Дискуссионные вопросы орнитологии. К 100-летию А.К. Рустамова (1917–2005).
Труды Мензбировского орнитологического общества, том 3. /
Debatable Questions of Ornithology. To the 100-years of A.K. Rustamov (1917–2005).
Archives of the Menzbier Ornithological Society, Volume 3. Moscow: KMK Scientific Press. 2017. С./P. XX–XX

Оперение птиц и доктрина полового отбора

Е.Н. Панов

Институт проблем эволюции и экологии РАН им. А.Н. Северцова,
Ленинский просп., 33, Москва, 117071, Россия
e-mail: panoven@mail.ru

Обсуждается вопрос о соответствии предсказаний теории полового отбора (ТПО) данным по разнообразию полового диморфизма в окраске и в структуре оперения в классе птиц. Рассмотрены физиологические механизмы детерминации полового дихроматизма. На примере изучения окраски курообразных показан дисбаланс в поисках причин происхождения экстравагантного наряда самцов, с одной стороны, и скромной окраски самок, с другой. При переносе акцента с первой проблемы на вторую этот случай предоставляет сильные аргументы против ТПО. Приведены результаты филогенетических реконструкций хода трансформаций полового диморфизма в нескольких таксонах (триба Anatini, род Icterus из семейства Icteridae и др.). Эти данные очевидным образом указывают на слабые стороны ТПО. Результаты анализа дивергенции окраски и структур брачного демонстрационного поведения в семействе райских птиц (Paradisaeidae) не укладываются в предсказание о сопряжённой эволюции этих двух комплексов признаков. Сходная картина вырисовывается при попытках выявить соответствия между дивергенцией окраски и структурных особенностей оперения у африканских ткачиков рода Euplectes. В целом, накопленные к настоящему моменту данные никак не согласуются с основными предсказаниями дарвиновской ТПО.

Bird plumage and the sexual selection doctrine

E. N. Panov

A.N. Severtsov Institute for Ecology and Evolution,
33 Leninskij prosp., Moscow, 119071, Russia
e-mail: panoven@mail.ru

The question of a correspondence between predictions of the sexual selection theory (SST) and modern data on the diversity in both sexual dichromatism and plumage structure is discussed. The physiological mechanisms of the sex dichromtism determination in birds are examined. Data on Galliformes illustrate a traditional

disparity between search for causes of the conspicuous male plumage coloration origin, on the one hand, and those concerning dull female plumage, on the other. When the second problem is accentuated, there strong arguments against SST appeared. The results of phylogenetic reconstructions of the process of sex dimorphism transformation in some taxa are presented (tribe Anatini, the genus *Icterus* from the family Icteridae, etc.). These data clearly demonstrate a weaknesses of the SST. The results of analysis of the divergence of both coloration and courtship behavioral structure within Birds-of-paradise family (Paradisaeidae) do not correspond to an idea of apparent coevolution of these two trait complexes. Similar picture appears appears in attempts to find correspondence between the coloration and plumage structure in the African finch genus *Euplectes*. In general, the whole information accumulated to date seems to be poorly corresponding to main predictions of the darvinian SST.

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 приёмников сообщения.

Именно под таким углом зрения трактовал наблюдения современников-натуралистов Чарльз 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 неё, 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 чёрным 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, причём 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, с. 365, 369).

Приходится только удивляться тому, что столь проницательный наблюдатель, каким был Дарвин, не заметил, что резкие различия в окраске самцов и самок — явление вовсе не универсальное для птиц. Хорошо выраженный половой дихроматизм отсутствует у множества видов, которые могли попадаться на глаза учёного буквально на каждом шагу. За примерами нет нужды ходить далеко. Отсутствия ярких цветовых отметин и резких различий в окраске оперения свойственны многим врановым (ворона *Corvus cornix*, грач *C. frugilegus*, сорока *Pica pica* и другие), голубям, чайкам, лебедям, цаплям, большинству куликов[1]. Этот перечень можно было бы продолжать очень долго. По этому признаку различаются даже виды, близкие филогенетически в большей или меньшей степени. Самцы и самки диморфны по окраске у домового воробья (*Passer domesticus*), но мо-

[1] Турухтан (*Philomahus pugnax*), которого математический генетик Рональд Фишер позже использовал в качестве примера для формальной модели, раскрывающей, якобы, суть полового отбора, — это редкое исключение из общего правила.

номорфны у полевого (*P. montanus*). Другие подобные им пары видов — это варакушка и соловей, синица большая и гаичка, каменки обыкновенная и плясунья, и великое множество других.

Перед нами яркий пример того, как однажды возникшая в сознании человека «красивая» умозрительная гипотеза сужает его поле зрения настолько, что всё, её не подтверждающее, становится попросту ничего не значащим. Примерно так родилась так называемая теория полового отбора.

Действительно ли различия в окраске самцов и самок у птиц есть результат полового отбора?

Опыты выдающегося отечественного биолога М.М. Завадовского (1922) на домашних курах и утках позволили ему разбить все признаки пернатых на три группы:

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

2) признаки *независимые* (*псевдосексуальные*) также могут формироваться без участия половых желёз, но их развитие 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 её оперения.

Задача пионерных исследований Завадовского состояла в том, чтобы раскрыть сложную диалектику формирования половой конституции самцов и самок в онтогенезе. 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[2]. 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 её яркости и броскости. Эта идея неявно предполагает, что исходным состоянием была тусклая окраска самцов, сходная с таковой самок, которая именуется «покровительственной» в силу её 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 в. Завадским и рядом зарубежных учёных, заставили серьёзно усомниться в весомости этих взглядов. Обзор данных по филогенетическим аспектам детерминации окраски у птиц приводится в работе Р. Кимбелл и Дж. Лейгона (Kimball, Ligon, 1999), на содержании которой стоит остановиться подробнее.

Терминология. Говоря о характере окраски разных полов при половом дихроматизме у птиц, следует различать как минимум четыре его варианта (рис. 1). 1. Особи обоих полов окрашены скромно (мономорфизм по «самочьему» типу окраски). Пример: *Oenanthe isabellina* (Панов, 1999), а также *Cercomela melanura*, *Chenonetta jubata* (Панов, 2014). 2. Особи обоих полов окрашены ярко (мономорфизм по «самцовому» типу окраски). Примеры: *Pica pica*, *Alcedo atthis*, *Upupa epops*, а также *Onychognathus salvadorii, Antichromus minutus, Pholia sharpii.* 3. Самец окрашен контрастно, самка — тускло. Дихроматизм в строгом смысле слова. Примеры: *Fringilla coelebs*, *Anas platyrchynchos*, *Lyrurus tetrix,* а также *Dryoscopus pringlii,*

