

Е.Н. Панов

Половой отбор: теория или миф?

ПОЛЕВАЯ ЗООЛОГИЯ ПРОТИВ КАБИНЕТНОГО ЗНАНИЯ



Евгений Панов

**Половой отбор: теория или
миф? Полевая зоология
против кабинетного знания**

«Товарищество научных изданий КМК»

2014

УДК 59.01/.08

ББК 28.64в6

Панов Е. Н.

Половой отбор: теория или миф? Полевая зоология против кабинетного знания / Е. Н. Панов — «Товарищество научных изданий КМК», 2014

ISBN 978-5-87317-970-1

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 внутривидовой и межвидовой, 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.

УДК 59.01/.08

ББК 28.64в6

ISBN 978-5-87317-970-1

© Панов Е. Н., 2014

© Товарищество научных изданий
КМК, 2014

Содержание

| | |
|---|----|
| Критический эволюционизм: кладбище парадных примеров | 7 |
| От автора | 16 |
| Введение: к истории вопроса | 18 |
| Глава 1 | 32 |
| 1.1. Основные постулаты «теории» | 33 |
| 1.2. Поддержка «теории» со стороны абстрактных математических и генетических моделей | 37 |
| 1.3. «Половой отбор» у растений | 42 |
| Конец ознакомительного фрагмента. | 45 |

Евгений Панов

Половой отбор: теория или миф? Полевая зоология против кабинетного знания

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

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.

На передней обложке: «Выбор» самкой «лучшего» из самцов (ядро доктрины полового отбора). Фото автора

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. Адапционисты 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 расчленишь 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 вариативности 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 амёб, 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 доказаны, 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 теоре-

тическими 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 неумоимо 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 которым 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 рефлексирован, 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 привходящих положений) объявляется «подтверждающим».

Впрочем, логические ошибки в цитируемых автором неудачных статьях крайне разнообразны. Когда наивная методология «простого следования фактам» уступает место продвинутому варианту 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 адапционистские 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 адапционистами 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, амёб 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 адапционистские объяснения, следующие.

Одной из обычных ошибок является подмена тезиса (*ignoratio elenchi*), то есть благодаря чрезвычайной абстрактности исходной гипотезы и крайней конкретности локальных 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 sequitur* (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 fundamental*TM. 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 нафаршированы 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 адапционистского направления, такова: мы не знаем, как нечто произошло; то небольшое, 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 адапционистами, 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 любительская 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 адапционистов 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 пола-

гают, 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 адапционистских 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 адапционистским концепциям, можно описать так, что ими не учитывается «грубость» поведения, то есть – его устойчивость к малым возмущениям. Логика адапционистских 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 принорочиться 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 адапционистов 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-полемиическая, 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 адапционистских 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 адапционизма 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 адапционистской 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 адапционистской 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, систем их социальном организации, жизненных стратегии 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-четырёх 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 статей 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 представлены еще две положительные рецензии (четвертая и пятая, 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 событий, 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 колеблющихся втрое превышало каждую из этих цифр (9). Суммируя эти подсчеты за весь период от выхода книги Дарвина в свет до середины XX века, получаем 9 положительных мнений, 19 отрицательных и почти столько же (18), которые не склонялись в ту или другую сторону.

Любопытно ознакомиться с отношением к гипотезе полового отбора шести выдающихся отечественных ученых. Основатель эволюционной палеонтологии В.О. Ковалевский вообще не упоминает о ней. Ничего не сказано по этому вопросу на 536 страницах фундаментальной сводки А.Н. Северцова «Морфологические закономерности эволюции» (1939). И.И. Шмальгаузен (1939) относится к идее полового отбора весьма сдержанно, указывая, что принцип может оказаться работоспособным только в ситуациях, когда соотношение полов резко сдвинуто в пользу самцов. Автор учебника дарвинизма А.А. Парамонов (1945) считает, что половой отбор есть не более чем частный случай естественного отбора. Из числа выдающихся орнитологов, М.А. Мензбир ([1827] 1923) оказался на стороне тех, кто категорически не принимал принцип полового отбора. Г.П. Дементьев в своем монументальном обзоре по биологии птиц упоминает о половом отборе лишь одной фразой: «Напомним, – пишет он, – что именно изучение полового диморфизма у птиц привело Дарвина к установлению им теории полового отбора» (Дементьев, 1940: 349). Показательно, что в подробнейшем указателе к этой книге²

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.

