

8. Берг Л.С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т.1. - М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949б. - С. 930-1370.
9. Горелов М.С. Рыбы. В кн.: Природа Куйбышевской области. - Куйбышев: Книжн. изд-во, 1990. - С. 347-365.
10. Евланов И.А., Козловский С.В., Антонов П.И. Кадастр рыб Самарской области. - Тольятти: ИЭВБ РАН, 1998. - 222 с.
11. Еловенко В.Н. О роли ротана в водных экосистемах Верхней Волги. В сб.: Антропогенные воздействия на природные комплексы и экосистемы. - Волгоград: Изд-во Волгоградского пед. ин-та им. А.С. Серафимовича. 1980. - С. 57-62.
12. Ермолин В.А. Рыбы-вселенцы в ихтиофауне Саратовского водохранилища // Чужеродные виды в Голарктике (Борок-2): Тез. докл. Второго межд. симпоз. по изучению инвазийных видов. Борок, Россия, 27 сент. - 1 окт. 2005 г. - С. 144-145.
13. Ермоленко А.В. Фауна паразитов головешки-ротана *Percottus glenii* (Eleotridae) Приморского края // Паразитология. Т. 38, вып. 3. 2004. - С. 251-256.

**И.А. Рухленко**

### **«ПРОБЛЕМА КРАСОТЫ» В БИОЛОГИИ. ЧАСТЬ I: ВОЗОБНОВЛЕНИЕ ДИСКУССИИ**

*Ключевые слова: «проблема красоты», половой отбор (mate selection), принцип утилитарности, модель «прямой выгоды» (model of direct benefits), модель «хороших генов» (model of good genes), модель «гандикапа» (model of handicap), номогенез.*

#### *Аннотация*

*Дается краткий обзор и критический анализ проблемы наличия в природе «красоты». Рассматривается состояние основных современных гипотез и моделей полового отбора. Сделан вывод, что ни одна из существующих утилитарных моделей (моделей полового отбора) не является универсальной, т.е. не в состоянии объяснить всю совокупность наблюдаемых фактов. Предполагается, что «проблема красоты» может решаться в русле других, не утилитарных гипотез.*

#### **Введение**

Проблема наличия в природе красоты и существование у нас соответствующего чувства для её восприятия (эстетического чувства) всегда волновали умы людей - поэтов, писателей, художников, философов. Собственно, биологи присоединились к обсуждению причин наличия у человека чувства прекрасного значительно позднее.

До появления теории естественного отбора Чарльза Дарвина удивительная целесообразность и красота, часто наблюдаемая в дикой природе, как правило, объяснялась мудростью её Творца. Поэтому до возникновения теории Дарвина «проблемы красоты» перед биологией не стояло - красота в природе (а также наше эстетическое чувство) считались особыми дарами, которые Бог дал человеку. Однако с момента выхода в свет основного труда Ч. Дарвина «*Происхождение видов путем естественного отбора...*» [1] положение резко изменилось. Дарвин впервые предложил наглядный и простой возможный механизм «самонастройки» природной целесообразности. Т.е. он объяснил, каким образом «природная целесообразность» (например, приспособленность организмов к их среде обитания) могла возникнуть естественным образом - он предположил, что это происходит «в результате избирательного размножения наиболее приспособленных в ходе борьбы за существование».

С тех пор в биологии возник и постепенно стал доминирующим утилитарный подход к наблюдаемой целесообразности природы. С позиций теории Дарвина, любой признак организма является продуктом естественного отбора в условиях борьбы за существование в ходе длительной эволюции жизни на Земле. Точнее, допускается возможность, что признак может

быть и нейтральным, при условии, что не отнимает у организма слишком много ресурсов на свое создание и поддержание. Если же признак ярко выражен, то из самой логики теории следует, что этот признак должен иметь какое-то полезное, приспособительное значение, иначе он был бы давно отсеян естественным отбором (хотя бы в целях экономии ресурсов). Такими признаками могут быть как внешние признаки организма (например, нога лошади, приспособленная к бегу, или крыло птицы, идеально приспособленное к полету), так и врожденные паттерны поведения, т.е. инстинкты, помогающие организму выживать.

Таким образом, перед биологами встала задача объяснения биологических фактов в русле их биологической целесообразности (полезности для организма или организмов). С этого момента и можно считать, что перед биологией, принявшей идею «выживания наиболее приспособленных», возникла «проблема красоты».

Первую попытку применить утилитарный биологический подход к «проблеме красоты» сделал сам Ч. Дарвин [1]. Вот как он объяснял в свете принципа утилитарности красоту ягод и цветов:<sup>1</sup>

*«...каждый согласится, что зрелая земляника или вишня одинаково приятны и для глаза, и на вкус, что ярко окрашенный плод бересклета или красные ягоды падуба сами по себе красивы. Но эта красота служит только для привлечения птиц и зверей, для того чтобы они пожрали плоды и разносили зрелые семена».*

*«Цветки считаются самыми прекрасными произведениями природы, но они заметно контрастируют с зеленой листвой и тем самым прекрасны, так что легко подмечаются насекомыми. Я пришел к этому заключению на основании неизменного правила, что цветок никогда не обладает яркоокрашенным венчиком, если оплодотворяется ветром».*

