристиками видов того или иного таксона. Понятно, что эти варианты должны существенно различаться в таких группах, как, скажем водоплавающие из семейства утиных и лесные колониально гнездящиеся воробьинообразные (ряд видов из семейства американских иволог Icteridae, о которых будет сказано ниже; обзор см. Панов, 1983*а*/2009: 146–149). Важно заметить, что во многих случаях сходные системы с преобладанием промискуитетных отношений между полами наблюдаются у нескольких видов одного и того же таксона (ранга рода или даже семейства), что указывает на важность филогенетической компоненты и эволюционной инерции в реализации подобного рода стратегий.

Именно к этой категории систем спаривания относятся такие, которые можно назвать истинными (плотными) токами. У птиц они описаны всего лишь в 5 из 27 отрядах и в 7–10 семействах из 141. Пространственно-демографическая структура такого тока достаточно единообразна у многих совершенно неродственных видов. Каждый самец во время пребывания на току придерживается собственной охраняемой территории с четко очерченными границами. Величина территории не является строгим видоспецифическим признаком: при прочих равных условиях она тем меньше, чем больше самцов на току, а ток собирает тем больше самцов, чем выше общая численность и плотность данной локальной популяции (Koivisto, Pircola, 1961; Kruijt et al., 1972; см. также Monfort-Braham, 1975). Число самцов на току обычно варьирует в следующих пределах: у тетеревов обыкновенного *Lyrurus tetiix* от 2–3 до 60 (в среднем в Финляндии 15.3 при разбросе от 7 до 23 — Höglund et al., 1990), острохвостого *Pediocetes phasianellus* и большого лугового *Tympanuchus cupido* от 7 до 40, у дупеля *Capella media* от 6 до 12.

Плотность размещения самцов на току может заметно разнится даже у родственных видов. Так, у трех видов американских тетеревов плотные тока свойственны шалфейному *Centrocercus urophasianus* и острохвостому *P. phasianellus* (размеры территорий 13–85 м^2 и 14–170 м^2, соответственно), а более разреженные — большому луговому *T. cupido* (163–1070 м^2). Кстати, сказать, последний случай иллюстрирует постепенность перехода от топологии истинного тока к так называемым разреженным аренам и, далее, к промискуитетным системам, при которых самцы рекламируют свое присутствие, оставаясь на пространственно изолированных друг от друга токовых площадках (рис. 8.2; об этом варианте социальной организации см. в разделах 9.4 и 9.5). У манакинов рода *Pipra* дистанции между самцами на току минимальны у *P. erythrocephala* (1–10 м) *P. aureola* (30–40 м) (Foster, 1983).

Размеры территорий в центре тока обычно минимальны и увеличиваются по направлению к его периферии. Этой закономерности не найдено у *T. cupido*, тока которого отличаются малой плотностью (Robel, 1966), а также у дупеля *Gallinago media*, где понятие «центр тока» вообще трудно применимо

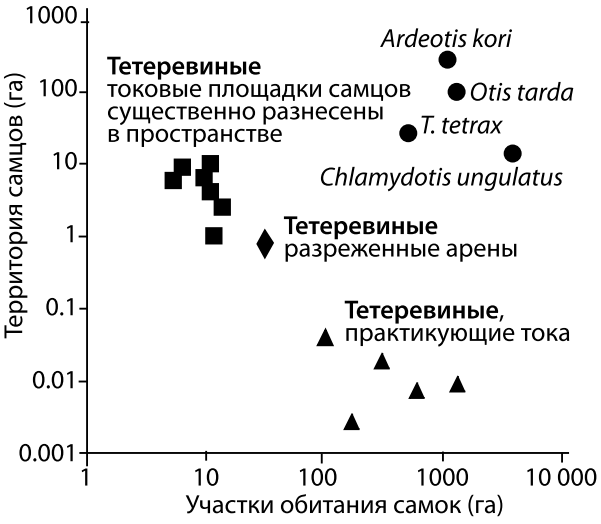


Рис. 8.2. Постепенность перехода от топологии истинного тока к разреженным аренам и, далее, к промискуитетным системам, при которых самцы рекламируют свое присутствие на токовых площадках, пространственно изолированных друг от друга. Последний вариант социо-сексуальных отношений характерен для большинства представителей подотряда дроф (Otides), объединяющего 25 видов. Показаны параметры пространственной организации популяций четырех видов дрофиных.
Из: Morales et al., 2001.

(Sæther et al., 2005). Собственники более крупных периферических территорий обычно держатся в той части своего участка, которая ближе к мелким центральным территориям, за счет чего в центре тока концентрация самцов максимальна (см. например, Kruijt et al., 1972).

Помимо центральных и периферических территорий, строго очерченных и устойчивых во времени, по окраине тока эпизодически образуются временные территории с изменчивыми границами. Эти территории, обычно не посещаемые самками, принадлежат самцам, которые пребывают на току эпизодически и могут переходить с одного тока на другой. Таковы самцы-первогодки у многих тетеревиных, самцы-сателлиты у турухтана *Philomachus pugnax*[2] и т.д. (Hogan-Warburg, 1966; van Rhijn, 1973; Wiley, 1974; Lemnell, 1978).

Территории на току в силу многих причин (в частности, из-за их ничтожно малых размеров) не используются как кормовые участки, и хозяева вынуждены периодически покидать их для поисков пищи. У ряда видов птиц самцы собираются на току лишь в определенные часы (обычно утром и вечером), и такое синхронизованное чередование периодов кормления и токования позволяет каждому самцу сохранять за собой свой индивидуальный участок. При более длительном отсутствии самца его территория может быть занята новым претендентом. Этой опасности наиболее подвержены обладатели центральных территорий, конкуренция за которые максимальна.

У тропических видов с отсутствием выраженной сезонности размножения (например, у манакинов) самцы более или менее постоянно пребывают на своих участках круглый год, за исключением периода линьки, когда временно оставленная самцом территория может быть ненадолго занята претендентом из молодых самцов. У видов со строго сезонным размножением самец может сохранить за собой прошлогоднюю территорию, либо заняв ее в начальный период репродукции (у перелетных птиц, таких, как турухтан *Philomachus pugnax*), либо систематически посещая ее в осенние и зимние месяцы (у оседлых видов, например у *Lyrurus tetrix* и *Pediocetes phasianellus*). У последнего вида центральные самцы реже, чем периферические, отсутствуют на своих участках в период размножения и более постоянно посещают их в другое время. Если приверженность периферического самца к своей территории столь же велика, то он имеет шансы с возрастом продвинуться с периферии тока в его центр, заняв при первой возможности вакантную центральную территорию (Kruijt et al., 1972; Moyles, Boag, 1981).

Длительное сохранение постоянного контингента самцов (или, по крайней мере, его основного ядра) на данном традиционном току способствует установлению определенных персональных связей. Между хозяевами соседних территорий нередко возникают устойчивые отношения доминирования-подчинения, за счет чего сводится до минимума число открытых конфликтов (Snow, 1962*а*). У ряда видов манакинов (из родов *Manacus*, *Pipra*, *Chiroxiphia*) для таких самцов-соседей характерны высоко синхронизированные демонстрации. Так, на токах вида *Chiroxiphia linearis* α-самцу, осуществляющему все копуляции, из года в год «ассистирует» в его демонстрациях β-самец, который спустя несколько лет наследует доминантный статус своего компаньона (McDonald, Potts, 1994). Кроме того, эти особи могут совместно покидать ток на время кормления и одновременно возвращаться на свои территории. Точно такое же явление обнаружено у тетерева *Lyrurus tetrix* (Snow, 1962*б*; Foster, 1977; De Vos**,** 1979; см. также Moyles, Boag, 1981).

Персонализация отношений между самцами способствует, вероятно, поддержанию устойчивой пространственной структуры тока, которая, в свою очередь, является важ-

ным фактором репродуктивного успеха отдельных самцов и всего дема, центром которого служит данный ток. У турухтана *Philomachus pugnax* в годы невысокой численности постоянный контингент самцов на току невелик, а регламентированные отношения между ними препятствуют присоединению новых претендентов. В этих условиях бродячие самцы-сателлиты подвергаются нападениям территориальных («независимых») самцов и редко добиваются успеха у самок на периферии тока. В годы высокой численности формируются новые, нетрадиционные тока с неустойчивой структурой, по окраинам которых сателлиты чаще копулируют с самками (Hogan-Warburg, 1966; van Rhijn, 1973). Нарушение пространственно-демографической структуры тока у большого лугового тетерева *Tympamichus cupido* путем экспериментального отстрела доминирующих самцов приводит к заметному снижению числа успешных копуляций (Ballard, Robel, 1974).

Помимо традиционных токов, существующих в одних и тех же местах по много лет (свыше 20 лет у манакина *Manacus manacus* — Lill, 1974), в их окрестностях могут возникать новые временные тока. Новый функционирующий ток может образоваться единовременно — за счет присоединения стаи самцов, не связанных постоянно с тем или иным традиционным током, к одиночному токующему самцу (у тетерева *Lyrurus tetrix* — Kruijt et al., 1972). Помимо новых и временных функционирующих токов, у ряда видов описаны юношеские тока, не посещаемые самками. Образование юношеских токов связано, вероятно, с тем, что самцы-первогодки, пытающиеся присоединиться к функционирующему току, подвергаются постоянным нападениям здешних самцов-резидентов. Тем не менее, первогодкам иногда удается занять территорию на функционирующем току, хотя и в более поздние сроки по сравнению с взрослыми самцами (Wiley, 1974, 1981). За счет этого репродуктивный успех первогодков ниже, чем у взрослых, хотя гонады тех и других продуцируют зрелую сперму (Водковский, 1978; см. также: Nitchuk, Evans, 1978).

Самки посещают ток поодиночке или группами. Для них наиболее привлекательна центральная часть тока, где концентрация самцов максимальна. Поскольку центральные территории принадлежат наиболее зрелым самцам (у тетерева *Lyrurus tetrix* их возраст не менее трех и не более пяти лет), последние и осуществляют максимум копуляций — до 85–90% (Kruijt, Hogan, 1967; Kruijt et al., 1972; Водковский, 1978). У большого лугового тетерева *Tympanuchus cupido* единственный самец лидер участвует в 68–75% всех спариваний на данном току, и всего лишь 11% самцов ответственны за 92% копуляций (Robel, 1966, 1967). Аналогичная картина наблюдается у других видов тетеревиных (обзор см. Wiley, 1974). Одна и та же самка может в разное время спариваться на разных токах (Kruijt et al., 1972; Lill, 1974).

Принято считать, что высокий репродуктивный успех центральных самцов обязан их высокой агрессивности (Ballard, Robel, 1974), что в некоторых случаях удается подтвердить эмпирическими данными (Lill, 1974). Однако такая закономерность не обнаружена в других исследованиях (см. напр., van Rhijn, 1973), а при изучении тетерева *Lyrurus tetrix* удалось показать, что высокая агрессивность самца может оказывать отрицательное влияние на его репродуктивный успех: такой самец тратит больше времени на конфликты с соседями и меньше — на взаимодействия с самками. Кроме того, центральные самцы ничуть не агрессивнее периферических, когда они взаимодействуют с другими самцами за пределами тока (Kruijt et al., 1972).

В этой связи важно подчеркнуть, что поведение самцов на току обычно содержит в себе немного элементов открытой агрессивности. Многими авторами подчеркивалось, что моторные и акустические демонстрации самцов-резидентов высоко ритуализированы и лишь в редких случаях приводят к настоящим дракам. По мнению Д. Сноу (Snow, 1962a), сама возможность существования тока обязана устойчивому балансу социабельности и умеренной агрессивности его постоянных членов.

О попытках понять причину дифференциального успеха самцов на токах

К числу видов, чье социо-сексуальное поведение изучено наиболее досконально, относятся тетеревиные семейства Tetraonidae. Можно сказать, что именно результаты исследований такого характера на этой группе послужили чуть ли не главным основанием для того, чтобы идея полового отбора из чисто умозрительной превратилась в гипотезу, достаточно правдоподобную на первый взгляд, хотя и непроверяемую в принципе. В этих работах было показано, что некоторые самцы из всех тех, которые находятся, в общем, в достаточно равных условиях, добиваются успеха у самок, несопоставимого по масштабам с тем, что приходится на долю других, пребывающих на току.

Тетерев: полевые исследования. Среди тетеревиных одним из модельных и наиболее полно изученных видов стал европейский тетерев *Lyrurus tetrix*[7], тока которого финские и шведские орнитологи начали интенсивно исследовать еще в середине 1960-х гг. Здесь, однако, как и при изучении токов американских видов тетеревиных, камнем преткновения для орнитологов оказалась невозможность понять, чем, собственно говоря, руководствуются самки, отдавая предпочтения лишь очень немногим из самцов, формирующих ток. Тот установленный факт, что в выигрыше оказываются самцы старших возрастных групп, мало способствует прояснению проблемы. Остается вопрос, действительно ли самки в состоянии распознавать возрастную принадлежность самцов и если да, то по каким их внешним признакам? В статье, опубликованной через 25 лет после старта пристального изучения проблемы, сказано: «Ни в одном случае не оказалось возможным сделать какие-либо определенные предсказания относительно того, какой из самцов окажется в роли наиболее успешного... Выбор такого самца самками может быть затруднительным для них и, таким образом, связанным с определенной повышенной стоимостью» (Höglund et al., 1990: 221).

Вопрос остался, по сути дела, открытым и через несколько лет после того, как группа исследователей попыталась прояснить его, сравнивая происходящее на типичном току, в пределах которого каждый самец строго придерживается своей территории, с событиями на таких токах, где четкие границы территорий отсутствуют (Hovi et al., 1996). Ситуация второго типа возникает в тех случаях, когда весна поздняя, и тетерева-самцы вынуждены собираться на ток на льду, где отсутствуют внешние ориентиры, к которым можно было бы привязать границы индивидуальных участков. В результате самцы перемещаются более или менее хаотически, широко интерферируя друг с другом (рис. 8.3*а*).

Материал относительно происходящего в таких условиях был собран на протяжении 5 лет путем наблюдений за 14 токами в центральной Финляндии. Среднее число самцов на этих токах составляло 4.9 ± 2.1. При сравнении этих данных с полученными на типичных токах, приуроченных к болотам, оказалось, что на льду немногие самцы получают еще большее преимущество по сравнению с другими, чем в стандартных

[7] Термин «ток (англ. lek)» ввел Эдварл Селоус, один из учеников Дарвина, изучавший поведение тетерева и турухтана (Selous, 1909–1910).

условиях. При численности самцов в диапазоне от пяти до десяти самки сближались почти со всеми на типичных токах (84%, в среднем 6.1 ± 1.9 самцов), тогда как на льду — только примерно с половиной из них (52%: 3.1 ± 1.8; различия достоверны), как это показано на рис. 8.3*б*. Соответственно, в первом случае, практически все самцы преуспели в копуляциях, хотя и в существенно разной степени, а во втором успех сопутствовал лишь немногим (рис. 8.2*в*). Сближение самки с самцом не обязательно заканчивалось копуляцией

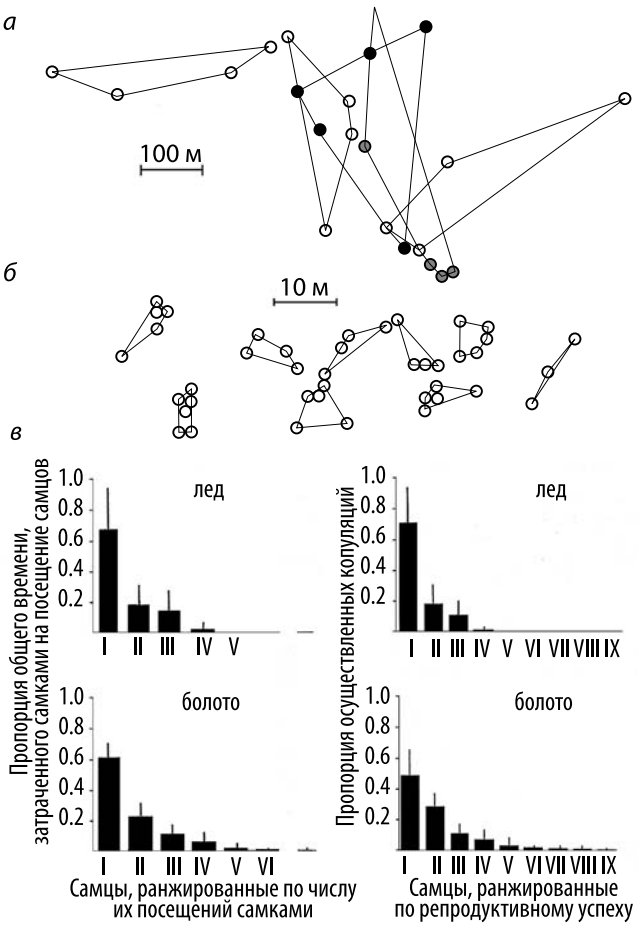


Рис. 8.3. Размеры и характер размещения индивидуальных участков самцов тетерева *Lyrurus tetrix* при токовании их на льду (*а*) и на болоте (*б*); *в* — сопоставление успеха самцов на типичных токах (болото) и в агрегациях той же численности (5–10 самцов), формирующихся на льду.
Из: Hovi et al., 1996.

Это последнее обстоятельство заставило авторов завершить свою статью следующим вопросом: «Если возможности самок проводить различия между самцами были понижены в случае небольших токов на льду, то почему они продолжали вести себя так, словно делают выбор [между потенциальными половыми партнерами]? Для самки в такой ситуации оптимальным вариантом было бы как можно быстрее посетить ток, быстро спариться с доминантным самцом и улететь, не тратя время попусту. Впрочем, потери (cost) от пребывания на току лишние 5 минут не должны быть слишком высокими» (Hovi et al., 1996: 576). Эта цитата говорит о том, что авторы движутся в порочном круге: ведь проблема состоит как раз в том, как самке удается опознать доминантного самца.

Важный момент в сказанном выше состоит в том, что, вопреки бытующим представлениям, вклад в последующие поколения вносят не только самцы-доминанты, но и другие, присутствующие на току. Что касается вопроса, почему лишь немногие из них оказываются в этом отношении существенно успешнее других, то на него попытались

взглянуть по новому Дж. Хоглунд с соавторами. В основу исследования положены наблюдения за мечеными особями на току, объединявшем ежегодно (на протяжении трех лет) от 13 до 19 самцов, и на двух других, локализованных на расстоянии от первого и друг от друга примерно в 2 км. На первом току были помечены все 38 самцов, всего же — 110 самцов и 70 самок, часть из которых была снабжена радиопередатчиками.

В ходе исследования удалось показать, что во время посещения тока группами самок (численностью от трех до 19) многие из них склонны спариваться поочередно с одними и теми же самцами. Это явление авторы называют, на мой взгляд, не вполне удачно, «копированием» самками поведения своих компаньонов по стае. Речь идет о том, что самка наблюдает за происходящим и при виде копуляции одной из своих товарок с тем или иным самцом, следует ее примеру. Или, другими словами, привлекательность самца прогрессивно, возрастает с каждым последующим его успехом у самок.

Авторы допускают возможность следующего сценария. Если первая самка при посещении тока действует наугад, то есть не ориентируется перед спариванием на фенотип или генотип самца, то он получает дополнительные шансы к дальнейшему успеху уже в самом начале сезона размножения. В таком случае копирование самками поведения себе подобных «...не имеет значения в терминах полового отбора» (Höglund et al., 1990: 229), как, добавлю от себя, и все вообще, происходящее на току. Однако такой вывод выглядит слишком радикальным для тех, кто убежден в том, что поведение птиц на токах не может быть объяснено, иначе как в рамках идеи полового отбора. Поэтому в резюме к статье сказано: «Копирование, вероятно, уменьшает временные затраты (costs) самок на выбор [полового партнера] в момент пребывания на току, а это ведет к повышению вероятности того, что каждая данная самка остановит свой выбор на *наиболее привлекательном самце*» (там же: 230; курсив мой — *Е.П.*).

Отстаивая идею важности алломиметического поведения самок для поиска ими половых партнеров, авторы ссылаются на исследования по ряду других видов птиц, размножающихся на токах, у которых самки посещают сборища самцов группами. Это шалфейный тетерев *C. urophasianus*, турухтан *Philomachus pugnax* и черно-белый манакин *Manacus manacus.* Тот факт, что явление свойственно видам, филогенетически столь удаленным друг от друга, делает высказанную гипотезу достаточно правдоподобной.

Однако наиболее важным, на мой взгляд, эмпирическим результатом рассмотренного выше исследования оказалось следующее наблюдение. В те дни, когда α-самец спаривался, по тем или иным причинам, не столь многократно, как в другое время, некоторые самцы более низких рангов имели успех у самок, сопоставимый с таковым у доминанта (рис. 8.4). Так или иначе, фактический материал, полученный в работе, дает основания серьезно задуматься над тем, действительно ли самки тетерева и других видов со сходными системами спаривания получают на токах «косвенный выигрыш», выбирая в качестве половых партнеров самцов с «хорошими генами».

Не находя ясного ответа на этот вопрос по результатам полевых наблюдений, авторы многолетних исследований выдвинули гипотезу, согласно которой самки едва ли могут оценивать качество самцов при мимолетных взаимодействиях с ними. Для адекватного сопоставления (more accurate assessment) между потенциальными половыми партнерами самке необходимо иметь информацию об исходах взаимодействий между самцами на длительных отрезках времени. По мнению этих исследователей, «местоположение территории самца есть единственный показатель, который при одномоментной оценке его самкой может надежно предсказать выбор, который ею будет сделан. Этот по-

казатель коррелирует с репродуктивными усилиями самца на току в прошлом и служит кумулятивным свидетельством его потенций на длительных временах, сопоставимых с продолжительностью жизни самцов (lifetime scale). Мы приходим к заключению, что самки могут использовать положение территории как сигнал, который дает информацию об активности (performance) самца на протяжении его жизни и позволяет судить о его потенциях (lekking effort) и долголетии. Самки могут, таким образом, справиться с проблемой изменчивости поведения самца во времени без необходимости испытывать затраты, связанные с повторными оценками выборок (sampling)» (Kokko et al.,1999).

На мой взгляд, рациональный момент этой модели состоит в мысли, отнюдь не новой, что самки выбирают самцов, ориентируясь на характеристики их территорий. Все прочее, касающееся способностей самок удерживать в памяти множество подробностей относительно биографий самцов, выглядит в высшей степени проблематичным, чтобы не сказать больше.

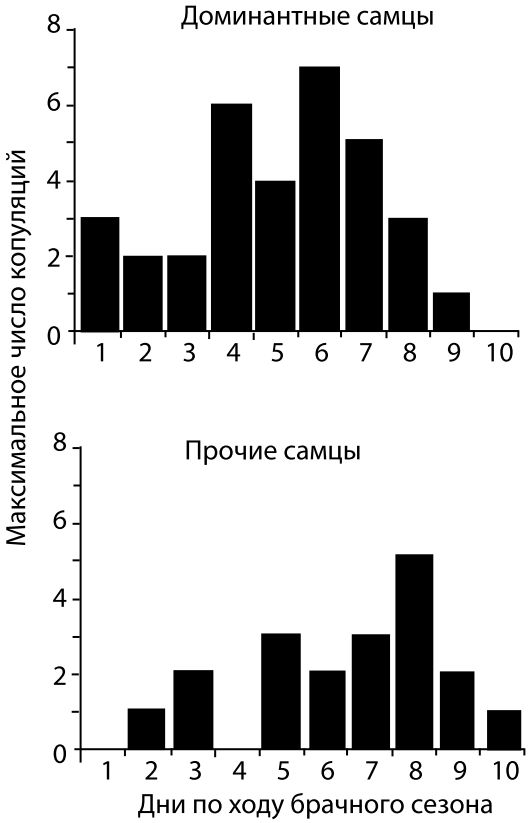


Рис. 8.4. Динамика репродуктивного успеха самцов тетерева (*Lyrurus tetrix*) разного иерархического статуса по ходу брачного сезона. Порядок дней отсчитывали от того, когда наблюдали первую копуляцию. Из: Höglund et al., 1990.

Тетерев: последующие попытки удержаться в рамках доктрины полового отбора при объяснениях сущности токов у этого вида. Не будет большим отступлением от истины, если сказать, что на основе непосредственных полевых наблюдений и последующей статистической обработки данных не удалось получить ясного ответа на вопрос, как же все-таки самки узнают в «центральном» α-самце носителя «хороших генов»[8]. Это заставило коллектив исследователей, занятых этой проблемой с начала 1990-х гг. (Alatalo et al., 1991) предпринять попытки спасения идеи полового отбора с применением совершенно иных методов.

Первый шаг в этом направлении состоял в следующем. Взяв данные наблюдений более чем десятилетней давности, исследователи задались целью узнать, не оказывало

[8] Последняя известная мне попытка этого коллектива прояснить проблему этими стандартными методами привела к следующему выводу «Результаты показали, таким образом, что успешные самцы отличаются (signified by) тем, что здоровы (healthy), активны и способны защищать большие территории в центре тока. Мы приходим к заключению, что половой отбор у тетерева наиболее вероятно опосредован как конкуренцией между самцами, так и предпочтениями самок» (Rintamaki et al., 2001: 99). Иными словами, с чего начали, к тому и пришли.

ли на поведение самцов то обстоятельство, что некоторые из них были окольцованы красными и оранжевыми кольцами. Исходили из предположения, что это могло влиять на успех самцов, поскольку в их облике бросаются в глаза красные «брови», «... которые, вероятно, развились на основе полового отбора» (Rintamäki et al., 2002: 1). Выяснилось, что кольца не влияли ни на агрессивное поведение конкурентов таких самцов, ни на успех окольцованных особей у самок. Но исследователи пошли дальше. С применением современной калориметрической техники они сравнивали параметры отражательной спектрометрии красных колец, оранжевых колец и «бровей» семи мертвых тетеревов. Регистрировали также реакции зрительного нерва этих птиц на свет с разной длиной волны. Был сделан вывод, что тетерева, в отличие от людей, должны делать различие между красными кольцами и красными бровями конспецификов, но эти последние образования неотличимы для них по цвету от оранжевых колец. Из всего этого сделан главный вывод, согласно которому «в будущих исследованиях избирательности самок и полового отбора следует фокусировать внимание на восприятии цвета животными, не полагаясь на оценку его людьми» (Rintamäki et al., 2002).

Следующим предметом изучения того же коллектива стала структурная окраска оперения тетеревов и ее связь с гормональным состоянием молодых и взрослых самцов. Не останавливаясь, за неимением места, на деталях этой работы, перечислю лишь главные выводы из нее в форме избранных цитат. 1). «Блеск оперения (plumage reflectance) в коротковолновой зоне спектра — это важный сигнал, выработанный у тетеревов в результате полового отбора». 2). «Половые орнаменты есть результат отбора на поведение в стрессовых ситуациях и являются надежным показателем устойчивости к ним самцов». 3). «Орнаменты структурного типа могут быть индикатором генетического качества самца». 4). А если так, то «...выбор половых партнеров самками может способствовать поступательной эволюции *честной сигнализации* со стороны самцов». 5). Исследование «...выявило неизвестные ранее возможности в изучении полового отбора» (Siitari et al., 2007; курсив мой — *Е.П.*).

Не исключаю, что кому-то может показаться, будто здесь перед нами, и в самом деле, некое новое, перспективное направление в изучении того, что именуется половым отбором. Мне же кажется, что это неплохой способ занять молодого нового члена коллектива, полного юношеским задором, при нежелании руководителей расстаться с привычным объектом. Особенно, если об объекте достаточно наслышаны чиновники от науки, а также широкая публика, одураченная «научно-популярными» книжками и средствами массовой информации. Но тут тебе и новые гранты, и темы для новых диссертаций. Скорее всего, перед нами очередной пример прогрессивно углубляемого количественного изучения *виртуальной реальности* с упором на приоритет «современных» методов над всем прочим. Или, проще говоря, здесь можно видеть торжество того способа работы над материалом, который Т. Кун называл «изготовлением поделок».

Один из вариантов промискуитета у птиц, отдаленно сопоставимый с истинными токами

Своеобразный тип отношений между полами характерен для ряда видов американских иволог Icteridae (вороньи дрозды *Quiscalus*, кассики *Cacicus*, оропендолы родов *Gymnostinops*, *Zarhynchus*, *Ostinops*, *Psarocolius*, *Ocyalus*[9]). Кассики и оропендолы — это птицы величиной со скворца, окрашенные в контрастные сочетания черного, желтого

[9] О таксономической структуре клады, включающей в себя оропендол и кассиков см.: Price, Lanyon, 2002.

и оранжевого цветов. Самки мельче самцов и имеют немногим более тусклую окраску. Гнездятся кассики в лесах Центральной и Южной Америки. Висячие закрытые гнезда, которые строят только самки, располагаются у многих видов почти вплотную друг к другу (рис. 8.5).

Самцы держатся по периферии гнездового дерева или на соседних деревьях, не охраняя индивидуальных территорий. У некоторых видов (например, у *Psarocolius montezuma*) самец в момент токования около той или иной группы гнезд нетерпим к присутствию соперников. У других видов, в частности, у *Cacicus cela*, несколько самцов могут демонстрировать, находясь довольно близко друг от друга. Закончив постройку гнезда, самка на время покидает колонию и спаривается за ее пределами. В период гнездостроения самки лишь немного многочисленнее самцов (1.5 : 1). Когда самки приступают к инкубации, большая часть самцов эмигрируют, и тогда первые заметно преобладают в колонии, в соотношении к самцам 20:1 (Drury, 1962; Howell, 1964; Feekes, 1981; Webster, Robinson, 1999).

Рис. 8.5. Внешний вид ороп едолы *Psarocolius montezuma* и фрагмент гнездовой колонии.

У большого вороньего дрозда *Quiscalus major* самки формируют колонии, выстраивая от двух до 90 и более гнезд на расстоянии не более чем 12.5 м одно от другого. Самцы, не принимающие никакого участия в заботе о потомстве, как и в охране колонии от хищников (Post, 1998), подразделяются на две категории. Часть из них держатся в колонии и по ее окраинам, выстраиваясь в иерархическую систему ранжирования по возрастному признаку. Другие пытаются спариваться с самками колонии за пределами агрегации, куда те летают на поиски корма. Среди самцов первой категории α-индивид проводит в колонии максимальное количество времени и препятствует всем прочим самцам копулировать с самками. Прочие самцы более низких рангов ухаживают за самками, добиваясь их благосклонности, в радиусе около 150 м от колонии или же в ее пределах, когда α-самец здесь отсутствует.

В результате, α-самец осуществляет более 70% всех копуляций. Но, как показали данные ДНК дактилоскопии, он оказывается отцом только менее чем 40% птенцов в колонии. Это говорит о том, что самка входит в половые контакты не только с самцами низких рангов, держащимися в колонии, но и с теми, которые принадлежат ко второй категории и добиваются успеха вдали от нее. Оказалось, что по крайней мере у поло-

вины самок потомство получено от их спаривания более чем с одним самцом (Poston et al.,. 1999).

Аналогичная картина обнаружена при сравнении количества копуляций, осуществленных α-самцом в колонии *Psarocolius montezuma*. На протяжении трех сезонов гнездования такой самец осуществлял 90–100% всех копуляций, много больше, чем β-самец и все прочие. ДНК дактилоскопии показала, однако, что в четырех обследованных колониях отцовство только семи птенцов из 21 принадлежало α-самцам, четырех — β-самцам, а десяти других — самцам, не принадлежавших к контингентам колоний. Иными словами, по словам автора работы, комбинированный эффект осеменения самок «низкоранговыми» самцами существенно превосходил тот, который проистекал из монополизации самок колонии доминирующим в ней α-самцом (Webster, 1995).

Рассмотренные системы иллюстрируют факт широкой распространенности промискуитетных отношений между полами даже там, где на первый взгляд имеет место монополизация группы самок «высококачественным» самцом. Наблюдаемое в колониях вороньих дроздов и кассиков заставляет еще раз усомниться в высокой избирательности самок в отношении потенциальных половых партнеров.

Эти системы интересны еще в одном важном аспекте. Они представляю собой как бы крайний полюс континуума социальных организаций, связанный постепенными переходами к полигинии, наблюдаемой, например, у колониального краснокрылого трупиала (см. 7.2.1: Виды с устойчивой склонностью к полигинии и, далее, к системам классической территориальной моногамии). В одном шаге в направлении от промискуитетных, по сути дела, колоний вороньих дроздов и кассиков, к колониям краснокрылого трупиала стоят плотные колонии шафранного кассика *Xanthopsar flavus*, для которого предполагается моногамия на том лишь основании, что птенцов кормят не только самки, но и самцы. Строит гнездо и насиживает только самка. Половой диморфизм выражен в гораздо меньшей степени, чем у всех упомянутых выше видов семейства Icteridae. Эти птицы гнездятся колониями численностью от 3 до 40 «пар» при расстоянии между гнездами 3–18 м. Плотность поселения может составлять 56 гнезд на гектар. Истинные взаимоотношения между особями разных полов остаются неисследованными (Fraga, 2005)[10]. Можно было бы привести ряд других аналогичных примеров (см., например, Wiley, Wiley, 1980; Almeida, Macedo, 2001).

8.5. Тока у млекопитающих

В этом классе позвоночных промискуитет является господствующей формой половых отношений, хотя и принимает самые различные формы. Основные предпосылки — это высокий сексуальный потенциал самцов и многократность копуляций самки в период эструса. В эксперименте показано, что самец альпаки *Lama guanicoe* может за три месяца, копулируя раз в три дня, покрыть более чем по одному разу 75 самок, из которых около 86% оказываются беременными (Fernandez-Baca et al., 1972). У рыжих полевок *Clethrionomys glareolus* в эксперименте беременность наступает быстрее при спаривании самки поочередно с несколькими самцами, чем при копуляции только с одним самцом (Clarke, Clulow, 1973).У серой крысы *Rattus norvegicus* множественность копуляций — необходимое условие осеменения (Adler, 1979).

Спаривание самки за один период течки с несколькими самцами документировано у видов с самыми разными типами социальной организации (в том числе, с системой

[10] Подробнее на тему эволюции социальных систем в семействе Icteridae см. Orians, 1985.

токов), относящихся к отрядам хищных (Craighead et al., 1969; Bertram, 1975 *а*, *б*; Herrero, Hamer, 1977), ластоногих (Bartolomew, 1952; Stirling, 1971), парнокопытных (Estes, 1967; Pienaar, 1969; Jewell, 1972; David, 1975), грызунов (Müller-Using, 1956; Clarke, Clulow, 1973; Hanken, Sherman, 1981), рукокрылых (Bradbury, 1977; Thomas et al., 1979) и приматов, что особенно характерно для таких человекообразных обезьян, как горилла, шимпанзе и бонобо (Панов, 2012*б*: глава 9).

У млекопитающих тока обнаружены всего лишь у нескольких видов из отрядов рукокрылых Chiroptera и парнокопытных Perrisodactyla (т.е. в 2 отрядах из 17). Я рассмотрю происходящее на токах некоторых видов антилоп и оленей с упором на вопрос о поведение самок при поисках ими половых партнеров.

Пожалуй, наиболее полные сведения имеются по организации токов у болотного козла *Adenota kob thomasi*, изучение которых началось около полувека назад. Традиционный ток, существующий на протяжении многих последовательных десятилетий, организован как мозаика 30–40 территорий диаметром 10–20 м (до 30 м). Число самцов-претендентов на эти территории много больше: до 460–660. В результате конкуренции и за счет истощения сексуальных потенций самцов происходит постоянная смена хозяев территорий. Наиболее привлекательные участки переходят от одного самца к другому примерно раз в 10 дней на протяжении всего года. Самцы, покидающие ток, остаются в его ближайших окрестностях, а в дальнейшем могут вновь оспаривать и приобретать право на индивидуальный участок. Помимо таких традиционных токов в ареале данной локальной популяции могут возникать новые тока, как правило, временные. Срок их существования составляет 1–3 года (Leuthold, 1966; Buechner, Roth, 1974; Floody, Arnold, 1975).

Традиционное место тока этой антилопы, обитающей в саваннах Экваториальной Африки, бросилось бы в глаза даже и при отсутствии здесь самцов. В заповеднике Торро (западная Уганда) среди травянистой всхолмленной равнины резко выделяются мозаики из нескольких десятков округлых площадок, лишенных какой-либо растительности, плотно утрамбованных копытами и пропитанных запахом мочи и кала. Вытоптанные площадки — это территории самцов, сохраняющие свою конфигурацию по много лет. Они отделены друг от друга узкими лентами высокой травы, обозначающими нейтральные зоны вдоль границ соседствующих друг с другом участков[11]. В брачный период группы самок бывают привлечены сюда взаимными угрожающими демонстрации самцов, их хоровым свистом и концентрированным запахом испражнений. На току концентрируются не все самцы данной популяции. Часть из них занимают более обширные территории (диаметром 100–200 м) за пределами тока. Но их репродуктивный успех оказывается низким, тогда как самцы, собравшиеся на току, оплодотворяют практически 100% самок данной микропопуляции (Buechner, 1974; Buechner, Roth, 1974).

Неравноценен также успех у самок тех самцов, которые формируют ток. Как и на тетеревином току, преимущество здесь получают те самцы, которые в данный момент удерживают центральные территории. Но их успех связан не в меньшей, если не в большей степени с их индивидуальными качествами, сколько с особенностями индивидуальных участков, удерживаемых каждым на протяжении всего лишь нескольких дней. Как пишут Белмфорд с соавторами, «...успех самцов был тесно связан с непрехо-

[11] Несколько иначе организованы тока того же вида в юго-западной Уганде (заповедник Рувензори). См. Floody, Arnold, 1975.

дящей (historical) популярности у самок определенных территорий, так что конкретная самка оказывала предпочтение именно такой территории, вне зависимости о того, кто был ее хозяином в данный момент» (Balmford et al., 1993: 112). Самки стремятся к центру тока, и чем больше их оказывается в пределах данной центральной территории, тем более привлекательной та становится для других самок, прибывающих сюда. Авторы называют это явление «копированием» самок поведения друг друга (напомню, что аналогичная картина выявлена на токах тетерева).

К числу тех особенностей территорий, которые существенны при выборе их самками, относится степень растительного покрытия. Чем выше травянистый покров и обширнее площадь, покрытая кустарником, тем менее привлекательно территория для самок (Deutsch, Weeks, 1992). Но наиболее важным фактором оказывается интенсивность запаховых стимулов. Как показали Дж. Дейч и Р. Нефтд, перенос в эксперименте фрагментов верхнего слоя почвы «популярной» территории на такую, которая была непривлекательной для самок, приводит к десятикратному увеличению числа спариваний у самца-обладателя последней. Иными словами, то, что обозначается в качестве копирования самками поведения товарок, объясняется усилением запахов, оставляемых из года в год множеством самок, копулировавших на предпочитаемых ими центральных территориях (Deutsch, Nefdt, 1992).

Другое дело, что пробиться на участки в центре тока удается более крупным самцам, принадлежащих («вероятно», как пишут эти авторы) к старшим возрастным группам. Такое перемещение не следует рассматривать как результат «разведки боем». Успешные самцы перемещаются на центральные позиции постепенно, шаг за шагом, используя каждую возможность для этого, например, уход с тока ближайшего соседа, исчерпавшего свои половые потенции. Но по мере центростремительных перемещений самцы постепенно утрачивают свои преимущества в силу истощения организма, в частности, из-за невозможности кормится в пределах территории, где отсутствует пригодная для этого растительность.

Совершенно аналогичная картина описана в отношении токов другого вида антилоп, именно топи *Damaliscus lunatus*. Самцы этого и близкого ему вида *D. corrigum* метят границы своих территории на току кучками кала и выделениями орбитальных желез (рис. 8.6). Опираясь на состояние рогов у самцов, исследователи пришли к выводу, что обладатели центральных территорий в среднем старше тех, которые удерживают участки на периферии тока. Вместе с тем, острая конкуренция между самцами на току приводит к тому, что их общее физическое состояние ниже среднего (poor body condition), причем обладатели центральных территории с большей вероятностью получают поверхностные кровоточащие раны (Bro-Jørgensen, Durant, 2003). На токах топи наблюдается даже прямая конкуренция самок, с проявлениями агрессии в конфликтах за доступ к центральным территориям. Они интерферируют с копулирующими парами в попытках вытеснить самку, уже вступившую в половой контакт с самцом-хозяином территории (Bro-Jørgensen, 2002).

В исследованиях на азиатском виде *Antilope cervicapra* непосредственными наблюдениями показано, что самцы, первоначально пребывавшие на периферии тока и не имевшие здесь успеха у самок, становятся позже в тот же сезон *наиболее успешными*, оказавшись обладателями центральных территорий. Здесь осуществляются 90% копуляций, наблюдаемых на данном току, при максимальной скорости оборота контингента самцов, принимающих участие в этих спариваниях (Isvaran, Jhala, 2000).

Среди оленьих (семейство Cervidae) тот же тип поведения самцов в период гона, как и у рассмотренных выше антилоп, описан у лани *Dama dama* (Apollonio et al., 1990, 1992). Часть самцов популяции удерживают за собой изолированные территории, а другие собираются на токах. Среди последних только немногие добиваются успеха у самок, тогда как большинство не оставляет потомства в данный сезон. Репродуктивный успех самцов повышается с возрастом как у одиночных самцов, так и у размножающихся на токах. В ходе 6-летних исследований полового поведения вида в Италии была проиллюстрирована первостепенная важность для самца обладания им «качественной» территорией на току. Авторы вводят понятие «ранг территории», при оценке которого возможно предсказать с большой вероятностью, каков будет успех у самок некоего самца, оказавшегося в ее пределах в очередной период гона. Ранжирование территорий по признаку предпочтения их самками сохраняется из года в год, вне зависимости от того, какой именно самец окажется на этот раз ее обладателем (рис. 8.7). Можно видеть, например, что самец № 7, который был довольно успешным в 1985 г., пребывая на «хорошей» территории III, не осуществил ни одной копуляции на следующий год, когда занял «плохую» территорию VII. Другие аналогичные случаи (самцы №№ 4 и 6) показаны на рис. 8.7*б*, *в* стрелками.

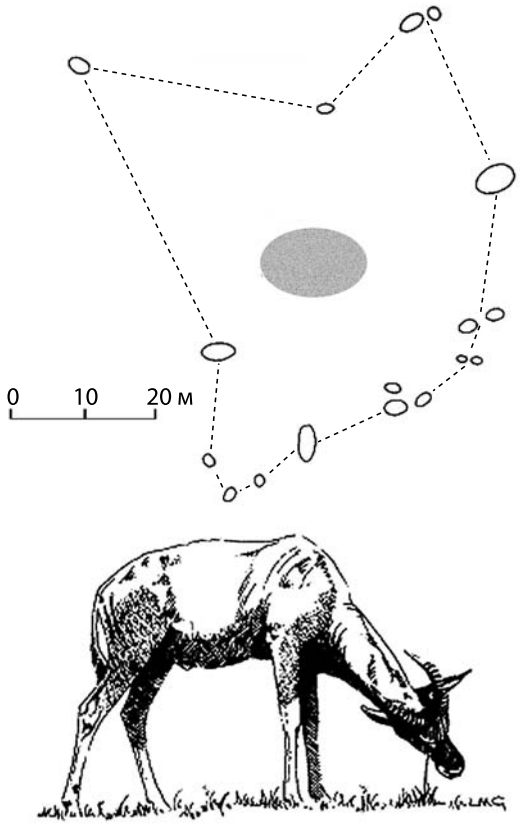


Рис. 8.6. Размещение кучек помета вдоль границы территории самца антилопы *Damaliscus corrigum*. Заштрихована зона постоянных мест отдыха самца на протяжении четырех дней. Внизу — мечение фрагментов растительности выделениями орбитальных желез.
Из: Gosling, 1987.

Интересно, что территории высокого ранга абонировавшие их самцы начинали охранять еще до прихода самок на ток. В начале периода гона самцы углубляют и метят мочой углубления в почве, вырытые прошлогодним хозяином участка. В песчаной почве эти пахучие ямки сохраняются из года в год. Подчеркивается, что частота интенсивных актов агрессии при защите высокоранговых территорий была на удивление невысокой. Правда, длительное пребывание самца на такой территории приводит к учащению его интенсивных конфликтов с претендентами на нее. Еще менее конфликтов наблюдали на границах низкоранговых территорий, чьи обладатели не осуществляли копуляций никогда. Тем не менее, столкновения между самцами можно было наблюдать здесь каждые два часа.

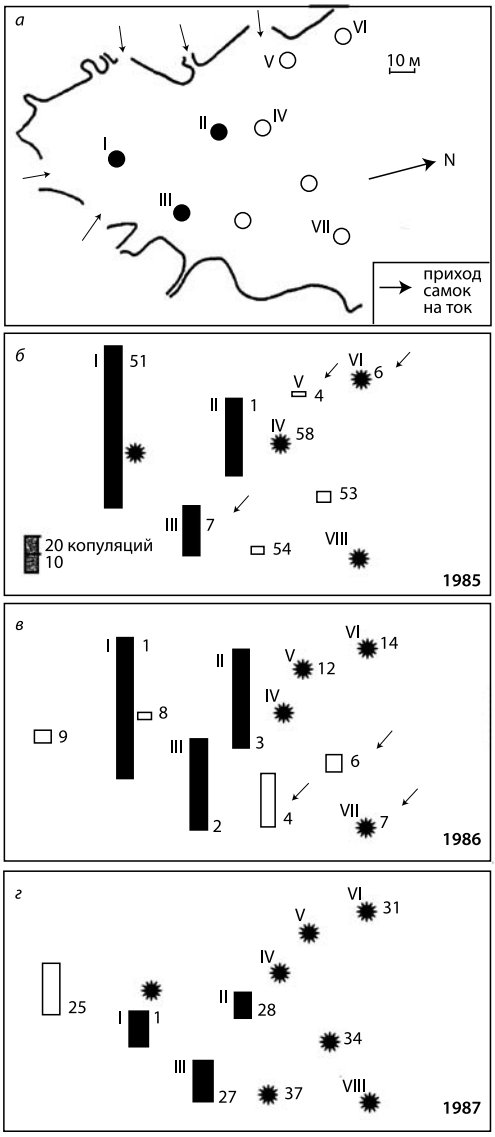


Рис.8.7. Динамика репродуктивного успеха самцов лани *Dama dama* в зависимости от выбора ими территории разного качества на току. *а* — размещение качественных (черные кружки) и субоптимальных территорий (звездочки в позициях *б–г*). Косыми стрелками показаны самцы, пребывающие на току из года в год. Объяснения в тексте. Из: Apollonio et al., 1990, с изменениями.

Территории высокого качества располагались в данном случае не в центре тока, а ближе к прогалинам в густом кустарнике, откуда самки приходили на ток (рис. 8.7). Привлекательность территории для самок можно было повысить, проделывая дополнительные проходы в зарослях кустарника, окружающих ток.

В итоге авторы этих исследований приходят к заключению, что самки, вероятно, выбирают территории по таким признакам, которые «не зависят от характеристик самцов, занимающих их» (Apollonio et al., 1990: 211)[12]. Особенно важно расположение территории относительно всех прочих, в частности, ее близость к тому месту, откуда самки приходят на ток. В таком случае самкам нет необходимости сравнивать самцов по их фенотипам, а попросту выбрать наиболее привлекательную территорию.

Все сказанное хорошо укладывается в точку зрения, высказанную в одной из процитированных работ Дж. Бро-Йоргенсена, согласно которой в отношении млекопитающих не найдено существенных свидетельств в пользу избирательности самок при поисках ими половых партнеров. Если говорить о токах, то приведенные выше данные с очевидностью показывают, что суть происходящего коренится в явлении, именуемом «эффектом массы». Для самок антилоп наиболее привлекательны тока, объединяющие большое количество самцов, так что репродуктивный успех последних увеличивается с ростом их численности на току (см, напр., Balmford et al., 1993). Самки стремятся в центр тока, где плотность самцов максимальна, и где пришелицы вынуждены интерферировать друг с другом в значительно большей степени, чем на периферии группировки.

Иными словами, определяющим моментом в поисковом поведении самок оказываются пространственное располо-

[12] То же самое показано для антилопы *Adenota* (*Kobus*) *kob thomasi* (Balmford et al. 1993).

жение территорий, находящихся в данное время в распоряжении того или иного самца, а также физические характеристики таких участков. Важным фактором, воздействующим на происходящее, служат ольфакторные стимулы, поступающих с территорий, наиболее посещаемых самками. Все это определяет *стохастический* характер того, что внешне выглядит как «принятие решений» самками (Deutch, Nefdt, 1992). Иными словами, успех самца определяется скорее сиюминутными привходящими обстоятельствами, чем его генетической конституцией, которая, в принципе, не может не играть некоторой, хотя и подчиненной роли (Balmford et al., 1993).

Казалось бы, это заключение самоочевидно. Однако по логике доктрины полового отбора, при стремлении доказать во что бы то ни стало, что самкам следует непременно выбирать среди самцов носителей «хороших генов», ими должны оказаться те, которые смогли завоевать перспективные участки в силу своих индивидуальных качеств. В результате, теоретический арсенал доктрины с течением времени обогатился новым понятием «ситуационно зависимый признак» и оппозицией, противопоставляющей друг другу два типа выбора самкой полового партнера: «непрямой» выбор (indirect choice) и «опосредованный» (direct choice).

По определению, «Непрямой выбор полового партнера — это поведение, которое ограничивает потенциальный набор качеств искомого полового партнера таким образом, что оценка его не может быть осуществлена непосредственно, в частности, в силу предпочтения к тому месту, где тот находится» (см., напр., Sæther et al., 2005). На неопределенность такого рода, наблюдаемую на токах, намекают и Аполлонио с соавторами. Они пишут, что им не удалось опровергнуть гипотезу, согласно которой при выборе самками территорий они могут в какой-то мере полагаться и на характеристики удерживающих их самцов (Apollonio et al., 1990: 211). Поскольку в годы, когда писалась эта статья, теория полового отбора еще не обогатилась понятием «непрямой выбор полового партнера», ее авторы решили не вдаваться в схоластические рассуждения на эту тему, а предоставили нам качественный эмпирический материал, говорящий сам за себя.

8.6. Лежбища ластоногих

Как было сказано ранее (раздел 3.2), к числу наиболее «очевидных» результатов полового отбора принято относить резкий половой диморфизм в размерах у ряда видов ластоногих. Именно так П. Линдерфорс с коллегами объясняют происхождение подобных половых различий у тех тюленей, у которых оплодотворение самок происходит в плотных агрегациях высокой численности, именуемых лежбищами (Lindenfors et al., 2002). Ф. Галимберти с соавторами ни минуты не сомневаются в том, что бесспорная неравноценность (inequality) самцов южного морского слона *Mirounga leonina* в плане их репродуктивного успеха есть одновременно причина и следствие полового отбора (Galimberti et al., 2002).

Формирование репродуктивных агрегаций ластоногих предопределено всей суммой морфобиологических особенностей этих видов, а также сезонным характером изменений их связей со средой обитания. Начальный период жизни детенышей у ластоногих немыслим в отсутствие постоянного притока кислорода, поэтому самки незадолго до родов вынуждены порвать на время с водной средой и обосновываться на твердом субстрате. Если места, где самки приносят потомство, привязаны к прибрежным участкам

суши, они могут скапливаться здесь в больших количествах[13]. Высокая концентрация самок позволяет самцам, поджидающим их в традиционных местах массовых родов, получать одновременно доступ к почти неограниченному числу половых партнеров.

Так, например, основная часть популяции северного морского слона *Mirounga angustirostris* вне периода размножения ведет номадный образ жизни в акваториях Тихого океана. В это время самцы держатся поодиночке, а самки — с детенышами прошлого года рождения. Связь между матерью и детенышем прерывается задолго до начала сезона размножения, когда половозрелые самцы и самки начинают прибывать к местам репродуктивных лежбищ. Спустя неделю после выхода на сушу самка рожает детеныша, зачатого здесь же почти год тому назад. Меньше чем через месяц после родов самка приходит в состояние эструса, длящегося около четырех дней. К этому времени на лежбище уже много половозрелых самцов. Они размещаются на некотором расстоянии друг от друга (рис. 8.8*а*) и каждый стремится получить доступ к максимально возможному числу самок. Самец силой спаривается с любой самкой в течке, которая пребывает в группе, контролируемой им в данный момент (Bartolomew, 1952; le Boeuf et al., 1972; le Boeuf, Briggs, 1977).

Как будет показано ниже, в основе организации лежбищ у этого вида и у ряда других со сходным социальным поведением, лежит именно *стремление самок образовывать компактные группировки* в традиционных местах, где они приносят потомство. Суть происходящего на лежбищах состоит в совмещении периодов родов и зачатия потомства следующего поколения. Высокая численность и компактность репродуктивных агрегаций предопределены в значительной степени четкой синхронизацией времени родов у самок и высокой степенью их натальной филопатрии (см., например, Campbell et al., 2008). Принципиальное отличие от типичных токов состоит в том, что там самки притягиваются к местам концентрации самцов, тогда как в данном случае все происходит наоборот.

Разнообразие систем спаривания у ластоногих. Можно выделить три типа организации лежбищ, связанные друг с другом рядом переходных вариантов (подробно о разнообразии систем спаривания у ластоногих см. Панов, 1983*а*/2009: 221–222, 227–228, 231–232; Soto, Triters, 2011). К одному типу относятся, в частности, лежбища двух видов морских слонов рода *Mirounga* (семейство настоящие тюлени). Здесь, как уже сказано, распределение самцов не регламентировано четкими территориальными рубежами Нечто подобное мы наблюдаем в так называемых «гаремных пятнах» на лежбище северного морского котика *Callorinus ursinus*, объединяющие до 350 тесно лежащих самок, среди которых может находиться до одиннадцати самцов, причем границы зон их влияния выражены нечетко или вообще отсутствуют (Сагателова, 2007)[14]. Во всех подобных случаях можно видеть определенную аналогию с колониями кассиков *Cacicus cela*, в которых каждый самец имеет, в потенции, доступ ко всем гнездящимся здесь самкам (см. выше, 8.4).

По второму типу организованы репродуктивные агрегации сивуча *Eumetopias jubatus* из семейства ушастых тюленей. Здесь секачи длиной около 3.5 м охраняют друг

[13] Этому в гораздо меньшей степени благоприятствуют условия, при которых самки вынуждены приносить приплод на льду (Bartholomew, 1970; Stirling, 1983).

[14] Этот автор говорит о «патрулировании» территорий самцами. Так названы «равномерное или ускоренное перемещение секача на расстояние, большее длины его тела», с частотой около 3 в час. «Чаще всего они мотивированы территориальным конфликтом или беспокойным поведением самок».

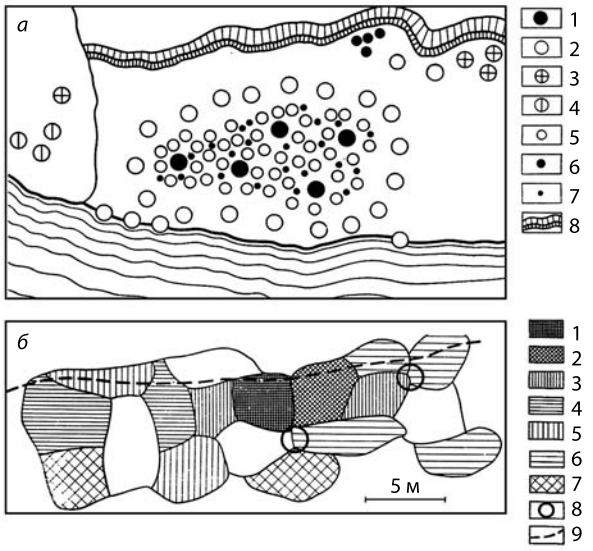


Рис. 8.8. Схемы лежбищ северного морского слона *Mirounga angustirostris* (*а*) и сивуча *Eumetopias jubatus* (*б*). В позиции *а*: 1 — взрослые «доминирующие» самцы, 2 — «размножающиеся подчиненные» самцы, 3 — неразмножающиеся «подчиненные» самцы, 4 — полувзрослые самцы, 5 — самки, 6 — самцы-годовики, 7 — детеныши, 8 — скалы приморской террасы. В позиции *б*: 1 — участки, на которых сменилось 8 самцов; 2 — то же, 7 самцов; 3 — то же, 6 самцов: 4 — то же, 5 самцов; 5 — то же, 4 самца; 6 — то же, 2 самца; 7 — участки, находившиеся в постоянном пользовании одного самца; 8 — временные участки; 9 — линия прибоя. *а* — из: Bartolomew, 1953, с изменениями; *б* — из: Лисицына, 1976

от друга участки величиной в жилую комнату, средней площадью 20–30 м^2. Границы участков весьма постоянны и лишь изредка сдвигаются не более чем на 1–2 м (рис. 8.8*б*). В результате каждая локальная зона лежбища постоянно занята строго определенным количеством самцов, и внедрение сюда хотя бы еще одного претендента возможно лишь на очень короткий срок. При постоянстве числа обладателей территорий большинство из них, после утраты ими половых потенций, периодически заменяется другими, как это происходит на токах копытных. Новый собственник участка удерживает его в тех же границах, что и его предшественник. Максимально возможное время пребывания самца на лежбище составляет 19 дней, при среднем значении около 9 дней. Таким образом, в центре лежбища за один сезон размножения на одной территории могут последовательно сменять друг друга до шести-восьми самцов (рис. 8.8*б*). Острая конкуренция в центре лежбища приводит к большему истощению хозяев центральных территорий, которых в силу этого проще вытеснить новым претендентам (Лисицына, 1976). В данном случае перед нами очевидная аналогия с токами антилоп и ланей.

Наконец, по третьему типу складываются взаимоотношения самцов и самок в одной из популяций южноамериканского морского льва *Otaria byronia*, размножающейся на тихоокеанском побережье (Перу). К. Сото и А. Тритерс приравнивают систему отношений у этих ушастых тюленей к тому, что происходит, например, на токах у тетеревов[15] (Soto, Triters, 2011). Поскольку, в силу высоких дневных температур самки вынуждены часто оставлять детенышей с тем, чтобы охладиться в воде, они постоянно пересекают

[15] На том основании, что самцы не предоставляют самкам каких-либо материальных благ (например, места для выкармливания детенышей) и не охраняют гаремы сколько-нибудь постоянного состава, а лишь передают им «свои гаметы».

прибойную зону при перемещениях в море и обратно на сушу. Именно здесь самцы располагаются сплошной линией, сохраняя между собой дистанции, сопоставимые с длиной их тела (2.3 ± 0.1 м). В этой полосе и осуществляется большая часть копуляций. Как и при тех двух способах организации лежбищ, о которых речь шла выше, успех самцов оказывается весьма неравноценным. Из них в период наблюдений 25% не соблазнили самок ни разу, а половина всех спариваний пришлась на долю всего лишь 14% самцов.

О правдоподобности схем действия полового отбора в их применении к ластоногим, размножающимся в переуплотненных агрегациях. Доктрина полового отбора предусматривает два варианта его функционирования. Это, во-первых, «межполовой» отбор, основанный на выборе самками носителей «хороших генов». И, во-вторых, «внутриполовой» отбор, который базируется на прямой конкуренции из-за доступа к самкам между самцами разного генетического «качества».

Поведение самок. Посмотрим, что можно сказать в данном случае об инициативе, которая, по этой схеме, должна исходить от самок. Когда я провожу структурные аналогии между лежбищами, с одной стороны, и колониями птиц и токами пернатых и копытных, с другой, следует иметь в виду, что эти сопоставления не касаются такого, например, качества самок, как их способность в сравниваемых ситуациях избегать насильственных копуляций путем, скажем, бегства от самцов. Этот маневр легко осуществляется тетеркой или самкой антилопы, но малодоступен самке тюленя, которая не обладает соответствующей скоростью перемещения по суше и, к тому же, обременена присутствием новорожденного детеныша. Таким образом, самка, находящаяся в досягаемости самца, да еще почти вдвое более крупного, чем она сама, имеет мало шансов на какой-либо выбор, даже если не склонна принять участие в спаривании в данный момент. Показательны в этом отношении эпизоды «воровства» самцами самок из чужого гарема, часто наблюдаемые в агрегациях северного морского котика *Callorinus ursinus*. В течение 32 дней наблюдений на лежбище зафиксирован 21 такой эпизод, причем 13 похитителей не имели собственных гаремов (Сагателова, 2007).

Поведение, которое можно предположительно трактовать как «выбор» самками самцов, наблюдали на лежбищах южноамериканского морского льва. Из 174 самок лишь немного больше половины (54.6%) спаривались только с теми самцами, на участке которых они оказались сразу по прибытии на лежбище, еще до родов. Сто одиннадцать самок (66.1%) копулировали с таким самцом или же с его ближайшим соседом, а прочие 67 (33.9%) — с теми, которые держались в радиусе до 10 участков от постоянного места пребывания самки с ее детенышем. Авторы подчеркивают, что ни один из самцов не делал ни малейших попыток привлечь каким-либо образом внимание таких самок, из чего можно заключить, что их «выбор» был чисто случайным. В общей сложности 83.9% самок спаривались с каким-либо одним самцом, а 16.1% имели более одного партнера. Все это приводит авторов к заключению, что «... трудно четко продемонстрировать выбор половых партнеров самками ластоногих, как и те качества самцов, на которые самки могут полагаться при этом» (Soto, Triters, 2011: 328).

Дж. Хоффман с коллегами, опираясь на обширные молекулярные данные, собранные в одной из популяций антарктического морского котика *Arctocephalus gazella*, попытались объяснить сходное поведение самок этого вида, утверждая, что они разыскивают самцов гетерозиготных и неродственным им (Hoffman et al., 2007). Эту работу

сразу стали широко цитировать как новейшее достижение в сфере изучения полового отбора. Однако статья была вскоре подвергнута острой критике за ряд несуразностей в подаче исходного материала и за неубедительность его интерпретаций. Сказано, в частности, следующее: «...описанные события могли иметь место и без каких-либо активных поисков самками гетерозиготности, учитывая, что механизм подобной избирательности непонятен» (Kotiano et al., 2007: 419). В самом деле, трудно, оставаясь в рамках биологической реальности, представить себе, что самка в состоянии определить, что данный самец «гетерозиготен по девяти микросателлитным маркерам».

Хорошо известно, что самки тех видов ластоногих, о которых здесь идет речь, стремятся к пребыванию в плотных группировках с высокой численностью себе подобных. Эти коллективы формируются имманентно, вне какой-либо связи с поведением самцов. Самки южного морского слона в период между выходом на сушу в начале репродуктивного сезона и родами обычно стараются переходить из мелких групп («гаремов») в более крупные (Galimberti et al., 2000). В данном случае термин «гаремы», используемый авторами в применении к группам самок, оказывается дезориентирующим, как и в большинстве других работ на эту тему. Гаремами эти объединения становятся позже, когда к ним присоединяются самцы.

Как пишут Ф. Галимберти с коллегами, самки в большинстве случаев относятся негативно к самцам, сближающимся с ними, вне зависимости от социального контекста. Степень такого «протеста» постепенно снижается в период от начала течки у данной самки и до ее ухода с лежбища. Кроме того, чем старше самец, тем ниже уровень протеста. При этом подчеркивается, что эти различия в отношении к разным самцам проще объяснить не какой-либо избирательностью самок, а следствием разной степени доступа самцов к самке в состоянии эструса. Крупные самцы старших возрастных групп наиболее успешны в пресечении попыток спаривания самки с первым претендентом (Galimberti et al., 2000.).

Поведение самцов. Исход конкуренции между самцами за доступ к самкам наиболее полно изучен, с использованием методов ДНК дактилоскопии, в отношении двух популяций южного морского слона (Galimberti et al., 2002; Fabiani et al., 2004). Численность самок в группах, пространственно изолированных друг от друга, варьировала от 18 до 91 (в среднем 55.6 ± 35.2). Самца, находившегося в гуще самок каждой группы, считали «хозяином гарема» в том случае, если он оставался здесь более 24 ч, подчас даже в течение всего периода пребывания самок на лежбище. Других самцов, которых можно было видеть или среди самок, или на периферии группы (не более чем на расстоянии десяти длин его тела от ближайшей к нему самки) именовали «ассоциированными». Таких самцов, связанных с разными группами самок, бывало от двух до девяти (в среднем 6.5 ± 4.4). Вклад в последующее поколение в качестве отцов детенышей внесли только 28.2% самцов. Среди хозяев гаремов их было 89.6% с разбросом значений от 56.8 до 92.3%.

Оказалось, что число самцов, осуществивших по крайней мере одно осеменение самки, возрастает как с увеличением размера группы самок, так и количества самцов, ассоциированных с ней. Как и следовало ожидать, оба последних показателя связаны положительной корреляцией (Galimberti et al., 2002: 1245). Авторы приходят к заключению, что у данного вида «...деспотизм в системе спариваний остается высоким даже при больших размерах гаремов и с участием большого числа конкурентов, то есть в условиях, наименее благоприятных для монополизации [самок]» (там же: 1240).

Важно заметить, что большая часть взаимодействий между самцами южных морских слонов происходит без физического контакта, в основном с использованием вокальных угрожающих сигналов. В одной из популяций этого вида драки наблюдали в ходе всего лишь 3% всех конфликтов. Летальный исход столкновения был зафиксирован лишь в однажды за 12 лет наблюдений. Самцы часто бывают поранены, но эти легкие травмы ни в одном случае не снижали их половой активности. То же известно в отношении северного морского слона, в популяциях которого летальные исходы столкновении между самцами чрезвычайно редки (Galimberti et al., 2007). Самцы северного морского слона затрачивают на агрессивные контакты менее 1% времени (Cox, 1981).

Немногочисленны случаи применения силы в отношении соперников описаны и у других видов тюленей, по которым имеются соответствующие данные. Например, по данным Сагалателовой (2007), у северных морских котиков агрессия в большинстве случаев происходит в смягченной форме. До начала агрессивного контакта его участники сидят рядом, а по его окончании не меняют своих мест и продолжают оставаться на начальной дистанции друг от друга. Почти все агрессивные взаимодействия ограничиваются угрожающими выпадами. За 95 ч наблюдений отмечено всего лишь 13 драк (0.03 на самца в час) длительностью 3–10 сек. Среди 21 случая похищений самок из чужого гарема только один вылился в драку.

Самцы южноамериканского морского льва пускают в ход зубы только в тех случаях, когда новый претендент на участок появляется со стороны моря. Такие столкновения составляли только 2.7% контактов между самцами (0.72 ± 0.03 на индивида в час — Soto, Triters, 2011).

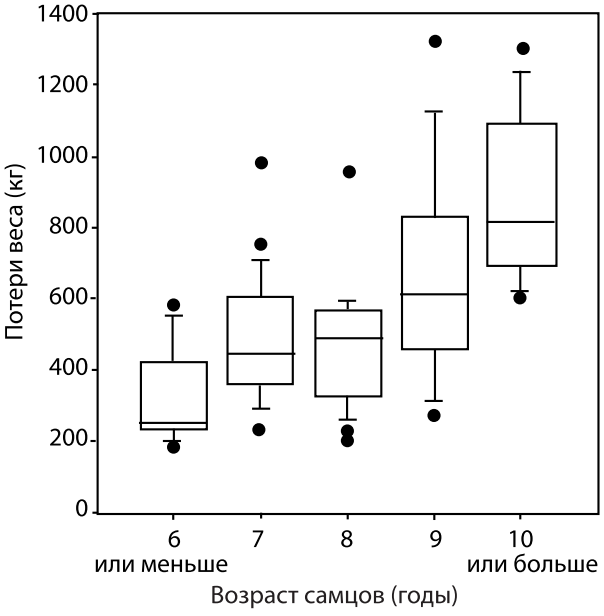


Рис. 8.9. Потери веса (вычисленные путем сопоставления фотографий) в период размножения у самцов южного морского слона *Mirounga leonina.* Из: Galimberty et al., 2007.

Как показал М. Хили, у северных морских слонов исход поединка предопределяется не только массой самца, но и первенством на обладание местом его пребывания. Ни один из этих факторов не обладает абсолютной значимостью сам по себе. Так, победителем может оказаться резидент, не обладающий преимуществом в массе перед пришельцем (Haley, 1994). У южного морского слона очевидна тесная положительная корреляция между репродуктивным успехом самцов и их возрастом (Galimberti et al., 2007).

При этом самцы старших возрастных групп в ходе конкуренции за доступ к самкам несут существенные энергетические затраты, приводящие значительным потерям веса (рис. 8.9). Один из самцов южного

морского слона, удерживавший за собой очень большую группу самок, потерял в результате 51.8% веса и не дожил до следующего сезона размножения. Но в большинстве случаев потери в весе не снижают вероятности последующего выживания самцов-производителей (Galimberti et al., 2007).

Подводя итог сказанному в этом разделе, создается впечатление, что успех самцов на плотных лежбищах есть результат пассивного ответа самок на исход конкуренции между самцами, который определяется в первую очередь их возрастной неравноценностью, а не какими-либо особенностью их фенотипов, за исключением массы тела, однозначно связанной с возрастными показателями. Поступательное увеличение размеров самцов в эволюции можно легко объяснить действием стандартного естественного отбора, не прибегая к постулированию неких особых селективных сил, именуемых половым отбором.

8.7. Заключительные замечания

Ищут ли самки «*качественных*» *половых партеров*? Мы видели, что единственный достоверно выявляемый фактор повышенного успеха самцов в плотных репродуктивных агрегациях, по крайней мере, у птиц и млекопитающих, — это принадлежность их к старшим возрастным группам[16]. Т. Хансен и Д. Прайс задались вопросом, соответствует ли такое положение дел представлениям о поисках самками носителей «хороших генов». Они отвечают на этот вопрос отрицательно, приводя четыре аргумента общего порядка в пользу такого вывода. В частности, они пишут: «Мутации в половых клетках (germ-line mutations), которые обычно вредоносны, значительно снижают качество репродуктивных потенций индивидов на протяжении их жизни, что особенно выражено у самцов» (Hansen, Price, 1995: 759). Оптимальными потенциями в этом плане обладают как раз особи молодые и среднего возраста. Поэтому, по словам авторов, самки, выбирая половых партнеров, которые находятся на склоне лет, делают это не в поисках «хороших генов», а по каким-то иным причинам.

Главный вопрос состоит, однако, как раз в том, ориентированы ли самки на поиски «наилучшего» партнера. Коллектив британских зоологов задался целью проверить, действительно ли те самки благородного оленя *Cervus elaphus*, которые в состоянии эструса переходят из гарема в гарем, делают выбор между самцами, контролирующими эти группировки самок. Доля таких самок в изученной популяции составляет 43%, а переходы 64% особей из их числа оказываются весьма протяженными (до 4 км). Первоначально такие перемещения рассматривались как аргумент в пользу гипотезы об активном поиске самками неких предпочитаемых ими партнеров. Однако анализ основательного массива данных, собранных за 34 года, показал, что с наибольшей вероятностью такие самки оказываются в конце концов в гаремах возможно большей величины (аналогия с тем, что происходит на токах и на лежбищах). Не удалось показать, что самцы, которые становятся партнерами этих самок, менее родственны им, чем это могло бы быть при чисто случайных перемещениях самок. Таким образом, авторы не нашли подтверждения предположению, что перемещения самок между разными гаремами направлены на поиски ими самцов с какими-либо определенными преимуществами (Stopher et al., 2011).

Сама идея о биологической целесообразности таких поисков вызывает серьезные сомнения у ряда исследователей. Так, например, Дж. Хатчинсон рассматривает в этой

[16] Та же закономерность обнаружена у сверчков *Gryllus veletis* и *G. pennsylvanicus*, как в лаборатории, так и в полевом эксперименте (Zuk, 1987).

связи факт предпочтения самками партнеров на тех токах, где численность самцов более высока. При этом понятно, что чем те многочисленнее, тем более высока вероятность, что среди них больше «качественных» производителей. Но при этом очевидно, что сама вероятность их выявления самками тем ниже, чем больше самцов объединяет ток (Hutchinson, 2005). Той же логике следуют Р. Джонстони и Д. Эрн. По их мнению, самка должна допускать больше «ошибок» при дифференциации самцов на большом току, хотя бы уже потому, что различия между самцами близких социальных рангов становятся здесь почти незначительными (Johnstone, Earn, 1999).

Все это позволяет предположить, что формирование мимолетных альянсов самец-самка на токах есть процесс чисто вероятностный. В компьютерных симуляциях, выполненных С. Фокарди и А. Тиннелом, вопреки первоначальным предсказаниям, случайный процесс поисков полового партнера приводит к распределениям, отличным от пуассоновского. По мнению этих авторов, полученные результаты не позволяют отбросить предположение, согласно которому репродуктивный успех самцов на токах обязан случайным стечениям обстоятельств. Они полагают, таким образом, что «истинное значение полового отбора в эволюции видов, размножающихся на токах, должно быть пересмотрено, и здесь необходим новый подход к анализу полевых данных, полученных по этому вопросу» (Focardi, Tinell, 1996: 227). Помимо всего прочего, существует ряд трудностей чисто методического порядка в оценке реальной статистической значимости того, что в первичных эмпирических данных выглядит как неравноценность в успехе самцов у самок. См. об этом в работах: Sutherland, 1985 и Kokko et al., 1999: 364.