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 тиреоидэктомии; 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.

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 большую 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 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 адапционистскую парадигму, построенную на дарвиновской же теории естественного отбора⁴.

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 лагеря дарвинистов, так и из противостоящего ему, утверждали, что половой отбор – это не более чем разновидность естественного отбора.

Позиция самого автора исторического обзора. Следует заметить, что обзор, предложенный Давиташвили, при кажущейся его объективности, в известной мере тенденциозен. Будучи сам ярким приверженцем идеи полового отбора, он сразу же дает отпор любому сколько-нибудь весомому возражению со стороны цитируемых 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 несколько не уменьшает значения теории полового отбора» (с. 57)⁵.

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

³ Совершенно необоснованно!

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

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

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

Две точки зрения на происхождение эксцессивных структур по данным палеонтологии. Одним из центральных моментов «теории полового отбора» оказывается вопрос о движущих силах развития в эволюции таких образований, которые выглядят явно гипертрофированными и не несущими какой-либо очевидной повседневной функции. В качестве примера можно упомянуть удлинённые 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. «Перигамическими⁶, – пишет он, – мы называем признаки структуры и поведения животных, возникающие и развивающиеся в силу полового отбора» (Давиташвили, 1961: 11). Будучи профессиональным палеонтологом, этот автор приложил серьезные усилия в попытке объяснить действием полового отбора всевозможные морфологические структуры у ископаемых животных.

Он пишет: «Теория полового отбора успешно объясняет многочисленные “головоломные” случаи возникновения и развития структур. Только она дает возможность установить причину появления ориментов⁷, как бугры, шероховатости и «зачаточные» рога, которые мы указывали у различных животных, например, у хищных динозавров, примитивных цератопсин, примитивных бронтотериоидей (титанотериев), некоторых свинообразных и многих других млекопитающих. Во всех таких случаях ориментальные образования могли служить для прикрытия глаз и, вероятно, некоторых других важных органов чувств во время драк между самцами – особенно в случаях «турнирных» боев. В то же время у многочисленных животных имеются органы, достигшие огромных размеров и принявшие самые причудливые очертания. Как мы видели, теория полового отбора дает вполне достаточное объяснение происхождения таких «гипертелических», или «эксцессивных» образований, а без этой теории они оставались

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

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

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 аристогенезу⁸, т. е. признать чудо фактором эволюции живых существ» (Давиташвили, 1961: 496–497).