Тем не менее самому Ч. Дарвину было очевидно, что такой строго утилитарный подход к красоте не в состоянии объяснить целого ряда биологических фактов - во многих случаях мы наблюдаем в природе будто бы излишнюю красоту, явно не полезную или даже вредную для ее обладателя. Например, такие природные явления, как яркая, броская, красивая окраска крыльев бабочек или хвоста павлина, явились весьма серьезным затруднением для теории естественного отбора с её утилитарным подходом к проблеме биологической целесообразности. Действительно, чем может оказаться полезным павлину его огромный и яркий хвост, который, во-первых, затрудняет движение в зарослях, во-вторых, демаскирует, а в-третьих, требует много ресурсов на свое создание и поддержание? Точно такое же недоумение вызывают у специалистов огромные рога, вероятно, самого красивого из когда-либо живших видов оленей - ископаемого оленя *Megaloceros giganteus*, которым чрезвычайно трудно придумать какое-нибудь положительное целесообразное биологическое значение. Следует отметить, что озвученные примеры - лишь малая часть огромного множества подобных необъяснимых «архитектурных излишеств» природы. Очень большое число видов обладает яркой, красивой, бросающейся в глаза окраской, казалось бы, вопреки собственной безопасности (представители этих видов вполне съедобны). Например, белоснежная окраска съедобных бабочек-белянок на фоне зеленого луга в свете утилитарного принципа, следующего из теории естественного отбора, представляется просто самоубийственной. Особенно если учесть, что исследования, посвященные аналогичному вопросу (ставший уже хрестоматийным пример с березовой пяденицей), установили весьма активную реакцию птиц на более заметную форму окраски бабочки [2, 3, 4, 5, 6]. К аналогичным случаям можно отнести и многочисленные примеры токования птиц, в ходе которого у значительного числа видов заметность токующего самца резко повышается. Помимо этих чрезвычайно распространенных примеров в природе встречаются и другие, более «экзотические» примеры поведения, не объяснимого с позиций биологической целесообразности<sup>2</sup>. Подробный перечень и анализ всех этих «трудных случаев» потребовал бы отдельной весьма объемной публикации.

<sup>1</sup> Глава VI. «Трудности теории». «Насколько верна доктрина утилитарности; как приобретается красота» [1].

<sup>2</sup> Например, сравнительно недавно оживленную «эволюционную» дискуссию вызвало установленное лесбийское поведение у японских макаков [8].

Для преодоления этих трудностей (т.е. для объяснения наблюдаемых в природе явлений, которые в рамках логики естественного отбора объяснить невозможно), Ч. Дарвин предложил концепцию полового отбора [7]. Т.е. особого вида отбора, где главную роль играет, собственно, не естественный отбор, а скрытые или явные предпочтения самок<sup>3</sup>, которым тем не менее самцы обязаны следовать<sup>4</sup>.

По предположению Ч. Дарвина, внимание самки совсем не обязательно привлекают признаки, повышающие приспособленность самца. Ч. Дарвин предположил, что самка может оказывать предпочтение даже вредному признаку, снижающему приспособленность самцов - если этот признак красив для самок данного вида. И самцы будут вынуждены развивать в себе этот признак, конкурируя за внимание самок. В результате, по предположению Ч. Дарвина (в ходе полового отбора в течение многих поколений), и получились такие шедевры природы, как, например, самцы павлинов, золотых фазанов, райских птиц и многих-многих других.

Однако основная проблема - проблема самой красоты - пока остается нерешенной. Да, действительно, самцы в рассмотренном случае обязаны следовать предпочтениям самок даже вопреки собственной приспособленности<sup>5</sup>. Но остается непонятным - откуда у самих самок берутся определенные половые предпочтения? Почему, собственно, самки отбирают самцов не по биологически значимым признакам, а по как будто незначимым (например, по красоте - яркости окраски и пышности хвоста)? Что это за понятия о красоте у некоего представителя отряда курообразных?<sup>6</sup> Т.е. встает вопрос о причинах наличия определенных эстетических предпочтений теперь уже не только у человека, но и у разных представителей животного царства. Причем эти «понятия о красоте» у разных представителей животного царства часто совпадают - например, самцы павлинов нравятся не только их самкам, но и людям, и не только людям [9]<sup>7</sup>.

Уже после Дарвина были предложены другие модели полового отбора (см. ниже), которые не приняли идею Дарвина о чисто эстетических наклонностях животных, а пытаются объяснять эти «эстетические наклонности» другими причинами, в том числе утилитарными.

В рамках такого «эколого-эволюционного» подхода были выдвинуты и гипотезы, пытающиеся объяснять эстетическое чувство человека (по отношению к противоположному полу) тоже биологическими причинами, а именно одним из аспектов полового отбора. В этой области было проведено весьма большое число исследований<sup>8</sup>, и во второй части работы [10] мы проанализируем современное состояние гипотез эстетической привлекательности человеческого тела.

Следует сразу озвучить и другую точку зрения на природу красоты и эстетического чувства, резко отличающуюся от «биологической» гипотезы полового отбора, но тем не менее иногда высказываемую некоторыми исследователями [11, 12, 13, 14]. Предполагается, что эстетические предпочтения - это некий побочный продукт развития мозга (нервной сис-

---

<sup>3</sup> Или «битвы» самцов друг с другом за самку.

<sup>4</sup> Самцы обязаны «идти на поводу» у предпочтений самок потому, что в любой популяции организмов, размножающихся половым путем, более дефицитным ресурсом в размножении является самка, т.к. именно она несет большую часть нагрузки в размножении и воспитании потомства (за исключением случаев инверсии ролей самки и самца). Т.е. имеет место асимметрия вклада разных полов, и вследствие этой асимметрии самка, готовая к спариванию, становится дефицитным ресурсом. Поэтому самка такого вида может вообще не заботиться о том, чтобы завоевать внимание самца - оно будет ей обеспечено. Самцы же, напротив, вследствие высокой конкуренции за самок должны прилагать все усилия, чтобы привлечь внимание самки, даже если для этого требуется жертвовать собственной приспособленностью.

<sup>5</sup> Согласно логике естественного отбора лучше прожить короткую жизнь, успев завоевать внимание самки и оставить потомство, чем прожить сколь угодно долгую жизнь, но внимание самки не привлечь (среди множества других, более «ярких» претендентов) и потомство не оставить.

<sup>6</sup> Павлины - одни из крупнейших представителей отряда курообразных.

<sup>7</sup> Если верить работе [9], майны (*Gracula religiosa*) предпочитают склевывать корм с тех тарелок, на которых изображены павлины с наиболее роскошными хвостами.

<sup>8</sup> Вероятно потому, что человек - «благодарный объект» исследований, в данном случае с ним легко работать, он может просто сказать исследователю, что ему нравится, а что нет.

темы), т.е. чисто внутренняя особенность, которая не имеет ничего общего с какими бы то ни было утилитарными или социальными причинами и, следовательно, не может быть ими объяснена. Таким образом, в рамках данной точки зрения целесообразных причин эстетических предпочтений мы никогда не найдем по причине их отсутствия.

Отметим, что данная точка зрения - по сути, отказ от поиска причин наличия у человека эстетических предпочтений. Поэтому она вряд ли сможет удовлетворить исследователя, т.к. сама наука есть поиск причин явлений. Во всяком случае, данную точку зрения следует признать «последним прибежищем» научной мысли, если все остальные гипотезы будут отклонены, не выдержав проверки.