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

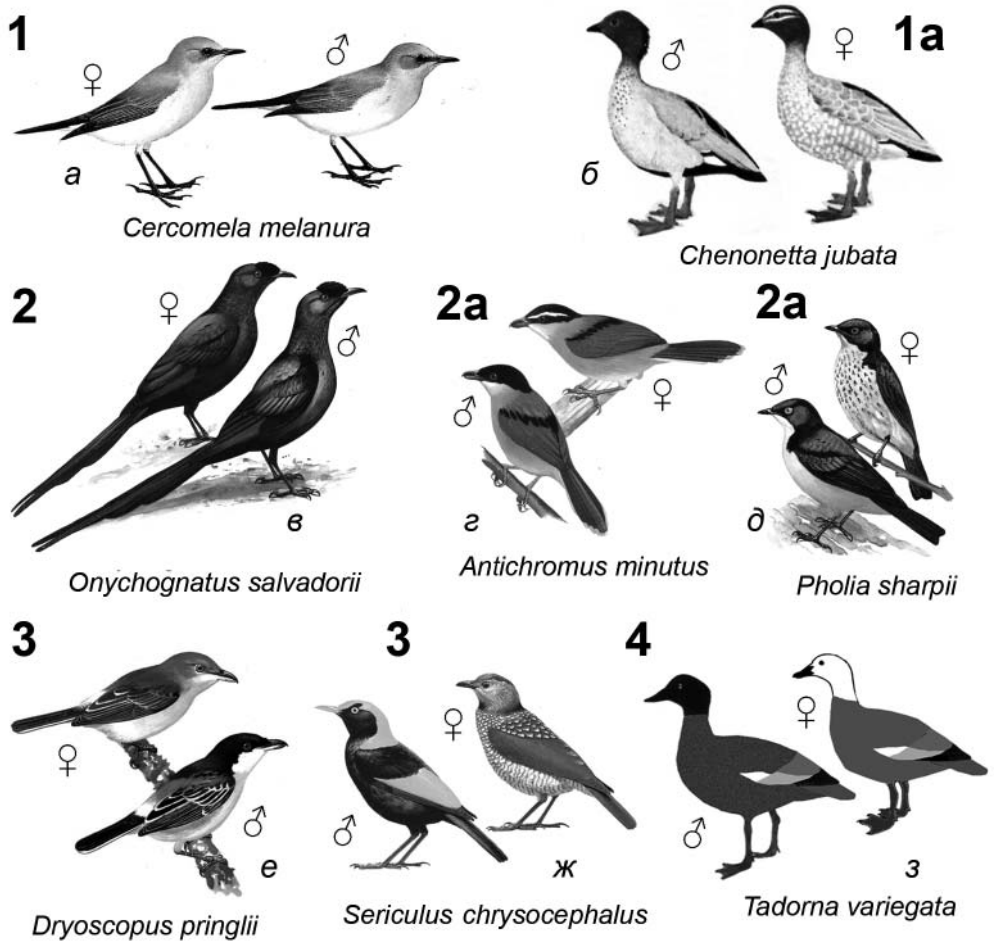

Рис. 1. Варианты отсутствия и проявления полового дихроматизма у птиц. Таксономическая принадлежность видов по семействам: *а* — дроздовые Turdidae; *г*, *е* — кустарниковые сорокопуты Malaconotidae; *в*, *д* — скворцовые Sturnidae; *ж* — шалашники Ptilonorhynchidae; *б*, *з* — утиные Anatidae. Из: Панов, 2014.
Fig. 1. Variants of presence and absence of sex dichromatizm in birds in families: *а* —Turdidae; *г*, *е* — Malaconotidae; *в*, *д* —Sturnidae; *ж* —Ptilonorhynchidae; *б*, *з* — Anatidae. From: Панов, 2014.

Sericulus chrysocephalus. 4. Самки окрашены контрастнее самцов у тех немногих видов, которым свойственна реверсия половых ролей (Панов, 1983, с. 59–60, 163–167). Примеры: *Crypturellus boucardi*, *Lobipes* (*Phalaropus*) *lobatus,* а также *Tadorna variegata*.

Следует подчеркнуть, что границы между приведёнными категориями достаточно условны, а критерии, лежащие в основе их разграничения (яркость, контрастность, тусклость), основаны на предельно субъективных оценках. Дело в том, что самцы и самки чётко различаются по окраске

только у видов, относимых к категории 3. Как правило, окраска полов различна в той или иной степени и у большинства видов, помещённых в категории 1[3] и 2. Здесь самцы зачастую окрашены немного контрастнее самок, 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, возможно, может быть оценено самими птицами, но не воспринимается человеком (см., например, Santos et al., 2006).

Другой 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 трём категориям, утрачивают контрастный «брачный» наряд и становятся похожими на самок. К весне их окраска снова становится яркой за счёт обнашивания светлых дистальных фрагментов контурного оперения.

Что касается механизмов детерминации окраски, то, согласно принятой сегодня терминологии, они делятся на три класса. Суть первого из них была проиллюстрирована выше, когда речь шла об экспериментах Завадовского по кастрации кур и уток. Было показано, что при удалении половых желёз как у самцов, так и у самок результатом 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)[4]. 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[5]» (ЛГЗ). У видов с такой системой ни эстроген, ни тестостерон не влияют напрямую на характер окраски. Наряд самца детерминирован присутствием лютеинизирующего гормона, а скромная

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

[4] 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 её отдельные «признаки».

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

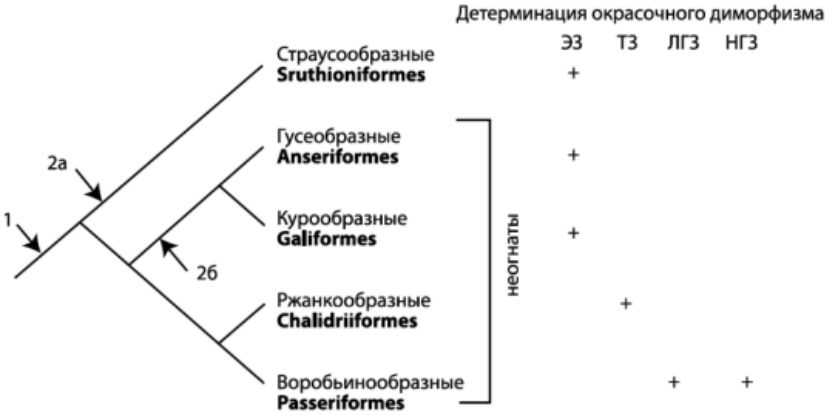

Рис. 2. Становление в эволюции разных форм гормонального контроля над окраской оперения самцов у птиц. ЭЗ — эстроген-зависимый, ТЗ — тестостерон-зависимый, ЛГЗ — зависимый от лютеинизирующего гормона, НГЗ — не зависящий от влияния гормонов. Согласно предлагаемой гипотезе, становление ЭЗ имело место однократно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

Fig.. 2. Evolutionary origin of different forms of hormonal control upon male plumage coloration in birds. ЭЗ — estrogen-dependent, ТЗ — testosterone-dependent, ЛГЗ — luteinizing hormone-dependent, НГЗ — induced by nonhormonal factors. In accordance with the proposed hypothesis, origin of ЭЗ takes play one-time (arrow 1) or twice (2*a*, 2*б*). From: Kimball, Ligon, 1999.

окраска самки развивается в его отсутствии.

Три типа детерминации окраски в филогенезе птиц. Гипотеза, согласно которой система ЭЗ свойственна представителям отряда Курообразных (Galliformes), к моменту выхода в свет статьи Кимбелл и Лейгона была подтверждена экспериментально (помимо сделанного ранее на домашних курах р. *Gallus*) ещё 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 и кулики из трёх 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[6] (рис. 2). 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 этих явлений изучен только африканский страус *Struthio camelus*, которому свойственен резкий половой диморфизм (тип

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

3), поддерживаемый системой ЭЗ. Коль скоро все прочие страусообразные и близкие к ним тинаму характеризуются мономорфизмом 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 ещё 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 *Coturnix coturnix* (мономорфизм по самочьему типу[7]). А ведь для перепела показано, что такое состояние находится под контролем системы ЭЗ.

То, что всем палеогнатам и тинаму, за исключением африканского страуса, свойственен мономорфизм по самочьему типу, говорит о том, что 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 гнёздах 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 при-

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

мера всей этой 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.

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, p. 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 ещё одна группа курообразных с поистине великолепной окраской самцов, ни в чём 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). 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 (рис. 3). 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 (рис. 3*в*), чем у большинства видов рода, а у *P. chalcurum* они присутствуют только на рулевых перьях (рис. 3*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 ещё у общего предка группы *P. inopinatum* – *P. chalcurum* – *P. bicalcaratum*, после чего у последнего из этих видов произошёл возврат к примитивному глазчатому оперению (рис. 3*б*). Авторы пишут: «Если утрата признака и его приобретение есть события равно вероятные, 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, p. 193).

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

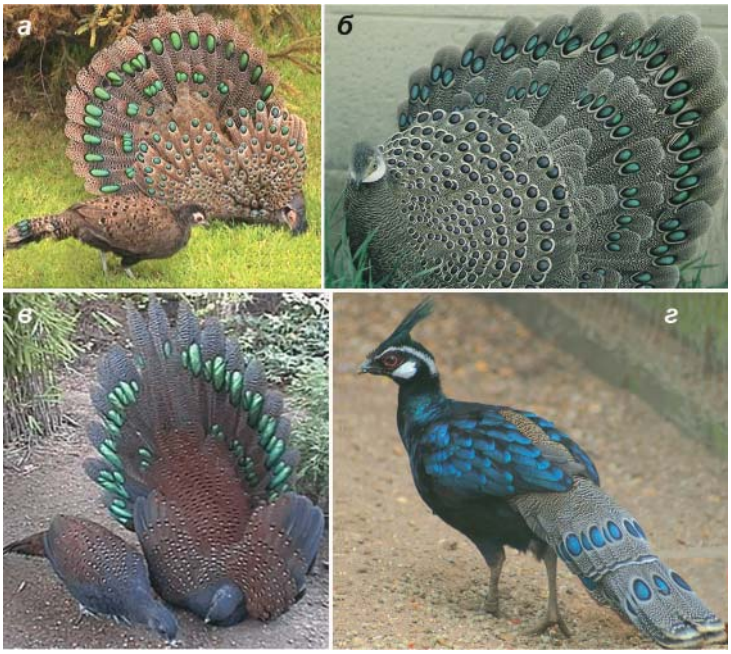

Рис. 3. Павлиньи фазаны: *а* — *Polyplectron molescus*, *б* — *P. bilcaratum*, *в* — *P. inopinatum*, *г* — *P. chalcarum.* По https://www.google.ru/search?newwindow=1&q=павлиньи+фазаны
Fig. 3. Peacock-pheasants: *а* — *Polyplectron molescus*, *б* — *P. bilcaratum*, *в* — *P. inopinatum*, *г* — *P. chalcarum.* From: https://www.google.ru/search?newwindow=1&q=павлиньи+фазаны

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, p. 518).