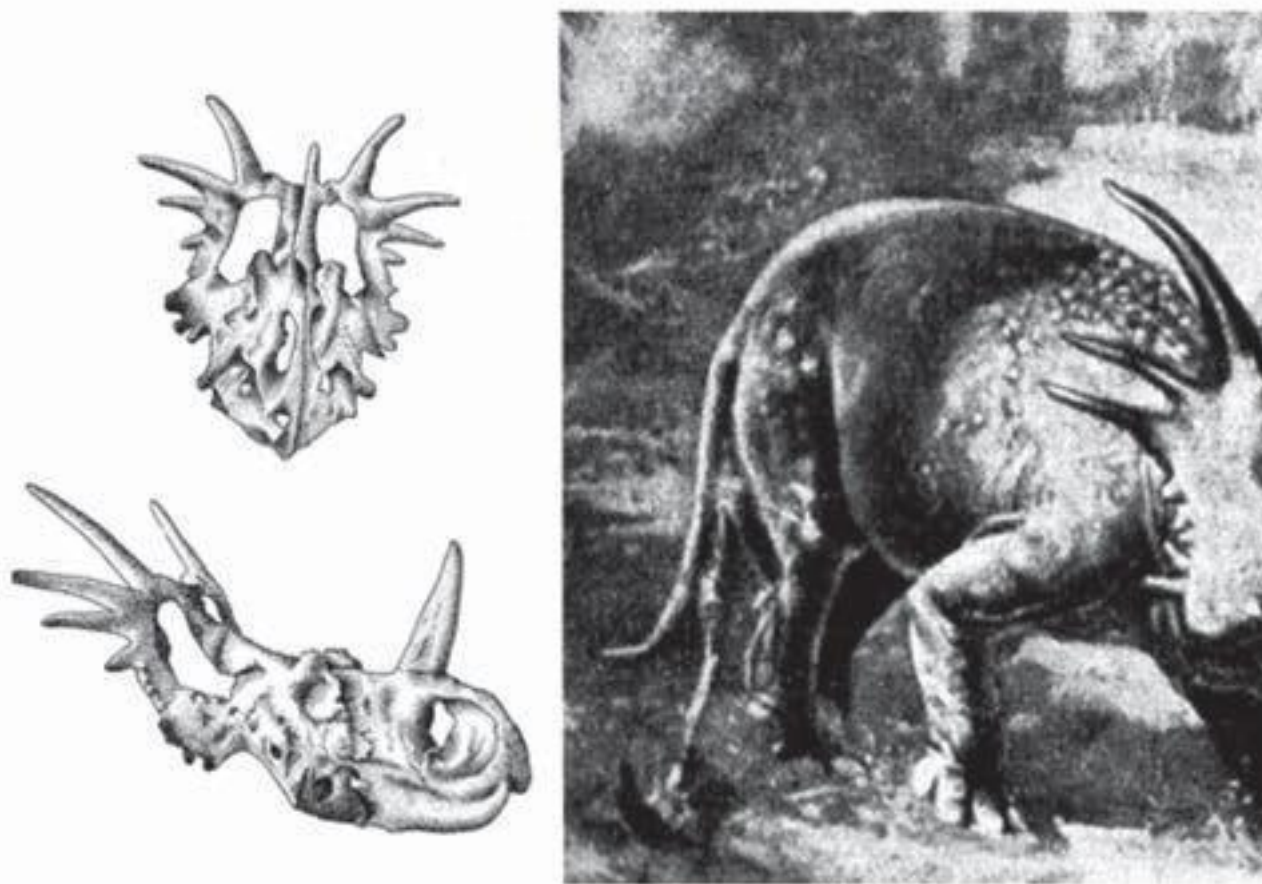


Рис. 1. Череп динозавра *Styracosaurus parksi*.
Из: Давиташвили, 1961.

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 млн. лет назад). Об этом существе палеонтолог Лолл сказал, что «на его черепе шипы и отростки пре-

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.

даются разгулу» (Lull, 1933: 88). Зрелище, действительно, впечатляющее. Но для Давиташвили оно выглядит легко объяснимым. Вот как явление трактуется этим автором.

«Главными перигамическими структурами цератопсией являются рога – носовой и надбровные – и воротник. *Рога цератопсией 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 цератопсией... 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 рога⁹.

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

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

У примитивных предковых цератопсией воротник, очевидно, служит в основном для прикрепления к нему мощной мускулатуры и, в меньшей степени, для защиты шейного отдела. Впоследствии функциональное значение воротника существенно изменялось – он становился преимущественно аллэстетическим, антапосематическим и гамосематическим¹⁰ образованием, которое производило «импонирующее» и «устрашающее» действие на самцов-соперников и, вероятно, также определенное стимулирующее действие на самок».

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

Все это выглядело бы достаточно убедительным, если бы не одно маленькое «но». Исходным пунктом рассуждений автора оказывается утверждение, что «рога цератопсией служили для боев между самцами одного и того же вида за обладание самками». Формула «бои самцов из-за самок» – это основополагающий пункт в построениях Дарвина о половом отборе. В устах Давиташвили убеждение в существовании таких «боев» у цератопсией абсолютно априорно, не основано на каких-либо эмпирических данных¹¹. Поэтому дальнейшие рассуждения

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

¹⁰ Аллэстетические признаки – термин, введенный Дж. Хаксли для структур, формирующихся, по его мнению, в зависимости от деятельности органов чувств и мозга других особей (Huxley, 19386: 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