Кроме того, данная точка зрения является всеобъясняющей, что также вряд ли сможет удовлетворить исследователя. Например, рамки данной гипотезы вполне могут допускать как наличие разных эстетических предпочтений у разных людей (т.е. «на вкус и цвет товарищей нет»), объясняя это уникальными «побочными продуктами» развития каждого конкретного мозга конкретного представителя *Homo sapiens*, так и с тем же успехом единство эстетических предпочтений у всех представителей вида *Homo sapiens*, объясняя это тоже «побочным продуктом», но уже эволюции человеческого мозга в целом, и даже (всё с тем же успехом) единство эстетических предпочтений у всех позвоночных (и даже беспозвоночных) животных, ссылаясь на всё те же «побочные продукты» (внутренние особенности) устройства нервной системы всех животных.

Отметим, что именно последнее предположение высказал еще Ч. Дарвин [1]:

*«...Из всего этого мы вправе заключить, что приблизительно одинаковый вкус к прекрасным краскам и музыкальным звукам проходит через значительную часть животного царства».*

*«В высшей степени темный вопрос, каким образом чувство красоты в его простейшем виде, т. е. в форме ощущения особого удовольствия, вызываемого определенными окрасками, формами и звуками, впервые возникло в уме человека и более низкоорганизованных животных. Та же самая трудность встречается и при обсуждении вопроса, почему известные вкусовые ощущения и запахи приятны, а другие неприятны. Привычка, по видимому, во всех этих случаях играла известную роль; но должна быть и более глубокая причина, лежащая в самом складе нервной системы у каждого вида».*

*«Что касается веры, будто органические существа созданы прекрасными для наслаждения человека, веры, которая, по мнению некоторых, подрывает целиком мою теорию, я прежде всего должен заметить, что чувство красоты, очевидно, зависит от свойств ума, независимо от какого-нибудь реального качества, присущего предмету наслаждения».*

Эти цитаты чрезвычайно интересны, и на разделе труда Дарвина, посвященном проблеме красоты<sup>9</sup>, следует остановиться особо. В приведенных выше цитатах Дарвин несколько раз высказывает мысль, что эстетические предпочтения являются неким внутренним свойством нервной системы, да еще и общим для «значительной части животного царства». Таким образом, Дарвин, по сути, противоречит сам себе, отказываясь («чувство красоты ... зависит от свойств ума, независимо от какого-нибудь реального качества...») от того принципа утилитарности, который сам же и провозглашает, вынося данный принцип в название всего раздела («насколько верна доктрина утилитарности; как приобретается красота» [1]) и пытаюсь доказывать справедливость этого принципа на примерах биологической целесообразности красоты ягод и цветов (соответствующие цитаты Ч. Дарвина были приведены выше). При этом Ч. Дарвин почему-то не посчитал необходимым развести эти практически противоположные мысли по разным гипотезам.

Более того, в этом же разделе Дарвин делает еще одно альтернативное предположение о природе эстетического чувства - что красота, возможно, субъективное понятие и в известной мере является силой «привычки» (т.е., по сути, выдвигает «социальную» гипотезу привлекательности [10]):

---

<sup>9</sup> Глава VI. «Трудности теории». «Насколько верна доктрина утилитарности; как приобретается красота» [1].

*«...к тому же мысль о том, что признавать красивым, нельзя считать прирожденной или неизменной. Доказательством служит, например, тот факт, что люди различных рас восхищаются совершенно различными типами женской красоты».*

*«...Привычка, по-видимому, во всех этих случаях играла известную роль...».*

И, вероятно, чтобы совсем запутать читателя данного раздела, Ч. Дарвин (всё в том же разделе) приводит рассуждения о некоей загадочной «симметрии роста»:

*«Разве прелестные раковины *Cornus* и *Voluta* эоценовой эпохи или изящная скульптура аммонитов вторичного периода [мезозойской эры] были созданы затем, чтобы человек по истечении веков стал любоваться ими в коллекциях музеев? Немного имеется более прекрасных предметов, чем мельчайшие кремниевые панцири диатомей; что же, и они были созданы для того, чтобы их можно было рассматривать и любоваться ими при самых сильных увеличениях микроскопа? Красота в этих и во многих других случаях, по-видимому, исключительно зависит от симметрии роста».*

При этом Дарвин не взял на себя труд пояснить, чем же таким особенным полезна перечисленным организмам эта «симметрия роста» и почему, собственно, мы (*H. sapiens*) должны ей восхищаться.

Таким образом, в вопросе «красоты» Ч. Дарвин сумел в весьма коротком отрывке смешать в одну кучу почти все из возможных ответов на проблему наличия в природе красоты и нашего эстетического чувства, в том числе и мысли, противоположные друг другу. Т.е. надо признать, что в наблюдаемом по данному вопросу сегодняшнем «параде гипотез» приоритет тоже принадлежит Ч. Дарвину.

Следует отметить и точку зрения на механизмы биологической эволюции, которой придерживается номогенез (одна из альтернативных эволюционных гипотез) [15]. Номогенез уделяет особое внимание проблеме законов формообразования различных биологических объектов. Номогенез предполагает, что эволюция живых объектов подчиняется неким общим законам формообразования, пока еще мало известным науке. Т.е. номогенез предполагает, что биологические формы выстраиваются (подобно химическим элементам в периодической таблице) в некую «таблицу живых форм», подчиняясь пока еще мало изученным биологией закономерностям формообразования. В поддержку подобной точки зрения приводится «закон гомологических рядов», открытый Н.И. Вавиловым [16,17,18], и сами «гомологические ряды» живых форм (см., например, у Ю.В. Чайковского [19]<sup>10</sup>).