Проблема «*эволюции токов*». Эта тема оказывается одной из наиболее интенсивно обсуждаемой в литературе о половом отборе и его значении в эволюции систем спаривания. В основе этих рассуждений лежат представления, согласно которым полигиния (к разновидности которой относят и систему токов) вторична по отношению к моногамии, по крайней мере, у птиц[17]. Например, в работе Б. Билера и М. Фостера рассматриваются три теоретические модели «возникновения» токов (Beehler, Foster, 1988). Иначе выглядит картина, если обратиться к данным филогенетических реконструкций.

Как можно видеть из рис. 8.10*а*, один кластер видов американских тетеревиных, где практикуется система истинных токов (род *Tympanuchus*) занимает на древе явно базальную позицию, а другой вид — *Centrocercus urophasianus* представлен самостоятельной ветвью, эволюционировавшей независимо от той, в которой представлены моногамные виды.

Нечто подобное иллюстрирует и схема филогении семейства Icteridae (рис. 8.10*б*). Кластеры, содержащие роды *Quiscalus*, *Gymnostinops*, *Zarhynchus*, *Ostinops*, *Psarocolius*, *Cacicus*, видам которых свойственны «экзотические» системы спаривания в плотных промискуитетных колониях, располагаются на ветвях древа, параллельных друг другу и той, что представлена родом *Icterus*, для большинства видов которых характерна моногамия.

Таким образом, создается впечатление, что тока у птиц представляют собой арха-

[17] Эти взгляды основаны на соображениях экологического характера, таких, как поиск неких гипотетических условий, при которых самки оказались некогда в состоянии выкармливать птенцов без помощи со стороны самцов. На этот счет в 1960–1970-х гг. были выдвинуты несколько гипотез, которые активнейшим образом дискутировались в то время. Таковы, в частности, гипотезы «избыточной пищи» и «гетерогенного местообитания» («модель Вернера – Уилсона – Орайенса»), в которых преобразования, о которых идет речь, трактовались с позиций доступности для самок достаточного количества кормовых ресурсов (обзор см. Панов, 1983*а*/2009: 183–189).

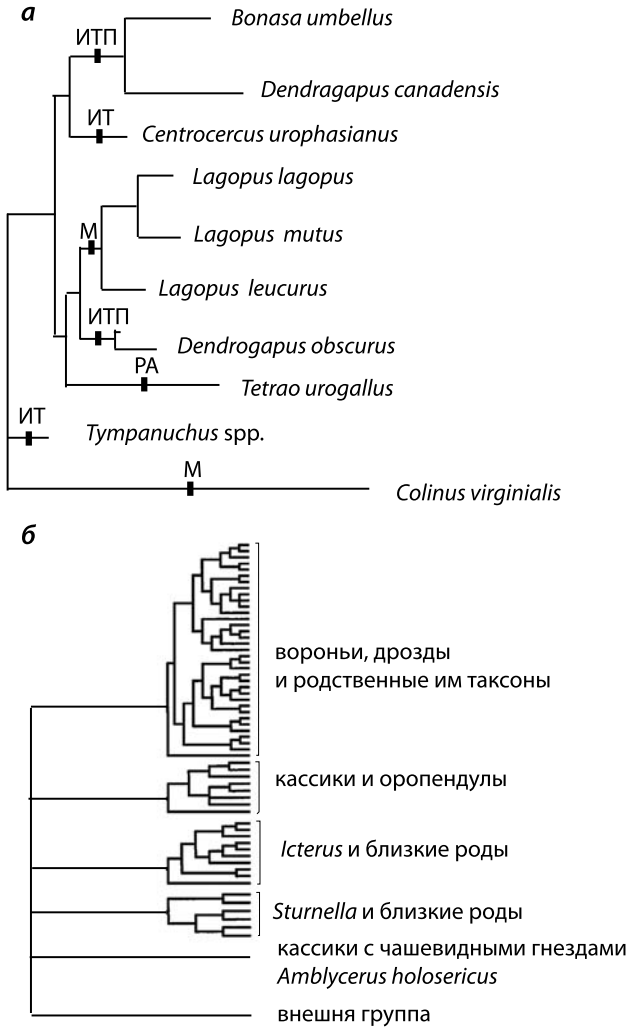


Рис. 8.10. Реконструкция филогенеза американских тетеревиных и американских иволог семейства Icteridae. Обозначения: М — моногамия, ИТ — истинные тока, РА — разреженные арены, ИТП — изолированные токовые площадки самцов.
а — из: Ellsworth et al., 1995,
б — из: Lanyon, Omland, 1999.
Комментарии в тексте.

ическую систему половых отношений, свойственную ограниченному числу древних таксонов и сохраняющуюся там по принципу эволюционной инерции.

О половом диморфизме у птиц, придерживающихся системы токов. Детальнейший анализ этого вопроса был предпринят в середине 1980-х гг. Робертом Пейном. Это был период так называемого «переоткрытия дарвиновского полового отбора», так что автор не мог позволить себе оставаться в стороне от набирающей силу парадигмы. Несмотря на то, что он склонен принять общую идею реальности полового отбора, в статье содержится известная доля скептицизма в отношении постулата о тесной причинной связи размерного полового диморфизма с определенными типами социальной организации. В частности, с системой токов, где господствует промискуитет в отношениях между полами (обычно неверно трактуемый как «полигиния»).

«Самцы, — пишет Пейн, — крупнее самок у видов, размножающихся на токах и разреженных аренах. Это справедливо в отношении многих таксономических групп,

но не всех без исключения. Коль скоро степень выраженности размерного диморфизма связана с характером систем спаривания, это ведет нас к предположению, что наиболее выражены различия по этим признакам между самцами и самками обусловлена действием более интенсивного полового отбора. Однако, некоторые виды, у которых нет токов, также диморфны по размерам особей разных полов. Степень размерного диморфизма, кроме того, прямо соотносится с различиями в общих размерах особей у разных видов. Например, размерный диморфизм у тетеревиных наиболее выражен у видов с системой токов, но и общие размеры тела у них макссимальны среди прочих представителей таксона. Коль скоро размеры и степень размерного диморфизма столь тесно связаныв друг с другом, невозможно приписать все вариации второго показателя исключительно влиянию систем спаривания. Впрочем, у некоторых пернатых мы находим дополнительные свидетельства влияния характера социо-сексуальных отношений на степень диморфизма. Так, у куликов песочников и дятлообразных (медоуказчики, дятлы и бородатки) виды, практикующие промискуитет, демонстрируют большую степень размерного диморфизма, чем моногамные, хотя размеры самок не меняются при переходе от одной системы спаривания к другой. Размерный половой диморфизм наиболее четко ассоциируется с системой спаривания у райских птиц. В этом семействе диморфизма возрастает в наибольшей степени с увеличением общих размеров особей у видов, размножающихся на токах, чем у моногамных[18]. Степень размерного диморфизма выше у тех прочих видов, размножающихся на токах и разреженных аренах, особи которых обладают крупными размерами. Экологические объяснения взаимосвязи между размерным диморфизмом и общими размерами тела мало состоятельны, поскольку одни и те же тренды наблюдаются в самых разных обстоятельствах: у зерноядных вьюрковых, у фруктоядных воробьинообразных, у всеядных и насекомоядных видов. Там, где наиболее правдоподобно ведущее влияние экологических факторов, наиболее выраженный диморфизм в морфологии клюва и в диетах самцов и самок наблюдается у островных форм по сравнению с материковыми (например, у дятлов). У дроф, колибри и манакинов виды с наименьшими размерами особей характеризуются обратным половым диморфизмом: здесь самки крупнее самцов. То же самое мы видим у дневных хищных птиц, несекомоядных летучих мышей и некоторых других млекопитающих. К этим таксонам можно привлечь иные объяснения малых размеров самок по сравнению с самцами. Это, например, метаболические ограничения, связанные с продуцированием яиц» (Payne, 1984: 41–42).

В том же 1984 г. была опубликована другая обзорная статья на эту же тему за авторстом Дж. Хоглунда. Вот как суммирует он результаты проведенного анализа. «Часто *принимается на веру*, что среди птиц, практикующих тока, чаще чем у видов с иными системами спаривания, самцы крупнее самок и ярче окрашены в результате полового отбора[19]. Это положение, однако, *не находит подтверждения в результатах филогенетического анализа*. В семействах, где присутствует по крайней мере один вид, придержива-

[18] В годы, когда писалась эта статья, слишком мало было известно об образе жизни райских птиц, поэтому это заключение требует существенной коррекции (см. 9.4).

[19] Кстати сказать, на отсутствие корреляций между размерным и окрасочным диморфизмом указывает и Г. Орайенс на примере видов семейства Icteridae. Он пишет: «...особи разных полов у мигрирующих мономорфных видов сходны по размерам, но не по окраске оперения, тогда как у многих тропических колониальных видов они резко разнятся по величине, хотя окрашены более или менее одинаково» (Orians, 1985). В последнем случае имеются в виду колониально гнездящиеся вороньи дрозды, оропендулы и кассики, о которых речь шла в главе 6. О соотношении у них размеров и окраски см. в разделе 3.3 и рис. 3.12.

ющийся системы токов, и филогения которого может быть реконструирована, ни половой диморфизм в окраске (самцы окрашены ярче самок), ни диморфизм в размерах (самцы крупнее) не коррелируют с приверженностью к токам. Было обнаружено, что эта система не предшествовала развитию диморфизма чаще, чем при обратном ходе событий в таксонах, где порядок их смены во времени может быть установлен. Среди видов, размножающихся на токах, более крупные самцы характерны для тех, где они токуют на земле. Это говорит о том, что мономорфизм в размерах можно объяснить отбором на миниатюрность и подвижность самцов, которые токуют в воздухе или на деревьях. Хотя система токов выглядит как благоприятствующая эволюции диморфизма в окраске в некоторых таксонах, я утверждаю, что в других половой отбор может воздействовать на акустическое поведение» (Höglund, 1989*б*: 81–82; курсив мой — *Е.П.*).

Рис. 8.11. Кожистые мешки на голове самцов северного морского слона *Mirounga angustirostris* (*а*, *б*; фото: M. Spinak) и тюленя хохлача *Cystophora cristata* (*в*; фото: D. Allan).

Эта короткая выдержка из обширной и весьма содержательной статьи говорит о многом. В первой части текста поставлен под сомнение «факт», лежащий в основе всей доктрины полового отбора. Это весьма показательно, если принять во внимание, что автор является активным ее приверженцем и проводником. Весомость заявления прекрасно подтверждается результатом его эмпирического анализа, приведенного в составленной им обзорной таблице (Höglund, 1989*б*: Appendix).

Из заключительной части процитированного резюме хорошо видно, как автор пытается удержаться в рамках парадигмы, прибегая к стандартному приему выдвижения дополнительных гипотез *ad hoc*. Одна из них никак не подтверждается материалами, приведенными в таблице. Например, у всех ткачиковых самцы крупнее самок, хотя и токуют «в воздухе и на деревьях». Другая «гипотеза», касающаяся более развитой вокализации у мономорфных видов из числа размножающихся на токах, по сравнению с диморфными, может быть легко опровергнута, если обратиться к реальным эмпирическим данным, а не полагаться на чисто умозрительные спекуляции, основанные на нескольких примерах[20].

Как говорит М. Бьерклунд при обсуждении эволюции систем спаривания и полового диморфизма в одном из таксонов птиц: «Одновременное присутствие выраженного полового диморфизма (точнее, более крупных размеров особей одного пола) и, например, высокой степени полигинии часто рассматривали как свидетельство того, что димор-

[20] На с. 81 автор перечисляет пять (!) мономорфных видов с «высоко дифференцированной вокализацией» (elaborated acoustic displays).

физм есть адаптация, выработанная на почве данной системы спаривания. Однако обнаружение таких корреляций у данного вида не может служить подтверждением идеи о причинности связей между особенностями системы спаривания и степенью полового диморфизма. Аргументацию об эволюции адаптаций следует разделить на две составляющие: касающиеся современного и анцестрального состояний. Отсюда следует, что одни только сведения о современном состоянии не могут дать информацию о ходе эволюционного процесса, если не принимать во внимание суждений о предковом состоянии. Тот факт, что некое качество выглядит как адаптация, совсем не обязательно говорит о справедливости такого суждения» (Bjorklund, 1991).

В заключение, по аналогии со сказанным здесь о птицах, полезно сделать короткое добавление по вопросу о половом диморфизме у ластоногих, который был детально разобран в разделе 3.2. У наиболее диморфных по размерам морских слонов рода *Mirounga* самцы характеризуются крупным кожистым мешком на голове, который наполняется воздухом и увеличивается в размерах в момент агонистического взаимодействии между соперниками. Этот мешок рассматривается как «демонстративный орган», приобретенный, как полагают, в результате полового отбора (Sandegren, 1976). Это хорошо объяснимо в рамках доктрины, поскольку морские слоны относятся к числу наиболее полигамных видов среди всех млекопитающих. Интересно, однако, что подобным же мешком, но развитым в несравненно *большей* степени, обладают самцы другого вида, хохлача *Cystophora cristata* (рис. 8.11). Этому виду не свойственны большие гаремы[21], но самцы, тем не менее, значительно крупнее самок (по массе 343 и 223 кг, по длине 260 и 206 м, соответственно) и характеризуются, к тому же, броской пятнистой окраской. Таким образом, все названные особенности внешней морфологии хохлача явно расходятся с предсказаниями доктрины полового отбора.

[21] Линденфорс с коллегами относят хохлача к «слабо полигиническим видам» (Lindenfors et al., 2002: 190). Полагают, что у них возможна последовательная полигиния (Kovacs, 1990).

Глава 9.

Сигнальное поведение

В основе бытующих представлений о принципах обмена информацией в мире животных лежит идея попарно однозначного соответствия между морфологическими структурами, относимыми к категории «орнаментов», и некими программами поведения, функцию которых видят в максимизации визуального эффекта, который это морфологическое оснащение отправителя сигнала оказывает на сенсорные системы потенциальных приемников сообщения. Именно под таким углом зрения трактовал наблюдения современников-натуралистов Ч. Дарвин в главе 13 своего труда о половом отборе, под рубрикой «Щеголяние самцов своим оперением». Там сказано следующее: «Украшения всякого рода, как постоянные, так и временно приобретаемые самцами, усердно выставляются ими напоказ и, видимо, служат для возбуждения, привлечения или очаровывания самок... Снегирь делает подходы к самке, становясь прямо против нее, и затем надувает грудь, так что гораздо большее количество красных перьев становится видимыми сразу, чем было бы без этого. В то же самое время он крутит черным хвостом и поводит им из стороны в сторону самым смешным образом. Самец-зяблик также стоит против самки, показывая тем самым красную грудку и «синий колокольчик», как английские любители птиц называют его голову; крылья в то же время слегка расширены, причем становятся хорошо заметными чисто белые полосы на плечах. Обыкновенная коноплянка распушает розовые перья на грудке, слегка распускает бурые крылья и хвост и, таким образом, выставляет их в самом лучшем виде, обнаруживая их белые края» (Дарвин, 1896: 365, 369).

У Дарвина ничего не сказано явным образом об эволюции такого рода форм поведения, поскольку в то время еще не существовало самого понятия «поведение». Так что автору приходилось довольствоваться такими выражениями как, например, «любовные ужимки и пляски» (там же: 357). На строго научную почву вопрос был поставлен лишь шесть десятилетий спустя, с появлением на сцене дисциплины, получившей название сравнительной этологии.

В основе представлений о принципах внутривидовой коммуникации, сформулированных в рамках этого научного направления, лежат представления о так называемых социальных релизерах (или ключевых стимулах), которые выполняют функцию видоспецифического сигнального кода. В просторечии он именуется «языком животных»[1]. Как писал основатель этологии К. Лоренц, «Средства, выработанные в ходе эволюции на роль ключевых стимулов, могут быть выражены в особенностях

[1] Подробно об этой системе взглядов см. Панов, 1989*б*: 30–36.

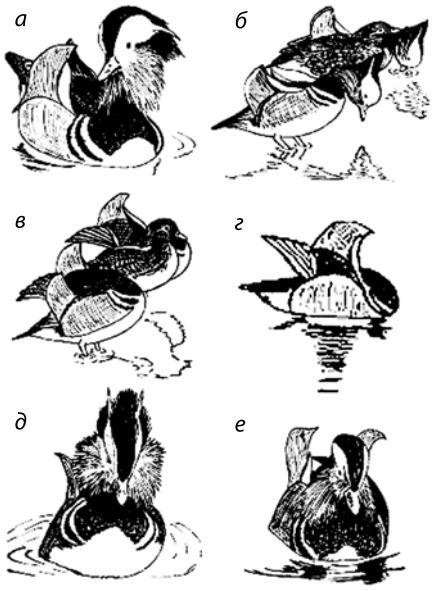


Рис. 9.1. Элементы сигнального поведения самца утки мандаринки *Aix galericulata*. *б* — синхронное погружение клювов в воду двумя самцами, за которым следует поворот головы назад, к основанию треугольного пера на крыле (*в* — самец на переднем плане и *г,* где голова скрыта за этим пером). *д*, *е* — «ритуальное» отряхивание.
Из: Johnsgard, 1965.

внешнего облика, таких как цветовой дизайн или морфологические структуры, а также в инстинктивных действиях типа позирования, танцевальных движений и т.д. В большинстве случаев здесь есть и то и другое, то есть *при выполнении инстинктивного акта демонстрируется цветовой паттерн либо структура, сформировавшаяся в эволюции исключительно для этой цели*. Все эти приспособления для трансляции ключевых стимулов я назвал релизерами (нем. Auslöser), вне зависимости от того, являются ли они сигналами акустическими или оптическими, например, выраженными в сочетании цветов» (Lorenz, 1937: 249; курсив мой — *Е.П.*).

Развивая идеи Лоренца, Н. Тинберген разработал так называемую гипотезу ритуализации, согласно которой сигнальные структуры формируются в эволюции в контексте уже существующих двигательных реакций. Вот как этот процесс выглядит в предложенной схеме. «Селезень, ухаживая за уткой, одновременно перебирает клювом свое оперение. Но это не то же самое действие, к которому он прибегает, когда действительно приводит в порядок оперение. В период ухаживания селезень прикасается клювом только к крылу, более того, к определенному месту на крыле, именно к тому участку, *который окрашен наиболее ярко*. В частности, у селезня мандаринки одно из перьев крыла сильно увеличено. Это перо, подобно языку яркого пламени, стоит торчком среди темно-зеленых перьев. Именно этот «флаг» и трогает самец клювом в момент, когда ухаживает за самкой (рис. 9.1). Но этот жест уже так мало похож на чистку пера, что, только сравнивая поведение мандаринки с поведением других уток, можно понять происхождение столь странного движения» (Тинберген, 1978: 175).

Сказанное может показаться убедительным, но лишь на самый первый взгляд. Более того, если происхождение самого «сигнального» движения из моторики комфортного поведения действительно вполне правдоподобно[2], то того же не скажешь относительно кардинальных изменений в форме внутреннего махового пера мандаринки, а также появления его яркой окраски. Когда 60 лет тому назад Тинберген разрабатывал свою концепцию ритуализации, речь в его статье шла о роли в этом процессе *естественного отбора*, который якобы приводит исходные движения из репертуара комфортного поведения в состояние «заметного» и «броского» социального сигнала (см. Tinbergen, 1952). В то время этологи питали надежду объяснить в дальнейшем конкретные биологические

[2] О слабости гипотезы ритуализации см. Панов и др., 2010.

механизмы такого рода трансформаций, ход которых казался им понятым в самой общей грубой схеме. Но спустя 30 лет, с появлением на сцене доктрины полового отбора, эти надежды стали казаться оставленными навсегда. Объяснение всех подобных случаев стало стандартным и предельно простым: «половой отбор!». Сегодня лишь изредка можно уловить нотки сомнений в отношении объяснительной силы этих деклараций, основанием для которых служит одна лишь устоявшаяся вера в справедливость доктрины, впитавшей в себя идеи Дарвина и близкие к ним соображения классиков этологии.

Даже среди тех, кто не сомневается в существовании полового отбора, оказались исследователи, поставившие под сомнение факт непременной сопряженной эволюции моторики сигнального поведения и окраски, которая при этом «демонстрируется» социальным партнерам. Вот, в частности, что пишет по этому поводу Дж. Вайнс: «Предшествующие авторы утверждали, что эволюционные преобразования броских структур (display morphology) и экстравагантного сигнального поведения (display behaviour) должны быть тесно взаимосвязаны. Я исследовал этот вопрос на примере 59 видов ящериц фризоматид с применением сравнительного филогенетического подхода. Результаты показали, что лишь немногие достоверные ассоциации могут быть выявлены между особенностями морфологических структур и чертами сигнального поведения. Это говорит о том, что эти два эволюционных процесса не являются тесно связанными» (Wiens, 2000: 597). Говоря о морфологических структурах, автор имеет в виду преимущественно окраску.

Ниже я остановлюсь на вопросе о том, насколько убедительной выглядит идея сопряженной эволюции моторики сигнального поведения и окрасочных признаков на материалах по одной лишь группе животных, именно птиц, по которым данные такого плана наиболее богаты, по сравнению со всеми прочими группами позвоночных. Предваряя это обсуждение, следует подчеркнуть два обстоятельства, которые, к сожалению, не благоприятствуют полноте раскрытия темы. Это, во-первых, недостаточное внимание, которое уделяли до сих пор теме эволюции окраски оперения птиц. Во-вторых, относительная бедность хорошо документированных описаний сигнального поведения пернатых. Полезно будет коротко остановиться на состоянии дел в этих двух разделах орнитологии.

9.1. Окраска птиц: модели объяснения

Традиционные подходы к проблеме. Широко распространенные взгляды на эволюцию окраски базируются на попытках объяснить ее сугубо приспособительное значение. Весьма популярна, в частности, идея, согласно которой резкий половой диморфизм у открыто гнездящихся видов обязан в основном тому обстоятельству, что отбор благоприятствует скромной «покровительственной» окраске самок, которая способствует их меньшей смертности от хищников в период насиживания яиц. Такого рода гипотезы весьма уязвимы для критики, поскольку легко найти примеры «самцовой» окраски самок у открыто гнездящихся видов либо покровительственной у тех, что гнездятся в закрытых убежищах. Как сказано в работе В. Бретанолля, «Функциональные объяснения основываются на суждениях о полезности быть незаметным либо выставлять себя напоказ, *в зависимости от обстоятельств*. Вообще говоря, окраска хищников и жертв может трактоваться как следствие мимикрии, апостатического отбора[3] или в терминах расчленяющей окраски» (Bretagnolle, 1993: 141; курсив мой — *Е.П.*).

[3] Форма естественного отбора, благоприятствующего успеху редких фенотипов. Так, чем реже в популяции встречается некая мимикрирующая форма, тем выше ее селективное преимущество.

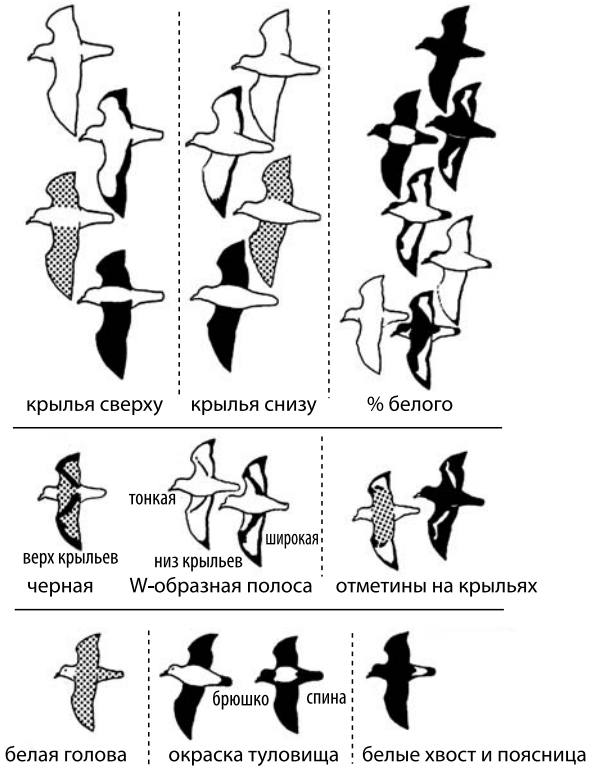


Рис. 9.2. Признаки, комбинирование которых дает все варианты окраски оперения представителей отряда Трубконосых (Procellariiformes).
Из: Bretagnolle, 1993.

Этот автор проанализировал окраску всех 105 видов отряда Трубконосых (рис. 9.2) в надежде найти некое общее объяснение принципам ее дивергенции. Несмотря на то, что паттерны окраски этих птиц предельно просты, будучи ограничены сочетаниями белого и черного, и не подвержены половой либо сезонной изменчивости, попытки применить к их объяснению какую-либо одну их множества функциональных гипотез, выдвигавшихся ранее, не дали результатов. Рассматривалась возможная адаптивная роль окраски в ее воздействии на поведение жертв этих птиц, в процессах конкуренции особей из-за корма, как средство привлечения конспецификов к местам обилия пищи, как приспособление к режимам солнечной радиации и т.д. Автор приходит к выводу, что количество переменных, которые необходимо учитывать при анализе и сложность их взаимодействия друг с другом таковы, что легко объясняют все те трудности, которые возникают в попытках применить некое унитарное объяснение эволюции окраски, даже в пределах достаточно компактного таксона. Единственный выход из этого положения автор видит в том, чтобы интегрировать перечисленные гипотезы и ряд других, отдавая себе отчет в относительной важности тех или иных гипотетических детерминант. Замечу кстати, что автор специально оговаривает невозможность применить идею полового отбора для объяснения эволюции окраски качурок (Bretagnolle, 1993: 142).

Существенно иной подход к проблеме мы находим в исследовании Э. Бартта, посвященном вопросам эволюции окраски древесниц, которых автор рассматривает в ранге подсемейства Parulinae. Этот таксон включает в себя 115 видов, распределенных между 27 родами и демонстрирующий, таким образом, весьма высокий уровень морфологической и экологической дивергенции. Автор этого фундаментального труда с определенным недоверием относится к объяснениям, основанным на попытках найти некие более или менее однозначные соответствия окраски тем или иным условиям нынешнего существования видов. Бартт предлагает применять при изучении эволюции окраски подход, именуемый им «эволюционно-инженерным». Автор уверен в том, что

с его помощью удастся лучше понять относительную важность физических[4], социальных и исторических факторов, определяющих окраску животных и роль взаимодействия этих детерминант друг с другом (Burtt, 1986: 98).

В этой работе затронут и вопрос о взаимосвязи окраски с демонстрационным поведением (displays). Автор задается вопросом, окраска ли развивается в эволюции ради усиления эффективности демонстраций, или же меняющийся характер моторики ведет к повышению внешнего эффекта? Очевидно, отвечает он, что оба типа трансформаций возможны, причем они могут идти, последовательно сменяя и дополняя друг друга. При этом, однако, по мнению Бартта, взаимосвязи между окраской и поведением выглядят более сложными, чем это представляется в рамках существующих гипотез (Burtt, 1986: 74).

Поиски внутренних закономерностей эволюции окраски птиц. Пионерские работы в этом направлении принадлежат И.Б. Волчанецкому (1959, 1964, 1972, 1980). Суть его гипотезы состоит в том, что в самых разных таксонах птиц преобразования окраски лицевого оперения могут быть связаны с эволюционным возрастом таксона. Как полагает этот автор, в направлении исторического расселения видов идет процесс редукции меланинов в оперении головы. Иными словами, самые молодые, периферические виды должны обладать наименее развитым лицевым рисунком. Автор иллюстрирует свою идею на примере дятлов мировой фауны и некоторых семейств Воробьинообразных. Я нашел подтверждение этой гипотезе при анализе географической изменчивости окраски ряда видов сорокопутов рода *Lanius* (Панов, 2008; Panov, 2011).

В фундаментальном исследовании М. Ригнера поднят вопрос о характере взаимосвязей окраски оперения с более общими особенностями морфологии, характерными для тех или иных таксонов. Идея состоит в том, что эволюционные трансформации окраски находятся под контролем ограничений, накладываемых факторами, которые практически не изучены на уровне задействованных в них механизмов, но с очевидностью выявляются при широком сравнительном анализе. Так, исследуя характер полосатости оперения в разных таксонах, автор проанализировал 538 видов Воробьинообразных из 44 семейств, и 723 видов из прочих отрядов птиц (34 семейства). В первом из этих крупных таксонов для 83% видов (445) характерна продольная полосатость, и только для 17% (93) — поперечная. У неворобьиных соотношение оказалось прямо противоположным: 31% (222) против 69% (501), соответственно. Различия высоко достоверны статистически (Riegner, 2008: 601). На этом основании сделано заключение, что особенности окраски каким-то образом коррелируют с общими размерами особей (рис. 9.3).

Еще один пример из множества их, приведенных в работе Ригнера, касается степени развития у тех или иных видов всевозможных перьевых придатков на голове («антериоризация», по терминологии автора). Оказалось, что развитие этих структур коррелирует с особым типом окраски, названным «инвертированной противотенью», при

[4] Обсуждая важность физических закономерностей окраски, Бартт, в частности, пишет: «Отбор (естественный — *Е.П.*) может благоприятствовать конкретным пигментным структурам, которые удовлетворяют лишь внутренним физиологическим или структурным потребностям самого организма. В этих случаях, окраска как таковая, подвергается отбору косвенными путями и может не быть адаптивной [в наиболее употребительном о смысле этого слова — *Е.П*]». Здесь же идет речь о роли пигментов в устойчивости перьев к внешним деструктивным воздействиям извне (Burtt, 1986: 1–2).

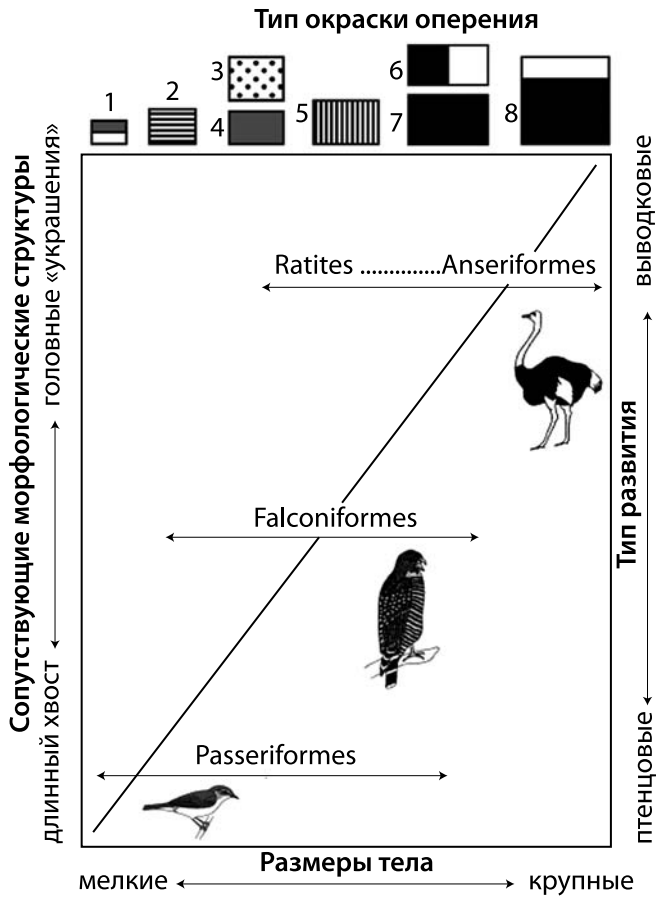


Рис. 9.3. Общие тенденции в эволюции окраски оперения птиц. Типы основных паттернов: 1 — противотень; 2 — продольная полосатость; 3 — пятнистость; 4 — однотонность; 5 — поперечная полосатость; 6 — резкий контраст между черным и белым; 7 — одноцветно черная; 8 — обратная противотень.
Из: Riegner, 2008.

которой оперение верхней части тела светлее, чем на нижней[5]. Было показано, что в 73 таксонах, где представлен этот тип окраски, антериоризация наблюдается в 61% случаев у неворобьиных и в 30% — у воробьинообразных. Нулевая гипотеза, согласно которой эти два показателя независимы друг от друга, должна быть отвергнута с весьма высокой вероятностью (Riegner, 2008: 607). Формы, сочетающие в своем облике те или иные черты сходного строения (например, в плане общности размеров тела), морфологии птерилозиса и окраски рассматриваются в этой системе взглядов в качестве морфотипов.

Ригнер говорит о «рекурсивном»[6] принципе эволюции окраски, имея в виду, что одни и те же ее паттерны прослеживаются в таксонах совершенно разной степени филогенетической близости. Он пишет: «Мои данные о рекурсивных фенотипических

[5] Наиболее распространена в животном мире окраска по типу *скрадывающей противотени*, при которой верхние покровы окрашены в более темные тона по сравнению с нижними (подробности см. в книге: Котт, 1950: 46–59).

[6] Рекурсия — процесс повторения элементов в структурах, существенно подобных друг другу. Например, если два зеркала установить лицом к лицу, то возникающие в них вложенные отражения — это одна из форм бесконечной рекурсии.

проявлениях в разных таксонах заставляют снизить значимость (downplay) экологических функциональных механизмов как генераторов окрасочных паттернов и подчеркнуть взамен идею «внутренних ограничений, в качестве фактора, канализирующего эволюционные преобразования» [цитата из работы С. Гулда (Gould, 2002: 49)]. В самом деле, чрезмерное использование функционального подхода реально тормозит нас на пути к пониманию различных аспектов эволюции птиц, таких, например, как становление у них оперения. Восприятие идеи внутренних ограничений не означает отказа от дарвиновского отбора. Речь идет лишь о том, что вариации, с которыми он работает, не носят хаотического характера. В то время как данный окрасочный паттерн может выполнять определенные функции в неких специальных обстоятельствах, одни лишь функциональные объяснения не в состоянии дать ответ на вопрос, почему те или иные особенности окраски столь регулярно коррелируют с иными, определенными чертами морфологии» (Riegner, 2008: 611).

Автор выражает сомнение в том, что сходство морфотипов в таксонах, филогенетически удаленных друг от друга, едва ли стоит рассматривать непременно как результат конвергенции[7], когда случайные мутации становятся материалом для сходно направленных давлений отбора. Но даже если принять эту традиционную схему, следует признать мощное контролирующее воздействие множества ограничений химического и физического характера на процесс адаптаций к среде, не говоря уже о роли филогенетического груза. Такой подход дает возможность прогноза *эволюционных траекторий*, допустимых в рамках гипотетического спектра *потенциально возможных* паттернов морфологии оперения и его окраски (Riegner, 2008: 612).

Предлагаемый подход позволяет по-новому взглянуть на тренды в эволюции полового дихроматизма, о которых речь шла в разделе 3.3. Я целиком присоединяюсь к мыслям, высказанным в работе Ригнера, и буду придерживаться данной точки зрения далее в этой главе.

9.2. Моторика сигнального поведения: модели описания

Традиционный подход основывается на представлениях, суть которых изложена в преамбуле к этой главе. Они были разработаны в 30–40-е годы прошлого века основателями этологии К. Лоренцом и Н. Тинбергеном и в сфере описательных процедур продолжают существовать и поныне практически в первоначальном виде.

В этой системе взглядов внимание концентрируется на так называемых «демонстрациях» (displays). Сам этот термин таит в себе отголосок веры Дарвина в то, что особенности окраски самца «выставляются им напоказ», «демонстрируются» посредством тех или иных телодвижений. В истолковании ранних этологов демонстрацию рассматривали в качестве ритуализованного, высоко стереотипного комплекса реакций, так называемых фиксированных моторных координаций (fixed action patterns).

В рамках этой традиции моторику сигнального поведения вида описывают набором «отдельных кадров», отобранных исследователем из всего того потока поведения, свидетелем которого он был, наблюдая половые и агрессивные взаимодействиях особей. Для иллюстрации особенностей видоспецифических демонстраций наблюдатель отбирает такие кадры, которые, по его мнению, наиболее ярко характеризуют репертуар сигнального поведения данного вида. Эти серии картинок именуются этограммами. Пример такого способа отображения происходящего показан на рис. 9.1.

[7] Как это сделано, в частности, в заслуживающей внимания работе: Price, Whalen, 2009.

Метод этограмм вполне удовлетворяет задачам, которые ставили перед собой основатели сравнительной этологии. Одна из них состояла в том, чтобы выяснить, принадлежат ли некие популяции, ареалы которых разнесены в пространстве, к одному виду или представляют собой разные виды. Исходили при этом из положения, что моторика движений в ходе социальных взаимодействий более консервативна филогенетически, чем признаки внешней морфологии (и окраска оперения в их числе). Пример такого исследования, осуществленного совсем недавно, дан в работе: Scherzinger et al., 2006. Метод этограмм остается важным инструментом реконструкции филогенетических отношений между таксонами разного ранга.

В то же время, этот метод оказывается малопригодным для понимания того, как именно организован обмен информацией между самими животными в реальных условиях. Он дает представление о характере лишь некоторых, наиболее эмоционально окрашенных реакций особей, но не в состоянии адекватно отразить структуру сигнального поведения вида, взятого в качестве функциональной системы, организованной в соответствии с некой собственной внутренней логикой. Метод этограмм создает совершенно ложное представление о том, что демонстрации есть структуры дискретные, и потому способные трансформироваться в ходе эволюции вне тесной взаимосвязи со всеми прочими компонентами поведения. В действительности, те «сигнальные» конструкции, которым рассматриваются в качестве брачных либо угрожающих демонстраций, сплошь и рядом воспроизводятся животными в единых последовательностях поведения. Например, процесс формирования брачных пар зачастую насыщен антагонистическими актами, он может быть организован в рамках территориального поведения и у многих видов птиц несет в себе элементы гнездостроительного поведения (об этом см. ниже, в **примерах 1** и **2**). В традиционных описаниях эти органически взаимосвязанные компоненты единого процесса автоматически разносятся по разным категориям, будучи, таким образом, искусственно оторваны друг от друга.

Иными словами, главный и неустранимый порок традиционного способа описания сигнального поведения — это его вневременной характер. Совершенно неудовлетворительной оказывается попытка отобразить сложную динамику процесса коммуникации между особями в статическом наборе присутствующих в нем компонент. Эта предельная схематизация происходящего убивает, по сути дела, живую ткань исследуемого процесса. Подробную аргументацию сказанного, подкрепленную реальными данными, можно найти в ряде более ранних публикаций автора (см., напр., Панов, 1978/2009; см. также Панов, 2013).

Следует подчеркнуть одно обстоятельство, наиболее важное в контексте темы, которой посвящена эта глава. В той системе взглядов, о которых речь шла до сих пор, во внимание принимают лишь то, что происходит в момент «предъявления» особью своего моторного и структурного оснащения некоему социальному партнеру. Или проще, когда самец выполняет перед самкой «брачную демонстрацию», либо один самец демонстрирует другому «угрожающую позу». Считается, что именно такого рода события служат в череде поколений материалом для полового отбора, который работает с «демонстрациями» по тому же принципу, по которому естественный отбор улучшает функцию той или иной морфологической структуры (например, зубной системы).

Давайте допустим даже, что правы верящие в реальность сценария, согласно которому половой отбор, работая со столь эфемерным материалом, ведет, к примеру, к удлинению длины хвоста у потомков тех самцов, которые оказались успешными в привле-

чении самок или в конфронтациях с другими самцами. Пусть при этом хвост не только удлиняется, но и количество украшений на нем, в виде контрастных полос или пятен, поступательно увеличивается.

Остается, однако, вопрос, каким образом происходит дивергенция всех тех форм поведения, которые, сами не являясь «сигналами», обеспечивают свойственные данному виду условия, необходимые и достаточные для реализации самих «демонстраций». Так, например, у манакинов все социальные взаимодействия (конфликты между самцами и копуляции) строго приурочены к побегам кустарника, с которых самцы предварительно отрывают все листья. Спрашивается, как именно половой отбор мог способствовать появлению подобного поведения, многочисленные примеры которого я подробно рассмотрю ниже. Наверняка, рьяные поборники адаптационистских трактовок смогут без труда найти ответ и на этот вопрос. Например, «Самцы, которые не обрывали листья, имели меньший успех в репродукции, чем те, которые стали делать это». Едва ли вдумчивого биолога могут удовлетворить «объяснения» такого характера.

Модель описания и анализа коммуникативного поведения, разработанная автором. Имея в виду сказанное выше, я вижу адекватную стратегию описания сигнального поведения в том, чтобы категорически отказаться от резкого его отделения в качестве самостоятельной категории от всех прочих форм активностей, наблюдаемых при социальных взаимодействиях между особями. Все без исключения формы поведения, задействованные в этих процессах, я рассматриваю в качестве компонент видоспецифической *коммуникативной системы*.

Читатель может задать вопрос, в чем же отличие этого подхода от традиционных, рассмотренных выше? В процедурах описания, продиктованного концепцией классической этологии, коммуникативное поведение вида редуцируют до механического набора дискретных единиц-демонстраций, представленного в виде вневременного, статичного их перечня (этограммы). Я же акцентирую внимание на динамических сторонах обмена информации между особями. Подчеркивается, что это сложнейший многоступенчатый процесс, по ходу которого информативная ценность тех или иных сигналов может существенно изменяться (подробнее об этом см. Панов, 1978/2009: глава 3).

При таком подходе объект исследования предстает перед нами в качестве сложного системного образования, функционирующего в соответствии с *собственной внутренней логикой*. Фундаментальная задача как раз и состоит в том, чтобы понять суть заключенных в ней закономерностей. Без этого мы не сможем дать адекватный ответ и на вопрос об истинных биологических механизмах эволюции этих систем. Механизмы, о которых идет речь, едва ли имеют что либо общее с пресловутым половым отбором, в который можно верить в рамках подтверждения гипотезы по результату[8], но суть которого не поддается непосредственным исследованиям эмпирического характера.

Говоря о системном характере организации коммуникативного поведения, я имею в виду, что оно базируется на сложном взаимопересечении множества связей между структурными элементами квазидискретной природы. Для понимания эволюции таких динамических систем важнейшим инструментом служит детальный сравнительный анализ различий, возникающих на разных стадиях дивергенции коммуникативного поведения в группах родственных видов. При этом совершено недостаточно ограничиваться

[8] Принцип «подтверждения следствием» (Hempel, 1966) состоит в том, что факты интерпретируются таким образом, чтобы они соответствовали априорному допущению, в данном случае — о реальности полового отбора. Понятно, что такой подход приводит к порочному кругу в рассуждениях.

сопоставлением одних лишь «типичных видоспецифических сигналов» типа демонстраций. Мы вынуждены будем учитывать все условия, необходимые для их реализации, которые обусловлены пространственно-временными отношениями между особями внутри дема; способы объединения оптических и акустических компонент в полимодальные сигнальные структуры; принципы организации протяженных во времени сигнальных рядов; особенности их «компоновки» с элементами прочих форм активности (поведения «повседневного», комфортного, гнездостроительного и пр.), которые, в свою очередь, выполняют важные сигнальные функции (Tavolga, 1974; Панов, 1978/2009).

Мои сравнительные исследования по строению коммуникативных систем у видов разной степени таксономической близости показали, что более или менее явные различия обнаруживаются в большинстве, если не во всех компонентах и звеньях этих систем, вплоть до вокализации птенцов. Иными словами, на основе данных полевых наблюдений не представляется возможным разграничить сигнальные средства «более существенные» и «менее существенные» с точки зрения эффективности процессов внутривидовой коммуникации (Панов, 1978/2009, 1989*а*). Результаты этих исследований показали несомненное соответствие в уровнях дивергенции коммуникативных систем видов и их генеалогической удаленности друг от друга. Чем больше генетическая дистанция между видами, тем меньше степень изоморфизма в структуре их коммуникативных систем (Панов, 1989*а*: 324–325). Этот тривиальный, казалось бы, вывод наводит на мысль, что процесс дивергенции коммуникативных систем идет путем имманентного накопления случайных (нерегулярных) различий в структурных и конструктивных особенностях системных образований, эволюционирующих независимо друг от друга — точно так же, как это имеет место в эволюционных трансформациях морфологических структур.

Примеры тесного переплетения «демонстрационного» и гнездостроительного поведения при ведущей роли пространственно-временных координат в организации коммуникативного процесса. Чтобы не быть голословным, коротко поясню на двух примерах основной тезис моей концепции о непродуктивности категорического разграничения между «демонстрациями», трактуемыми в качестве продукта полового отбора, и всеми прочими формами поведения особей в ходе социальных взаимодействий.

Пример 1. У сорокопутов рода *Lanius* процесс взаимодействий партнеров при формировании пар идет параллельно и в неразрывной связи со становлением гнездостроительного поведения. По сути дела, именно подготовка к постройке гнезда служит основой постепенного упрочения единства пары. Посмотрим, как это происходит у индийского жулана *L. vittatus*. У этого вида гнездостроительное поведение формируется у самцов раньше, чем у самок. Пары этих птиц строят от одного до трех «ложных гнезд», которые они бросают на разных стадиях строительства. Постройке первого «ложного гнезда» предшествует еще один этап — гнездостроение «вхолостую» (vacuum nest building), фактически еще без приноса строительного материала. Здесь мы можем проследить все стадии постепенного перехода от тех «демонстраций» в развилках ветвей, которые самец адресовал самке в момент ее первого появления на участке, до истинного гнездостроения.

По существу, практически вся социальная активность членов пары организована вокруг одной развилки ветвей или нескольких, предоставляющих удобное место для постройки гнезда. У одной из пар уже на протяжении первых 3.5 ч после встречи пар-

тнеров самец посещал развилки 10 раз, а самка — 6 раз. Спустя 5 дней, за то же самое время самец прилетал в развилки уже 28 раз (в четыре разные куста), а самка — 7 раз. Мы видим, что у самца это поведение явно прогрессировало, тогда как у самки осталось фактически на первоначальном уровне.

Проследим поведение птиц, посещающих развилки ветвей, спустя неделю после формирования пары. Когда в развилку прилетал самец, он лишь изредка приносил сюда совершенно ничтожные порции строительного материала, такие например, как комок паутины или клочок растительного пуха. Самка при посещении развилки не делала и этого. Обе птицы, тем не менее, проделывают в развилках типичные движения гнездостроения. Особенно ярко эти движения выражены у самца. На первых порах — это повороты головы в разных направлениях, словно имитирующие перекладывание несуществующих травинок и загибание их концов, как это делают птицы, сплетающие стенку гнезда. Затем к этим движениям добавляются и другие: птица поворачивается вокруг вертикальной оси, словно уминая лоток гнезда своим телом. Нередко эти элементы гнездостроительного поведения связаны *переходными вариантами* с теми «демонстрациями» в развилках ветвей, которые мы наблюдали в момент формирования пары. Вся эта деятельность сопровождается у самца вокальными сигналами трех типов, так что в ходе данного посещения можно слышать либо серии звуков какого-либо одного типа, либо комбинации разных. Вокализация самки неизменно единообразна. У обоих особей общий для них тип сигнала — это те же самые звуки, которые сопровождают формироваание пар и территориальные конфликты между самцами, занимающими соседние участки.

Уже на стадии гнездостроения вхолостую можно наблюдать различные варианты церемонии «смены партнеров на гнезде». Обычно, когда одна из птиц пребывает в развилке, а ее партнер прилетает сюда, первая ретируется, а второй ложится на ее место. Чаще таким образом самка сменяет самца. При встрече птиц у развилки наблюдаются элементы угрожающей позы. Иногда самец кормит *самку, сидящую в развилке*, чаще же ритуал кормления совершается в стороне от этого места. Эти кормления следуют сериями (по 2–3) с паузами между ними длительностью 1–5 мин и с временными промежутками между сессиями вокализации до получаса и более. Обе птицы изредка пытаются брать строительный материал на земле, но не относят его в избранную ими развилку. Одна из развилок посещается обоими партнерами особенно часто, в других они задерживаются и кричат лишь эпизодически.

Постепенно самка все более включается в гнездостроение и начинает приносить материал чаще, чем ее супруг. Самец и, в меньшей степени, самка почти до конца гнездостроения в моменты посещения гнезда продолжают здесь свои вокальные упражнения. При копуляции садке предшествуют одна из форм поведения, которую можно было наблюдать у самца при посещении им развилок ветвей (трепетание крыльями в сопровождении так называемого «птенцовой позывки»). Однако по окончании спаривания он токует перед партнершей с песней — точно так же, как в момент формирования пары.

Пример 2. У индийского и черногрудого воробьев (*Passer indicus*, *P. hispaniolensis*), гнездящихся в плотных колониях, львиная доля всех взаимодействий на почве формирования пар, их консолидации и половых контактов партнеров теснейшим образом переплетена с гнездостроительным поведением (в самом широком смысле слова), куда мы включаем процессы выбора и освоения гнездового убежища, его подготовку к гнез-

достроению (в частности, очистку от прошлогодних остатков), добывание строительного материала (в том числе и хищения его из соседних гнезд), собственно строительную деятельность. Разнообразные акты из ансамблей этого типа активности в сочетании со всевозможными позами складываются в сложные поведенческие секвенции, вариабельность которых практически беспредельна.

При сопоставлении коммуникативного поведения этих двух видов мы обнаруживаем практически полную гомологию исходных элементов. В схеме сходны и конфигурации демонстративных поз, которые, однако, у черногрудого воробья оказываются заметно более «экстравагантными».

Но особенно ярко межвидовые различия выявляются при сопоставлении секвенций поведения в ходе социальных взаимодействий. Здесь перед нами яркий пример того, что истинная мера сходства и различий в коммуникативных системах близких видов может быть выявлена лишь на базе сравнительного анализа целостных, протяженных во времени поведенческих конструкций, используемых, в частности, в ходе формирования пар.

В данном случае различия сводятся, конспективно, к следующему. Во-первых, самец черногрудого воробья приступает к гнездостроению сразу же после того, как он занял свою микротерриторию, то есть, еще будучи холостым. «Брачные демонстрации» тесно вплетены в гнездостроительную активность. У индийского воробья постройка гнезда начинается лишь после образования пары, по инициативе самки, а самец включается в эту деятельность обычно во вторую очередь. Во-вторых, у черногрудого воробья центром активности самца служит строящееся им гнездо. В момент первого появления самки она применяет силу, чтобы занять гнездовую платформу, если постройка еще не закончена, или же внутреннюю полость почти готового гнезда. Из этих, по форме агонистических взаимодействий, по существу, и складывается процесс формирования пары. Холостой самец индийского воробья более равномерно использует свою микротерриторию и охраняет ее границы. Реакция самца на только что появившуюся самку аналогична реакции на территориального конкурента. Самка вынуждена преодолевать агрессивность самца, чтобы проникнуть в абонированное самцом убежище. При общей для обоих видов агонистической окраске взаимодействий в момент формирования пар, у черногрудых воробьев активная роль «агрессора» принадлежит самке, а у индийских воробьев — самцу (Панов, Раджабли, 1972; Иваницкий, 1985).

Оба эти примера заставляют, на мой взгляд, усомниться в реальности полового отбора и искать альтернативы ему в объяснении эволюции сигнальных средств, обеспечивающих нормальный ход процесса коммуникации. Если принять на веру справедливость господствующей идеи, согласно которой именно кратковременные демонстрации служат определяющим моментом в организации межполовых отношений (в первую очередь избирательность самок к внешним характеристикам особей противоположного пола), то правдоподобным может *показаться* такой селективный фактор как половой отбор. Однако, пристальный анализ реальных процессов коммуникации у животных с очевидностью говорит о том, что исходная посылка имеет очень мало общего с тем, что происходит в действительности. Трудно представить себе, каким образом на основе психических особенностей самок могло бы сформироваться брачное поведение самцов, многоплановый характер которого я попытался показать в двух приведенных примерах.

9.3. О «двухкомпонентных» демонстрациях павлинов

Брачные демонстрации индийского павлина *Pavo cristatus*, при которых он выставляет напоказ множество глазчатых пятен, украшающих перья надхвостья длиной до полутора метров, считают ярким и неопровержимым примером творческой роли полового отбора. Этот случай интересен и в другом отношении. Он показывает, как при усиленном акцентировании неких характеристик явления, работающих в пользу доктрины полового отбора, другие стороны происходящего устойчиво остаются за пределами внимания исследователей.

Дело в том, что демонстрационное поведение, о котором идет речь, четко распадается на две резко различные фазы, в каждой из которых эффект определенных компонент окраски усиливается за счет соответствующих двигательных реакций. При появлении самки в поле зрения самца он поднимает украшенный глазками шлейф, но сразу же делает резкий поворот на 180° и выставляет на ее обозрение серый клиновидный хвост и приспущенные ярко-оранжевые крылья. На этом этапе самец энергично трясет ими вверх-вниз и одновременно пятится короткими шажками в сторону самки (рис. 9.4*а*). Я полагаю, что именно это часть церемонии свидетельствует об ее адресном характере (поскольку поднятие и разворачивание надхвостья самцом зачастую приходиться видеть и в отсутствие самки). На этом этапе самец иногда резко складывает крылья под хвостом изящной «бабочкой» (рис. 9.4*б*). Лишь после того, как самцу удается сблизиться с самкой на дистанцию меньшую, чем длина шлейфа, он делает поворот на 180° и принимает ту самую знаменитую позу, которую мы сотни раз видели на фотографиях в популярных журналах. Наклонив вперед корпус, самец короткими резкими шажками подвигается все ближе к самке, словно бы стараясь охватить ее наклоненными вперед перьями шлейфа. При этом время от времени широкие серые перья хвоста трутся друг о друга, треща и вибрируя, а по надхвостью при этом пробегает дрожь. В этот момент раздается громкое шуршание, напоминающее шелест листвы при порыве ветра («демонстрация дрожания» в статье: Takahashi et al., 2008). Два совершенно разных комплекта стимулов, адресованных самке, могут многократно сменять друг друга в ходе одного взаимодействия (рис. 9.5). Как видно из этой схемы, в некоторых взаимодействиях самец вообще не поворачивается к самке «лицом» (позиция IV) или же показ испода хвоста преобладает по длительности (позиция XI).

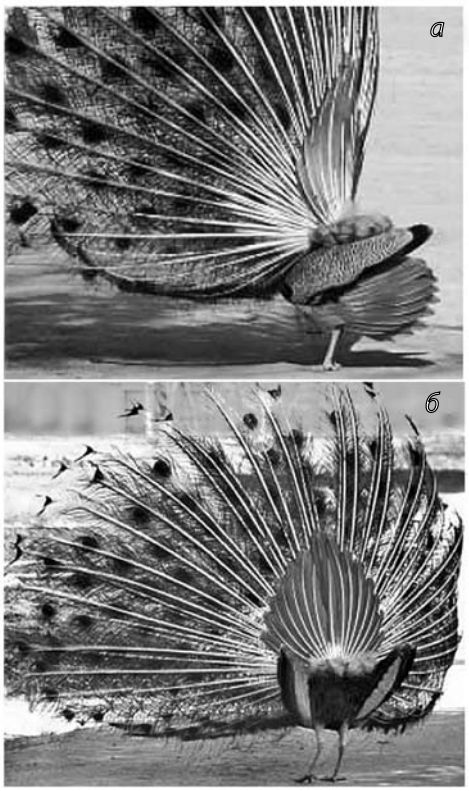


Рис. 9.4. Две «демонстрации» самца индийского павлина *Pavo cristatus*, адресуемые самкам.
Фото автора.

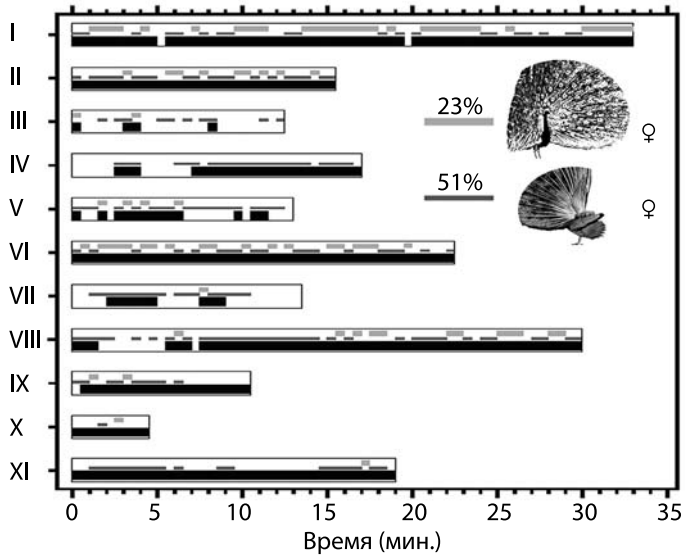


Рис. 9.5. Хронометраж одиннадцати сеансов брачного поведения самца индийского павлина в присутствии самки (широкая черная полоса) и в ее отсутствии. Значок ♀ показывает положение самки относительно самца.
Из: Dakin, Montgomerie, 2009, с изменениями.

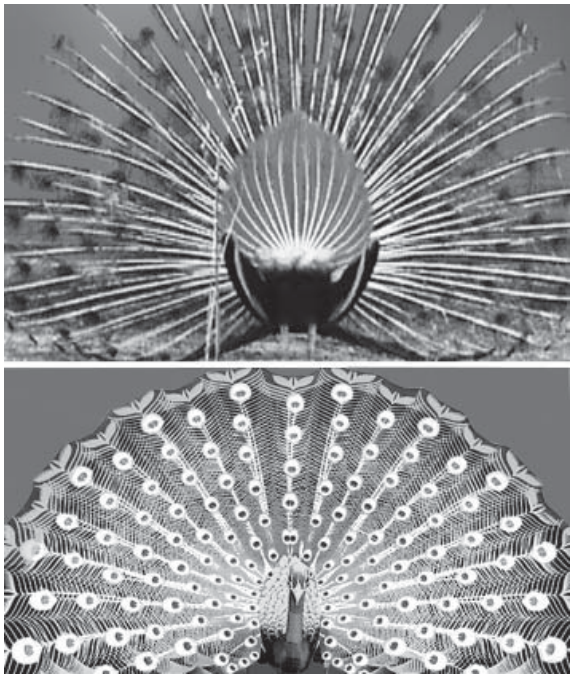


Рис. 9.6. Два контрастирующих друг с другом оптических эффекта, поступающих к самкам во время ухаживания за ними самцов.

Возникает вопрос, как можно рационально объяснить, исходя из представлений о «межполовом отборе», формирование в поведении самцов двух альтернативных, по сути дела, моторных стереотипов, которые генерируют принципиально разные оптические эффекты (рис. 9.6). Гораздо продуктивнее было бы попытаться понять происхождение этой сложной последовательности поведения самцов путем сравнительного анализа механики двигательных реакций у как можно большего числа видов Курообразных, чего до сих, к сожалению, не сделано[9]. Мне кажется, что автоматическая апелляция к отбору, движимому особенностями психики самок, может рассматриваться здесь не иначе, как «уход в убежище невежества», если следовать выражению А.А. Любищева (1971). Кстати сказать, ряд серьезных аргументов против привлечения полового отбора к объяснению эволюционного становления брачных демонстраций индийско-

[9] Такие элементы этого стереотипа, как поднимание хвоста и повороты на месте, присутствуют в поведении ряда других видов Курообразных, например у индюка *Meleagris gallopavo*.

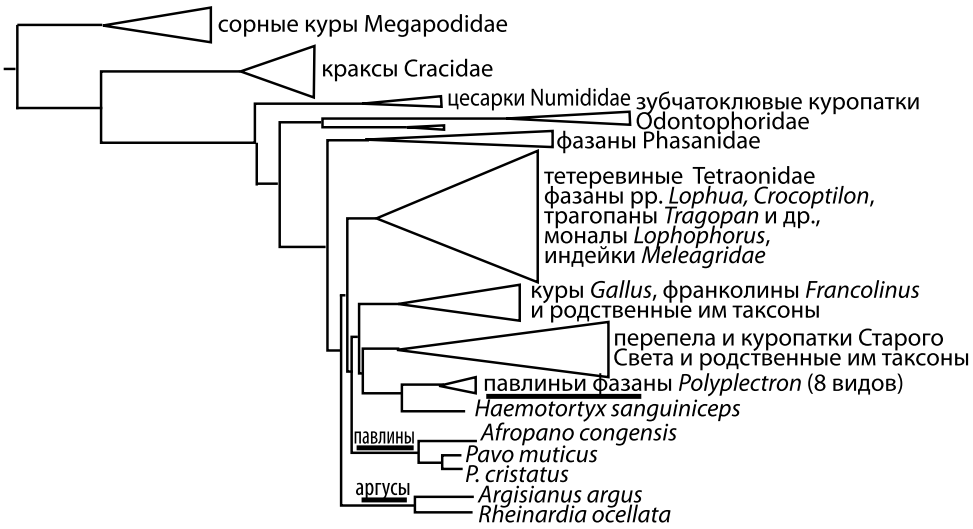


Рис. 9.7. Место таксонов, для которых характерна глазчатая окраска оперения в системе Курообразных.
Из: Kimball et al., 2011.

го павлина приведены в прекрасной работе группы японских исследователей (Takahashi et al., 2008)

Интересно, что у яванского павлина *Pavo muticus*, вида сестринского индийскому павлину, брачное поведение организовано по той же схеме, с той разницей, что здесь отсутствуют вертикальные движения крыльев в положении «спиной к самке». В отличие от синих тонов, в которые окрашен самец индийского павлина, яванскому свойственны зеленые. Кроме того, у второго вида половой диморфизм выражен в гораздо меньшей степени, чем у первого, поскольку самки по окраске оперения больше похожи на самцов. Эти два вида настолько близки, что в неволе дают плодовитое потомство. Трудно представить себе, что «вкусы» самок предкового вида некогда изменились таким образом, что в Пакистане, Индии и Шри-Ланке они стали предпочитать синих самцов, а в Бирме, Вьетнаме и на о. Ява — зеленых. На самом деле, перед нами стандартный случай географической изменчивости. Поэтому трудно сомневаться в том, что дивергенция окраски особей обоих полов и выпадение одного элемента в брачном поведении яванского павлина есть результат действия факторов, которые Дарвин называл «ненаправленной изменчивостью».

На ту же мысль наталкивает более широкое рассмотрение групп видов, для окраски оперения которых наиболее характерны всевозможные глазчатые пятна и структуры, от которых те могут быть производными. Положение этих видов в системе Курообразных показано на рис. 9.7. Сюда, помимо двух близких видов павлинов относятся принадлежащий тому же филуму африканский павлин *Afropavo congensis* и 8 видов павлиньих фазанов (род *Polyplectron*), о которых речь шла в главе 3. Следует упомянуть еще два вида, стоящие у корней эволюционного древа семейства Phasianidae. Это большой аргус *Argusianus argus* и хохлатый аргус *Pheinardia ocellata*.

Особенности оперения африканского павлина, занимающего базальное положение по отношению к двум видам рода *Pavo*, позволяет понять, каков мог быть морфологи-

Рис. 9.8. Большой аргус *Argusianus argus* (самец во время токования) и хохлатый аргус *Pheinardia ocellata*.

ческий базис для формирования экстравагантных шлейфов у самцов настоящих павлинов. У африканского павлина перья надхвостья удлинены настолько, что полностью прикрывают хвост сверху. К тому же на этих перьях присутствуют небольшие глазки каплевидной формы, но выражен этот признак *только у самок*!

Что касается аргусов, то здесь нетрудно предположить постепенное развитие глазчатых пятен из простых, покрывающих все оперение хохлатого аргуса (рис. 9.8). Но эти пятна, напоминающие освещенные сверху шары, развились не на надхвостье, как у павлинов, а на второстепенных маховых, которые и демонстрируются самцом самке во время брачных игр. Видно, самки предков аргуса почему-то обладали совершенно иным «вкусом», нежели тот, который свойственен самкам павлинов.

Взятые вместе, все эти факты наводят на мысль о том, что разным филумам свойственны свои собственные устойчивые тренды в характере эволюционных преобразований структуры оперения, его окраски и моторики брачного поведения. В данном случае это можно видеть при сопоставлении архаичного рода аргусов и более молодой ветви, объединяющей три вида павлинов. На этих частных примерах мы видим, по сути дела, нечто подобное различиям между крупными таксонами. Так, глазчатая окраска широко распространена у Курообразных, но практически не свойственна Гусеобразным[10]. Это — категория явлений, причины которых остаются непонятыми, во

[10] Как показано в работах на чешуекрылых, «...положение, количество, форма и цвет глазчатых пятен существенно независимы от прочих паттернов и структур и *могут быстро эволюционировать в результате сравнительно небольших изменений в сфере взаимодействий между регуляторными генами*. Эти результаты, полученные на бабочках, могут иметь общее значение в применении к вопросу об эволюции цветовых паттернов у животных. Разнообразие цветовых рисунков в разных таксонах, таких как рыбы, змеи, птицы и во многих группах насекомых может основываться на аналогичных принципах онтогенетического развития, независимых от прочих, контролирующих становление телесных структур. В самом деле, немногие или даже единичные гены ответственны за резкие изменения паттернов окраски у наземных моллюсков, рыб и змей (ссылки на 4 источника)» (Brakefield et al., 1996). «Когда методы генетики и биологии развития скомбинированы с филогенетическим анализом, появляется инструмент для демонстрации того, как именно ограничения, возникающие в контексте функционирования генов в процессе развития, работают на изменения трендов эволюционных траекторий» (Brakefield, French, 1999. См. также подробное обсуждение результатов аналогичных исследований по генетической детерминации рисунка на крыльях плодовых мушек Drosophila и их межвидовой изменчивости в работе: Шаталкин, 2009: 226–231 и рис. 5.3).

многом потому, что их изучению до сих пор уделяли очень мало внимания (см. выше обсуждение этого вопроса в разделе 9.1 по материалам программной статьи: Riegner, 2008). Вместо этого все силы научного сообщества брошены на оправдание реальности такого нематериального, по сути дела, фактора, как половой отбор. Когда на базе этих господствующих воззрений приходится обсуждать различия между окраской и брачным поведением павлинов и аргуса, становится хорошо понятным, почему биологи первоначально категорически отказывались принимать всерьез мысли Дарвина на этот счет. Я склонен думать, что причины наблюдаемых нами трансформаций лежат в существовании устойчивых эволюционных траекторий, которые в каждом филуме канализированы некими глубинными механизмами, исследование которых еще только начинается (см. сноску 10). На мой взгляд, едва ли можно сомневаться в том, что здесь мы имеем дело с процессами ортогенетического характера (см. выше, 9.1).

9.4. Райские птицы (семейство Paradisadeidae)

Вопрос о том, имеет ли место сопряженная эволюция окраски оперения у птиц и их демонстрационного поведения удобно рассмотреть на примере таксона, достаточно компактного и претерпевшего в то же время далеко зашедшую диверсификацию. Я выбрал в качестве такого объекта семейство райских птиц, возраст которого насчитывает 28 миллионов лет (Irestedt et al., 2009; вкладка 3 между с. 400 и 401). Анализ интересующего нас вопроса применительно к этой группе особенно важен, поскольку разнообразие окрасок и демонстраций у самцов райских птиц считают *самоочевидным* следствием полового отбора и наиболее яркой иллюстрацией его реальности.

Это семейство включает в себя 40 видов, распределенных между 12 родами, из которых 4 монотипичны[11]. Это архаическая группа Воробьинообразных. У больше части видов самцы держатся в сезон размножения на токовых площадках, разнесенных в пространстве, реже образующих кластеры (разреженные арены). Истинная территориальность самцов здесь отсутствует. Только видам семейства Paradisaeidae (за исключением одного) свойственна система токов. Из рисунка (вкладка 3) хорошо видно, насколько существенна дивергенция между родами по особенностям внешней морфологии, включая, прежде всего, характер оперения разных частей тела. То же можно сказать о различиях по общим размерам особей, что не отражено на приведенной иллюстрации.

У видов, всех или некоторых, из пяти родов (подчеркнуты на рисунке), относящихся к далеко разошедшимся ветвям семейства, металлически блестящие жесткие перья груди образуют своеобразный пластрон, чаще всего разных оттенков зеленого цвета. Насколько известно, по крайней мере у самцов двух видов из монотипических родов (*Lophorina* и *Semioptera*) эти пластроны оттопыриваются вперед во время демонстрационных акций. У всех пяти видов рода *Parotia* пластрон становится особенно хорошо заметным на фоне черного оперения, когда самец проделывает весьма своеобразный брачный танец на земле[12]. Как можно видеть из рис. 9.9, во всех

[11] Недавние молекулярные исследования заставили исключить из состава семейства роды *Cnemophilus* и *Loboparadisea* (см. Irestedt et al., 2009: 1).

[12] Изучение структуры этих перьев у *Parotia lawesii* показало, что в силу уникального строения их бородок спектр отраженного света существенно меняется в зависимости от угла его падения и, соответственно, при резких движениях самой птицы (Stavenga et al., 2011).

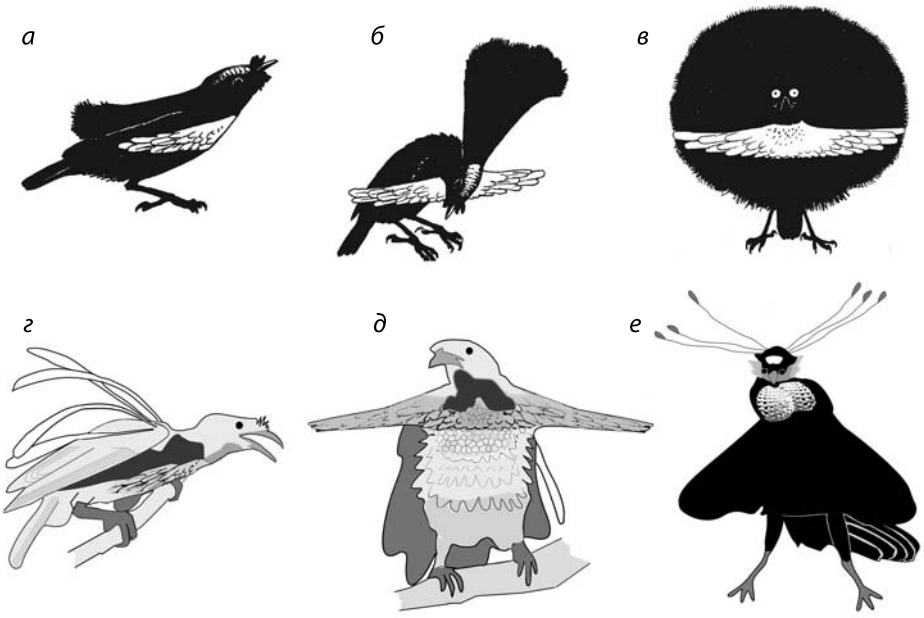


Рис. 9.9. Элементы брачного поведения райских птиц. *а–в* — последовательные фазы демонстрации самца *Lophorina superba*; *г, д* — позы самца *Semioptera wallacii*; *е* — фрагмент танца самца *Parotia sefilata.*
а — из: Frith, Frith, 1987; *г, д* — по фотографиям T. Laman из: Firth, Firth 2009.

этих случаях демонстрация пластрона сочетается с элементами поз и телодвижений, принципиально разными у сравниваемых видов. Этот пример очевидным образом свидетельствует о том, что в данном случае окраску можно рассматривать в качестве признака более консервативного в группе, появление которого предшествовало формированию моторики, обеспечивающей ту или иную конфигурацию демонстрационных поз.

Видовая специфика целостных последовательностей брачного поведения. Совершенно иная картина вырисовывается, если сравнивать не видоспецифические позы, а организацию всех тех действий самцов, которые в итоге приводят к копуляции. Практически у всех видов райских птиц самцы привлекают самок к индивидуальным, заранее избранным «местам свиданий» широковещательными вокальными сигналами. В этом смысле здесь нет никаких отличий от того, что мы видим у всех прочих видов птиц и прочих животных, обладающих акустическим поведением. Своеобразие райских птиц состоит в том, что эти места свиданий у ряда их видов претерпевают существенные изменения за счет активности самих самцов. У двух видов рода *Difyllodes* и у пяти из рода *Parotia* они очищают токовые площадки на земле от листового опада и обрывают листья с побегов кустарника, произрастающего в этих местах. У первых двух видов встреча самца и самки перед копуляцией происходит именно на этих вертикальных оголенных побегах (рис. 9.10). На расчищенной площадке самца паротии такой побег

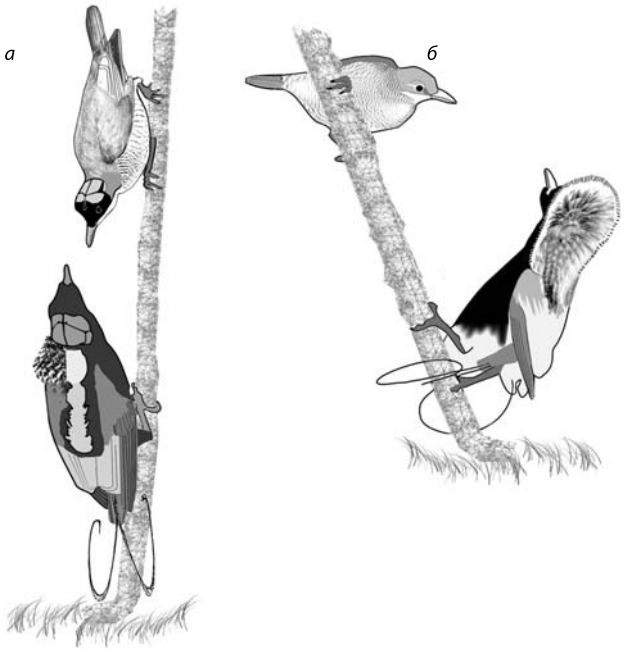


Рис. 9.10. Предкопуляционные взаимодействия самца (внизу) и самки райских птиц *Diphyllodes respublica* (*а*) и *D. magnificus* (*б*).
По фотографиям T. Laman из: Firth, Firth, 2009.