Реконструкцией филогенеза трибы Anatini (43 вида, относящиеся к пяти родам) было определенно показано, что выраженный половой дихроматизм есть в этой группе исходное состояние, которое в 25 случаях уступает место мономорфизму в той или иной форме. Соотношение в числе утрат и приобретений яркой окраски самцов составляет по двум конкурирующим сценариям 6:5 либо 5:6 (Johnson, 1999) (рис. 4*а*). Кевин 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. 4*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, p. 1222).

Кристофер Хофманн с соавторами исследовали в том же плане эволюцию окраски в роде *Icterus* из семейства американских иволог Icteridae. Они приходят к выводу, что яркая окраска самцов есть

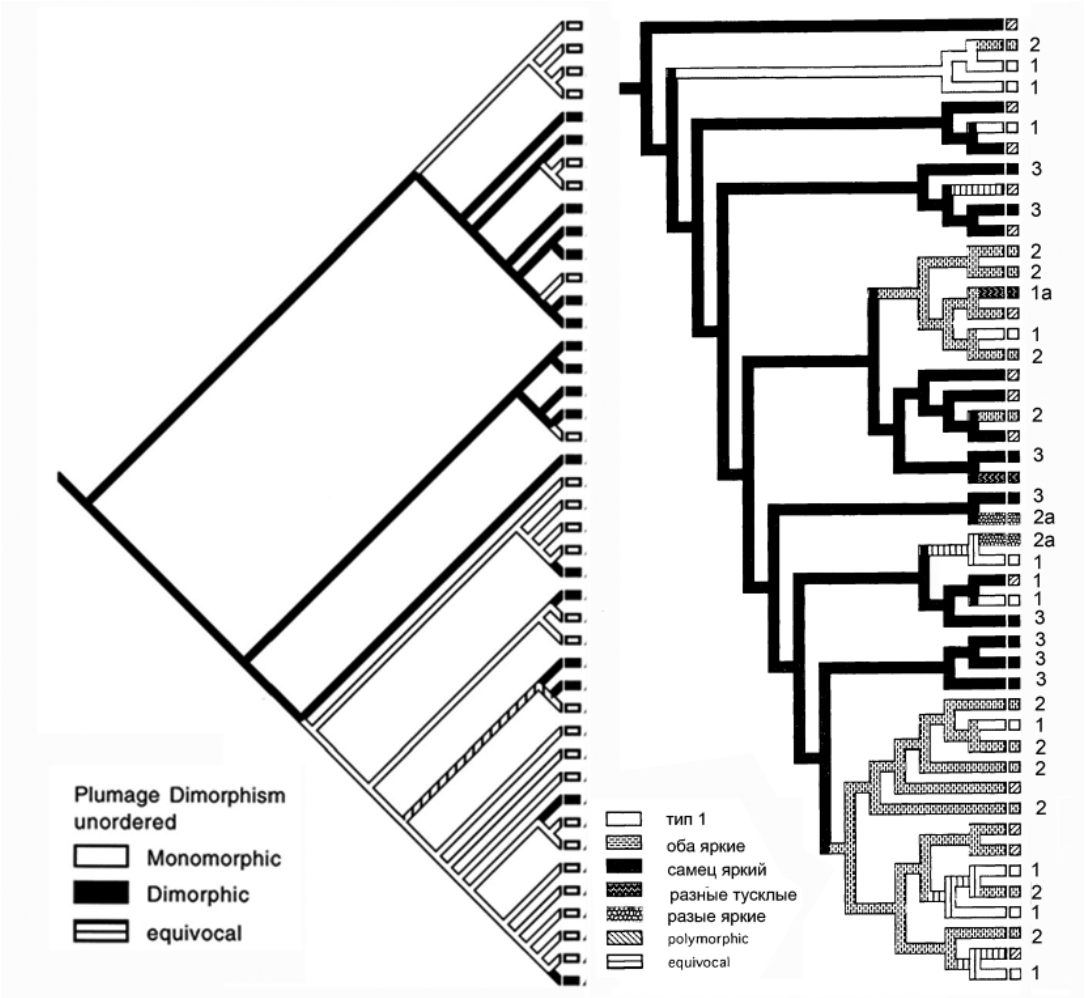

Рис. 4. Эволюция полового диморфизма в семействах утиных Anatidae (*а*) и танагров Thraupidae (*б*). Деревья построены с использованием маркеров цитохрома *b*. Цифры в позиции *б* соответствуют классификации, приведенной на рис. 1. Буква P («разное») обозначает, что в данном роде имеется несколько вариантов дихроматизма либо он отсутствует. Из: Johnson 1999 (*а*), Burns 1998 (*б*, с изменениями).

Fig. 4. Evolution of sex dimorphism in families Anatidae (*a*) and Thraupidae (*б*). The trees is constructed using cytochrome *b* sequence data. Figures in *б* correspond to classification shown on Fig.1. Litera P («разное») indicate that in the given genus there are several variants of sex dimorphism or it is absent. From: Johnson 1999 (*a*), Burns 1998 Thraupidae (*б*, modified).

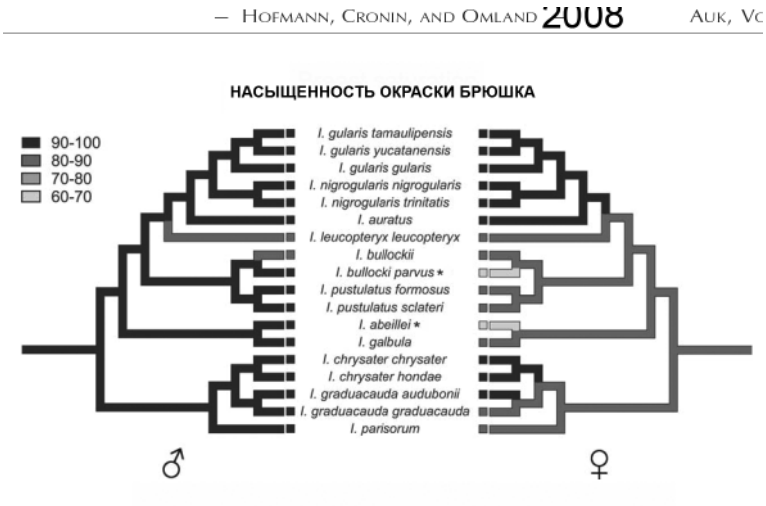

Рис. 5. Степень (%) насыщенности окраски оперения низа тела у американских иволог рода *Icterus.* Звездочками обозначены формы с наиболее ярко выраженным половым дихроматизмом. Из: Hofmann et al., 2009.
Fig. 5. Percentage of richness' extent in coloration of breast and belly plumage in the American oriole genus *Icterus.* Asterisks show species with most pronounced sex dichromatism. From: Hofmann et al., 2009.

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. 5). Эти авторы завершают свою статью следующими словами: «Наши данные не отвечают традиционной парадигме, согласно которой к половому дихроматизму ведёт усиление цветовой орнаментации наряда самцов (ссылки: Darwin, 1871, Andersson, 1994). Они находятся в противоречии и с выводами других авторов (например, 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, p. 786).