Довольно много исследователей в разное время приходили к выводу, что одним естественным отбором механизмы эволюции далеко не исчерпываются. Например, известнейший российский теоретик биологии А.А. Любищев считал, что ход эволюции живых объектов подчиняется не только (и даже не столько) естественному отбору, сколько общим законам некоей природной гармонии [20, 21]. Особенно критически А.А. Любищев относился к идее полового отбора, указывая на очевидный и при этом чрезвычайно серьезный теоретический недостаток самой концепции полового отбора:

*«Теория полового отбора зиждется на двух основных положениях: 1) красота есть чисто субъективное ощущение; 2) изменение окраски и рисунка самцов является следствием привлекательности их для самок. Но для того, чтобы выработался такой сложный рисунок, как, например, у павлина или фазана, нужен длинный ряд селекций самцов в том же направлении, резко отличном от направления в других родственных родах. Мы должны признать какие-то вспомогательные явления: 1) наличие устойчивого эстетического целеполагающего начала, действующего в течение многих поколений; 2) объективную значимость красоты, по крайней мере в некоторых ее проявлениях; 3) ателический характер многих явлений в данном процессе» [20].*

*«Теория полового отбора ... вводит настоящий, хотя и бессознательный, целеполагающий фактор, притом действующий в одном направлении в течение многих поколений» [21: 157].*

<sup>10</sup> Ю.В. Чайковский тоже придерживается взглядов на эволюцию, близких к номогенезу [19].

Этот теоретический изъян всей концепции полового отбора (на который указывал А.А. Любищев) ясно и коротко был разъяснен Ю.В. Чайковским в его монографии [19]:

*«К приведенным словам Любищева могу добавить (что он и сам делал не раз): если признак вреден (например, огромные рога оленя), то самки, выбирающие таких самцов, будут уничтожены обычным отбором. Мысленное выключение этого отбора и означает признание направляющего фактора. Он служит как бы буксиром, движущим корабль дарвинской эволюции там, где его парусов не может наполнить ветер внешней среды.»*

К сожалению, следует отметить, что этот критический недостаток в самой логике теории полового отбора, очевидный еще Любищеву, до сих пор неочевиден некоторым зарубежным авторам - в соответствующем юбилейном обзоре [11], посвященном «успехам» Дарвиновской идеи полового отбора, авторы эту трудность даже не упоминают. Еще более печально, что авторы обзора [11] описывают в качестве «триумфа» теории (спустя 150 лет после её появления) не результаты подтверждающих наблюдений и экспериментов, а дальнейшие теоретические модели, построенные в том же русле, причем для части этих моделей указанная Любищевым «теоретическая дырка» продолжает быть актуальной<sup>11</sup>. Реальные исследования, выявившие факты наличия определенных половых предпочтений у разных представителей животного царства, авторы обзора в тексте самой статьи не рассматривают (а дают лишь в ссылках), автоматически записывая их в «подтверждение» разбираемых ими теоретических моделей. Между тем данный вывод совсем не так очевиден, как кажется авторам, из факта наличия определенных половых предпочтений у самок (или наличия определенного полового поведения самцов) еще совсем не следует, что эти половые предпочтения способны: 1) изменить что-нибудь «против течения» обычного естественного отбора (например, создать «хвост павлина»); 2) вообще эволюционно изменить хоть что-то:

*«...если признак вреден (например, огромные рога оленя), то самки, выбирающие таких самцов, будут уничтожены обычным отбором» [19].*

*«Из того явного факта, что самцы некоторых видов бьют друг друга, а некоторые самки предпочитают некоторых самцов, еще не следует, что в итоге вид изменяется» [19].*

Более того, авторы упомянутого обзора несколько раз утверждают, что высказанная Дарвином мысль об «особых свойствах нервной системы животных» (т.е. о существовании у животных особого эстетического чувства) была ошибочной, аргументируя свой вывод... опять-таки теоретическими моделями... и тут же приводят в качестве одной из таких возможных моделей... модель сенсорной эксплуатации («*sensory exploitation model*») (!), которая как раз и предполагает, что самцы (в ходе эволюции) развивают в себе те черты, которые являются более приятными для сенсорных систем самок, причем эта «приятность определенных черт» у самок имеет врожденный характер! Т.е. авторы обзора, по сути, говорят всё о тех же загадочных «эстетических склонностях самок», о которых говорил еще Дарвин и на которые указывал Любищев как на критический изъян теории (постулирование особого целеполагающего фактора, никак не связанного с приспособленностью). Но авторы обзора этого даже не замечают - для них всё это по-прежнему «триумф теории»!

### **Краткий обзор биологически целесообразных («утилитарных») моделей полового отбора**

Перед рассмотрением современных «утилитарных» моделей полового отбора следует сразу подготовиться к тому, что ни одна из этих моделей не является универсальной. В тех случаях, когда первая модель полового отбора (прямой выгоды) перестает объяснять совокупность некоторых фактов, в качестве «подпорки» для нее приводится уже другая модель (модель «хороших генов»). В свою очередь, когда эта (вторая) модель не в состоянии объяснить группу уже других фактов, ей в поддержку приводится третья модель (модель Фишера). И наконец, если третья модель «начинает буксовать», то ей на помощь приходит четвертая модель (модель гандикапа), которая в состоянии «объяснить» вообще всё что угодно (кроме некоторых вещей).

---

<sup>11</sup> Например, для модели Фишера (см. ниже).

### Модель «прямой выгоды» («*models of direct benefits*» [11])

В рамках этой модели самка предпочитает выбирать такого самца, который в состоянии обеспечить самке какое-то материальное преимущество, помощь и пр. Примеры подобного поведения в природе весьма многочисленны, начиная от предпочтения самкой самца, занявшего хорошее место для гнезда, и заканчивая преподнесением самке подарка в виде пищи перед спариванием (некоторые пауки). Явное предпочтение женщинами богатых мужчин [22] скорее всего тоже можно отнести к примерам из данной категории.

Само название здесь говорит, что такая модель полового поведения напрямую выгодна самке, следовательно, сонаправлена с обычным естественным отбором. Поэтому наличие в природе подобной модели полового поведения никогда не вызывало особых дискуссий у специалистов.

Однако в природе имеются не менее многочисленные случаи, где самец ничего не дает самке. Т.е. никакой выгоды самка от спаривания не получает. Тем не менее и такие самцы могут иметь какие-то особые признаки (или специальное половое поведение), используемые для ухаживания за самкой. Понятно, что модель «прямой выгоды» объяснить возникновение таких признаков (или особого поведения) в данном случае уже не в состоянии. Тогда на выручку приходит модель «хороших генов» («*good genes*»).