служит организующим стержнем для его брачного танца: в этот момент птица, держа его в поле зрения, ритмично движется вправо и влево по линии, отстоящей примерно на метр от этой вертикальной структуры (Scholes, 2008*а*).

Встреча самца и самки на вертикальных структурах, как это происходит у двух видов *Difyllodes*, свойственна также пяти видам других родов, существенно удаленных друг от друга на филогенетическом древе. У *Seleucidis melanoleucus* (монотипический род) и у видов родов *Ptiloris* и *Epimachus* эти свидания происходят на обломанных вершинах сухих древесных стволов, господствующих над окружающей растительностью. Самцы *Semioptera wallacii* (монотипический род) и по крайней мере шести видов рода *Paradisaea* обрывают листья с вертикальных ветвей в кронах деревьев и используют эти оголенные «шесты» в качестве субстрата, на котором имеют место их предсовокупительные контакты с самками (Lecroy et al., 1980; Lecroy, 1981; Frith, Frith, 2009). Характер распределения по таксонам стереотипов обрывания листьев и использования вертикальных структур в брачном поведении райских птиц показан на вкладке 3. Совершенно очевидно, что эти особенности поведения входили, в той или иной форме, в поведенческий репертуар некого предкового вида[13]. Сегодня они сохраняются в консервативной форме у видов, принципиально различающихся по множеству черт внешней морфологии, таких как общие размеры особей, фактура оперения и его окраска.

Сами эти акции подготовки субстрата к последующим половым взаимодействиям (расчистка токовых площадок и оголения ветвей) совершаются в отсутствие самок. Следовательно, эти формы поведения не подлежат «контролю» с их стороны, что не позволяет объяснить их происхождение действием полового отбора. Впрочем, насколько мне известно, никто и не предпринимал попыток обсуждать механизмы эволюции

[13] Такое поведение выработалось независимо в семействах Pipridae (манакины), Cotingidae (горный петушок *R. rupicola*) из примитивных Воробьинообразных и даже у неворобьиных, таких, например, как аргус.

такого рода акций. Существует мнение, что эти стереотипы повышают шансы самцов быть увиденными самками и облегчают тем маневренность на его участке. Но эти последствия «подготовительной» активности самцов легко объяснить действием стандартного естественного отбора, не апеллируя к гипотетическим селективным факторам, основанным на идее «эстетического вкуса» самок.

Сочетание моторики и особенностей оперения у сестринских видов. Формирование в эволюции гипотетических «предпочтений» самок к особенностям конфигурации брачных поз и окраски самцов («украшениям», по терминологии доктрины полового отбора) кажутся, на первый взгляд, поистине удивительными, когда мы переходим к сопоставлению этих признаков у близких видов. Эти несходства, показанные на рис. 9.10, наводят на мысль, что их причина лежит в случайном накоплении мелких различий по принципу неопределенной изменчивости, положенного в основу всей дарвиновской теории естественного отбора. Масштаб наблюдаемой диверсификации перестанет удивлять, если принять во внимание, что сравниваемые виды разошлись около 5 млн. лет назад. С другой стороны, можно задать вопрос, как под воздействием «межполового» или «внутриполового» отбора могли сформироваться удивительные особенности покровов головы самцов *Difyllodes respublica* (а заодно и самок!), резко отличающие этот вид от сестринского *D. magnificus*. Темя и затылок особей первого вида одеты голой кожей синего цвета, пересеченной в *геометрическом порядке* тонкими рядами очень коротких черных перышек (рис. 9.10*а*). Ничего подобного нет у второго вида, у самцов которого, как бы «вместо этого, в угоду самкам», сформировался высокий перьевой «воротник» на зашейке.

Сравнительный анализ структуры брачного демонстрационного поведения. Вернемся теперь к тем акциям, которые в литературе именуются «брачными демонстрациями». По моей терминологии — это поведенческие конструкции второго уровня интеграции, которые построены из элементарных двигательных актов (ЭДА — Панов, 1978/2009). Из обзора разнообразия таких конструкций у райских птиц в работе К. Фрита и Д. Фрит (Frith, Frith, 2009) и анализа видеоклипов их брачного поведения в Youtube следует, что даже у филогенетически далеких видов они представляют собой комбинации из ограниченного числа ЭДА, модифицированных в каждом случае в той или иной степени (табл. 9.1)[14]. Эти комбинации непредсказуемым образом сочетаются с видоспецифическими комплексами структурных и окрасочных признаков оперения, как это следует, в частности, из рис. 9.9 и 9.10. Таким образом, напрашивается вывод о независимой эволюции моторики демонстрационного поведения и особенностей внешней морфологии. Я полагаю, что представления об их сопряженной эволюции у птиц основываются на поверхностном впечатлении, которое производят на исследователя чисто внешние эффекты, возникающие *с неизбежностью* на основе столь сложной комбинаторики. Именно этот имманентный процесс приводит к формированию в эволюции сочетаний признаков, *уникальных* для каждого вида. С этой точки зрения нет необходимости привлекать для объяснения подобных эффектов идею полового отбора и сопряженной эволюции моторики демонстрационного поведения и «украшений», как это делают, в частности, Дж. Биерс с соавторами. Они пишут: «Мы показали, что украшения самцов многих видов сочетаются с компонентами вычурной (conspicuous) моторики демонстраций и полагаем, что такие

[14] О присутствии сходных элементов в демонстрационном поведении видов из разных родов райских птиц см. также: Frith, 1976; Frith, Frith, 1997.

украшения часто возникают вторично ради (as a way) усиления [эффектов] сноровки и энергичности сигнальных движений» (Byers et al., 2010).

Таблица 9.1. Однотипные элементы демонстрационного поведения в 13 родах райских птиц.

	Оттопыривание грудного оперения	Демонстрация зева*	Распушение брюшного* оперения в виде юбки	Поднимание «воротника» на загривке	Размахивание крыльями*	Прыжки на пружинящих* ногах	Приседания*	Раскачивание в горизонтальной плоскости*	Повисание вниз головой
Paradisaea	+				+	+		+	+
Difyllodes	+	+	+						
Cicinnurus	+	+	+		+				+
Astrapia									+
Epimachus		+						+	
Ptiloris	+	+	+		+	+			
Lophorina		+				+			
Semioptera	+				+	+			
Drepanornis		+	+						+
Seleucidis	+				+			+	
Parotia			+					+	
Pteridophora	+						+		
Manucodia	+								

* Элементы поведения, описанные для видов птиц из других семейств.

Э. Шолес, основываясь на своем превосходном сравнительном исследовании по четырем видам рода *Parotia*, приходит к выводу, что одни и те же элементы моторики сигнального поведения в каждом случае объединены в устойчивые комплексы, которые автор называет «модулями» (рис. 9.11). Это заключение хорошо согласуется с тем, что мной было сказано в предыдущем абзаце. Однако его интерпретации этой закономерности полностью расходятся с основной идеей этой главы. Он пишет: «Мои результаты показывают, что уровень различий между видами выше при рассмотрении [конструкций] высокого уровня интеграции (демонстрации-модули), чем при сравнении их составляющих[15]». «Такого рода модули, — продолжает автор, — присутствовали в поведении общего предка, а сложность в их проявлении увеличивается во времени, поскольку они диссоциируются и далее *дивергируют независимо друг от друга*» (Scholes,

[15] В частности, тех элементов, которые я отношу к категории ЭДА.

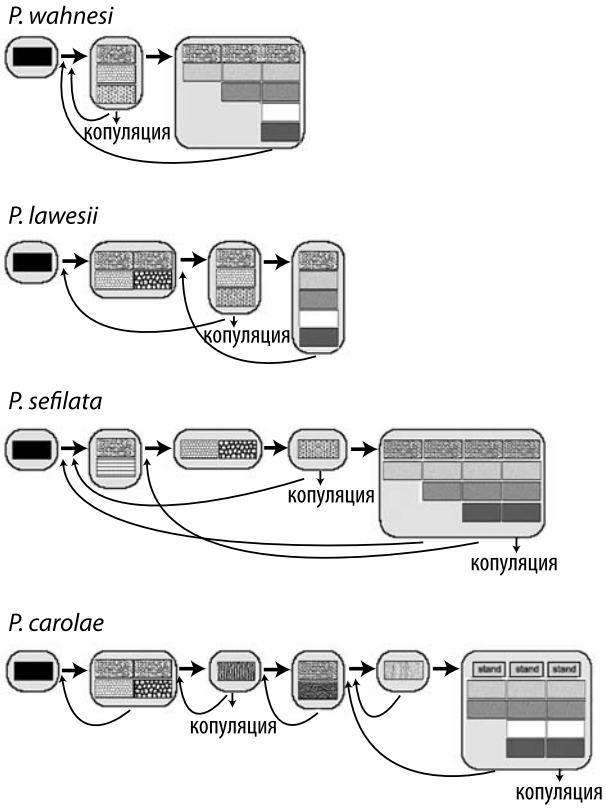


Рис. 9.11. Последовательности действий самцов четырех видов райских птиц рода *Parotia*, непосредственно предшествующих копуляции. Гомологичные акции обозначены одинаково заштрихованными параллелограммами. Из: Scholes, 2008*б*.

2008*б*: 491). На мой взгляд, этот последний вывод никак не вытекает из эмпирических материалов автора и может рассматриваться скорее как уступка доминирующим представления.

О том же говорит одно из заключительных замечаний цитируемой статьи: «...приведенные здесь материалы подтверждают справедливость нового сценария, согласно которому половой отбор может быть главным фактором крупномасштабных трансформаций [сигнального поведения] за счет дупликаций, реорганизации и дивергенции это-фенотипических модулей» (Scholes, 2008*б*: 503). На мой взгляд, схема эволюции демонстрационного поведения, предлагаемая автором на основе прекрасно собранных и осмысленных эмпирических данных (показанная на рис. 9.11), говорит как раз об имманентных, непредсказуемых преобразованиях этих структур, совершенно не требующих апелляции ни к половому, ни даже к естественному отбору. Это своего рода «случайные блуждания» в рамках некой изначально предопределенной структурной схемы поведения.

М. Иректед с соавторами, оставаясь в рамках доктрины полового отбора, указывают, что важнейшая ее идея, согласно которой «половой отбор может генерировать высокую скорость видообразования и быстрые изменения половых орнаментов, не подтверждается данными по райским птицам» (Irestedt et al., 2009: Conclusion). Эти авторы всячески подчеркивают длительность процессов дивергенции в этой группе птиц. В ходе этого процесса резкий половой диморфизм, свойственный большинству видов этого семейства, практикующих промискуитет, может быть вторично утрачен (у видов рода *Paradigalla*[16]). Замечу, что

[16] У одного из них сохраняются промискуитетные отношения между полами, у второго характер социальной организации не выяснен. Кстати сказать, идея, согласно которой резкий половой диморфизм свойственен полигамным видам и непременно отсутствует у моногамных, в этом случае не подтверждается. Не доказана она и в отношении шести мономорфных видов из клады *Manucodia – Phonigammus – Lycocorax* (вкладка 3, внизу). Среди них моногамия достоверно показана только для *Phonigammus keraudrenii*, тогда кака 5 других видов не изучены в этом отношении (Frith, Frith, 2009).

возможность вторичного перехода к моногамии без утраты резкого полового диморфизма предполагается в отношении синей райской птицы *Paradisaea rudolphi* (Lecroy, 1981).

Продуктивно ли противопоставление «межполового» отбора «внутриполовому». В работе, посвященной анализу причин дифференциального репродуктивного успеха самцов паротии *Parotia lawesii* сказано: «Чрезвычайно важно оценить относительную роль конкуренции между самцами и выбора полового партнера самками в половом отборе у этого вида» (Pruett-Jones, Pruett-Jones, 1990: 487). Эти два фактора традиционно обозначаются как, соответственно, «внутриполовой» и «межполовой» отбор.

Схоластический характер этой оппозиции удобно проиллюстрировать следующей цитатой. «Критический момент в исследованиях полового отбора состоит в том, чтобы оценить, в какой степени происходящее определяется непосредственным выбором самок (direct mate choice), при котором они оценивают самцов на основе различий в их сигнальных признаках, или же непрямым выбором, при котором самцы конкурируют за доступ к рецептивным самкам. Мы изучали избирательность самок у *Hemitilapia oxyrhynchus*, цихлидовой рыбы, самцы которой строят и агрессивно охраняют песчаные кратеры («беседки»), сконцентрированные на току (см. об этом типе социальной организации у рыб в разделе 8.3). Подобно тому, что показано в предыдущих работах, мы обнаружили, что успех самцов положительно коррелирует с высотой кратера и его размещением относительно центра тока. Однако поскольку центральные территории посещаются большим числом самок, повышенный успех их обладателей проистекает из непрямого выбора самок. Если же анализировать интенсивность брачных демонстраций самца в момент появления самки на его участке, то получается, что повышение успеха некоторых самцов не зависело от размеров кратера и его местоположения. Особенно важно то, что манипуляции с параметрами кратеров в эксперименте не оказывали влияния на непосредственный выбор самок или на успех самца при нересте. Взятые вместе, эти результаты свидетельствуют о том, что доминирующим фактором, определяющим успех самцов у данного вида, является непрямой выбор самок, и что кратеры не служат сигналом, используемым ими при непосредственном выборе половых партнеров. Мы утверждаем, что у изученного вида кратеры выполняют главную (primary) функцию в конкуренции между самцами, так что наиболее конкурентоспособные из них удерживают более крупные структуры, расположенные в центре тока. Именно им благоприятствует половой отбор в силу преимущественного их посещения самками»[17] (Genner et al., 2008: 1395).

Вся зыбкость и стерильность подобного рода рассуждения подвергается подчас обоснованной критике. Так, С. Сэтер с соавторами пишут: «Должно быть весьма затруднительным разделить на основе эмпирических данных раздельные эффекты избирательности самок и конкуренции между самцами. Эти два фактора не только действуют одновременно, но также оказывают влияние друг на друга: особь может предпочесть более успешного конкурента напрямую или же руководствоваться какими либо «внешними» обстоятельствами, чтобы склониться в пользу того или иного самца по принципу непрямого выбора» (Sæther et al., 2005: 145). Мысль, бесспорно здравая, но,

[17] На память приходит следующий афоризм из наследия Козьмы Пруткова: «Если у тебя спрошено будет: что полезнее, Солнце или Месяц? — ответствуй: Месяц! Ибо Солнце светит днем, когда и без того светло. Но, с другой стороны, Солнце лучше тем, что светит и греет, а Месяц только светит, и то лишь в лунную ночь».

к сожалению, нагруженная совершенно расплывчатыми понятиями «прямой» и «непрямой» выбор самками самцов. Следует сказать мимоходом, что эти надуманные формулы дают богатую пищу для рассуждений и дебатов среди сторонников доктрины полового отбора, примером чему может служить приведенная выше цитата из работы М. Гиннера с соавторами.

Широкое хождение имеет точка зрения, согласно которой броские характеристики внешнего облика самцов возникали на почве конкуренции из-за самок, как показатель боеспособности и социального статуса соперников, то есть под действием внутриполового отбора. Так, А. Берлунд с коллегами прямо называют все эти структуры «вооружением» (armaments). И лишь затем, по мнению этих авторов, они эволюционировали в заданном направлении под воздействием избирательности самок. Впрочем и теперь, как следует из статьи, они функционируют в основном в сфере конкурентных отношений между самцами, как «достоверные» показатели качественности самцов («honest signals»), и в меньшей степени — на почве предпочтений самок в отношении половых партнеров (Berglund et al., 1996). Нетрудно видеть всю искусственность этих построений, имеющих характер голого теоретизирования. Вопреки своему исходному постулату о двойственной функции сигнальных средств, о которых идет речь, авторы оказываются в плену отвлеченных словесных конструкций. В итоге они порывают, по сути дела, с фундаментальным принципом полифункциональности любой морфологической структуры.

Не находят подтверждения высказанные идеи и в эмпирических данных по биологии райских птиц. Из 40 видов этого семейства для 14 известно (и для четырех предполагается)[18], что самцы занимают индивидуальные токовые площадки, разнесенные в пространства, где их посещают готовые к размножению самки. О редкости контактов между самцами свидетельствует то обстоятельство, что в литературе практически отсутствуют сведения об агонистическом поведении этих видов. То же можно сказать о трех видах, формирующих моногамные пары, которые держатся в пределах собственных участков обитания. Только в двух статьях, посвященных трем видам, для которых доказана стратегия разреженных арен, мимоходом упоминаются контакты между самцами. У *Parotia lawesii* дистанции между токовыми площадками самцов варьируют от 2 до 500 м, и примерно треть самцов держатся изолировано от прочих (Pruett-Jones, Pruett-Jones, 1990). По словам этих авторов, самцы проявляют агрессию к пришельцам своего пола. Однако по свидетельству Шолеса, у этого же вида возможно совместное токование нескольких самцов на одной площадке, при полной их терпимости в отношении друг к другу (Scholes, 2008*a*: Fig. 10*h*).

И, наконец, у тех восьми (возможно, десяти) видов, которым свойственны истинные тока с одновременным участием нескольких самцов, какие либо конфликты между ними вообще отсутствуют, хотя именно здесь следовало бы ожидать особенно острой конкуренции. На 52 страницах описания поведения всех семи видов рода *Paradisaea* слово «агрессия» не использовано ни разу. В коллективных демонстрациях участвует до 15 самцов, но при этом нет признаков того, что кто-либо из них защищает от других свою индивидуальную ветвь, предварительно оголенную им от листьев (Lecroy, 1981:10). Показательны результаты систематических наблюдений на току золотистой райской птицы *Paradisaea decora*. Для этих птиц характерны дуэты двух самцов. Они обмениваются вокальными сигналами, сохраняя дистанцию в 1.5–3.5 м. При этом один или оба движутся вверх и вниз, каждый по своей ветви.

[18] Для 7 видов характер социальной организации остается невыясненным.

В одном случае между перекликающимися самцами оказалась самка (06:10). Один из самцов отлетел в сторону и оставался здесь неактивным. Передвижения по ветви оставшегося самца замедлились и перешли в стадию статичной демонстрации, почти без сопутствующей вокализации. Появились два-три молодых самца, которые вели себя достаточно активно, но не подвергались нападениям со стороны первого. Самка несколько раз улетала, но сразу же возвращалась к нему. Самка начала принимать позу приглашения к копуляции, трепеща крыльями, самец же продолжал демонстрировать как прежде. За последующие 5 мин имели место короткие садки трех разных молодых самцов на самку, оставленные без внимания взрослым самцом. Он сам спарился с этой самкой спустя примерно 30 мин. Затем вся описанная последовательность событий повторилась снова: дуэт и демонстрации двух самцов в присутствии нескольких молодых, которых взрослые изредка третировали. Но как только демонстрации одного из взрослых самцов перешли в замедленную фазу, молодые несколько раз делали садки на самку. Взрослый же спарился, наконец, с этой самкой и сразу же покрыл другую (Lecroy et al., 1980: 294–295).

Комментируя эти наблюдения, авторы пишут, что они оставляют нас перед «этологической загадкой», поскольку поведение птиц было в данном случае неадаптивно в терминах неодарвинизма (там же: 299). Другой вывод, основанный на изучении всех видов райских птиц с системой токов, противоречит, на мой взгляд, тому, что было сказано в цитированной статье. Так, на с. 298 сказано: «С нашей точки зрения, избирательность самок в отношении самцов не является необходимой для объяснения эволюции полигинии у птиц с системой коллективных токов, как это обычно постулируется. Формирование в эволюции орнамента самцов и увеличение их размеров можно объяснить значением этих качеств в агонистических контактах. Лишь вторично они стали использоваться при ухаживании за самками. Кажется излишним привлекать сюда поиски самками наиболее “привлекательных” самцов, как это широко принято сегодня».

Прямо противоположную точку зрения мы находим в работе, посвященной половому поведению паротии *Parotia lawesii.* Авторы этой статьи пишут: «Наши данные подтверждают важную роль выбора самок в половом отборе у райских птиц, а также говорят о том, что этот фактор мог не иметь отношения к процессу становления токов в их эволюции... Дифференциальный успех самцов не зависит от взаимоотношений между самцами и от их вмешательство в процессы спаривания потенциальных конкурентов» (Pruett-Jones, Pruett-Jones, 1990: 486).

9.5. Эволюция сигнальных средств необъяснима по схеме «отбор признаков»

Все то, что принято называть сигнализацией животных, может быть отделено от прочих сторон жизни вида лишь в грубой абстракции. Когда говорят, что сигнальные системы животных обслуживают их социальное поведение или являются их частью, это верно лишь отчасти. В действительности, сигнализация и коммуникация — это лишь одна из сторон социального поведения, неотделимая от него в той же степени, в какой кожица, одевающая плод, неотделима от его мякоти или глазурь — от самого керамического изделия[19].

Именно поэтому невозможно получить истинное представление об исторических преобразованиях сигнального поведения, если рассматривать его к качестве механической суммы отдельных «признаков», каждый из которых эволюционирует независи-

[19] В этом, кстати сказать, состоит главное отличие этих сигнальных систем от языка человека. Подробно об этом см. в книге: Панов, 2012*б*.

мо. Все сигнальных структуры, со всеми присущими им особенностями внешней морфологии, наблюдаемые у данного вида, теснейшим образом вплетены в многоступенчатый и многосторонний процесс коммуникации на почве воспроизведения потомства. Это та самая *коммуникативная система*, о свойствах которой шла речь в разделе 9.2. Там же приведены два примера, иллюстрирующие тот факт, что вычленение «сигнального» компонента из общей последовательности событий обернулось бы непозволительным схематизмом.

Между тем, в глазах поборников доктрины полового отбора сигнальные средства предстают как раз в виде механической суммы отдельных компонент, каждая из которых эволюционирует независимо и выполняет свою собственную функцию[20]

«Проблема» множественных половых признаков. Из сказанного в предыдущем разделе легко видеть, что спор о том, что «важнее», отбор межполовой или внутриполовой, тянется без какого либо очевидного результата уже по меньшей мере 74 года, если брать в качестве точки отсчета выступление Дж. Хаксли с уточнением идей Дарвина (Huxley, 1938*b*). В этом смысле здесь очень много общего с противоборством «остроконечников» и «тупоконечников» из всем нам известного с детства произведения Джонатана Свифта. Бесплодность этих дебатов совершенно очевидна с непредвзятой точки зрения. Тем не менее, у сторонников доктрины полового отбора время от времени появляется новая пища для размышлений такого же характера.

Понятие «множественные половые признаки» (multiple sexual traits) впервые появилось в двух статьях, опубликованных в 1993 г. (Møller, Pomiankowski, 1993; Pomiankowski, Iwasa, 1993). Первая из них озаглавлена так: «Почему у птиц развились множественные половые орнаменты?». В последние годы этот вопрос все чаще привлекает к себе внимание адептов идеи полового отбора[21]. Например, в детальном исследовании причин неравноценности репродуктивного успеха самцов полигинического ткачика *Euplectes ardens*[22] сказано: «Теоретические модели показывают, что многокомпонентные сигнальные средства, функционирующие по принципу гандикапа, должны конвергировать таким образом, что значимым [для социальных партнеров] становится единственный, наиболее информативный показатель качества того, кто транслирует сообщение. Что касается всех прочих, то они, скорее всего, оказывается дополнительными, играя роль усилителей эффекта (amplifiers) или эксплуатируя психологию приемника сообщения (? — *Е.П.*)» (Pryke et al., 2001: 1452).

Несколько по иному суть вопроса изложена в недавней статье Р. Кимбелл с соавторами. Вот как это выглядит: «Признаки, которые традиционно считаются выработанными через конкуренцию, включают в себя все то, что напрямую влияет на физические возможности самцов противостоять столкновениям — это увеличение размеров тела,

---

[20] Например, назначение «демонстрации повисания вниз головой» у ряда видов райских птиц (таблица 9.1) и у некоторых представителей рода *Oropendola* видят в том, что такое положение самца затрудняет ему возможность атаковать самку, напугать ее и тем самым лишиться возможности копулировать с ней (Borgia, Presgraves, 1998: 1126). Так же объясняют «функцию» позы, которую самец шалашника *Archboldia papuensis* принимает при появлении самки на его токовой площадке. Самец ложится, плотно прижимаясь к земле, и потому «не может осуществить насильственную копуляцию» (Kusmierski et al., 1997: 311). Такие «объяснения» просто поражают своей наивностью.

[21] Содержательный беспристрастный анализ близкой проблемы действенности полимодальности сигналов содержится в экспериментальном исследовании брачного поведения пауков (Hebets, 2004).

[22] Изображение птицы см. на вкладке 2.

рога и другое оружие. Те же признаки, что связаны с поисками полового партнера, в типичном случае являются сигналами — такими как окраска и специализированные украшения, например, видоизмененные перья, которые едва ли могли трансформироваться под влиянием естественного отбора (Andersson, 1994). Давно предполагается, что возможно существование множества признаков полового диморфизма, возникших за счет раздельного влияния конкуренции и выбора полового партнера (например, Andersson, 1994). Если межполовые и внутриполовые процессы действуют независимо, следует ожидать, что эволюция диморфизма по признакам, стандартно (classically) ассоциированным с конкуренцией, будет не связанной (в масштабах эволюционного времени и в данном таксоне) с эволюцией диморфизма в сигнальных признаках, ассоциированных с выбором партнера. Хотя можно ожидать эволюцию тех и других признаков в пределах одного и того же таксона, как следует объяснять присутствие множества признаков полового диморфизма, которые сформировались под влиянием одного и того же давления отбора?» (Kimball et al., 2011: 1).

Прошу у читателей прощения за столь длинную цитату, интересную лишь в одном отношении — именно, в качестве иллюстрации того тупика, в который зашла сегодня доктрина полового отбора. Я убежден в том, что все сказанное в этом отрывке не имеет ни малейшего отношения к реальности, а есть лишь пересказ надуманных аксиом, освященных непоколебимой верой в устоявшиеся заблуждения. Авторами статьи проделана колоссальная работа. Они нанесли на филогенетическое древо фазанов и куропаток (127 видов), построенное ими самими, вычисленные значения степеней полового диморфизма «в целом» (по трехбалльной шкале), а также диморфизма по «сигналам» (усреднения по 5 признакам для каждого пола[23]) и по характеристикам конкурентоспособности (усреднения по 4 признакам).

К несомненной заслуге авторов следует отнести ту часть работы, которая касается анализа филогении группы с использованием не только митохондриальных, но также и ядерных маркеров. Что же касается выводов по эволюции «признаков» полового диморфизма, они вызывают естественное недоверие в силу чисто формального подхода к их классификации и к процедурам количественных оценок, основанных на усреднении сугубо качественных характеристик. Интересным выглядит вывод о неоднократных утратах полового диморфизма в эволюции группы. Однако основной вывод выглядит вполне тривиальным. Он сводится к следующему: «Существующие модели [по обсуждаемому вопросу — *Е.П*], когда мы рассматриваем их в рамках макроэволюции, не позволяют сделать весомых (unique) предсказаний, так что трудно остановиться на той или иной из них. Но даже при этих ограничениях, когда предсказания этих альтернативных моделей сопоставляются с неоднородными процессами (heterogeneous patterns) в эволюции диморфизма у фазановых, становится очевидным, что здесь были задействованы различные селективные факторы» (Kimball et al., 2011: Abstract).

Единообразие сигнальных средств, используемых самцами в агонистических взаимодействиях и при ухаживании за самками. Мотивом для того резкого протеста, который вызывает у меня приведенная выше обширная цитата из статьи Кимбелл с коллегами, оказывается поистине поразительная их наивность в трактовке явлений, самоочевидных для каждого, кто хоть немного знаком с тем, что происходит при реальных взаимо-

[23] 1. Окраска оперения; 2. Длина хвоста; 3. Украшения на голове (например, хохол и пучки перьев на ушных партиях); 4. Прочие различия в оперении (например, его металлический блеск и другие необычные черты); 5. Степень отличий оперения самцов от такового у самок.

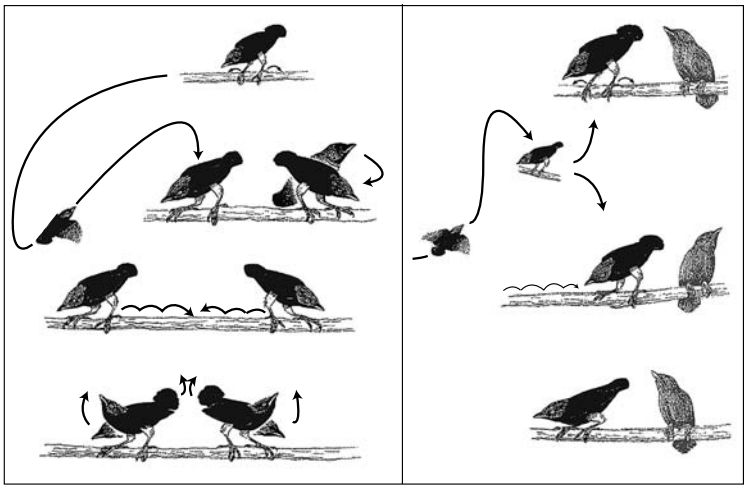


Рис. 9.12. Агонистическое и предкопуляционное поведение манакина *Pipra chloromeros*. Слева — взаимодействие двух самцов, справа — акции самца, непосредственно предшествующие спариванию (самка в крайней правой позиции). Из: Tello, 2001.

действиях между особями у птиц. Можно ли полагать, оставаясь в рамках биологического мышления и даже обыденного здравого смысла, что некие «бойцовские признаки» самца, токующего перед самкой, каким-то образом отделяются в ее восприятии всего того, что считают «имеющими значение *только* для нее»? Или что самец, конфликтующий с соперником, «оставляет без внимания» его окраску и перьевые «украшения»?

Но примерно так видится происходящее авторам упомянутой выше работы о поведении ткачика *Euplectes ardens*. «Мы показали, — пишут они, — сильное предпочтение самок к удлиненным хвостам самцов. Главный половой отбор (net sexual selection) идет по этому признаку, а окраска, морфология самцов и качество их территорий не затрагиваются селекцией или затрагиваются лишь косвенно. Длина хвоста самцов ответственна за 47% их репродуктивного успеха. Что касается красного ошейника самцов, то здесь имет место сильный негативный отбор на его ширину, вероятно, в силу отрицательной ее корреляции с длиной хвоста. Мы утверждаем, что красный ошейник функционирует как сигнал в ходе агонитических взаимодействий между самцами» (Pryke et al., 2001: 1452).

Между тем, существует множество свидетельств того, что демонстрации самца и всех черт его внешнего облика, включая форму и положение перьев в данный момент, и, разумеется, их окраску, в целом однотипны, когда адресуются как самкам, так и самцам. К сожалению, это важное обстоятельство обычно бывает незамеченным даже теми авторами, которые очевидным образом иллюстрируют это явление своими собственными данными.

Это видно, например, из работы С. Прют-Джонса и М. Прют-Джонс, которые вполне согласны с идеей о существовании двух форм полового отбора (см. выше). В таблице 3 этой статьи показано, что три из шести демонстраций самцов *Parotia lawesii* адресуются как самкам, так и самцам-соперникам. Из них демонстрация «распушения перьев» включает в себя практически полную последовательность брачного танца (Pruett-Jones, Pruett-Jones, 1990: 491). Высокое сходство поз самца в присутствии другого и перед копуляцией у манакина *Pipra chloromeros* показано на рис. 9.12, взятом из работы Х. Телло, который, одако, не оговаривает это обстоятельство в тексте (Tello, 2001). В статье Ф. Стайлса читаем: «Сходство между агрессивными и брачными демонстрациями самцов колибри *Calypte anna* может быть явлением широко распространенным

у птиц этого отряда. Детальные данные по этому вопросу существуют также в отношении только двух видов рода *Phaethornis*, принадлежащего к другому подсемейству и практикующими систему токов. У этих видов не обнаруживается заметных различий между демонстрациями самцов при их взаимодействиях с соперниками и с самками. Различие состоит лишь в том, что некоторые демонстрации самок не воспроизводятся или наблюдаются реже. Очевидно, что они сигнализируют свою половую принадлежность, сохраняя неподвижность перед спариванием и тем самым позволяя самцу сделать садку» (Stiles, 1982: 222–223). Об использование самцами перепелов *Callipepla gambelii* и *C. squamata* одних и тех же демонстраций при ухаживании за самками и в агонистических взаимодействиях говорит также Дж. Хагелин (Hagelin, 2002: 33).

Идентичность целых поведенческих комплексов агонистического и полового поведения показана мной для семи видов каменок (Панов, 1999; Panov, 2005). Аналогичные явления описаны также для ряда видов неворобьиных, в частности, пяти видов лебедей и журавля стерха *Sarcogeranus leucogeranus* (Панов, Павлова, 2007; Панов и др., 2010). Об этом же идет речь в двух примерах организации социальных взаимодействий, приведенных в разделе 9.2. Иными словами, единообразие поведения при агрессивных и сексуальных контактах выглядит как общая закономерность для птиц. Поэтому по крайней мере в отношении этого класса животных невозможно представить себе, каким образом может идти независимая эволюция «оружия», вид которого адресуется самцами особям того же пола, и «сигналов» предназначенных для восприятия их самками. Такая трактовка может служить прекрасным примером редукционизма, доведенного уже до полнейшего абсурда.

9.6. Шалашники (семейство Ptilonorhynchidae)

Этих пернатых, наряду с райскими птицами, принято рассматривать в качестве неопровержимого примера реальности и эффективности полового отбора. Шалашники — одно из наиболее древних семейств Воробьинообразных. Они относятся к той ветви, которая отделилась от общего ствола Oscines одной из первых, вскоре после появления этого подотряда на эволюционной сцене, около 60 млн. лет назад (Barker et al., 2004). Эта группа лишь немного моложе самой архаичной среди Воробьинообразных, именно, лирохвостов Menuridae (Jønsson, Fjeldså, 2006: 156). Для нашей темы важно, что для единственного изученного вида из двух выживших в этом семействе, показано, что самцы расчищают токовые площадки, как и некоторые виды райских птиц (см. 9.4) и шалашников, но, в отличие от последних, не создают на них каких-либо сооружений (Robinson, Frith, 1981).

Уже по результатам ранних исследований биологии шалашников (Gilliard, 1969; Schodde, 1976) было высказано предположение, что относящиеся сюда виды неравноценны по характеру поведения, связанного с возведением структур, именуемых «беседками» или «шалашами» (bowers; рис. 9.13)[24]. Собственно говоря, эти названия реально отражают характер таких построек лишь применительно к двум видам из того подразделения семейства, которое объединяет роды *Amblyornis* (5 видов) и *Prionodura* (монотипичный). Эту группу называют «создателями майских деревьев»[25] (maypole-builders). Их строительная активность сосредоточена вокруг древесного побега высотой около 1.5 м,

[24] Было показано, что строение клюва шалашников таково, что позволяет им проделывать сложные манипуляции с материальными объектами. Этого свойства лишены клювы райских птиц (Bock, 1963).

[25] Майское дерево — украшенный цветами столб, вокруг которого танцуют 1 мая в Англии.

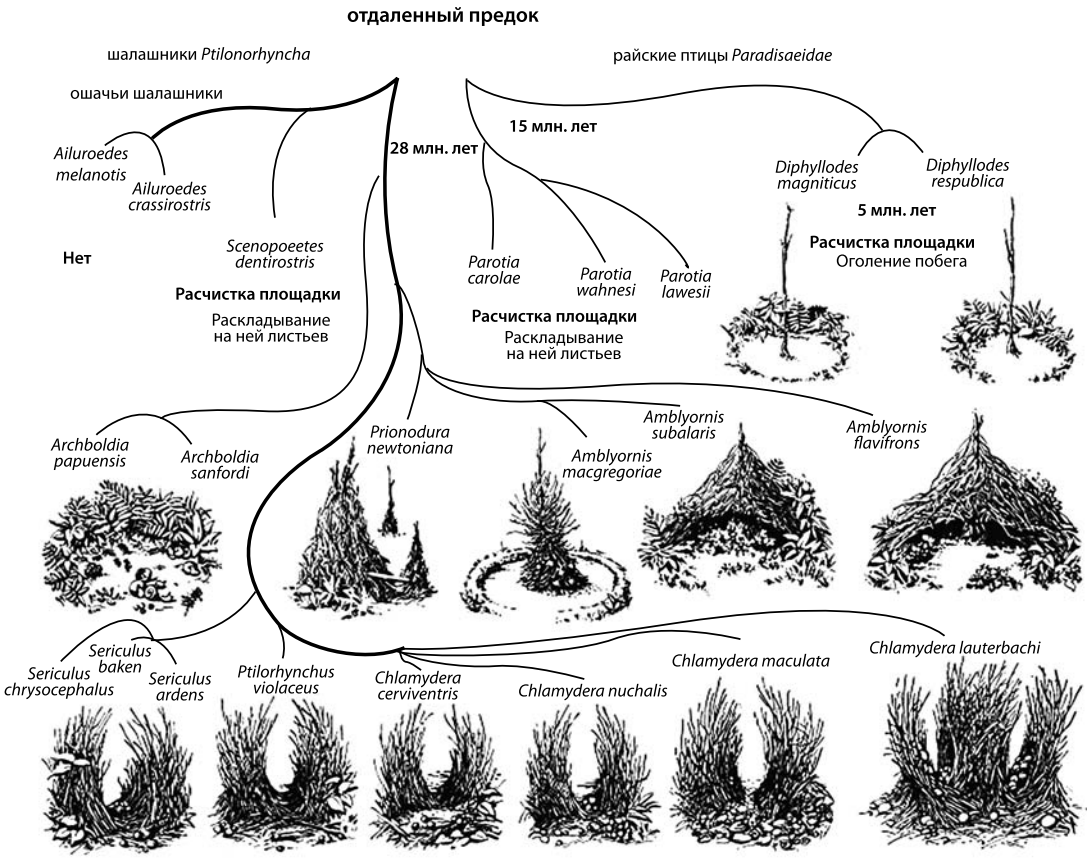


Рис. 9.13. Варианты обустройства индивидуальных токовых площадок самцами райских птиц и шалашников. Гипотетическая схема эволюции поведенческого комплекса.
По: http://www.life.umd.edu/biology/ borgialab/, с изменениями.

который самец обносит вертикально стоящими прутиками, затем кладет выше поперечные палочки и все это украшает всевозможными предметами, коллектируемыми в окрестности. У разных видов сооружения могут существенно различаться по количеству конструктивных элементов (см. ниже). Другая группа видов (роды *Chlamydera*, *Sericulus*, и *Ptilonorhynchus*, из которых два последние монотипичны) именуется «строителями аллей» (avenue-builders). В их строительном поведении также используется вертикальная установка прутиков (или грубых травинок), но не вокруг побега, а в два параллельных ряда[26]. Наконец, к третьей группе относятся три вида из рода *Ailuroidus*, которые не возводят никаких сооружений. Более подробные описания построек у разных видов шалашников можно найти в работе: Kusmierski et al., 1997.

Недавно П. Цвирс наложил данные по особенностям строительного поведения шалашников на филогенетическое древо, построенное с использование маркеров митохондри-

[26] В постройке *Chlamydera lauterbachi* их четыре, так что пространство между рядами прутиков поделено на три прохода, располагающиеся под прямым углом друг к другу.

альной и ядерной ДНК (Zwiers, 2009; вкладка 4 между с. 400 и 401). Результаты этого исследования хорошо согласуются с ранними построениями относительно таксономической структуры данного семейства. Такой синтез орнитологических знаний и молекулярной методологии стал возможен благодаря тому, что за последние 2–3 десятилетия было получено немало сведений о разных сторонах биологии шалашников, в основном усилиями двух групп исследователей, а именно, супругов К. и Д. Фрит (Австралия) и, особенно, коллектива, возглавляемого Дж. Борджиа из Университета штата Мериленд (США).

Основные сведения по социальному поведению шалашников. У 17 из 20 видов семейства (за исключением трех из рода *Ailuroidus*, которые практикуют моногамию) каждый взрослый самец удерживает за собой небольшой участок обитания, центром которого служит его токовая площадка. Сезон размножения у шалашников растянут на 9–10 месяцев в тропиках Новой Гвинеи и на 3–5 месяцев в Австралии. На протяжении этого времени самца время от времени посещают самки, готовые к гнездованию. Так, максимальное число посещений самками аллейных шалашей самцов *Chlamydera maculata* составило шесть за два месяца (Borgia, Mueller, 1992). Важным средством привлечения самок служит вокализация самцов (см., например, Lofferedo, Borgia, 1986). Самцы, как и у райских птиц, не принимают никакого участия в заботе о потомстве. Кладка состоит из 1–2 яиц, так что самка легко справляется с этой задачей в одиночку. Учитывая архаичность этих двух семейств среди Воробьинообразных, можно полагать, что как раз такая социальная система является первичной для этого отряда.

У двух видов шалашников, далеко отстоящих друг от друга филогенетически, никаких сооружений на такой площадке не возводится. Самцы *Scenopoeetes dentirostris* (Австралия) ограничиваются тем, что раскладывают на ней листья, непременно укладывая их светлым исподом кверху[27]. Самцы *Amblyornis* (*Archboldia*) *papuensis* (Новая Гвинея) устилают площадку ковром из листьев папоротников, а на нависающих сверху ветвях кустов и деревьев развешивают пробеги эпифитных орхидей с цветами или без них[28].

У видов из категории строителей аллей постройки недолговечны. Их характер таков, что они легко уничтожаются самцами-соперниками с соседних участков. Устойчивость этих сооружений во времени выше у тех видов, у которых стенки аллей возводятся на нескольких слоях прутиков и стеблей жестких травянистых растений (элемент поведения, которое, как мы видели, характерно для *Amblyornis papuensis*). Стенки аллей из прутиков или жестких стеблей травы самец возводит заново на своем многолетнем участке с началом следующего сезона.

По-иному обстоит дело у строителей майских деревьев. У целого ряда этих видов постройка представляет собой беспорядочное нагромождение тонких веток, которые помещаются сначала сверху на отростки тонкого древесного побега, а затем — друг на друга. У *Prionodura newtoniana* (Австралия) такие кучи хвороста укладываются самцом вокруг довольно толстого древесного ствола. Часто их две — у оснований стоящих рядом деревьев, причем вся конструкция увенчана горизонтальной лианой либо упавшей сверху сухой веткой, которая служит хозяину местом трансляции звуковых сигналов. Все это оберегается самцами данного вида в среднем на протяжении 7 лет (максимально — до 16–20 лет).

---

[27] Аналогичное поведение сохранилось у райской птицы *Parotia carolae* (Scholes, личн. сообщ.).

[28] Самцы райской птицы *Parotia carolae* выстилают токовую площадку толстым слоем темно-коричневых побегов эпифитных грибов (Scholes, 2006: 972).

Особенно основательны постройки у двух видов рода *Amblyornis*, эндемичных для Новой Гвинеи. У *A. macgregoriae* побег, обвешанный хворостом, возвышается посреди своеобразной «чаши» из мха диаметром до 1 м и с высотой бордюра около 75 см. Настоящие шалаши диаметром в 2 м и высотой не менее метра (часто выше) строят самцы в большей части популяций вида *A. inornatus*[29]. Для крыши птицы используют побеги эпифитных растений, а также прутики и листья папоротников. Основание центральной стойки обложено мхом, и им же выложен «палисадник», ведущий к выходу из шалаша. Менее эффектны постройки самцов *A. subalaris,* которые представляют собой нечто среднее между теми, что возводятся самцами *A. macgregoriae* и *A.inornatus.* Это сооружение напоминает вигвам с диаметром около метра и в меньшей степени открыто спереди, по сравнению с обширным шалашом *A. inornatus.* Таким образом, легко представить себе переход к такой структуре от того, что мы видим у *A. macgregoriae.* Ветки должны укладываться не на центральную основу и не рядом с ней, а наклонно — так, чтобы между ними и стойкой сохранялось свободное пространство.

У видов-строителей аллей копуляция происходит по единой схеме. Самка, готовая к спариванию, прилетает на токовую площадку и устраивается между параллельными рядами прутиков, оставаясь здесь неподвижной. Самец проделывает брачный танец перед тем выходом из аллеи, к которому обращена ее голова. При этом он может периодически перемещаться по прямой вправо и влево. У некоторых видов эти перемещения имеют характер быстрых перебежек без поворота туловища в сторону движения. Важно заметить, что у некоторых видов (например, у *Amblyornis flavifrons*) эти акции поразительно сходны с предбрачными танцами райских птиц рода *Parotia*. Там и тут такие пробежки сочетаются со своеобразными движения головы самцов, весьма сходными по моторике. Во время брачных демонстраций самцы многих видов подбирают с земли и удерживают в клюве один из декоративных объектов из числа принесенных сюда ранее[30] (см. ниже), а при усилении интенсивности демонстраций могут резко отбрасывать его в сторону. Иногда этот объект самец держит в клюве и в ходе самой копуляции.

Самцу требуется некоторое время (подчас довольно значительное), чтобы преодолеть состояние стресса, вызванное необходимостью нарушить индивидуальную дистанцию с пришелицей (см. об этом явлении у других видов птиц в работе: Панов: 2012*б*: 254–260)[31]. Наконец он решается на это, обегает аллею сбоку по направлению к ее дальнему от него входу и делает садку. При копуляции очевидны агрессивные элементы в настрое самца. Так, самец *Scenopoeetes dentirostris* при копуляции хватает самку за затылок клювом и резко дергает ее голову вправо и влево — Firth, Firth, 2009: 381). Показано, что самки *Ptilonorhynchus violaceus* и *Chlamydera maculata* испытывают сильный шок после копуляции (Borgia, Mueller, 1992). К этой теме я буду вынужден еще раз вернуться ниже.

Дополнительные средства обустройства самцом своего индивидуального участка. Пожалуй, наиболее поражает натуралистов манера шалашников коллектировать всевозможные объекты, как естественного происхождения, так и рукотворные, и разме-

[29] В одной из популяций этого вида сооружения самцов весьма сходны с характерными для *A. macgregoriae* (Uy, Borgia, 2000).

[30] Самцы райской птицы *Parotia carolae* поступают также со светлоокрашенными листьями, доставляемыми ими на токовую площадку (Scholes, личн. сообщ.).

[31] Для некоторых видов шалашников описаны попытки самцов спрятаться при появлении самки на его участке за свою постройку или за ствол дерева (у *Scenopoeetes dentirostris*, не строящих шалашей). См. фото на с. 381 в работе: Firth, Firth, 2009).

щать их вокруг своих построек либо непосредственно на их поверхности. Здесь самцу нет удержу, так что количество разнообразных предметов на участке иногда превышает полторы-две тысячи. Птица может приносить их с большого расстояния, а также похищать с участков соседей. У некоторых видов вкусы в этом отношении довольно скромные. Так, самцы *Prionodura newtoniana* склонны укладывать на свои кучи хвороста пучки светлоокрашенных лишайников, а для самцов *Chlamydera nuchalis* наиболее предпочтительны белые раковины брюхоногих моллюсков. Самец *Amblyornis inornatus* раскладывает отдельными аккуратными кучками у входа в свой шалаш красные, фиолетовые и желтые плоды разных растений, яркие цветы и оранжевые листья. Самцы других видов предпочитают собирать надкрылья жуков или грибы таких видов, которые подчас не так уж легко разыскать в дремучем дождевом лесу. Самец *A. macgregoriae* размещает такие грибы на бордюре моховой чаши, а плоды и помет животных подвешивает высоко на центральном сооружении из веток. Для ряда видов показано, что самцы проводят на своих токовых площадках больше половины дневных часов (*Amblyornis papuensis*, *Prionodura newtoniana Chlamydera maculata*, *C. nuchalis*) — до 70% у *Ptilonorhynchus violaceus*. Все это время птицы заняты доставкой сюда новых предметов и перекладыванием с места на место уже имеющихся (Firth, Firth, 2009).

Плоды этой неустанной деятельности, бесспорно, впечатляющи для наблюдателя, но у меня лично нет полной уверенности, что таково же их восприятие со стороны самок. Дарвин, склонный к антропоморфическим трактовкам поведения животных, был абсолютно убежден в том, что эти собрания разнообразных предметов не могут быть ничем иным, как «украшениями», предназначенными для «очаровывания» самок. Дж. Борджиа, будучи твердым приверженцем идеи полового отбора, задался целью оправдать эти воззрения, применив в изучении поведения шалашников количественные методы и полевой эксперимент.

Дифференциальный репродуктивный успех самцов. Стандартный первый шаг в попытках подтвердить реальность полового отбора у того или иного вида состоит в том, чтобы показать некие преимущества одних самцов перед другими в глазах самок. Этот аргумент совершенно недостаточен для утверждения, что именно эта неравноценность есть движущий фактор эволюции так называемых эксцессивных структур и демонстрационного поведения, *но он оказывается, по сути дела,* ***единственным****, допускающим эмпирическую проверку*.

При наблюдениях за двенадцатью самцами шалашника *Chlamydera maculata* на протяжении двух месяцев оказалось, что только шесть из них копулировали в этот период (6, 4, 2, 1, 1 и 1 раз, соответственно). Самки помечены не были, так что состав пар, вовлеченных в эти копуляции, установить не удалось. Авторы пришли к выводу, что успех самцов коррелировал с такими особенностями шалашей как симметричность постройки (недостоверно), длина стеблей травы, из которой были выстроены стенки аллей и вертикальность их установки. Слабые корреляции обнаружены также между успехом обладателей шалашей и количеством красных и розовых предметов (осколки стекла) около построек. По мнению авторов, изменчивость в характере трех типов таких декораций объясняет 96% вариаций в избирательности самок (Borgia, Mueller, 1992).

Аналогичные выводы были сделаны в отношении другого вида, *Ptilonorhynchus violaceus*, который стал модельным для коллектива, возглавляемого Дж. Борджиа (Borgia, 1985). Позже, когда доктрина полового отбора «обогатилось» понятием «множественные половые признаки», эта группа исследователей задалась целью узнать, что именно определяет выбор самок — разложенные вокруг шалаша декоративные объекты или же интенсивность брачных демонстраций самцов.

Для решения этого вопроса был поставлен эксперимент. На площадки экспериментальных самцов выкладывали строго определенное количество синих предметов (особенно предпочитаемых самцами этого вида) и сравнивали успех этих особей у самок с тем, который наблюдали у контрольных самцов. В данном случае результаты оказались не вполне однозначными[32]. Как сказано в статье, «Мы показали, что поисковое поведение самок у изученного вида — это сложный процесс, включающий в себя несколько стадий. Самки принимают последовательные решения, отвечающие каждой стадии оценки качества демонстраций самцов. Кроме того, характер этих решений зависит от возраста самки. Различия в отношении самок к синим декоративным объектам, с одной стороны, и к интенсивности демонстраций самца, с другой, возможно, связаны с агрессивной природой (threatening nature) последних. Интенсивность демонстраций может оказаться лучшим показателем качества самца, чем [количество] синих украшений. Но поскольку молодые самки, более непримиримо, чем взрослые, реагируют на интенсивные демонстрациями самцов, они могут быть неспособными оценить этот показатель при поисках полового партнера (Coleman et al., 2004: 744; см. также Patricelli et al., 2003)[33].

Функция стенок, ограничивающих пространство аллеи, в трактовке Дж. Борджия. В ряде исследований было показано, что самцы *Chlamydera maculata* весьма агрессивны в ситуациях, предшествующих спариванию. Постройки этого вида отличаются от аллей других видов рода в том отношении, что их стенки сделаны не из прутиков, а из стеблей трав, и потому просвечивают насквозь. Кроме того, сам коридор шире, чем аллеи у других видов. Это позволяет самцу выполнять демонстрации внутри такого шалаша, а не у входа в него, опять же в отличие от того, что наблюдается у прочих видов *Chlamydera.* В результате самка может видеть токующего самца снаружи, что, по мнению исследователей, защищает ее от возможных атак с его стороны (Borgia, 1995; Borgia, Presgraves, 1998). Как сказано в другой работе, «шалаш, сооружаемый самцом, полезен для самок в том отношении, что позволяет им избежать нежелательных копуляций» (Kusmierski et al., 1997: 311–312). Эти авторы называют «преимущества», получаемые при этом самкой, «проксимальной выгодой». Отсюда делается общий вывод, согласно которому предкопуляционное поведение самцов разных видов шалашников организовано так, чтобы наилучшим образом гарантировать безопасность самки в случае попыток насильственных копуляций.

Гипотеза «включения» (co-option) элементов агрессивного поведения в брачное. По мнению Борджиа и его коллег, степень агрессивности самца положительно коррелирует с его качествами как производителя. Сама по себе эта мысль едва ли может вызвать возражения. Но те выводы, которые делают из нее названные исследователи, выглядят по меньшей мере странными с точки зрения этолога. Суть их состоит в том, что у шалашников шла эволюция в сторону усиления агрессивного компонента брачных демонстраций самцов, что повышало интенсивность этих акций. Одновременно, в качестве компенсация тех неудобства, которые возникали при этом у самок во время вза-

[32] В отношении другого вида, *Chlamydera maculata*, показано, что при искусственном добавлении ягод *Solanum*, которыми самцы декорируют свои коридоры, репродуктивный успех обладателя даной постройки не возрастает, а лишь увеличивается количество хищений этих объектов соседями (Madden, 2002).

[33] Роль поведения самок в их предкопуляционных взаимодействиях с самцами была экспериментально изучена у этого вида с использованием дистанционно управляемой модели самки (Patricelli et al., 2006). Было показано, что самец снижает интенсивность своих демонстраций в ответ на позу, принимаемую самкой при испуге, но это обстоятельство, вопреки ожиданиям авторов, не влияет на репродуктивный успех самцов.

имоотношений с самцами, развивалась способность самцов строить шалаши (Borgia, Coleman, 2000; Borgia, 2006)[34].

Постулируемые гипотезой преобразования демонстраций авторы объясняют тем, что их новые компоненты были «заимствованы» (co-opted) сферой полового поведения из репертуара агрессивного поведения. Эта идея должна показаться дикой для каждого, кто имеет хоть малейшее представление о двойственном характере гормональной детерминации поведения. Здесь перед нами пример того, как две совершенно условные категории — «агрессивное» и «брачное» поведение — трактуются в качестве неких механических наборов признаков, которыми эти две сущности способные каким-то образом обмениваться друг с другом. Стоит напомнить, что изначально сама суть концепции «демонстраций» состояла в том, что их рассматривали как результат конфликта трех мотиваций — половой, агрессивной и страха. Эта точка зрения, восходящая к идеям Н. Тинбергена, оставалась одной из доминирующих в этологии (см. например, Baerends, 1975) до момента ухода от ее достижений в область схоластических спекуляций на почве полового отбора.

Азбучная истина гласит, что все репродуктивное поведение самцов находится под контролем единой гормональной системы, в которой ведущая роль принадлежит тестостерону. Он же определяет развитие ряда структур половой системы в онтогенезе и вовлечен в процесс сперматогенеза, не говоря уже о том, что этот гормон определяет становление значительной части вторичных половых признаков внешней морфологии. Как пишут Дж. Вингфилд с соавторами, «Тестостерон также регулирует экспрессивные проявления репродуктивного поведения, как сексуального характера, так и агрессию» (Wingfield et al., 1990: 830)[35]. Поэтому совершенно искусственными и неправдоподобными выглядят построения, декларирующие некую *первоначальную автономию* двух сфер эмоциональных проявлений — секса и агрессии, в также возможность *вторичного перехода* элементов одной из них в другую. Обе они составляю нерасторжимое единство, как это показано выше (см. Пример 2 в разделе 9.2 и раздел 9.4).

Другие гипотезы относительно происхождения и эволюции шалашей. Почти полвека назад пионер в области и изучения биологии и поведения шалашников Э. Джиллард[36] предположил, что в эволюции этих птиц произошел переход от демонстраций птицей своего оперения самкам к их привлечению посредством строительства и декорации брачных беседок (Gilliard, 1969). Одну из причин этого Джиллард видел в том, что яркое оперение и броское брачное поведение самцов должно отрицательно влиять на

[34] Важно заметить, что, будучи одним из главных апологетов доктрины полового отбора, Борджия почти с самого начала своей деятельности критически относился к идеям Фишера. Еще в конце 1980-х гг. он писал, что эти воззрения не отвечают имеющимся эмпирическим данным (Borgia, 1987). Та же мысль звучит и в более поздних его работах. Так, в одной из них сказано: «менее очевидно, может ли одна только модель Фишера объяснить преобразование в эволюции брачного поведения самцов» (Kusmierski et al., 1997: 312). Таким образом, предлагаемые здесь построения следует рассматривать в качестве альтернативы господствующим. Но, к сожалению, это новое не выдерживает ни малейшей критики, как и модель «неудержимого процесса полового отбора» (runaway process) Фишера.

[35] О важной роли тестостерона как фактора, определяющего интенсивность строительной активности самцов *Ptilonorhynchus violaceus* и их демонстраций говорится в статье самого Борджия в соавторстве с Дж. Вингфилдом, но там ни словом не упоминается о чем-либо таком , что принято считать поведением агрессивным (см. Borgia, Wingfield, 1991).

[36] Автор превосходного исследования поведения на токах самцов скального петушка *R. rupicola*, которое и по сей день может служить образцом комплексного подхода к сбору данных и качественности описания результатов. См. Gilliard, 1962.

их выживаемость[37]. Следовательно, полагал он, утрата такого рода вторичных половых признаков самцами должна быть адаптивной для них, а следствием оказывается уход вида от выраженного полового дихроматизма. Согласно этой гипотезе, следует ожидать обратной зависимости между степенью развития полового диморфизма и сложностью беседки.

Джиллард не задавался вопросом, каковы могут быть реальные биологические механизмы такого рода «переноса» признаков внешней морфологии самцов на продукты их деятельности. Но для адаптационистов не кажутся невозможными самые фантастические сценарии, а в данном случае в помощь им приходит магическое словосочетание «половой отбор». В этом ключе гипотезу Джилларда подвергли обсуждению, как вполне правдоподобную, через 30 лет после того, как она была выдвинута (Kusmierski et al., 1997). По мнению этих авторов, предсказания гипотезы оправдываются для той ветви семейства, виды которой возводят аллеи. Основанием для такого заключения послужило то, что шалаши двух видов (*Chlamydera cerviniventris* и *C. lauterbachii*) были признаны «наиболее сложными», при том, что половой диморфизм у них отсутствует. Впрочем, авторы приходят к выводу, что гипотеза не оправдывается в отношении группы строителей майских деревьев и для семейства шалашников в целом. На мой взгляд, трудно было ожидать чего-либо иного.

Тот же Джиллард высказывал мнение, согласно которому истоки возникновения шалашей в ходе эволюции следует искать в гнездостроительном поведении самцов. Этой же точки зрения, наиболее правдоподобной, на мой взгляд, придерживался и другой знаток биологии шалашников, Дж. Даймонд (Diamond, 1986). Он мотивировал это предположение, указывая на широко распространенное явление постройки самцами многих видов большого количества гнезд, которые служат цели привлечения самок на их участки (см. об этом выше, в разделах 2.5 и 4.3). Однако против этой гипотезы категорически выступили Борджиа с соавторами (Borgia et al., 1985). Они видят общее этой гипотезы с другой, предполагавшей, что к шалашам видов-строителей майских деревьев привлекают разложенные вокруг них съедобные фрукты и цветы. На с. 226 статьи этих авторов читаем, что обе эти гипотезы «не имеют общего значения и *не соответствует современным моделям полового отбора*» (курсив мой — *Е.П.*). Другие возражения сводились к тому, что шалаши не похожи на гнезда шалашников и располагаются, в отличие от них, на земле[38].

Спрашивается, что могли «современные модели полового отбора» противопоставить вполне реалистичным предположениям сторонников идеи о происхождении шалашей на почве модификации гнездостроительного поведения самцов, столь широко распространенного среди Воробьинообразных. Вот что предлагают Борджия с соавторами взамен того, что они называют «гнездовой гипотезой (nest hypothesis). Они пишут: «Самцы демонстрируют обладание охраняемого, декорированного места тока, что служит для самок свидетельством их неодинакового качества как [потенциальных] половых партнеров Точно так же, как при оценке экстравагантного оперения самцов, самки должны отдавать предпочтение тем из них, которые способны осуществлять эффектные (ostentatious) демонстрации, не нарушаемые вмешательством соперников, в пределах своих токовых площадок. Однажды возникнув, такая избирательность (selection) может вести

[37] Обсуждение этой точки зрения см. в главе 10.

[38] Дж. Даймонд так отвечал на эти возражения: «Никто не утверждает, что шалаш похож на гнездо или что его орнаменты съедобны. Предположение состоит в том, что шалаши могли возникнуть в эволюции на почве строительства гнезд, используемых самцами при ухаживании за самками и связанным с этим ритуальным ее кормлением» (Diamond, 1986: 31).

к увеличению количества украшений на этих площадках и к строительству шалашей. Декорированная площадка и шалаш становятся тогда индикатором (marker) социального статуса и качества самца. Сравнивая шалаши разных самцов, самка может оценивать эти их показатели, а также качество их демонстраций» (Borgia et al., 1985: 230).

С момента написания этих строк прошло почти 20 лет, а «теоретические» построения адептов доктрины полового отбора не претерпели практически никаких изменений. Одна из новинок — это упомянутая выше «гипотеза предсуществовавших признаков» (pre-existing trait hypothesis). В общей формулировке она звучит так: «У самок происходит становление [в эволюции] предпочтений к уже существующим признакам самцов» (Borgia, Coleman, 2000: Abstract, дословный перевод первой фразы; см. также: Borgia, 2006). В частном приложении к случаю шалашников речь идет о «кооптации в брачные демонстрации тех сигналов, которые возникли в эволюции в контексте угрожающих взаимодействий между самцами» (Borgia, Presgraves, 1998: 1125; см. также Borgia, 2006). Полная беспомощность этих построений, претендующих на роль научного объяснения эволюции строительного поведения шалашников, представляется мне самоочевидной.

Некоторые соображения о ходе эволюции строительного поведения шалашников. Дж. Даймонд обратил внимание на высокий консерватизм ряда форм поведения в архаических ветвях отряда Воробьинообразных, именно, древнего семейства шалашников и несколько более молодых райских птиц. Он пишет: «... постройка шалашей могла возникнуть, когда самцы расчищали токовую площадку для усиления эффекта своих демонстраций, как это происходит у райских птиц *Diphyllodes* и *Parotia*, а также у скального петушка *Rupicola rupicola* из семейства Cotingidae. «Беседка» шалашника у *Scenopoeetes dentirostris* — это, фактически, расчищенный участок земли, украшенный перевернутыми древесными листьями. У содержащегося в неволе самца вида *Ailuroedus crassirostris*, не относящегося к числу строителей шалашей, наблюдали аналогичное раскладывание перевернутых листьев (Diamond, 1986: 31–32).

Более поздние наблюдения дали немало фактов, подтверждающие идею поразительного консерватизма в эволюции сигнального поведения, о которых я вскользь упоминал выше в этом разделе. Так, например, у паротий, токующих на земле, за прошедшие десятки миллионов лет сохранились такие формы поведения, свойственные шалашникам, как устилание площадки субстратом растительного происхождения и раскладывание на ней листьев (см. рис. 9.13 и сноски 22, 23, 25 к тексту этой главы). Моторика брачного танца самца *Parotia lawesii* перед вертикальным побегом, очищенным им от листьев[39], выглядит практически идентичной соответствующим демонстрациям шалашника *Amblyornis flavifrons.* Самцы этого вида танцуют таким образом, фактически, также перед древесным побегом, с той разницей, что на него предварительно нагромождаются тонкие ветки, образующие шалаш в форме вигвама.

Таким образом, в эволюции шалашей типа «майского дерева» можно проследить, предположительно, следующие начальные стадии: 1) расчистка площадки, что свойственно уже наиболее древним Воробьинообразным — лирохвостам; 2) принос на площадку объектов растительного происхождения (например, листьев), что в дальнейшем выливается в устилание ее сплошным ковром из фрагментов растений (как, например,

[39] Род *Parotia* занимает на филогенетическом древе райских птиц положение, близкое к базальному (см. вкладка 1) и соответственно, к более молодому семейству шалашников. Поэтому можно думать, что эти птицы сохранили инстинкт *ориентировать брачные демонстрации на вертикальные структуры*, но утратили способность строить вокруг них шалаши.

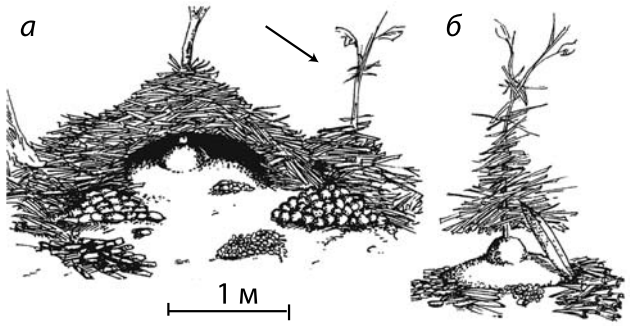


Рис. 9.14. Географическая изменчивость конструкции беседок у новогвинейского шалашника *Amblyornis inornatus*. *а* — горы Арфак, *б* — горы Факфак. Из рисунка в оригинале статьи следует, как будто бы, что в первом регионе возможны оба типа структур (второй показан стрелкой). Но это обстоятельство не оговорено ни в подписи к рисунку, ни в тексте. Из: Yu, Borgia, 2000, с изменениями.

у шалашника *Amblyornis papuensis* — см. Frith et al., 1996); 3) локализация площадки таким образом, чтобы в центре ее находился вертикальный побег; 4) доставка к нему веток и/или жестких стеблей и укладывание их на вертикальную основу.

Дальнейшая эволюция шалашей этого типа может идти по принципу «свободной эволюции», не требующей участия каких либо форм отбора (Серебровский, 1973: 138–143). Дело в том, что процесс постройки шалаша особью в значительной степени базируется на импровизации, модифицирующей видоспецифическую врожденную программу. Это прямое следствие высокой продолжительности жизни шалашников. Для ряда видов, по которым имеется достаточно полный материал, она оценивается в 20–30 лет, индивидуально помеченные самцы доживали до 23 лет (Firth, Firth. 2009). При этом самец вырабатывает типичную видоспецифическую манеру обустройства площадки лишь с возрастом (на четвертый год у *Amblyornis macgregoriae*, на пятый-седьмой у *Ptilonorhynchus violaceus*). До этого самцы строят «пробные», несовершенные шалаши (Diamond, 1986: 33).

Понятно, что чем более дифференцирована генетическая программа (предписывающая большее количество компонентов конструкции шалаша), тем, естественно, шире изменчивость окончательных построек. Эта изменчивость проявляется на индивидуальном уровне внутри популяции и в ряде случаев четко выражена географически. Так, например, у одного из подвидов шалашника *Amblyornis macgregoriae* чаша у основания вертикальной конструкции шире, чем во всех прочих популяциях вида и выстлана не мхом, а листьями древесного папоротника. Наиболее яркий случай географической изменчивости структуры шалаша описан для вида *Amblyornis inornatus* (Uy, Borgia, 2000; рис. 9.14). Такого рода явления приводят некоторых исследователей к мысли, что филогенетический компонент в структуре построек выражен довольно слабо — «лабильная эволюция», по выражению Кусмиерски с соавторами (Kusmierski et al., 1997). В свете сказанного мной выше, с этим трудно согласиться.

Вместе с тем, как подчеркивает Даймонд, «трудно поверить в то, что географическая изменчивость структуры построек (в частности, у *Amblyornis inornatus*) носит адаптивный характер. Самцы некоторых популяций выкладывают ковер из зеленого мха, в других — из черного. В одних местах они отдают предпочтение декорациям из голов и надкрылий жуков, в других используют только надкрылья. Расположение декораций также выглядит нерегулярным. Предметы определенного цвета размещаются либо внутри шалаша, либо снаружи» и т. д.» (Diamond, 1986: 33).

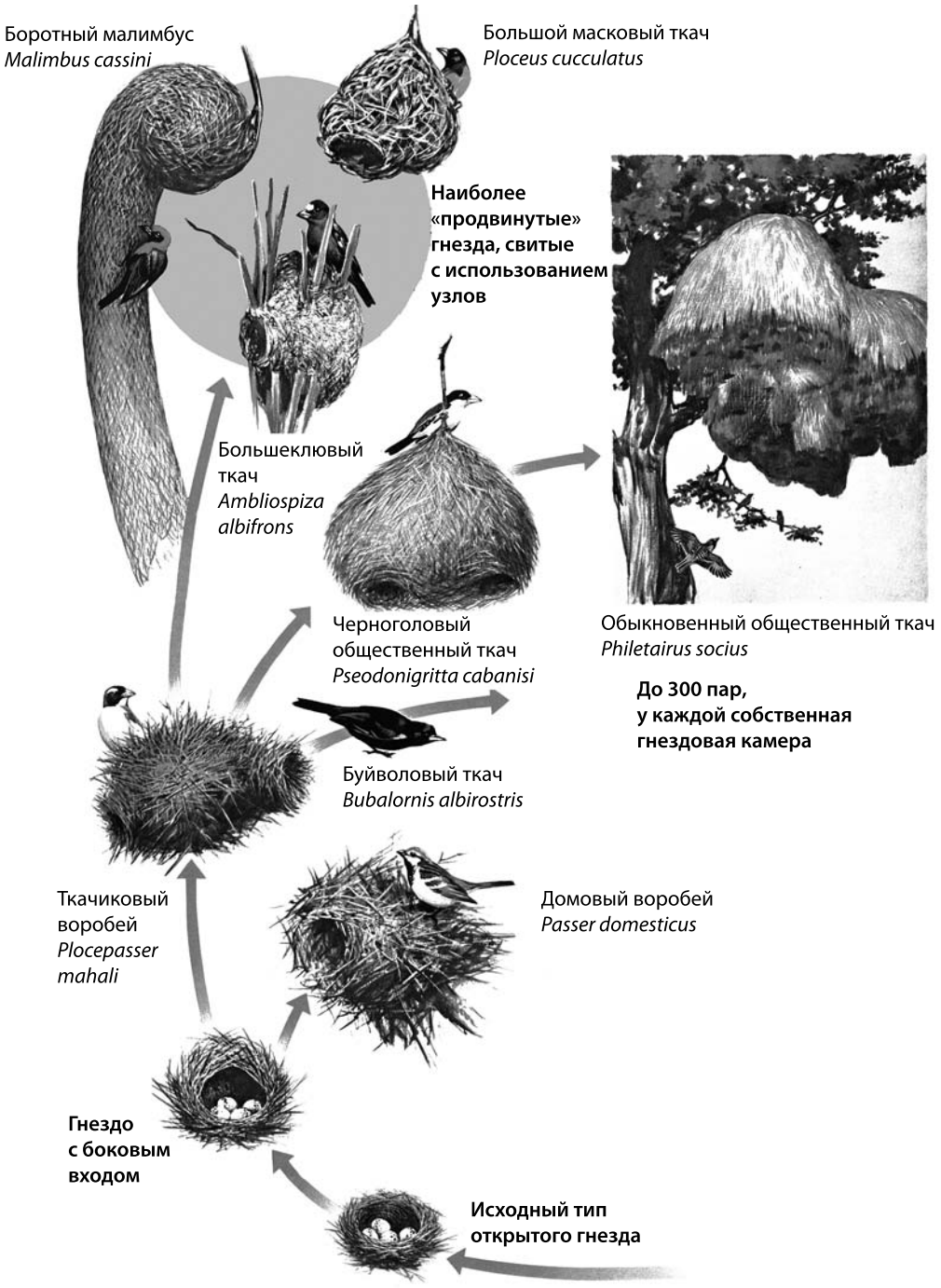


Рис. 9.15. Эволюция конструкции гнезд у ткачиковых (семейство Ploceidae).
Из: Fisher, Peterson, 1964.