Райские птицы (семейство Paradisaeidae)

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 дивергенцию. Я выбрал в качестве такого объекта семейство райских птиц, возраст которого насчитывает 28 миллионов лет (Irestedt et al., 2009) (рис. 5). Анализ рассматриваемого нами вопроса применительно к этой груп-

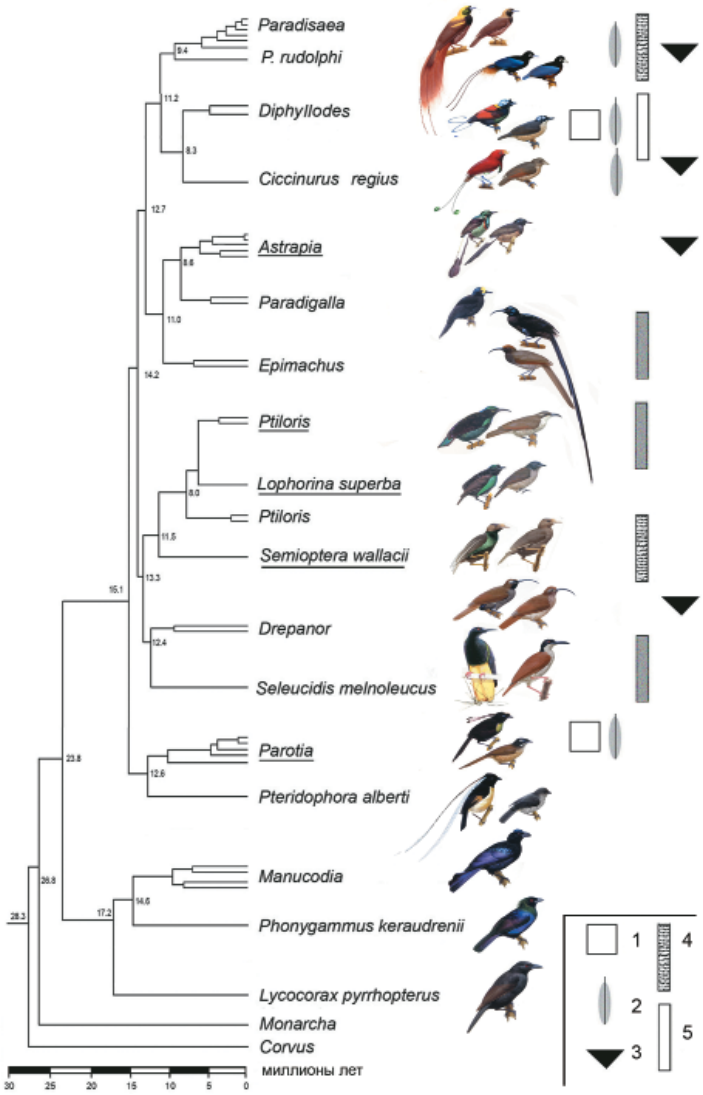

Рис. 6. Филогения райских птиц по: Irestedt et al., 2009. Цифры в узлах ветвлений — миллионы лет. Подчеркнуты имена таксонов, для которых характерен грудной пластрон из металлически блестящих жестких перьев разных оттенков зеленого цвета. Значками показаны поведенческие характеристики, общие для разных 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: Frith, Frith, 2009.

Fig. 6. Phylogeny of birds-of-paradise (after Irestedt et al., 2009). Figures in nodes mark m.y's. Taxa underlined in plumage of which there are breast plastron of stiff greenish-metallic feathers. Symbols designate actions and encounters: 1 — clearing of mating by males; 2 — removal of leafs from branches by males; 3 — hunging upside down by males as part of courtship; 4 — contacts of sex partners on apex of brocken tree trunks; 5 — the same, on vertical plant sprouts. Pictures of birds after Frith, Frith, 2009.

пе особенно интересен, поскольку разнообразие окрасок и демонстраций у самцов райских птиц считают *самоочевидным* следствием полового отбора и наиболее яркой иллюстрацией его реальности.

Это семейство включает 40 видов, распределённых между 12 родами, из которых 4 монотипичны[8]. Это архаическая группа Воробьинообразных. У больше части видов самцы держатся в сезон размножения на токовых площадках, разнесённых в пространстве, реже образующих кластеры (разреженные арены). Истинная территориальность самцов здесь отсутствует. Только видам семейства Paradisaeidae (за исключением одного) свойственна система токов. Из рисунка 6 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 приведённой иллюстрации.

У видов всех или некоторых из пяти родов (подчеркнуты на рисунке), относящихся к далеко разошедшимся ветвям семейства, металлически блестящие жёсткие перья груди образуют своеобразный пластрон, чаще всего разных оттенков зелёного цвета. Насколько известно у самцов по крайней мере двух видов из монотипических родов (*Lophorina* и *Semioptera*) эти пластроны оттопыриваются вперёд во время демонстрационных акций. У всех пяти видов рода *Parotia* пластрон становится особенно хорошо заметным на фоне чёрного оперения, когда самец проделывает весьма своеобразный брачный танец на земле[9]. Как можно видеть из рис. 7–9, во всех этих случаях демонстрация пластрона сочетается с совершенно иными 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 более консервативного признака, 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 других животных, обладающих акустическим поведением. Своеобразие райских птиц состоит в том, что эти места свиданий у ряда их видов претерпевают существенные изменения за счёт активности самих самцов. У двух видов из рода *Difillodes* 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 оголённых побегах (рис. 8). На расчищенной площадке самца паротии такой побег служит организующим стержнем для его брачного танца: в этот момент птица, держа его в поле зрения, ритмично движется вправо и влево по ли-

[8] Недавние молекулярные исследования заставили исключить из состава семейства роды *Cnemophilus* и *Loboparadisea* (Irestedt et al., 2009, p. 1).

[9] Изучение структуры этих перьев у *Parotia lawesii* показало, что в силу уникального строения их бородок спектр отражённого света существенно меняется в зависимости от угла его падения и, соответственно, при резких движениях самой птицы (Stavenga et al., 2011).

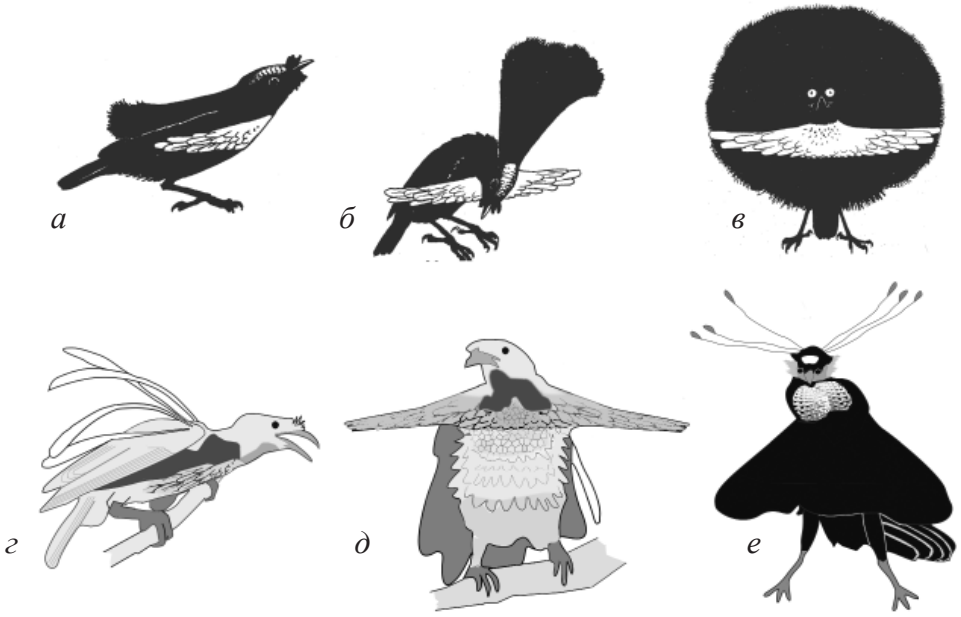

Рис. 7. Элементы брачного поведения райских птиц. *а–в* — последовательные фазы демонстрации самца *Lophorina superba*; *г, д* — позы самца *Semioptera wallacii*; *е* — фрагмент танца самца *Parotia sefilata*. *а* — из: Frith, Frith, 1987; *г, д* — по фотографиям T. Laman из: Firth, Firth, 2009.
Fig. 7. Elements of courtship behavior in birds-of-paradise. *а–в* — successive stages of courtship display of *Lophorina superba* male; *г, д* — postures of *Semioptera wallacii* male; *е* — fragment of dance display of *Parotia sefilata* male. *а* — from: Frith, Frith, 1987; *г, д* — after photos by T. Laman from: Frith, Frith, 2009.