### Модель «хороших генов» («*good genes*» гипотеза)

Данная гипотеза предполагает, что черты, привлекательные для самки, на самом деле являются биологическими индикаторами, которые показывают хорошее здоровье или другие полезные качества потенциального полового партнера (плодовитость, устойчивость к паразитам, «безаварийный онтогенез» и др.), обусловленные качеством его генов: отсутствием вредных мутаций, присутствием генов ценного признака (или даже полезной мутации), гетерозиготностью и др. [23, 24, 25, 26].

Как и в предыдущем случае, в природе имеется множество примеров, которые вполне можно уложить в рамки данной модели [11]. Однако одно дело найти пример, который можно интерпретировать в рамках данной модели, и совсем другое дело - проверить эту модель на практике. Имеется довольно много исследований, которые просто устанавливают наличие тех или иных предпочтений самок в отношении самцов [11].<sup>12</sup> Работ, которые идут дальше, пытаясь найти какие-либо корреляции между предпочтениями самок и положительными качествами предпочитаемых самцов, уже меньше. Хотя в некоторых областях в последнее время наблюдается прямо-таки прорыв в данной области, сделанный отдельными исследователями. Например, в работе [27] установлен чрезвычайно четкий результат - самки сверчков *Gryllus bimaculatus* предпочитают выбирать самцов по песенке, и при этом оказывается, что у предпочтенных самцов повышены определенные характеристики иммунитета. Аналогичные результаты получены и в другом исследовании с другим видом сверчков *Acheta domesticus* [28] (правда, уже по другим параметрам песни), и у стрекоз *Calopteryx splendens* - теми же авторами выявлена положительная корреляция между характеристиками иммунитета самца стрекозы и величиной темных пятен на её крыльях [29]. И наконец, все те же авторы (только в несколько большем составе) обнаружили положительную связь между параметрами иммунитета у самцов жуков *Tenebrio molitor* и привлекательностью феромонов этих самцов (для самок) [31]. Если еще учесть, что всё те же авторы не ограничились одними насекомыми, и столь же уверенно выявили связь между яркостью окраски самцов рыб *Rutilus rutilus* и показателями иммунитета у этих рыб [32], то остается только позавидовать этим исследователям, обнаруживающим яркие корреляции всюду, куда только ни обратится их исследовательский взор.

Особенно если сравнить эти яркие результаты с противоречивыми и неопределенными результатами, которые получают исследователи в аналогичных попытках найти какие-

---

<sup>12</sup> Тем не менее имеются и такие результаты исследований, которые совершенно не вписываются в прогнозы теории полового отбора уже на стадии «выявления предпочтений» [30] (см. ниже).

либо положительные связи между привлекательностью человека и его положительными качествами. Например, попытки установить предполагаемую связь привлекательности человеческого тела с какими-либо положительными качествами пока терпят неудачу (результаты соответствующих исследований приведены во второй части [10]). И это несмотря на то, что в отличие от сверчка или рыбы человек может прямо сказать исследователю, что ему нравится, а что нет.

Тем не менее и другими исследователями, работавшими с животными, были установлены возможные связи между уровнем иммунитета и развитием вторичных половых признаков у ласточек [33], воробьев [34] и других животных.

Наконец, совсем мало исследований, которые пытаются проследить не только связь половых предпочтений с положительными качествами, но и идут дальше, пытаясь выявить (в соответствии с прогнозом гипотезы «хороших генов») положительное влияние выбора самки на её потомство. Результаты здесь пока противоречивые. Например, результаты исследования [35] подтвердили модель «хороших генов». В этой работе установлено, что у пауков-волков (*Pardosa milvina*), где самец, желающий близости с самкой, должен выполнить перед ней некий «танец ног», самки действительно предпочитают тех самцов, которые более бодро и настойчиво выполняют этот танец.

Хотя одновременно установлено, что менее опытные самки не так разборчивы в выборе партнера и могут уступить ухаживаниям вялого самца. Таким образом, и вялые самцы могут найти себе партнершу для размножения - в силу ли неопытности самки, или же в силу её меньшей разборчивости (например, в результате соответствующей мутации, приводящей к уменьшению разборчивости). Получается, что такое качество, как «бодрость танца самца», может постепенно сойти на нет по механизму, аналогичному храповику Меллера<sup>13</sup> - всё менее склонные к танцу самцы будут выбираться всё менее разборчивыми самками. Т.е. пока сам факт определенных половых предпочтений имеется, но способны ли эти половые предпочтения хотя бы поддерживать наличие данного полового поведения (не говоря уже о его возникновении), остается неизвестным.

Конечно, кажется совершенно естественным дальнейшее предположение, что потомство от «вялых» самцов и «неразборчивых» самок будет обладать сниженной приспособленностью. И именно для того, чтобы препятствовать этому, подобное поведение и существует. Исследователи проверили данное предположение, и оно в этом случае подтвердилось - потомство от самцов, ухаживающих «красиво», действительно, обладало лучшей жизнеспособностью. Хотя все же остается неясным, чем это обусловлено, то ли «хорошими генами», передавшимися потомству, то ли какими-то другими факторами, например «скрытым выбором самки», аналогичным установленному в работе [36]<sup>14</sup>.

В другом аналогичном исследовании попытка проверить гипотезу «хороших генов» дала отрицательные результаты [37]. В работе было установлено, что у жуков *Callosobruchus chinensis* качество потомства, полученное от самок, способных препятствовать нежелательному спариванию, не отличалось от качества потомства тех самок, которых искусственно лишили возможности такого выбора. Одновременно самки, вынужденные вступать в спаривания чаще (за неимением возможности «отказаться»), произвели гораздо меньше потомства, и их физическое состояние было заметно хуже в сравнении с самками, которые имели возможность отказаться от спаривания. Авторы данного исследования делают вывод, что самки, демонстрируя разборчивость в спариваниях, на самом деле не выбирают самцов с «хороши-

---

<sup>13</sup> Храповик Меллера - предполагаемое постепенное (в ходе эволюции) снижение общей приспособленности бесполой популяции в результате постепенного накопления в данной популяции слабовредных мутаций, каждая из которых (в отдельности) «не успевает замечаться» естественным отбором.

<sup>14</sup> В работе [36] установлено, что самки пресноводных раков *Austropotamobius italicus* изменяют ресурсный вклад в свое потомство в зависимости от внешних параметров самца, с которым произошло спаривание.