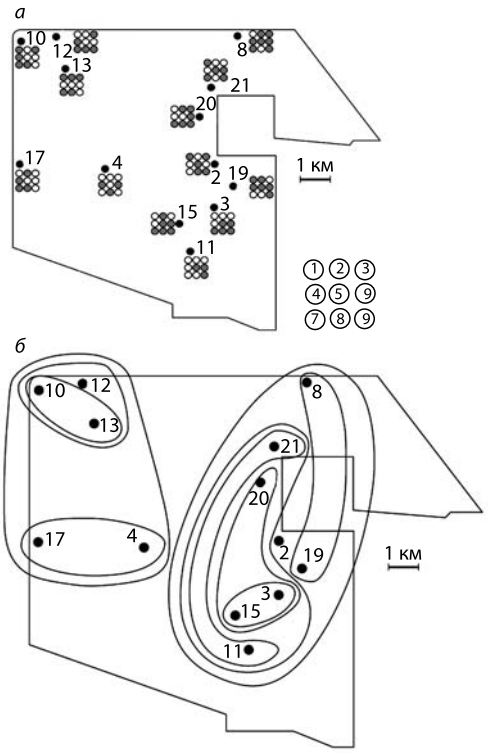


Рис. 9.16. Изменчивость в использовании «украшений», приносимых самцами шалашника *Chlamydera maculata* к их беседкам. *а* — наборы объектов около 13 беседок в одной локальной группировке самцов. 1 — раковины пресноводных моллюсков; 2 — коричневые камешки; 3 — кусочки кварца; 4 — осколки скорлупы яиц эму; 5 — фрагменты красного пластика; 6 — то же, черного пластика; 7 — кусочки побегов растений; 8 — синие стеклышки; 9 — металлические объекты. *б* — оконтурены беседки в соответствии со степенью сходства принесенных к ним «украшений». Четко выделяются два кластера, локализованные в разных секторах экспериментальной площадки. Из: Maden et al., 2004

Процесс поступательного усложнения структуры шалашей за счет все большего накопления частных вариаций должен носить имманентный характер и не требует дополнительных объяснений, в частности, привлечения идеи полового отбора[40]. Происходящее легко уподобить аналогичному усложнению структуры гнезд (рис. 9.15). Здесь добавление новых элементов к гнездовой камере, как таковой (например, длинной входной трубки), не должно приводить, как кажется, к какому-либо кардинальному улучшению функционального назначения постройки. Не меняя условий, в которых пребывают яйца и птенцы, трубка может лишь *усложнить* процедуру кормления последних

Было выдвинуто предположение, согласно которому манера постройки шалашей определяется культурными традициями, по принципу обучения молодых самцов путем подражания результатам деятельности взрослых (Diamond, 1986: 33–34). Однако эта точка зрения кажется мне сомнительной, как в том случае, когда речь идет о конструкциях сооружения, так и о характере декораций вокруг него. Интересный материал, подтверждающий, на первый взгляд, эту идею в применении к выбору самцами декоративных предметов, приведен в статье Дж. Мейден с соавторами. Именно проявление культурных традиции они видят в разнообразии предметов, которые самцы *Chlamydera maculata* приносят к своим шалашам коридорного типа (рис. 9.16). К такому выводу авторы приходят путем исключения прочих возможных факторов: доступности объектов в окрестностях построек и отсутствия родственных связей между самцами данной локальной группировки. Не объясняют наблюдаемые вариации в распределении декораций и отдельные случаи воровства объектов у соседей.

[40] И тем более — его роли в видообразовании, вопреки мнению, высказанному в работе: Uy, Borgia, 2000.

Ряд работ был посвящен вопросу о том, насколько видоспецифична и устойчива избирательность самок тому или иному цвету декоративных объектов, и в чем причина такого рода предпочтений. Здесь нет единства мнений. Одни авторы утверждают, что эти склонности могут быть вторичными, обусловленными первоначальными предпочтениям к цвету кормовых объектов (плоды определенных видов растений), другие категорически отвергают эту точку зрения (см., напр., Madden, Tanner, 2003; Borgia, Keagy, 2006). Эта проблема слишком обширна, чтобы обсуждать ее здесь. Ближе к нашей теме и, на мой взгляд, не менее, а, возможно, более интересен вопрос о происхождении самого поведения, выливающегося в коллектирование объектов и складывания их десятками и сотнями в одном и том же месте. К сожалению, мне не удалось найти ни одного источника, где этот вопрос был бы хотя бы поставлен. Напрашивается мысль, что эти повадки имеют общие корни с манерой устилать площадку фрагментами растительности, которые также доставляются самцами из-за ее пределов. Отзвуки этих инстинктов сохранились и у некоторых видов райских птиц, самцы которых приносят на свои площадки объекты, которые так или иначе выделяются из общего окружения. Это могут быть клочки шерсти и фекалии млекопитающих, обрывки змеиной кожи и т.д. Позже самка подбирает эти объекты и уносит их прочь (Scholes, 2006: 974; 2008*a*: 265).

9.7. Заключение

Как бы ни менялись тенденции в изучении поведения в ответ на появление новых модных течений[41], мне кажется, что необходимостью остается отвечать на хорошо известные «четыре вопроса Н. Тинбергена». А именно, какова приспособительная функция данной формы поведения; каковы физиологические механизмы ее осуществления; как происходит ее становление в онтогенезе; как поведение преобразуется в ходе эволюции. Из сказанного в этой главе, особенно в той ее части, где речь идет о шалашниках, совершенно очевидно, что львиная доля идущих ныне изысканий сосредоточено на поисках функциональных объяснений происходящего. Функциональный подход в значительной степени доминирует и в попытках объяснить ход эволюции поведения, связанного с постройкой шалашей и их декорирования. При этом, однако, рассуждения строятся таким образом, словно само возникновение этого поведения не представляет никакой загадки. Просто негласно подразумевается, что это — само собой разумеющийся результат полового отбора.

Задача науки состоит в том, чтобы подвести вновь открытое, мало понятное явление под те закономерности, которые ранее выяснены для других, сопоставимых с ним, но уже достаточно хорошо изученных. В данном случае перед нами лишь видимость применения этой стратегии, поскольку предлагаемые объяснения поведения шалашников отсылают нас не к чему-то досконально *понятому*, но лишь к ставшей *привычной* формуле, полностью укладывающейся в два слова: «половой отбор!».

Причина такого положения вещей вполне понятна. Суть столь сложного поведения, которое мы наблюдаем у шалашников, не может быть понята без детальных исследований внутренних механизмов, его определяющих («второй вопрос Н. Тинбергена»). А раскрытие этих механизмов настоятельно требуют изучения становления и развития инстинктов постройки шалаша и его декорирования в онтогенезе («третий вопрос

[41] О роли моды в науке см. Гофман, 2010.

Н. Тинбергена»). Ни того, ни другого мы не находим среди обилия исследований, в которых существование полового отбора постулируется изначально[42].

Функциональный подход, в той его форме, которая господствует в существующих исследованиях, опасен еще и тем, что он направлен на подтверждение (верификацию) постулатов доктрины полового отбора. Опасность состоит в том, что неизбежные во всякой работе заблуждения консервируются и накапливаются, не давая простора двигаться дальше по пути поиска истины. Насколько мне известно, ни разу не предпринималась попытка поставить под сомнение (фальсифицировать) взгляды, ставшие привычными, «навязшими на зубах».

Почему бы, например, не попробовать вместо увеличения числа «декоративных объектов» около шалашей, напротив, изымать их у самцов в их локальной группировке. Как поведут себя при этом самки. Я совершенно не исключаю, что они с таким же успехом будут посещать самцов, движимые неуклонным стремлением быть оплодотворенными в тот момент, когда гнездо готово к размещению в нем яиц.

А вот другой мыслимый эксперимент, результаты которого совершенно непредсказуемы заранее. Показано, что при склонности к коллектированию синих предметов, самцы шалашника *Ptilonorhynchus violaceus* проявляют аверсию к красным (Keagy et al.,. 2009). Так давайте заменим все синие декорации красными у нескольких шалашей и посмотрим, как это отразиться на репродуктивном успехе их обладателей!

Особый интерес, на мой взгляд, представляет изучение онтогенеза поведения, направленного на коллектирование так называемых «декоративных объектов». Если пользоваться антропоморфическими аналогиями, столь близкими адептам доктрины полового отбора, это поведение выглядит поистине параноидальным. Начав «украшать» свой шалаш, птица попросту не в состоянии остановиться. Посмотрите в Youtube видеоклип «Bowerbirds. The art of seduction part 5 of 5. avi», в котором показано, как самец *Chlamydera nuchalis*, чей шалаш располагается вблизи военной базы, выкладывает у входа в него горы темно-зеленых крышек от солдатских фляг, гильз и всевозможных металлических деталей милитаристской техники. На съемке можно также видеть, как эта птица[43] несет в клюве большой солдатский нож и добавляет эту находку в эту кучу «декораций».

В методологии науки существует точка зрения, согласно которой наиболее продуктивная стратегия в изучении сложных систем состоит в том, чтобы объяснять присущие им функции через их структуры (так называемые субстанциальные и атрибутивные объяснения — Никитин, 1970: 107). Прямо противоположную картину мы видим в исследованиях, проводимых в традициях доктрины полового отбора. Здесь идут, как правило, по пути объяснения структур через их функцию и эволюцию, тем самым незаметно минуя первый, наиболее трудоемкий этап работы и обращаясь сразу к функциональным и причинным объяснениям — зачастую совершенно произвольным[44]. К сожалению, это неустранимый дефект подхода, базирующегося на принципах наивного адаптационизма.

---

[42] В частности, Дж. Даймонд сетует на то, что такие исследования, выполнимые в условиях зоопарка, совершенно игнорируются (Diamond, 1986: 34).

[43] Это птица размером немного мельче галки, с массой около 200 г.

[44] Хорошим примером служит попытка доказать, что самцы шалашников раскладывают декорации около шалаша таким образом, что создают некую зрительную иллюзию для самок, которая способствует репродуктивному успеху самца (Kelley, Endler, 2012). Впрочем, абсурдность гипотезы была настолько очевидной, что публикация сразу же подверглась уничтожающей критике со стороны самих исследователей поведения шалашников (Borgia et al., 2012).

Глава 10.

Внебрачные копуляции, гандикап и варьирующая асимметрия

Появившись в 1970-х гг. на страницах зоологических журналов в виде отдельных беглых упоминаний догадок Ч. Дарвина, не востребованных на протяжении столетия, идея полового отбора оказалась вскоре прекрасным плацдармом для формирования всеобъемлющей доктрины. Спустя полтора десятилетия она предоставила широкое поле деятельности для обширного контингента биологов самого разного профиля — от экспериментаторов, работающих в стенах лабораторий, до полевых зоологов.

Сама идея, будучи весьма несложной, чисто умозрительной конструкцией, быстро исчерпала потенциал, заложенный в ней изначально. Единственный, кажущийся весомым аргумент в ее пользу, доступный, в принципе, эмпирической проверке именно, факт неравноценного успеха самцов у самок, — был многократно обоснован сначала на нескольких модельных видах, а затем на значительном числе других. Таким образом, это положение давно уже стало общим местом.

Мы знаем из концепции Т. Куна, что парадигма, претендующая на всеобщность объяснений, со временем начинает жить собственной жизнью, и для поддержания своего существования вынуждена расширять область своей компетенции во все новые и новые сферы реальности. Или, другими словами, не имея возможности действенно углублять знания о своем собственном предмете, она всеми силами пытается охватить как можно большее пространство науки. В согласии с этим общим принципом, доктрина полового отбора осуществляет в последние два-три десятилетия мощную экспансию в те области зоологии, которые совсем еще недавно находились, очевидным образом, вне сферы ее компетенции[1]. К ним относятся, в частности, проблема изолирующих механизмов и принципы видообразования. Еще одна из этих сфер касается явления так называемых внебрачных копуляций.

---

[1] К примеру, дежурное словосочетание «половой отбор» неожиданным образом присутствует в статье, тема которой — сравнительный анализ межвидовых различий в концентрации андрогенов в яичном желтке у колониальных видов птиц. Упоминание термина становится объяснимым, когда видишь, что последним в перечне фамилий семи авторов статьи стоит А. Моллер, о роли которого в пропаганде идей доктрины полового отбора много сказано в разделе 2.2. Правда, одно из заключений данного исследования гласит: «Полученные данные указывают, что половой отбор не был важным селективным фактором в эволюции материнского эффекта», как, добавлю от себя, того и следовало ожидать. Более интересен другой вывод: «Ни диморфизм в окраске оперения, ни характер отношения между полами (mating system) не объясняют значительные межвидовые вариации в уровне андрогенов желтка» (Gil et al., 2007: 802).

10.1. Внебрачные копуляции как постулируемый фактор полового отбора

В подтверждение только что высказанной мысли приведу следующий факт. В указателе к содержанию 132 номеров журнала Behaviour за период с 1948 по 1995 г. термин «внебрачные копуляции» упоминается неоднократно, тогда как понятие «половой отбор» вообще отсутствует (Index...). Само явление спариваний самок с самцами, которые не являются их «социальными партнерами» (по широко принятой сегодня терминологии) у видов, практикующих моногамию, обнаружилось сразу же, как только при изучении локальных группировок у птиц зоологи начали широко применять сначала индивидуальное мечение, а затем, при тестировании отцовства птенцов в выводках — также методику ДНК дактилоскопии.

Первоначально такого рода события выглядели как некий курьез или, в лучшем случае, своего рода неожиданное исключение из общего правила, поскольку ранее считали, что 93% видов птиц придерживаются строгой моногамии (см., например, Lack, 1968: 35). Однако наблюдения, которые не вполне совпадали с этой точкой зрения, стали накапливаться лавинообразно.

Позиция профессиональных зоологов в отношении нарождающейся доктрины полового отбора. Первые обзоры такого рода данных были опубликованы на рубеже 1970-х и 1980-х гг. (Gladstone, 1979; McKinney et al., 1984). Во второй из этих работ ее авторы привлекли внимание к новой в то время теме, обозначенной как «конкуренция спермы». Было показано, что из 104 видов, принадлежащим к 29 семействам птиц, для которых к тому времени были описаны внебрачные спаривания, у 81 (77.9%) они носят насильственный характер. Возникал вопрос, приводят ли эти спаривания к оплодотворению самок. Проблему пытались обсуждать в рамках существующих представлений о физиологии оплодотворения, накопленных к тому времени в птицеводстве, то есть с позиций реального биологического знания, и никак не связывали с половым отбором, как это стало нормой немного позже. В цитируемой статье само понятие половой отбор не упоминается ни разу.

В более позднем обзоре Д. Вистнита с соавторами (Westneat et al., 1990) основное внимание сконцентрировано на анализе явления в терминах социобиологических подходов, доминировавших в тот период. А именно, на попытках выяснить, каково можем быть «адаптивное значение» внебрачных копуляций в плане «выигрыша» (benefit) и «потерь» (cost) самок и самцов, вступающих в такие взаимодействия, и как это явление вписывается в процесс эволюции систем спаривания. Но здесь уже намечаются признаки надвигающейся смены одной адаптационисткой парадигмы (социобиологической) на другую, основанную на постулировании полового отбора. Авторы пишут: «До сих пор теоретические дискуссии относительно эволюции систем спаривания у птиц фокусировались преимущественно на вопросе, как самцы и самки выбирают своих *социальных партнеров* и не касались вопроса о дополнительных поисках ими *генетических партнеров*» (там же: 359; курсив мой — *Е.П.*). Упоминая гипотезу поиска самками «хороших генов», авторы замечают, что одни ее подвергали критике (ссылки на четыре публикации) а другие одобряли (два источника). Далее коротко обсуждается гипотеза «неудержимого полового отбора», без упоминания ее автора, Р. Фишера, роль которого как одного из творцов «теории полового отбора», еще не стала известной каждому полевому орнитологу (ссылка дается на статью двух герпетологов: Halliday, Arnold, 1987). Авторы статьи приходят к выводу, что эта гипотеза едва ли может объяснить,

почему самки спариваются более чем с одним самцом или участвуют во внебрачных копуляциях (там же: 358).

Примерно такой же настрой в отношении новых веяний мы видим в интересном, весьма содержательном обзоре М. Винка и А. Диржа, опубликованном 9 лет спустя. В ней понятие «половой отбор» упоминается лишь один раз, в следующем контексте: «Разнообразие систем спаривания считают результатом полового отбора, *разновидности* (*form*) *естественного отбора*, оно сформировано действием экологических и поведенческих ограничений» (Wink, Dyrcz, 1999: 92; курсив мой — *Е.П.*). Авторы статьи с сомнением относятся к гипотезе поиска самками «хороших генов» и приводят пример реальной ситуации, где ее предсказания не подтверждаются.

Еще в начале этого тысячелетия в среде профессиональных зоологов сохранялась определенная резистентность к модным воззрениям, интенсивно культивируемым уже на протяжении более чем четверти века в сфере математического моделирования эволюции (см. ниже). Примером тому может служить обширный обзор явлений внебрачных копуляций, опубликованный в этот период международным коллективом исследователей (Griffith et al., 2002). С применением молекулярных методов анализа они показали, что строгая моногамия у птиц — явление исключительно редкое. У видов, которым она приписывается, в среднем свыше 11% потомства обязаны своим появления внебрачным копуляциям. Задачей исследования стала попытка выяснить причины межвидовых и межпопуляционных различий в частоте внебрачных копуляций. Авторы критически рассматривают, с привлечением большого числа публикаций с наиболее полными количественными данными, все ранее существовавшие гипотезы относительно возможных детерминантов явления: роль плотности локальных популяций, синхронности гнездования, связь с участием самцов в заботе о потомстве. Рассматривается также перспективность объяснений явления с привлечением идеи поиска самками самцов с «хорошими генами». Основной вывод, к которому приходят авторы, состоит в следующем: «Сегодня кажется вероятным, что различия между видами в частоте внебрачных копуляций обусловлены комбинацией несходств в образе жизни (life history), особенностей ухода за потомством и локальными условиями реализации склонности к промискуитету» (там же: 2208). Этому выводу, как мне кажется, отчасти противоречит другое заявление, согласно которому в момент написания статьи существовала достоверная эмпирическая поддержка в отношении гипотез «хороших генов» и генетической совместимости (genetic compatibility) самцов и самок, вступающих во внебрачные копуляции». Авторы добавляют, что еще предстоит выяснить, действительно ли эти факторы могут служить исчерпывающим объяснением явления внебрачных копуляций у птиц.

Понятие «половой отбор» присутствует в статье лишь в одной фразе: «Становится все более очевидным, что явление внебрачных спариваний важно не только потому, что оно влияет на силу полового отбора, но также из-за его фундаментальной роли в эволюции *многих других аспектов стратегии существования видов*» (там же: 2196). Здесь, как кажется, авторы делают вынужденную уступку господствующим воззрениям, мало совместимым с общим холистическим настроем текста в трактовке сложных биологических процессов и факторов их эволюции. Как мы увидим ниже, такая научная осторожность стала редкостью всего лишь несколько лет спустя, когда зоологическую литературу захлестнул поток публикаций, в которых внебрачные копуляции априорно подаются в качестве чуть ли не основного детерминанта полового отбора у «моногамных» птиц.

Чтобы стала понятной причина этих изменений в интерпретациях, нам следует на время оставить твердую почву реально наблюдаемых фактов и обратиться к подспудным процессам, происходившим в это время в тиши университетских кабинетов.

«Переоткрытие» полового отбора в 1970-х – 1980-х годах. Так склонен именовать происходившее в эти годы историк эволюционного учения Э.И. Колчинский (2006). На мой взгляд, точнее было бы сказать, что это был период смены парадигм. В сфере объяснений всего того, что связано с вопросами эволюционных трансформаций социального и коммуникативного поведения животных (композиция так называемых систем спаривания, механизмы обмена информацией между особями и т.д.) постепенно сдавала свои позиции социобиология, уступая место идее полового отбора как универсального решения всех без исключения проблем эволюции органического мира.

Нельзя сказать, что дарвиновские представления о половом отборе остались незамеченными социобиологами. Виднейший представитель этой школы Р. Трайверс положил их в основу своей концепции «родительского вклада» (Trivers, 1972). Это понятие охватывает все те затраты родителей, которые повышают шансы выживания и последующей репродукции их потомков ценой снижения способности родителей размножаться в дальнейшем. В этой системе взглядов особенно подчеркивается *несовпадение интересов* самца и самки. В задачу самки входит выбор наиболее «приспособленного» самца, контролирующего к тому же максимум высококачественных средовых ресурсов (пространство, пища и т. д.). Производя небольшое число крупных гамет, самка якобы вносит больший начальный вклад в репродукцию, чем самец, производящий огромное число мелких и энергетически «дешевых» гамет[2]. Оберегая свой начальный «дорогой» вклад, самка должна сохранять верность своему первоначальному выбору, тогда как самец, ввиду «дешевизны» своего вклада, склонен к измене и дезертированию, ибо таким образом он может повысить свой репродуктивный успех, оплодотворив еще несколько самок. «Риск» неудачи, которую может повлечь за собой дезертирование, невелик для самца, по сравнению с самкой.

В этой системе взглядов половой отбор должен приводить к выработке у самок стратегии оптимального поиска партнеров, а у самцов — способности «обманывать» и контролировать степень своего отцовства (Мейнард Смит, 1981: 230). Иными словами самцу «выгодно» заботиться о потомках данной самки лишь в том случае, если он «уверен» в своем отцовстве. В этой связи агрессивность самца, уже имеющего самку, по отношению к прочим самцам рассматривается как механизм, противодействующий клептогамии (буквально — «воровству гамет»: Gowaty, 1981). Если самец не уверен в своем отцовстве, более оправданной для него стратегией будет дезертирование и поиск нового полового партнера[3].

Трайверс заключает свою статью следующими словами: «Я подчеркиваю, что половой отбор способствует несходству в репродуктивных стратегиях самцов и самок, и даже когда самец и самка, как будто бы кооперируются в выполнении их общей задачи, их интересы редко совпадают полностью» (там же: 174). В отношении первой части

[2] Это так называемый «принцип Бейтмана», эмпирическое обоснование которого было основано на неверном истолковании результата лабораторных экспериментов. См сноску 2 к главе 8.

[3] Приверженцы такого рода трактовок подчеркивают аллегорический характер своей антропоморфной терминологии. По их мнению, такие понятия, как «верность», «обман», «измена», «выбор», «риск», «уверенность в отцовстве» — это попросту генетически закрепленные признаки, селектированные в процессе приспособительной эволюции вида.

высказывания хочется задать вопрос: а как может быть иначе и необходимо ли эти различия приписывать действию полового отбора? Что же касается второго фрагмента, то сомнения возникают в отношении слова «интересы», которое в данном контексте отдает очевидным антропоморфизмом.

Период времени, о котором идет речь, ознаменовался формулированием весьма значительного числа формальных моделей полового отбора, основанных на алгебраических выкладках математической генетики. Только между 1979 и 1987 г. в наиболее престижных журналах вышло 14 публикаций на эту тему, после чего их приток немного замедлился[4]. На сути этих изысканий я остановлюсь подробнее в Заключении (раздел 2).

В одной из этих работ ее авторы высказали критическое отношение к построениям Трайверса. По их мнению, ему не удалось адекватно оценить интенсивность полового отбора, поскольку акцент был сделан на роли избирательности самок в отношении половых партнеров. На самом же деле, как полагают авторы, суть полового отбора состоит в неравноценности репродуктивного успеха самцов, то есть, в характере взаимоотношений между ними (внутриполовой отбор). Предлагаемая в статье математическая модель имела целью выяснить, «в какой степени интенсивность полового отбора определяется выбором самок, половыми атрибутами самцов и характером конкуренции спермы. Первые две переменные — продолжают авторы, — четко обозначены Дарвином в его определении полового отбора, но третья заслуживает специальных комментариев. У многих организмов с внутренним оплодотворением самка может быть осеменена более чем одним самцом. В таких случаях доли отцовства среди отпрысков самки могут резко различаться даже у близкородственных видов... Эта статья предназначается для ответа на вопрос: какая система превосходства спермы [тех или иных самцов перед другими] обеспечивает наиболее интенсивный половой отбор» (Wade, Arnold, 1980: 447).

Эмпирическое подтверждение несложной идеи, согласно которой повышение «приспособленности» самцов идет за счет увеличения числа самок, с которыми они спаривались, и что на этом зиждется половой отбор, часто склонны приписывать А. Бейтману, что делают и авторы процитированной статьи. Они, как и многие другие, полагали (заблуждаясь, как было сказано выше), что этот принцип был проиллюстрировал им в экспериментальном исследовании на дрозофилах (Bateman, 1948). Теперь, как мы видим, доктрина полового отбора обогатилась новым понятием «*интенсивность полового отбора*» и верой в то, что ее можно *оценить количественно*, опираясь на данные по вариабельности репродуктивного успеха самцов в данной популяции или у данного вида.

Конкуренции спермы и «послебрачный половой отбор». Понятно, что любая парадигма всячески стремится к монополизации своей роли в науке путем распространения выработанных ею постулатов на все, что она склонна считать относящимся к своему предмету. Именно с этих позиций создатели доктрины полового отбора подошли к теме конкуренции спермы, которая до этого на протяжении двух десятилетий развивалась в русле комплексного анализа физиологии репродукции, преимущественно у насекомых. Однако в начале 1990-х гг. было провозглашено, что «конкуренция спермы есть утонченная (subtle), но потенциально могущественная (powerful) форма полового отбора» (Birkhead, Hunter, 1990: 48).

[4] Такое оживление в стане математических генетиков внесло широкое распространение в эти годы персональных компьютеров, позволивших строить сложные математические модели.

Спустя 8 лет вышел сборник под названием «Конкуренция спермы и половой отбор» под редакцией уже известных нам адептов доктрины: Т. Биркхида и А. Моллера, о деятельности которого подробно рассказано выше, в разделе 2.2. В книге объединены 17 статей относительно распространенности и характера явления во всех классах позвоночных, в некоторых группах беспозвоночных и даже у растений. В предисловии к ней редакторы пишут: «Включение слов «половой отбор» в заголовок сборника объясняется нашим желанием просто напомнить читателям, что явление конкуренции спермы было центральной частью дарвиновской теории полового отбора. Половой отбор не останавливается на копуляции, и тот факт, что практически в каждом подразделении [животного мира] самки спариваются с несколькими самцами, означает, что конкуренция спермы является центральной и повсеместной составляющей полового отбора» (Birkhead, Moller, 1998: XIII; см. также Birkhead, 1998).

Поскольку спермии, как и любые другие клетки организма, определенно неравноценны по ряду характеристик (размеры, скорость движения, и т.д.), шансы каждого из них соединиться с яйцеклеткой в половых путях самки также неравны (Gomendio, Roldan, 1991; Hosken, 1997; Wilson et al., 1997; Birkhead et al., 1999; Burness et al., 2004; и многие другие). Поведение спермиев после спаривания — это бесспорно, важная биологическая проблема, заслуживающая пристального внимания со стороны физиологов и генетиков. Однако, когда явление обозначается термином «конкуренция», или, как это принято с недавних пор, — «посткопуляционным половым отбором» либо «*скрытым выбором самки*» (cryptic female choice — см, напр., Eberhard, 1998, 2004*б*; Córdoba-Aguilar, 2006), то в этом можно видеть очевидный намек на некую функциональную роль происходящего в эволюционном процессе. Эти термины работают на априорное, предвзятое объяснение особенностей поведения спермиев как некоего детерминанта эволюции «неадаптивных» (maladaptive) вторичных половых признаков и брачных демонстраций самцов.

Понятно, что речь здесь идет о весьма тонких физиологических и генетических механизмах, для реалистического анализа которые требуются узко профессиональные, углубленные знания в этих сферах биологии. Но, к сожалению, тема «конкуренции спермы» вскоре оказалась в руках «теоретиков», не имеющих такой специальной подготовки, так что их осведомленность в этой области ограничивается самыми общими представлениями, полученными из вторых рук. В результате возникла благодатнейшая почва для построения самых вольных спекуляций, количество и разнообразие которых стало увеличиваться в геометрической прогрессии. В качестве эталонного примера подобного стиля теоретизирования по принципу «как это могло бы быть» упомяну публикацию за авторстом двух наиболее последовательных апологетов доктрины полового отбора, М. Дженнионса и его первой наставницы М. Петри. Статья начинается словами: «Задача этого обзора рассмотреть *потенциальный выигрыш*, который самка может получить от спаривания с несколькими самцами в ходе одного репродуктивного цикла» (Jennions[5], Petrie, 2000; курсив мой — *Е.П.*).

Прослеживание динамики количества публикаций по теме конкуренции спермы наводит на мысль, что бурный их рост в 1990-х гг. обязан ажиотажу, который естественным образом сопровождает появление новой парадигмы (рис. 10.1). К сожалению, причины этого обусловлены далеко не только жаждой познания, но и множеством факторов вненаучного характера — модой, возросшими возможностями в плане финанси-

[5] О профессиональной подготовке этого автора см. http://biology.anu.edu.au/Michael_Jennions/

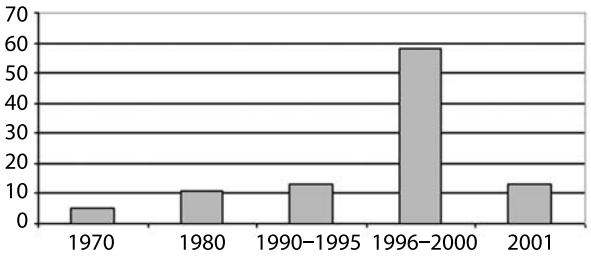


Рис. 10.1. Динамика количества публикаций по теме конкуренции спермы. По 100 источникам библиографии к статье: Birkhead, Pizzari, 2002. Дата публикации этой статьи объясняет малую высоту последнего столбца. Оригинал.

рования грантов по «актуальной» тематике и прочими социально-психологическими мотивами (см. об этом: Веннер, Уэллс, 2011).

По меньшей мере в одной из статей сборника, о котором речь шла выше, целый раздел посвящен вопросу об «измерении внебрачного отцовства» (Birkhead et al., 1998: VI). Именно в соответствии с рекомендациями такого характера пошли исследования полевых зоологов в первом десятилетии текущего века. В этом смысле огромное влияние на дальнейших ход событий оказали математические модели полового отбора, об одной из которых, предложенной в статье Вейда и Арнольда, я упоминал выше. Понятно, что зоологи-практики оказались не в состоянии критически оценить реальную весомость и прогностическую ценность такого рода построений, ибо столбцы «точных» алгебраических формул оказывают на непосвященного завораживающее воздействие — как воплощение результатов высокой, истинной науки.

Вот что, в частности, предлагает в этом плане С. Арнольд. «Если мы рассматриваем половой отбор возникающим на почве успеха спариваний, а естественный отбор — как следствие вариабельности прочих компонент общей приспособленности (fitness), например, выживаемости, плодовитости в расчете на одного полового партнера, жизнеспособности потомства, мы подходим вплотную к концепции Дарвина. Возможно, настолько близко, что появляется возможность выразить происходящее в точной, статистической форме. Этот статистический подход обладает дальнейшими преимуществами в том смысле, что (а) уже нет необходимости точно определять агента полового отбора (то есть, враждующих самцов либо избирательных самок), чтобы измерить вклад действующего фактора, так что (б) появляется возможность измерять половой отбор с использованием общепринятой статистики (Arnold 1983: 71).

Несколько примеров исследований с применением количественного измерения интенсивности полового отбора. Как пишут Буссе с соавторами, «Истинная роль и эволюционные следствия скрытого выбора самок остается проблемой в высшей степени спорной, и не только потому, что реальные события скрыты в половых путях особи. Но даже когда избирательность самок нетрудно наблюдать непосредственно (у многочисленных видов насекомых, где самцы передают партнершам сперматофоры), часто нелегко бывает продемонстрировать преимущество тех или иных фенотипов самцов над другими» (Bussière et al., 2006: 792).

Эти авторы исследовали характер поведения самок сверчка *Teleogrillus commodus* в их отношении к двум категориям самцов, которых они называют «привлекательными» и «непривлекательными». Оказалось, что самки пытаются избавиться от сперматофора, прикрепленного к ее половому отверстию самцами второй категории, прежде чем осеменение будет закончено. В результате привлекательные самцы получают преиму-

щество в количестве спермы, поступающей в половые пути самки. Однако непривлекательные самцы более активно сопровождают самок после спаривания с ними, что увеличивает их шансы противодействовать отторжению сперматофора. В конечном итоге эффект отказа самки от сперматофора оказывается существенно скомпенсированным. Авторы приходят к заключению, что в эволюции вида большую роль играло становление послебрачного конвоирования самок самцами, нежели выигрыш от генетических эффектов, связанных с преимуществами спермы тех или иных производителей, как того требует гипотеза конкуренции спермы.

Посмотрим теперь, что удалось узнать, следуя программе количественных оценок роли внебрачных копуляций у птиц. Т. Фридл и Дж. Кламп изучали этот вопрос на примере огненного бархатного ткача *Euplectes orix*. У этого колониального вида каждый самец строит на своей микротерритории по несколько гнезд, которые затем используются самками для выведения потомства. Оказалось, однако, что самец спаривается не только с этими самками, но и с гнездящимися на соседних территориях. Установили, что 57 (30.5%) из 187 выводков, исследованных с применением метода ДНК дактилоскопии, содержали по крайней мере одного внебрачного птенца. Всего в популяции их насчитали 76, то есть 17.6% от 432, выведенных в колонии. Статистически анализ показал, что самцы, участвовавшие во внебрачных копуляциях отличались от верных своим самкам более длинной плюсной. Чтобы показать, что полученные результаты согласуются с гипотезой выбора самками самцов с хорошими генами, авторы указывают также на тот факт, что самцы первой категории «чаще были обладателями территорий в предыдущий сезон» (Friedl, Klump, 2002).

Впрочем, когда эти исследования были продолжены, не все оказалось столь просто. Во-первых, было показано, что в гнездах на территориях «высококачественных» самцов смертность на стадии яйца оказалась выше, чем на участках самцов «низкокачественных» (кавычки мои — *Е.П.*). Авторы пишут, что они не могут исключить вероятность случайного характера спаривания самок, но склонны предположить, что те выбирают внебрачных партнеров более высокого качества, чем хозяева территорий, на которых гнездятся. В пользу этого свидетельствует тот факт, что отцами птенцов, выведенных на участках низкокачественных самцов, были производители «более высокого качества», но хотя того же не наблюдали в отношении происходящего на территориях высококачественных самцов. Как полагают авторы, самка, выбирающая территорию высококачественного самца, рискует оказаться перед лицом истощения его спермы (поскольку он тратит ее на чужих самок). Проводится мысль, что самка, выбравшая участок низкокачественного самца, улучшает качество своих отпрысков за счет спариваний с чужими самцами более высокого качества, в согласии с гипотезой поиска хороших генов. Что же касается самок, оказавшихся на участках «высококачественных» самцов, то они вступают во внебрачные копуляции, чтобы застраховать себя от истощения спермы у своего социального компаньона, который пользуется бóльшим успехом у самок. Важным кажется следующее замечание авторов: «В целом, приведенные данные говорят о том, что самки в изученной колонии согласуют свое внебрачное поведение с [оценкой] качества своих «социальных супругов», *даже если мы не можем полностью исключить альтернативные объяснения некоторых полученных результатов*» (Friedl, Klump, 2005; курсив мой — *Е.П.*).

Здесь перед нами пример объяснений, типичный для адаптацинистского взгляда на происходящее в природе. Даже такой ярый приверженец доктрины полового отбора,

каким является герпетолог С. Арнольд, иронически называет самок, занятых, якобы, охотой за хорошими генами, «панглоссианскими самками»[6]. Он уподобляет их «покупателям в супермаркете, которые стремятся принести домой наилучшие гены для своих отпрысков». С этой точки зрения, «идет конкуренция между покупателями за хорошие гены, так что со временем в популяции будут преобладать именно они» (Arnold, 1983).

Статья М. Вебстера с соавторами под названием «Промискуитет движет половым отбором» посвящена анализу неравноценности успеха самцов у вида с существенно иным типом социальной организации. Это блестящий малюр *Malurus splendens* из сем. Maluridae (австралийские славки), репродуктивные ячейки которого относятся к категории коммун. Каждая представлена территориальной, моногамной размножающейся парой и несколькими помощниками (подробнее см. 6.4). В основу исследования положено понятие «предпосылки для отбора» (opportunity for selection), введенное ранее в моделях математической генетики. Это оценка стандартизированной изменчивости репродуктивного успеха самцов. В соответствии с рекомендациями теоретиков (Arnold, Wade, 1984*а*, *б*), которые адаптировали это понятие к контексту полового отбора, параметр следует подразделять на два: репродуктивный успех наблюдаемый (apparent) — количество потомков, произведенных самкой-социальным партнером данного самца, и реальный (actual), то есть их число, произведенное с участием всех самок — в результате как брачных, так и внебрачных копуляций. При таком подходе авторам удалось показать, что не только самцы в парах, но также и помощники участвуют в репродукции — вторые за счет внебрачных копуляций. Оказалось, что репродуктивный успех самца определяется числом его партнеров другого пола. Сделано заключение, согласно которому «*генетический*» промискуитет, действующий через систему внебрачных спариваний, определяет предпосылки для полового отбора» (Webster et al., 2007: 2210).

Говоря о генетическом промискуитете, авторы имеют в виду, что способности самцов производить внебрачных потомков [var(*E*) в тексте статьи] и противостоять адюльтеру [var(*Pw*)] имеют некую наследственную основу, что, на мой взгляд, весьма маловероятно. Неясным остается также, почему эти качества противопоставляются чему-то, обозначаемому как «качество самцов», которое, как сказано, оказывается менее значимым фактором, чем «репродуктивный промискуитет» (там же). Одно из возможных объяснений широкой распространенности внебрачных копуляций у исследованного вида состоит в том, что они страхуют (buffer) самца от возможности утратить все свое потомство в результате разорения гнезда хищником. Здесь перед нами очередной пример панглоссианских трактовок происходящего.

Как и во всех подобных исследованиях, авторы исходят из уверенности в существовании полового отбора. Они пишут, что «резкий половой диморфизм у изученного вида и ряд особенностей морфологии самцов свидетельствуют о сильном (strong) половом отборе» (там же: 2206). При этом параметры var(*E*) и var(*Pw*), взятые вместе, обеспечивают 55% «предпосылок» к его действию. Заключается статья следу-

[6] Панглосс — персонаж философского романа Вольтера «Кандид». Многие считают, что это была карикатура на философа Г. Лейбница, которому принадлежит сентенция: «Все к лучшему в этом лучшем из миров». Панглосс постоянно утверждает, что нет следствия без причины, что и все сущее имеет определенное предназначение. Имя Панглосс происходит от греческого «пан-» («всё») и английского gloss (обманчивый глянец). На этой основе адаптационисткая программа часто именуется «панглоссианской парадигмой».

ющими словами: «Дополнительные детальные исследования, подобные этому, необходимы, прежде чем станет ясно, действительно ли существование внебрачных копуляций способно разрешить парадокс полового отбора у социально моногамных видов птиц[7]».

У блестящего малюра доля внебрачных отпрысков составляет в среднем около 72%. По этому параметру к данному виду приближается другой — капский сахарный медосос *Promerops cafer*, относящийся к категории специализированных нектароядов. Было показано, что 120 (65%) из 185 птенцов, исследованных на протяжении трех лет в гнездах этого вида, были потомками от внебрачных спариваний. Почти три четверти выводков содержат в себе по меньшей мере одного внебрачного отпрыска, и почти половина состоит только из таких особей. Примерно в 25% гнезд птенцы оказались потомками двух разных самцов (McFarlane et al., 2010).

По характеру социальной организации этот вид отличается от двух только что рассмотренных. Самцы и самки объединяются в пары, устойчивость которых может поддерживаться на протяжении нескольких сезонов. Гнездо строит только самка. Модальный размер кладки — 2 яйца. Птенцов выкармливают оба члена пары, причем доля участия в этом самца составляет от 25 до 50%. Самец охраняет лишь небольшой участок вокруг гнезда, а корм собирает в пределах обширного участка обитания, который широко перекрывается с участками прочих самцов. Они не проявляют антагонизма в отношении друг друга даже тогда, когда собираются группами на одном и том же дереве.

Характерная особенность внешней морфологии медососа — это сильно удлиненный хвост, в особенности у самцов. Об этом уже шла речь в разделе 4.2, где приведено изображение птиц, о которых идет речь (рис. 4.20). Задача, которую поставили перед собой М. МкФарлан с соавторам, состояла в том, чтобы проверить следующую гипотезу: «действительно ли длина хвоста самцов влияет на выбор самками партнеров по внебрачным копуляциям и можно ли считать, что успех самцов на почве внебрачного осеменения самок может объяснить присутствие полового диморфизма в орнаменте социально моногамного вида» (McFarlane et al., 2010: 27).

Авторы полагают, что, согласно их данным, длина хвоста самцов отрицательно коррелирует с количеством птенцов, выращенных в гнездах самок, которые являются их социальными партнерами. Затем они провели полевой эксперимент с укорочением длины хвоста части самцов (другие, пойманные и выпущенные в интактном состоянии, служили контролем). Результаты сравнения экспериментальной и контрольной групп показаны на рис. 10.2. Можно видеть, что в обеих группах наблюдается слабая корреляция между

[7] Здесь следует напомнить, что изначально главной идеей дарвиновской теории полового отбора было то, что он должен присутствовать у полигамных видов с их обостренной конкуренцией самцов из-за доступа к самкам (см. главу 8 и недавний обзор: Dunn et al., 2001). Правда, Дарвин высказывал соображения о возможности этих процессов и у моногамных видов. Без этого резкий половой диморфизм, свойственный поистине необозримому числу таких видов, оставался без объяснений. Эту умозрительную аргументацию снова извлекли на поверхность уже на начальном этапе формирования современной парадигмы, попытавшись доказать ее справедливость с помощью математических моделей. Например, название статьи П. О'Дональда, где предложена такого рода модель, звучит следующим образом: «Половой отбор за счет избирательности самок у моногамных птиц: *теория Дарвина подтверждена*» (O'Donald, 1980; курсив мой — *Е.П.*). К сожалению, автор забывает о том, что с помощью модели ничего доказать нельзя. Она лишь показывает, каков, в принципе, мог быть ход тех или иных событий (см. например, Arnold, 1983: 71–72). К этой теме я еще вернусь в Заключении.

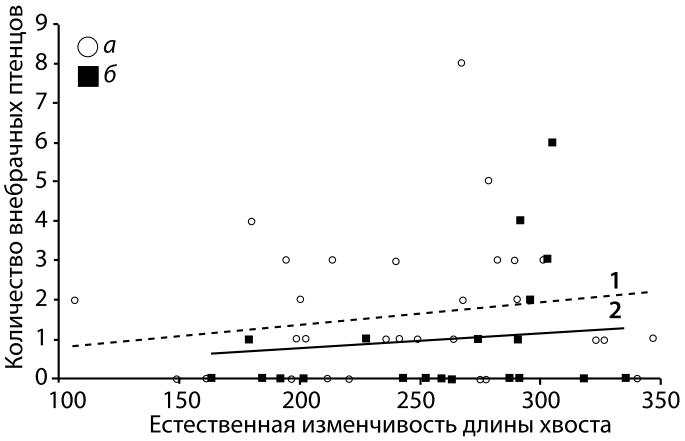


Рис. 10.2. Количество потомков самцов капского сахарного медососа *Promerops cafer*. *а* — самцы интактные; *б* — самцы с хвостами искусственно измененной длины. Линия регрессии для видов первой категории пунктирная (1), для видов второй категории — сплошная (2). Зависимости, отраженные наклоном линий регрессии, недостоверны. Из: McFarlane et al., 2010.

длиной хвоста и числом внебрачных спариваний[8]. В то же время авторы пишут: «При анализе естественной изменчивости длины хвоста не обнаружено влияния (overall effect) этого показателя на общий репродуктивный успех самцов» (там же: 28).

Вопрос, однако, состоит в том, можно ли с уверенностью считать, что между двумя этими параметрами действительно имеет место причинно-следственная связь[9]. Думается, что этот вопрос приходится оставить открытым. Еще менее убедительна идея авторов, согласно которой именно промискуитет у медососа послужил причиной становления в эволюции полового диморфизма по длине хвоста. Сами авторы в обсуждении своих результатов указывают, что только у двух видов из числа изученных в плане степени выраженности промискуитета, его размах превышает наблюдаемый у медососа (там же: 30). Это дроздовидная камышевка *Acrocephalus arundinaceus* и древесная ласточка *Tachycineta bicolor*. У первого из этих видов половой диморфизм во внешней морфологии практически отсутствует, у второго самцы окрашены чуть ярче, чем самки. Ни у того, ни у другого нет ни малейших признаков каких либо эксцессивных орнаментальных структур. Все это свидетельствует в пользу предположения об отсутствии какой-либо причинно-следственной связи между промискуитетом и степенью полового диморфизма у социально моногамных птиц.

О том же говорят данные исследования, проведенного Л. Виттингамом и П. Данном на двух неродственных друг другу видах — желтогорлом певуне *Geothlypis trichas*

[8] В.А. Непомнящих так прокомментировал характер статистической оценки данных. «В статье использован многофакторный дисперсионный анализ. В него включены 5 факторов: длина хвоста до отлова; принадлежность самца к экспериментальной либо контрольной группе, год отлова и еще три признака внешней морфологии. Известно, что чем больше факторов проверяется в дисперсионном анализе, тем больше должен быть объем выборки, т.е. число самцов. А на деле самцов совсем немного. Это, в принципе, может привести к ложным результатам. Кроме того, из рис. 1 статьи следует, что отдельные самцы очень плодовиты, тогда как большинство — нет. Это обстоятельство, как и ограниченное число исследованных самцов может приводить к тому, что весь результат получается за счет какой-нибудь одного «нетипичного», высоко плодовитого самца, который и в спаривается с многими самками. Авторам следовало бы проверить, какой вклад внесли отдельные самцы в общий результат и, как это часто делается, исключить нетипичных, «выпадающих» особей. Но этого сделано не было».

[9] Один из основных методологических принципов состоит в том, что причинность не может быть напрямую выведена из отношений корреляции.

(сем. Parulidae) с резко выраженным половым дихроматизмом и сексуально мономорфном крапивнике *Troglodytes aedon* (Whittingham, Dunn, 2005). У первого вида доля внебрачных потомков несравненно ниже, чем у малюра и медососа (26%), а общий их вклад в стандартизированную изменчивость репродуктивного успеха самцов, по словам авторов, невелика — всего лишь 21%. У крапивника эти цифры существенно ниже — 10 и 3%, соответственно. Однако, следует помнить, что виды существенно различаются по характеру социальной организации. Первый практикует социальную моногамию, второму свойственна одновременная полигиния: каждый самец строит несколько гнезд, которые затем самки приводят в состоянии готовности к выведению потомства. Поэтому самцу вполне хватает забот с несколькими собственными супругами и нет достаточного времени для спариваний на стороне. Исходя из этих различий между изученными видами в характере их социальной организации, авторы предполагали, что результат исследования окажется противоположным полученному. В итоге они приходят к заключению, что «половой диморфизм у моногамных видов может находиться скорее под влиянием количества половых партнеров, нежели зависеть от числа внебрачных копуляций» (там же: 138). Вывод, на мой взгляд, не слишком вразумительный.

Насколько продуктивна программа количественных оценок предпосылок к половому отбору? В статье под названием «Половой отбор: величина гарема и вариабельность репродуктивного успеха самцов» ее авторы попытались применить понятие «предпосылки к половому отбору» для сравнения его интенсивности у самых различных организмов — от крошечных ракообразных *Paracerceis sculpta* до *Homo sapiens* (Wade, Shuster, 2004). В таблице, приведенной в работе, фигурируют четыре вида насекомых (бабочки, стрекоза и жук), два вида лягушек, столько же — змей, семь видов птиц (среди них тетерева, павлин и славка) и семь видов млекопитающих (летучие мыши, кит, лошадь, олень, лев и человек).

Для каждого вида приведены сведения, взятые из литературных источников, о характерном количестве половых партнеров самца. Этот показатель авторы называют «величиной гарема». Дальше путем математических операций искомая величина высчитывается по формуле:

$$V_H/H^2,$$

где H — средняя величина гарема, а V — вариабельность этой величины[10].

В результате получены цифры, варьирующие в пределах от 0.34 (у одного из африканских племен из Кении) до 0.76 у благородного оленя *Cervus elaphus*. Здесь более чем уместно вспомнить слова К. Поппера о неоправданной вере многих ученых в формализацию и точность (Поппер, 1983: 326–327). Особенную опасность представляют, на мой взгляд, попытки подвести исследования столь неоднозначных процессов, о которых здесь идет речь, под стандарты точных наук. Методологи не раз задавались вопросом, ведет ли увеличение точности описания к лучшему пониманию сути вопроса. Эта проблема обсуждается в книге М.Д. Голубовского в разделе 1.2.4: «Обратное соотношение между правильностью и точностью». Там сказано: «В области математической статистики и биометрии известна антитеза: увеличивая точность, мы теряем правильность, *при стремлении к правильности, полноте картины излишняя точность*

[10] В действительности, достаточно извилистым путем вычислялись еще два промежуточных показателя. Всех, кого заинтересует эта процедура, я отсылаю к оригиналу статьи.

может быть нежелательна» (Голубовский, 2000; курсив мой — *Е.П.*). Еще хуже, если мы имеем дело лишь с *иллюзией точности*, проистекающей из цифр, за которыми трудно разглядеть какие-либо реально существующие события или процессы

К сожалению, для меня остается совершенно неясным, какой именно биологический смысл таится в цифрах, приводимых в статье М. Вейда и С. Шустера с точностью до второго знака после запятой. Следует ли, например, что-либо существенное из идентичности оценок «предпосылок к половому отбору» у лягушки *Hyperolius marmoratus* и горбатого кита *Megaptera novaeangliae* (в обоих случаях цифра равна 0.48) или у фруктоядной летучей мыши *Cynopterus sphinx* и современного человека (0.43)?

Против количественного подхода, предлагаемого С. Арнольдом и авторами цитированой статьи, еще в середине 1980-х гг. выступили полевые орнитологи В. Кёниг и С. Албано (Koenig, Albano, 1986). Они пишут, что «легко представить себе реальные ситуации, в которых любое разграничение между «естественным» и «половым» отбором окажется неясным (obscure) (там же: 407; кавычки авторов). При этом приводится цитата из самого Дарвина: «В большинстве случаев едва ли возможно разделить эффекты естественного и полового отбора». По словам авторов, задача их статьи состоит в том, «чтобы показать, что вариабельность в репродуктивном успехе [самцов] не обязательно служит адекватной оценкой (valid measure) предпосылок полового отбора, в его определении Дарвином» (403).

Авторы пишут: «Успех спаривания, измеренный *на коротких временах*, ничего не говорит о половом отборе». Сказанное станет очевидным, «если мы будем рассматривать вариабельность успеха самцов *на протяжении всей их жизни*, отдавая себе отчет в том, что сюда входит вариабельность их выживаемости (что есть естественный отбор) и вариабельность, диктуемую, *возможно*, половым отбором. (там же: 404; курсив мой — *Е.П.*). В качестве аргументов в пользу этой точки зрения приведены несколько гипотетических примеров.

«Предположим, — пишут авторы, — что искусность в добывании корма (foraging skill) варьирует среди самцов, и что эти способности определяют как их выживаемость, так и долю того времени, которое отводится в их энергетических бюджетах на взаимодействия с самками. В таком случае вариабельность как продолжительности жизни, так и в сиюминутном (daily) успехе спариваний может быть велика, но это уместно рассматривать в качестве потенциала скорее для естественного, нежели полового отбора. В этом случае отбор будет способствовать преимущественно усилению эффективности добывания корма и работать в сторону большей выживаемости и соответственно, увеличения времени, требуемого на взаимодействия с самками» (там же: 405).

Статья завершается следующими словами: «Если не принимать во внимание реальность такого рода разнонаправленных давлений отбора, «потенциал для ошибочных суждений почти наверняка превысит постулируемый потенциал для полового отбора, как бы его ни рассматривали» (там же: 408).

Внебрачные копуляции как побочный эффект плотности населения. Здесь я хочу привести лишь один пример, который, на мой взгляд, показывает, что для объяснения явления внебрачных спариваний нет никакой необходимости привлекать идею полового отбора. Достаточно сказать, что эти акции есть не более, чем следствие случайного стечения обстоятельств, таких, например, как характер размещения зон активностей членов локальной популяции, степени синхронности размножения брачных пар и времени готовности самок к репродукции.

Г. Лорек исследовал характер социо-сексуальных отношений в двух локальных популяциях серого сорокопута *Lanius excubitor*. Это типичный моногамный вид, практически лишенный полового диморфизма. В одной из этих популяций территории пяти исследуемых пар были значительно разнесены в пространстве, в другой семьи размещались контагиозно, так что брачные партнеры имели конспецифических соседей (Lorek, 1995).

Одно из различий между сравниваемыми демами состояло в степени синхронности гнездования пар. Оказалось, что «одиночные» пары размножались в среднем на 10 дней позже и с гораздо меньшей синхронностью, чем те, которые имели соседей (индексы синхронности 9.9 и 23.4%, соответственно).

Второе различие касалось степени интерференции между парами. В деме с контагиозным размещением территорий наблюдали 69 вторжений самцов на территории соседей. Во всех случаях, когда удалось идентифицировать пришельцев (72.5% наблюдений), ими были самцы с соседних территорий. Вылазки на участки соседей предпринимали самцы из всех шести пар, находившихся под наблюдением. В этом деме за 241 *ч* наблюдений зарегистрированы 60 копуляций между членами пар и 23 внебрачных. Последние составили 27.7% от общего количества половых контактов. Ничего похожего не наблюдали в деме, состоявшем из пространственно изолированных пар.

У всех 11 пар спаривания между постоянными партнерами имели место неподалеку от гнезда резидентной пары, тогда как большая часть внебрачных копуляций (87%) произошли более чем в 100 м от гнезда самок-резидентов. В плотном поселении число вторжений самцов-соседей было достоверно выше в период фертильности самки-резидента (0.79 в час против 0.32 в префертильный период и 0.23 в постфертильный).

Все копуляции происходили по единой схеме. Самец, оказавшийся около самки, в большинстве случаев держал в клюве добычу. Во время садки самец отдает самке корм, после чего следует единственный клоакальный контакт. Длительность успешной копуляции (с клоакальным контактом) составляет примерно от 2 до 8 сек (в среднем 4.8±1.6 для 77 контактов между членами пары и 5.0 ±1.4 сек для 20 внебрачных копуляций; различия недостоверны).

Демонстрацию корма самцом с ее последующей передачей самке наблюдали в 62 (67.4%) из 92 спариваний между членами пары и в 17 (73.9%) из 23 внебрачных копуляциях. Длительность копуляции не зависит от того, предлагает ли самец корм самке или нет. Величина добычи самца также не оказывает влияния на ход процесса.

По вопросу о влиянии повышенной плотности на частоту внебрачных копуляций существует обширная литература. Особенно очевиден этот эффект у колониальных видов птиц, где часто наблюдаются насильственные садки посторонних самцов на самок, сидящих на гнездах (см., например, McKilligan, 1990).

10.2. Об идее инадаптивности вторичных половых признаков самцов

Одно из центральных мест в построениях Дарвина занимает идея, согласно которой признаки, способствующие успеху самцов у самок, *должны* снижать их выживаемость. Коль скоро такие признаки обеспечивают максимальную заметность самцов для потенциальных половых партнеров, они же делают самца более заметным для хищников. Кроме того, такие структуры, как, например, длинный шлейф павлина, *должны*, опять же из общих соображений, затруднять передвижения птицы, например, в густых зарослях, и тем или иным способом снижают ее маневренность, требуя дополнительных энергетических затрат.

Эти чисто умозрительные рассуждения стали аксиомой в современной доктрине полового отбора. На их почве родились так называемая «гипотеза гандикапа» (см. 1.1, III) и общее представление об инадаптивности признаков, порождаемых половым отбором, поступательное развитие которых должно быть остановлено на определенной стадии противодействием со стороны отбора естественного (см., например, Kirkpatrick et al., 1990).

В этих построениях, как мне кажется, содержится логическое противоречие, которое маскируется, на первый взгляд, некой *видимостью* следования принципам диалектики[11]. Именно, с одной стороны, согласно доктрине, как раз самцы-носители гандикапа, транслирующие самкам «честные» сигналы, должны быть в силу этого наиболее успешными в качестве производителей потомства. С другой стороны, в рамках той же системы взглядов, они подвержены наибольшему риску смертности — из-за повышенных энергетических затрат и максимального риска пасть жертвой хищников.

Любопытно, однако, насколько скудны эмпирические данные, которые можно было бы привести в подтверждение этих воззрений. То немногое, чем мы располагаем в этом плане, основывается на орнитологическом материале. Это не удивительно, поскольку именно птицы неизменно привлекали внимание зоологов поразительным разнообразием и броскостью вторичных половых признаков у самцов. Этой группе животных и сам Дарвин уделил наибольшее внимание, когда разрабатывал свою теорию полового отбора.

Принцип гандикапа и эволюция рекламной песни птиц. Изложенные представления были недавно использованы Дж. Прайсом и С. Ланьоном в попытке показать важную роль полового отбора в эволюции песенного поведения у оропендол (роды *Psarcolius*, *Gymnostinops* и *Ocyalus*) и кассиков (*Cacicus*) из семейства американских иволог Icteridae[12] (Price, Lanyon, 2002, 2004). Авторы не обсуждают вопрос о том, действительно ли данный селективный фактор действует в этой сфере — они изначально принимают это как данность. В статье сказано: «Сложная песня самцов певчих птиц может соперничать с прочими хорошо известными признаками, подверженными половому отбору (*sexually selected traits*) и отличающимися высокой степенью дивергенции. Эта диверсификация песен есть предположительно результат межвидовых *различий в силе* полового отбора, действующего на разные виды, а также факторов, которые ограничивают его влияние на структуру сигналов (ссылка: Andersson, 1994 и две другие статьи 1991 и 1996 гг.)».

Следуя идее, согласно которой любой признак, подверженный действию полового отбора, должен быть энергозатратным, они пытаются убедить себя и читателей в том, что сказанное относится и к целому ряду компонент песенного поведения. Авторы замечают, что до них рассуждения об эволюции песен как неких целостных конструкций имели скорее умозрительный характер. Они видят новизну и перспективность своего подхода в том, что рассматривают эволюцию песен в контексте исторических преобразований *отдельных* их структурных характеристик. В статье сказано: «Становление (develop) и генерация некоторых типов звуков *вероятно* (likely) особенно затруднены для самцов, например, в силу того, что они требуют тонкого моторного контроля или особых механизмов дыхания. *Если* такие характеристики песен влияют на успех размножения самцов, *следует ожидать*, что отбор будет благоприятствовать тем из них,

[11] Дефекты логических построений полезно отличать от следования принципу единства и борьбы противоположностей.

[12] Об особенностях социального поведения этих птиц см. выше, в разделе 8.4.

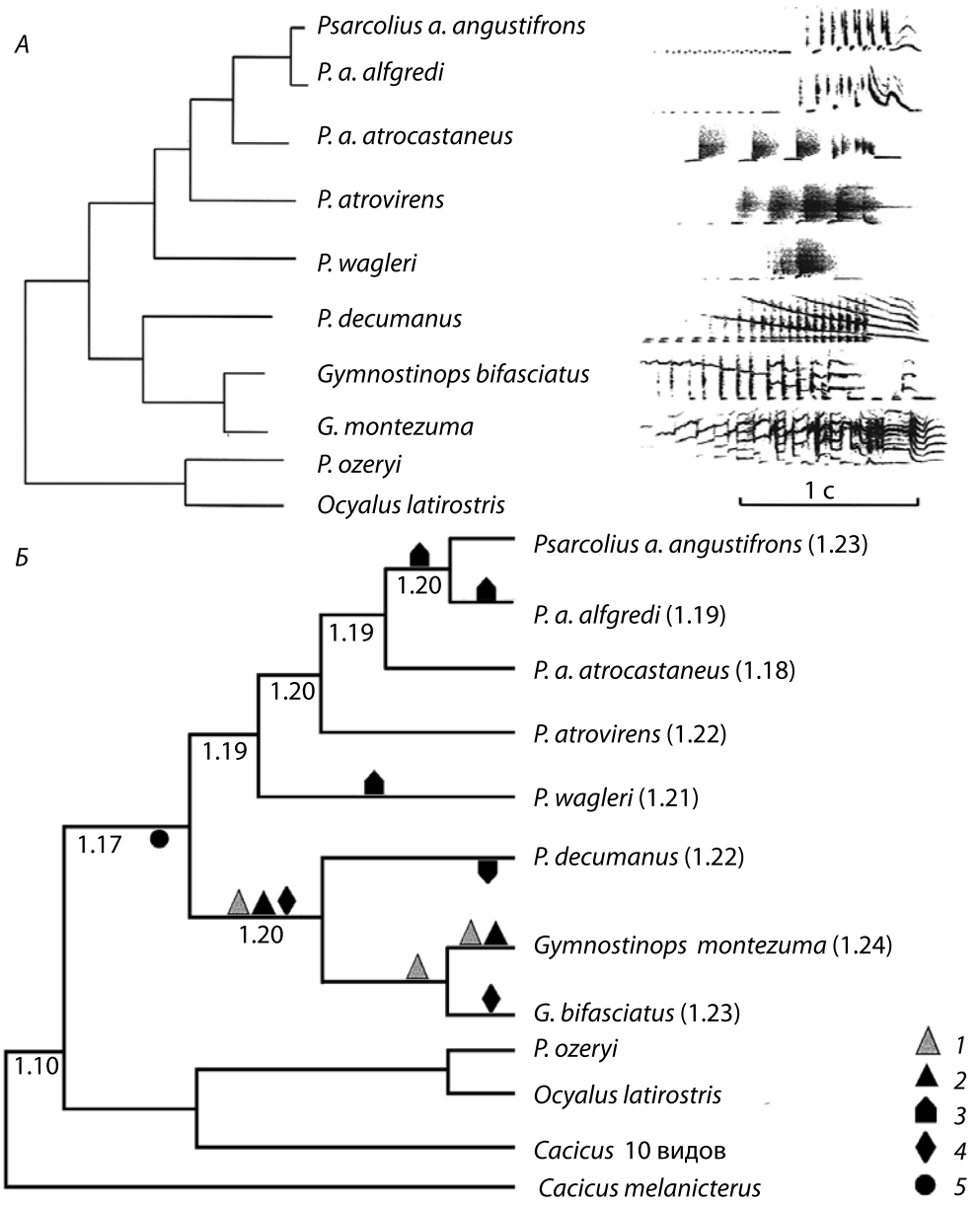


Рис. 10.3. Эволюционные преобразования песен в одном из филумов семейства Icteridae. *А* — изменения в рисунке песни оропендол. *Б* — приобретения (над ветвями древа) и потери (под ними) отдельных параметров песен оропендол и кассиков. Параметры: длина песни (1); перекрывания нот (одновременная работа двух генераторов звука — 2); частота пауз (3); частотный диапазон (4); подвижность разнообразия (5). Цифры под ветвями — оценки размерного полового диморфизма (отношение размеров самцов к размерам самок).
Из: Price, Lanyon, 2002 (*А*), 2004 (*Б*), с изменениями.

которые генерируют эти звуки вблизи максимально возможного уровня физических усилий»[13] (Price, Lanyon, 2004: 485).

К числу параметров, которые *предположительно* (likely) физиологически затратны для певца, авторы относят, среди прочих, широкий частотный спектр звуков, исполнение песни на очень высоких частотах, высокий темп повторения нот, длительность непрерывного пения и одновременную генерацию звуков левым и правым фрагментами сиринкса. Авторы попытались проследить преобразование этих показателей, наложив структурные особенности песен на разработанное ими филогенетическое древо оропендол и кассиков. В своей первой статье они ограничились соответствующим сравнительным анализом песен восьми видов оропендол (рис. 10.3*А*). В другой работе, вышедшей в свет двумя годами позже и построенной по той же схеме, были рассмотрены уже 10 видов оропендол и 11 — кассиков. На рис. 10.3*Б* я привожу только ту часть филогенетического древа из этой статьи, которую можно сопоставить с сонограммами песен тех восьми видов оропендол, о которых речь шла в предыдущей статье Прайса и Ланьона.

Из рис. 10.3*А* с несомненной очевидностью следует, что песня эволюционирует как некая целостная конструкция, структурные характеристики которой устойчиво сохраняются, по принципу эволюционной инерции, в группах близкородственных видов. При этом в кластерах наиболее молодых форм песня может оказаться как сравнительно «простой» (на рисунке верхняя ветвь рода *Psarcolius*), так и кажущейся «сложной». Так, у двух видов рода *Gymnostinops*, и у предкового для них вида *Psarcolius decumanus,* судя по сонограммам, работают обе половины сиринкса. Эта картинка может служить прекрасной иллюстрацией того, что эволюция песни даже в пределах достаточно узкого таксона носит явно случайностный, непредсказуемый характер.

К такому заключению ведут, вопреки устремлениям авторов, и результаты проведенного ими анализа. Это хорошо видно, в частности из рис. 10.3*Б*, где на ветвях древа символами показано усиление или ослабление в той или другой интенсивности таких «признаков», как длительность нот, их перекрывание (при одновременной работе обоих половин сиритнкса), темп следования пауз между нотами и высокие показатели частотных характеристик песни. Например, тот факт, что у видов *Psarcolius angustifrons* и *P. wagleri* усиливается признак частоты следования пауз[14], тогда как у двух видов рода *Gymnostinops*, наравне с другими инновациями, удлиняются ноты, авторы объясняют, прибегая к дежурной ссылке на разную «интенсивность полового отбора»[15] у тех или иных видов (уход в «убежище невежества» — по выражению А.А. Любищева).

Во второй из статей, о которых идет речь, ее авторы проводят мысль, согласно которой выявленные ими преобразования отдельных параметров песни идут параллельно с увеличением степени размерного полового диморфизма (Price, Lanyon, 2004). Они подчеркивают, что у оропендол наблюдается максимальное среди птиц преобладание размеров самцов над размерами самок[16]. Эти соотношения показаны цифрами в скоб-

[13] Авторы не замечают того, что то же самое можно сказать в отношение любой системы жизнеобеспечения. Так, энергоемкость локомоции едва ли удастся приписать действию полового отбора.

[14] В другой ветви того же рода, у *P. decumanus* происходит обратное.

[15] См. выше в этой главе о попытках количественной оценки предпосылок к половому отбору.

[16] Действительно, у оропендол самцы крупнее самок на 15-35% (в среднем 25%), а у колониальных кассиков — на 21–23% (22%) (Orians, 1985: Table 4). М. Вебстер видит в этом, применительно к данному случаю, результат полового отбора, в то время как М. Бьерклунд отрицает такой сценарий (Bjorklund, 1990; Webster, 1992).

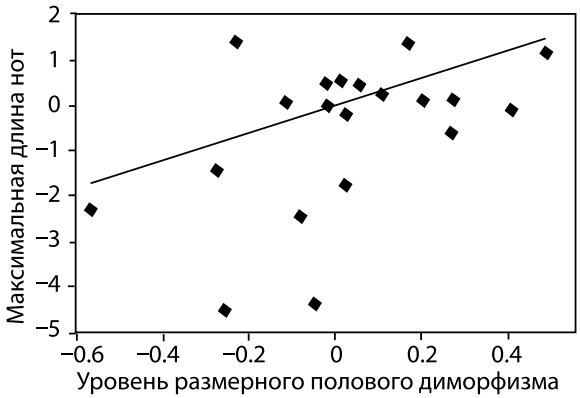


Рис. 10.4. Корреляция между размерным половым диморфизмом и длиной нот в песне. Индексы вычислены по методу независимого контраста.
Из: Price, Lanyon, 2004.

ках после видовых названий на рис. 10.3*Б*. Поскольку авторы не сомневаются в том, что размерный диморфизм есть результат полового отбора, они используют это обстоятельство в качестве косвенного аргумента в пользу своих построений. Наиболее убедительную, с точки зрения Прайса и Ланьона, корреляцию им удалось выявить между степенью размерного диморфизма и длительностью нот в песнях изученных видов (рис. 10.4). Не говоря уже о том, что существование корреляции ни в коей мере не является показателем причинно-следственной связи между двумя параметрами, сама степень их соответствия друг другу не кажется вполне убедительной. Легко можно видеть, насколько велик разброс количественных оценок каждого из сравниваемых параметров.

Кроме того, совершенно неясно, почему такой показатель, как длительность нот, способен увеличивать привлекательность самцов для самок. И, как это хорошо видно из сонограмм, приведенных на рис. 10.3*А*, виды с одинаковой степенью размерного полового диморфизма могут обладать песнями, принципиально разными по структурным особенностям. Сравни, например, песни *Psarcolius angustifrons* и *Gymnostinops bifasciatus*, которые характеризуются степенью размерного диморфизма, близкой к максимальной (самцы: самки = 1.23).

Авторы этих статей проделали колоссальную работу. Им удалось выявить некоторые достаточно интересные закономерности в эволюции песен в пределах изученного ими таксона. Например, они приходят к выводу, что в данном случае можно говорить о тенденции к переходу от песенного поведения, построенного на принципе непрерывной вариативности (versatility — непостоянство, подвижность разнообразия, по терминологии авторов) к такому, где преобладает схема периодической вариативности (repititivity — повторяемость)[17]. Это заключение расходится с представлениями, изложенными в наиболее полном руководстве по песенному поведению птиц (Catchpole, Slater, 1995). К сожалению, этот эмпирический вывод нагружен чисто умозрительными соображениями о некой мифической «интенсивности полового отбора».

Вот как это выглядит: «Мы обнаружили свидетельства того, что подвижность разнообразия песен у оропендол и кассиков не увеличивается под действием полового отбора. Напротив, с *увеличением уровня* полового отбора манера пения имеет тенденцию проиобретать большую степень повторяемости нот. Это противоречит тому, что ранее говорилось в отношении эволюции песни. У многих видов с выраженным половым диморфизмом усиление размерных различий между самцами и самками сопровождается

[17] Песенные циклы первой категории отвечают схеме АБВГД..., а второй — ААА... БББ... ВВВ... (см., например, Панов и др., 2006).

не увеличением разнообразия песен, но бóльшим развитием экстравагантности прочих ее атрибутов. Это, в частности, повышение верхней границы частотного спектра, быстрый темп следования пауз и удлинение нот. Таким образом, снижение разнообразия компенсируется в ряде случаев *сложностью*(?) других акустических характеристик» (Price, Lanyon, 2004: 491; курсив и вопросительный знак мои — *Е.П.*).[18] .

Весь этот пассаж, выполненный по принципу нанизывания гипотезы на гипотезу[19], звучит крайне неубедительно. Не удалась, на мой взгляд, и вся попытка авторов вовлечь тему эволюции песен птиц в круг вопросов, муссируемых сторонниками идеи полового отбора. Стремление Прайса и Ланьона не оказаться в стороне от русла мейнстрима, определяющего лицо этой доктрины, отрицательно сказалось на возможности читателей поверить в убедительность выводов, сделанных на основе их огромного эмпирического материала.

Здесь уместно сказать пару слов о бытующем убеждении, согласно которому самки птиц обладают возможностью тонко дифференцировать песни разных самцов и на этом основании способны определять их генетическое качество и осуществлять «верный» выбор полового партнера. Эти убеждения ставит под сомнение блестящее исследование Р. Пейна и Д. Вестнита, изучавших на протяжении 12 лет песенное поведение индигового овсянкового кардинала *Passerina cyanea* в комплексе с морфологическими характеристиками самцов и самок в гнездящихся парах и с применением генетического тестирования особей обоих полов[20]. Они пишут: «Поскольку у певчих птиц песня приобретается на основе научения, альтернативные манеры пения (типы песен) могут относится к числу признаков, которые имеют наименьшее отношение к явлению поисков самками хороших генов». И, в другом месте: «Песни овсянок, по-видимому, не несут информации для самок относительно генетического качества самцов» (Payne, Westneat, 1988: 935, 945).

Влияет ли яркая окраска на выживаемость самцов у птиц? Этой теме посвящено исследование, материалом для которого послужил сравнительный анализ годовой смертности у 28 видов Воробьинообразных из 22 родов, относящихся к нескольким произвольно

[18] Любопытна недавняя попытка Дж. Прайса найти реальное подтверждение идей, которые высказаны в обсуждаемой статье. Суть исследования изложена в следующем резюме к работе за авторством Прайса с коллегами (Price et al., 2006). «Физические ограничения на сигналы животных затрудняют их трансляцию, а способность особи преодолевать возникающие трудности может быть важным указанием на качество и состояние отравителя сигнала. Некоторые компоненты сигнала более трудны для воспроизведения и более затратны, чем прочие. Можно ожидать, что индивид модифицирует их, чтобы усилить интенсивность сигнала лишь тогда, когда это совершенно необходимо. Мы обнаружили, что особи *Psarocolius montezuma* во время песенных дуэлей оперируют с таким параметром, как наименьшая частота диапазона (НЧД). Песни в таких ситуациях отличаются немного, но достоверно, меньшими частотными характеристиками, чем при пении в одиночку. Важно, что прочие компоненты песни остаются неизменными. Показано также, что продукция громких низкочастотныхт нот у видов семейства Icteridae (102 видов и подвидов), куда относится *P. montezuma*, определяется, в среднем, обратной их зависимостью от размеров тела (длина цевки). Показатели НЧД у *P. montezuma* лежат близ нижнего предела значений, наблюдаемых у всех этих видов. Все сказанное говорит о том, что низкочастотные ноты у изученного вида можно рассматривать в качестве *честного сигнала*, указывающего на конкурентоспособность самца при его взаимодействиях с соперниками» (Price et al., 2006; курсив мой — *Е.П.*). Перед нами типичная «поделка» (по терминологии Т. Куна), основанная на желании авторов во что бы то ни стало доказать справедливость своих, чисто умозрительных построений в поддержку господствующей парадигмы.