не могли привести не к чему иному, кроме вывода о дальнейшей эволюции костных выростов по принципу формирования перигамических структур. А тут уже наготове «теория полового отбора», играющая в данном случае, по выражению А.А. Любищева, роль «убежища 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 усложнения этих структур Ковалевский видел следующим образом. Он говорит о четырех разных миоценовых фаунах, которые последовательно сменяли друг друга. К первой из них принадлежал гелокус, которого исследователь считал родоначальником большинства групп жвачных. Во второй фауне появляется значительное количество настоящих жвачных, которые ведут свое происхождение от гелокуса. Все они, однако, еще лишены рогов, но обычно обладают крупными верхними клыками. У многочисленных видов «плотнорогих» жвачных, относящихся к третьей фауне, появляются 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 рогами¹².

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

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.).

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

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. Гекели, А. Гершем, Дж. Г. Симпсоном и другими загадочные «потенциальности» признаков и органов, абсолютно никак не выраженные у предков, но автоматически «актуализирующиеся» у потомков как неизбежный побочный результат увеличения тела до какого-то 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 аристокенов, на которых Осборн строил свою теорию аристокеногенеза...» (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). Прочитую в этой связи мнение одного из исследователей, серьезно занятого этой проблемой. «Множество функциональных гипотез, – пишет он, – было предложено для объяснения эволюции аллометрии в аспекте размерного полового диморфизма. Большинство из них опиралось на идеи полового отбора среди самцов и отбора на репродуктивный потенциал (reproductive selection) у самок. Среди них гипотеза, согласно которой аллометрия развивается в эволюции в силу отбора на корреляцию в свойствах полов, представляется наиболее перспективной моделью общего характера, которая подлежит дальнейшей проверке» (Fairbairn, 1997). Эта тема будет обсуждена в деталях далее, в главе 3.

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 агро-биологи* 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.