ми генами», а просто сберегают себя. Т.е. здесь имеет место модель «прямой выгоды», а не модель «хороших генов»<sup>15</sup>.

Наконец, совершенно не проверенным остается вопрос, насколько сильно половые предпочтения самок способны эволюционно изменить исходный вид, даже если их выбор и отражается на качестве потомства. Т.е. окажется ли способным «повышение качества потомства», обусловленное «женским выбором», преодолеть некие «границы вида», или оно служит лишь для поддержания «нормы вида». Нам не удалось найти исследований, посвященных проверке данного вопроса.

Хотя, пожалуй, здесь можно привести любопытный пример из несколько другой области, иллюстрирующий «способность» определенных половых предпочтений эволюционно «сдвигать» норму вида. Известно прежде всего самим женщинам, что они предпочитают крупных, атлетически сложенных мужчин. И соответствующие исследования это подтверждают [10, 38]. Нет никаких оснований считать, что направление «полового отбора» (в этом отношении) у человека раньше было каким-то другим. Также известно, что позднепалеолитические мужчины были высокого роста и чрезвычайно атлетического телосложения, с хорошо развитым половым диморфизмом [39]. Например, ширина плеч у взрослого мужчины (и подростков) со стоянки Сунгирь была исключительно высокой. И вот по прошествии 20.000 лет (800-1000 поколений) предполагаемого полового отбора мужчин на атлетизм, мы в итоге приходим (через значительные исторические колебания роста-весовых показателей) к соответствующим показателям у современных мужчин, заметно уступающим их палеолитическому предку. Т.е. по факту половые предпочтения женщинами атлетически сложенных мужчин не только не смогли «сдвинуть» норму вида в соответствующем направлении, но даже хотя бы просто удержать её на исходных показателях. И это при том, что атлетизм мужчины в данном случае является далеко не только «половым» признаком, а вполне биологически целесообразен для того образа жизни, который тысячелетиями велся человеком. Более того, вероятно, нет на Земле вида, который бы меньше зависел от природных условий, чем разумный *Homo sapiens*. И тем не менее эффект экологических условий, прежде всего, вероятно, избыток или недостаток пищи (обуславливающий протекание обычного естественного отбора), в данном случае многократно превзошел по силе эффект пресловутого «полового отбора»<sup>16</sup>. Таким образом, в свете этого примера возникновение столь экологически невыгодного (для самца) признака, как хвост павлина, начинает казаться чем-то из ряда вон выходящим.

## Модель Фишера

До этого момента мы разбирали модели полового отбора, сонаправленные с обычным естественным отбором. Очевидно, что и «прямая выгода» и «хорошие гены» (самца) выгодны самке - в первом случае повышается приспособленность самой самки, во втором - приспособленность ее потомства. Т.е. данные модели описывают случаи биологически целесообразного полового отбора.

Как уже говорилось, в природе имеется огромное число примеров наличия у животных гипертрофированных признаков, «бесполезных» или даже «вредных» с точки зрения

---

<sup>15</sup> На всякий случай вспомним о знаменитом «кошмаре Дженкина». Если признак обусловлен не одним геном, а несколькими, причем взаимодействие генов имеет не аппликативный характер, а синергетический (т.е. если признак - сложный и обусловлен не самим наличием, а удачным сочетанием генов), то в следующем поколении такой признак с высокой вероятностью исчезнет, так как удачное сочетание нужных генов разрушится комбинативной изменчивостью. Именно об этом («разбавлении породы» неблагоприятным окружением) и писал Дженкин в своей работе [40]. Возможно, отсутствие повышения качества потомства от хороших самцов в какой-то мере объясняется и этим тоже.

<sup>16</sup> Теперь можно выдвигать (задним числом) разные гипотезы, почему «так получилось» и половой отбор «не сработал». Можно предположить, например, что «у человека всё по-другому», или неполноту наших данных о мужчинах палеолита, или отмечать недостаточное число сменившихся поколений (800-1000), или говорить о «глобальном продовольственном кризисе», разразившемся в палеолите, - вымирании большого числа крупных животных, являвшихся объектом охоты палеолитического человека.

биологической целесообразности. Т.е., собственно, «проблема хвоста павлина» (из-за которой Дарвин в свое время и ввел понятие «полового отбора») рассмотренными выше моделями пока даже не была затронута и объяснена ими быть не может.

Необходимо подчеркнуть, что половые признаки или поведение, подобное «танцам ног» у пауков-волков, с одной стороны, и примеры, аналогичные «хвосту павлина», с другой, ни в коем случае не следует ставить в один ряд - эти явления почти противоположны друг другу. В первом примере самец, бодро дергая ножками, явно показывает самке, что перебирать этими ножками он действительно способен, и это биологически явное преимущество, так как если самка его выберет, то и дети этой самки (обоих полов) тоже будут «бодро дергать ножками» не только во время «любовного свидания», но и на охоте и убегая от хищников, что, естественно, сохранит некоторую часть потомства данной самки («*good genes*»). Во втором случае самец, демонстрируя самке никому не нужный длиннейший хвост, вообще непонятно что показывает. Более того, подобный самец практически «обещает» самке, что ее потомство мужского пола (т.е. 50 % всего потомства) станет такими же «экологическими инвалидами». Одно дело, если мужчина, играя мускулами, совершит перед женщиной несколько физических упражнений, явно демонстрируя свою физическую форму, и совсем другое дело, если в попытке продемонстрировать свою «крутизну» перед самкой этот мужчина начнет хвастаться, например, длиннейшей бородой, стелющейся по земле на несколько метров.

Возникает вопрос, почему в одних случаях эволюция полового поведения шла по пути явной демонстрации самцом своих способностей в биологически целесообразном направлении (да еще, например, с материальной пользой для самки), а в других случаях эволюция полового поведения вздумала идти по пути демонстрации непонятно чего (да еще и вредного половине потомства данной самки), и несмотря на это смогла зайти так далеко (хвост павлина).