[19] Прием, вообще весьма характерный для построений в рамках адаптационистской парадигмы.

[20] Эту работу можно отнести к разряду классики полевой орнитологии, и я рекомендую прочеть ее каждому, кто намерен всерьез заниматься изучением поведения и гнездовой биологии птиц.

взятым семействам (Promislow et al., 1992). Выбор объектов и ограниченность их числа была продиктована, как кажется, отсутствием достаточно полных и достоверных данных по смертности подавляющего большинства видов птиц.

Как пишут авторы на с. 145, их данные подтверждают гипотезу, согласно которой признаки, выработанные половым отбором (sexually selected traits) связаны с пониженной выживаемостью самцов. Это вроде бы следует из данных таблицы 1. где приведены результаты, усредненные по всей выборке с использованием сложных, многоступенчатых статистических процедур. Однако суть дела будет выглядеть более ясно при рассмотрении исходных данных, приведенных в Appendix 1. Все приведенные здесь виды можно условно разбить на три группы. К одной относятся те, у которых половой диморфизм отсутствует полностью: балльные оценки «яркости» оперения у них идентичны. Здесь у 12 видов из 13 смертность самок выше смертности самцов. Другая группа объединяет 12 видов с половым диморфизмом, выраженным в неодинаковой степени: балльные оценки для самцов превышает значения для самок на величины от 0.4 до 3.8. Среди этих видов смертность самцов выше смертности самок только у половины из них, тогда как у других шести она выше у самок[21]. Интересно, что именно это мы видим у двух видов с максимальной разницей в балльных оценках окраски для самцов и самок. Это мексиканская чечевица *Carpodacus mexicanus* (дельта 2.8) и индиговый овсянковый кардинал *Passerina cyanea* (3.8). У обоих видов, особенно у второго, смертность самок существенно превышает смертность самцов. Наконец, к третьей группе я отнес три вида с умеренным половым диморфизмом (дельта 0.2). У всех у них, как и в первой группе, самки гибнут чаще, чем самцы.

Общий вывод авторов о соответствии их результатов с предсказаниями тестируемой ими гипотезы они обосновывают также и тем, что смертность самцов, в соответствии с усредненными данными по всей выборке, положительно коррелирует с общей степенью полового диморфизма (окраска плюс относительные размеры самцов и самок — Fig. 1 слева внизу). Но этот довод не слишком убедителен, поскольку самцы у всех рассмотренных видов крупнее самок, а выборку трудно считать вполне репрезентативной.

Еще менее убедительны результаты другой работы тех же авторов, опубликованной через два года после только что рассмотренной (Promislow et al., 1994). Здесь еще более выпукло проявляется скудость эмпирических данных, на которые можно было бы надежно опереться. Идея работы, методы обработки первичных данных и выводы мало чем отличаются от того, что мы видели в предыдущей работе этих авторов. Однако число видов, в данном случае уток, почти в три раза меньше — всего лишь 10. Они были ранжированы по степени яркости брачного наряда самцов — от 1 («тусклый») до 5 («яркий»). Реальные оценки варьируют от 1.17 (серая утка *Anas strepera*) до 4.33 (каролинская утка *Aix sponsa*). К числу видов с ярко выраженным половым диморфизмом можно отнести также крякву *Anas platyrchynchos* (балл 3.83). Все прочие семь видов попадают в промежуток между 1.83 и 2.67. У всех без исключения видов годовая смер-

[21] Во внушительном обзоре, представленном Р. Пейном, сказано: «Принято считать, что более крупные размеры самцов у полигинических видов птиц есть результат полового отбора, чему противодействует более высокая смертность самцов. Результаты кольцевания видов семейства Icteridae показали, что выживаемость самцов выше, чем самок, у двух видов с относительно небольшими размерами особей, тогда как обратная картина наблюдается у двух более крупных видов. У всех четырех видов самцы крупнее самок. Таким образом, не существует общей тенденции к меньшей выживаемости самцов у видов с половым диморфизмом, практикующих полигинию. Размеры особей и их выживаемость не связаны постоянной зависимостью» (Payne, 1984: 43).

тность самок выше, чем у самцов. При этом различия в смертности самцов и самок у *Aix sponsa* существенно меньше (0.46 и 0.51) чем, например, у ошейниковой чернети *Aythia collaris* с баллом 2.50 (0.30 и 0.53). Несмотря на все это, усреднение по всей выборке приводит авторов к заключению, что у самцов она коррелирует со степенью яркости их оперения. Современная статистика поистине всемогуща! Но трудно, даже при всем желании, поверить в то, что здесь перед нами некое убедительное подтверждение дарвиновской идеи.

Для сравнения рассмотрим результаты исследования В.А. Паевского с соавторами, в которой авторы не были связаны предвзятой идеей о каком-либо влиянии полового отбора на развитие полового дихроматизма у птиц и об его роли как фактора смертности самцов у птиц. Они попросту собрали данные 84 публикаций за 1951–1995 гг. об относительной выживаемости самцов и самок у 54 видов из 12 отрядов[22] (Payevsky et al., 1997).

Среди этих видов достаточно яркий половой диморфизм свойственен семи видам Неворобьиных и восьми — Воробинообразных. В первом подразделении у шести (86%) из таких видов годовая выживаемость самцов выше, чем у самок, в том числе у четырех видов уток (и кряквы *Anas platyrhynchos* среди них) и у тетерева — типично полигамного вида. Среди Воробьинообразных то же самое наблюдается у пяти видов (63%). Что касается трех других диморфных видов этой группы, то разные источники дают неодинаковые соотношения годовой выживаемости самцов и самок. Например, для краснокрылого трупиала *Agelaius phoeniceus* эти цифры в одной работе составляют, соответственно, 0.51 и 0.52, а в другой — 0.42 и 0.40, из чего можно заключить, что выживаемость особей обоих полов одинакова. То же самое относится к обыкновенному вороньему дрозду *Quiscalus quiscula*: 0,50 и 0.53, и 0.50 и 0.48. Для одного подвида балтиморского цветного трупиала *Icterus galbula* интересующие нас значения составляют 0.39 и 0.47, для другого — 0.49 и 0.45.

У 32 из 39 сексуально мономорфных видов выживаемость самцов выше, чем самок, у семи таких видов она одинакова у особей обоих полов (3 вида трубконосых, один — гусеобразных и 3 — ржанкообразных). У большой синицы *Parus major* в семи исследованиях зарегистрирована лучшая выживаемость самцов и в двух — одинаковая для особей обоих полов.

На фоне этих объективных данных трудно поверить в тезис, согласно которому «усиление конкуренции между самцами в ходе эволюции было связано со сдвигом в сторону увеличения смертности самцов (male-biased mortality)». В подтверждение этой идеи А. Лайкер и Т. Сзикели, в частности, на работу Промислова с соавторами (Promislow et al., 1992), неубедительностьрезультатов которой я попытался показать выше. В своих многоступенчатых формальных построениях авторы оценивали «конкуренцию между самцами» у 245 видов птиц (от пингвинов до воробьинообразных) по литературным данным разной степени полноты и достоверности[23] — прикидочно, по балльным оценкам (Liker, Székely, 2005: 891). Поэтому конечные выводы, представленные в виде графиков с разным наклоном линий регрессии, не вызывают у меня большого доверия.

---

[22] Piciformes (1 вид), Sphenisciformes (1), Procellariiformes (5) Pelecaniformes (1), Ciconiiformes (1), Anseriformes (7), Galliformes (4), Falconiformes (2), Charadriiformes (6), Columbiformes (1), Strigiformes (2), Passeriformes (23).

[23] Например, из третьих источников, в частности, из рассмотренного выше списка, составленного ранее В.А. Паевским с соавторами.

Казалось бы, приверженцам идеи полового отбора следовало бы сосредоточить внимание на реальных оценках относительной смертности особей разных полов у тех видов, где самцы обладают наиболее ярко выраженными, «дорогостоящими» эксцессивными структурами. Однако такие исследования крайне немногочисленны. Более того, в двух работах, где приведены сравнительные оценки интересующих нас признаков у самцов павлина, выживших и павших жертвой наземных хищников, вообще ничего не сказано о смертности самок. Сами результаты этих сравнений, противоречивы и могут быть интерпретированы достаточно произвольно. Например, М. Петри пытается доказать, что большему риску смертности от хищников подвержены самцы, менее привлекательные для самок, то есть с менее выраженными вторичными половыми признаками. Но эта точка зрения, как кажется, противоречит идее о том, что смертность самцов обусловлена их заметностью для хищников (на чем настаивают, среди многих прочих, Промислов с соавторами — см. выше). По данным М. Петри, самцы, погибшие от нападения лис, имели более короткие, в среднем, шлейфы с меньшим числом глазков на их оперении (Petrie, 1992). Прямо противоположные данные приводят М. Такахаши с соавторами. По их данным, погибшие самцы имели заметно более длинные шлейфы с таким же, в среднем, количеством глазков, как у выживших (Takahashi et al., 2008). В первом случае за 5 лет погибли пять самцов из 33, находившихся под наблюдениями, во втором за 7 лет — всего лишь четыре из популяции, численность которой варьировала между годами от 75 до 104 особей с соотношение в числе взрослых самцов и взрослых самок 0.92–1.69. Эти цифры говорят, во-первых, о низком уровне смертности самцов и, во-вторых, о недостаточности приведенных данных для формулирования сколько-нибудь достоверных выводов.

В итоге, приходится прийти к выводу, согласно которому высокая выживаемость самцов характерна для всех видов птиц, как сексуально мономорфных, так и тех, которым свойственен резкий половой диморфизм по окрасочным и структурным признакам. Возможные причины этого явления, высоко специфичного для всего класса птиц, обсуждается в работе: Паевский, 1985: глава 3.

Повышены ли энергетические затраты самцов у птиц? В доктрине полового отбора общим местом стало предположение, согласно которому высокие энергетические затраты самцов на конкуренцию с соперниками и на брачные демонстрации должны приводить к существенным потерям в выживаемости особей этого пола.

Здесь опять же, при обилии умозрительных доводов, переходящих из источника в источник, нелегко найти конкретные исследования, которые подтверждали бы их эмпирически. Приведу здесь лишь один пример, показывающий, что истинная картина происходящего может быть принципиально иной. Вот что пишет по этому поводу Дж. Борджиа: «Высказывалась точка зрения, согласно которой брачные демонстрации атласного шалашника энергетически затратны (ссылки на три источника). Однако, данные, показавшие обратную зависимость между уровнем кортикостерона и интенсивностью демонстраций, говорят о возможности того, что брачная активность не является сильным стрессирующим фактором. Это обстоятельство противоречит положениям некоторых недавних моделей полового отбора (Zahavi, 1975; Lande, 1981) и свидетельствуют о том, что брачные демонстрации самцов данного вида не являются дорогостоящими и ведущими к снижению общего уровня их активности и выживаемости. Этот вывод подтверждается данными, которые показывают, что успешные самцы этого вида превосходят других по качеству своих демонстраций и *по продолжительности жизни*» (Borgia, 1991: 939; курсив мой — *Е.П.*).

Для подтверждения идеи о повышенной стоимости для самцов присутствия у них эффектных орнаментов сторонникам этой идеи приходится прибегать к поиску косвенных свидетельств. По этому пути пошел, в частности, Т. Мёрфи, изучавший в полевом эксперименте уровни гематокрита в крови интактных самцов момота *Eumomota superciliosa* и тех, которым он укорачивал хвосты. Оказалось, что у вторых уровень гематокрита к концу сезона гнездования оказался более высоким, чем у особей контрольной группы. Из этого автор делает довольно неожиданный вывод. Он пишет: «Этот результат говорит или о том, что самцы, будучи освобождены от дорогостоящего орнамента, выработанного половым отбором, улучшают свое общее состояние. Или же перед нами свидетельство того, что социальные потери (social cost) оказываются связанным с утратой орнамента, используемого в коммуникации (??? — *Е.Н.*). Исследование подтверждает данные предыдущих работ, согласно которым хвост самца функционирует в качестве полового сигнала (sexual signal)» (Murphy, 2010: 241). Из этой тирады мне лично ясно, что никакого очевидного вывода из цитируемой статьи сделать невозможно. Добавлю к этому, что оценки значимости показателей уровня гематокрита могут приводить исследователей к прямо противоположным выводам, о чем подробно говорилось в разделе 2.2.

Другая попытка доказать с помощью косвенных данных, что особенности оперения у видов птиц с развитыми вторичными половыми структурами приводят к повышенным энергетическим затратам самцов, была предпринята Б. Уолтером и Д. Клейтоном. Их идея заключается в том, что самцы тратят много времени на уход за своими длинными перьями, чтобы содержать их в «хорошем состоянии», и тем самым терпят временной дефицит в осуществлении прочих форм активности (например, кормовой). В зоопарке подсчитывали время, затраченное на чистку оперения у самцов девяти видов, которые были отнесены к категории «сильно орнаментированных» (СО), и сравнивали эти данные с полученными таким же способом для стольких же видов «мало орнаментированных» (МО). Еще 10 видов не попали ни в ту, ни в другую категорию (Walther, Clayton, 2004).

В таблице (Table 1) для каждого вида приведена доля времени, затрачиваемого на комфортное поведение. Первое, что бросается в глаза при взгляде на цифры, отражающие первичные данные — это очевидное в ряде случаев несоответствие полученных результатов предсказаниям выдвинутой гипотезы. Так например, временные затраты на комфортное поведение у африканского страуса *Struthio camelus* (СО) ровно вдвое меньше, чем у реа *Rhea americana* (МО). И это понятно, поскольку рыхлое, но скромно окрашенное оперение второго вида должно, из общих соображений, требовать большего времени на уход за ним, чем *контрастный* наряд самца африканского страуса, представленный перьями с меньшим количеством бородок (рис. 10.5). Вместе с тем, самцы красноклювой лазоревой сойки *Urocissa erythrorhyncha*, обладающие непомерно длинными хвостами (СО), тратят на уход за оперением существенно меньше времени (67%), чем уходящее на ту же активность у голошейной разноцветной сойки *Cyanocorax mystacalis* (МО). Значение, полученные для утки мандаринки *Aix galericulata* (СО) составляют, соответственно, 74 и 67% от тех, которые приведены для свиязи *Anas penelope* и шилохвости *A. acuta*. Эти два вида предусмотрительно не включены авторами в категории СО или МО, иначе и здесь несоответствие предсказаниям гипотезы слишком явно бросалось бы в глаза. Однако уж свиязь-то бесспорно должна быть помещена в категорию МО. Цифра, приводимая для красного ибиса *Eudocimus ruber* (МО), составляет 90.4% от выведенной

Рис. 10.5. Характер оперения реа *Rhea americana* (слева) и африканского страуса *Struthio camelus.*

для лысого ибиса *Geronticus calvus* с его длинным оперением затылка и шеи (СО), то есть различия лежат, вероятно, в пределах статистической ошибки. Кстати сказать, число исследованных особей в статье не указано, поэтому неясно, являются ли приведенные цифры средними величинами. Если это так, то трудно объяснить отсутствие каких-либо указаний на степень вариабельности изученных параметров.

Впрочем, в некоторых случаях цифры таковы, что их можно было бы рассматривать в качестве аргумента в пользу гипотезы, если быть уверенным, что материал удовлетворяет элементарным требованиям сбора данных (что из сказанного выше совершенно не очевидно)[24]. Понятно, что при таком сомнительном качестве исходных данных спасением, как и в ряде случаев, рассмотренных выше, оказывается применением изощренных статистических методик. Здесь в качестве одного из них использован метод «независимых контрастов» (см. сноску 16 к главе 3). Он широко используется при анализе эволюции признаков в процессе филогенеза крупных таксонов, но, как кажется, имеет мало отношения к теме анализируемой работы, поскольку выборка, о которой идет речь, представляет собой совершенно случайный конгломерат весьма ограниченного числа разнородных видов. В данном случае он оказался полезен авторам в том отношении, что позволил основательно замаскировать все дефекты эмпирического материала. И, разумеется, в итоге оказалось, что гипотеза подтверждается! Однако в такой вывод поверить очень трудно[25].

[24] Вместо того, чтобы ответить на этот вопрос в разделе «Методы», авторы заостряют внимание на другом, именно, коррелируют ли данные, полученные в зоопарке, с теми, что собраны в естественных условиях? Как уже было сказано, материал из природы ограничивается всего лишь 12 видами. При этом во всех случаях эти цифры примерно вдвое меньше тех, которые получены в зоопарке. При суммировании данных цифры составляют, соответственно, 8.66% (12 видов) и 15.75% (28 видов). Единственная полезная мысль, которую можно извлечь из этих сопоставлений — это то, что в зоопарке птицы, ограниченные в свободе передвижения и получающие даровой корм, просто вынуждены тратить избыток времени на комфортную активность.

[25] На память приходит название книги Д. Хаффа «Как обманывать с помощью статистики» (Huff, 1991).

Мне пришлось уделить столь много места анализу этой работы, поскольку это единственная известная мне попытка оправдать пресловутый «принцип гандикапа» столь маловразумительным способом. В то же время перед нами хороший пример того, какого качества эмпирические данные используются для утверждения стереотипов доктрины в сознании научного сообщества. Затем подобные «доказательства» многократно тиражируются в ссылках на такого рода работы. Так, статья Уолтера и Клейтона цитировалась за последние 8 лет 40 раз.

О причинах сдвига уровня смертности в сторону самцов у млекопитающих. Этот вопрос подробно разобран в работе Д. Промислова, где в критическом ключе рассматривается все наиболее важное, высказанное на эту тему ранее (Promislow, 1992). Основная идея автора состоит в том, что главным фактором смертности самцов служат их более крупные размеры, чем у самок. При этом он убежден, что увеличение размеров самцов в эволюции есть следствие полового отбора. Впрочем, в заключительных строках статьи представлен более адекватный взгляд на всю сложность и неоднозначность обсуждаемой проблемы. Автор пишет: «Я показал, что половой диморфизм у млекопитающих связан с тем, что издержи в жизнеспособности (viability) наиболее велики у особей того пола, для которого характерны более крупные размеры. Взаимосвязи между относительными различиями в размерах между полами, с одной стороны, и жизнеспособностью, с другой, могут трансформироваться в эволюции в рамках сложной сети отношений между множеством факторов. Сюда относятся: тип системы спариваний, характер расселения молодых особей разных полов, особенности избирательности самок и конкуренции между самцами, и даже косвенное воздействие (indirect effects) половых гормонов[26], а также прямые издержки, связанные с воспроизведение потомства» (там же: 207).

Примером сказанному могут служить удивительные особенности репродуктивной биологии некоторых видов мелких сумчатых Австралии, принадлежащих двум из четырех подсемейств (Dasyurinae и Phascogalinae) отряда Dasyuromorphia. Интересны эти виды в том отношении, что для них характерна исключительно высокая смертность самцов на первом году жизни, сразу по окончании сезона размножения. Наиболее полно изучена биология одного из таких видов, именно, сумчатой мыши *Antechinus stuartii* (подсемейство Phascogalinae). Это ночное животное, у которого половой диморфизм затрагивает только размеры: масса самцов составляет в среднем около 35 г, самок — порядка 20 г (Strahan, 1983).

Для вида характерно совместное пребывание большого чиста особей в традиционно используемых дуплах погибших деревьев. Вне сезона размножения такая агрегация может включать в себя до 28 самок и 24 самцов. С началом брачного сезона самцы местной локальной популяции формируют по ночам несколько таких группировок. Продолжительность сезона спариваний составляет около трех недель. Самки также могут занимать дупла группами, которые, по данным телеметрии, никогда не посещаются самцами. Встреча половых партнеров приурочена к местам сборищ самцов которые некоторые авторы склонны приравнивать к токам (Lazenby-Cohen, Cockburn, 1988; Cockburn, Lazenby-Cohen, 1992). С использованием телеметрии и радиоактивных меток было показано, что в отношениях между полами господствует промискуитет. Один из прослеженных таким образом самцов спаривался с шестнадцатью самкам и с двумя из них — дважды в разное время. Другие четыре самца контактировали таким образом с

[26] На самом деле, характер действия гормональных систем оказывается одним из определяющих факторов видоспецифических жизненных стратегий: см: Wingfield et al. (1990) и далее в этом разделе.

меньшим числом самок — от двух до семи. Три самца осуществили 67, 50 и 61% спариваний в первой половине брачного сезона, а у четвертого основная часть спариваний (80%) пришлась на вторую его половину (Scott, Tan, 1985).

У этого вида все без исключения самцы гибнут вскоре после окончания брачного сезона, тогда как с большей частью самок то же происходит по окончании периода лактации, но некоторые выживают и размножаются на следующий год. Причина смертности самцов состоит в том, что на протяжении сезона размножения уровень кортизола в плазме крови резко возрастает, а способность белка-глобулина связывать кортизол падает. В результате, избыток глюкокортикостероидов приводит к типичной картине стресса: умеренная анемия, усиление заражения паразитами, некрозы и абсцессы, поражения слизистой кишечного тракта и т.д. В конечном итоге, животные теряют массу тела и шерстный покров, приходят в состояние летаргии и вскоре умирают (Bradley et al., 1980; Wingfield, Sapolsky, 2003). Авторы второй из этих статей называют описанные события «запрограммированной смертью».

По словам Дж. Вингфильда и Р. Сапольски, аналогичную картину дает изучение другого вида — пятнистой сумчатой куницы *Dasyurus hallucatus* из подсемейства Dasyurinae. Это животное заметно крупнее, чем *Antechinus stuartii*: масса самцов варьирует от 400 до 900 г, самок — от 300 до 500 г (McAnulty, http://animaldiversity). Однако, как показали К. Дикман и Р. Брейтвейт, особенность этого вида состоит в том, что поголовная гибель самцов в отдельных популяциях имеет место не каждый год, причем одновременно могут гибнуть и все самки. Эти авторы намекают, что отличие в этом отношении от другого вида, *Phascogale tapoatafa*, которому свойственна синхронная смертность самцов, может быть связана с тем, что по массе пятнистая сумчатая куница превышает этот вид в 4–5 раз (Dickman, Braithwaite, 1992).

Интересно, что у самцов сумчатой куницы не наблюдается столь мощного увеличения концентрации кортизола в плазме крови, и эти показатели остаются сходными с теми, что имеют место у самок. Кроме того, у особей этого вида имеется орган запасания жира в хвосте, так что, по словам Вингфильда и Сапольски, самец имеет возможность «подготовиться» к тяжелым временам сезона спаривания, отчасти предотвратив потери белковой массы. С этой точки зрения, усиленная секреция глюкокортикостероидов может оказаться скорее результатом «запрограммированных» старения и смерти, чем их причиной (Wingfield, Sapolsky, 2003: 717).

Упомяну еще об одном виде, толстохвостой сумчатой землеройке *Sminthopsis crassicaudata,* относящейся к третьему подсемейству Sminthopsinae. Это самый мелкий представитель отряда Dasyuromorphia: масса животных составляет 10–20 г. Продолжительность жизни самок несколько больше, чем самцов — 18 и 15 месяцев, соответственно. Понятно, что самцы размножаются лишь однажды, но не погибают после этого поголовно, поскольку у них не наблюдается пиковой вспышки концентрации кортизола, как, например, у сходной по размерам сумчатой мыши *Antechinus stuartii* и прочих видов, размножающихся лишь однажды на протяжении жизни (Wingfield, Sapolsky, 2003: 717).

Как подчеркивают Дикман и Брейтвейт, столь контрастные различия в репродуктивной биологии между рассмотренными, сравнительно близкими видами говорит о том, какое множество разнонаправленных факторов определяют структуру систем спаривания и демографические ее характеристики. Поэтому, на мой взгляд, довольно неблагодарной задачей оказывается желание подвести под некий общий знаменатель причины становления и существования столь широкого спектра жизненных стратегий, которые представлены

в рамках любого крупного таксона. В результате нам грозит перспектива получить «среднюю температуру по больнице», как это сделано, к примеру, в рассмотренных выше работах Промислова (Promislow, 1992) и Ликера и Чекели (Liker, Székely, 2005).

Подтверждается ли гипотеза повышенного риска самцов на материалах по другим группам животного мира? В последние годы намечается тенденция к попыткам критического анализа этих представлений. При этом те немногие авторы, которые склоняются к такому подходу, указывают на скудость эмпирических данных в поддержку данного постулата доктрины полового отбора. Они указывают, что идея выглядит правдоподобной с позиций обыденного здравого смысла, хотя имеющиеся данные по меньшей мере «противоречивы» (Stuart-Fox et al., 2003). Преобладает, впрочем, стремление подтвердить господствующую умозрительную схему. Однако способы, к которым прибегают при этом, не всегда выглядят адекватными, по крайней мере с моей точки зрения. Так, названные авторы посчитали, что большую смертность самцов можно показать, выкладывая на хорошо обозримых местах пластиковые модели самцов двух видов ящериц (*Ctenophorus decresii* и *C. vadnappa*). Оказалось, что хищные птицы, действительно, чаще нападают на модели, которые, с точки зрения наблюдателя и в соответствии с особенностями зрительного восприятия птиц, выглядят скорее «яркими», чем «тусклыми». При этом выяснилось, что частота нападений на модели ящериц данного вида связана с мерой знакомства хищников с потенциальными жертвами. Нападениям чаще подвергаются модели того вида ящериц, который симпатричен с видами хищников и являются таким образом, значимым компонентом рациона последних[27] (Stuart-Fox et al., 2003).

Другой способ, избранный для подтверждения идеи повышенного риска самцов, по сравнению с самками, был применен в отношении ящериц *Sceloporus jarrovi.* Восемнадцати самцам из природной популяции вживили под кожу капсулы с тестостероном, другие 26 самцов были снабжены пустыми капсулами того же размера (Marler, Moore, 1988). По мнению этих авторов, они доказали, что экспериментальные самцы первой группы, агрессивность которых была искусственно повышена действием гормона, оказались более подвержены риску погибнуть, по сравнению с контрольными самцами. Вингфильд с соавторами с похвалой отзываются об этом эксперименте, называя его «элегантным исследованием» (Wingfield et al., 1990: 835).

Мой многолетний опыт работы с ящерицами (Панов, Зыкова, 2003) не позволяет присоединиться к этой оценке. Прежде всего, период наблюдений за ящерицами в этом эксперименте был недопустимо короток — всего лишь 63 дня, что составляет ничтожный по длительности срок по сравнению с многолетним жизненным циклом этих ящериц. Во вторых, ни в одном случае «смертность» самцов не была подтверждена безусловно — авторы полагают, что погибли те самцы, которые переставали регистрироваться в их эпизодических учетах[28]. В-третьих, экспериментальные самцы изначально

[27] Вполне возможна специализация хищника даже на поисках высоко криптичных жертв. Например, я наблюдал, что в добыче как самца, так и самки в одной паре черных каменок *Oenanthe picata* значительное место принадлежало палочникам *Ramulus* sp. Эти насекомые отсутствовали в рационе других пар того же вида, гнездившихся по соседству с этой (Панов, 1999: 210).

[28] Анализируя результаты многократных маршрутных учетов на экспериментальных площадках, где параллельно изо дня в день проводили систематический отлов всех живущих здесь кавказских агам, нам удалось установить, что в ходе каждой данной экскурсии бывает встречено всего лишь от 10 до 75% от общего числа взрослых ящериц и не более 4% особей в возрасте одного и двух лет (Панов, Зыкова, 2003: 55).

обладали меньшим, в среднем, весом, чем контрольные (19.9 ± 1.64[29] и 23.6 ± 2.39 г). Между тем, сами авторы пишут, что даже контрольные особи с меньшей начальной массой имели «меньше шансов на выживание» (Marler, Moore, 1988: 23). Но самое главное возражение состоит в том, что поведение особей со столь серьезными нарушениями физиологии едва ли может рассматриваться в качестве адекватной модели естественного хода событий. О том, что такого рода экспериментальные процедуры сами по себе являются мощным источником артефактов, говорит и другая работа подобного характера. В ней показано, что у подопытных животных происходят серьезные нарушения иммунокомпетентности, что ведет к большей их зараженности эктопаразитами (Salvador et al., 1996). Кстати сказать, и это исследование имело целью подтвердить господствующую идею, весомость которой обсуждается в этом разделе.

С иных позиций подошел к проблеме П. Хард. Его интересы сосредоточены на анализе информативной ценности демонстраций у ящерицы *Anolis carolinensis*. Автор подчеркивает скудость эмпирических данных в пользу существующих представлений о гандикапе и приходит к выводу, что у изученного им вида характер агрессивных демонстраций едва ли укладывается в эту схему (Hurd, 2004).

Более определенно суть дела выглядит, когда в попытках верификации идей о повышенных затратах самцов используются методы, результаты применения которых можно оценить количественно. Это сделано, например, в исследовании, целью которого было выяснить, является ли «дорогостоящим» обладание большой сигнальной клешней у манящего краба *Uca pugilator*[30]. Поскольку утраченные клешни способны к аутотомии (см. 6.5), авторы сочли возможным удалять их у самцов и сравнивать те или иные аспекты жизнедеятельности у интактных и искусственно травмированных особей. Оказалось, что у самцов, лишенных крупной клешни, уровень потребления кислорода на воздухе и в воде повышается, соответственно, на 8 и 5%, но различия статистически недостоверны (рис. 10.6). Удивление авторов вызвало то обстоятельство, что удаление клешни не приводит к начальному ускорению перемещений особи в момент бегства от опасности. Более того, этого не происходит даже в том случае, если у интактных особей увеличивать вес клешни, приклеивая на нее дополнительный груз (30% от общей массы тела).

Как следует из статьи, «... вопреки ожиданиям, крупные самцы манящих крабов характеризуются лучшей выживаемостью по сравнению с самками и неполовозрелыми особями (ссылки на 3 источника). Обладание крупной клешней может служить для отпугивания потенциальных хищников и увеличивать шанс избежать гибели за счет того, что удлиняется время на схватывание нападающим вооруженной жертвы» (Allen, Lenington, 2007: 155).

Казалось бы, результаты, полученные этими авторами, входят в очевидное противоречие с предсказаниями тестируемой гипотезы. Тем большее удивление вызывает основной вывод из проведенного исследования. Он сводится к следующему: «Наша работа предоставляет эмпирическую поддержку главного предположения (key assump-

[29] Почему-то, данные по начальному весу приведены только для половины экспериментальных самцов (9 из 18: Table 1).

[30] По словам авторов статьи, самцы манящих крабов терпят определенные потери (cost), по сравнению с самками, при добывании корма. Самки используют при этом обе маленькие клешни, тогда как самцы способны пользоваться лишь одной, меньшей по размерам. Было показано, что обмен веществ у самцов, пребывающих на суше, почти на 17% выше, чем у самок с такой же массой тела.

tion) теории полового отбора — обладание орнаментированным оружием влечет за собой энергетические затраты и другие, связанные с локомоцией, что работает против полового отбора, благоприятствующего таким структурам (там же: Abstract, вывод 5). Перед нами типичный пример того, что А. Веннер и П. Уэллс (2011) называют «тисками парадигмы».

То же самое приходится с горечью видеть на другом примере. Так, Е. МакКаллог с коллегами обнаружили, что торчащий вертикально вверх широкий хитиновый вырост на голове самцов гигантского рогатого жука *Trypoxylus dichotomus* (рис. 4.9) никак не снижает эффективность их полета (McCullough et al., 2012). Чтобы примирить полученные результаты с постулатом, который, по их собственным словам, является «центральным догматом (tenet) теории полового отбора», они выдвигают дополнительную гипотезу объяснение *ad hoc* (подробности см. в разделе 4.1). При таком подходе доктрина полового отбора остается непотопляемой до поры до времени.

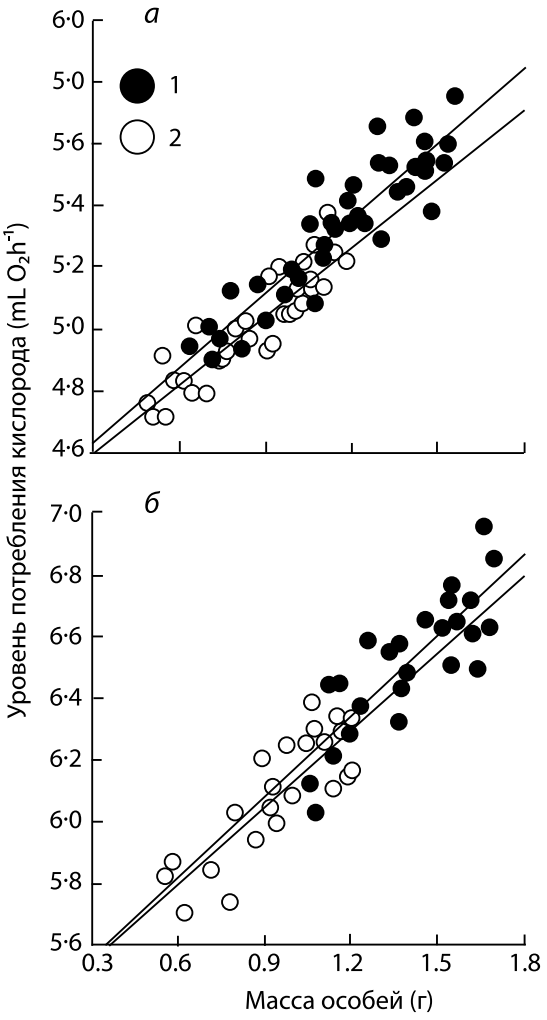


Рис. 10.6. Уровень потребления кислорода самцами краба *Uca pugilator* на суше (*а*) и в морской воде (*б*). 1 — самцы интактные, 2 — самцы с удаленной крупной клешней. Из: Allen, Lenington, 2007.

Мне кажется, что материалы этого раздела позволяют осознать, насколько ничтожно малыми эмпирическими свидетельствами в пользу аксиомы об отрицательном влиянии вторичных половых признаков и сигнального поведения самцов на их жизненный успех располагают приверженцы доктрины полового отбора. По птицам, например, мне не удалось найти лишь одну работу на эту тему, исходные данные которой таковы, что на их основании проблему можно обсуждать всерьез. Она выполнена 32 года назад, до начала засилья доктрины полового отбора (Searcy, Yasukawa, 1981).

Такие исследования требуют длительного времени и реальных усилий, но не гарантируют однозначного ответа в духе подтверждения аксиом доктрины полового отбора. Так, по данным 9-летних исследований демографии двух близких видов лягушек удалось установить, что динамика относительной выживаемости самцов и самок у них

неодинакова. У травяной лягушки *Rana temporaria* смертность самцов всех возрастов выше, чем самок. У остромордой лягушки *R. arvalis* самцы в возрасте 3–4 лет выживают значительно лучше самок, а в более старших возрастных группах преимущество в этом отношении получают самки[31] (Ляпков, 2005).

10.3. Варьирующая асимметрия

Это явление, хорошо известное биологам с начала прошлого столетия, первоначально рассматривали в рамках биологии развития и ее генетических аспектов. К тому времени относятся, например, исследования Х. Ньюмана о том, как асимметрия проявляется у детей-двойников (Newman, 1913). В последующих работах по созданию и развитию популяционной генетики варьирующую асимметрию (ВА) рассматривали в качестве одного из вариантов индивидуальной изменчивости (см., например, Summer, Huestis, 1921; van Valen, 1962). Экспериментальный материал, накопленный к концу XX века, позволил понять биологические причины явления. В то время П. Парсонс писал: «Как некие события в геноме, так и влияния со стороны внешней среды могут вести к увеличению ВА, которая есть нарушение гомеостаза в процессе индивидуального развития организма, противодействующие принципу билатеральной симметрии у взрослых особей»[32] (Parsons, 1990).

Как это вообще свойственно доктрине полового отбора с ее агрессивным стремлением к экспансии во все без исключения разделы биологии (см. преамбулу к этой главе и 10.1), апологеты этого направления мысли решили в начале 1990-х годов использовать ВА в качестве одного из звеньев своей аргументации. Начало было положено двумя статьями А. Моллера, в которых он утверждал, во-первых, что у деревенской ласточки длина крайних рулевых самцов положительно корреллирует со степенью их симметрии, то есть, чем эти перья длиннее, тем они симметричнее. Это, якобы, служит показателем генетического качества самцов: те, которые обладают наиболее выраженными (elaborated) вторичными половыми признаками и прошли период индивидуального развития с наименьшими потерями, являются наиболее перспективными производителями потомства. Это, во-вторых, предопределяет неслучайный выбор их самками (Møller 1990, 1992). Напомню, что эти выступления Моллера привели к скандалу в научном сообществе, который не затихал до самого недавнего времени (см., напр., Palmer, 2005).

Причиной стало обнаружение подтасовки фактов, использованных Моллером в подтверждении его идей о важности ВА в контексте полового отбора, о чем подробно рассказано в разделе 2.2. Там же говорится о том, что в период между 1997 и 2007 г. все без исключения доводы в пользу важности характера удлиненных крайних рулевых самцов деревенской ласточки для их успеха у самок были полностью опровергнуты в ряде тщательно проведенных исследований на этом виде.

Из «гипотезы» Моллера вытекало, что ВА должна быть более значительной в тех структурах, которые развились на основе полового отбора (sexually selected traits), чем в прочих, осуществляющих повседневные функции (“non-sexual traits”), к каковыми от-

[31] Автор цитирует работы, в которых показано, что у первого из этих видов в Швейцарии различий по этим параметрам между полами выявит не удалось, а у второго в Швеции выживаемость самцов была выше, чем самок (Ляпков, 2005: 301).

[32] Поэтому ВА следует отличать от антисимметрии, которую мы наблюдаем в случае различия в размерах клешней манящих крабов и у некоторых «рогатых» жуков. См. главы 4 и 6.

носятся, например, цевки и крылья птиц. Со всеми этими построениями в дальнейшем произошло все то, что отнюдь не является редкостью в истории науки. Энтузиазм, порождаемой верой большинства в возможность свести сложность биологических процессов к простым, внешне эффектным объяснениям, приводит к стремительному росту публикаций на эту тему, как в частности, показано выше в отношении идеи конкуренции спермы (рис. 10.1). Между тем, как писал в свое время известный генетик и эволюционист Д. Хоул, «Если идея выглядит слишком хорошей, чтобы быть верной, она скорее всего не верна» (Houle, 1998: 1876).

Судьбу представлений о том, что ВА есть хороший индикатор генетического качества самца в глазах самки («честный сигнал», исходящий от носителя гандикапа), проследили на протяжении последующих 10 лет Л. Симмонс с коллегами (Simmons et al., 1999). Проанализировав литературу по данной теме за эти годы, они показали, что доля публикаций, подтверждающих роль ВА в половом отборе стойко уменьшилась с 100 до 36% (рис. 10.7*а*).

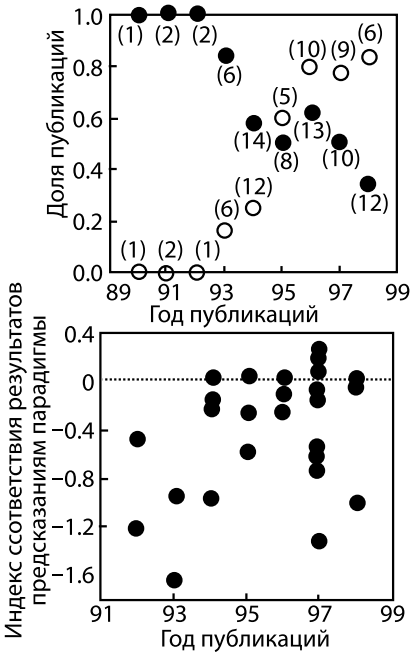


Рис. 10.7. Динамика публикаций по теме «варьирующая асимметрия» за последнее десятилетие прошлого века. Объяснения в тексте. Из: Simmons et al., 1999.

Существенно изменился и сам подход в исследованиях, направленных на попытки подтвердить гипотезу, которая к этому времени уже превратилась, по словам авторов, в парадигму, о чем говорит само название статьи Симмонса с соавторам: «Флюктуирующая парадигма» (как всегда в подобных случаях, она была прията на веру). Дело в том, что ВА обладает теми же самыми статистическими особенностями, что и ошибки измерения. В обоих случаях величины имеют нормальное распределение вокруг нулевой оценки. В ранних работах на интересующую нас тему это обстоятельство игнорировали, но позже начали все чаще искать подтверждение того, что ошибки измерения не повлияли на искомые результаты.

Как показано в цитируемой статье, результат оказался впечатляющим. При поисках доказательств значения ВА в репродуктивном успехе самцов, в тех работах, где контроль на ошибки измерения отсутствовал, выводы в пользу парадигмы были сделаны в 76% случаев (19 из 25 публикаций) и в ее отрицание — в 39% работ (11 из 28). Эти цифры касаются исследований, объектами которых были вторичные половые признаки. Когда же рассматривалось повседневное морфологическое оснащение, показатели составили, соответственно, 73% (11 из 15 исследований) и 37.5% (6 из 16). И там и тут различия высоко достоверны (рис. 10.7*б*).

Упомяну лишь несколько работ, опубликованных в год выхода аналитической статьи Симмонса с соавторами и в последующие годы, где показано несоответствие полученных результатов предсказаниям гипотезы Моллера на видах из самых разных подразделений животного мира. Дж. Хант и Л. Симмонс пришли к выводу, что величина рогов

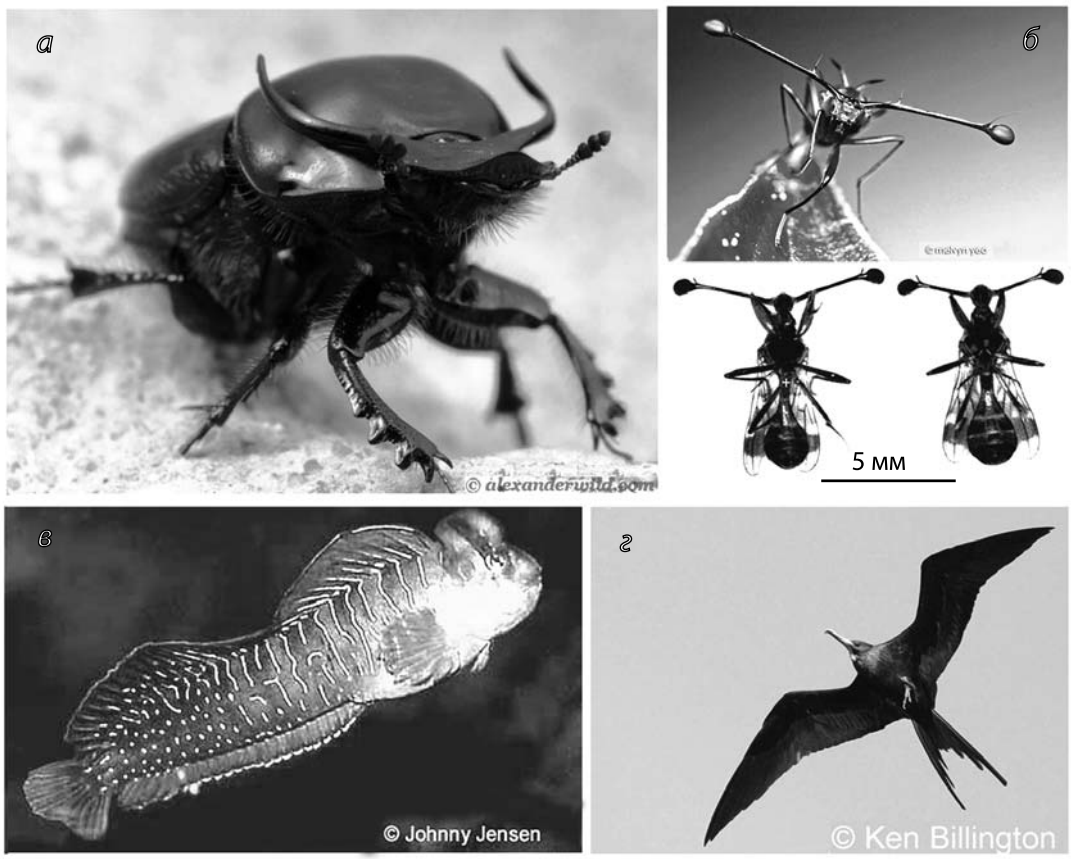


Рис. 10.8. Виды, упомянутые в тексте, для которых не удалось подтвердить гипотезу «варьирующей асимметрии». *а* — жук *Onthophagus taurus*; *б* — муха *Cyrtodiopsis dalmanni*; *в* — морская собачка-павлин *Salaria pavo*; *г* — фрегат *Fregata magnificen*s.
В позиция *б* из: Ribak et al., 2009.

может быть показателем качества самцов у жука *Onthophagus taurus*, но не степень симметрии этих образований (Hunt, Simmons, 1998). При изучении онтогенеза мухи *Cyrtodiopsis dalmanni* не найдено подтверждений гипотезе о больших энергетических затратах на формирование глазных стебельков самцов, более длинных, чем у самок (рис. 10.8*б*). Авторы приходят к выводу, что как в отношении вторичных половых, так и прочих признаков ВА есть недостаточный (poor) показатель генетического качества самцов (Bjorkstein et al., 2000). Данные по репродуктивному успеху самцов рыбки *Salaria pavo* (морская собачка-павлин) заставили прийти к выводу, что какие-либо различия в показателях ВА между успешными и неуспешными самцами отсутствуют (Gonçalves et al., 2002). В детальном исследовании причин неравноценного репродуктивного успеха самцов у ткачика *Euplectes ardens* сказано: «Варьируюшая ассиметрия не коррелирует с длиной хвоста и не оказывает влияния на репродуктивный успех самцов»[33] (Pryke et al., 2001).

[33] Подробнее о сути этого исследования см. в разделе 9.5.

На большом материале не обнаружили различий в степени симметрии расположения глазчатых пятен на шлейфах двух категорий самцов индийского павлина *Pavo cristatus* — тех которые имели успех у самок и не участвовавших в копуляциях (Takahashi et al., 2008). Не было найдено корреляций между степенью симметрии длинных крайних рулевых у самцов фрегата *Fregata magnificens* и успешностью их гнездования и ухода за птенцами (Gonnzáles-Jaramillo, De La Cueva, 2010). В. Поло и Л. Карраскал, изучавшие ВА в оперении хвоста и крыльев синицы московки *Parus ater*, приходят к заключению, что «что полученные результаты не подтверждают предсказания, согласно которому ВА есть надежный индикатор физического состояния и индивидуального качества особей» (Polo, Carrascal, 1999).

Показательны результаты изящного эксперимента, поставленного М. Дженнионсом на содержащейся в неволе группе зебровых амадин *Taeniopygia guttata*. Изучали предпочтения самок к самцам, снабженных цветными кольцами на лапках. У «симметричных» самцов на обе цевки надевали по два кольца одного цвета (красного либо зеленого), ассиметричные же несли на разных лапках кольца неодинакового цвета. Автор справедливо замечает, что возможность самок различать самцов разных категории была, очевидным образом, много выше, чем та, которой они обладают в природе для распознавания партнеров с разной степенью ВА. Тем не менее, не обнаружилось ни малейшего предпочтения самок к самцам с симметрично расположенными кольцами того или иного цвета (Jennions, 1998).

Однако самым главным дефектом гипотезы Моллера оказалось предположение, согласно которому степень ВА должна быть генетически наследуемым признаком. Только в этом случае можно было полагать, что «высокие» качества самца, избранного самкой, действительно передаются ее потомкам и далее по череде поколений, как того требует «гипотеза хороших генов», лежащая в основе многих основополагающих положений доктрины полового отбора. Однако, как и следовало ожидать, исходя из биологических оснований явления ВА, не удалось показать, что этот параметр относится к числу наследуемых качеств. Как пишут, в частности, Бьоркстейн с соавторами, наследуемость ВА в отношении всех изученных ими признаков мухи *Cyrtodiopsis dalmanni* не отличалась значимо от нулевого показателя (Bjorkstein et al., 2000). Таким образом, первоначальное победное шествие гипотезы Моллера закончилось полным провалом.

Заключение

Процесс познания реальности по необходимости включает в себя в качестве первого этапа *анализ* явлений, который ведет, естественным образом, к мысленному расчленению исследуемой реальной сущности на некие отдельности. Каждую из них обозначают этикеткой-термином, которая в науке приобретает статус понятия. В науках о поведении с их несовершенной методологической базой (пренебрежение исследователями важностью рефлексии) процесс познания часто останавливается на этих результатах анализа, так что термин отождествляется с фрагментом реальности, и мыслится в дальнейшем как некая объективная категория. Именно так формируются парадигмы сознания, которые чрезвычайно устойчиво противостоят любой попытке их переосмысления.

Отделив отбор половой от естественного, апологеты доктрины, которую я рассмотрел в этой книге, вынуждены идти дальше. Они все время подчеркивают, что первый работает со структурами бесспорно функциональными, второй — с такими, которые имеют некий двойственный характер (вторичные половые признаки во внешней морфологии самцов). Без них нельзя обойтись, коль скоро они служат необходимым инструментом коммуникации («честные сигналы»). Но при этом такие структуры, согласно теории, подвержены нарушениям в индивидуальном развитии (категория варьирующей асимметрии — см. 10.2), «дорогостоящи» в реализации, и, тем самым, приводят к повышенным рискам для их обладателей (так называемый «гандикап» — см. 10.1). Логика этих построений приводит к выводу, что в ходе эволюции естественный отбор работает на устранение инадаптивных результатов, к которым неизбежно приводит отбор половой. Однако сами основания концепции не находят достаточно строгих подтверждений в данных эмпирических исследований. Это я попытался показать в последней главе, продемонстрировав поразительную скудость первичного материала, на котором выстраивается доказательная база такого рода логических конструкций.

Принципиальная невозможность убедительно подтвердить на доступном для исследования материале предлагаемую доктриной схему эволюции социального и сигнального поведения приводит к тому, что поборники этих взглядов вынуждены идти по пути все большей детализации чисто умозрительных категорий. Вновь вводимые понятия используются для формулирования дополнительных гипотез *ad hoc*, которые служат своего рода подпорками здания, плохо скроенного первоначально. Накапливаются такие виртуальные сущности, как «издержки» (cost) и «выигрыши» — прямые и косвенные, «конфликт полов», «послебрачный (скрытый) половой отбор» и т.д. Все эти термины теперь позволительно тасовать произвольным образом, строя из них бесконечное количество

отвлеченных словесных конструкций. Дискуссии переходят из области оперирования фактами в сферу борьбы между умозрительными схемами. Эти схоластические споры характеризуют ту стадию существования парадигмы, при которой теория начинает жить собственной жизнью. Теперь за доказательствами обращаются не к фактам, а к мнениям авторитетов. До сих пор большая часть статей начинаются с цитирования работы Дарвина и книги Андерссона «Половой отбор» (1994). Столь же многочисленны ссылки на работы Моллера, сыгравшего достаточно неблаговидную роль в истории проблемы.

1. Интерпретации эмпирических данных

Именно к одной из работ этого последнего автора полезно обратиться ради иллюстрации сущностных характеристик того стиля аргументации, на котором строится вся доктрина полового отбора. Речь идет о книге А. Моллера в соавторстве с Дж. Сведдлом «Асимметрия, стабильность развития и эволюция» (Møller, Swaddle, 1998). Ее подробный разбор дан в статье профессионального генетика Д. Хоула (Houle, 1998).

Вот несколько цитат из этой работы. «Моллер является одним из главных энтузиастов изучения варьирующей асимметрии[1], так что я ожидал найти в книге адекватно представленные основные гипотезы, ясное описание данных в их пользу и отчетливые попытки обсудить альтернативные точки зрения, пусть даже окрашенные энтузиазмом относительно отстаиваемой идеи. Однако я оказался полностью разочарованным в отношении первых двух названных положений. Создается впечатление, что авторы недостаточно знакомы с теорией и постоянно искажают данные, имеющие отношение к их точке зрения. Их неспособность к адекватному рассмотрению иных позиций самоочевидна» (там же: 1872–1873). «Хотя объем привлеченного материала подчас производит впечатление, качество интерпретаций, к сожалению, демонстрирует очевидную предвзятость суждений. Публикации, цитируемые как аргумент в поддержку роли асимметрии, не содержат данных, относящихся к делу, тогда как результаты отрицательного характера в этих статьях игнорируются или интерпретированы неверно» (там же: 1875). «Создается впечатление, что Моллер и Сведдл для каждой высказываемой ими идеи используют собственную терминологию и не предпринимают попыток согласовать эти фрагменты друг с другом (приведены примеры). Более того, они даже не пытаются четко определить предлагаемые термины. Такое их применение в книге заставляет вспомнить студенческие работы, где использование жаргона служит заменой пониманию смысла» (там же: 1874).

Хоул особо акцентирует такую особенность книги, как поверхностное понимание ее авторами базовых принципов генетической изменчивости и ее роли в эволюции. Он пишет: «Мои подозрения относительно того, что Моллер и Сведдл просто не понимают суть обсуждаемого ими материала, проистекают из моего собственного опыта [работы в области генетики]. В главах книги настойчиво проводится мысль, согласно которой генетическая и фенотипическая изменчивость есть тонко отобранные адаптации, что противоречит более распространенным представлениям о том, что это побочный эффект воздействия эволюционных сил на все то, что связано преимущественно с нормой реакции» (там же: 1874). В другом месте на той же странице Хоул добавляет: «Доктор Панглосс был бы польщен». Трактовки генетических аспектов темы, обсуждаемой в книге, автор критической статьи называет «упрощенческими».

Все дефекты книги Моллера и Сведдла типичны, на мой взгляд, для большей части тех публикаций по теме полового отбора, где авторы пытаются дать *объяснения*

[1] См. об этом в разделе 10.2.

наблюдаемых ими событий. Здесь господствует наивный генетический детерминизм, который я склонен назвать «псевдогенетикой». Например, Дж. Хоффман с коллегами утверждают, что на лежбище морского котика *Arctocephalus gazella* наибольшего успеха добиваются гетерозиготные самцы, и что поэтому самки должны разыскивать именно таких половых партнеров (Hoffman et al., 2004, 2007; подробнее см. 8.6). При этом, однако, не объясняется, какими критериями самки могут пользоваться в этих своих поисках. Н. Силлон с соавторами начинают свою статью следующими словами: «Недавние исследования на несоциальных животных показали, что признаки, выработанные половым отбором, сигнализируют об одном, по крайней мере, показателе (measure) генетического качества — гетерозиготности». Из этого авторы делают вывод, что именно гетерозиготность самцов ответственна за размеры их территорий, структуру песни и репродуктивный успех (Seddon et al., 2004). Как раз такого рода упрощенческие трактовки имел в виду Хоул, говоря, что предлагаемые объяснения «... базируются на предположениях, согласно которым несколько простых измерений таких переменных, как гетерозиготность или асимметрия, могут выявить что-либо важное относительно приспособленности организма» (Houle, 1998: 1872). Этот автор пишет, что для анализируемых подходов характерно преимущественное внимание к объектам, параметры которых несложно измерять. То есть методу отдается приоритет перед попытками понять внутреннюю логику сложных биологических процессов.

2. Математические модели как главная опора доктрины полового отбора

Так называемое «переоткрытие» полового отбора (по выражению Э.И. Колчинского, 2006) осуществилось в результате появления математической модели за авторством Р. Фишера (Fisher, 1915, 1930). Математическая генетика в то время находилась на стадии раннего детства, в состоянии инфантильного энтузиазма, основанного на вере в ее способность объяснить ход эволюции несложными логическими построениями, подтверждаемыми, как казалось, последовательностями алгебраических формул. К модели Фишера (см. 1.2) вполне применима следующая характеристика этого подхода: «Выводы основываются на упрощенных математических моделях с единственным параметром, на сомнительной и не поддающейся проверке аксиоме регулярной оптимизации реальных ситуаций, на неправильной оценке параметров, которые *интуитивно очевидны*, но не могут быть охарактеризованы количественно, таких например, как родительский вклад в потомство или успех в размножении, а также на статистических ошибках II рода. Последние заключаются в том, что гипотеза, не опровергнутая опытом, *считается доказанной*, тогда как многие противоречащие ей гипотезы, дающие те же результаты, не принимаются во внимание» (Лангане и др., 1993: 19; курсив мой — *Е.П.*).

В основе «доказательства» реальности полового отбора Фишером лежало допущение, что исторические трансформации поведения и всего того, что с ним связано[2], должны идти в соответствии с микроэволюционными закономерностями. При этом как-то не принимали во внимание масштабы времени, на протяжении которого эти процессы осуществляются. Лишь в самые последние годы у зоологов-профессионалов зародилось подозрение, что здесь мы имеем дело скорее с событиями макроэволюционного масштаба, для понимания которых требуются принципиально иные подходы (см., например, Wiens, 1999: 1534; Hofmann et al., 2008: 786). Становлению этих нетрадиционных точек зрения способствовало совершенствование методов филогенетичес-

[2] В частности, вторичных половых признаков самцов как компонента коммуникативных сигналов.

ких реконструкций тех событий в истории таксонов, которые имели место на больших эволюционных временах (см. материалы главы 3).

Одновременно в лагере специалистов в области математической генетики на всем протяжении 1990-х гг. не только сохранялась, но даже возрастала вера в справедливость идей Фишера. Все усилия сосредоточились здесь на том, чтобы улучшить ее путем увеличения параметров, вводимых в основания вновь создаваемых моделей. Острые дискуссии концентрировались на вопросе, какая из них лучше: первоначальная теория неудержимого полового отбора или те, которые подтверждают альтернативные ей гипотезы «хороших генов» или «гандикапа». Именно это я имел в виду, когда говорил в преамбуле к этому разделу о том, что теория живет собственной жизнью, без оглядки на происходящее в реальности.

Чтобы читателю стала понятной ситуация в этой области, приведу цитату из работы одного из наиболее активных приверженцев математического моделирования процессов полового отбора. «Фишер никогда не представлял свою модель неудержимого полового отбора в математической форме[3]. О'Дональд (O'Donald, 1967, 1977, 1980) отобразил существенные свойства (essential features) полового отбора в генетической модели с одним или двумя локусами, относящимися к свойствам самцов, и другим локусом, характеризующим предпочтения самок в выборе половых партнеров. Эти модели показали, что ассортативное спаривание, как аспект полового отбора, может вести к формированию соответствия между характеристиками самцов и предпочтениями самок. Они продемонстрировали также возможность полиморфизма в случае равновесности идущих процессов. Но О'Дональд не смог подтвердить неудержимость процесса, постулируемую Фишером (O'Donald, 1980). Правда, свойство неудержимости недавно было подтверждено в полигенной модели полового отбора, разработанной Лейндом (Lande, 1981, 1982). Эта модель, как и те, что представлены О'Дональдом (1980) и Киркпатриком (Kirkpatrick 1982), дали, кроме того, результаты, не вытекающие из предсказаний Фишера. В частности, океазалось, что возможно большое разнообразие (great variety) ситуаций на выходе генетических равновесных процессов» (Arnold, 1983: 73).

А вот что 10 лет спустя писала на ту же тему А. Хоуд, которая провела эксперименты по искусственному отбору на усиление вторичных половых окрасочных признаков самцов гуппи *Poecilia retiadata*. «Неслучайный выбор самками [половых партнеров] может вести к становлению генетических корреляций между предпочтениями самок и признаками самцов, на которых те базируются (Fisher, 1930; Lande, 1981; Kirkpatrick, 1982[4]). Эти корреляции и их эволюция есть главный компонент модели Фишера в чистом виде. Наиболее важно здесь то, что становление предпочтений можно объяснить исключительно таким образом. В недавних версиях этих идей («хорошие гены» или модель гандикапа» — см. напр., Kirkpatrick, 1986; Pomiankowski, 1988) предпочитаемые самками особенности самцов коррелируют с другими показателями их приспособленности («хорошие гены»), наследуемыми потомками, Это ведет к дальнейшему непрямому (indirect) отбору по линии этих предпочтений со стороны самок. Однако не-

[3] Это неверно. См. раздел 1.2.

[4] Р. Лейнд — специалист в области количественной генетики. Он разработал стохастическую теорию эволюции количественных признаков посредством дрейфа генов и естественного отбора и внес вклад в проблему генетических ограничений в реализации фенотипа. М. Киркпатрик — популяционный генетик, занимающийся изучением хромосомной эволюции, видообразования и рядом других аспектов эволюционной биологии. Очевидно, что эти исследователи весьма далеки от этологии, без глубокого понимания принципов которой едва ли можно убедительно судить о путях эволюции поведения.

давние теоретические работы показали, *что генетические корреляции, которые определяют саму суть этих моделей, могут оказывать лишь слабое влияние на эволюцию предпочтений самок* (Barton, Turelli, 1991). Более того, было многократно показано, что гипотезы, утверждающие такой ход событий, трудно проверяемы (Bradbury, Andersson, 1987; Balmford, Read, 1991; Kirkpatrick, Ryan, 1991)».

Далее Хоуд излагает суть своего собственного исследования, направленного на выяснение возможности выявления таких корреляций в опытах по искусственному отбору. В четырех из них сравнивали по две чистые линии с большей либо меньшей выраженностью оранжевого пигмента у самцов гуппи. «Эти эксперименты, — пишет автор, — позволяют понять, существуют ли генетические корреляции между данным признаком и предпочтениями к нему самок, *но не в состоянии подтвердить, что это результат эволюции, имевшей место в прошлом. Кроме того, таким путем невозможно установить разницу между моделью Фишера и гипотезой «хороших генов» (или «гандикапа»), поскольку генетические корреляции задействованы во всех этих построениях* (Houde, 1994: 125–126; курсив мой — *Е.П.*).

Прошло 8 лет, а словопрения вокруг названных моделей все еще продолжаются. Так, в совсем свежей статье Р. Прам пишет: «Я пересмотрел свою точку зрения и пришел к выводу, что модель Лейнда-Киркпатрика (Lande, 1981; Kirkpatrick, 1982; Kirkpatrick, Ryan, 1991), которая базируется на модели Фишера, есть адекватный механизм полового отбора, основанный на избирательном поведении самок» (Prum, 2012: 2253).

3. Сдвиг в сенсорных предпочтениях особей и эстетическая эволюция

Очевидный для меня кризис доктрины полового отбора проистекает из инерционности канализованного мышления, что давно признано неизбежным следствием действия целого комплекса социально-психологических механизмов, именуемых «хваткой парадигмы» (Кун, 1975; Веннер, Уэллс, 2011). В только что упомянутой статье Р. Прама сделана попытка наметить программу дальнейших исследований в этой области. Автор начинает анализировать проблему с того момента, когда идея была впервые высказана Дарвином. В резюме к статье говорится: «А.Р. Уоллес предложил вполне современный механизм эволюции предпочтений в выборе полового партнера за счет становления корреляций между демонстрационными признаками самцов и их энергичностью и жизнеспособностью, но он обозначил этот процесс в качестве естественного отбора. Точка зрения была бесспорно антидарвиновской и антиэстетичной. Большая часть современных исследований полового отбора — это, по сути дела, просто обновленная теория Уоллеса, переименованная в половой отбор. Я определяю процесс эстетической эволюции как исторические трансформации коммуникативных сигналов через изменения сенсорных и когнитивных механизмов. Они становятся высоко дифференцированными (most elaborated) за счет коэволюции сигналов и способов их предъявления. Принцип воздействия сигналов на партнера обусловлен, по-видимому, не тем, что демонстрационные признаки несут некую значимую информацию, они просто оказываются предпочитаемыми другой особью[5]. Принадлежащая Дарвину эстетическая теория полового отбора должна быть дополнена нулевой моделью Лейнда-Киркпатрика, но во внимание следует принимать также возможную значимость явлений сдвига в

[5] Мысль о том, что важно не информационное содержание «сигналов» животных, а их физическая структура, совершенно справедлива. Аргументация в пользу этой точки зрения посвящена вся книга: Панов, 2012*б*.

сенсорных предпочтениях самок (sensory bias), хорошие гены и механизмы непосредственной выгоды [от взаимодействия]» ((Prum, 2012: 2253).

На первый взгляд, все это выглядит глубокомысленно, но, в действительности, основная идея, согласно которой существует функциональное соответствие между сигналом, транслируемым его отправителем, и реакцией на это сообщение со стороны особи-приемника, абсолютна тривиальна. Это относится к началам наук о поведении, и вопрос был всесторонне проанализирован этологами, о чем можно прочесть в любом соответствующем учебнике Непонятно, кроме того, причем тут эстетическое восприятие, которое, как принято думать, относится к числу сугубо человеческих качеств. Здесь автор пытается увести нас, теперь уже другим путем, в сторону от истинно научных проблем, которые должна решать биология.

Наиболее существенно для нашей темы из того, что содержится в статье Прама, — это признание важности той категории явлений, которая именуется «сдвигом в сенсорных предпочтениях особей» (ССПО; см. Endler, Basolo, 1998). Все большее внимание исследователей к этому феномену, наблюдаемое в самые последние годы, намечает тенденцию к постепенному уходу от монополии доктрины полового отбора. Об этом свидетельствует, в частности, содержание статьи Р. Фаллер с соавторами. Они пишут: «Модель ССПО в теории полового отбора утверждает, что предпочтения самок в отношении половых партнеров — это *побочный продукт естественного отбора, действующего в сфере эволюции сенсорных систем*. Идея была предложена 20 лет назад, но остается мало продуманной и по сей день. Причина этого в том, что первоначально ее пытались применить для объяснения двух разных феноменов. Во-первых, высказывалась гипотеза, согласно которой у самцов происходит становление сигнальных признаков, стимулирующих сенсорные системы самок. Во-вторых, ССПО привлекали для объяснения того, почему самки проявляют те или иные предпочтения в отношении половых партнеров[6]. Мы фокусируемся на второй проблеме. Наиболее важное предположение по поводу ССПО состоит в том, что *главным* (*predominant*) *эволюционным механизмом, задействованным в феномене*, *является естественный отбор, и что роль полового отбора количественно незначима* (*quantitatively negligible*)». И далее: «Гипотезы ССПО и сенсорной эксплуатации [партнера] призваны объяснить, почему самцы обладают некоторыми типами дорогостоящих вторичных половых признаков и почему самки должны предпочитать именно таких самцов. Эти две названные гипотезы, сходные между собой, ведут к заключению, что интересующие нас *предпочтения есть побочный эффект глубоко лежащих механизмов физиологии сенсорных систем, выработанных под воздействием естественного отбора*, и что у самцов сформировались признаки, которые соответствуют особенностям этих сенсорных систем» (Fuller et al, 2005: 437; курсив мой — *Е.П.*).

Авторы специально подчеркивают, что «понятие ССПО было предложено явным образом в качестве альтернативы прочим моделям эволюции предпочтения самок» (там же), то есть тем самым построениям, которые находятся до сих пор в центре внимания сторонников математического моделирования процессов полового отбора. Так или иначе, мы видим здесь очевидную попытку возврата к здравым биологическим суждениям. Но «хватка парадигмы» такова, что не дает возможности адептам полового отбора окончательно избавиться от этого понятия за полной его ненадобностью, что хорошо иллюстрирует процитированная выше статья Прама. Он предлагает реа-

[6] Все эти вопросы детально разработаны с широких биологических позиций в литературе об этологических аспектах поведения животных. См., например, сводку: Хайнд, 1975.

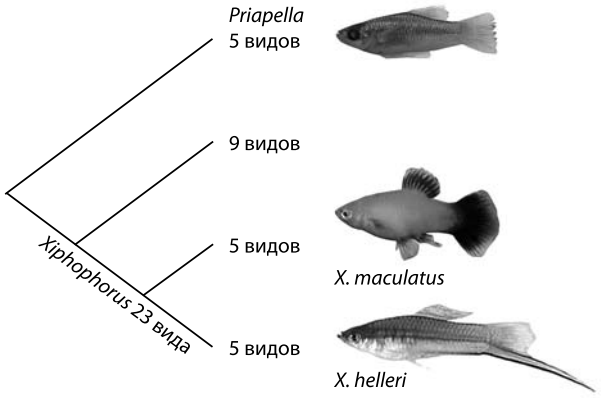


Рис. 1. Варианты внешней морфологии у пецилиевых рыб. Комментарии в тексте. По: Basolo, 1990, 1996.

нимировать доктрину, внеся в нее явно абиологичные представления о существовании у животных эстетического восприятия.

Что касается понятия ССПО, то его содержание станет понятным из следующих двух примеров. В обоих случаях речь идет о представителях семейства пецилиевых (Poeciliidae) — мелких пресноводных живородящих рыб западного полушария (21 род, 138 видов). Сестринские роды *Priapella* и *Xiphophorus* различаются в том отношении, что самцы несколько видов второго из них (так называемые меченосцы) обладают совокупительным органом, *гоноподием*, который образован удлиненными нижними лучами хвостового плавника (рис. 1). Самцы всех пять видов рода *Priapella* лишены гоноподия. Реконструкция филогении, проведенная с использованием всего спектра морфологических признаков и электрофоретического анализа, показала, что этот род занимает базальное положение и что, таким образом, отсутствие гоноподия — это состояние анцестральное. Оно сохранилось у ряда видов второго рода, например, у *X. maculatus*[7]. Изучение предпочтений самок к облику самцов в эксперименте показало, что самки этого вида предпочитают спариваться с теми конспецифическими самцами, которых экспериментатор снабжает искусственными гоноподиями[8]. Из этого сделан вывод, что эти предпочтения существовали у самок пецилиевых рыб еще до того, как у некоторых видов в ходе эволюции сформировался гоноподий. Как пишет автор исследования, «полученные результаты свидетельствуют о том, что эволюция гоноподия в ветви меченосцев была следствием отбора на предсуществовавший (pre-existing) ССПО» (Basolo, 1990: 808). Комментируя данные этого исследования и ряда последующих (например, Basolo, 1996), Фаллер с коллегами пишут, что «если показанные предпочтения самок определяются именно присутствием гоноподиума как такового, то они *не могли развиться у видов, лишенных этого признака, под воздействием полового отбора*» (Fuller et al, 2005: 444; курсив мой — *Е.П.*)[9].

Другой пример касается предпочтений самок другого вида пецилиевых рыб, именно, гуппи *Poecilia reticulata.* Здесь самки склонны выбирать в качестве половых партнеров

[7] Как пролагают А. Мейер с соавторами, этот признак затем мог возникать и утрачиваться у разных видов этого рода многократно (Meyer et al., 1994).

[8] Аналогичные выводы предлагаются в экспериментах на птицах (Pryke, Andersson, 2002, 2008; см раздел 4.4) и на ящерицах (Quinn, Hews, 2000).

[9] Важный вопрос состоит в том, действительно ли именно этот признак определяет предпочтения самок. Было высказано мнение, что речь может идти о предпочтениях к общим размерам самца, поскольку присутствие гоноподия удлиняет его силуэт (см. тот же источник). Такое предположение выглядит, с моей точки зрения, вполне реалистичным.

особей с максимальным развитием оранжевых пигментов. Понятно, что на это явление была наклеена стандартная этикетка: «половой отбор». Позже Ф. Родд с соавторами предложили иное объяснение. Они показали, что самки этого вида вообще склонны активно реагировать на любые объекты, окрашенные в оранжевый цвет. Авторы высказывают сомнение в том, что именно эти окрасочные признаки самцов служат для самок показателем их качества. Заключение сводится к тому, что предпочтения самок определяются «плейоторопным эффектом сдвига к выбору оранжевого цвета, возникшего вне контекста половых отношений». Например, на почве поисков кормовых объектов (Rodd et al., 2002). Радует то, что авторы критически относятся к идее всесилия полового отбора. Однако вопрос состоит в том, что было вначале: курица или яйцо. Поэтому настораживает их желание применить к данному случаю другое унитарное объяснение на основе ставшего модным понятия ССПО.

Так или иначе, создается впечатление, что в научном сообществе идет медленный процесс нарастания критического отношения к доктрине полового отбора. Однако пока что мало кто решается заявить открыто о том, что мы имеем здесь дело с виртуальной словесной конструкцией, за которой трудно увидеть некую живую реальность. На этом фоне показательно недавнее выступление двух американских исследователей из Стэнфордского университета и Национального института математического и биологического синтеза (университет Теннеси) со статьей под названием «Нужен ли нам половой отбор-2?»[10]. Они пишут: «Сегодня не будет преувеличением сказать, что ни в одном исследовании из тех, что были проведены на множестве видов с надлежащей аккуратностью и строгостью, не удалось подтвердить теорию полового отбора. Вопреки существованию тысяч статей за многие годы, где нам внушают, что россказни (narrative) о половом отборе объясняют полученные результаты, свидетельства в пользу этих построений остаются неубедительными и само явление не было продемонстрировано ни в одном случае» (Roughgarden, Akşay, 2010). Вот именно та точка зрения, на оправдание которой были направлены мои усилия при написании этой книги.

[10] Говоря о «половом отборе-2», авторы имеют в виду, что концепция имеет сегодня мало общего с дарвиновской, поскольку из-за накопления огромного числа дополнительных гипотез *ad hoc* первоначальная теория расплылась и утратила сколько-нибудь строгие очертания и внутренюю логику, казавшуюся первоначально интуитивно самоочевидной.

Литература

Архипенко Е.В., Панов Е.Н., Расницын А.П. 1968. Сравнительный анализ пищевых рационов двух видов ласточек: городской (*Delichon urbica*) и деревенской (*Hirundo rustica*) в условиях их совместного обитания // Проблемы эволюции. Новосибирск. [Т.1.] С. 208–211.