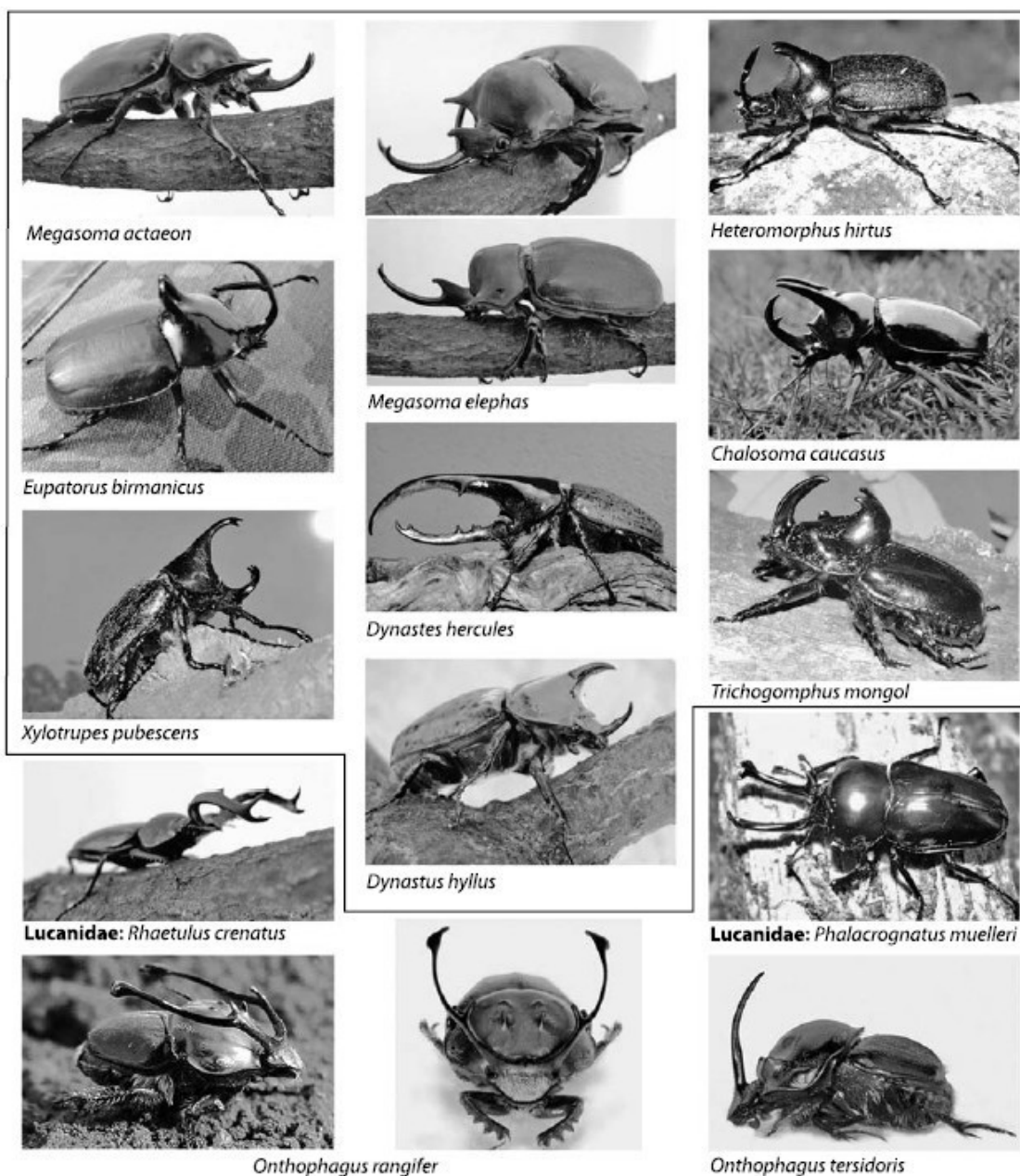


Рис. 2. Разнообразие головных выростов у рогатых жуков семейств Scarabaeidae (подсемейство Dynastinae – в рамке) и Lucanidae.

Фото: Т. Libich (<http://www.goliaphus.com/it/it-trichogomphus-mongol.html>)

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 набравшей 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

области¹⁴. 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, 1989а; Panov, 2012б).

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 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

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

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 времени¹⁵.

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

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

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, 2004a: 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.

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

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

быструю дивергентную эволюцию рассмотренных генитальных структур самцов¹⁷ 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, 2004a: 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, 2012a и ниже,)? Для меня совершенно очевидно, что «теория полового отбора» здесь совершенно бессильна, что я попытаюсь подробно аргументировать в разделе 9.3 главы 9.

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, 2004a: 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 (Dali 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.

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

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 мере поколений, а сами такие признаки будут все лучше выполнять свою адаптивную функцию. Иными словами, ход эволюции, адаптивной по определению в рамках такого подхода, неизменно следует закону больших чисел, и с этой точки зрения может быть отображен в математических моделях.

В качестве неоспоримого довода в пользу существования полового отбора для зоологов-современников, как и для Дарвина, служат реальные факты гипертрофированного полового диморфизма, а также хорошо обоснованное эмпирически явление дифференциального репродуктивного успеха самцов (главы 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., Dominey, 1983). Теория начинает жить собственной жизнью.

Зоолог-практик, занимаясь исследованием своего объекта, не в состоянии не только критически оценить суть такого рода разногласий между математиками, но даже просто прочесть 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 использованием 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 представлять 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*¹⁸, 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 прибрали свое нынешнее строение потому, что они лучше приспособлены к переживанию в борьбе за существование, но по той причине, что это *преимущество было передано исключительно мужскому потомству*¹⁹, 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 органами²⁰, состоит в предупреждении побега самки до прибытия 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.).

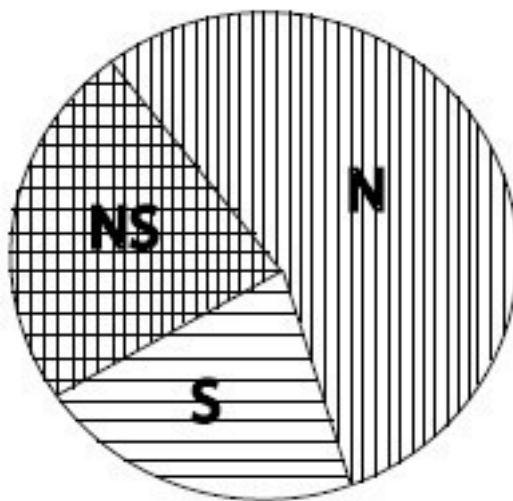


Рис. 1.1. Соотношение между естественным и половым отбором, как оно видится в доктрине полового отбора.