нии, отстоящей примерно на метр от этой вертикальной структуры (Scholes, 2008a).

Встреча самца и самки на вертикальных опорах, как это происходит у двух видов *Difillodes*, свойственна также пяти видам других родов, существенно удалённых 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 оголённые «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 рис. 6. Совершенно очевидно, что эти особенности поведения входили в той или иной форме в поведенческий репертуар некого предкового вида[10]. Сегодня они сохраня-

[10] Такое поведение выработалось независимо в семействах Pipridae (манакины), Cotingidae (горный петушок *R. rupicola*) из примитивных воробьинообразных и даже у неворобьиных, таких, например, как аргус.

ются в консервативной форме у видов, принципиально различающихся по множеству черт внешней морфологии, таких как общие размеры тела, 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 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 различия, показанные на рис. 8, наводят на мысль, что их причина лежит в случайном накоплении мелких различий по принципу неопределённой изменчивости, положенного в основу всей дарвиновской теории естественного отбора. Масштаб наблюдаемых здесь несходств 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 *Difillodes respublica* (а заодно и самок!), резко отличающие этот вид от сестринского *D. magnificus*. Темя и затылок особей первого вида одеты голой кожей синего цвета, пересечённой в *геометрическом порядке* тонкими рядами очень коротких чёрных перышек (рис. 8). 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. Вернёмся 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 Фрита и Фрит (Frith, Frith, 2009) и анализа видеоклипов их брачного поведения в Youtube следует, что даже у филогенетически далёких видов они представляют собой комбинации из ограниченного числа ЭДА, модифицированных в каждом случае в той или иной степени (табл.)[11]. Эти комбинации непредсказуемым образом сочетаются с комбинациями структурных и окрасочных признаков оперения, как это следует, в частности, из рис. 7. Поэтому напрашивается вывод о независимой эволюции моторики демонстрационного поведения и особенностей внешней морфологии. Таким образом, представления об их сопряжённой эволюции у птиц основываются на поверхностном впечатлении, которое производят на исследователя

[11] О присутствии сходных элементов в демонстрационном поведении видов из разных родов райских птиц см. также: Frith, 1976; Frith, Frith, 1997.

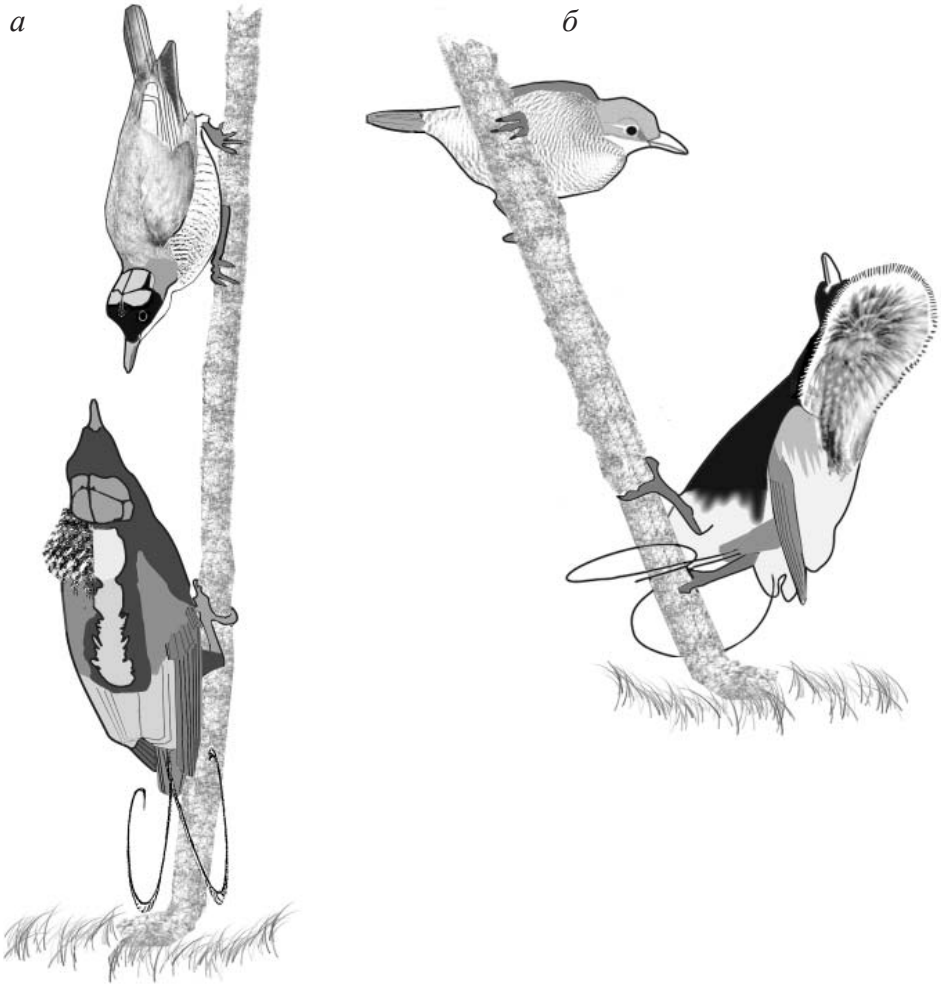

Рис. 8. Предкопуляционные взаимодействия самца (внизу) и самки райских птиц *Diphyllodes respublica* (*а*) и *D.magnificus* (*б*). По фотографиям T. Laman из: Frith, Frith, 2009.
Fig. 8. Precopulatory encounter between *Diphyllodes respublica* (*a*) и *D. magnificus* male (bottom) and female (*б*). After photos by T. Laman from: Firth, Firth, 2009.

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 этих эффектов идею полового отбора и сопряжённой 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 украшения часто возникают вторично ради (as a way) усиления [эффектов] сноровки и энергичности сигнальных движений» (Byers et al., 2010).

Таблица 1. Однотипные элементы демонстрационного поведения в 13 родах райских птиц
Common elements in display behavior of different species belonging to 13 Bird-of-paradise genera

	Оттопыривание грудного* оперения Breast plumage raising	Демонстрация зева* Throat showing	Распушение брюшного* оперения в виде юбки Belly plumage fluffing broadly resulting in something like skirt	Поднимание «воротника» на загривке Raising of collar at back of the neck	Размахивание крыльями* Wing waving	Прыжки на пружинящих* ногах Bobing up and down with spring legs	Приседания* Squating	Раскачивание в горизонтальной плоскости* Swaying in a horizontal plane	Повисание вниз головой Hanging upside down
Paradisaea	+				+	+		+	+
Difyllodes	+	+	+						
Cicinnurus	+	+	+		+				+
Astrapia									+
Epimachus		+						+	
Ptiloris	+	+	+		+	+			
Lophorina		+				+			
Semioptera	+				+	+			
Drepanornis		+	+						+
Seleucidis	+				+			+	
Parotia			+					+	
Pteridophora	+						+		
Manucodia	+								

* Элементы поведения, описанные для видов птиц из других семейств.
Elements having described for other bird families

Э. Шолес, основываясь на своем превосходном сравнительном исследовании четырёх видов 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). 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[12]». Такого рода модули, — продолжает автор, — присутствовали в поведении общего предка, а сложность в их проявлении увеличивается во времени, поскольку они диссоции-

[12] В частности, тех элементов, которые я отношу к категории ЭДА.

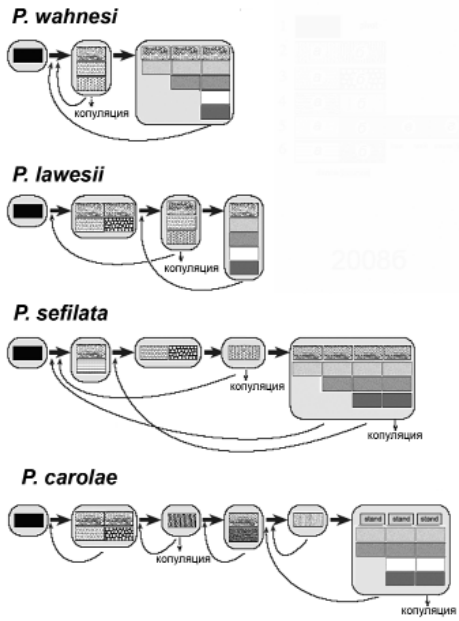

Рис. 9. Последовательности действий самцов четырех видов райских птиц рода *Parotia*, непосредственно предшествующих копуляции. Гомологичные акции обозначены одинаково заштрихованными параллелограммами. Из: Scholes, 2008.
Fig. 9. Succession of acts in male display behavior immediately preceding copulation in four species of the genus *Parotia*. Homologous actions are shown by the same shading. From: Scholes, 2008.