Берман Д.И., Бойко Е.А., Михайлова Е.И. 1983. Брачное поведение сибирского углозуба // Тез. докл. III Всесоюз. конф. по поведению животных. М. С. 167–169.

Веннер А., Уэллс П. 2011. Анатомия научного противостояния. Есть ли «язык» у пчел? М.: Языки славянских культур. 487 с.

Водковский В. 1978. Тетеревиный ток // Охота и охотн. хоз-во. № 6. С. 12–13.

Волчанецкий И.Б. 1959. Закономерные географические изменения наряда дятлов // Тр. НИИ биологии Харьковск. гос. унив. Т. 27. С. 161–184.

Волчанецкий И.Б. 1964. О географической изменчивости наряда некоторых палеарктических птиц // Проблемы орнитологии. Тр. III Всесоюзн. орнитол. конф. Львов. С. 81–91

Волчанецкий И.Б. 1972. К изучению географической изменчивости рисунка и окраски оперения птиц // Проблемы эволюции. Новосибирск: Наука. Т. 2. С. 198–211.

Волчанецкий И.Б. 1980. Изменчивость рисунка и окраски оперения овсянок // Бюл. Моск. о-ва испты. прир. Отдел биол. Т. 85. Вып. 3. С. 148–159.

Гидденс Э. 1999. Социология. М.: Эдиториал УРСС. 703 с.

Голубовский М.Д. 2000. Век генетики: эволюция идей и понятий. Научно- исторические очерки. СПб.: Борей Арт. 262 с.

Гороховская Е.А. 2001. Этология: рождение научной дисциплины. СПб.: Алетейя. 224 с.

Давиташвили Л.Ш. 1961. Теория полового отбора. М.: Изд-во АН СССР. 538 с.

Дарвин Ч. 1908. Происхождение человека и половой подбор. Изд. В.И. Губинского. 390 с.

Дарвин Ч. 1896. Происхождение человека и половой подбор. СПб. 586 с.

Дементьев Г.П. 1940. Руководство по зоологии. Т. 6. Позвоночные. Птицы. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 856 с.

Завадовский М.М. 1922. Пол и развитие его признаков (к анализу формообразования у животных). Гос. изд-во. 296 с.

Завадовский М.М. 1923. Пол животных и его превращение. Механика развития пола. М.-Л.: Гос. изд-во. 132 с.

Житков Б.С. 1910. О половом отборе и явлениях полового диморфизма у птиц // Журн. Мин. нар. просв. С. 96–154.

Житков Б.С., Бутурлин С.А. 1906. О птицах Симбирской губернии. Мат. для орнитофауны Симбирской губернии // Зап. Русск. Геогр. Общ. Т. 41. Вып. 2. 275 с.

Зайцев В.А. 2006. Кабарга: экология, динамика численности, перспективы сохранения. М.: Изд. Центра охраны дикой природы. 118 с.

Иваницкий В.В. 1985. Социальная организация и демонстрационное поведение черногрудого (*Passer hispaniolensis*) и индийского (*P. indicus*) воробьев // Зоол. журн. Т. 64. С. 1213–1223.

Кашкаров Д.Н., Станчинский В.В. 1940. Курс зоологии позвоночных животных. М.-Л.: Биомедгиз. 1030 с.

Колчинский Э.И. 2006. Эрнст Майр и современный эволюционный синтез. М.: Т-во научн. изданий КМК. 147 с.
Котт Х. 1950. Приспособительная окраска животных. М.: Изд. иностр. лит. 534 + XXXIV с.
Кун Т. 1977. Структура научных революций. 2-е изд. М.: Прогресс. 146 с.
Лангане А., Пеллегрини Б., Полони Э. 1993. Человек – результат полового процесса // Пол, секс, человек. М.: Мир.
Левонтин Р. 1978. Генетические основы эволюции. М.: Мир. 352 с.
Лисицына Т.Ю. 1976. Территориальное поведение сивучей *Eumetopias jubatus* (Otariidae) // Зоол. журн. Т. 55. Вып. 3. С. 408–420.
Любищев А.А. 1971. Рец. на ст. Кронквист А. Об отношении таксономии и эволюции // Современные проблемы генетики и цитологии. Вып. 6. С. 57–68.
Любищев А.А. 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М.: Наука. 278 с.
Ляпков С.М. 2005. Половой диморфизм у бурых лягушек: различия по размерам тела и демографическим характеристикам // Эволюционные факторы формирования разнообразия животного мира. М.: Т-во научн. изданий КМК. С. 295–308.
Мейен С.В. 1978. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. Т. 39. Вып. 4. С. 495–508.
Мейен С.В, Чайковский Ю.В. 1982. Комментарии к статьям А.А. Любищева. http://molbiol.ru/wiki/(люб)
Мензбир М.А. [1887] 1923. Введение в изучение зоологии и сравнительной анатомии. М.: Изд. М.и С. Сабашниковых. 472 с.
Никитин Е.Н. 1970. Объяснение – функция науки. М.: Наука. 278 с.
Паевский В.А. 1985. Демография птиц. Л.: Наука. 285 с.
Панов Е.Н. 1978/2009. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 306 с.
Панов Е.Н. 1982. Современное состояние и перспективы развития эволюционной социобиологии // Зоол. журн. Т. 59. Вып. 7. С. 988–999.
Панов Е.Н. 1983*а*/2009. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 423 с.
Панов Е.Н. 1983*б*. Методологические проблемы в изучении коммуникации и социального поведения животных // Итоги науки и техники. Зоология позвоночных Т. 12. Проблемы этологии наземных позвоночных. М.: ВИНИТИ. С. 5–70.
Панов Е.Н. 1983*в*. Колониальное гнездование у птиц: общий обзор // Колониальность у птиц: структура, функции, эволюция. Куйбышев. С. 3–37.
Панов Е.Н. 1989*а*. Гибридизация и этологическая изоляция у птиц. М.: Наука. 510 с.
Панов Е.Н. 1989*б*. Этология человека: история и перспективы // Поведение животных и человека: сходство и различия. Пущино. С. 28–62.
Панов Е.Н. 1993. Границы вида и гибридизация у птиц // Панов Е.Н., Томкович П.С. (ред.). Проблемы вида и гибридизация у позвоночных. Сб. тр. Зоол. музея МГУ. Т. 30. М.: Изд-во МГУ. С. 53–96.
Панов Е.Н. 1999. Каменки Палеарктики. М.: КМК. 342 с.
Панов Е.Н. 2000. Анатомия однополого секса // Химия и жизнь. № 3. С. 44–49.
Панов Е.Н. 2001/2011. Бегство от одиночества: индивидуальное и коллективное в природе и в человеческом обществе. М.: Лазурь. 637 с.
Панов Е.Н. 2005. Судьбы сравнительной этологии // Зоол. журн. Т. 84. Вып. 1. С. 104–123.
Панов Е.Н. 2008. Сорокопуты (семейство Laniidae) мировой фауны: экология, поведение, эволюция. М.: Т-во научн. изданий КМК. 620 с.
Панов Е.Н. 2012*а*. Сведения о брачном поведении индийского павлина // Этология и зоопсихология. 1[5]. С. 1–5.
Панов Е.Н. 2012*б*. Парадокс непрерывности: языковый рубикон. О непроходимой пропасти между сигнальными системами животных и языком человека. М.: Языки славянских культур. 455 с.
Панов Е.Н. 2013. Эволюция диалога. Коммуникация в развитии от микроорганизмов до человека. М.: Языки славянских культур. 399 с.
Панов Е.Н., Галиченко М.В. 1980. О пространственной организации популяций среднеазиатской черепахи *Testudo horsfieldi* в Бадхызе // Зоол. журн. Т. 59. Вып. 6. С. 875–874.
Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 1986. Заметки о поведении степной агамы *Agama sanguinolenta*. 2. Повседневное и коммуникативное поведение // Зоол. журн. Т. 65. Вып. 2. С. 235–246.

Панов Е.Н., Зыкова Л.Ю. 2003. Горные агамы Евразии. М.: Лазурь. 301 с.
Панов Е.Н., Непомнящих В.А., Зыкова Л.Ю. 2006. Организация песни у обыкновенной овсянки, *Emberiza citrinella* (Aves: Emberizidae) // Зоол. журн. Т. 85. Вып. 11. С. 1341–1354.
Панов Е.Н., Опаев А.С. 2013. Поведение самцов в репродуктивных поселениях красотки блестящей *Calopteryx splendens* (Insecta: Odonata) // Зоол. журн. Т. 91. Вып. 1. С. 24–33.
Панов Е.Н., Опаев А.С., Павлова Е.Ю. 2010. Социальная организация репродуктивных поселений и брачное поведение у стрекоз красоток Calopterygidae (Insecta: Odonata) // Этология и зоопсихология. Вып. 2. 31 с.
Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. 2007. Сравнительная этология лебедей (*Cygnus*, Anseriformes) мировой фауны. 1. Моторные компоненты поведения // Зоол. журн. Т. 86. Вып. 5. С. 600–619.
Панов Е.Н., Павлова Е.Ю., Непомнящих В.А. 2010. Сигнальное поведение журавлей (стерха – *Sarcogeranus leucogeranus*, даурского – *Grus vipio*, японского – *Grus japonensis*) в свете гипотезы ритуализации // Зоол. журн. Т. 89. Вып. 8. С. 978–1006.
Панов Е.Н., Раджабли С.И. 1972. Взаимоотношения домового воробья *Passer domesticus* L. и черногрудого *P. hispaniolensis* Temm. в Таджикистане и возможные механизмы изоляции // Проблемы эволюции. Новосибирск. Наука. Т. 2. С. 263–275.
Панов Е.Н., Целлариус А.Ю, Непомнящих В.А. 2004. Моторные координации в поведении ушастой круглоголовки (*Phrynocephalus mystaceus*; Reptilia, Agamidae): сигнальные функции и эндогенные ритмы // Зоол. журн. Т. 83. Вып. 8. С. 971–982.
Парамонов А.А. 1945. Курс дарвинизма. М.: Советская наука. 433 с.
Поппер К. 1983. Логика и рост научного знания. Избранные работы. М.: Прогресс. 605 с.
Приходько В.И. 2003. Кабарга: происхождение, систематика, экология, поведение и коммуникация М.: ГЕОС. 443 с.
Роговин К.А. 1991. Социальное поведение *Phrynocephalus helioscopus* и *Ph. reticidatus* (Reptilia: Agamidae) и их взаимоотношения в совместных поселениях // Зоол. ж. Т. 70. Вып. 3. С. 61–72.
Рухленко И.А. Прооблема красоты в биологии. Часть 1: Возобновление дискуссии. http://www.vuit.ru/faculties/Ecological/beauty1.pdf
Сагателова Л.В. 2007. Поведение секачей северного морского котика (*Callorhinus ursinus* Linnaeus, 1758) в репродуктивный период. Курсовая работа, Биол.фак. МГУ, Каф. зоол. позвоночных. http://www.rfemmr.org/pbl/stw/sagatelova2007.pdf
Северцов А.Н. 1939. Морфологические закономерности эволюции. М.: Изд-во АН СССР. 536 с.
Серебровский А.С. 1973. Некоторые проблемы органической эволюции. М.: Наука. 168 с.
Симпсон Д.Г. 1948. Темпы и формы эволюции. М.: Изд-во иностр. лит. 358 с.
Соколов В.Е., Приходько В.И., Смирин В.М. 1980. Позы и выразительные движения в поведении кабарги (*Moschus moschiferus* L.). I // Зоол. журн. Т. 69. Вып. 12. С. 1875–1884.
Соколов И.И. 1953. Опыт естественной классификации полорогих (Bovidae) // Тр. Зоол. ин-та АН СССР. Т. 14. С. 1–295.
Соссюр Ф., де. [1916] 2011. Курс общей лингви стики. М.: Либроком. 256 с.
Тинберген Н. 1978. Поведение животных. М.: Мир. 192 с.
Филипченко Ю.А. 1932. Экспериментальная зоология. Л.-М.: Гос. Мед. изд-во. 304 с.
Хайнд Р. 1975. Поведение животных. Синтез этологии и сравнительной психологии. М.: Мир. 855 с.
Чайковский Ю.В. 2003. Эволюция. М.: Центр системных исследований. 470 с.
Шаталкин А.И. 2009. «Философия зоологии» Жана Батиста Ламарка: взгляд из XXI века. М.: Т-во научн. изданий КМК. 606 с.
Шмальгаузен И.И. 1939. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 232 с.

Abouheif E., Fairbairn D. 1997. A comparative analysis of allometry for sexual size dimorphism: assessing Rensch's rule // Amer. Nat. Vol. 149. No. 3. P. 540–562.
Adler N.T. 1979. On the physiological organization of social behavior: sex and aggression // P. Marler, J.G. Vandenbergh (eds.). Handbook of behavioral neurobiology. Vol. 3. Social behavior and communication. N.Y. – L.: Plenum Press. P. 29–72.

Agungpriyono S., Atoji Y., Yamamoto Y., Zuki A.B., Novelina S. 2006. Morphology of the intermandibular gland of the Lesser Mouse Deer, *Tragulus javanicus* // Anatomia, Histologia, Embryologia. Vol. 35. No. 5. P. 325–333.
Alatalo R.V., Hoglund J., Lundberg A. 1991. Lekking in black grouse — a test of male viability // Nature. Vol. 352. P. 155–156.
Alatalo R.V., Lundberg A., Glynn C. 1986. Female pied flycatchers choose territory quality and not male characteristics // Nature. Vol. 323. P. 152–153.
Alatalo R.V., Lundberg A., Ståhlbrandt K. 1984. Female mate choice in the Pied Flycatcher *Ficedula hypoleuca* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 14. P. 253–261.
Alcock J. 1987. Leks and hilltopping in insects // J. Nat. Hist. Vol. 21. No. 2. P. 319–328.
Alexander R.D. 1975. Natural selection and specialised chorusing behavior in acoustical insects // D. Pimentel (ed.). Insects, Science and Society. London: Acad. Press. P. 35–77.
Alexander R.D., Hoogland J.L., Howard R.D., Noonan K.M., Sherman P.W. 1979. Sexual dimorphisms and breeding systems in pinnipeds, ungulates, primates, and humans // Evolutionary biology and human social behavior: An anthropological perspective. P. 402–435.
Allen B.J., Lenington J.S. 2007. Costs of bearing a sexually selected ornamental weapon in a fiddler crab // Functional Ecology. Vol. 21. P. 154–161.
Almeida J.B., Macedo R.H. 2001. Lek-like mating system of the monogamous Blue-black Grassquit // Auk. Vol. 118. No. 2. P. 404–411.
Amubode F.O., Boshe J.I. 1990. Assessment of permanence and stability in the territories of Kirk's Dikdik (*Rhynchotragus kirkii*) in Tanzania // J. Trop. Ecol. Vol. 6. P. 153–162.
Amundsen T. 2000. Why are female birds ornamented? // Trends Ecol. Evol. Vol. 151. P. 149–155.
Anderson P.K. 1997. Shark Bay dugongs in summer. I: Lek mating // Behaviour. Vol. 134. No. 5–6. P. 433–462.
Andersson M. 1982. Female choice selects for extreme tail length in a widowbird // Nature. Vol. 299. P. 818–820.
Andersson M. 1994. Sexual selection. New Jersey: Princeton Univ. Press. 599 pp.
Anonym. Barn swallows and tail streamers: the tale of the tail. http://people.bu.edu/msoren/ReviewPaperExample.pdf
Anonym. http://web.pdx.edu/~cruzan/Sexual%20Selection%20in%20Plants.pdf
Apollonio M., Festa-Bianchet M., Mari F., Mattioli S., Sarno B. 1992. To lek or not to lek: mating strategies of male Fallow Deer // Behavioral Ecology. Vol. 3. No. 1. P. 25–31.
Apollonio M., Festa-Bianchet M., Mari F., Riva M. 1990. Site-specific asymmetries in male copulatory success in a fallow deer lek // Anim. Behav. Vol. 39. No. 2. P. 205–212.
Armstrong E.A. 1947. Bird display and behavior: An Introduction to the stude of bird psychology. Oxford Univ. Press. 430 p.
Armstrong E.A. 1955. The wren. L.: Collins. 312 p.
Arnason U., Gullberg A., Janke A., Kullberg M., Lehman N., Petrov E.A., Väinölä R. 2006. Pinniped phylogeny and a new hypothesis for their origin and dispersal // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 41. P. 345–354
Arnold S.J. 1983. Sexual selection: the interface of theory and empiricism // P.P.G. Bateson (ed.). Mate choice. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 67–107.
Arnold S.J. 1994. Is there a unifying concept of sexual selection that applies to both plants and animals? // Amer. Nat. Vol. 144. Suppl. P. 1–12.
Arnold S.J., Wade M.J. 1984*а*. On the measurement of natural and sexual selection: theory // Evolution. Vol. 38. No. 4. P. 709–719.
Arnold S.J., Wade M.J.. 1984*б*. On the measurement of natural and sexual selection: Applications // Evolution. Vol. 38. No. 4. P. 720–734.
Aspbury A.S., Basolo A.L. 2002. Repeatable female preferences, mating order and mating success in the poeciliid fish, *Heterandria formosa* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 51. P. 238–244.
Backwell P.R.Y., Christy J.H., Telford S.R., Jennions M.D., Passmore N.I. 2000. Dishonest signalling in a fiddler crab // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 267. P. 719–724.
Badyaev A.V., Hill G.E. 2003. Avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. Vol. 34. P. 27–49.

Baerends G.P. 1975. An evaluation of the conflict hypothesis as an explanatory principle for the evolution of displays // G. Baertends, C. Beer, A. Manning (eds.). Function and Evolution in Behaviour. Essays in honour of Professor Nico Tinbergen, F.R.S. Oxford: Claredon Press. P. 187–227.
Bakker C.M., Milinski M. 1991. Sequential female choice and the previous male effect in sticklebacks // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 29. P. 205–210.
Ballard W.B., Robel R.J. 1974. Reproductive importance of dominant male Greater Prairie Chickens // Auk. Vol. 91. No. 1. P. 75–85.
Balmford A., Albon S., Blakeman S. 1993. Correlates of male mating success and female choice in a lek-breeding antelope. Behavioral Ecology Vol. 3 No. 2: 12–123.
Balmford A., Read A.F. 1991. Testing alternative models of sexual selection through female choice // Trends in ecology and evolution. Vol. 6. No. 9. P. 274–276.
Barker F.K., Cibois A., Schikler P., Feinstein J., Cracraft J. 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation // Proc. Nat. Acad. Sci. Vol. 101. No. 30. P. 11040–11045.
Barrette C. 1977. Fighting behavior of Muntjac and the evolution of antlers // Evolution. Vol. 31. P. 169–176.
Bartolomew G.A. 1952. Reproductive and social behavior of the Northern Elephant Seal // Univ. Calif. Publ. Zool. No. 47. P. 369–475.
Bartolomew G.A. 1970. A model for the evolution of Pinniped polygyny // Evolution. Vol. 24. No. 3. P. 546–559.
Barton N.H., Turelli M. 1991. Natural and sexual selection on many loci // Genetics. Vol. 127. No. 1. P. 229–255.
Basolo A.L. 1990. Female preference predates the evolution of the sword in swordtail fish // Science. Vol. 250. P. 808–810.
Basolo A.L.1996. The phylogenetic distribution of a female preference // Syst. Biol. Vol. 45. P. 290–307.
Bateman A.J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila* // Heredity. Vol. 2. P. 349–368.
Beehler B.M., Foster M.S. 1988. Hotshots, hotspots, and female preference in the organization of lek mating systems // Amer. Nat. Vol. 131. No. 2. P. 203–219.
Beletsky L.D., Orians G.H. 1989. Red bands and Red-winged Blackbirds // Condor. Vol. 91. No. 4. P. 993–995.
Bell R.C., Zamudio K.R. 2012. Sexual dichromatism in frogs: natural selection, sexual selection and unexpected diversity // Proc. R. Soc. Ser. B. Vol. 279. P. 4678–4693.
Bennett A.M. 1968. Science: The antithesis of creativity // Perspectives in biology and medicine. Vol. 11. P. 233–245.
Bennett J.H. 2000. Foreword // The genetical theory of natural selection. A complete variorum edition. Oxford. Univ. Press. P.vi–xxii.
Berec L., Schembri P.J., Boukal D.S. 2005. Sex determination in *Bonellia viridis* (Echiura: Bonelliidae): population dynamics and evolution // Oikos. Vol. 108. P. 473–484.
Bergeron P., Festa-Bianchet M., von Hardenberg A., Bassano B. 2008. Heterogeneity in male horn growth and longevity in a highly sexually dimorphic ungulate // Oikos. Vol. 117. P. 77–82.
Berglund A., Bisazza A., Pilastro A. 1996. Armaments and ornaments: an evolutionary explanation of traits of dual utility // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 58. P. 385–399.
Bergman M., Gotthard K., Berger D., Olofsson M., Kemp D.J., Wiklund C. 2007. Mating success of resident versus non-resident males in a territorial butterfly // Proc. R. Soc. Ser. B. Vol. 274. P. 1659–1665.
Bergmann P.J., Berk C.P. 2011. The evolution of positive allometry of weaponry in horned lizards (*Phrynosoma*) // Evol. Biol. Vol. 39. No. 3. P. 311–323.
Berteaux D. 1993. Female-biased mortality in a sexual dimorphic ungulate: feral cattle of Amsterdam Island // J. Mamm. Vol. 74. No. 3. P. 732–737.
Bertin A., Fairbairn D.J. 2007. The form of sexual selection on male genitalia cannot be inferred from within-population variance and allometry — a case study in *Aquarius remigis* // Evolution. Vol. 61. No. 4. P. 825–837.
Bertram B.C R. 1975*а*. The social system of lions // Sci. Amer. Vol. 232. No. 5. P. 54–65.
Bertram B.C.R. 1975*б*. Social factors influencing reproduction in wild lions // J. Zool. Lond. Vol. 177. No. 4. P. 463–482.
Birkhead T.R. 1998. Sperm competition in birds: mechanisms and functions // T.R. Birkhead, A.P. Møller (eds.). Sperm competition and sexual selection. P. 579–622.:
Birkhead T.R. Hunter F.M. 1990. Mechanisms of sperm competition // Trends ecol. evol. Vol. 5. No. 2. P. 48–51.

Birkhead T.R., Martinez J.G., Burke T., Froman D.P. 1999. Sperm mobility determines the outcome of sperm competition in the domestic fowl // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 266. P. 1759–1764.
Birkhead T.R., Møller A.P. (eds.). 1998. Sperm competition and sexual selection. New York: Academic Press. 826 pp.
Birkhead T.R., Pizzari T. 2002. Postcopulatory sexual selection // Nature Reviews; Genetics. Vol. 3. P. 263–273
Bischoff R.J., Gould J.L., Rubenstein D.I. 1985. Tail size and female choice in the Guppy (*Poecilia reticulata*) // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 7. P. 253–255.
Bjorklund M. 1990. A phylogenetic interpretation of sexual dimorphism in body size and ornament in relation to mating system in birds // J. Evol. Biol. Vol. 3. P. 171–183.
Bjorklund M. 1991. Evolution, phylogeny, sexual dimorphism and mating system in the grackles (*Quiscalus* spp.: Icterinae) // Evolution. Vol. 45. No. 3. P. 608–621.
Bjorkstein T., David P., Pomiankowski A., Fowler K. 2000. Fluctuating asymmetry of sexual and nonsexual traits in stalk-eyed flies: a poor indicator of developmental stress and genetic quality // J. Evol. Biol. Vol. 13. P. 89–97.
Black-Décima P. 2000. Home range, social structure, and scent marking behavior in Brown Brocket Deer (*Mazama gouazoubira*) in a large enclosure // J. Neotrop. Mammal. Vol. 7. No. 1. P. 5–14.
Blanckenhorn W.U., Dixon A.F.G., Fairbairn D.J., Foellmer M.W., Gibert P., van der Linde K., Meier R., Nylin S., Pitnick S., Schoff C., Signorelli M., Teder T., Wiklund C. 2007. Proximate causes of Rensch's rule: Does sexual size dimorphism in arthropods result from sex differences in development time? // Amer. Nat. Vol. 169. No. 2. P. 245–257.
Bock W.J. 1963. Relationships between the birds of paradise and the bower birds // Condor. Vol. 65. P. 91–125.
Borgia G. 1979. Sexual selection and the evolution of mating systems // M.S. Blum, N.A. Blum (eds.). Sexual Selection and Reproductive Competition in Insects. New York: Acad. Press. P. 19–80.
Borgia G. 1981. Mate selection in the fly *Scatohaga stercoraria*: female choice in a male-controlled system // Anim. Behav. Vol. 29. P. 71–80.
Borgia G. 1985. Bower quality, number of decorations and mating success of male Satin Bowerbirds (*Ptilonorhynchus violaceus*): an experimental analysis // Anim. Behav. Vol. 33. P. 266–271.
Borgia G. 1987. A critical review of sexual selection models // J.W. Bradbury, M.B. Andersson (eds.). Sexual selection: Testing the alternatives. P. 55–66.
Borgia G. 1995. Threat reduction as a cause of differences in bower architecture, bower decoration and male display in two closely related bowerbirds, C*hlam.dera nuchalis* and *C. maculata* // Emu. Vol. 95. P. 1–12.
Borgia G. 2006. Preexisting male traits are important in the evolution of elaborated male sexual display // Adv. Stud. Behav. Vol. 36. P. 249–302.
Borgia G., Coleman S.W. 2000. Co-option of male courtship signals from aggressive display in bowerbirds // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 267. P. 1735–1740.
Borgia G., Coyle B.J., Kea J. 2012. Comment on "Illusions promote mating success in Great Bowerbirds" // Science. Vol. 337. No. 6092. P. 292.
Borgia G., Keagy J. 2006. An inverse relationship between decoration and food colour preferences in Satin Bowerbirds does not support the sensory drive hypothesis // Anim. Behav. Vol. 72. P. 1125–1133.
Borgia G., Mueller U. 1992. Bower destruction, decoration stealing and female choice in the Spotted Bowerbird *Chlamydera maculata* // Emu. Vol. 92. P. 11–18.
Borgia G., Presgraves D. 1998.Coevolution of elaborated male display traits in the spotted bowerbird: an experimental test of the threat reduction hypothesis // Anim. Behav. Vol. 56. No. 5. P. 1121–1128.
Borgia G., Pruett-Jones S., Pruett-Jones M. 1985. The evolution of bower-building and the assessment of male quality // Z. Tierpsychol. Vol. 67. P. 225–236.
Borgia G., Wingfield J.C. 1991. Hormonal correlates of bower decoration and sexual display in the Satin Bowerbird (*Ptilonorhynchus violaeus*) // Condor. Vol. 93. P. 935–942.
Borrell B. 2007. A fluctuating reality // The Scientist. Vol. 21. No. 1. P. 26–49.
Bonduriansky R. 2007. Sexual selection and allometry: A critical reappraisalof the evidence and ideas // Evolution. Vol. 61. No. 4. P. 838–849.
Bradbury J.W. 1977. Lek mating behaviour in the Hammer-headed Bat // Z. Tierpsychol. Vol. 45. No. 3. P. 225–255.
Bradbury J.W., Andersson M.B. 1987. Sexual selection: Testing the alternatives: Report of the Dahlem workshop on sexual selection: Testing the alternatives, Berlin 1986, August 31 – September 5. Wiley.

Bradbury J.W., Gibson R.M. 1983. Leks and mate choice // P. Bateson (ed.). Mate choice. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 109–138
Bradley A.J., McDonald I.R., Lee A.K. 1980. Stress and mortality in a small marsupial (*Antechinus stuartii*, Macleay) // Gen. Comp. Endocrinol. Vol. 40. P. 188–200.
Brakefield P.M., French V. 1999. Butterfly wings: the evolution of development of colour patterns // BioEssays. Vol. 21. P. 391–401.
Brakefield P.M., Gatest J., Keyst D., Kesbeke F., Wijngaarden P.J., Monteiro A., French V., Carroll S.B. 1996. Development, plasticity and evolution of butterfly eyespot patterns // Nature. Vol. 384. P. 236–242.
Brashares J.S., Arcese P. 1999. Scent marking in a territorial African antelope: II. The economics of marking with faeces // Anim. Behav. Vol. 57. No. 1. P. 11–17.
Bray O.E., Kennelly J.J., Guarino J.L. 1975. Fertility of eggs produced on territories of vasectomized Red-winged Blackbirds // Wilson Bull. Vol. 87. P. 187–195.
Breed M. 2008. Warning colouration predicts behavioural and morphological differences in the Strawberry Poison Dart Frog. http://www.ibg.uu.se/digitalAssets/89/89661_Breed-Martin-arbete.pdf
Bretagnolle V. 1993. Adaptive significance of seabird coloration: the case of procellariiforms // Amer. Nat. Vol. 142. No. 1. P. 141–173.
Brockmann H.J. 1990. Mating behavior of Horseshoe Crabs, *Limulus polyphemus* // Behaviour. Vol. 114. No. 1–4. P. 206–220.
Brodie III E.D. 2004. Response to comment on “How the Horned Lizard got its horns” // Science. Vol. 306. No. 5694. P. 230.
Bro-Jørgensen J. 2002. Overt female mate competition and preference for central central males in a lekking antelope // PNAS. Vol. 99. No. 14. 4 pp.
Bro-Jørgensen J. 2007. The intensity of sexual selection predicts weapon size in male bovids // Evolution. P. 1316–1326.
Bro-Jørgensen J., Durant S.M. 2003. Mating strategies of topi bulls: getting in the centre of attention // Anim. Behav. Vol. 65. P. 585–594.
Brown J.L. 1978. Avian communal breeding systems // Annu. Rev. Ecol. Syst. Vol. 9. P. 123–155.
Brown J.L. 1997. A theory of mate choice based on heterozygosity // Behav. Ecol. Vol. 8. P. 60–65.
Bryant D.M., Turner A.K. 1982. Central place foraging be swallows (Hirundinidae: the questionof load size // Anim. Behav. Vol. 30. P. 845–856.
Buchanan K.L., Evans M.R. 2000. The effect of tail streamer length on aerodynamic performance in the Barn Swallow // Behav. Ecol. Vol. 11. P. 228–238.
Büechner H.K. 1974. Implications of social behaviour in the management of Uganda Kob // Geist V., Walther F. (eds.). The behaviour of ungulates and its relation to management. Vol. 2. IUCN Publs. 24/2. P. 863–870.
Büechner H.K., Roth H.D. 1974. The lek system in Uganda Kob antelope // Amer. Zool. Vol. 14. P. 145–162.
Burley N., Willson M.F. 1983. Mate choice in plants: Tactics, mechanisms, and consequences. Princeton Univ. Press. 264 pp.
Burns K.J. 1998. A phylogenetic perspective on the evolution of sexual dichromatism in tanagers (Thraupidae): the role of female versus male plumage // Evolution. Vol. 52. P. 1219–1224.
Burness G., Casselman S.J., Schulte-Hostedde A.I., Moyes C.D., Montgomerie R. 2004. Sperm swimming speed and energetics vary with sperm competition risk in Bluegill (*Lepomis macrochirus*) // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 56. P. 65–70.
Burtt E.H., Jr. 1986. An analysis of physical, physiolological, and optical aspects of avian coloration weith emphasis on wood-warblers // Ornithol. Monogr. Vol. 38. X + 126 p.
Bussière L.F., Hunt J., Jennions M.D., Brooks R. 2006. Sexual conflict and cryptic female choice in the Black Field Cricket *Teleogrillus commodus* // Evolution. Vol. 60. No. 4. P. 792–800.
Byers J., Hebets E., Podos J. 2010. Female mate choice based upon male motor performance // Anim. Behav. Vol. 79. No. 4. P. 771–778.
Caccamise D.F. 1976. Nesting mortality in the Red-winged Blackbird // Auk. Vol. 93. P. 517–534.

Cameron E.Z., du Toit J.T. 2007. Winning by a neck: tall giraffes avoid competing with shorter browsers // Amer. Nat. Vol. 169. P. 130–135.
Campbell R.A., Gales N.J., Lento G.M., Baker C.S. 2008. Islands in the sea: extreme female natal site fidelity in the Australian Sea Lion, *Neophoca cinerea* // Biol. Lett. Vol. 4. P. 139–142.
Caro T.M., Graham C.M., Stoner C.J., Flores M.M. 2003. Correlates of horn and antler shape in bovids and cervids // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 55. P. 32–41.
Catchpole C.K., Slater P.J.B. 1995. Bird song: biological themes and variations. Cambridge: Cambridge University Press.
Céspedes A.A., Ratcliffe B.C. 2010. *Golofa clavigera* (Linnaeus, 1771) in Bolivia: a new country record (Coleoptera: Scarabaeidae: Dynastinae) // Ecología en Bolivia. Vol. 45. No. 1. P. 73–76.
Chaudhuri M., Ginsberg J.R. 1990. Urinary androgen concentrations and social status in two species of free ranging zebra (*Equus burchelli* and *E. grevyi*) // J. Reprod. Fert. Vol. 88. No. 1. P. 127-133.
Cherry M.L. 1992. Sexual selection in the Leopard Toad, *Bufo pardalis* // Behaviour. Vol. 120. No. 3–4. P. 164–176.
Cheverud J.M., Dow M.M., Leutennegger W. 1985. The quantitative assessment of phylogenetic constraints in comparative analyses: Sexual dimorphism in body weight among primates // Evolution. Vol. 39. P. 1335–1351.
Christy J.H. 2007. Predation and the reproductive behavior of fiddler crabs (genus *Uca*) // J.E. Duffy, M. Thiel (eds.). Evolutionary ecology of social and sexual systems: Crustaceans as model organisms. P. 211–231.
Clarke J.R., Clulow F.V. 1973. The effect of successive mating upon Bank Vole (*Clethrionomys glareolus*) and vole (*Microtus agrestis*) ovaries // Developm. and maturat. ovary and functions. Amsterdam. P. 160–170.
Clutton-Brock T. 2009. Sexual selection in females // Anim. Behav. Vol. 77. P. 3–11.
Clutton-Brock T.H., Hodge S.J., Spong G., Russell F.A., Jordan N.R., Bennett N.C., Sharpe L.L., Manser M.B. 2006. Intrasexual competition and sexual selection in cooperative mammals // Nature. Vol. 444. No. 21. P. 1065–1068.
Clutton-Brock T., McAuliffe K. 2009. Female mate choice in mammals // Quart. Rev. Biol. Vol. 84. No. 1. P. 3–27.
Cockburn A., Lazenby-Cohen K.A. 1992. Use of nest trees by *Antechinus stuartii*, a semelparous lekking marsupial // J. Zool. Vol. 226. P. 657–680.
Coleman S.W., Patricelli G.L., Borgia G. 2004. Variable female preferences drive complex male displays // Nature. Vol. 428. P. 742–745.
Cooley J.R., Marshall D.C. 2004. Threshold or comparisons: mate choice criteria and sexual selection in a Periodical Cicada *Magicicada septendecim* (Hemiptera: Cicadidae) // Behaviour. Vol. 141. P. 647–673.
Córdoba-Aguilar A. 2006. Sperm ejection as a possible cryptic female choice mechanism in Odonata (Insecta) // Physiol. Entomol. Vol. 31. No. 2. P. 146–153.
Costa T.B., Guimarães L.D.-A., Bastos R.P. 2010. Territorial and mating behavior in *Phyllomedusa azurea* (Anura: Hylidae) at a temporary pond in west-central // Brazil. Phyllomedusa. Vol. 9. No. 2. P. 99–108.
Cott H.B. 1940. Adaptive coloration in animals. London: Methuen & Co. Ltd.
Cox C.R. 1981. Agonistic encounters among male elephant seals: frequency, context, and the role of female preference // Amer. Zool. Vol. 21. No. 1. P. 197–209.
Craig J.L. 1979. Habitat variation in the social organization of a communal gallinule, the Pukeko, *Porphyrio porphyrio melanotus* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 5. P. 331–358.
Craighead J.J., Hornocker M.G., Craighead F.C., Jr. 1969. Reproductive biology of young female Grizzly Bears // J. Reprod. Fert. Suppl. 6. P. 447–475.
Cramp S. 1988. The birds of the Western Palearctic. Vol.5. Oxford, New York: Oxford University Press. 1063 p.
Creel S.R., Waser P.M. 1991. Failures of reproductive suppression in Dwarf Mongooses (*Helogale parvula*): accident or adaptation? // Behav. Ecol. Vol. 2. No. 1. P. 7–15.
Cuervo J.J., de Ayala R.M. 2005. Experimental tail shortening in Barn Swallows (*Hirundo rustica*) affects haematocrit // Functional Ecol. Vol. 19. P. 828–835.
Cuervo J. J., Møller A.P., de Lopec F. 2003.Experimental manipulation of tail length in female Barn Swallows (*Hirundo rustica*) affects their future reproductive success // Behav. Ecol. Vol. 14. No. 4. P. 451–456.
Dall S.R.X., McNamara J.M., Wedell N., Hosken D.J. 2006. Debating sexual selection and mating strategies // Science. Vol. 312. No. 5774. P. 689–697.

Dakin R., Montgomerie R. 2009. Peacocks orient their courtship displays towards the sun // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 63. P. 825–834.
Dale J., Dunn P.O., Figuerola J., Lislevand T., Székely T., Whittingham L.A. 2007. Sexual selection explains Rensch's rule of allometry for sexual size dimorphism // Proc. R. Soc. Ser. B. Vol. 274. P. 2971–2979.
Dale S., Amundsen T., Lifjeld J.T., Slagsvold T. 1990. Mate sampling behaviour of female Pied Flycatchers: evidence for active mate choice // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 27. P. 87–91.
Dale S., Slagsvold T. 1990. Random settlement of female Pied Flycatchers, *Ficedula hypoleuca*: significance of male territory size // Anim. Behav. Vol. 39. No. 2. P. 231–243.
Dale S., Slagsvold T. 1996. Mate choice on multiple cues, decision rules and sampling strategies in female Pied Flycatchers // Behaviour. Vol. 133. No. 11–12. P. 903–944.
Darwin Ch. 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. London: Murrey.
Darwin C.R. 1872. The expression of the emotions in man and animals. London: John Murray.
David J.H.M. 1975. Observations on mating behaviour, parturition suckling and the mother-young bond in Bontebok (*Damaliscus dorcas dorcas*) // J. Zool. Vol. 177. P. 203–223.
Davis E.B., Brakora K.A., Lee A.H. 2011. Evolution of ruminant headgear: a review // Proc. R. Soc. Ser. B. Vol. 278. P. 2857–2865.
de Kort S.R., Ten Cate C. 2004. Repeated decrease in vocal repertoire size in *Streptopelia* doves // Anim. Behav. Vol. 67. P. 549–557.
Delph L.F., Ashman. T.-L. 2005. Trait selection in flowering plants: how does sexual selection contribute? // From the symposium "Sexual Selection and Mating Systems in Hermaphrodites" presented at the annual meeting of the Society for Integrative and Comparative Biology, January 4–8, 2005, at San Diego, California.
de Rivera C.E., Backwell P.R.Y., Christy J.H., Vehrencamp S.L. 2003. Density affects female and male mate searching n the Fiddler Crab, *Uca beebei* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 53. P. 72–83.
Derix R.R., van Hoof J.A. 1995. Male and female partner preferences in a captive wolf pack (*Canis lupus*): specificity versus spread of sexual attention // Behaviour. Vol. 132. P. 128–148.
Deutsch J.C., Nefdt R.J.C. 1992. Olfactory cues influence female choice in two lek-breeding antelopes // Nature. Vol. 356. P. 596–598.
Deutsch J.C., Weeks P. 1992. Uganda Kob prefer high-visibility leks and territories // Behav. Ecol. Vol. 3. No. 3. P. 223–233.
Diamond J. 1986. Biology of birds of paradise and bowerbirds // Annu. Rev. Ecol. Syst. Vol. 17. P. 17–37.
Dickman C.R., Braithwaite R.W. 1992. Postmating mortality of males in the dasyurid marsupials, *Dasyurus* and *Parantechinus* // J. Mammal. Vol. 73. No. 1. P. 143–147.
Dijkstra P.D., van der Zee E.M., Groothuis T.G.G. 2008. Territory quality affects female preference in a Lake Victoria cichlid fish // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 62. P. 747–755.
Dominey W.J. 1983. Sexual selection, additive genetic variance and the «phenotypic handicap» // J. Theor. Biol. Vol. 101. P. 495–502.
Drury W.H., Jr. 1962. Breeding activities, especially nest building of Tree Yellow-tail (*Ostinops decumatus*) in Trinidad, West Indies // Zoologica. Vol. 47. P. 39–58.
Dufour K.W., Weatherhead P.J. 1998. Bilateral symmetry as an indicator of male quality in Red-winged Blackbirds: associations with measures of health, viability, and parental effort // Behav. Ecol. Vol. 9. P. 220–231.
Dunajewski A. 1939. Gliederung und Verbreitung der Formenkreise *Laniits schach* // J. Ornithol. Bd. 87. S. 28–53.
Dunn P., Whittingham L.A., Pitcher T.E. 2001. Mating system, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds // Evolution. Vol. 55. No. 1. P. 161–175.
Dyson M.L., Henzi S.P., Halliday T.R., Barrett L. 1998. Success breeds success in mating male reed frogs (*Hyperolius marmoratus*) // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 265. P. 1417–1421.
Dyson M.L., Passmore N.I., Bishop P.J. 1992. Male behavior and correlates of mating success in a natural population of African Painted Reed Frogs (*Hyperolius marmoratus*) // Herpetologica. Vol. 48. No. 2. P. 236–246.
Eberhard W.G. 1998. Female roles in sperm competition // T.R. Birkhead, A.P. Moller (eds.). Sperm competition and sexual selection. New York: Academic Press. P. 91–116.
Eberhard W.G. 2004*a*. Rapid divergent evolution of sexual morphology: comparative test of antagonistic coevolution and traditional female choice // Evolution. Vol. 58. No.9. P. 947–1970.

Eberhard W.G. 2004*б*. Why study spider sex:special traits of spider facilitate studies of sperm competition and cryptic female choice // J. Arachnology. Vol. 32. P. 545–556.
Eckert C.G., Weatherhead P.J. 1987*а*. Competition for territories in Red-winged Blackbirds: Is resource-holding potential realized? // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 20. P. 369–375.
Eckert C.G., Weatherhead P.J. 1987*б*. Male characteristics, parental quality and the study of mate choice in the Red-winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*) // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 20. P. 35–42.
Eisenberg J.F., Muckenhim N.A., Rudran R. 1972. The relation between ecology and social structure in primates // Science. Vol. 176. P. 863–874.
Ellsworth D.L., Honeycutt R.L., Silvy N.J. 1995. Phylogenetic relationships among North American grouse inferred from restriction endonuclease of mitochondrial DNA // Condor. Vol. 97. P. 492–502.
Emerson S.B. 1992. Courtship and nest-building behavior of a Bornean Frog, *Rana blythii* // Copeia. Vol. 4. P. 1123–1127.
Emerson S.B. 1996. Phylogenies and physiological processes — the evolution of sexual dimorphism in southeast Asian frogs // Syst. Biol. Vol. 45. P. 278–289.
Emlen D.J. 1996. Artificial selection on horn length-body size allometry in the Horned Beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae) // Evolution. Vol. 50. No. 3. P. 1219–1230.
Emlen D.J**.** 1997*а*. Diet alters male horn allometry in the beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae) // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 264. P. 567–574.
Emlen D.J. 1997*б*. Alternative reproductive tactics and male-dimorphism in the horned beetle *Onthophagus acuminatus* (Coleoptera: Scarabaeidae) // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 41. P. 335–341.
Emlen D.J. 2008. The evolution of animal weapons // Annu. Rev. Ecol. Syst. Evol. Vol. 39. P. 387–413.
Emlen D.J., Marangelo J., Ball B., Cunningham C.W. 2005. Diversity in the weapons of sexual selection: horn evolution in the beetle genus *Onthophagus* (Coleoptera: Scarabaeidae) // Evolution. Vol. 59. No. 5. P. 1060–1084.
Emlen D.J., Nijhout H.F. 1999. Hormonal control of male horn length dimorphism in the Dung Beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae) // J. Insect Physiol. Vol. 45. P. 45–53.
Emlen S.T., Oring L.W. 1977. Ecology, sexual selection and the evolution of mating systems // Science. Vol. 197. P. 215–223.
Endler J.A., Basolo A.L. 1998. Sensory ecology, receiver biases and sexual selection // Trends in Ecology end Evolution. Vol. 13. P. 415–420.
Engeler B., Reyer H.-U. 2001. Choosy females and indiscriminate males: mate choice in mixed populations of sexual and hybridogenetic water frogs (*Rana lessonae*, *Rana esculenta*) // Behav. Ecol. Vol. 12. No. 5. P. 600–606.
Estes R.D. 1967. The comparative behavior in Grant's and Thompson's gazelles // J. Mammal. Vol. 8. P. 189–209.
Evans M.R. 1998. Selection on swallow tail streamers // Nature. Vol. 394. P. 233–234.
Evans M.R., Thomas A.L.R. 1997. Testing the functional significance of tail streamers. Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 264. No. 1379. P. 211–217.
Fabiani A., Galimberti F., Sanvito S., Hoelzel A.R. 2004. Extreme polygyny among southern elephant seals on Sea Lion Island, Falkland Islands // Behav. Ecol. Vol. 15. P. 961–969.
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. Vol. 28. P. 659–687.
Fairbairn D.J., Roff D.A. 2006. The quantitative genetics of sexual dimorphism: assessing the importance of sex-linkage // Heredity. Vol. 97. P. 319–328.
Feekes F. 1981. Biology and colonial organization of two sympatric caciques, *Cacicus c. cela* and *Cacicus h. haemorrhous* (Icteridae. Aves) in Suriname // Ardea. Vol. 69. P. 83–107.
Felsenstein J. 1985. Phylogenies and comparative method // Amer. Nat. Vol. 125. No. 1. P. 1–15.
Feyerabend P.K. 1975. Against method: Outline of an anarchistic theory of knowledge. London: New Left Books.
Figuerola J., Green A .J. 2000. The evolution of sexual dimorphism in relation to mating patterns, cavity nesting, insularity and sympatry in the Anseriform // Functional Ecol. Vol. 14. P. 701–710.
Fisher J., Peterson R.T. 1964. The world of birds. Macdonald & Co, NULL.
Fisher R.A. 1915. The evolution of sexual preference // Eugenics Review. Vol. 7. P. 184–192.
Fisher R.A. 1930. The genetical theory of natural selection. Oxford: Clarendon Press.
Fisher R.A. 2000. The genetical theory of natural selection. A complete variorum edition. Oxford. Univ. Press. 318 p.

Floody O.R., Arnold A.P. 1975. Uganda kob (*Adenota kob thomast*): Territoriality and the spatial distributions of sexual and agonistic behaviors at a territorial ground // Zeitschr. Tierpsychol. Vol. 37. No. 2. P. 192–212.
Focardi S., Tinell A. 1996. May random processes explain mating success in leks? // Behavioural Processes. Vol. 36. No. 3. P. 227–237.
Foote C.J. 1990. An experimental comparison of male and female spawning territoriality in a pacific salmon // Behaviour. Vol. 115. No. 3–4. P. 283–314.
Foster M.S. 1977. Odd couples in manakins: a study of social organization and cooperative breeding in *Chiroxiphia linearis* // Amer. Nat. Vol. 111. P. 845–853.
Foster M.S. 1983. Disruption, dispersion and dominance in lek-breeding birds // Amer. Nat. Vol. 122. No. 1. P. 53–72.
Foster M.S. 1987. Delayed maturation, neoteny, and social system differences in two manakins of the genus *Chiroxiphia* // Evolution. Vol. 41. P. 547–558.
Fraga R.M. 2005. Ecology, behavior and social organization of the Safron-cowled Blackbird (*Xanthopsar flavus*) // Ornitol. Neotropical. Vol. 16. P. 15–29.
Frame L.H., Malcolm J.R., Frame G.W., van Lavick H. 1979. Social organization of African Wild Dogs (*Lycaon pictus*), on the Serengeti Plains, Tanzania, 1967–1978 // Z. Tierpsychol. Vol. 50. No. 3. P. 225–249.
Fričová B., Bartoš L., Bartošová J. Panamá J., Šustr P., Jozífková E. 2007. Females presence and males agonistic encounters in Fallow Deer, *Dama dama* during the rut // Folia Zool. Vol. 56. No. 3. P. 253–262.
Friedl T.W.P., Klump G.M. 2000 Nest and mate choice in the Red Bishop (*Euplectes orix*): female settlement rules // Behav. Ecol. Vol. 11. No. 4. P. 378–386.
Friedl T.W.P., Klump G.M. 2002. Extrapair paternity in the red Bishop (*Euplectes orix*): is there evidence for the good-genes hypothesis? // Behaviour. Vol. 139. No. 6. P. 777–800.
Friedl T.W.P., Klump G.M. 2005. Sexual selection in the lek-breeding European treefrog: body size, chorus attendance, random mating and good genes // Anim. Behav. Vol. 70. P. 1141–1154.
Friedl T.W.P., Klump G.M. 2005. Extrapair fertilization in Red Bishop (*Euplectes orix*): Do female follows conditional extrapair strategies? // Auk. Vol. 122. No. 1. P. 57–70.
Frith C.B. 1976. Displays of the Red Bird-of-Paradise *Paradisaea rubr*a and their significance, with a discussion on displays and systematics of other Paradisaeidae // Emu. Vol. 76. No. 2. P. 69–78.
Frith C.B., Borgia G., Frith D.W. 1996. Courts and courtship behaviour of Archbold's Bowerbird *Archboldia papuensis* in Papua New Guinea // Ibis. Vol. 138. No. 2. P. 204–211.
Frith C.B., Frith D.W. 1997. Courtship and mating of the King of Saxony Bird of Paradise *Pteridophora alberti* in New Guinea with comment on their taxonomic significance // Emu. Vol. 97. No. 3. P. 185–193.
Firth C.B., Firth D.W. 2009. Family Paradisaeidae (birds-of-paradise) // del Hoyo J., Elliott A., Christie D. (eds.). Handbook of the Birds of the World. Vol. 14. Bush-shrikes to Old World Sparrows. Barcelona: Lynx Edicions. P. 404–459.
Frith D.W., Frith C.B. 1987. Courtship display and mating of the Superb Bird-of-Paradise *Lophorina superba* // Emu. Vol. 88. P. 183–188.
Fry C.H. 1972. The social organisation of bee-eaters (Meropidae) and cooperative breeding in hot-climate birds // Ibis. Vol. 114. No. 1. P. 1–14.
Fry C.H., Keith S. , Urban E.K. (eds) 2000. The Birds of Africa. Vol. 6.
Fuller R.C., Houle D., Travis J. 2005. Sensory bias as an explanation for the evolution of mate preferences // Amer. Nat. Vol. 166. No. 4. P. 437–446.
Gabor C.R., Halliday T.R. 1997. Sequential mate choice by multiply mating smooth newts: females become more choosy // Behav. Ecol. Vol. 8, No. 2. P. 162–166.
Galimberti F., Boitani L., Marzetti I. 2000. Female strategies of harassment reduction in southern elephant seals // Ethol. Ecol. Evol. Vol. 12. No. 4. P. 367–388.
Galimberti F., Fabiani A., Sanvito S. 2002. Measures of breeding inequality: a case study in southern elephant seals // Can. J. Zool. Vol. 80. P. 1240–1249.
Galimberti F., Sanvito S., Braschi C., Boitani L. 2007. The cost of success: reproductive effort in male Southern Elephant Seals (*Mirounga leonina*) // Behav. Ecol. Sociobiol. DOI 10.1007/s00265-007-0450-y
Garland T., Jr., Harvey P.H., Ives A.R. 1992. Procedures for the analysis of comparative data using phylogenetically independent contrasts // Syst. Biol. Vol. 41. No. 1. P. 18–32.
Garson P.J. 1980. Male behaviour and female choice: Mate selection in the wren? // Anim Behav. Vol. 28. No. 2. P. 491–502.

Gaston A.J. 1977. Social behaviour within groups of Jungle Babblers (*Turdoides striatus*) // Anim. Behav. Vol. 25. P. 828–848.
Geist V.1966. The evolution of horn-like organs // Behaviour. Vol. 27. P. 175–214.
Genner M.J., Young K.A., Haesler M.P., Joyce D.A. 2008. Indirect mate choice, direct mate choice and species recognition in a bower-building cichlid fish lek // J. Evol. Biol. Vol. 21. P. 1387–1396.
Gergely Z., Mészáros L.A., Szabad J., Székely T. 2009. Old nests are cues for suitable breeding sites in the Eurasian Penduline tit *Remiz pendulinus* // J. Avian Biol. Vol. 40. No. 1. P. 2–6.
Gerhardt H.C., Dyson M.L., Tanner S.D. 1996. Dynamic properties of the advertisement calls of gray tree frogs: patterns of variability and female choice // Behav. Ecol. Vol. 7. No. 1. P. 7–18.
Gil D., Biard C., Lacroix A., Spottiswoode C.N., Saino N., Puerta M., Møller A.P. 2007. Evolution of yolk androgens in birds: Development, coloniality, and sexual dichromatism // Amer. Nat. Vol. 69. No. 6. P. 802–819.
Gilliard E.T. 1962. On the breeding behavior of the Cock-of-the-rock (Aves, *Rupicola rupicola*) // Bull. Amer. Mus. Natur. Hist. Vol. 124. No. 2. P. 37–68.
Gilliard E.T. 1969. Birds of paradise and bowerbirds. London: Weidenfeld and Nicholson.
Gillingham J.C., Carmichael C., Miller T. 1995. Social behavior of the Tuatara, *Sphenodon punctatus* // Herpetological Monograps. Vol. 9. P. 5–16.
Goldschmidt R. 1920. Mechanismus und Physiologie der Geschlechtsbestimmung. Berlin: G. Borntraeger Verlag. 251 S.
Gomendio M., Roldan E.R.S. 1991. Competition influences sperm size in mammals // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 243. P. 181–185.
Gonçalves D.M., Simões P.C., Cumbinho A.C., Coreia M.J., Fagundes T., Oliveira R.F. 2002. Fluctuating asymmetries and reproductive success in the Peacock Blenny // J. Fish Biol. Vol. 60. P. 810–820.
Gonnzáles-Jaramillo M., De La Cueva H. 2010. Natural tail streamer asymmetry in male Magnificient Frigatabird *Fregata magnificiens*: Influence on mate selection and male parental care // Marine Ornithol. Vol. 38. P. 85–90.
Gosling L.M. 1987. Scent-marking in an antelope lek territory // Anim. Behav. Vol. 35. P. 620–622.
Gould S.J. 2002. The structure of evolutionary theory. Harvard University Press. 1433 p.
Gould S.J., Levontin R.C. 1979. The spandrels of San Marco and the Panglossian paradigm: a critique of adaptationist programme // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 205. P. 581–598.
Gowaty P.A., Kim Y.-K., AndersonW.W. 2012. No evidence of sexual selection in a repetition of Bateman's classic study of *Drosophila melanogaster* // Proc. Nat. Acad. Sci., USA. Vol. 109. No. 29. P. 11740–11745.
Gowaty S.J. 1981. Aggression of breeding Eastern Bluebird (*Sialia sialis*) toward their mates and models of intra- and interspecific intruders // Anim. Behav. Vol. 29. P. 1013–1027.
Grafe T.U. 1997. Costs and benefits of mate choice in the lek-breeding reed frog, *Hyperolius marmoratus* // Anim. Behav. Vol. 53. No. 5. P. 1103–1117.
Grafen A. 1990. Biological signals as handicaps // J. Theor. Biol. Vol. 144. No. 4. P. 517–546.
Grafen A. Hails R. 2002. Modern statistics for the life sciences. Oxford: Oxford Univ. Press.
Graves B.M., Halpern M. 1990. Vomeronasal organ chemoreception in tongue-flicking, exploratory and feeding behaviour of the lizard, *Chalcides ocellatus* // Anim. Behav. Vol. 39. P. 692–698.
Gray E.M. 1997. Do female Red-winged Blackbirds benefit genetically from seeking extra-pair copulations? // Anim. Behav. Vol. 53. P. 605–623.
Grégorie A., McFarlane M.L., Faivre B., Evans M.R., Cherry M.I. 2007. Patterns of morphological variation in two sexually dimorphic bird species with different tail shapes // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 91. P. 437–443.
Grether G.F. 1997. Survival cost of an intrasexually selected ornament in a damselfly // Proceedings: Biological Sciences. Vol. 264. No. 1379. P. 207–210.
Griffith S.C., Owens I.P.F., Thuman K.A. 2002. Extra pair paternity in birds: a review of interspecific variation and adaptive function // Mol. Ecol. Vol. 11. P. 2195–2211.
Gustafsson L., Qvarnström A., Sheldon B.C. 1995. Trade-offs between life-history traits and a secondary sexual character in male collared flycatchers // Nature. Vol. 375. P. 311–313.
Haase A., Pröhl H. 2002. Female activity patterns and aggressiveness in the Strawberry Poison Frog *Dendrobates pumilio* (Anura: Dendrobatidae) // Amphibia-Reptilia. Vol. 23. No. 2. P. 129–140.
Haddad C.F.B. 2000. Reproductive modes of Atlantic forest hylid frogs: A general overview and the description of a new mode // Biotropica. Vol. 32. No. 4b. P. 862–871.

Hagelin J.C. 2002. The kinds of traits involved in male–male competition: a comparison of plumage, behavior, and body size in quail // Behav. Ecol. Vol. 13. No. 1. P. 32–41.
Hagelin J.C., Ligon J.D. 2001. Female quail prefer testosterone-mediated traits, rather than the ornate plumage of males // Anim. Behav. Vol. 61. No. 2. P. 465–476.
Haley M.P. 1994. Resource-holding power asymmetries, the prior residence effect, and reproductive payoffs in male Northern Elephant Seal fights // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 34. No. 6. P. 427–434.
Hamilton W.D., Zuk M. 1982. Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites? // Science. Vol. 218. P. 384–387.
Hanken J., Sherman P.W. 1981. Multiple paternity in Belding's Ground Squirrel litters // Science. Vol. 212. P. 351–353.
Hansen T.F., Price D.K. 1995. Good genes and old age: Do old mates provide superior genes? // J. Evol. Biol. Vol. 8. No. 6. P. 759–778.
Hardy M.D. 2005. Extent, development and function of sexual dimorphisms in the skulls of the Bottlenose Whales (*Hyperoodon* spp.) and Cuvier's Beaked Whale (*Ziphius* cavirostris). Thesis submitted in partial fulfilment for the degree of Master of Science. http://www.beakedwhaleresource.com/downloads/M.D.%20Hardy%20UWB%20thesis%202005.pdf
Hebets E.A. 2004. Attention-altering signal interactions in the multimodal courtship display of the wolf spider *Schizocosa uetzi* // Behavioral Ecology. doi:10.1093/beheco/arh133
Hempel C.G. 1966. Philosophy of natural science. Englewood Cliffs, N.J.: Prentice-Hall.
Hernández Fernández M., Vrba E.S. 2005 A complete estimate of the phylogenetic relationships in Ruminantia: a dated species-level supertree of the extant ruminants // Biol. Rev. Vol. 80. P. 269–302.
Herrero S., Hamer D. 1977. Courtship and copulation of a pair of Grizzly Bears, with comments on reproductive plasticity and strategy // J. Mammal. Vol. 58. P. 441–444.
Hoem S.A., Melis C., Linnell J.D.C., Andersen R. 2007. Fighting behaviour in territorial male Roe Deer *Capreolus capreolus*: the effects of antler size and residence // Eur. J. Wildl. Res. Vol. 53. P. 1–8.
Hofmann C.M., Cronin T.W., Omland K.N. 2008. Evolution of sexual dichromatism. 1. Convergent losses of elaborate female coloration in New World orioles (*Icterus*) // Auk. Vol. 125. No. 4. P. 778–789.
Hoffman J.I., Boyd I.L., Amos W. 2004. Exploring the relationship between parental relatedness and male reproductive success in the Antarctic Fur Seal *Arctocephalus gazella* // Evolution. Vol. 58. P. 2087–2099.
Hoffman J.I., Forcada J., Trathan P.N., Amos W. 2007. Female fur seals show active choice for males that are heterozygous and unrelated // Nature. Vol. 445. No. 22. P. 912–914.
Hogan-Warburg A.J. 1966. Social behavior of the Ruff, *Philomachus pugnax* (L.) // Ardea. Vol. 54. P. 8–229.
Höglund J. 1989*а*. Pairing and spawning patterns in the Common Toad, *Bufo bufo*: the effects of sex ratios and the time available for male-male competition // Anim. Behav. Vol. 38. No. 3. P. 423–429.
Höglund J. 1989*б*. Size and plumage dimorphism in lek-breeding birds: a comparative analysis // Amer. Nat. Vol. 134. No. 1. P. 72–87.
Höglund J., Alatalo R.V., Lundberg A. 1990. Copying the mate choice of others? Observations on female Blackgrouse // Behaviour. Vol. 114. No. 1–4. P. 221–231.
Hoi H., Griggio M. 2008. Dual utility of a melanin-based ornament in Bearded Tits // Ethology. Vol. 114. No. 11. P. 1094–1100.
Holdrege C. The giraffe's short neck. http://natureinstitute.org/pub/ic/ic10/giraffe.htm
Holland B., Rice W.R. 1998 Chase-away sexual selection: antagonistic seduction versus resistance // Evolution. Vol. 52. P. 1–7.
Hollingshead A. 2010. *Equus grevyi*. Animal Diversity Web. http://animaldiversity.ummz.umich.edu/site/accounts/information/Equus_grevyi.html
Hongo Y. 2003. Appraising behaviour during male-male interaction in the Japanese Horned Beetle *Trypoxylus dichotomus septentrionalis* (Kono) // Behaviour. Vol. 140. No. 4. P. 501–517.
Hongo Y. 2007. Evolution of male dimorphic allometry in a population of the Japanese Horned Beetle *Trypoxylus dichotomus septentrionalis* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 62. P. 245–253.
Hopkins P.M. 1982. Growth and regeneration patterns in the fiddler crab, *Uca pugilato* // Biol. Bull. Vol. 163. P. 301–319.
Hormiga G., Scharff N., Coddington J.A. 2000. The phylogenetic basis of sexual size dimorphism in orb-weaving spiders (Araneae, Orbiculariae) // Syst. Biol. Vol. 49. No. 3. P. 435–462.
Hosken D.J. 1997. Sperm competition in bats // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 264. P. 385–392.
Houle D. 1997. Comment on «A meta-analysis of the heritability of developmental stability» by Moller and Thornhill // J. Evol. Biol. Vol. 10: 17–20.

Houle D. 1998. High enthusiasm and low *R*-squared // Evolution. Vol. 52. No. 6. P. 1872–1876.
Hovi M., Alatalo R.V., Rintamäki P.T. 1996. Habitat differences and variability in the lek mating system of Back Grouse // Behaviour. Vol. 133. No. 7–8. P. 561–579.
Howard H.E. 1920. Territory in bird life. London: J. Murray.
Howell R.T. 1964. Mating behavior of the *Montezuma oropendola* // Condor. Vol. 66. P. 511.
Hubbard R. 1990. Have only men evolved? // The politics of women's biology. New Brunswick: Rutgers Univ. Press. P. 87–106.
Huchard E., Benavides J.A., Setchell J.M., Charpentier M.J.E., Alvergne A., King A.J., Knapp L.A., Cowlishaw G., Raymond M. 2009. Studying shape in sexual signals: the case of primate sexual swellings // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 63. P. 1231–1242.
Huff D. 1991. How to lie with statistics. Penguin (new edition).
Hunt J., Simmons L.W. 1998. Patterns of fluctuating asymmetry in beetle horns: no evidence for reliable signaling // Behav. Ecol. Vol. 9. No. 5. P. 465–470.
Hunt R.M., Jr. 2005. An early Miocene dome-skulled chalicothere from the «Arikaree» conglomerates of Darton: calibrating the ages of High Plains Paleovalleys against Rocky Mountain tectonism // Amer. Mus. Novit. No. 3486. P. 1–45.
Hurd P.L. 2004. Conventional displays: Evidence for socially mediated costs of threat displays in a lizard // Aggr. Behav. Vol. 30. P. 326–341.
Hutchinson J.M.C. 2005. Is more choice always desirable? Evidence and arguments from leks, food selection, and environmental enrichment // Biol. Rev. Vol. 80. P. 73–92.
Huxley J.S. 1938*a*. Darwin's theory of sexual selection and the data subsumed by it, in the light of recent research // Amer. Nat. P. 416–433.
Huxley J.S. 1938*б*.The present standing of the theory of sexual selection // Evolution: Essays on aspects of evolutionary biology. P. 11–42.
Huxley J. 1938*в*. Threat and warning colouration with a general discussion of the biological function of colour // Proc. VIII Int. Ornithological Congress, Oxford 1934. P. 430–455.
Iguchi Y. 1998. Horn dimorphism of *Allomyrina dichotoma septentrionalis* (Coleoptera: Scarabaeidae) affected by larval nutrition // Annals of Entomology Society of America. Vol. 91. P. 845–847.
Iguchi Y. 2002. Further evidence of male trimorphism in the Horned Beetle *Trypoxylus dichotomus septentrionalis* (Coleoptera, Scarabaeidae) // Spec. Bull. Jpn. Soc. Coleopterol. Tokyo. No. 5. P. 319–322.
Iguchi Y. 2006. Are beetle horns costly to produce? // Evol. Ecol. Res. Vol. 8. P. 1129–1137.
Index to Behaviour 1–132, 1996.
Ingram J. 1977. Interaction between parents and infants, and the development of independence in the Common Marmoset (*Callitrix jaccus*) // Anim. Behav. Vol. 25. No. 4. P. 811–827.
Irestedt M., Jønsson K.A., Fjeldså J., Christidis L., Ericson P.G.P. 2009. An unexpectedly long history of sexual selection in birds-of-paradise // Evol. Biol. Vol. 9. 11 pp.
Irwin R.E 1994. The evolution of plumage dichromatism in the New-World blackbirds: Social selection on female brightness // Amer. Nat. Vol. 144. No. 6. P. 890–907.
Isvaran K. 2005. Female grouping best predicts lekking in Blackbuck (*Antilope cervicapra*) // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 57. P. 283–294.
Isvaran K., Jhala Y. 2000. Variation in lekking cost in Blackbuck (*Antilope cervicapra*): Relationship to lek-territory location and female mating pattern // Behaviour. Vol. 137. P. 547–563.
Janis C. 1979. Aspects of the evolution of herbivory in ungulate mammals. Ph.D. Diss. Harvard Univ.
Janis C. 1982. Evolution of horns in ungulates: ecology and paloecology // Biol. Rev. Vol. 57. P. 261–318.
Jansen M., Köhler J. 2008. Intraspecific combat behavior of *Phyllomedusa boliviana* (Anura: Hylidae) and the possible origin of visual signaling in nocturnal treefrogs // Herpetol. Rev. Vol. 39. No. 3. P. 290–293.
Jarman P.J. 1974. The social organisation of antelope in relation to their ecology // Behaviour. Vol. 48. P. 213–267.
Jennings D.J., Gammell M.P., Carlin C.M., Hayden T.J. 2002. Does lateral presentation of the palmate antlers during fights by Fallow Deer (*Dama dama*) signify dominance or submission? // Ethology. Vol. 108. P. 389–401.
Jennings D.J., Gammell M.P., Carlin C.M., Hayden T.J. 2003. Is the parallel walk between competing male Fallow Deer, *Dama dama*, a lateral display of individual quality? // Anim. Behav. Vol. 65. P. 1005–1012.
Jennions M.D. 1998. The effect of leg band symmetry on female–male association in zebra finches // Anim. Behav. Vol. 55. P. 61–67.

Jennions M.D., Petrie M. 1997. Variation in mate choice and mating preferences: A review of causes and consequences // Biol. Rev. Vol. 72. P. 283–327.
Jennions M.D., Petrie M. 2000. Why do females mate multiply? A review of the genetic benefits // Biol. Rev. Vol. 75. P. 21–64.
Jewell P.A. 1972. Social organization and movement of Topi (*Damaliscus korrigum*) during the rut. at Ishasha, Queen Elizabeth Park, Uganda // Zool. Afr. Vol. 7. P. 233–255.
Johnsgard P.A. 1965. Handbook of waterfowl behavior. University of Nebraska-Lincoln.
Johnson H.E., Bleich V.C., Krausman P.R., Koprowski J.L. 2007. Effects of antler breakage on mating behavior in male Tule Elk (*Cervus elaphus nannodes*) // Eur. J. Wildl. Res. Vol. 53. P. 9–15.
Johnson K.P. 1999. The evolution of bill coloration and plumage dimorphism supports the transference hypothesis in dabbling ducks // Behav. Ecol. Vol. 10. No. 1. P. 63–67.
Johnstone R.A., Earn D.J.D. 1999. Imperfect female choice and male mating skew on leks of different sizes // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 45. P. 277–281.
Jønsson K.A., Fjeldså J. 2006. A phylogenetic supertree of oscine passerine birds (Aves: Passeri) // Zoologica Scripta. Vol. 35. No. 2. P. 149–186.
Kappeler P.M. 1990. The evolution of sexual size dimorphism in prosimian primates // Amer. J. Primatol. Vol. 21. P. 201–214.
Karino K., Seki N., Chiba M. 2004. Larval nutritional environment determines adult size in Japanese Horned Beetles *Allomyrina dichotoma* // Ecol. Research. Vol. 19. No. 6. P. 663–668.
Kawano K. 2006. Sexual dimorphism and the making of oversized male characters in beetles (Coleoptera) // Ann. Entomol. Soc. Am. Vol. 99. No. 2. P. 327–341.
Keagy J., Savard J.-F., Borgia G. 2009. Male satin bowerbird problem-solving ability predicts mating success // Anim.Behav. Vol. 78. P. 809–817.
Kelley L.A., Endler J.A. 2012. Illusions promote mating success in Great Bowerbirds // Science. Vol. 335. No. 6066. P. 335–338.
Kierdorf U., Kierdorf H. 2002. Pedicle and first antler formation in deer: anatomical, histological, and developmental aspects // Z. Jagdwiss. Vol. 48. P. 22–34.
Kiltie R.A. 1985. Evolution and function of horns and hornlike organs in female ungulates // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 24. P. 299–320.
Kim B.-N., Kima J.-K., Park D. 2012. Mating behavior of the Mongolian Racerunner (*Eremias argus*; Lacertidae, Reptilia) // Animal Cells and Systems. Vol. 16. No. 4. P. 337–342.
Kim T.W., Choe J.C. 2003. The effect of food availability on the semilunar courtship rhythm in the fiddler crab *Uca lactea* (de Haan) (Brachyura: Ocypodidae) // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 54. P. 210–217.
Kimball R.T, Braun E.L., Ligon J.D., Lucchini V., Rand E. 2001. A molecular phylogeny of the peacock-pheasants (Galliformes: *Polyplectron* spp.) indicates loss and reduction of ornamental traits and display behaviours // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 73. P. 187–198.
Kimball R.T., Ligon J.D. 1999. Evolution of avian plumage dichromatism from a proximate perspective // Amer. Nat. Vol. 154. P. 182–193.
Kimball R.T., St. Mary C.M., Braun E.L. 2011. A macroevolutionary perspective on multiple sexual traits in the Phasianidae (Galliformes) // International Journal of Evolutionary Biology Article ID 423938. 16 pp.
Kimura R. 2000. Relationship of the type of social organization to scent-marking and mutual-grooming behaviour in Grevy's (*Equus Grevyi*) and Grant's Zebras (*Equus burchelli bohmi*) // J. Equine Sci. Vol. 11. No. 4. P. 91–98.
Kingdon J. 1990. Island Africa.The evolution of rare animals and plants. Princeton Univ. Press. 287 p.
Kingma S.A., Szentirmai I., Székely T., Bókony V., Bleeker M., Liker A., Komdeur J. 2008. Sexual selection and the function of a melanin-based plumage ornament in polygamous Penduline Tits *Remiz pendulinus* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 62. P. 1277–1288.
Kirkpatrick M. 1982. Sexual selection and the evolution of female choice // Evolution. Vol. 36. P. 1–12.
Kirkpatrick M. 1986. Sexual selection and cycling parasites: A simulation study of Hamilton's hypothesis // J. Theor. Biol. Vol. 119. No. 3. P. 263–271.
Kirkpatrick M., Price T., Arnold S.J. 1990. The Darwin-Fisher theory of sexual selection in monogamous birds // Evolution. Vol. 44. P. 180–193.
Klingel H. 1972. The social behaviour of the African Equidae // Zool. Afr. Vol. 7. P. 175–185.
Klingel H. 1974. Soziale Organisation und Verhalten des Grevy-Zebras (*Equus grevyi*) // Zeitschr.