Из: Andersson, 1994.

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

¹⁸ 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).

¹⁹ Сегодня известно, что это не так.

²⁰ Во Введении речь шла о том, что изучение характера таких органов у членистоногих не удастся однозначно объяснить действием полового отбора (Eberhard, 2004a).

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 внутривидовой 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 лучших самцов-производителей. Внутривидовой 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, 1938a, б). К сожалению, от трактовок Хаксли, много более реалистичных, чем дарвиновские, в современной конструкции анализируемых взглядов сохранили одно лишь понятие внутривидового (интрасексуального) отбора (Huxley, 1938b).

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 удастся 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 направленного²¹ (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.²²). Явление получило название «варьирующей асимметрии» (fluctuating asymmetry).

Варьирующей (флюктуирующей) она названа потому, что степень ее выраженности не одинакова у особей данной популяции (в том числе и самцов), причем отклонения от идеальной симметрии носят случайный характер (Parsons, 1990; подробнее 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 качества самца как носителя «хороших генов», поскольку это указывает ей на резистентность 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.

²¹ В отличие от отбора стабилизирующего.

²² О глазах, ушах и зубах ничего не говорится.

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*» (Szamado, 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, «рисковал внести свое в понимание в эволюцию психических явлений, именно вкусов самок (female taste) на основе того же самого процесса селекции»²³ (имеется в виду естественный отбор Дарвина).

Вскоре после выхода книги Фишер получил письмо от внука Ч. Дарвина, Чарлза Гальтона Дарвина²⁴, 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, которые 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 Фишера²⁵. «Силоус наблюдал, – писал тот, – как самка важно (with perfect self composure) расхаживает в толпе самцов²⁶, 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_{cp} и y_{cp} . Из них на x_{cp} пока что можно не обращать внимания, поскольку в природе для этой величины нет нулевого значения. Что касается y_{cp} то у него нулевое значение есть: $y_{cp} = 0$ обозначает полную индифферентность самки, а y_{cp} 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 $(x - x_{cp})^2$, так и $(y - y_{cp})^2$ равны единице. Они могут быть

²³ Цитировано по предисловию Дж. Беннета к последнему изданию этой книги (Bennett, 2000).

²⁴ Ч.Г. Дарвин (1887–1962) – английский физик-теоретик и математик. Один из основоположников теории дифракции рентгеновских лучей. Интересовался вопросами евгеники.

²⁵ См., например, И.А. Рухленко <http://www.vuit.ru/faculties/Ecological/beauty1.pdf>

²⁶ У турухтанов самки посещают самцов на токах. Об этом типе социальной организации см. в главе 8.

скоррелированы в той степени, которую мы и должны выяснить, так что мы можем заменить $(x - x_{cp})(y - y_{cp})$ символом r .

Мы можем допустить, что красоту (beauty) удастся измерить объективно – например, взяв длину перьев самца турухтана²⁷, 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_{cp} . 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 $x_{cp} + ky$. 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_2, y_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 потомстве этих особей x и y не скоррелированы. Если это так; то среднее r для потомков особей этой генерации будет ни чем иным как

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

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

$$(x_1 - x_{cp})(y_1 - y_{cp}) = r \text{ и } (x_2 - x_{cp})(y_2 - y_{cp}) = r$$

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

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

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

В таком случае отсюда следует

$$2r = k(1 + r^2) \text{ или } r = (1 - \sqrt{1 - k^2})/k^{28}$$

и что отбор, который в каждом поколении повышает усреднение по x на $ky_{cp}/2$, должен увеличивать усреднение по y на $kry_{cp}/2$, то есть y_{cp} 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

²⁷ У самцов этого вида эксцессивной структурой является так называемый воротник из сильно удлиненных перьев. Его окраска, кстати сказать, индивидуальна почти у всех самцов.