Для объяснения этой проблемы Рональд Фишер в свое время предложил соответствующую модель [23, 24]. Эта модель предполагает, что если образуется некая генетическая корреляция между какой-то чертой (например, большим хвостом) и её привлекательностью для самки, то возникает эволюционная положительная обратная связь, в которой более длиннохвостые самцы будут получать преимущество, связанное с самим этим предпочтением, начнется половой отбор в сторону более длиннохвостых и хвосты самцов данного вида будут становиться всё длиннее, пока этот признак не станет таким громоздким, что его дальнейшее развитие начнет пресекаться обычным естественным отбором.

Очевидно однако (и об этом уже говорилось выше), что данная модель имеет сильный недостаток. Возникает вопрос - почему, собственно, самкам данного вида столь устойчиво кажется красивым и привлекательным именно длинный хвост самца, т.е. неадаптивный, вредный признак, а не нормальный, адаптивный, короткий хвост, оправданный с точки зрения естественного отбора? Другими словами, почему естественный отбор не разворачивает вспять столь странные предпочтения самок? Ведь предположенную Р. Фишером «возникшую положительную корреляцию» между неким предпочтением и гипертрофированной вредной чертой можно рассматривать как обычную вредную мутацию, которая должна элиминироваться естественным отбором.

Более того, одна из серьезнейших трудностей для всей концепции полового отбора заключается в объяснении, почему разные (даже близкие) виды и роды часто имеют резко различную степень полового диморфизма - у одних видов он выражен очень сильно, а у других практически отсутствует, и самцы имеют, например, такую же покровительственную окраску, как самки. Из этого широко распространенного в природе факта следует неизбежный вывод - модель Фишера неявно постулирует, что напряженность борьбы за выживание для некоторых видов почему-то значительно ниже, чем для других видов (не имеющих никаких «гипертрофий»), и поэтому такие виды могут позволить себе роскошь «баловаться» с гипертрофией вредных признаков. Между тем теоретические рассуждения в русле идеи «выживания наиболее приспособленных» приводят к выводу, что эволюция организмов в условиях всеобщей борьбы за выживание должна приводить к выравниванию уровня напряженности

этой борьбы везде, для любых экологических ниш, так как все экологические ниши должны заниматься «самыми приспособленными» (а «менее приспособленными» - из этих ниш вытесняться). В итоге напряженность борьбы за выживание должна была стать максимально возможной везде относительно данных конкретных условий среды [41].

Таким образом, очевидно, что модель Фишера, пытающаяся объяснить «проблему хвоста павлина», не выдерживает критики.

### **«Handicap principle» (гипотеза «гандикапа»)**

Эту модель полового отбора предложил А. Zahavi [42, 43] для преодоления критического изъяна концепции полового отбора, о котором уже говорилось выше.

Согласно «гандикапной» модели, именно вредные признаки, гипертрофированные у самцов, дают самке надежную информацию о качестве генов этого самца. Предполагается, что чем лучше гены у определенного самца, тем в большей степени этот самец может развить свой вредный признак и при этом суметь дожить до момента размножения. Таким образом, по выраженности данного признака самка может судить о качестве генов потенциального полового партнера. Т.е. вредный признак, например длинный хвост павлина или буйное оперение самцов райских птиц, является настоящей рекламой самца перед самкой. С помощью этого признака самец посылает самке примерно такой сигнал: «Если я с подобным хвостом сумел дожить до взрослого состояния, то, следовательно, мои гены - качественные».

Гандикапная гипотеза уже завоевала популярность (в современных обзорах её объединяют в одну модель с моделью Фишера [11]), поскольку она хорошо объясняет озвученную выше знаменитую эволюционную проблему - «проблему хвоста павлина».

«Гандикапная» модель предполагает, что в природе имеют место разные стратегии взаимоотношений полов. В случае гандикапной стратегии «рекламой» для генов самца перед самкой являются такие признаки, которые затрудняют его выживание. Если мы рассмотрим выживание всей популяции, в которой самки и самцы придерживаются этой парадоксальной стратегии, то окажется, что «гандикап» самцов может быть полезным как для самок, так и для всей популяции. Несмотря на то что значительная часть самцов будет гибнуть не дожив до взрослого состояния, оставшиеся самцы с наиболее качественными генами будут оплодотворять всех самок популяции, все время значительно «оздоравливая» (генетически) как потомство конкретной самки, так и всю популяцию. В результате популяция в целом будет процветать.

Были произведены попытки (не всегда удачные) формализовать эти рассуждения математическими расчетами и моделями [44].

С другой стороны, вид, избравший гандикапную стратегию, расплачивается за нее повышенной гибелью самцов, что, в свою очередь, невыгодно тем же самкам, т.к. половина потомства данной самки (в потомстве 50 % самцов) обрекается на высокую вероятность гибели (до момента размножения) вследствие наличия вредной гипертрофии.

В то же время вид, избравший «классическую стратегию» выживания (отсутствие у самцов гандикапных признаков), теряет меньше самцов, но и «генетическое оздоровление» популяции генами наиболее качественных самцов в данном случае имеет меньшую силу. Таким образом, гипертрофия вредного признака в русле гандикапной модели представляется уже не роскошью (как в модели Фишера), а одной из возможных стратегий выживания популяции.

Очевидно, что в рамках этих рассуждений можно допустить и существование значительного числа промежуточных стратегий (между вышеозвученными крайними вариантами), где самцы используют эффект гандикапа в разной степени - от «легкого гандикапа», заключающегося, например, лишь в некоторых нюансах окраски, до чрезвычайно сильного, как у райских птиц, фазанов и павлинов.

Таким образом, гипотеза гандикапа, казалось бы, логически замыкает «круговую оборону» теории естественного отбора, когда даже признаки, вредные для выживания особей... могут быть продуктом естественного отбора этих же особей.

Тем не менее, несмотря на то что «гандикапная» модель является (по мнению автора гипотезы [43]) «недостающим звеном» всей теории естественного отбора, это не избавляет данную модель от необходимости эмпирической проверки её справедливости.

Однако «гандикапная» гипотеза занимает в данном вопросе особое положение - проверить её справедливость весьма тяжело. Эта гипотеза, так же как и модель «хороших генов», считает, что «ненужный» признак на самом деле отражает какие-то полезные качества организма. Но если в русле гипотезы «хороших генов» можно попытаться поискать соответствующие связи, то гандикапная модель в своем чистом виде предполагает, что если некая особь имеет какое-то преимущество, то она тратит его на усиление гандикапной черты. Таким образом, это гипотетическое преимущество становится «неуловимым» для исследователя - исследуемая особь теперь ничем не отличается от остальных, кроме своей повышенной привлекательности.