Tierpsychol. Bd. 36. H. 1–5. S. 37–70.
Koenig W.D., Albano S.S. 1986. On the measurement of sexual selection // Amer. Nat. Vol. 127: P. 403–409.
Koenig W.D., Pitelka F.A. 1979. Relatedness and inbreeding avoidance: counterplays in the communally nesting Acorn Woodpecker // Science. Vol. 206. P. 1103–1105.
Koivisto I., Pirkola M. 1961. Metson ja teeren soitimesta seka soidinarvi inneista kevaalla 1966 keratyn aineiston perusteella // Suoinen riista. Vol. 14. P. 53–64.
Kokko H., Mackenzie A., Reynolds J.D., Lindström J., Sutherland W.J. 1999. Measures of inequality are not equal // Amer. Nat. Vol. 72. No. 5. P. 358–382.
Kokko H., Rintamaki P.T., Alatalo R.V., Hoglund J., Karvonen E, Lundberg A. 1999. Female choice selects for lifetime lekking performance in Black Grouse males // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 266. No. 1433. P. 2109–2115.
Kotiaho J.S. 2002. Sexual selection and condition dependence of courtship display in three species of horned dung beetles // Behav. Ecol. Vol. 13. No. 6. P. 791–799.
Kotiaho J.S., Lebas N.R., Puurtinen N.M., Tomkinson J.L. 2007. On female choice, heterozygosity and the lek paradox // Anim. Behav. Vol. 75. No. 1. 3 pp.
Kovacs K.M. 1990. Mating strategies in male Hooded Seals (*Cystophora cristata*) // Can. J. Zool. Vol. 68. P. 2499–2502.
Kovacs K.M., Lavigne D.M. 1992. Maternal investment in otariid seals and walruses // Can. J. Zool. Vol. 70. P. 1953–1964.
Kowalevsky W.O. 1873. On the osteology of the Hyopotamidae // Ann. Mag. Nat. Hist. Vol. 12. No. 68. P. 164–181.
Kruijt J.P., de Vos G.J., Bossema L. 1972. The arena system in Black Grouse // Proc. 15 Intern. Ornithol. Congr. Leyden. P. 399–423.
Kruijt J.P., Hogan J.A. 1967. Social behavior on lek in Black Grouse *Lyrurus tetrix tetrix* (L.) // Ardea. Vol. 55. No. 3–4. P. 203.
Kuhn T. [1962] 1970. The structure of scientific revolutions. Chicago: Univ. Chicago Press.
Kyriakopoulou-Sklavounou P., Kattoulas M.E. 1990. Contribution to the reproductive biology of *Rana ridibunda* Pallas (Anura, Ranidae) // Amphibia-Reptilia. Vol. 11. P. 23–30.
Kusmierski R., Borgia G., Uy A., Crozier R.H. 1997. Labile evolution of display traits in bowerbirds indicates reduced effects of phylogenetic constraint // Proc. Biol. Sci. Vol. 264. No. 1380. P. 307–313.
Labra A., Carazo P., Desfilis E., Font E. 2007. Agonistic interactions in a *Liolaemus* lizard: Structure of head bob display // Herpetologica. Vol. 63. No. 1. P. 11–18
Lack D. 1968. Ecological adaptations for breeding in birds. London: Methuen Ltd.
Lande R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits // Proc. Natl. Acad. Sci. USA. Vol. 78. P. 3721–3725.
Lande R. 1982. A quantitative genetic theory of life history evolution // Ecology. Vol. 63. No. 3. P. 607–615.
Lanyon S.M., Omland K.E. 1999. A molecular phylogeny of the blackbirds (Icteridae: five lineages revealed by citochrome-*b* sequence data // Auk. Vol. 116. No. 3. P. 629–639.
Lazenby-Cohen K.A., Cockburn A. 1988. Lek promiscuity in a semelparous mammal, *Antechinus stuartii* (Marsupialia: Dasyuridae)? // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 22. No. 3. P. 195–202.
le Boeuf B.J., Briggs K.T. 1977. The cost of living in a seal harem // Mammalia. Vol. 41. P. 167–195.
le Boeuf B.J., Whiting R.J., Gantt R.F. 1972. Perinatal behavior of northern elephant seal females and their young // Behaviour. Vol. 43. P. 121–156.
Lecroy M. 1981. The genus *Paradisaea*: display and evolution // Amer. Mus. Novit. No. 714. P. 1–52.
Lecroy M., Kulupi A., Peckover W.S. 1980. Goldie's Bird-of-Paradise display, natural history and teraditional relationships of people to the bird // Wilson Bull. Vol. 92. No. 3. P. 289–301.
Lee K., Feinstein J., Cracraft J. 1997. The phylogeny of ratite birds: resolving conflicts between molecular and morphological data sets // D.P. Mindell (ed.). Avian molecular evolution and systematics. San Diego, Calif.: Academic Press. P. 173–211
Leese J.M., Snekser J.L., Itzkowitz M. 2010. Interactions of natural and sexual selection: damselfish prioritize brood defense with male–male competition or courtship // Behaviour. Vol. 147. No. 1. P. 37–52.
Lefranc N., Worfolk T. 1997. Shrikes: a guide to Shrikes of the world. Sussex: Pica Press.
Lemnell A. 1978. Social behaviour of Great Snipe *Capella media* at the arena display // Ornis Scand. Vol. 9. P. 146–163.
Lendvai Á.Z., Kis J., Székely T., Cuthill I.C. 2004. An investigation of mate choice based on manipulation of multiple ornaments in Kentish Plovers // Anim. Behav. Vol. 67. P. 703–709.

Lenington S. 1980. Female choice and polygyny in Redwinged lbackbirds // Anim. Behav. Vol. 28. P. 347–361.
Leuthold W. 1966. Variation in territorial behaviour of Uganda Kob *Adenota kob thomasi* (Neum., 1896) // Behaviour. Vol. 27. P. 215–259.
Lightbody J.P., Weatherhead P.J. 1987. Polygyny in the yellow-headed blackbird: female choice versus male competition // Anim.Behav. Vol. 35. No. 6. P. 1670–1684.
Lightbody J.P., Weatherhead P.J. 1988. Female settling patterns and polygyny: Tests of a neutral-mate-choice hypothesis // Amer. Nat. Vol. 132. No. 1. P. 20–33.
Liker A., Székely T. 2005. Mortality cost of sexual selection and parental care in natural populations of birds // Evolution. Vol. 59. No. 4. P. 890–897.
Lill A. 1974. Social organization and space utilization in the lek-forming White-bearded Manakin *Manacus manacus trinitatis* Hartert // Z. Tierpsychol. Vol. 36. P. 513–530.
Lincoln G.A., Tyler N.J C. 1994. Role of gonadal hormones in the regularion of the seasonal antler cycle in female Reindeer (*Rangifer tarandus*) // J. Rep. Fert. Vol. 101. P. 129–138.
Lindenfors P., Tullberg B.S. 1998. Phylogenetic analyses of primate size evolution: the consequences of sexual selection // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 64. No. 4. P. 413–447.
Lindenfors P., Tullberg B.S., Biuw M. 2002. Phylogenetic analyses of sexual selection and sexual size dimorphism in pinnipeds // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 52. P. 188–193.
Livezey B.C., Zusi R.L. 2007 Higher-order phylogeny of modern birds (Theropoda, Aves: Neornithes) based on comparative anatomy. II. Analysis and discussion // Zool. J. Linn. Soc. Vol. 149. No. 1. P. 1–95.
Lofferedo C.A., Borgia G. 1986. Male courtship vocalization as cues for mate choice in the Satin Bowerbird (*Ptilonorhynchus violaceus*) // Auk. Vol. 103. P. 189–195.
López P., Aragón P., Martín J. 2003. Responses of female lizards, *Lacerta monticola*, to males chemical cues reflect their mating preference for older males // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 55. P. 73–79.
Lorek G. 1995. Copulation behavior, mixed reproductive strategy, and mate guarding in the Great Grey Shrike. Foundation of Western // Vertebrate Zool. Vol. 6. No. 1. P. 218–227.
Lorenz K.Z. 1937. The companion in the bird's world // Auk. Vol. 54. No. 3. P. 245–273.
Lorenz K. 1939. Vergleichende Verhaltensforschung // Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft. Zoologischer Anzeiger. Supplement-band 12. S. 69–102.
Lorenz K. 1952. King Solomon's Ring. London: Methuen. 202 p.
Lull R.S. 1933. A revision of the *Ceratopsia* or horned dinosaurus // Mem. Peabody Mus. Nat. Hist. Vol. 3.
Lusseau D. 2003. The emergence of cetaceans: phylogenetic analysis of male social behaviour supports the Cetartiodactyla clade // J. Evol. Biol. Vol. 16. P. 531–535.
Madden J.R. 2002. Bower decorations attract females but provoke other male Spotted Bowerbirds: bower owners resolve this trade-off // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 269. No. 1498. P. 1347–1351.
Madden J.R., Lowe T.J., Fuller H.V., Dasmahapatra K.K., Coe R.L. 2004. Local traditions of bower decoration by spotted bowerbirds in a single population // Anim. Behav. Vol. 68. P. 759–765.
Madden J.R., Tanner K. 2003. Preferences for coloured bower decorations can be explained in a non-sexual context // Anim. Behav. Vol. 65. No. 6. P. 1077–1083.
Madison D.M. 1977. Chemical communication in amphibians and reptiles // D. Muller-Schwaze, M.M. Mozel (eds.). Chemical Signals in Vertebrates. N.Y. – London: Plenum Press. P. 135–168.
Madjidian J. 2007. Sexual selection encompassing sexual conflict – embracing the world of plants. http://www.plant.ekol.lu.se/fu/intropapers/Literature%20review%20Josefin.pdf
Maklakov A., Bilde T., Lubin Y. 2004. Sexual selection for increased male body size and protandry in a spider // Anim. Behav. Vol. 68. P. 1041–1048.
Marcot J.D. 2007. Molecular phylogeny of terrestrial artiodactyls // D.R. Prothero, S.E. Foss (eds.). The evolution of artiodactyls. Baltimore, MD: Johns Hopkins Univ. Press. P. 4–18.
Marler C.A., Moore M.C. 1988. Evolutionary costs of aggression revealed by testosterone manipulations in free-living male lizards // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 23. P. 21–26.
Marquez R. 1995. Female choice in the midwife toads (*Alytes obstetricans* and *A. cisternasii*) // Behaviour. Vol. 132. No. 1–2. P. 151–161.
Marshall D.L., Folsom M.W. 1991. Mate choice in plants: An anatomical to population perspective // Annu. Rev. Ecol. Syst. Vol. 22. P. 37–43.
Martins E.P. 1991. Individual and sex differences in the use of push-up display in the Sagebrush Lizard, *Sceloporus graciosus* // Anim. Behav. Vol. 41. P. 403–416.
Matos R.H.R., Andrade G.V., Hass A. 2000. Reproductive biology and territoriality of *Phyllomedusa hypocondrialis* in northeastern Brazil // Herpetol. Rev. Vol. 31. P. 84–86.

Matsubayashi H., Bosi E., Kohshima S. 2006. Social system of the Lesser Mouse-deer (*Tragulus javanicus*) // Mammal Study. Vol. 31. No. 2. P. 111–114.
Matyjasiak P., Jabłoński P.G. 2001. Hypothetical mechanisms of the initial evolution of sexually dimorphic tail streamers in Hirundinidae // Evolution. Vol. 55. No. 2. P. 446–448.
Matyjasiak P., Jabłoński P.G., Olejniczak I., Boniecki P.I. 2000. Imitating the initial evolutionary stage of a tail ornament // Evolution. Vol. 54. P. 704–711.
Matyjasiak P., Marzal A., Navarro C., de Lope F., Møller A.P. 2009. Fine morphology of experimental tail streamers and flight manoeuvrability in the House Martin *Delichon urbica* // Functional Ecol. Vol. 23. P. 389–396.
Mayr E., Amadon D. 1951. A classification of recent birds // Amer. Mus. Novit. No. 1496. P. 1–42.
McAnulty B. *Dasyurus hallucatus* – northern quoll. http://animaldiversity.ummz.umich.edu/accounts/Dasyurus_hallucatus/
McCullough E.L., Weingarden P.R., Emlen D.J. 2012. Costs of elaborate weapons in a rhinoceros beetle: how difficult is it to fly with a big horn? // Behav. Ecol. Vol. 23. No. 5. P. 1042–1048.
McDonald D.B., Potts W.K. 1994. Cooperative display and relatedness among males in a lek-mating bird // Science. Vol. 266. No. 5187. P. 1030–1032.
McFarlane M.L., Evans M.R., Feldheim K.A., Préault M., Bowie R.C.K., Cherry M.I. 2010. Long tails matter in sugarbirds — positively for extrapair but negatively for within-pair fertilization success // Behav. Ecol. Vol. 21. P. 26–32.
McKaye K.R., Louda S.M., Stauffer J.R., Jr. 1990. Bower size and male reproductive success in a cichlid fish lek // Amer. Nat. Vol. 135. P. 597–613.
McKilligan N.G. 1990. Promiscuity in the Cattle Egret (*Bubulcus ibis*) // Auk. Vol. 107. No. 2. P. 334–341.
McKinney F., Cheng K.M., Bruggers D.J. 1984. Sperm competition in apparently monogamous birds // R.L. Smith (ed.). Sperm competition and the evolution of animal mating systems. P. 523–545.
McNamara J.M., Binmore K., Houston A.I. 2006. Cooperation should not be assumed // Trends Ecol. Evol. Vol. 21. No. 9. P. 476–478.
Melser C., Rademaker M.C.J., Klinkhamer P.G.L. 1997. Selection on pollen donors by *Echium vulgare* (Boraginaceae) // Sex Plant Reprod. Vol. 10. P. 305–312.
Merilä J. 1996. Genetic variation in offspring condition: an experiment // Funct. Ecol. Vol. 10. P. 465–474.
Menin M., Silva R.A., Giaretta A.A. 2004. Reproductive biology of *Hyla goiana* (Anura, Hylidae) // Iheringia, Sér. Zool. Vol. 94. No. 1. P. 49–52.
Meyer A.E., Morrissey J.M., Schartl M. 1994 Recurrent origin of a sexually selected trait in *Xiphophorus* fishes inferred from a molecular phylogeny // Nature. Vol. 368. P. 539–542.
Miller K.B., Wheeler Q.D. 2005. Asymmetrical male mandibular horns and mating behavior in *Agathidium* Panzer (Coleoptera: Leiodidae) // J. Nat. Hist. Vol. 39. No. 10. P. 779–792.
Moczek A.P. 2007. Phenotypic plasticity in insects and the origin of diversity: a case study on horned beetles. P. 28–80. http://sites.bio.indiana.edu/~moczeklab/pdffiles/2007%20Phenotypic%20plasticity%20in%20Insects%20Ch-3%20Moczek.pdf
Moczek A.P. 2009*а*. The origin and diversification of complex traits through micro- and macroevolution of development: Insights from horned beetles // Current Topics in Developmental Biology. Vol. 86. P. 136–162.
Moczek A.P. 2009*б*. On the origins of novelty and diversity in development and evolution: A case study on beetle horns // Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. 2009. No. 74. P. 289–296.
Moczek A.P., Emlen D.J. 1999. Proximate determination of male horn dimorphism in the beetle *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae) // J. Evol. Biol. Vol. 12. P. 27–37.
Moczek A.P., Sultan S., Foster S., Ledo´n-Rettig C., Dworkin I., Nijhout H.F., Abouheif E., Pfennig D.W. 2011. The role of developmental plasticity in evolutionary innovation // Proc. R. Soc. Ser. B. Vol. 278. P. 2705–2713.
Møller A.P. 1988. Female choice selects for male sexual tail ornaments in the monogamous swallow // Nature. Vol. 332. P. 640–642.
Møller A.P. 1989. Viability costs of male tail ornaments in a swallow // Nature. Vol. 339. P. 132–135.
Møller A.P. 1990. Fluctuating asymmetry in male sexual ornaments may reliably reveal male quality // Anim. Behav. Vol. 40. P. 1185–1187.
Møller A.P. 1992. Female swallow preference for symmetrical male sexual ornaments // Nature. Vol. 357. P. 238–240.

Møller A.P. 1994. Sexual selection in the Barn Swallow (*Hirundo rustica*). IV. Patterns of fluctuating asymmetry and selection against asymmetry // Evolution. Vol. 48. P. 658–670.
Møller A.P., Birkhead T.R. 1993. Cuckoldry and sociality: a comparative study of birds // Amer. Natur. Vol. 142. P. 118–140.
Møller A.P., Chaby Y., Cuervo J.J. et al. 2006. An analysis of continent-wide patterns of sexual selection in a passerine bird // Evolution. Vol. 60. No. 4. 13 pp.
Møller A.P., de Lope F. 1994. Differential costs of a secondary sexual character: an experimental test of the handicap principle // Evolution. Vol. 48. P. 1676–1683.
Møller A.P, Gangesstad S.W., Thornhill R. 1999. Nonlinearity and the importance of fluctuating asymmetry as a predictor of fitness // Oikos. Vol. 86. P. 366–368.
Møller A.P., Pomiankowski A. 1993. Fluctuating asymmetry and sexual selection // Genetica. Vol. 89. No. 1–3. P. 267–279.
Møller A.P., Swaddle J.P. 1998. Asymmetry, developmental stability, and evolution. Oxford: Oxford Univ. Press.
Møller A.P., Tegelström H. 1997. Extra-pair paternity and tail ornamentation in the barn swallow *Hirundo rustica* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 41. P. 353–360.
Morales M.B., Jiguet F., Arroyo B. 2001. Exploded leks: what bustards can teach us // Ardeola. Vol. 48. No. 1. P. 85–98.
More flight than fancy? Science News ttp://www.sciencedaily.com/releases/2007/04/070405122441.htm
Motai T. 1973. Male behaviour and polygamy in *Cisticola juncidis* // Misc. Repts Yamashina Inst. Ornithol. Vol. 7. P. 87–103.
Moyles D.L.J., Boag D.A. 1981 .Where, when and how male Sharp-tailed Grouse establish territories on arena // Can. J. Zool. Vol. 59. P. 1576–1581.
Munthe J., Coombs C. 1979. Miocene dome-skulled chalicotheres (Mammalia, Perissodactyla) from the Western United States. A preliminary discussion of a bizarre structure // J. Paleontol. Vol. 53. P. 77–91.
Murphy C.G. 1998. Interaction-independent sexual selection and the mechanisms of sexual selection // Evolution. Vol. 52. P. 8–18.
Murphy T.G. 2008. Lack of assortative mating for tail, body size, or condition in the elaborate monomorthic Turquoise-browed Momot (*Eumomota superciliosa*) // Auk. Vol. 125. No. 1. P. 11–19.
Murphy T.G. 2010. Tail-racket removal increases hematocrit in male Turquoise-browed Motmots (*Eumomota superciliosa*) // J. Ornithol. Vol. 151. P. 241–245.
Nachman G., Heller K.E. 1999. Fluctuating asymmetry as an index of fitness: causality or statistical artifact? // Oikos. Vol. 86. P. 357–365.
Neuman C.R., Safran R.J., Lovette I.J. 2007. Male tail streamer length does not predict apparent or genetic reproductive success in North American Barn Swallows *Hirundo rustica erythrogaster* // J. Avian Biol. Vol. 38. P. 28–36.
Newman H.H. 1913. Studies of human twins. II. Asymmetry reversal, or mirror-imaging in identical twins // Biol. Bull. Vol. 55. P. 298–315.
Nice M. 1941. The role of territory in bird life // Amer. Midland Natur. Vol. 26. P. 441–487.
Nitchuk W., Evans R. 1978. A volumetric analysis of Sharp-tailed Grouse sperm in relation to dancing ground size and organization // Wilson Bull. Vol. 90. P. 460–462.
Norberg R.Å. 1994. Swallow tail streamer is a mechanical device for self-deflection of tail leading edge, enhancing aerodynamic efficiency and flight manoeuvrability // Proc. Roy. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 257. P. 227–233.
Nowak M.A., Tarnita C.E., Wilson E.O. 2010. The evolution of eusociality // Nature. Vol. 466. No. 26. P. 1057–1062.
O'Donald P. 1967. A general model of sexual and natural selection // Heredity. Vol. 22. P. 499–518.
O'Donald P. 1977. Mating preferences and sexual selection in the Arctic Skua II. Behavioural mechanisms of the mating preferences // Heredity. Vol. 39. P. 111–119.
O'Donald P. 1980. Sexual selection by female choice in a monogamous bird: Darwin's theory corroborated // Heredity. Vol. 45. P. 201–217.
Olsson M. 1992. Contest success in relation to size and residency in male Sand Lizards, *Lacerta agilis* // Anim. Behav. Vol. 44. P. 386–388.
Olsson M., Madsen T. 1995. Female choice on male quantitative traits in lizards - why is it so rare? // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 36. P. 179–184.

Omland K.E. 1997. Examining two standard assumptions of ancestral reconstructions: repeated loss of dichromatism in dabbling ducks (Anatini) // Evolution. Vol. 51. P. 1636–1646.
Ono Y., Doi T., Ikrda H., Baba M., Takeishi M., Izava M., Wamamoto T.I. 1988. Territoriality of Guenther's Dikdik in the Omo National Park, Ethiopia // Afr. J. Ecol. Vol. 26. P. 33–49.
Ord T.J., Blumstein D.T. 2002. Size constraints and the evolution of display complexity: why do large lizards have simple displays? // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 76. P. 145–161.
Ord T.J., Blumstein D.T., Evans C.S. 2002. Ecology and signal evolution in lizards // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 77. P. 1–18.
Ord T.J., Evans C.S. 2003. Display rate and opponent assessment in the Jacky Dragon (*Amphibolurus muricatus*): an experimental analysis // Behaviour. Vol. 140. P. 1495–1508.
Ord T.J., Peters R.A., Evans C.S., Taylor A.J. 2002. Digital video playback and visual communication in lizards // Anim. Behav. Vol. 63. P. 879–890.
Ord T.J., Stuart-Fox D.M. 2006. Ornament evolution in dragon lizards: multiple gains and widespread losses reveal a complex history of evolutionary change // J. Evol. Biol. Vol. 19. No. 3. P. 797–808.
Orians G.H. 1961.The ecology of blackbird (*Agelaius*) social systems // Ecol. Monogr. Vol. 31. No. 3. P. 285–312.
Orians G.H. 1985. Allocation of reproductive effort by breeding blackbirds, family Icteridae // Revista Chilena de Historia Natural. Vol. 58. P. 19–29.
Oring L.W., Knudson M.L. 1973. Monogamy and polyandry in the Spotted Sandpiper // Living Bird. Vol. 11. P. 59–73.
Packer C. 1983. Sexual dimorphism: the horns of African antelopes // Science. Vol. 221. P. 1191–1193.
Palmer A.R. 2005. Irregularities in data reported by A.H. Møller. http://www.biology.ualberta.ca/palmer.hp/pubs/05MollerComm/MollerDataIrreg.pdf
Palombit R. 1994. Dynamic pair bonds in Hylobatids: implication regarding monogamous social systems // Behaviour. Vol. 128. No. 1–2. P. 67–101.
Panov E.N. 2005. Wheatears of the Palearctic. Ecology, behaviour and evolution of the genus *Oenanthe*. Sofia: Pensoft. 439 p.
Panov E.N. 2011. The true Shrikes (Laniidae) of the world. Ecology, behaviour and evolution. Sofia–Moscow: Pensoft. 910 p.
Panov E.N., Zykova L.Yu. 1999. Social behavior and communication in Rock Agama *Laudakia caucasia* // Russian J. Herpetol. Vol. 6. No. 3. P. 183–198.
Park K.J., Buchanan K.L., Evans, M.R. 2001. Sexy streamers? The role of natural and sexual selection in the evolution of hirundine tail streamers // Evolution. Vol. 55. No. 2. P. 445–446.
Parker G.A. 1979. Sexual selection and sexual conflict // M.S. Blum, N. Blum (eds.). Sexual selection and reproductive competition in insects. N.Y.: Academic Press. P. 123–166.
Parker G.A. 1992. Snakes and female sexuality // Nature. Vol. 355. P. 395–396.
Parker G.A. 2006. Sexual conflict over mating and fertilization: an overview // Phil. Trans. R. Soc. Ser. B. Vol. 361. No. 1466. P. 235–259.
Parsons P.A. 1990. Fluctuating asymmetry: An epigenetic measure of stress // Biol. Rev. Vol. 65. No. 2. P. 131–145.
Pastor T., Cappozzo H.L., Grau E., Amos W., Aguilar A. 2011. The mating system of the Mediterranean Monk Seal in the Western Sahara // Marine Mammal Science. Vol. 27. No. 4. P. E302–E320.
Patricelli G.L., Coleman S.W. Borgia G. 2006. Male Satin Bowerbirds, *Ptilonorhynchus violaceus*, adjust their display intensity in response to female startling: an experiment with robotic females // Anim. Behav. Vol. 71. P. 49–59.
Patricelli G.L., Uy J.A.C., Borgia G. 2003. Multiple male traits interact: attractive bower decorations facilitate attractive behavioural displays in Satin Bowerbirds // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 270. P. 2389–2395.
Payevsky V.A., Vysotsky V.G., Yefremov V.D., Markovets M.Y., Morozov Y.G., Shapoval A.P. 1997. Sex-specific survival rates in birds // Журн. общ. биол. Т. 58. № 6. P. 5–20.
Payne R.B. 1984. Sexual selection, lek and arena behavior, and sexual size dimorphism in birds // Ornithol. Monogr. Vol. 33. P. 1–52.
Payne R.B., Westneat D.F. 1988. A genetic and behavioural analysis of mate choice and song neighborhoods in Indigo Buntings // Evolution. Vol. 42. P. 935–947.
Peters R.A., Evans C.S. 2003. Design of the Jacky Dragon visual display: signal and noise characteristics in a complex moving environment // J. Comp. Physiol. Ser. A. Vol. 189. No. 6. P. 447–459.

Peters R.A., Ord T.J. 2003. Display response of the Jacky Dragon, *Amphibolurus muricatus* (Lacertilia: Agamidae), to intruders: A semi-Markovian process // Austral. Ecology. Vol. 28. P. 499–506.
Peterson A.T. 1996. Geographic variation in sexual dichromaism in birds // Bull. Br. Ornithol. Club. Vol. 116. P. 156–172.
Petrie M. 1992. Peacocks with low mating success are more likely to suffer predation // Anim. Behav. Vol. 44. P. 585–586.
Petrie M. 1994. Improved growth and survival of offspring of peacocks with more elaborate trains // Nature. Vol. 371. P. 598–599.
Pfenning K.S., Hulbert A.H. 2012. Heterospecific interactions and the proliferation of sexually dimorphic traits // Curr. Zool. Vol. 58. No. 3. P. 453−462.
Pienaar V.U., de. 1969.Observations on developmental biology, growth and some aspects of population ecology of African Buffalo (*Syncerus caffer caffer* Sparrman) in the Kruger National Park // Koedoe. Vol. 12. P. 29–52.
Pitra C., Fickel J., Meijaard E., Groves P.C. 2004. Evolution and phylogeny of old world deer // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 3. P. 880–895.
Poelman E.H., Dicke M. 2008. Space use of Amazonian poison frogs: Testing the reproductive resource defense hypothesis // J. Herpetol. Vol. 42. No. 2. P. 270–278.
Pogány Á., Székely T. 2007. Female choice in the Penduline Tit *Remiz pendulinus*: the effects of of nest size and male mask size // Behaviour. Vol. 144. P. 411-427.
Polo V., Carrascal L.M. 1999. Ptilochronology and fluctuating asymmetry in tail and wing feathers in Coal Tits *Parus ater* // Ardeola. Vol. 46. No. 2. P. 195–204.
Pomiankowski A. 1988. The evolution of female mating preferences for male genetic quality // P.H. Harvey, L. Partridge (eds.). Oxford surveys in evolutionary biology. Oxford Univ. Press. P. 136–184.
Pomiankowski A., Iwasa Y. 1993. Evolution of multiple sexual ornaments by Fisher's process of sexual selection // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 253. P. 173–181.
Post W.1998. Advantages of coloniality in female Boat-tailed Grackles // Wilson Bull. Vol. 110. No. 4. P. 489–496.
Poston J.P., Wiley R.H., Westnead D.F. 1999. Male rank, female breeding synchrony, and patterns of paternity in the Boat-tailed Grackle // Behav. Ecol. Vol. 10. No. 4. P. 444–151.
Potti J., Montalvo S. 1991. Male arrival and female mate choice in Pied Flycatchers *Ficedula hypoleuca* in Central Spain // Ornis Scand. Vol. 22. P. 45–54.
Prager M. 2010. Phylogeny and signal diversity in widowbirds and bishops (*Euplectes* spp.). Thesis for the degree of Doctor of Philosophy. University of Gothenburg.
Prager M., Johansson E.I.A., Andersson S. 2008. A molecular phylogeny of the African widowbirds and bishops, *Euplectes* spp. (Aves: Passeridae: Ploceinae) // Molecular Phylogenetics and Evolution. Vol. 46. No. 1. P. 290–302.
Pribil S. 1998. Reproductive success is a misleading indicator of nest-site preferences in the Red-winged Blackbird // Can. J. Zool. Vol. 76. No. 12. P. 2227–2234.
Price J.J., Earnishaw S.M., Webster M.S. 2006. Montezuma oropendolas modify a component of song constrained by body size during vocal contests // Anim. Behav. Vol. 71. P. 799–807.
Price J.J., Lanyon S.M. 2002. Reconstructing the evolution of complex bird song in the oropendolas // Evolution. Vol. 56. No. 7. P. 1514–1529.
Price J.J., Lanyon S.M. 2002. Patterns of song evolution and sexual selection in the oropendolas and caciques // Behav. Ecol. Vol. 15. No. 3. P. 485–497.
Price J.J., Whalen L.M. 2009. Plumage evolution in the oropendolas and cacicues: Different divergence rates in polygynous and monogamous taxa // Evolution. Vol. 63. No. 11. P. 2985–2998
Price T. 1998. Sexual selection and natural selection in bird speciation // Phil. Trans. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 353. P. 251–260.
Price T., Birch G.L. 1996. Repeated evolution of sexual color dimorphism in passerine birds // Auk. Vol. 113. P. 842–848.
Pröhl H. 2003. Variation in male calling behaviour and relation to male mating success in the Strawberry Poison Frog (*Dendrobates pumilio*) // Ethology. Vol. 109. P. 273–290.
Pröhl H. 2005. Territorial behavior in dendrobatid frogs // J. Herpetol. Vol. 39. No. 3. P. 354–365.
Pröhl H., Hödl W. 1999. Parental investment, potential reproductive rates, and mating system in the Strawberry Dart-poison Frog, *Dendrobates pumilio* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 46. P. 215–220.

Promislow D.E.L. 1992. Costs of sexual selection in natural populations of mammals // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 247. No. 1320. P. 203–210.
Promislow D., Montgomerie R., Martin T.E. 1992. Mortality costs of sexual dimorphism in birds // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 250. P. 143–150.
Promislow D., Montgomerie R., Martin T.E. 1994. Sexual selection and survival in North American waterfowl // Evolution. Vol. 48. No. 6. P. 2045–2050.
Pruett-Jones S.G., Pruett-Jones M.A. 1990. Sexual selection through female choice in Lawes' Parotia, a lek-mating bird of paradise // Evolution. Vol. 44. No. 3. P. 486–501.
Prum R.O. 2012. Aesthetic evolution by mate choice: Darwin's really dangerous idea // Phil. Trans. R. Soc. Ser. B. Vol. 367. P. 2253–2265.
Pryke S.R., Andersson S. 2002. A generalized female bias for long tails // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 269. No. 1505. P. 2141–2146.
Pryke S.R., Andersson S. 2003. Carotenoid-based epaulettes reveal male competitive ability: experiments with resident and floater red-shouldered widowbirds // Anim. Behav. Vol. 66. P. 217–224.
Pryke S.R., Andersson S. 2005. Experimental evidence for female choice and energetic costs of male tail elongation in red-collared widowbirds // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 86. P. 35–43.
Pryke S.R., Andersson S. 2008. Female preferences for long tails constrained by species recognition in Short-tailed Red Bishops // Behav. Ecol. Vol. 19. No. 6. P. 1116–1121.
Pryke S.R., Andersson S., Lawes M.J. 2001. Sexual selection of multiple handicaps in the red-collared widowbird: female choice of tail length but not carotenoid display // Evolution. Vol. 44. P. 1452–1463.
Quental T.B., Patten M.M., Pierce N.E. 2007. Host plant specialization driven by sexual selection // Amer. Nat. Vol. 169. No. 6. P. 830–836.
Quinn V.S., Hews D.K. 2000. Signals and behavioural responses are not coupled in males: aggression affected by replacement of an evolutionarily lost colour signal // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 267. P. 755–758.
Rabøl J. 2007. Anders Pape Møller fraud. http://www.jorgenrabol.dk/files/thescientist1.pdf
Ralls K. 1976. Mammals in which females are larger than males // Quart. Rev. Biol. Vol. 51. P. 245–276.
Ralls K. 1977. Sexual dimorphism in mammals: Avian models and unanswered questions // Amer. Nat. Vol. 111. No. 981. P. 917–938.
Randrianiaina R.-D., Glaw F., Thomas M., Glos J., Raminosoa N., Vences M. 2007. Descriptions of the tadpoles of two species of *Gephyromantis*, with a discussion of the phylogenetic origin of direct development in mantellid frogs // Zootaxa. No. 1401. P. 53–61.
Raw A. 1975. Territoriality and scent marking by *Centris* males (Hymenoptera, Anthophoridae) in Jamaica // Behaviour. Vol. 54. P. 311–321.
Real L.A. 1990. Search theory and mate choice. I. Models of single-sex discrimination // Amer. Nat. Vol. 136. P. 376–404.
Reid M.L., Stamps J.A. 1997. Female mate choice tactics in a resource-based mating system: field test of alternative models // Amer. Nat. Vol. 150. No. 1. P. 98–121.
Reichard U., Somer V.1997. Group encounters in wild gibbons (*Hylobates lar*): Agonism, affiliation and the concept of infanticide // Behaviour. Vol. 134. No. 15–16. P. 1135–1174.
Rensch B. 1950. Die Abhängigkeit der relativen Sexualdifferenz von der Körpergrösse // Bonn. Zool. Beitr. Bd. 1. S. 58–69.
Riedman M 1998. The pinnipeds: seals, sea lions, and walruses. Berkeley: Univ. California Press.
Riegner M.F. 2008. Parallel evolution of plumage pattern and coloration in birds: implications for defining avian morphospace // Condor. Vol. 110. No. 4. P. 599–614.
Rhijn J.G., van. 1973. Behavioural dimorphism in male Ruffs, *Phylomachus pugnax* (L.) // Behaviour. Vol. 47. No. 3–4. P. 153–229.
Rhijn J.G., van. 1990. Unidirectionality in the phylogeny of social organization, with special reference to birds // Behaviour. Vol. 114. No. 1–4. P. 153–174.
Ribak G., Egge A.R., Swallow J.G. 2009. Saccadic head rotations during walking in the Stalk-eyed Fly (*Cyrtodiopsis dalmanni*) // Proc. R. Soc. Ser. B. Vol. 276. No. 1662. P. 1643–1649.
Rintamäki P.T., Hoglund J., Alatalo R.V., Lundberg A. 2001. Correlates of male mating success on Black Grouse (*Tetrao tetrix* L.) leks // Ann. Zool. Fennici. Vol. 38. P. 99–109.
Rintamäki P.T., Håstad O., Ödeen A., Alatalo R.V., Höglund J., Lundberg A. 2002. Sexual selection, colour perception and coloured leg rings in grouse (Tetraonidae) // Avian Science. Vol. 2. P. 1–8.
Ritchie M.G. 2007. Sexual selection and speciation // Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst. Vol. 38. P. 79–102.

Robbins R.K., Martins A.R.P., Busbyc R.C., Duarte M. 2012. Loss of male secondary sexual structures in allopatry in the Neotropical butterfly genus *Arcas* (Lycaenidae: Theclinae: Eumaeini) // Insect Syst. Evol. Vol. 43. P. 35–65.
Robel R.J. 1966. Booming territory size and mating success of the Greater Prairie Chicken (*Tympanuchus cupido pinnatus*) // Anim. Behav. Vol. 14. P. 328–331.
Robel R.J. 1967. Significance of booming grounds of Greater Prairie Chickens // Proc. Amer. Philosoph. Soc. P. 109–114.
Roberts S.C. 1996. The evolution of hornedness in female ruminants // Behaviour. Vol. 133. P. 399–442.
Roberts S.C. 1997. Selection of scent-marking sites by Klipspringers (*Oreotragus oreotragus*) // J. Zool. Vol. 243. No. 3. P. 555–564.
Roberts S.C., Dunbar R.I.M. 2000. Female territoriality and the function of scent-marking in a monogamous antelope (*Oreotragus oreotragus*) // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 47. P. 417–423.
Roberts S.C., Lowen C. 1997. Optimal patterns of scent marks in Klipspringer (*Oreotragus oreotragus*) territories // J. Zool. Vol. 243. No. 3. P. 565–578.
Roberts T.A., Kennelly J.J. 1980. Variation in promiscuity among Red-Winged Blackbirds // Wilson Bull. Vol. 92. No. 1. P. 110–112.
Robinson F.N., Frith H.J. 1981. The Superb Lyrebird *Menura novaehollandiae* at Tidbinbilla, ACT // Emu. Vol. 81. No. 3. P. 145–157.
Robinson M.R., Kruuk L.E.B. 2007. Function of weaponry in females: the use of horns in intrasexual competition for resources in female Soay sheep // Biol Lett. Vol. 3. No. 6. P. 651–654.
Rodd F.H., Hughes K.A. Grether G.F., Baril C.T. 2002. A possible non-sexual origin of mate preference: are male guppies mimicking fruit? // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 269. No. 1490. P. 475–481.
Rodrigues D.J., Uetanabaro M., Lopes F.S. 2007. Breeding biology of *Phyllomedusa azurea* Cope, 1862 and *P. sauvagii* Boulenger, 1882 (Anura) from the Cerrado, Central Brazil // J. Nat. Hist. Vol. 41. No. 29–32. P. 1841–1851.
Romer A.S. 1966. Vertebrate paleontology. 3rd ed. Chicago: Univ. Chicago Press.
Romero-Pujante M., Hoi H., Blomqvist D., Valera F. 2002. Tail length and mutual mate choice in Bearded Tits (*Panurus biarmicus*) // Ethology. Vol. 108. P. 885–895.
Rothe H. 1975. Some aspects of sexuality and reproduction in groups of captive marmoset (*Callitrix jaccus*) // Z. Tierpsychol. Vol. 37. No. 3. P. 255–273.
Rotowski R.L. 1984. Mate choice and lepidopteran mating behavior // Florida Entomol. Vol. 66. No. 1. P. 72.
Roughgarden J., Akşay E. 2010. Do we need a sexual selection 2.0? // Anim. Behav. Vol. 79. 4 pp.
Roughgarden J., Oisho M., Akçay E. 2006. Reproductive social behaviour: cooperative games to replace sexual selection // Science. Vol. 311. No. 5763. P. 965–969.
Rousseau L.B. 2006. Reproductive strategies of Weddell Seals in McMurdo Sound, Antarctica: Relationshship among vocalizations, behaviors, and social interactions. Ph.D. Thesis. Texas A&M University (U.S.A.).
Rowland W.J. 1989. Mate choice and the supernormality effect in female Sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*) // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 24. No. 6. P. 433–438.
Rowley I. 1965. The life history of the superblue wren (Malurinae) // Emu. Vol. 64. P. 251–297.
Rowley I. 1981. The communal way of life in the Splendid Wren, *Malurus splendens* // Ztschr. Tierpsychol. Vol. 55. P. 228–267.
Rubenstein D.R., Lovette I.J. 2009. Reproductive skew and selection on female ornamentation in social species // Nature. Vol. 462. No. 10. P. 786–789.
Ruse M. 1973. The philosophy of biology. London: Hutchinson University Library.
Sæther S.A., Baglo R., Fiske P., Ekblom R., Höglund J., Kålås J.A. 2005. Direct and indirect mate choice on leks // Amer. Nat. Vol. 166. No. 2. P. 145–157.
Safran R.J. 2007. Settlement patterns of female Barn Swallows *Hirundo rustica* across different group sizes: access to colorful males or favored nests? // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 61. P. 1359–1368.
Safran R.J., McGraw K.J. 2004. Plumage coloration, not length or symmetry of tail-streamers, is a sexually selected trait in North American Barn Swallows // Behav. Ecol. Vol. 15. P. 455–461.
Saino N., Cuervo J.J.A., Krivacek M., de Lope F., Møller A.P. 1997. Experimental manipulation of tail ornament size affects the hematocrit of male Barn Swallows (*Hirundo rustica*) // Oecologia. Vol. 110. P. 186–190.
Saino N., Primmer C.R., Ellegren H., Møller A.P. 1997. An experimental study of paternity and tail ornamentation in the Barn Swallow (*Hirundo rustica*) // Evolution. Vol. 51. P. 562–570.

Salvador A., Veiga J.P., Martin J., Lopez P., Abelenda M., Puerta M. 1996. The cost of producing a sexual signal: Testosterone increases the susceptibility of male lizards to ectoparasitic infestation // Behav. Ecol. Vol. 7. No. 2. P. 145–150.
Sandegren F.E. 1976. Agonistic behavior in the male Northern Elephant Seal // Behaviour. Vol. 57. No. 1–2. P. 136–158.
Santos S.I.C.O., Elward B., Lumeij J.T. 2006. Sexual dichromatism in the Blue-fronted Amazon Parrot (*Amazona aestiva*) revealed by multiple-angle spectrometry // J. Avian Med. Surg. Vol. 20. No. 1. P. 8–14.
Sargent R.C. 1982. Territory quality, male quality, courtship intrusions, and female nest-choice in the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Anim. Behav. Vol. 30. No. 2. P. 364–374.
Sargent R.C., Gebler J.B. 1980. Effects of nest site concealment on hatching success, reproductive success, and paternal behavior of the Threespine Stickleback, *Gasterosteus aculeatus* // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 7. No. 2. P. 137–142.
Scherzinger W., Klaus S., Sun Y.-H. , Fang Y. 2006. Ethological and acoustical characters of the Chinese Grouse (*Bonasa sewerzowi*), compared with sibling Hazel Grouse (*B. bonasia*) and Ruffed Grouse (*B. umbellus*) // Acta Zoologica Sinica. Vol. 52 (Suppl.). P. 293–297.
Schluter D., Price T. 1993. Honesty, perception, and population divergence in sexually selected traits // Proc. R. Soc. London. Ser. B. Biol. Sci. Vol. 253. P. 117–122.
Schodde R. 1976. Evolution in the birds-of-paradise and bowerbirds, a resynthesis // Proc. 16th Intern. Ornithol. Congr. Canberra: Aust. Acad. Sci. P. 37–49.
Scholes III.E. 2006. Courtship ethology of Carola's Parotia (*Parotia carolae*) // Auk Vol. 123. No. 4. P. 967–990.
Scholes III.E. 2008*a*. Structure and composition of the courtship phenotype in the bird of paradise *Parotia lawesii* (Aves: Paradisaeidae) // Zoology. Vol. 111. P. 260–278.
Scholes III.E. 2008*б*. Evolution of the courtship phenotype in the bird of paradise genus *Parotia* (Aves: Paradisaeidae): homology, phylogeny, and modularity // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 94. P. 491–504.
Schotté C.S., Ginsburg B., 1987. Development of social organisation and mating in a captive wolf pack // H. Frank (ed.). Man and wolf: advances, issues and problems in captive wolf research. Dordrecht, the Netherlands: Dr. W. Junk Publishers. P. 349–374.
Scott M.P., Tan T.N. 1985. A radiotracer technique for the determination of male mating success in natural populations // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 17. P. 29–33.
Searcy W.A. 1979*a.* Female choice of mate: a general model for birds and its application to Red-winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*) // Amer. Nat. Vol. 114. P. 77–100.
Searcy W.A. 1979*b*. Male characteristics and pairing success in Red-winged Blackbird // Auk. Vol. 96. P. 353–363.
Searcy W.A., Yasukawa K. 1981. Sexual size dimorphism and survival of male and female blackbirds (Icteridae) // Auk. Vol. 98. P. 457–465.
Searcy W.A., Yasukawa K. 1983. Sexual selection and Red-winged Blackbirds: Variation among individuals in mating success has played an important role in the evolution of sexual dimorphism // Amer. Scientist. Vol. 71. No. 2. P. 166–174.
Seddon N., Amos W., Mulder R.A., Tobias J.A. 2004. Male heterozygosity predicts territory size, song structure and reproductive success in a cooperatively breeding bird // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 271. P. 1823–1829.
Seehausen O., van Alphen J.J.M. 1998. The effect of male coloration on female mate choice in closely related Lake Victoria cichlids (*Haplochromis nyererei* complex) // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 42. P. 1–8.
Selous E. 1927. Realities of bird life. Being extracts from the diaries of a life-loving naturalist. London: Constable & Co.
Senter P. 2006. Necks for sex: sexual selection as an explanation for sauropod dinosaur neck elongation // J. Zool. (Lond.). Vol. 271. P. 45–53.
Severinghaus L.L., Lin H.-C. 1990. The reproductive behaviour and mate choice of the fiddler crab (*Uca lactea lactea*) in mid-Taiwan // Behaviour. Vol. 113. No. 3–4. P. 292–308.
Sexual selection in plants and animals: Proc.Vicepresid. Symposium on Sexual Selection in Plants and Animals. 1994. Chicago: Univ. of Chicago Press. 149 pp.
Sheldon B.C., Merilö J., Qvarnström A., Gustafsson L., Ellegren H. 1997. Paternal genetic contribution to offspring condition predicted by size of male secondary sexual character // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 264. No. 1380. P. 297–302.

Shelly T.E. 1989. Waiting for mates: Variation in female encounter rates within and between leks of *Drosophila conformis* // Behaviour. Vol. 111. No. 1–4. P. 34–48.
Sherbrooke W.C. 1987. Defensive head posture in horned lizards (Phrynosoma: Sauria: Iguanidae) // Southwest. Natur. Vol. 32. P. 512–515.
Sherbrooke W.C. 2008. Antipredator responses by Texas Horned Lizards to two snake taxa with different foraging and subjugation strategies // J. Herpetol. Vol. 42. No. 1. P. 145–152.
Sibley C.G., Ahlquist J.E. 1990. Phylogeny and classification of birds. New Haven, Conn.: Yale Univ. Press.
Siitari H., Alatalo R.V., Halme P., Buchanan K.L., Kilpimaa J. 2007. Color signals in the Black Grouse (*Tetrao tetrix*): Signal properties and their condition dependency // Amer. Nat. Vol. 169, suppl. 12 pp.
Silvermav H.B., Dunbar M.J. 1980. Aggressive tusk use by the Narwhal (*Monodon monoceros* L.) // Nature. Vol. 284. P. 57–58.
Simmons L.W., Tomkins J.L., Kotiaho J.S., Hunt J. 1999. Fluctuating paradigm // Proc. R. Soc. London. Ser. B, Biol. Sci. Vol. 266. P. 593–595.
Simmons R.E., Scheepers L. 1996. Winning by a neck: sexual selection in the evolution of giraffe // Amer. Nat. Vol. 148. P. 771–786.
Siva-Jothy M.T. 1987. Mate securing tactics and the cost of fighting in the Japanese. Horned Beetle, *Allomyrina dichotorna* L. (Scarabaeidae) // J. Ethol. Vol. 5. P. 165–172.
Siva-Jothy M.T. 1999. Male wing pigmentation may affect reproductive success via female choice in a calopterygid damselfly (Zygoptera) // Behaviour. Vol. 136. No. 10/11. P. 1365–1377.
Sjare B., Stirling I. 1996. The breeding behavior of Atlantic Walruses, *Odobenus rosmarus rosmarus*, in the Canadian High Arctic // Can. J. Zool. Vol. 74. No. 5. P. 897–911.
Skogsmyr I., Lankinen Å. 2000. Potential selection for female choice in *Viola tricolor* // Evolutionary Ecology Research. Vol. 2. P. 965–979.
Smith H.G., Montgomerie R. 1991. Sexual selection and the tail ornaments of North American Barn swallows // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 28. P. 95–201.
Smith H.G., Montgomerie R., Poldman T., White B.N., Boag P.T. 1991. DNA fingerprinting reveals relation between tail ornaments and cucoldry in Barn Swallows, *Hirundo rustica* // Behav. Ecol. Vol. 2. No. 1. P. 90–98.
Snow D.W. 1962*а*. A field study of the Black-and-white Manakin *Manacus manacus* in Trinidad // Zoologica. Vol. 47. P. 65–104.
Snow D.W. 1962*б*. A field study of the Golden-headed Manakin, *Pipra erythrocephala* in Trinidad // Zoologica. Vol. 47. P. 183–198.
Solounias N. 1999. The remarkable anatomy of the giraffe's neck // J. Zool. Vol. 247. P. 257–268.
Soto K.H., Triters A.W. 2011. South American sea lions in Peru have a lek-like mating system // Marine Mammal Sci. Vol. 27. No. 2. P. 306–333.
Southwood T.R.E. 1957. Observations on swarming in Braconidae (Hymenoptera) and Conipterygidae (Neuroptera) // Proc. R. Entomol. Soc. London. Vol. 32. P. 80–82.
Spaulding M., O'Leary M.A., Gatesy J. 2009. Relationships of Cetacea (Artiodactyla) among mammals: increased taxon sampling alters interpretations of key fossils and character evolution // PLoS ONE. 4. P. 1–14.
Stankowich T., Caro T. 2009. Evolution of weaponry in female bovids // Proc. R. Soc. Ser. B. Vol. 276. P. 4329–4334.
Stavenga D.G., Leertouwer H.L., Marshall N.J., Osorio D. 2011. Dramatic colour changes in a bird of paradise caused by uniquely structured breast feather barbules // Proc. R. Soc. Ser. B. Vol. 278. No. 1715. P. 2098–2104.
Stiles F.G. 1982. Aggressive and courtship displays of the male Anna's Humminbird // Condor. Vol. 84. P. 208–225.
Stirling I. 1971. Studies on the behaviour of the South Australian Fur Seal *Arctocephalus forsteri* (Lesson). I. Annual cycle, postures and calls, and adult males during the breeding season // Austral. J. Zool. Vol. 19. P. 243–246.
Stirling I. 1983. The evolution of matlng systems in pinnipeds // J.F. Eisenberg (ed.). Advances in the study of behavior. Spec. Publ. Amer. Soc. Mammal. No. 7. P. 489–527.
Stopher K.V., Nussey D.H., Clutton-Brock T.H., Guinness F., Morris A., Pemberton J.M. 2011. The red deer rut revisited: female excursions but no evidence females move to mate with preferred males // Behav. Ecol. Vol. 22. No. 4. P. 808–818.
Strahan R. 1983. Complete book of Australian mammals: the national photographic index of Australian wildlife. London, Sydney, Melbourne: Angus and Rorertson.

Stuart-Fox D.M., Ord T.J. 2004. Sexual selection, natural selection and the evolution of dimorphic coloration and ornamentation in agamid lizards // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 271. P. 2249–2255.
Stuart-Fox D.M., Moussalli A., Marshall N.J., Owens I.P.F. 2003. Conspicuous males suffer higher predation risk: visual modelling and experimental evidence from lizards // Anim. Behav. Vol. 66. P. 541–550.
Stuart-Fox D., Moussalli A., Whiting M.J. 2007. Natural selection on social signals: Signal efficacy and the evolution of chameleon display coloration // Amer. Nat. Vol. 170. No. 6. P. 916–930.
Stuart-Fox D.M., Owens I.P.F. 2003. Species richness in agamid lizards: chance, body size, sexual selection or ecology? // J. Evol. Biol. Vol. 16. P. 659–669.
Summer F.B., Huestis R.R. 1921. Bilateral asymmetry and its relation to certain problems in genetics // Genetics. Vol. 6. P. 445–485.
Sutherland W.J. 1985. Chance can produce a sex difference in variance in mating success and explain Bateman's data // Anim. Behav. Vol. 33. P. 1349–1352.
Számadó S. 2011The cost of honesty and the fallacy of the handicap principle // Anim. Behav. Vol. 81. P. 3–10.
Szentirmai I., Komdeur J., Székely T. 2005. What makes a nest-building male successful? Male behavior and female care in Penduline Tits // Behav. Ecol. Vol. 16. No. 6. P. 994–1000.
Takahashi M., Arita H., Hiraiwa-Hasegawa M., Hasegawa T. 2008. Peahens do not prefer Peacocks with more elaborate trains // Anim. Behav. Vol. 75. P. 1209–1219.
Tavolga W.N. 1974. Application of the concept of levels of organization to study of animal communication // Nonverbal communication. N.Y. – London. P. 51–76.
Taylor M.P., Hone D.W.E., Wedel M.J., Naish D. 2011. The long necks of sauropods did not evolve primarily through sexual selection // J. Zool. Vol. 285. No. 2. P. 150–161.
Telford S.R. 1985. Mechanisms and evolution of inter-male spacing in Painted Reed Frogs (*Hyperolius marmoratus*) // Anim. Behav. Vol. 33. P. 1353–1361.
Telford S.R., Dangerfield J.M. 1993. Mating tactics in the tropical millipede *Alloporus uncinatus* (Diplopoda: Spirostreptidae) // Behaviour. Vol. 124. No. 1–2. P. 45–56.
Telford S.R., Dyson M.L. 1988. Some determinants of the mating system in a population of Painted Reed Frogs (*Hyperolius marmoratus*) // Behaviour. Vol. 106. No. 3–4. P. 265–278.
Telford S.R., Dyson M.L., Passmore N.I. 1989. Mate choice occurs only in small choruses of Painted Reed Frogs *Hyperolius marmoratus* // Bioacoustics. Vol. 2. No. 1. P. 47–53.
Tello J.G. 2001. Lekking behavior of the Round-tailed Manakin // Condor. Vol. 103. P. 298–321.
Thomas D.W., Teuton M.B., Barclay R.M.R. 1979. Social behavior of the Little Brown Bat, *Myotis lucifugus*. I. Mating behavior // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 6. P. 129–136.
Tinbergen N. 1948. Social releasers and the experimental method for their study // Wilson Bull. Vol. 60. No. 1. P. 6–51.
Tinbergen N. 1952. Derived activities: their causation biological significance origin and emancipation during evolution // Quart. Rev. Biol. Vol. 27. P. 1–32.
Tinbergen N. 1954. The origin and evolution of courtship and thread display // T. Huxley, A.C. Hardy, E.B. Ford (eds.). Evolution as a process. London: Allen and Unwin. P. 233–250.
Tomkins J.L., Kotiaho J.S., LeBas N.R. 2005. Matters of scale: positive allometry and the evolution of male dimorphisms // Amer. Nat. Vol. 165. P. 389–402.
Trivers R.L. 1971. The evolution of reciprocal altruism // Quart. Rev. Biol. Vol. 46. P. 35–37.
Trivers R. 1972. Parental investment and sexual selection // B. Campbell (ed.). Sexual selection and descent of man 1871–1971. P. 136–180.
Tsellarius A.Yu., Men'shikov Yu.G. 1994. Indirect communication and its role in the formation of social structure in *Varanus griseus* (Sauria) // Russian J. Herpetol. Vol. 1. No. 2. P. 121–132.
Uy J.A.C., Borgia G. 2000. Sexual selection drives rapid evolution in bowerbird display traits // Evolution. Vol. 54. No. 1. P. 273–278.
Vaira M. 2001. Breeding biology of the Leaf Frog, *Phyllomedusa boliviana* (Anura, Hylidae) // Amphibia-Reptilia. Vol. 22. P. 421–429.
van Dijk R.E., Szentirmai I., Székely T. Practical field guide for investigating breeding ecology of Penduline Tit *Remiz pendulinus*. http://www.bath.ac.uk/bio-sci/biodiversity-lab/pdfs/PT_%20Field%20Guide_1_2.pdf
van Dyk D.A, Evans C.S. 2008. Opponent assessment in lizards: examining the effect of aggressive and submissive signals // Behav. Ecol. Vol. 19. P. 895–901.
van Parijs S.M., Janik V.M., Thompson P.M. 2000. Display-area size, tenure length, and site fidelity in the aquatically mating male Harbour Seal, *Phoca vitulina* // Can. J. Zool. Vol. 78. P. 2209–2217.

van Rhijn J.G. 1973. Behavioural dimorphism in male Ruffs, *Philomachus pugnax* (L.) // Behaviour. Vol. 47. P. 153–229.
van Valen L. 1962. A study of fluctuating asymmetry // Evolution. Vol. 16. No. 2. P. 125–142.
Vehrencamp S.L. 1978. The adaptive significance of communal nesting in Grove-billed Anis (*Crotophaga sulcirostris*) // Behav. Ecol. Sociobiol. Vol. 4. P. 1–53.
Vos G.J., de 1979. Adaptedness of arena behaviour in Black Grouse (*Tetrao tetrix*) and other grouse species (Tetraoninae) // Behaviour. Vol. 68. P. 277–314.
Wade M.J., Arnold S.J. 1980. The intensity of sexual selection in relation to male sexual behaviour, and sperm precedence // Anim. Behav. Vol. 28. P. 446–461.
Wade M.J., Shuster S.M. 2004. Sexual Selection: Harem Size and the variance in male reproductive success // Amer. Nat. Vol. 164. No. 4. 7 pp.
Wagner W.E., Jr., Beckers O.M., Tolle A.E., Basolo A.L. 2012. Tradeoffs limit the evolution of male traits that are attractive to females // Proc. R. Soc. Ser. B. Vol. 279. P. 2899–2906.
Walker B.G., don Bowen W. 1993. Behavioural differences among adult male Harbour Seals during the breeding season may provide evidence of reproductive strategies // Can. J. Zool. Vol. 71. No. 8. P. 1585–1591, 10.1139/z93-224
Wallace H., Badawy G.M.I., Wallace B.M.N. 1999. Amphibian sex determination and sex reversal // CMLS, Cell. Mol. Life Sci. Vol. 55. P. 901–909.
Walther B.A., Clayton D.H. 2004. Elaborate ornaments are costly to maintain: evidence for high maintenance handicaps // Behav. Ecol. doi:10.1093/beheco/arh135
Waring G.H. 1997. Preliminary study of the behavior and ecology of Jackson's Hameleons of Maui, Hawaii. http://www.hear.org/alienspeciesinhawaii/waringreports/chameleon.htm
Weatherhead P.J., Boag P.T. 1997. Genetic estimates of annual and lifetime reproductive success in male Red-winged Blackbirds // Ecology. Vol. 78. P. 884–896.
Weatherhead P.J., Dufour K.W., Lougheed S.C., Eckert C.G. 1999. A test of the good-genes-as-heterozygosity hypothesis using Red-winged Blackbirds // Behav. Ecol. Vol. 10. No. 6. P. 619–625.
Weatherhead P.J., Robertson R.J. 1977. Harem size, terrtory quality, and reproductive success in the Red-winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*) // Can. J. Zool. Vol. 55. No. 8. P. 1261–1267.
Webster M.S. 1992. Sexual dimorphism, mating systen and body size in New World blackbirds (Icterinae) // Evolution. Vol. 46. No. 6. P. 1621–1641.
Webster M.S. 1995. The effects of female choice and copulations away from the colony on the fertilization success of male *Montezuma oropendolas* // Auk. Vol. 112. P. 659–671.
Webster M.S., Pruett-Jones S., Westneat D.F., Arnold S.J. 1995. Measuring the effects of pairing success, extra-pair copulations and mate quality on the opportunity for sexual selection // Evolution. Vol. 49. P. 1147–1157.
Webster M.S., Robinson S.K. 1999. Courtship disruptions and male mating strategies: Examples from female-defense mating systems // Amer. Nat. Vol. 154. No. 6. P. 717–729.
Webster M.S., Tarvin K.A., Tuttle E.M., Pruett-Jones S. 2007**.** Promiscuity drives sexal selection in socially monogamous bird // Evolution. Vol. 61. No. 9. P. 2205–2211.
Welch A.M., Semlitsch R.D., Gerhardt H.C. 1998. Call duration as an indicator of genetic quality in male Gray Tree Frogs // Science. Vol. 280. No. 5371. P. 1928–1930.
Wells K.D. 1977*а*. The social behaviour of anuran amphibians // Anim. Behav. Vol. 25. P. 666–593.
Wells K.D. 1977*б*. Territoriality and male mating success in the Green Frog (*Rana clamitans*) // Ecology. Vol. 58. No. 4. P. 750–762.
Wetmore A. 1960. A classification for the birds of the world // Smithson. Misc. Coll. Vol. 139. No. 11. P. 1–37.
Westneat D.F., Sherman P.W., Morton M.L. 1990. The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds // Current ornithology 1990. New York: Plenum Press. P. 331–369.
Whitney C.L., Krebs J.R. 1975. Spacing and calling in Pacific Tree Frogs, *Hyla regilla* // Can. J. Zool. Vol. 53. No. 11. P. 1519–1527.
Whittingham L.A., Dunn P.O. 2005. Effects of extra-pair and within-pair reproductive success on the opportunity for selection in birds // Behav. Ecol. Vol. 16. No. 1. P. 138–144.
Wiens J.J. 1999. Phylogenetic evidence for multiple losses of a sexually selected character in phrynosomatid lizards // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 266. No. 1428. P. 1529–1535.
Wiens J.J. 2000. Decoupled evolution of display morphology and display behaviour in phrynosomatid lizards // Biol. J. Linn. Soc. Vol. 70. P. 597–612.

Wiens J.J. 2001. Widespread loss of sexually selected traits: how the Peacock lost its spots // Trends Ecol. Evol. Vol. 16. No. 9. P. 517–523.
Wiewandt T.A. 1969. Vocalization, aggressive behavior, and territoriality in the Bullfrog, *Rana catesbeiana* // Copeia. 1969. P. 276–285
Wigand A. 1874. Der Darwinismus und die Naturforschung Newtons und Cuviers. Braunschweig. Bd. 1. 180 S.
Wikelski M., Carbone C., Bednekoff P.A., Choudhury S., Tebbich S. 2001. Why is female choice not unanimous? Insights from costly mate sampling in marine iguanas // Ethology. Vol. 107. P. 623–638.
Wikelski M., Carbone C., Trillmich F. 1996. Lekking in marine iguanas: female grouping and male reproductive strategies // Anim. Behav. Vol. 52. P. 581–596.
Wiklund C., Forsberg J. 1991. Sexual size dimorphismi in relationt to female polygamya and protandry in butterflies: a comparatives study of Swedish Pieridae and Satyridae // Oikos. Vol. 60. P. 373–381.
Wiley R.H. 1974. Evolution of social organization and life history patterns among grouse // Quart. Rev. Biol. Vol. 149. P. 201–227.
Wiley R.H. 1981. Social structure and individual ontogenies: Problems of description, mechanism, and evolution // Perspectives in Ethology. 1981. P. 105–133.
Wiley R.H., Rabenold K.N. 1984. The evolution of cooperative breeding by delayed reciprocity and queuing for favorable social positions // Evolution. Vol. 38. No. 3. P. 609–621.
Wiley R.H., Wiley M.S. 1980. Spacing and timing in the nesting ecology of a tropical blackbird: comparison of populations in different environments // Ecol. Monogr. Vol. 50. No. 2. P. 153–178.
Wilkinson G.S., Reillo P.R. 1994. Female choice response to artificial selection on an exaggerated male trait in a Stalk-Eyed Fly // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 255. No. 1342. P. 1–6.
Williams G.C. 1966. Adaptation and natural selection. Princeton, N.J.: Princeton Univ. Press.
Willson M.F., Burley N. 1983. Mate choice in plants. Princeton, N.J.: Princeton Univ. Press.
Wingfield J.C., Hegner R.E., Dufty A.M., Ball G.F. 1990. The "challenge hypothesis": Theoretical implications for patterns jf testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies // Amer. Nat. Vol. 136. No. 6. P. 830–846.
Wingfield J.C., Sapolsky R.M. 2003. Reproduction and resistance to stress: When and how // J. Neuroendocrinol. Vol. 15. P. 711–724.
Wink M., Dyrcz A. 1999. Mating systems in birds: a review of molecular studies // Acta ornithol. Vol. 34. No. 2. P. 91–109.
Witschi E. 1936. Secondary sex characters in birds and their bearing on the theory of evolution // Scientia. Vol. 60. P. 262–270.
Wogel H., Abrunhosa P.A., Pombal J.P. Jr. 2005. Breeding behaviour and mating success of *Phyllomedusa rohdei* (Anura, Hylidae) in south-eastern Brazil // J. Nat. Hist. Vol. 39. No. 22. P. 2035–2045.
Wogel H., Abrunhosa P.A., Pombal J.P., Jr. 2006. Choruses organization in the Leaf-frog *Phyllomedusa rohdei* (Anura, Hylidae) // Herpetol. J. Vol. 16. P. 21–27.
Wollerman L. 1999. Acoustic interference limits call detection in a Neotropical frog *Hyla ebraccata* // Anim. Behav. Vol. 57. P. 529–536.
Wollerman L., Wiley R.H. 2001. Background noise from a natural chorus alters female discrimination of male calls in a Neotropical frog // Anim. Behav. Vol. 63. No. 1. P. 15-22.
Woolfenden G.E., Fitzpatrick J.W. 1978. The inheritance of territory in group-breeding birds // Bioscience. Vol. 28. P. 104–108.
Wright D.B. 1993 Evolution of sexually dimorphic characters in peccaries (Mammalia, Tayassuidae) // Paleobiology. Vol. 19. P. 52–70.
Wynne-Edwards V.C. 1962. Animal dispersion in relation to social behavior. Edinburgh: Oliver and Boyd.
Yáber M.C., Rabenold K.N. 2002. Effects of sociality on short-distance, female-biased dispersal in tropical wrens // J. Anim. Ecol. Vol. 71. P. 1042–1055.
Yamaguchi T., Tabata S. 2004. Territory usage and defence of the Fiddler Crab, *Uca lactea* (De Haan) (Decapoda, Brachyura, Ocypodidae) // Crustaceana. Vol. 77. No. 9. P. 1055–1080.
Yasukawa K. 1981. Male quality and female choice of mate in the Red-Winged Blackbird (*Agelaius phoeniceus*) // Ecology. Vol. 62. No. 4. P. 922–929.
Yasukawa K., Knight R.L., Skagen S.K. 1987. Is courtship intensity a signal of male parental care in Red-winged Blackbird? // Auk. Vol. 104. P. 628–634.

Young K.A., Genner M.J., Joyce D.A., Haesler M.P. 2009. Hotshots, hot spots, and female preference: exploring lek formation models with a bowerbuilding cichlid fish. Behav. Ecol. doi:10.1093/beheco/arp038

Young K.V., Brodie E.D., Jr., Brodie E.D., III. 2004. How the horned lizard got its horns // Science. Vol. 304. P. 65.

Zack S., Rabenold K.N. 1989. Assessment, age and proximity in dispersal contests among cooperative wrens: field experiments // Anim. Behav. Vol. 38. P. 235–247.

Zahavi A. 1974. Communal nesting by Arabian Babbler. A case of individual selection // Ibis. Vol. 118. P. 84–87.

Zahavi A. 1975. Mate selection — a selection for a handicap // J. Theor. Biol. Vol. 53. P. 205–214.

Zahavi A. 1993. The fallacy of conventional signaling //. Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. Vol. 340. P. 227–230.

Zahavi A., Zahavi A. 1997. The handicap principle. N.Y.: Oxford Univ. Press.

Zamudio K.R. 1998. The evolution of female-biased sexual size dimorphism: A population-level comparative study in horned lizards (*Phrynosoma*) // Evolution. Vol. 52. P. 1821–1833.

Zeh D.W., Zeh J.A., Tavakilian G. 1992. Sexual selection and sexual dimorphism in the Harlequin Beetle *Acrocinus longimanus* // Biotropica. Vol. 24. No. 1. P. 86–96.

Zuk M. 1987. Variability in attractiveness of male field crickets (Orthoptera: Cryllidae) to females // Anim. Behav. Vol. 35. No. 4. P. 1240–1248.

Zwiers P.B. 2009. Use of molecular techniques to address the evolution of display traits in the Ptilonorhynchidae and other passeriform species. PhD Dissertation. Univ. of Maryland. 158 p.