руются и далее *дивергируют независимо друг от друга* (Scholes, 2008b, p. 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: «... приведённые здесь материалы подтверждают справедливость нового сценария, согласно которому половой отбор может быть главным фактором крупномасштабных трансформаций [сигнального поведения] за счёт дупликаций, реорганизации и дивергенции это-фенотипических модулей (Scholes, 2008b, p. 503). На мой взгляд, схема эволюции демонстрационного поведения, предлагаемая автором на основе прекрасно собранных и осмысленных эмпирических данных, показанная на рис. 9, 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 предопределённой структурной схемы поведения.

М. Ирестед с соавторами, оставаясь в рамках доктрины полового отбора, указывают, что важнейшая её 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 подчёркивают длительность процессов дивергенции в этой группе. В ходе этого процесса резкий половой диморфизм, свойственный большинству видов этого семейства, практикующих промискуитет, может быть вторично утрачен (у видов рода *Paradigalla*[13]). Замечу, что возмож-

[13] У одного из них сохраняются промискуитетные отношения между полами, у второго характер социальной организации не выяснен. Кстати сказать, идея, согласно которой резкий половой диморфизм

ность вторичного перехода к моногамии без утраты резкого полового диморфизма предполагается в отношении синей райской птицы *Paradisaea rudolphi* (Lecroy, 1981).

Разнообразие форм полового диморфизма по структуре оперения у африканских ткачиков рода *Euplectes*

В поисках подтверждения справедливости идеи полового отбора её приверженцы чаще всего обращаются к таким структурным особенностям оперения птиц, как длина и форма хвоста. Первая работа в этом направлении была выполнена М. Андерссоном. Именно она оказалась одним из стимуляторов дальнейшего развития всей этой системы представлений[14]. Путём искусственного изменения длины хвоста у африканских полигинных ткачиков *Euplectes progne* (рис. 10) автор показал, что самцы с удлинёнными 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 о том, что некоторые (certain) орнаменты самцов способствуют самкам в их выборе полового партнёра 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 приём весьма малопродуктивен.

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 интересной 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, 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 маркёрах митохондриальной и ядерной ДНК, монофилетической является группа бархатных ткачей (*Euplectes* s. str.), но «истинные» вдовушки принадлежат к другой филогенетической ветви (рис. 10). Как можно видеть, наиболее длиннохвостые виды присутствуют в обоих этих подразделениях. По мнению автора работы «Ныне живущие виды происходят от короткохвостого предка с жёлтыми сигнальными участками оперения [т.н. «эполеты» на крыльях — *Е.П.*]». Длинный хвост, приобретаемый самцами лишь на время размножения (nuptial tail),

---

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* (рис. 6 внизу). Среди них моногамия достоверно показана только для *Phonigammus keraudrenii*, тогда как пять других видов в этом отношении не изучены (Frith, Frith, 2009).

[14] На этой почве развернулись попытки Моллера и его многочисленных соавторов доказать, что форма хвоста деревенской ласточки *Hirundo rustica* есть результат полового отбора. О том, как и почему эти попытки потерпели провал, см. Панов, 2014, с. 54–58.

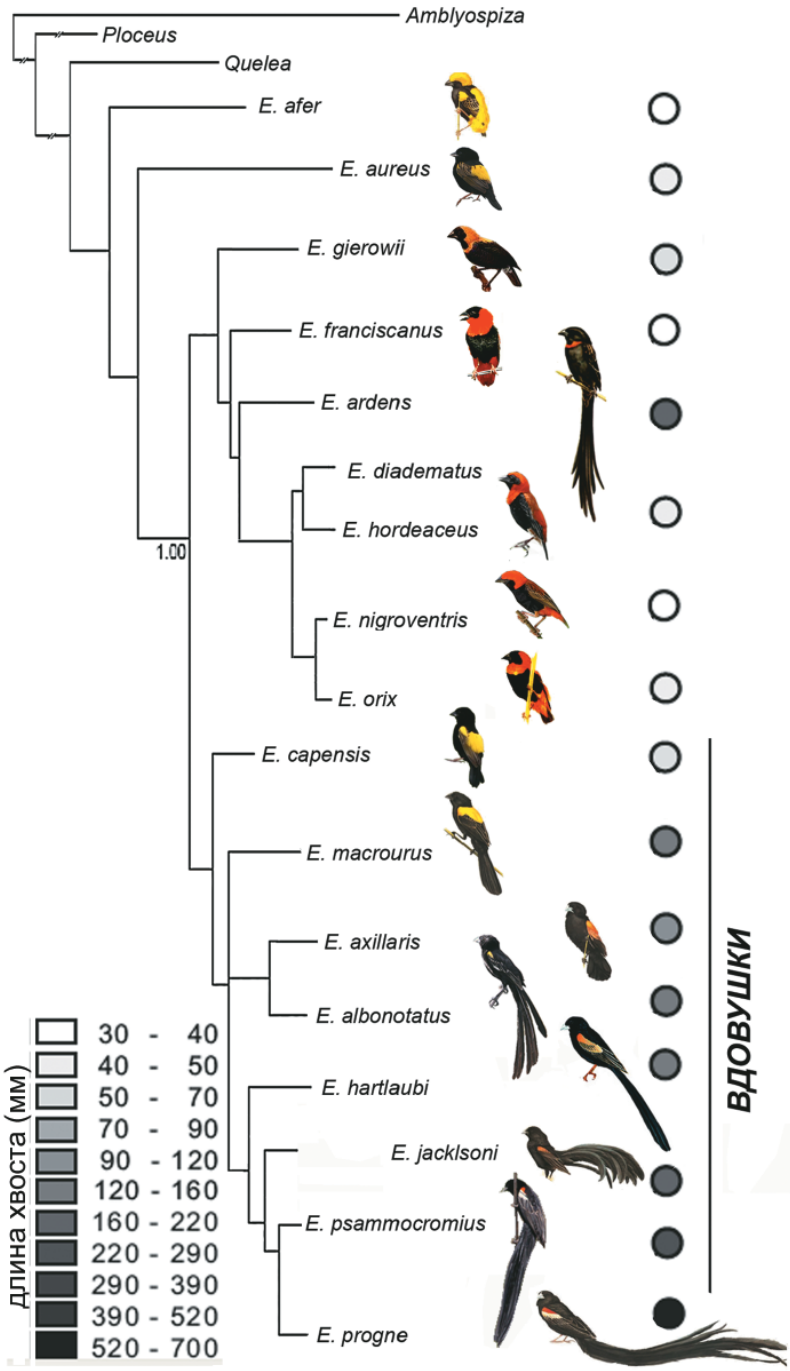

Рис. 10. Филогения африканских ткачиков рода *Euplectes*. По: Prager, 2010
Fig. 10. Phylogeny of African weavers of the genus *Euplectes*. After Prager, 2010

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 демонстрации самцами своего качества*. Эти результаты находятся в любопытном контрасте с несколькими 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 приведённую интерпретацию. Дело в том, что предпочтения самок к самцам с искусственно удлиненными хвостами показаны не только для трёх видов вдовушек, у которых самцы наиболее длиннохвосты (рис. 10, 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 удлинёнными 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» (receiver bias), заставляет самок этих видов позитивно реагировать с большей охотой на незнакомые им раннее признаки самцов (сверхнормальные стимулы), нежели на те, что соответствуют естественному размаху изменчивости сигнала, к которой его приёмник адаптирован генетически, либо на основе предшествующего опыта (Pryke, Andersson, 2008). Здесь эти авторы ссылаются на представления о суперстимулах Н. Тинбергена (Tinbergen, 1954), 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 своё собственное, здесь едва ли следует апеллировать к какой-либо специальной форме отбора в качестве эволюционной причины, 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, приведённые в одной из статей Прайк и Андерссона. Она посвящена изучению реакции самок *E. axillaris* (вида, у которых самцы сравнительно короткохвосты) на потенциальных половых партнёров с хвостами, удлинёнными в три раза. Исследователи предварительно оценили естественный размах изменчивости самцов. Как видно из рис. 11*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 остаётся из поколения в поколение близким к нормальному[15]. Или, другими

[15] Это хороший пример так называемого транзитивного полиморфизма (Мейен, 1978, с. 505).