²⁸ Значок $\sqrt{\quad}$ обозначает корень квадратный (из разности $1 - k^2$).

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 согласиться 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 удастся 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, 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 переменные²⁹. 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

²⁹ 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.

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 дисперсия³⁰, 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, 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 утрата³¹. 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)³². 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

³⁰ Аддитивный эффект генов – это суммарный вклад отдельных полигенов в формирование фенотипа, так что фенотипический эффект одного гена суммируется с фенотипическими эффектами других генов.

³¹ 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).

³² 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 кажется более значимым, чем попытки понять реально происходящее в природе, А. Захави существенно «повысил свою приспособленность», оказавшись одним из наиболее цитируемых авторов.

структурами, затрудняющими существование. Таковы, например, роскошный хвост павлина, неудобный в полете, или шикарные, но очень тяжелые рога быка-олени. 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 справедливость удастся только с применением все тех же умозрительных, отвлеченных моделей. Как пишет А. Графен³³, «... 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.

³³ Один из авторов книги “Modern statistics for the life sciences” (Grafen, Hails, 2002).

1.3. «Половой отбор» у растений

«Новое» в «теории полового отбора»³⁴. 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 измерению³⁵. Но если идея полового отбора столь трудна для понимания (so troublesome), почему не 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 силе³⁶, 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 Арнольда, «на протяжении 130 лет»³⁷. С другой стороны, он предлагает сохранить термин

³⁴ «Sexual selection in plants and animals».

³⁵ 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 некоей гипотетической причине, есть главный методологический дефект всего этого направления исследований. В качестве примера приведу выдержку из резюме к статье «Взаимодействие естественного и полового отбора: 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, испытываемый 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)*».

³⁶ Имеется в виду, по-видимому, естественный отбор, хотя мне это противопоставление кажется в высшей степени сомнительным (см. в главе 2).

³⁷ На самом деле – лишь в период с 1980-х гг. и по сию пору, то есть не более 30–33 лет.

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 происходит (arises) из различий в успехе спариваний [число половых партнеров (mates), которые произвели³⁸ 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 Дарвина³⁹»

«*Половой отбор у растений: история вопроса.* Первая серьезная попытка обосновать существование полового отбора в растительном царстве была предпринята в 1983 г. в книге «Выбор полового партнера у растений» (Willson, Burley, 1983). Указывают, что ее появление повлек за собой бурный рост публикаций на эту тему (<http://web.pdx.edu/~cruzan/SexualSelection inPlants.pdf>)⁴⁰.

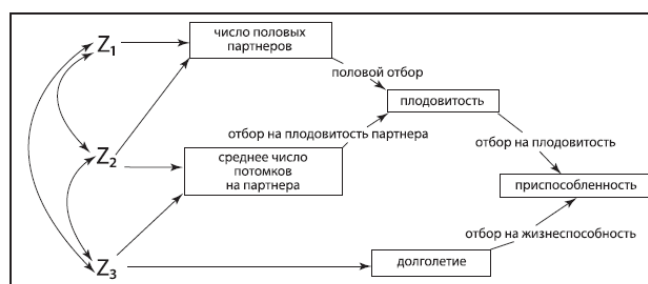


Рис. 1.2. Иерархия компонентов приспособленности, диктуемых разными формами отбора. Z_1 , Z_2 , Z_3 – три гипотетические фенотипические признака. Стрелки с двумя остриями показывают корреляции между этими признаками. Из: Arnold, 1994.

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, кото-

³⁸ За исключением всего того, что касается полового отбора, как следует из цитированного резюме к статье Арнольда.

³⁹ В оригинале: *bear* для партнеров-самок и *sire* – для самцов.

⁴⁰ 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.

рое 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).

Конец ознакомительного фрагмента.

Текст предоставлен ООО «ЛитРес».

Прочитайте эту книгу целиком, [купив полную легальную версию](#) на ЛитРес.

Безопасно оплатить книгу можно банковской картой Visa, MasterCard, Maestro, со счета мобильного телефона, с платежного терминала, в салоне МТС или Связной, через PayPal, WebMoney, Яндекс.Деньги, QIWI Кошелек, бонусными картами или другим удобным Вам способом.