Предметный указатель

Агрегации репродуктивные (*см. также* Тока) 84, 194, 218–219, 253–257, 258–259, 265, 269, 275–276, 278, 281, 353–
– взрывного типа 30, 46, 204, 212, 219–220, 229–231
– у амфибий бесхвостых 223–229
— дистанция индивидуальная в размещении самцов 221, **224**, 225, 227, 230,
– у млекопитающих 270–275, 275–281
– у насекомых 258–259
– у птиц 260–268
– у рыб 259–260, 309

Адаптационизм 6, 11, 13–16, 21, 30, 53, 98, 109, 170, 174, 186, 198, 233, 256, 296, 322, 328, 330, 337, 347
– методология его
— клиповый функционализм 3, 17, 54–55, 77, 142, 157
– парадигма панглоссианская 337, 363

Аллометрия 27, 29, 58, 59, **80–**85, 90, 94–95, 97, 123–125, 133–135, 146, 167
– восемь гипотез ее соотношения с размерным половым диморфизмом 83–85
– Ренша правило 80, 81, 83, 84, 90, 95–97

Амфибии бесхвостые Anura 19, 77, 78, 80, 82, 97, 114–116, 147, 156–157, 198, 218–233, 258
– древолазы Dengrobatidae 220–223
— *Dendrobates pumilio* 221–223
— *Dendrobates ventrimaculatus* 221, 222
– жабы Bufonidae 114, 195, 230, 232
– квакши Hylidae 114, 223–227, 229, 231, 232, 247,
— филломедузы Phyllomedusinae 223, 225, 228, 231
– клыкастые лягушки *Limnonectes* **156**–157
– лягушки Ranidae
— озерная лягушка *Rana ridibunda* 230
— остромордая лягушки *Rana arvalis* 77, 258
— травяной лягушка *Rana temporaria* 77, 258
— *Rana catesbeiana*
— *Rana clamitans*
– мантеллы Mantellidae 114, 220
– прыгуньи (гиперолииды) Hyperoliidae
— африканская раскрашенная лягушка *Hyperolius marmoratus* 224, 225–226, 231, 232, 241
– узкороты Microhylidae 115

Антисимметрия **126**, **213**, 358

Антропоморфизм (см. также Полового отбора доктрина: антропоморфизм ее)
– вклад Ч. Дарвина в становление его в качестве объяснительного принципа33, 35

Архетип 153

Асимметрия варьирующая (fluctuating asymmetry) 51, 6–62, 126–127, 154, 246, 358–361

Бейтмана принцип 253, 254, 255
– опровержение его 253

Видообразование 18, 29, 50–51, 308, 326, 329, 365

Внебрачные копуляции – 61, 65–66, 88, 247–250, 330–342, *см. также* Репродуктивный успех
– конкуренция спермы 48, 205, 206, 333–336

Вокализация рекламная самцов 38, 84
– амфибий бесхвостых 195, 220, 221, 222, 223, **224**, 225, 226, 228, 231, 232–233, 247–248,
— утрата ее вторичная 157
— маскировка ее внешними шумами 198, 232
– ластоногих 92, 93,
– насекомых 251–252
– птиц (*см. также* Песни птиц) 108, 285, 296–297, 304, 310, 311, 317
— упрощение ее в эволюции 109

Выбор полового партнера самками
– модели стратегий поиска 194–195, 201, 240–241, 260
— гипотеза случайного размещения самок (neutral–mate–choice hypothesis) 247

—— как следствие их филопатрии 240
– отсутствие избирательности самок в отношении внешнего облика самцов 107–109
– с «косвенным (генетическим) выигрышем» (indirect choice) 71, 196, 233, 249, 252, 309, 334, 362
– с «прямым выигрышем» (direct choice) 71, 199, 233, 309, 362
– «скрытый» (cryptic female choice) 334, 362 – *см. также* Внебрачные копуляции

Гандикапа схема 37, 43, 44, 61, 63, 67, 71, 185, 192, 312, 342–358, 362, 365
– гипотеза повышенной стоимости морфогенеза при индивидуальном развитии носителей эксцессивных структур 128, 357, 360
– гипотеза повышенной смертности самцов 37, 185, 342
— у бесхвостых амфибий 357–358
— у млекопитающих 353–355
— у птиц 347–350
— у ящериц 355–356
– гипотетическая связь с явлением варьирующей асимметрии 37, 126
– коммуникация«честная» 7, 37, 38, 43, 44, 71, 18, 158, 185, 216, 217, 248, 250, 268, 343, 347, 359, 362
– об энергетической стоимости активности самцов 350–353
— гематокрита уровень как гипотетический компонент ее 64, 351
— локомоция 63, 127–128, 356
— моторика демонстрационного поведения 350
— песенное поведение 343–347

Гипертелия (*см. также* Признаки внешней морфологии эксцессивные) 23, 160

Гипотезы дополнительные *ad hoc* (*см также* Поведение по обустройству токовых площадок самцами) 10, 13, 15, 68, 89, 116, 118, 128, 144, 176, 185, 206, 219, 228, 285, 357, 362, 369
– «взаимного полового отбора» самцами и самками 119
– «переключения» в восприятии социальных сигналов (switching hypothesis) 118
– «переноса» (transference hypothesis) 119
– «предсуществовавших признаков» (pre–existing trait hypothesis) 323
– «модель преследования» (chase away model) 120

Гипотезы эволюции полового диморфизма (*см. также* Половой конфликт)
– макроэволюционного характера 9, 26, 121, 134, 136, 158, 186, 313, 364
– микроэволюционного характера 9, 121, 134, 186, 364
– эволюции гормональных детерминантов его у птиц 105–106

Диморфизм половой *см. также* Аллометрия, Гипотезы эволюции его,
Признаки вторичные половые
– в структуре покровов 53, 77, 122, 141
— насекомые 123–130, 131–134
— млекопитающие (*см. также* Рога млекопитающих) 160–190
— птицы 53, 148–156, 150–156, 299– 303, 303–**304**, **305**, 306, 313
—— антериоризация 291–292
— рептилии 141–144, 145–148
— подразделение их на «орнаменты» и «оружие» 144–145, 147–148, 159–160
– гипертрофированный 24, 34, 42, 84, 123, 133, 134, 155, 165
– гормональные детерминанты его
— у бесхвостых амфибий 115
— у птиц 148–156
– окрасочный см. Дихроматизм
– размерный 79–85
— насекомые 124–126, 98, 100–101
— млекопитающие 79, 85–87, 90–**91**, 100, 166–167, 181, 353
— пауки 98–100
— птицы 81, 95–96, 112–**113**, 283–285
— ракообразные 216
— ящерицы 136
– основы генетические и физиологические его 76–77, 78–79, 101, 105–106, 115, 157

Дихроматизм половой 121
– у бесхвостых амфибий 114–116
– у птиц 101–**102**, **103**, 104, 105–107, 112, **113**, 340, 349
— приобретение яркой окраски самками 116, 118
— утрата яркой окраски самками 111
— утрата яркой, окраски самцами 107, 109–111, 322
– у ящериц 116, 141–142
— утрата яркой, окраски самцами 109

Дрейф генетический 36, 103, 112, 118, 144, 155, 365

Забота о потомстве 95, 96 (*см. также* Родительский вклад)
– амфибии бесхвостые 156, 157, 220–221, 222, 228
– птицы 244, 245, 246, 269, 317, 331, 332

Инерция эволюционная 24, 81, 90, 94, 121, 134, 158, 179, 260, 283, 345

Коммуникация 56, 135, 287, 296, 298, 311–312, 351
— «честная» см. Гандикап: коммуникация «честная»
– как процесс, организованный в системе пространственно–временных координат 295–296
– системы коммуникативные 312
— дивергентная эволюция их 296

Конфликт полов *см.* Половой конфликт

Ластоногие, репродуктивная биология (см. также Млекопитающие: ластоногие)

– годовой цикл 275–276
– социальное поведение
— лежбища
— типы их 276–278
— поведение самцов 279–281
— поведение самок 278–279
— роль субстрата (суша, лед и пр.) в их топологии 93, 276
— территориальность 92– 93

Млекопитающие
– Грызуны Rodentia 82, 147, 159, 258, 271
— беличьи Sciuridae 82
— гоферы Geomyidae 82
—мешотчатые крысы Heteromyidae 82
— мышиные Muridae 82
— хомяковые Cricetidae 82
– Зайцеобразные Lagomorpha 82
– Китообразные 190
— бутылконос *Hyperoodon ampullatus 190*
— дельфины 190
— нарвал *Monodon monoceros* 190
– Ластоногие Pinnipedia (см. также Ластоногие, репродуктивная биология) 82, **91**
— тюлени настоящие Phocidae 92, 93, 276
—— морской слон северный *Mirounga angustirostris* 92, 276, 277, 278, 280, **285**
—— морской слон южный *Mirounga leonina* 92, 275, 279–**280**
—— нерпа, тюлень обыкновенный *Phoca vitulina* 92–93
—— тюлени–монахи *Monachus* spp. 93
—— тюлень Уэддела *Leptonychotes weddellii* 92
—— тюлень хохлач *Cystophora cristata* **285**
— тюлени ушастые Otariidae 92, 276, 277
—— котик морской северный *Callorhinus ursinus* 94, 276, 278, 280
—— котик морской антарктический *Arctocephalus gazella* 278, 364
—— котик морской кергеленский *Arctocephalus philippii* 92
—— лев морской калифорнийский *Zolophus californianus* 92
—— лев морской южноамериканский *Otaria byronia* 277
—— морж *Odobenus rosmarus* 93
—— сивуч *Eumetopias jubatus* 90, 276, 277
– Насекомоядные
— Землеройки Soricidae 82
– Непарнокопытные Perrisodactyla 82, 160, 161, 168, 169, 171, 173, 189
— лошадиные Equidae 161, 165, 171, 348
—— зебра бурчеллова *Equus burchelli* 173
—— зебра Греви *Equus grevyi* 171, 173
—— халикотерии *Tylocephalonyx* **189**
— Носороговые Rhinocerotidae 165, 166, 168, 169
—— носорог суматранский *Dicerorhinus sumatrensis* 68, 169
– Парнокопытные Artiodactyla 82, 160, 161, 165, 167, 168, 169, 171,173, 189, 271
— бегемотовые Hippopotamidae 161, 190
— верблюдовые Camelidae 161, 165, 169
— вилороговые Antilocapridae 162, 163, 166, 178, 179, 188
—— вилорог *Antilocapra americana* 162, 163, 188
— жирафовые Giraffidae 162, 163, 166, 167, 178, 188, 189
—— жираф *Giraffa camelopardalis* 54–**57**, 59, 70, 148,
—— окапи *Okapia johnstoni* 178
— олени Cervidae 159, 161, **162**, 165, 166, 167, 182, 186, 187, 188, 189, 271, 273,
— кабарги Moschidae 162, 163, 166, 167, 170, 186
—— кабарга *Moschus moschiferus* 172
— косули *Capreolus* 179
— лоси *Alces* 179
— мазамы *Mazama* 170, 171
—— *Mazama gouazoubira* **172**
— мундтжаки *Muntiacus* 167
—— *Muntiacus muntjak* 188, 189
— олени настоящие *Cervus* 179, 340
—— лань *Dama dama* 182–184, 187, 273–275
—— олень благородный *Cervus elaphus* 182, 281, 340
—— олень северный *Rangifer tarandus* 178, 179
— олени американские *Odocoileus* 187
— оленьки Tragulidae 171
—— канчиль большой *Tragulus napu* 172
—— канчиль малый *Tragulus javanicus* 172
— пекариевые Tayassuidae 165
— полорогие Bovidae 82, 161, 162, 163, 165, 167, 178, **179**, **180**
Антилопы 168, 169, 172, 178, **180**, 181, 218, 271, 274, 278
—— газели *Gazella* 178
—— гарна *Antilope cervicapra* 272
—— дикдик Гюнтера *Rhynchotragus guentheri* 173
—— дикдик обыкновенный *Rhynchotragus kirkii* 173
—— дукеры *Cephalophus* 178
—— козел болотный *Adenota kob thomasi* 271–272, 274
—— ориби *Ourebia ourebi* 173
—— прыгун *Oreotragus oreotragus* 173, 177, 179
—— топи (корригум) *Damaliscus corrigum* 273
—— сассаби *Damaliscus lunatus* 272
Бараны *Ovis* 162
—— муфлон *Ovis orientalis* 178
Козлы Caprini 162, **180**
—— козел горный *Capra ibex* 184–**185**
— свиные Suidae 23,147, 165
– Приматы (*см. также* Приматы, социальное поведение) 82, **86**
— подотряд Мокроносые Strepsirhini 86, 87, 89
—— инфраотряд Лемурообразные Lemuriformes 86, 89
—— инфраотряд Лориобразные Loriformes 86, 89
— Подотряд Сухоносые Haplorhini 89
—— широконосые обезьяны Нового Света Platyrrhini 86, 88, 211
—— уистити *Callithrix jacchus* 211

—— ревуны *Alouatta* 88
—— узконосые обезьяны Старого Света Catarhini 86, 88, 211
мартышковые Cercopithecoidea 88
—— макаки *Macaca* 88
—— павианы *Papio* 88
человекообразные Hominoidea 88
—— бонобо 271
—— гиббоны 88, 211
—— гориллы 56, 88, 271
—— шимпанзе 271
– Рукокрылые Chiroptera 82
– Сире́ны Sirenia 190
— дюгонь *Dugong dugon 190*
– Сумчатые
— хищные сумчатые Dasyuromorphia
—— землеройка сумчатая *Sminthopsis crassicaudata* 354
—— куница сумчатая пятнистая *Dasyurus hallucatus* 354
—— крыса большая сумчатая *Phascogale tapoatafa* 354
——мышь сумчатая *Antechinus stuartii* 353–354
— кенгуровые Macropodidae 82
– Хищные Carnivora
— кошачьи Felidae
—— лев африканский 206–207, 340
— куньи Mustelida 82
— мангустовые Herpestidae
—— мангуст карликовый *Helogale parvula* 211
— суриката *Suricatta suricatta* 211
— псовые Canidae
—— волк *Canis lupus* 211–212
—— собака гиеновая *Lycaon pictus* 211, 212
– Хоботные
— слоны Proboscidea 82, 165
—— слон африканский *Loxodonta africana* 185

Моллюски 20, 302, 319, 326

Насекомые Insecta
– полужесткокрылые
— водомерки Gerridae 82, 97
– двукрылые Diptera
— муха навозная *Scatophaga stercoraria* 201–203
— мухи плодовые *Drosophila* 302
— *Drosophila conformis* 258–259
— *Drosophila melanogaster* 253
– жесткокрылые (жуки) Coleoptera 77, 97, 123–**134**
— Scarabaeidae **28**
—— Dynastinae
—— геркулесы *Dynastes* 123
—— дупляки *Golofa* 123
—— слоновые жуки *Megasoma* 123
—— японский рогатый жук *Trypoxylus dichotoma* 124, **127–128**, 129–131, 132, 357
— Lucanidae **28**
— навозники *Onthophagus* **123**, 124, 126, 128, 130, 131, 132, **133**, 134, **360**
— короеды Scolytidae
—— *Ips pini* 199–201
— лейодиды Leiodidae
—— *Agathidium* **126–127**
—— *Agathidium pulchrum* 13
— усачи Cerambycidae
—— *Acrocinus longimanus* **123**
— жуки–олени Lucanidae 124
– муравьевидки Sepsidae 97
– перепончатокрылые 97
– прямокрылые 218
— сверчки 281
—— *Gryllus lineaticeps* 251–252
—— *Teleogrillus commodus* 335–336
– стрекозы 259, 242, 259, 340
—— *Calopteryx splendens* 196–197, **198**, 259
– термиты 211
– чешуекрылые (бабочки) 49, 78, 150, 157,
—— *Pararge aegeria* 195, 259, 302, 340
– цикады
—— *Magicicada septendecim* 195

Наука *см.* Познания процесс

Объяснения
– по результату, «подтверждения следствием» 295
– структурные 328
— атрибутивные 328
— субстанциальные 328
– телеологические 21
– функциональные 27–28, 83, 85, 235, 327
— слабость их 84–85, 289, 290. 293
— функционализм клиповый 3, 17, 54–55, 77, 142, 157
– экспланандум и эксплананс 87, 96

Окраска покровов
– эволюционные преобразования ее 101–121
— как составной части трансформирующихся морфотипов 291–293
– как результат изменений в сфере взаимодействий между регуляторными генами 302

Организация социальная (*см. также* Агрегации репродуктивные; Ластоногие, репродуктивная биология: лежбища; Отношения между полами: классификации систем спаривания) 18, 40, 58, 207
– классификации способов ее 207–208, 223, 229, 223
– пространство социально организованное
— координаты пространственно–временные 191, 192, 199, 296
— социальной активности центры 137, 172, 201, 213, 260, 268, 317
– типы ее
— колонии 84, 112, 241, 246, **269**, 270, 282, 297, 329, 336, 342
— разнообразие их в сем. Icteridae **234**
— коммуны 208–209, 211, 233, 337,
—— психологической кастрации эффект 211
— территориальность классическая 22, 168, 170, 171, 181, 192, 193, 223, 229, 230, 231, 233, 235, 257
— тока 40, 49, 65, 95, 97, 107, 183, 191, 194, 199, 202, 203, 207, 218, 223, 227, 229, 231, 235, 251, 258–268, 270–275, 309, 310**,** 311**,** 315, 321
—— арены разреженные **283**, 284, 310, 312, 315, **316**, 317, 319, 323
—— модель «горячих точек» 229
—— «парадоксе тока» 226
—— эволюция токов 282–286

Ортогенез 23, 24, 26, 160, 303
– аристогенез 23
– эволюция «свободная» 158
– эволюционные траектории 293

Отбор естественный 7, 15, 20, 21, 22–23, 30, 42, 43, 44, 50, 54, 74, 98, 106, 134, 141, 146, 148, 288, 289, 294, 306, 308, 313, 365, 366, 367,
– в соотношении с отбором половым 22, 35–36, 37, 52, 53, 56, 57, 60, 62, 63, 66, 67, 83, 118, 126, 142, 147, 153, 174, 176, 343, 362,
— неясность проведения границы между тем и другим 21, 36, 45, 53, 74, 244, 341

Отношения между полами (mating systems)
– классификации систем спаривания (mating systems) 87–88
— типичные дефекты их 87, 92, 95, 207–208, 223
– моногамия 87, 88, 93, 96–97, 112, 155, 173, 175, 176, 179, 209, 211, 219, 235, 243, 254, 257, 258, 282, **283**, 284, 308, 309, 310, 317, 330, 331, 338, 339, 340, 342
— статус–моногамия 208
— территориальная 65, 167, 207, 208, 219, 270, 337
– полиандрия 96, 114, 254, 257, 258
– полигамия 73, 219, 257
– полигиния 84, 86, 87, 96, 114, 200, 234, 282, 283,
— гаремная 90, 207
—— гарем 173, 182, 241, 243, 245, 247, 281

—— гарем, искажение содержания понятия (*см. также* Половой отбор: «интенсивность» его – «величина гаремов самцов») 56, 87, 90, 92, 93, 94, 276, 277, 278, 279,

— последовательная 286
— ресурсная 207–208,
—— одновременная территориальная 90, 340
— факультативная 139, 235
– промискуитет (*см. также* Внебрачные копуляции) 86, 88, 97, 100, 112, 114, 155, 207, 208, 212, 219, 247, 257, 258, 260, 261, 268, 270, 282, 283, 284, 308, 331, 337, 339, 353
— взрывные системы размножения 30, 46, 204, 212, 219–220, 229–231

Парадигма 17, 21, 29, 30, 34, 47, 53, 54, 63, 123, 328, 347, 359 (*см. также* Познания процесс)
– ажиотаж в момент становления ее 67, 70, 334, **335**, 359
– верификация как стратегия сохранения ее 61, 67, 70, 148, 247, 248, 328, 356
– как система построений, живущая собственной жизнью 17, 32, 34, 329, 363, 365
– как фактор канализации мышления 68, 69, 115, 131, 158, 226, 240, 283, 285, 366
— роль массмедиа и околонаучной популярной литературы 59, 67, 68
— социально–психологические детерминанты его 30, 70, 75, 268, 334–335
– смена одной на другую 332
— социобиологии на доктрину полового отбора (*см. также* Социобиология) 330, 332

Паукообразные 31, 72, 80, 81, 83, 97–**99**, 100 , 312
– *Stegodyphus lineatus* 101

Песни птиц 78, 297,
– как гипотетическая мишень полового отбора 343–347
– как иникатор генетического качества самцов 193, 236, 240, 242, 245, 347, 364

Поведение
– агонистическое 129–130, 145, 171, 176, 182–**184**, 209–210, 219–220, 229, 231, 286, 294, 298, 310, 311, 313–315
– агрессивное 18, 92, 100, 118, 140–141, 171, 177, 178, 190, 204, 208, 209, 212, 221–222, 231, 242, 243, 244, 257, 263–264, 268, 280, 293, 298, 309, 318, 332, 355, 356, 358
– алломиметическое 266
– брачное 22, 29, 32, 38, 53, 92, 131, 140, 198, 216, 234, 294, 298, 299–301, 302–303, 304–306, 309, 312, 314, 318, 319, 320–321, 323, 334, 336, 350,
– гнездостроительное **73**, **74**, 294, 296–298, 322, **325**
– как научное понятие 21
– предбрачное райских птиц (*см. также* Поведение по обустройству токовых площадок самцами шалашников) 305, 310, 323, 327
– условность подразделения на названные категории 294, 298, 313–315, 318, 320–321
— гипотеза «включения» (co–option) элементов агрессивного поведения в брачное 320–321
– сигнальное – см. Сигнальное поведение
– социо–сексуальное 73, 86, 128, 129, 157, 208, 254, 257, 261, 264, 284, 342
— «альтернативные тактики» его 128–129

Поведение по обустройству токовых площадок самцами шалашников 315–316, 317–318, 318–319, 323–326
— гипотезы относительно происхождения и эволюции шалашей
—— гипотеза «переноса» 119–120, 321–322
—— «гнездовая» 322
—— «кормовая» 322

Познания процесс (см. также Гипотезы *ad hoc*, Объяснения, Парадигма)
– анализ 362
— дифференциация и детализации умозрительных категорий (сущностей) вопреки принципу «бритва Оккама» 362
— чрезмерное разрастание понятийного аппарата 11, 31, 32, 38, 51, 53, 145, 310, 362

– гипотеза 7, 10, 11–13, 14–15
— интерпретация эмпирических данных 9, 15, 18, 96, 149, 150, 196, 202, 216, 217, 228, 252, 253, 256, 279, 332, 363–364
—— контраст между качеством того и другого 32, 73
– гипотетико–дедуктивный метод 10, 14
– методы обработки данных
— статистика 7, 18, 62, 68, 70, 80, 85, 90, 92, 94, 96, 109, 129, 131, 182, 216, 225, 249, 267, 282, 291, 335, 336, 339, 340, 348, 349, 352, 356, 359, 364
—— вычисление корреляций 29, 42, **46**, 59, 80, 83, 84, 85, 86, 89, 90, 96, 97, 108, 129, 131, 168, 174, 181, 222, 236, 240, 242, 243, 245, 251, 252, 279, 280, 284, 286, 314, 319, 338, **346**, 361, 365, 366
—— корреляции и причинно–следственные связи 85, 96, 181, 251, 339, 346
– нормальная наука 7, 30, 31, 34, 46, 50
— верификация гипотез как тактика защиты господствующей парадигмы 61, 67, 70, 148, 247, 248, 328, 356
— поделки–однодневки как источник информационного шума 46, 59, 68, 70, 71, 94, 139, 217, 268, 316, 347
– рефлексия 10, 34, 256, 362
– теория 11, 12, 15, 19
— моды влияние на популярность ее 51–52, 68–69
— среднего уровня 11

Полиморфизм 43, 83, 123–128, 151, 179, 365,
– транзитивный 151

Половой конфликт (*см. также* Бейтмана принцип) 31, 44, 46–48, 50–51, 70, 254
– антагонистическая коэволюция полов гипотеза 31–32, 47
— как движущий фактор становления диморфных структур, обслуживающих коитус 31–32
— недоказанность этой схемы в отношении членистоногих 31

Полового отбора доктрина
– антропоморфизм ее 11, 20, 109, 158, 181, 194, 217, 219, 253, 255, 256, 319, 328, 332, 333
– догматизм ее 22, 67–69
– как господствующая парадигма по Т. Куну – (см. также Парадигма) 109, 123, 149, 205, 254, 256, 303, 355, 356
– как «половой отбор – 2» 369
– гандикап – *см.* Гандикапа схема
– неудержимый фишерианский (fisherian runaway process) 33, 34, 35, 39, 40–41, 42–43, 71, 120, 191, 193, 199, 321, 364, 365, 366
– псевдогенетика 363, 364
— хорошие гены 38, 71, 120, 131, 192, 193, 199, 205, 219, 222, 226, 233, 246, 248, 251, 266, 267, 275, 278, 281, 330, 331, 336, 337, 361, 365, 366, 367
—— гетерозиготность как показатель их 246, 278, 279, 364
—— гипотеза сексуального сына 233
— экспансия в другие сферы биологии 17, 51, 59, 329, 358
– конформизм научного сообщества в следовании ей 50, 69
— социально–психологические причины его 18, 34, 51, 69, 335, 366
– претензия ее на всеобщность охвата и объяснений биологических явлений *см.* выше – экспансия в другие сферы биологии

Половой отбор
– «интенсивность» его 46, 68, 87, 95, 96, 112, 174, 255, 257, 333, 345, 346
— «величина гаремов самцов» (*см. также* Отношения между полами: полигиния гаремная) 90, 93, 94, 155, 340–341
– как компонент отбора естественного – см**.** Отбор естественный: в соотношении с отбором половым
– как «эстетическая эволюция» 366–367
– определение его 44–45
– «разновидности» его
— внутриполовой 36–37, 177, 220, 260, 306, 309, 310, 312, 313, 333
— межполовой 24, 33, 36, 8, 48, 220, 260, 278, 300, 306, 309, 312, 313
— послебрачный см. Внебрачные копуляции: конкуренция спермы
– предпосылки к нему
— при моногамии 219, 331, 338, 340
— при полигинии и промискуитете (см. также Отношения между полами: полигиния гаремная)
– проверка реальности полового отбора в опытах по искусственному отбору 126, 253, 365–366
– принципы количественной оценки 340–341
— критика продуктивности подхода 341
– формальные модели математической генетики как основа доктрины 39–44, 364–366
— «доказательство» его существования Р. Фишером 40–41
— несовершенство моделей в качестве доказательной аргументации 41– 44, 366

Признаки внешней морфологии
– аллэстетические 25, 160
— антапосематические 25
— гамосематические 25
– эксцессивные (гипертелические, перигамические) 23, 24, 27, 34, 35, 37, 40, 116, 122, 123, 134, 142, 144, 147, 160, 165, 170, 186, 319, 350
— «признаки роскоши» по В.О. Ковалевскому 26, 27
— ориенты 23
— как гандикап см. Гандикапа схема

Признаки вторичные половые
– «множественные» 312–313
– физиологические основы их формирования 78–79, 101

– трактовка их в качестве продукта полового отбора («sexually selected traits») 69, 121, 122, 127, 144, 248, 343, 348, 358

Приматы (см. также Млекопитающие: приматы)
– половой диморфизм размерный 85–87

Псевдогенетика *см.* Полового отбора доктрина: псевдогенетика

Птицы *см. также* Песни птиц, Копуляции внебрачные
– Аистообразные Ciconiiformes
— ибисовые Threskiornithidae
— ибис красный *Eudocimus ruber*
— ибис лысый *Geronticus calvus*
– Веслоногие Pelecaniformes 81
– Воробьинообразные Passeriformes 70, 104–106, 111, 155, 235, 241, 260, 284, 291, 92, 303, 305, 315, 317, 322, 323, 347, 349
— австралийские славки Maluridae 337
—— блестящий малюр *Malurus splendens* 337–338
— американские иволги Icteridae 81, 84, 111, 112, 155, 234, 241, 260, 268, 270, 282, 283, 284, 343, 344, 347, 348
вороньи дрозды *Quiscalus* 97, 155, 268, 282
—— *Quiscalus maior* 269
—— *Quiscalus mexicanus* 155
—— *Quiscalus quiscula* 349
кассики 112, 113, 234, 268–269, 343–346
—— *Cacicus cela* 276
—— *Xanthopsar flavus* 270
оропендолы 112, **113**, 268–**269**, 343–346
трупиалы
—— трупиал краснокрылый *Agelaius phoeniceus* **241**–247, 270, 349
—— трупиал желтоголовый *Agelaius icterocephalus* 246
— американские славки Parulidae 114, 340, 290–291
—— желтогорлый певун *Geothlypis trichas* 339
— врановые Corvidae 211
—— сойка голошейная разноцветная *Cyanocorax mystacalis* 351
—— сойка красноклювая лазоревая *Urocissa erythrorhyncha* 351
— вьюрковые Fringillidae 96, 114, 284
— дроздовые Turdidae **102**
—— каменка плясунья *Oenanthe isabellina* 101
— котинги Cotingidae 81
— крапивниковые Troglodytidae 209, 210
—— крапивник домовый *Troglodytes aedon* 340
—— крапивник обыкновенный *Troglodytes troglodytes* 72–73
—— крапивник полосатоспинный *Campylorhynchus nuchalis* 209–**210**
— ласточковые Hirindinidae 67
—— ласточка береговая *Riparia riparia* 63, 67
—— ласточка городская *Delichon urbica* 63
—— ласточка деревенская, касатка *Hirundo rustica* 59–**66**
—— ласточка древесная *Tachycineta bicolor* 339
— лирохвосты Menuridae 315, 323
— манакины Pipridae 81, 223, 261, 262, 284, 295, 305,
—— *Manacus manacus* 263
—— *Pipra chloromeros* **314**,315
— мухоловковые Muscicapidae
—— мухоловка белошейка *Ficedula albicollis* 248–251
—— мухоловка пеструшка *Ficedula hypoleuca* 235–241, 251
— нектарницы Nectarinidae
—— *Antobaphes violacea* **152**–153
— овсянковые Emberizidae
— индиговый овсянковый кардинал *Passerina cyanea* 250, 347, 348
— райские птицы Paradisadeidae 54, 81, 122, 284, 303–309, 310–311, 312, 315, 316, 317, 318, 323, 327
— сахарные медососы Promeropidae 152
—— капский сахарный медосос *Promerops cafer* 152–153, 338–339, 340
— синицы толстоклювые Paradoxornithidae 70
—— синица усатая *Panurus biarmicus* 70–71
— ремезовые Remizidae
—— ремез европейский *Remiz pendulinus* 71, 73, **74**
— славковые Sylviidae 211
—— *Cisticola juncidis* **73**
— скворцовые Sturnidae **102**, 118
— сорокопуты настоящие Laniidae 74, 153–**155**, 291
—— жулан индийский *Lanius vittatus* 296–297
—— сорокопут серый *Lanius excubitor* 342
— сорокопуты кустарниковые Malaconotidae **102**
— сорочьи жаворонки Grallinidae 211
— танагры Thraupidae 110–111, 118
— тимелиевые Timaliidae 211
— ткачиковые Ploceidae 81, **325**
вдовушковые Viduidae 150–151
—— *E. axillaris* **151**
—— *Euplectes orix* 152, 336,
—— *Euplectes progne* **149**
— шалашники (беседковые птицы) Ptilonorhynchidae 7, 11, 53, 74, 81, 102, 119–120, 312, 315–327
—— шалашник атласный *Ptilonorhynchus violaceus* 318, 319, 321, 324, 328
– Гусеобразные Anseriformes 81, 105, 106, 112, 113, 114, 120,349
— утиные Anatidae **102**, **110**, 120, 260
—— каролинская утка *Aix sponsa* 348
—— кряква *Anas platyrchynchos*
—— мандаринка *Aix galericulata* **288**, 351
—— серая утка *Anas strepera* 348
– Дневные хищные Falconiformes 80, 81, 284
– Дятлообразные Piciformes 349
— дятловые Picidae

—— дятел желудевый *Melanerpes formicivorus* 208
— медоуказчики Indicatoridae 81
– Журавлеобразные Gruiformes
—— стерх *Sarcogeranus leucogeranus* 315
— дрофиные Otididae 81, **261**
— пастушковые Rallidae
—— султанка *Porphyrio porphyrio* 208
– Колибри Trochiliformes 81, 284, 314–315
– Кукушкообразные Cuculiformes 81
—— кукушке ани *Crotophaga sulcirostris* 208
– Курообразные Galliformes 81, 105–107, 109, 120–121, 300, **301**, 302
— тетеревиные Tetraonidae 81, 262, 263, 264, 271, **283**, 284
—— тетерев большой луговой *Tympanuchus cupido* 261, 263
— тетерев–косач *Lirurus tetrix* 102, 262, 264–268, 272, 340
—— тетерев острохвостый *Pediocetes phasianellus* 261
—— тетерев шалфейный *Centrocercus urophasianus* 261
— фазановые Phasianidae 313
—— аргус большой *Argusianus argus* 301–302, 305
—— аргус хохлатый *Pheinardia ocellata* 301–302
—— павлин африканский *Afropavo congensis* 301–302
—— павлин индийский *Pavo cristatus* 7, 30, 32, 40, 43, 54, 106, 148–149, 251, 299–301,
—— павлин яванский *Pavo muticus* 301
—— перепел Гамбела *Callipepla gambelii* 107–109, 315
—— перепел обыкновенный *Coturnix coturnix* 106
—— перепел чешуйчатый *Callipepla squamata* 107–109, 315
—— фазаны павлиньи 107, 301
– палеогнаты 106
— рея *Rhea americana* 351, **352**
— страус африканский *Sruthio camelus* 105, 106, 148, 351, **352**
— тинаму 102, 105, 106
– Пингвины 349
– Попугаеобразные Psittaciformes 81
– Ракшеобразные Coraciiformes 211
— зимородковые Alcedinidae)
—— зимородок *Alcedo attis* 101
— удодовые *Upupidae*
—— удод *Upupa epops* 101
— момоты Momotidae
—— *Eumomota superciliosa* **119**, 351
— щурковые Meropidae 211, 380
– Ржанкообразные Charadriiformes 81, 105, 349
— ржанковые Charadriidae
—— зуек морской *Charadrius alexandrines* 120
— бекасовые Scolopacidae
—— дупель *Gallinago media* 195, 261
—— турухтан *Philomachus pugnax* 40, 191, 262, 263, 264, 266
– Совы Strigiformes 81
– Стрижеобразные Apodiformes
— стриж черный *Apus apus* 63
– Трубконосые Procelariiformes 81, **290**, 349
— качурки Hydrobatidae 290

Ракообразные 20, 31, 76, 78, 80, 83, 213, 340
– крабы бегающие Ocypodidea
— крабы манящие *Uca* **213**–217, 356–**357**

Ренша правило – см. Аллометрия

Репродуктивный успех самцов 29, 46, 60, 72, 73, 74, 87, 92, 100, 129, 131, 132, 148–149, 170, 182, 195, 205, 222, 224, 225–226, **237**, 247, 253, 260, 263,
– дифференциальный 34, 44, 264, 329
— как единственный эмпирически проверяемый аргумент в пользу реальности полового отбора 319, 329
– наблюдаемый (apparent) 337
– реальный (actual) 337

Рептилии
– динозавры 23–25, 27, 146
— ящероногие (зауроподы) 57–59
— цератопсии 24–25, 27, 59
– Змеи Serpentes 82
– Черепахи Chelonia 82
—— степная *Testudo horsfieldi* 204
– ящерицы Lacertilia 82
— агамовые Agamidae 116, 135, 142, 147, 205
—— агама кавказская *Laudakia caucasia* 137–138, 139–140, 141, 143, 206, 355
—— агама степная*Trapelus sanguinolentus* 138–139, 140–141, 205, 206
— анолисы Polychrotidae 145
— игуановые Iguanidae **117**, 135, 136
—— игуана морская *Amblyrhynchus cristatus* 258
— настоящие Lacertidae
—— прыткая *Lacerta agilis* 204–205
— фринасомовые *Phrynosomatidae* 116,136
—— *Sceloporus jarrovi* 355
—— рогатые (жабовидные) *Phrynosoma* **145**–**147**
— хамелеоны Chamaleonidae **143**, 145

Рога млекопитающих
– гипотезы происхождения их 167–170, 188–190
– гипотезы функционального назначения их 159–160, 174–176
— использование в социальных взаимодействиях 182–184
– гистогенез 186–187
– половой диморфизм 176–177,
— гипотезы его становления 177–181
— как родовой признак **180**
— полиморфизм внутривидовой 179
– с позиций представлений о гандикапе 184–185
– типы их 162–**163**, 188
— проблема гомологий 163, 186,
– эволюция в разных таксонах 163–165
— как процесс ортогенетический 26, 165–167

Родительский вклад 7, 46, 64, 98, 100, 120, 193, 236, 245, 332, 364

Рыбы 19, 44, 76, 77, 80, 97, 302,
— бычок *Pomatoschistus minutus* 195
— колюшка трехиглая *Gasterosteus aculeatus* 193–194, 196
— морская собачка–павлин *Salaria pavo* **360**
— нерка *Oncorhynchus nerka* **212**–213
– пецилиевые Poeciliidae **368**–369
– цихлидовые 259–**260**
— *Haplochromis* 197–198
— *Hemitilapia oxyrhynchus* 309
— *Pundamilia pundamilia* 194, 260
— *Pundamilia nyererei* 260

Сенсорные механизмы
– гипотеза «сдвига в сенсорных предпочтениях особей (sensory bias) 150, 366–**368**
– ограничения на дискриминацию облика половых партнеров 198

Сигналы коммуникативные см. также Сигнальное поведение, Сигнальное поле:
– акустические см. Вокализация рекламная самцов, Песни птиц
– единообразие сигналов, адресуемых самцами половым партнерам и конкурентам 313–315
– «демонстраций» категория 293, 295, 296, 306
— подчиненность контексту
– полимодальные 312
— окрасочные и моторные компоненты 291, 303–304, 314
— окрасочные, моторные и акустические компоненты 299
– репертуар их у данного вида 136–139, 183–184, 193, 245, 288, 293, 305
— межвидовые различия 140–141, 301
– «честные» *см.* Гандикап: коммуникация «честная»

Сигнальное поведение см. также Коммуникация
– неотделимость его от прочих форм активности, обеспечивающих процесс воспроизведения потомства 294, 296–298, 311
– системный характер его, не сводимый к перечню «сигналов» 294, 295–296
– трактовки его в доктрине полового отбора: как механической суммы дискретных сигналов–«демонстраций», выполняющих собственные функции и эволюционирующие независимо друг от друга 307, 311–312, 314

Сигнальное поле: 218
– акустическое 198, 223–226
– полимодального характера 271

Социобиология 46, 50, 194, 205, 219, 256, 330,
– как одна из составляющих доктрины полового отбора 255, 256,
— постепенное вытеснение ее этой доктриной 330, 332

Территориальность
– как конвенциональная система снижения конкуренции между особями одного пола 170–171
— как механизм устранения открытого антагонизма между самцами 22

Территория
– качество ее как критерий «выбора» самцов самками 65, 192, 193, 194, 200, 221, 222, 237, 238, 242, 243, 244, 245, 273–**274**
– групповая 208, 211
– мечение как способ пассивной охраны ее 171–173
– микротерритории в колонии (*см. также* Организация социальная: колонии) 298, 336

Черви
– морской кольчатый червь *Bonellia viridis* 76

Членистоногие 36, 47, 77, 98, 203, 204
— меристомовые 203
— мечехвост *Limulus polyphemus* **203**–204
– многоножки
— *Alloporus uncinatus* 204
– насекомые – *см.* Насекомые
– паукообразные см. Паукообразные
– ракообразные – *см.* Ракообразные

Эво–дево 16, 115, 134, 186

Этология 17, 22, 29, 63, 92, 135, 136, 139, 141, 186, 192, 256, 287–289, 293–295, 321, 365, 367
– ритуализации гипотеза 288
– социоэтология 208
– этограмма 293, 294

Эффект массы 259, 274

Именной указатель

Архипенко Е.В. 63
Бейтман А. Дж. . 253, 254, 255, 332, 333
Берман Д.И. 258
Бутурлин С.А. 19
Веннер А. (Wenner A.) 335, 357, 366
Волчанецкий И.Б. 291
Вольтер (Voltaire F.) 337
Галиченко М.В. 204
Гидденс Э. (Giddens A.) 181
Голубовский М.Д. 340, 341
Гороховская Е.А. 21
Давиташвили Л.Ш. 19, 20, 22–27, 59, 122, 144, 147, 159, 160, 184, 192
Дарвин Ч. (Darwin Ch.) 2, 7, 14, 17, 19, 20, 21- 27, 30, 33 - 37, 41, 45, 51, 54, 59, 60, 69, 85, 97, 98, 102, 118,119, 144, 149, 159, 160, 191, 207, 253, 257, 264, 287, 289, 293, 301, 303, 312, 319, 329, 333, 335, 338, 341, 342. 343, 366
Дарвин Ч.Г. 39, 40
Дгебуадзе Ю.Ю. 18
Дементьев Г.П. 20
Завадовский М. М. 22, 23, 78, 79, 101, 104, 148
Зайцев В.А. 170, 171
Зыкова Л.Ю. 135, 136, 137, 139, 140, 143, 205, 206, 355
Житков Б.М. 19, 20
Иваницкий В.В. 298
Кашкаров Д.Н. 19
Колчинский Э.И. 332, 364
Котт Х. (Cott H.B.) 292
Кун Т. (Kuhn T.) 94, 116, 139, 176, 217, 228, 268, 329, 347, 366
Левонтин Р. (Levontin R.C.) 32, 41, 51, 54
Лангане А. (Langane A.) 364
Лейбниц Г. (Leibniz G.W.) 337
Лисицына Т.Ю. 90, 277
Любарский Г.Ю. 16
Любищев А.А. 26, 30, 300, 345
Ляпков С.М. 77, 204, 358
Мейен С.В. 30, 151
Мензбир М.А. 20
Никитин Е.Н. 87, 235, 328
Непомнящих В.А. 18, 248, 249, 339
Опаев А.С. 128, 198, 259
Павлов Д.С. 18
Паевский В.А. 349, 350
Панов Е.Н. 29, 32, 61, 71, 79, 88, 95, 101, 102, 118, 119, 128, 135, 136, 137, 139, 140, 142, 143, 158, 167, 192, 197, 198, 204, 205, 206, 208, 211, 223, 233, 234, 256, 258, 259, 260, 271, 276, 282, 287, 288, 291, 294, 295, 296, 298, 306, 311, 315, 318, 346, 355, 366
Парамонов А.А. 20
Поппер К. (Popper K.) 68, 69, 118, 340
Приходько В.И. 171, 172
Прутков Козьма 309
Раджабли С.И 298
Роговин К.А. 135
Рухленко И.А. 40
Сагателова Л.В. 94, 276, 278
Свифт Дж. (Swift J.) 312
Северцов А.Н. 19
Серебровский А.С. 48, 158, 324
Симпсон Дж.Г. (Simpson G.G.) 27, 94
Соколов В.Е. 171
Соколов И.И. 159
Соссюр Ф де. (Saussure F. de) 256
Станчинский В.В. 19
Тинберген Н.(Tinbergen N.) 22, 150, 288, 293, 321, 327, 328
Уэллс П. (Wells P.) 335, 357, 366
Филипченко Ю.А. 76, 78, 79
Хайнд Р. (Hinde R.) 367
Хаксли Дж. С. (Huxley J.S.) 25, 37, 253,312
Чайковский Ю.В. 30, 51
Шаталкин А.И. 302
Шмальгаузен И.И. 19

Abouheif E. 80, 81
Adler N.T. 270
Agungpriyono S. 172
Ahlquist J.E. 105
Akşay E. 253, 269
Alatalo R.V. 193, 234, 235- 238, 267
Albano S.S. 341
Alcock J. 199, 259
Alexander R.D. 93, 219
Allen B.J. 145, 356, 357
Almeida J.B. 270
Amadon D. 105
Amubode F.O. 173
Amundsen T. 116
Anderson P.K. 190
Andersson M. 149, 254,313, 343, 366
Andersson S. 150, 151, 152, 368
Apollonio M. 273, 274, 275
Arcese P. 173
Armstrong E.A. 73, 153
Arnason U. 91
Arnold A.P. 271
Arnold S.J. 44, 45, 46, 330, 333, 335, 337, 338, 365
Ashman T.-L. 48, 49
Aspbury A.S. 193

Backwell P.R.Y. 216
Badyaev A.V. 121
Baerends G.P. 321
Bakker C.M. 194, 196
Ballard W.B. 263
Balmford A. 272, 274, 275, 366
Barrette C. 188, 189
Bartolomew G.A. 92, 271, 276
Barton N.H. 366
Basolo A.L. 193, 368
Bateman A.J. 253, 254, 255, 332, 333
Beehler B.M. 282
Beletsky L.D. 242
Bell R.C. 114, 115
Bennett A.M. 34
Bennett J.H. 39
Berec L.76
Bergeron P. 185
Berglund A. 310
Bergman M. 195
Berk C.P. 146, 147
Bergmann P.J. 146, 147
Berteaux D. 185
Bertin A. 32
Bertram B.C R. 207, 271
Birch G.L. 103, 111
Birkhead T.R. 65, 333, 334, 335
Bischoff R.J. 193
Bjorklund M. 97, 155, 286, 345
Bjorkstein T. 360, 361
Black-Décima P. 170, 171, 172
Blakeman S.
Blanckenhorn W.U. 97, 98
Blumstein D.T. 136, 137
Boag D.A. 247, 262
Bock W.J. 315
Bonduriansky R. 69, 84
Borgia G. 202, 226, 256, 312, 316 - 324, 326, 327, 328, 350
Borrell B. 62, 67
Boshe J.I. 173
Bradbury J.W. 229, 271, 366
Bradley A.J. 354
Braithwaite R.W. 354
Brakefield P.M. 302
Brashares J.S. 173
Bray O.E. 247
Breed M. 222
Bretagnolle V. 289, 290
Briggs K.T. 92, 276
Brockmann H.J. 203, 204
Brodie III E.D. 146
Bro-Jørgensen J. 174, 272
Brown J.L. 233, 246
Bryant D.M. 63
Buchanan K.L. 63, 66
Burley N. 45
Burns K.J. 103, 110, 111, 118
Burness G. 334
Burtt E.H., Jr. 291
Bussière L.F. 335

Caccamise D.F. 243
Cameron E.Z. 376
Campbell R.A. 276
Caro T.M. 175, 180, 181
Carrascal L.M. 361
Catchpole C.K. 346
Céspedes A.A. 123, 124
Chaudhuri M. 173
Cherry M.L. 230
Cheverud J.M. 89
Choe J.C. 214
Christy J.H. 215, 216
Clarke J.R. 270, 271
Clayton D.H. 351
Clulow F.V. 270, 271
Clutton-Brock T. 177, 211
Cockburn A. 353
Coleman S.W. 320, 321, 323
Cooley J.R. 195
Coombs C. 189
Córdoba-Aguilar A. 334
Costa T.B. 231
Cott H.B. 25
Cox C.R. 280
Craig J.L. 208
Craighead J.J. 271
Cramp S. 60, 63, 67
Creel S.R. 211
Cuervo J.J. 64, 68

Dakin R. 300
Dale J. 237, 238, 239, 240, 241
Dale S. 95, 96
Dall S.R.X. 33
Darwin Ch. *см.* Дарвин
David J.H.M. 271
Davis E.B. 160, 162, 163, 186, 188
de Ayala R.M. 64,
de Kort S.R. 109
De La Cueva H. 361
de Lope F. 61, 68,
Delph L.F. 48, 49
de Rivera C.E. 214
Derix R.R. 212
Deutsch J.C. 272
Diamond J. 322-324, 326
Dicke M. 221, 222
Dickman C.R. 354
Dijkstra P.D. 194, 260
don Bowen W 92, 93
Dominey W.J. 34, 42, 43
Drury W.H., Jr. 269
Dufour K.W. 246
Dunajewski A. 155
Dunbar M.J. 190
Dunbar R.I.M. 173
Dunn P.O. 338, 340
Durant S.M. 272
du Toit J.T. 55
Dyrcz A. 114, 331
Dyson M.L. 223, 225, 226, 231

Earn D.J.D 282
Eberhard W.G. 31-33, 36
Eckert C.G. 242, 244
Eisenberg J.F. 88
Ellsworth D.L. 283
Emerson S.B. 78, 156, 157
Emlen D.J. 123, 124, 126, 129, 133, 143, 145, 160, 161, 176
Emlen S.T. 219, 255, 257
Endler J.A. 367
Engeler B. 230
Evans C.S. 135, 139
Evans M.R. 63, 64, 66
Evans R. 263

Fabiani A. 92, 79
Fairbairn D.J. 29, 32, 76, 81, 83, 84, 85, 87, 90, 95
Feekes F. 269
Felsenstein J. 90
Feyerabend P.K. 59
Figuerola J. 103, 112
Fisher J. 325
Fisher R.A. 33, 39, 40, 42, 191,192, 325, 364, 365
Fitzpatrick J.W. 211
Fjeldså J. 315
Floody O.R. 271
Focardi S. 282
Folsom M.W. 48
Foote C.J. 213, 213
Forsberg J. 100
Foster M.S. 218, 229, 261, 262, 282
Fraga R.M. 270
Frame L.H. 40, 212
French V. 302
Fričová B. 184
Friedl T.W.P. 152, 225–228, 231,233, 336
Frith C.B. 304–306, 308, 324
Frith D.W. 304–306, 308, 324

Frith H.J.3 15
Fry C.H. 153, 211
Fuller R.C. 367, 368

Gabor C.R. 196
Galimberti F. 275, 279-281
Garland T. 90
Garson P.J. 73
Gaston A.J. 211
Gebler J.B. 194
Geist V. 142, 163, 175, 176, 183, 190
Genner M.J. 260, 309
Gergely Z. 73
Gerhardt H.C. 247
Gil D. 329
Gilliard E.T. 315, 321
Gillingham J.C. 135
Ginsberg B. 173
Ginsburg J.R. 212
Goldschmidt R. 76
Gomendio M. 334
Gonçalves D.M. 360
Gonnzáles-Jaramillo M. 361
Gosling L.M. 273
Gould S.J. 54, 152, 293
Gowaty P.A. 253
Gowaty S.J. 332
Grafe T.U. 223, 225, 226
Grafen A. 44
Graves B.M. 135
Gray E.M. 247
Green A.J. 103, 112
Grégorie A. 152, 158
Grether G.F. 197
Griffith S.C. 331
Griggio M. 70
Gustafsson L. 248, 250

Haase A. 222
Haddad C.F.B. 220
Hagelin J.C.
Hails R. 108, 109, 315
Haley M.P. 280
Halliday T.R. 196, 330
Halpern M. 135
Hamer D. 271
Hamilton W.D. 38
Hanken J. 271
Hansen T.F. 281
Hardy M.D. 190
Hebets E.A. 312
Heller K.E. 62
Hempel C.G. 295
Hernández Fernández M. 186
Herrero S. 271
Hews D.K. 368
Hill G.E. 121
Hödl W. 221, 222
Hoem S.A. 171
Hoffman J.I. 278, 364
Hofmann C.M. 111
Hogan J.A. 263
Hogan-Warburg A.J. 262, 263
Höglund J. 230, 261, 264, 266, 267, 285
Hoi H. 70
Holdrege C. 54, 56
Holland B. 120
Hollingshead A. 171
Hongo Y. 124, 125, 128-132, 182,
Hopkins P.M. 217
Hormiga G. 98-100
Hosken D.J. 334
Houle D. 69, 226, 363, 364
Hovi M. 264, 265
Howard H.E. 192
Howell R.T. 269
Hubbard R. 21, 35, 253
Huchard E. 158
Huestis R.R. 358
Huff D. 352
Hulbert A.H. 50
Hunt J. 360
Hunt R.M., Jr. 189
Hunter F.M. 333
Hurd P.L. 356
Hutchinson J.M.C. 282
Huxley J.S. 25, 37, 253, 312

Iguchi Y. 124, 126, 128
Ingram J. 211
Irestedt M. 303
Irwin R.E 112, 116
Isvaran K. 272
Iwasa Y. 145

Jabłoński P.G. 67
Janis C. 161, 163, 164–169, 189
Jansen M. 231
Jarman P.J. 167, 168
Jennings D.J. 182, 183
Jennions M.D. 193, 195, 252, 334, 361
Jewell P.A. 271
Jhala Y. 272
Johnsgard P.A. 288
Johnson H.E.111, 182
Johnson K.P. 110, 120
Johnstone R.A. 282
Jønsson K.A. 315

Kappeler P.M. 89
Karino K. 124, 126, 129
Kattoulas M.E. 230
Kawano K. 123, 124, 134
Keagy J. 327, 328
Kelley L.A. 328
Kennelly J.J. 247
Kierdorf H. 187, 188
Kierdorf U. 178
Kiltie R.A. 178
Kim B.-N. 205
Kim T.W. 214
Kimball R.T. 101, 105, 107, 120, 313
Kingdon J. 55
Kingma S.A. 71
Kirkpatrick M. 42, 343, 365, 366
Klingel H. 171
Klump G.M. 152, 225 - 228, 231, 232, 336
Knudson M.L. 255
Koenig W.D. 208, 341
Köhler J. 231
Koivisto I. 261
Kokko H. 267, 282
Kotiaho J.S. 131
Kovacs K.M. 286
Kowalevsky W.O. 26
Krebs J.R. 224, 227
Kruijt J.P. 261, 262, 263
Kruuk L.E.B. 177
Kuhn T. 30, 34
Kyriakopoulou-Sklavounou P. 230
Kusmierski R. 312, 316, 320, 321, 322, 324

Labra A. 136
Lack D. 330
Lande R. 42, 350, 365
Lankinen Å. 49
Lanyon S.M. 268, 283, 343-347
Lavigne D.M. 93
Lazenby-Cohen K.A. 353
le Boeuf B.J. 92, 276
Lecroy M. 305, 309-311
Lee K. 106
Leese J.M. 44
Lemnell A. 262
Lendvai Á.Z. 120
Lenington J.S. 356
Lenington S. 243
Leuthold W. 271
Levontin R.C. 32, 41, 51, 54
Ligon J.D. 101, 105, 108, 109, 120,
Lightbody J.P. 246, 247

Liker A. 349, 355
Lill A. 263
Lin H.-C. 213
Lincoln G.A. 179
Lindenfors P. 85, 86, 89–91, 275
Livezey B.C. 105
Lofferedo C.A. 317
López P. 206
Lorek G. 342
Lorenz K.Z. 22, 190, 287, 288, 293
Lovette I.J. 118
Lowen C. 173
Lull R.S. 24
Lusseau D. 189

Macedo R.H. 270
Madden J.R. 320, 327
Madison D.M. 135
Madjidian J. 47, 48
Madsen T. 205
Maklakov A. 101
Marcot J.D 186
Marler C.A. 355, 356
Marquez R. 232
Marshall D.C.195
Marshall D.L. 48
Martins E.P. 135
Matos R.H.R. 223
Matsubayashi H. 172
Matyjasiak P. 67, 68
Mayr E. 105
McAnulty B. 354
McAuliffe K. 177
McCullough E.L. 127, 128, 357
McDonald D.B. 262
McFarlane M.L. 338, 339
McGraw K.J. 75
McKaye K.R. 260
McKilligan N.G. 342
McKinney F. 330
McNamara J.M. 33
Melser C. 49
Menin M. 224, 231
Men'shikov Yu.G. 135
Merilä J. 249
Meyer A.E. 368
Milinski M. 194, 196
Miller K.B. 125-127, 130, 131
Moczek A.P. 124, 132-134
Møller A.P. 60-62, 65, 68, 312, 358, 363
Montalvo S. 240
Montgomerie R. 61, 300
Moore M.C. 355, 356
Morales M.B. 261
Motai T. 73
Moyles D.L.J. 262
Mueller U. 317–319
Müler-Using D.
Munthe J. 189
Murphy C.G. 48
Murphy T.G. 119, 351

Nachman G. 62
Nefdt R.J.C. 272, 275
Neuman C.R. 65
Newman H.H. 358
Nice M. 167, 192
Nijhout H.F. 126
Nitchuk W. 263
Norberg R.Å. 63
Nowak M.A. 256

O'Donald P. 42, 338, 365
Olsson M. 205
Omland K.E. 107, 283,
Ono Y. 173
Ord T.J. 56, 116, 135–137, 141–144, 156
Orians G.H. 241, 242, 270, 284, 345
Oring L.W. 219, 255, 257

Packer C. 181
Palmer A.R. 358
Palombit R. 88
Panov E.N. 29, 74, 138, 154, 291, 315
Park K.J. 63, 66
Parker G.A. 31, 46, 47, 205
Parsons P.A. 38, 358
Pastor T. 93
Patricelli G.L. 320
Payevsky V.A. 349
Payne R.B. 250, 284, 347, 348
Peters R.A. 135, 139
Peterson A.T. 103, 104, 112
Peterson R.T. 325
Petrie M. 193, 195, 251,252, 334, 350
Pfenning K.S. 50
Pienaar V.U. de 271
Pirkola M. 261
Pitelka F.A. 208
Pitra C. 162
Pizzari T. 335
Poelman E.H. 221, 222
Pogány Á. 71, 72
Polo V. 361
Pomiankowski A. 38, 312, 365,
Post W. 269
Poston J.P. 270
Potti J. 240
Potts W.K. 262
Prager M. 150
Presgraves D. 312, 320, 323
Pribil S. 243
Price D.K. 112, 113, 343-347
Price J.J 103, 111, 118
Price T. 281
Pröhl H. 220-223
Promislow D.E.L. 348, 349, 353, 355
Pruett-Jones M.A. 309–311, 314
Pruett-Jones S.G. 309–311, 314
Prum R.O. 366, 367
Pryke S.R. 150–152, 312, 314, 360

Quental T.B. 49
Quinn V.S. 368

Rabenold K.N. 208-210
Ralls K. 79, 94, 100
Randrianiaina R.-D 220
Ratcliffe B.C. 123, 124
Raw A. 258
Read A.F. 366
Real L.A. 195
Reid M.L. 195, 200
Reichard U. 88
Reillo P.R. 123
Rensch B. 80, 81, 83, 84, 90, 95-97
Riedman M. 93
Riegner M.F. 291-293, 303
Rhijn J.G., van. 262, 263
Ribak G. 360
Rice W.R. 120
Rintamäki P.T. 267, 268
Ritchie M.G. 50, 51, 53
Robbins R.K. 157
Robel R.J. 261, 263
Roberts S.C. 173, 177, 179, 181
Roberts T.A. 247
Robertson R.J. 243
Robinson F.N. 315
Robinson M.R. 177
Robinson S.K. 269
Rodd F.H. 369
Rodrigues D.J. 228
Roff D.A. 76
Roldan E.R.S. 334
Romer A.S. 165
Romero-Pujante M. 70
Roth H.D. 271
Rothe H. 211
Rotowski R.L. 29
Roughgarden J. 33, 253, 369

Rousseau L.B. 92
Rowland W.J. 194
Rowley I. 211
Rubenstein D.R. 118
Ruse M. 21

Sæther S.A. 262, 275
Safran R.J. 65, 66, 75
Saino N. 64, 65
Salvador A. 356
Santos S.I.C.O. 103
Sandegren F.E. 286
Sapolsky R.M. 354
Sargent R.C. 194
Scheepers L. 54
Scherzinger W. 294
Schluter D. 118
Schodde R. 315
Scholes III.E. 305, 307, 308, 310, 317, 318, 327
Schotté C.S. 212
Shuster S.M. 340
Scott M.P. 354
Searcy W.A. 233, 234, 244, 245, 357
Seddon N. 364
Seehausen O. 193, 198
Selous E. 40, 264
Senter P. 57
Severinghaus L.L. 213
Sheldon B.C. 248, 249
Shelly T.E. 258
Sherbrooke W.C. 146
Sherman P.W. 271
Sibley C.G. 105.
Siitari H. 268
Silvermav H.B. 190
Simmons L.W. 51, 359, 360
Simmons R.E. 54
Siva-Jothy M.T. 132, 197
Sjare B. 92, 93
Skogsmyr I. 49
Slagsvold T. 237-241
Slater P.J.B. 346
Smith H.G. 43, 61
Snow D.W. 262, 264
Solounias N. 57
Somer V. 88
Soto K.H. 276–278, 280.
Southwood T.R.E. 258
Spaulding M. 186
Stamps J.A. 195, 200
Stankowich T. 180, 181
Stavenga D.G. 303
Stiles F.G. 315
Stirling I. 92, 93, 271, 276
Stopher K.V. 281
Strahan R. 353
Stuart-Fox D.M. 56, 116, 141–144, 148, 355
Summer F.B. 358
Sutherland W.J. 253, 282
Számadó S. 38
Székely T. 71, 72, 349, 355,
Szentirmai I. 73, 74

Tabata S. 214, 216
Takahashi M. 107, 149, 299, 301, 350, 361
Tan T.N. 354
Tanner K. 327
Tavolga W.N. 296
Taylor M.P. 58, 59
Tegelström H. 65
Telford S.R. 204, 231, 232
Tello J.G. 314
Ten Cate C. 109
Thomas A.L.R. 63, 64
Thomas D.W. 271
Tinell A. 282
Tinbergen N. 150, 288
Tomkins J.L. 124
Triters A.W. 276-278, 280
Trivers R.L. 29, 46, 192, 255, 332
Tsellarius A.Yu. 135
Tullberg B.S. 85, 86, 89
Turner A.K. 63
Tyler N.J C. 179

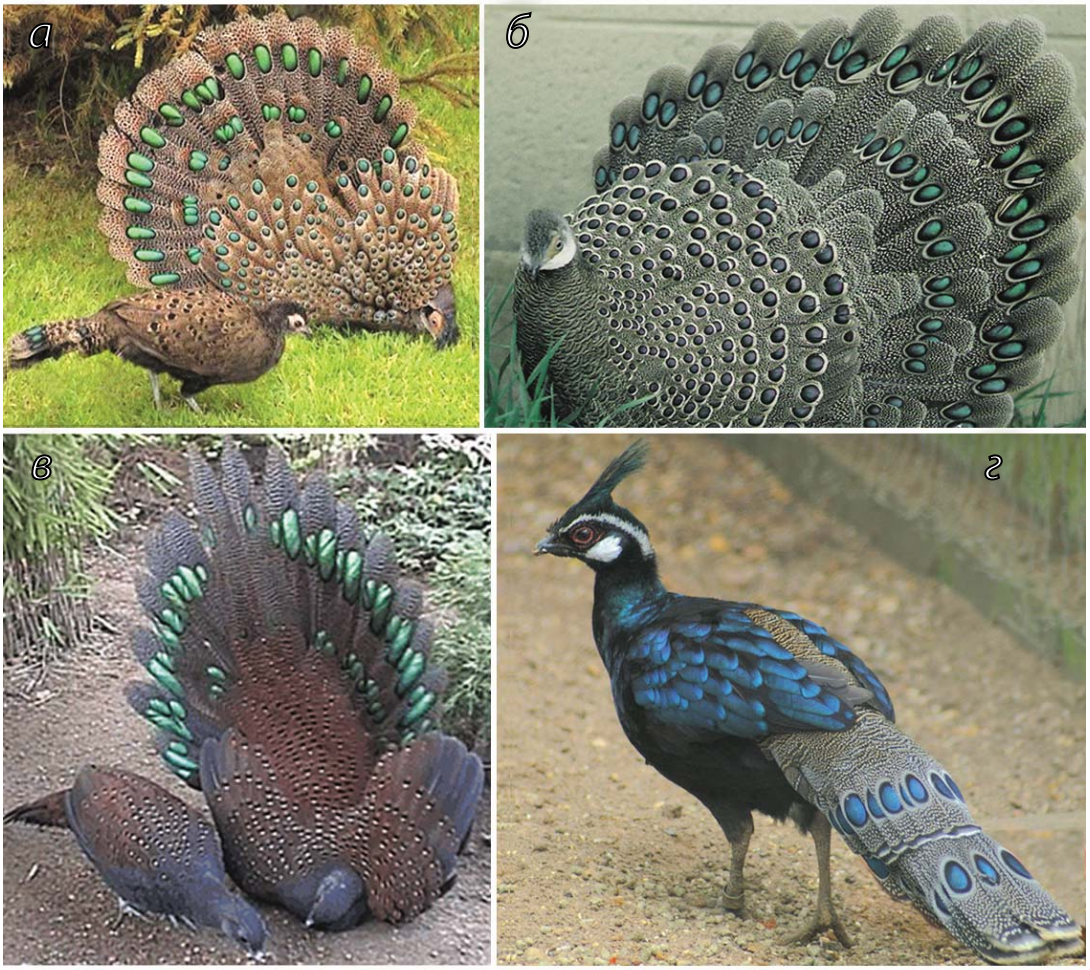
Uy J.A.C. 318, 324, 326

Vaira M. 228, 231
van Alphen J.J.M. 193, 198
van Dijk R.E. 74
van Hoof J.A. 212
van Parijs S.M. 92
van Valen L. 358
Vehrencamp S.L. 208, 211
Vos G.J. de 262
Vrba E.S. 186

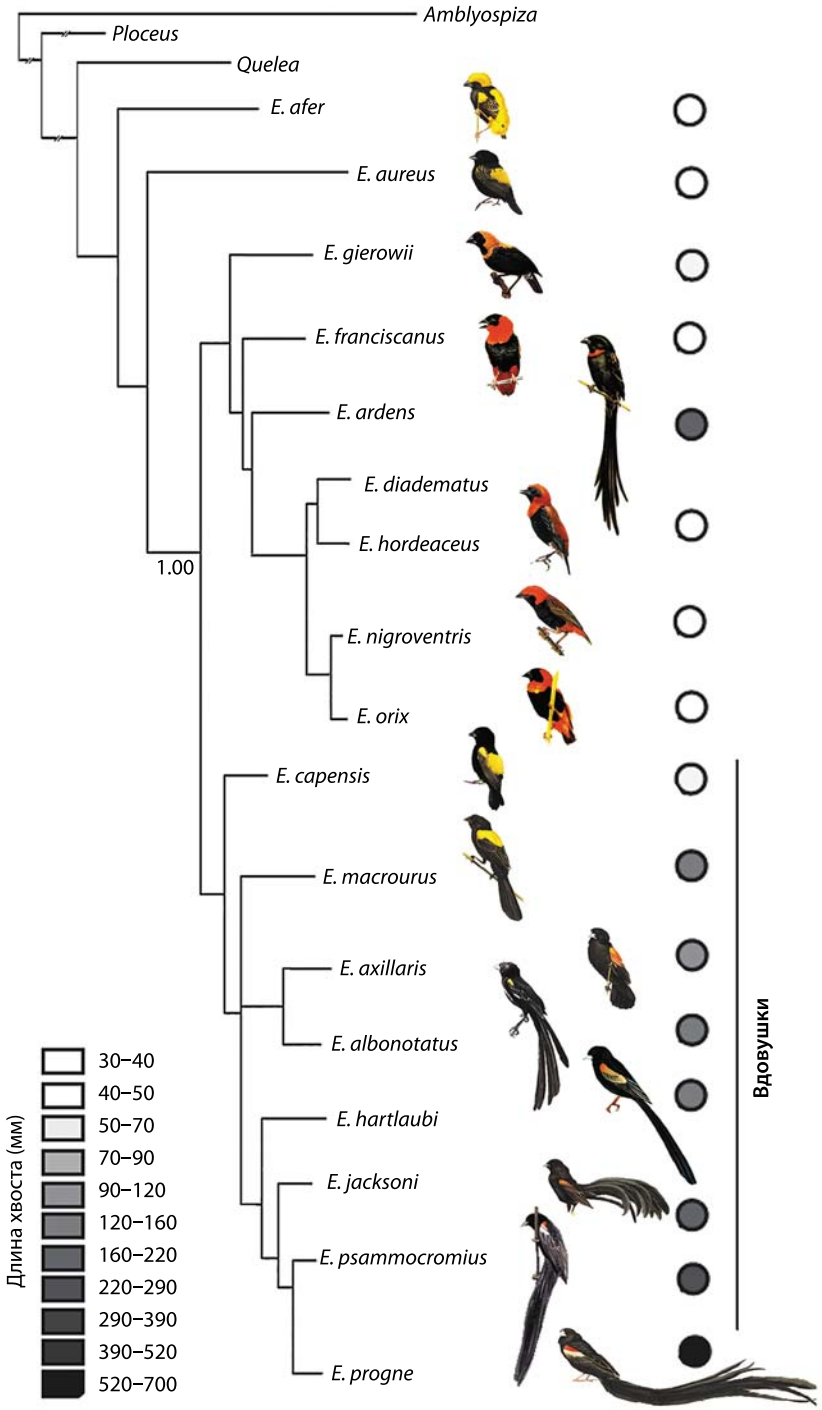
Wade M.J. 333, 337, 340
Walker B.G. 92, 93
Wallace H. 78
Walther B.A 351
Wagner W.E. 251, 252
Waring G.H. 145
Waser P.M. 211
Weatherhead P.J. 242–244, 246, 247
Webster M.S. 84, 155, 269, 270, 337, 345
Weeks P. 272
Welch A.M. 248
Wells K.D. 204, 219, 230, 231
Wetmore A. 105
Westneat D.F. 250, 330, 347
Whalen L.M. 112, 113, 293
Wheeler Q.D. 125-127, 130, 131
Whitney C.L. 224, 227
Whittingham L.A. 340
Wiens J.J. 109, 116–119, 121, 137, 289, 364
Wiewandt T.A. 230
Wikelski M. 258
Wiklund C. 100
Wiley M.S/ 270
Wiley R.H. 209, 232, 262, 263
Wilkinson G.S. 123
Williams G.C. 192
Willson M.F. 45
Wingfield J.C. 321, 354, 355
Wink M. 114, 131
Witschi E. 78, 101
Wogel H. 225, 228, 231
Wollerman L. 224, 227, 232
Woolfenden G.E. 211
Wright D.B. 165
Wynne-Edwards V.C. 397

Yáber M.C 208-210
Yamaguchi T. 214, 216
Yasukawa K. 233, 242, 244, 245, 357
Young K.A. 260
Young K.V. 146

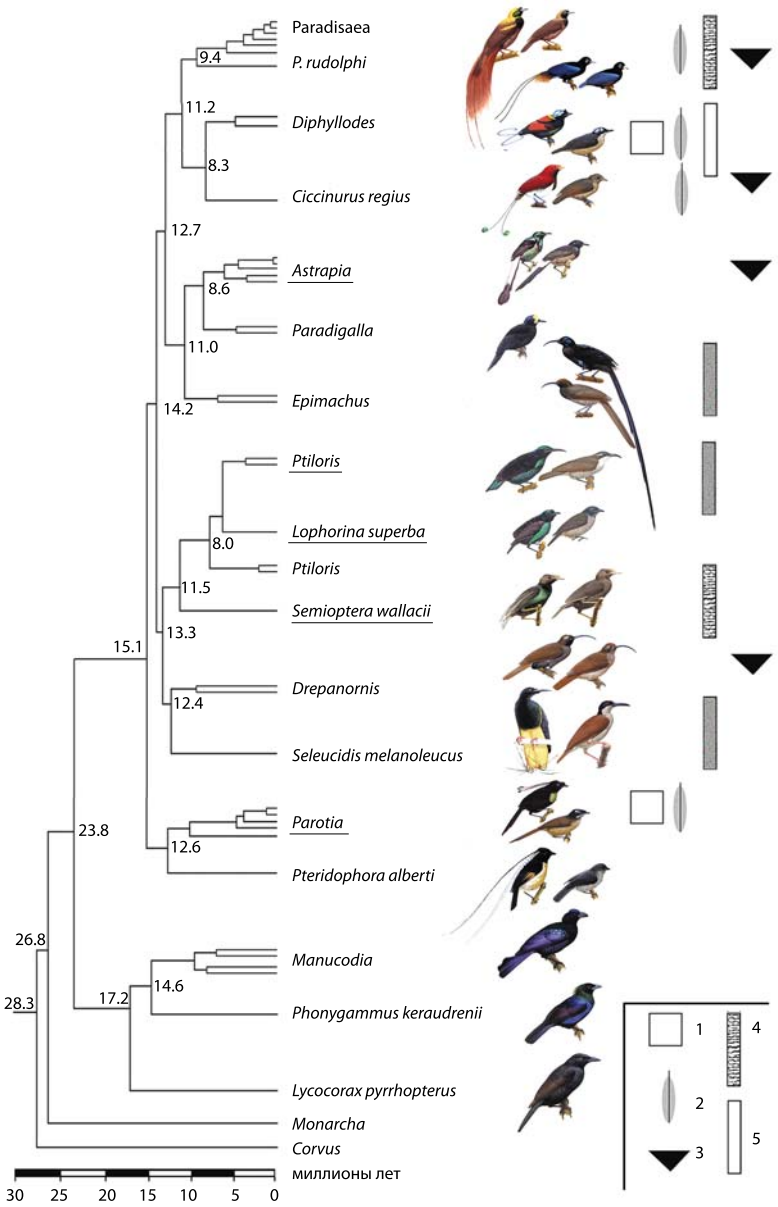
Zack S. 209, 210
Zahavi A. 37, 43, 61, 211, 350
Zamudio K.R. 114, 115, 146
Zeh D.W. 123
Zuk M. 38, 281
Zusi R.L. 105
Zwiers P.B. 53, 317
Zykova L.Yu. 138



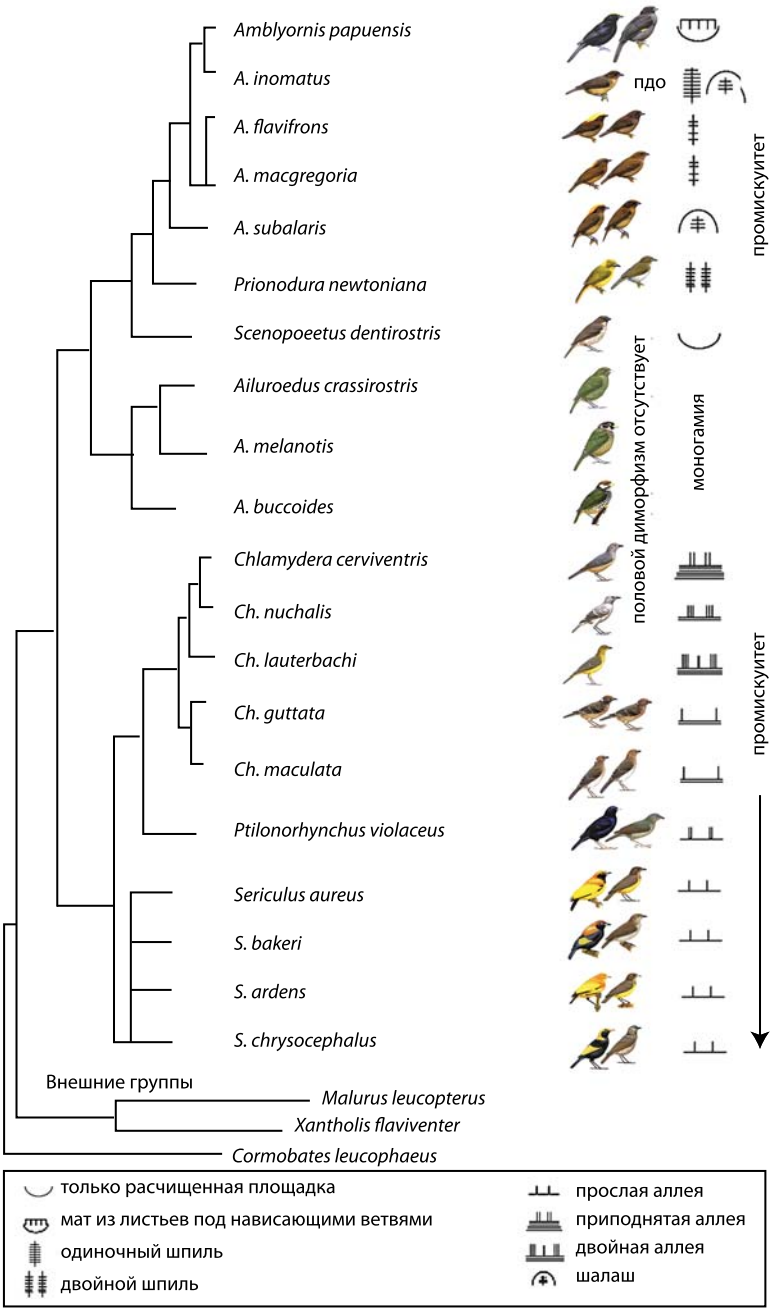
ВКЛАДКА 1. Павлиньи фазаны: *а* — *Polyplectron molescus*, *б* — *P. bilcaratum*, *в* — *P. inopinatum*, *г* — *P. chalcarum*



ВКЛАДКА 2. Филогения африканских ткачиков рода *Euplectes*.
По: Prager, 2010.



ВКЛАДКА 3. Филогения райских птиц по: Irestedt et al., 2009. Цифры в узлах ветвлений — миллионы лет. Подчеркнуты имена таксонов, для которых характерен грудной пластрон из металлически блестящих жестких перьев разных оттенков зеленого цвета. Значками показаны поведенческие характеристики, общие для разных родов. 1 — расчистка самцами токовых площадок; 2 — очистка ими ветвей от листьев; 3 — повисание самца вниз головой во время брачных демонстраций; 4 — встреча половых партнеров на верхушках сухих древесных стволов; 5 — то же, на вертикальных побегах растений.
Иконки птиц из: Firth, Firth, 2009 с разрешения Lynx Edicions.



ВКЛАДКА 4. Филогения шалашников (по: Zwiers, 2009). Условные обозначения структуры беседок по: Kusmierski et al., 1997. Иконки птиц из: Firth, Firth 2009 (слева самцы, справа самки). Обратите внимание на отсутствие полового диморфизма (пдо) у трех видов рода *Chlamydera* и на его особенности у *Amblyornis papuensis* (самки крупнее самцов).
Иконки птиц из: Firth, Firth, 2009 с разрешения Lynx Edicions.