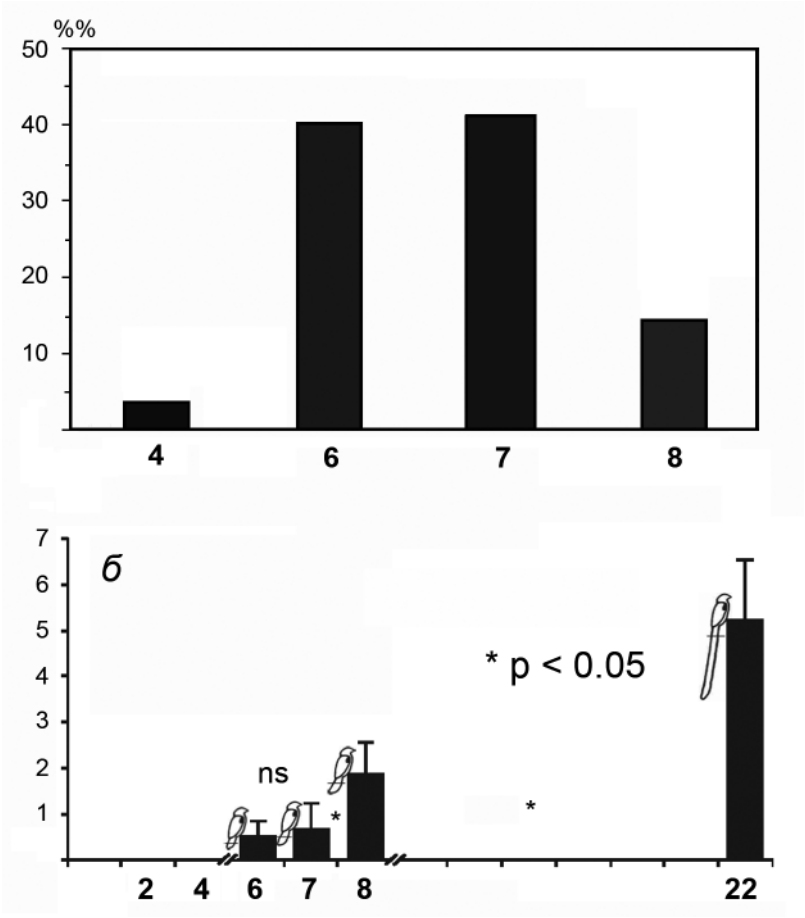

Рис. 11. Значение длины хвоста в брачных взаимоотношениях ткачиков *E. axillaris*: *а* — распределение самцов с разной длиной в естественной популяции; *б* — реакция самок на самцов с естественной и искусственно увеличенной (до 22 см) длиной хвоста. Из: Pryke, Andersson, 2002.
Fig. 11. Significance of males tail length in the *Euplectes axillaris* mating behavior: *a* — distribution of males with different tail length in natural population; *б* — reaction of females upon males with intact and artificially elongated tail (up to 22 cm). From: Pryke, Andersson, 2002.

словами, вопреки мнению авторов статьи, какой-либо очевидный результат действия полового отбора в данной популяции не обнаруживается.

Результат, показанный на рис. 11*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 увеличение числа самок на территориях самцов с искусственно удлинёнными 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.

Рис. 12. Внешняя морфология и половой диморфизм у капского сахарного медососа *Promerops cafer* (сем. Promeropidae; вверху) и нектарницы *Antobaphes violacea* (Nectarinidae; внизу). Из: Grégorie et al., 2007.
Fig. 12. External morphology and sex dimorphism in the Cape sugarbird *Promerops cafer* (Promeropidae; top) and the Orange-breasted sunbird *Antobaphes violacea* (Nectarinidae; внизу). From: Grégorie et al., 2007.

Как показало исследование, проведённое Фридлом и Клюмпом на другом виде ткачиков (*E. orix*) с аналогичной социальной организацией[16], 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 определённого 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 её авторов. Те буквально пишут, что их исследование *не показало* приверженности самок к территориям с бóльшим числом гнёзд, выстроенных самцами-хозяевами (Friedl, Klump, 2000: Abstract), а в цитировании утверждается, будто распределение самок определяется именно числом таких гнёзд (Pryke, Andersson, 2002, p. 2145).

[16] У обоих видов самец, занявший территорию, ещё до появления самок строит в её пределах несколько гнёзд (т.н. cock's nests).

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 ещё одной статьи по поводу экстравагантной структуры хвостового оперения птиц. Её недавно опубликовал международный коллектив из пяти орнитологов, которые занимались сравнением строения хвоста у двух неродственных друг другу видов птиц: капского сахарного медососа *Promerops cafer* (Promeropidae) и нектарницы *Antobaphes violacea* (Nectarinidae). У самцов первого вида хвост чрезвычайно длинён, у второго он ступенчатый с сильно удлинёнными средними рулевыми[17] (Grégorie et al., 2007) (рис. 12).

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

[17] 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*).

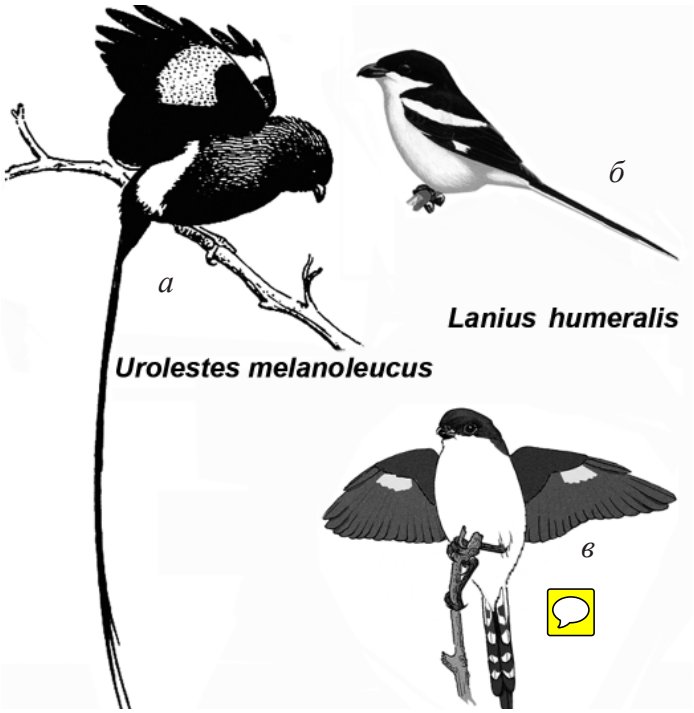

Рис. 13. Различия в структуре хвостового оперения у двух в семейства Laniidae. *а* – из: Fry et al., 2000; *б* — из: Lefranc, Worfolk, 1997; *в* — по фотографии из: Armstrong, 1947.
Fig. 13. Differences in the rectrices' structure in two species from the family Laniidae. *а* — from: Fry et al., 2000; *б* — from: Lefranc, Worfolk, 1997; *в* — after photograph from Armstrong, 1947.

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 достоверно 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 далёкими друг от друга филогенетически, можно допустить, хотя и с большим трудом, что их эволюция подчиняется неодинаковым закономерностям общего порядка (каковой считают половой отбор приверженцы этой доктрины). Такая трактовка происходящего выглядит ещё менее правдоподобной, если речь идёт о видах, принадлежащих одному семейству. На рис. 13 показаны два вида семейства Laniidae, характер различий в хвостовом оперении которых даёт 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.

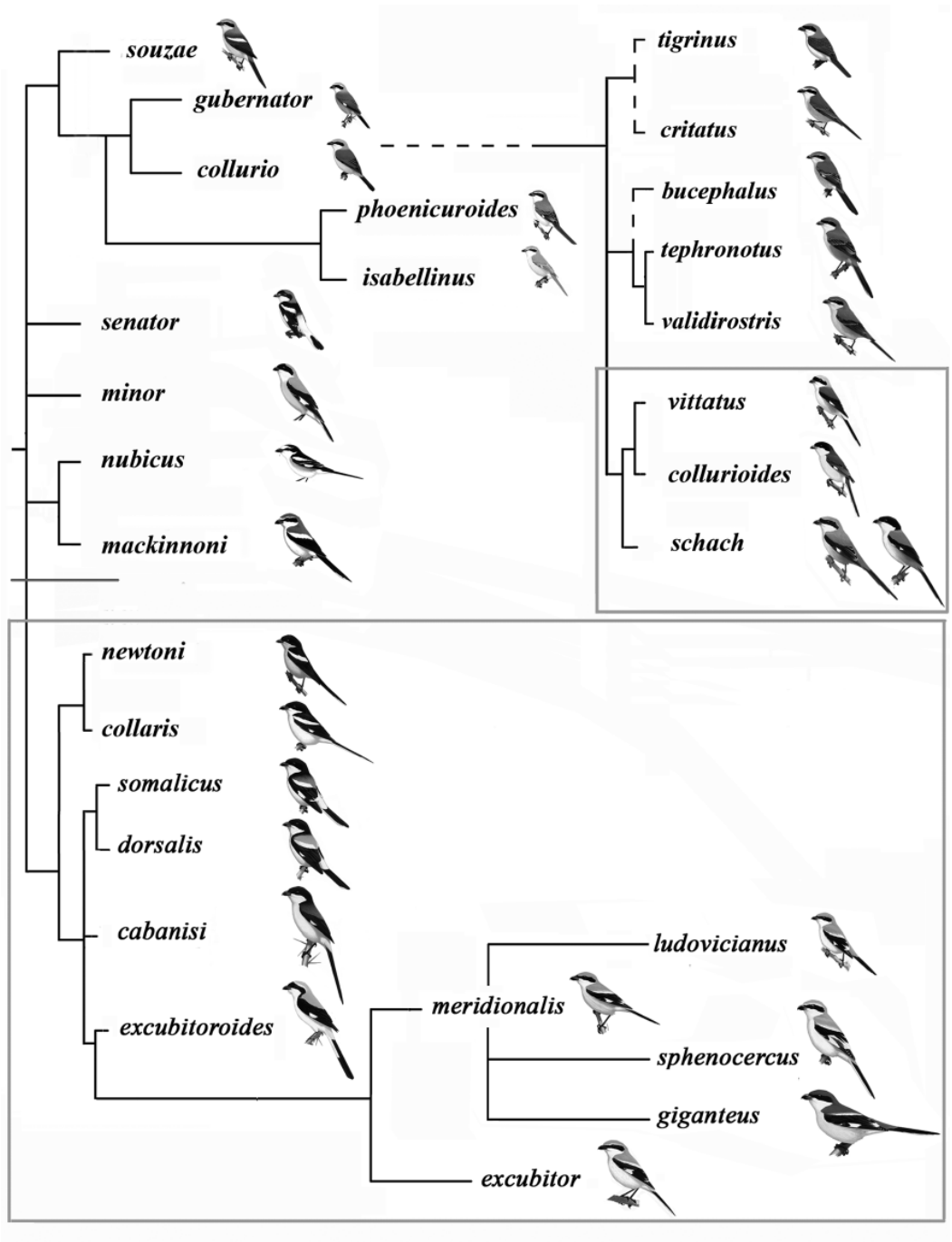

Рис. 14. Межвидовые различия в длине хвоста у настоящих сорокопутов рода *Lanius*. Из: Panov, 2011.
Fig. 14. Interspecific differences in tail length in true shrikes of the genus *Lanius*. From: Panov, 2011.

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. 14, обведены рамками). Эту ситуацию можно рационально объяснить тем, что именно в этих группах потенции к удлинению хвоста реализуются наиболее полно в силу неизвестных нам закономерностей морфогенеза. 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. 15). Было бы крайне нереалистично придумывать свой сценарий эволюции длины хвоста для каждого отдельного случая, ещё и прибегая в этих объяснениях к мифическому половому отбору.

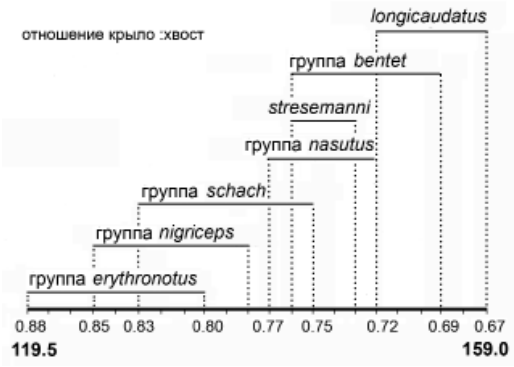

Рис. 15. Географическая изменчивость длины хвоста у длиннохвостого сорокопута *Lanius schach*. Полужирным шрифтом внизу показан разброс средних значений длины хвоста в пределах таксона. По: Dunajewski, 1939.
Fig. 15. Geograpic variation of tail length in Long-tailed shrike *Lanius schach*. Spread of means across taxa is shown in bold. After Dunajewski, 1939.

Литература

Дарвин Ч. 1896. Происхождение человека и половой подбор. СПб. 586 с.

Дарвин Ч. 1908. Происхождение человека и половой подбор. Изд. В.И. Губинского. 390 с.

Завадовский М.М. 1922. Пол и развитие его признаков (к анализу формообразования у животных). Госуд. изд. 296 с.

Мейен С.В. 1978. Основные аспекты типологии организмов // Журн. общ. биол. Т. 39. № 4. С. 495–508.

Панов Е.Н. 1978. Механизмы коммуникации у птиц. М.: Наука. 306 с.

Панов Е.Н. 1983. Поведение животных и этологическая структура популяций. М.: Наука. 423 с.

Панов Е.Н. 2014. Половой отбор: теория или миф. Полевая зоология против кабинетного знания. М.: Товарищество научных изданий КМК. 412 с.

Andersson M. 1994. Sexual selection. New Jersey: Princeton Univ. Press. 599 p.

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.

Byers J., Hebets E., Podos J. 2010. Female mate choice based upon male motor performance // Animal Behaviour. Vol. 79. No. 4. P. 771–778.

Darwin Ch. 1871. The descent of man, and selection in relation to sex. London: Murrey.

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 Ecology. Vol. 14. P. 701–710.

Friedl T.W.P., Klump G.M. 2000. Nest and mate choice in the red bishop (*Euplectes orix*): female settlement rules // Behavioral Ecology. Vol. 11. No. 4. P. 378–386.

Frith C.B. 1976. Displays of the Red Bird-of-Paradise *Paradisaea rubra* and their significance, with a discussion on displays and

systematics of other Paradisaeidae // Emu. Vol. 76. No. 2. P. 69–78.

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.

Frith C.B., Frtih 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.

Grégorie A., McFarlane M.L., Faire B., Evans M.R., Cherry M.I. 2007. Patterns of morphological variation in two sexually dimorphic bird species with different tail shapes // Biological Journal of the Linnean Society. Vol. 91. P. 437–443.

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. No. 235. 11 p.

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.

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.

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) // The Auk. Vol. 125. No. 4. P. 778–789.

Kimball R.T., Ligon J.D. 1999. Evolution of avian plumage dichromatism from a proximate perspective // Am. Nat. Vol. 154. P. 182–193.

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.

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.

Mayr E., Amadon D. 1951. A classification of recent birds // Amer. Mus. Novit. No. 1496. P. 1–42.

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 widowbirdsand bishops, *Euplectes* spp. (Aves: Passeridae: Ploceinae) // Molecular Phylogenetics and Evolution.Vol. 46. No. 1. P. 290–302.

Pryke S.R., Andersson S. 2002. A generalized female bias for long tails in a short-tailed widowbird // Proc. Royal Soc. of London. B: Biol. Sci. Vol. 269. 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 // Behavioral Ecology. 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.

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.

Scholes E. 2008a. Structure and composition of the courtship phenotype in the bird of paradise *Parotia lawesii* (Aves: Paradisaeidae) // Zoology. Vol. 111. P. 260–278.

Scholes E. 2008b. 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.

Sibley C.G., Ahlquist J.E. 1990. Phylogeny and classification of birds. New Haven, Conn.: Yale Univ. Press.

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.

Takahashi M., Arita H., Hiragawa-Hasegawa M., Hasegawa T. 2008. Peahens do not prefer peacocks with more elaborate trains // Anim. Behav. Vol. 75. P. 209–1219.

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.

Wetmore A. 1960. A classification for the birds of the world // Smithson. Misc. Coll. Vol. 139. No. 11. P. 1–37.

Wiens J.J. 2001. Widespread loss of sexually selected traits: how the peacock lost its spots // Trends in Ecology and Evolution. Vol. 16. No. 9. P. 517–523.

Witschi E. 1936. Secondary sex characters in birds and their bearing on the theory of evolution // Scientia Vol. 60. P. 262–270.