Т.е. чистая гандикапная модель в указанных рамках получается почти непроверяемой, и тем удобна, так как теперь на «гандикап» можно списать любой признак или поведение, целесообразно объяснить которые другими причинами никак не удастся. Например, если бы мы вдруг обнаружили в природе, что самцы какого-то вида птиц имеют только одно крыло и только одну ногу и при этом не отличаются ни повышенным иммунитетом, ни какими-то другими положительными качествами, то все это безобразие вполне можно было бы объяснить тем, что эти самцы таким образом «гандикапят» перед самками, вкладывая все свои ресурсы в преодоление «искусственно созданных препятствий для выживания». Поэтому проверка справедливости гандикапной модели путем попыток выявления корреляций между выраженностью гандикапного признака и какими-либо хорошими качествами самца здесь не подходит.

Лишь в случае стратегии, переходной между «гандикапной» и «хорошими генами», т.е. когда не все излишки ресурсов «хорошего самца» вкладываются им в гандикапный признак, а хотя бы некоторая часть этих ресурсов идет и на полезное качество - искомые корреляции (между «гандикапным признаком» и данным качеством) могут быть обнаружены.

Случаи же «чистого» гандикапа можно проверить только путем сравнения выраженности гандикапного признака самца с качеством потомства от этого самца. Понятно, что такие исследования значительно более трудоемки. Мы пока не встречали исследований, которые бы пытались это сделать в отношении видов с ярко выраженным гандикапом (т.е. вредным для выживания). Например, приведенные выше результаты исследования [35] в данном случае не подходят - как уже говорилось выше, «танец ног» паука является примером явной (т.е. биологически целесообразной) демонстрации самцом своей приспособленности. Т.е. это гипотеза «хороших генов»<sup>17</sup>. Гипотезу же гандикапа надо проверять на животных с ярко выраженным «феноменом хвоста павлина».

И в отношении именно таких животных по модели гандикапа совсем недавно был нанесен удар. Несмотря на почти безграничную «объяснительную мощь» гандикапной модели, результаты реальных исследований смогли преподнести сюрприз даже для нее. В недавней нашумевшей работе [30] неожиданно было установлено, что самки павлинов, оказывается, совершенно равнодушны к размерам хвостов своих потенциальных партнеров. Таким образом, пресловутый «принцип гандикапа» не подтвердился даже для тех биологических явлений, объяснить которые он был призван изначально. Понятно, что если павы не видят разницы между длиной хвостов своих кавалеров, то всю дальнейшую проверку гандикапной модели (путем сравнения длины этого хвоста с качеством потомства) - можно уже не проводить за ненадобностью. Этот установленный сенсационный факт сразу же приводит в состояние

---

<sup>17</sup> Если, конечно, повышение жизнеспособности потомства, установленное в исследовании [35], - это вообще эффект «хороших генов», а не эффект «скрытого выбора самки» [36] (см. выше).

общего кризиса не только гандикапную модель, но и всю концепцию полового отбора в целом, так как если огромные хвосты павлинов не нужны ни им самим, ни даже их самкам, то тогда вообще непонятно, кому они нужны. На самом деле здесь мы скорее всего утрируем ситуацию. Вероятно, самкам павлинов всё-таки нравятся хвосты их самцов - об этом можно судить хотя бы по поведению самок во время «представления», которое устраивает самец на току. Но реальные предпочтения самок, видимо, гораздо менее «тонки», чем принято было считать, и поэтому они просто не замечают разницы между хвостами разных самцов. Это и обусловило соответствующий результат японских исследователей - отсутствие корреляции между размером хвоста и репродуктивным успехом самца. Понятно, что в этом случае длина хвоста не может являться материалом для эволюции по той простой причине, что *«если не видно разницы (самкам), то зачем платить больше (самцам)»*.

Получается парадоксальная ситуация - уже есть исследования, подтверждающие факты половых предпочтений у самок сверчков, жуков и пауков... но в отношении явлений, для объяснения которых гипотеза «полового отбора» была выдвинута изначально (проблема «хвоста павлина») - установлено отсутствие определенных половых предпочтений у самок. В связи с этим после публикации данного исследования развернулась оживленная полемика, где (среди прочих аргументов) авторам данной работы было указано на существование более ранних исследований, установивших наличие половых предпочтений пав в отношении большего хвоста. В ответ японские исследователи намекнули на подгонку результатов под общепринятую гипотезу. Таким образом, для прояснения этого вопроса нужны дополнительные строгие и, самое главное, добросовестные исследования.

Можно привести и другие примеры, позволяющие в какой-то мере оценить справедливость гандикапной модели. Например, не стоит забывать, что половина потомства самок, «заставляющих» своих самцов «гандикапиться», в свою очередь, будут самцами. Таким образом, самки, придерживающиеся стратегии «максимального усложнения жизни самцу», тем самым обрекают на гибель или бездетность 50 % собственных копий, т.е., по сути, «выбрасывают на ветер» половину собственных ресурсов, вложенных в размножение<sup>18</sup>. Конечно же, возникает вопрос об эмпирической проверке целесообразности подобной «стратегии».

В качестве иллюстрации возьмем разобранный Ю.В. Чайковским [19] пример с половым отбором у тетеревов. Ю.В. Чайковский пишет:

*«Орнитолог Е.Н. Панов, ведущий специалист по этологии (поведению животных), подробно описывает бои самцов токующих птиц и даже признаёт, что самка производит активный выбор самца для спаривания, но не видит в акте победы материала для эволюции. В самом деле, самка выбирает вовсе не драчуна, а того, кто избегал драки; это почти всегда «ветеран тока», так что шанс на оставление потомства имеет самец, из года в год тихо идущий к статусу ветерана. А основная масса самцов лишь организует социальную структуру популяции»* [19].

Следует отметить, что Чайковский несколько искажает картину, утверждая, что Панов «не видит в акте победы материала для эволюции». На самом деле Е.Н. Панов не «не видит» материала для эволюции, а вообще о нем не упоминает - он просто рассказывает о поведении тетеревов на току [45]. Между тем описываемое Пановым поведение тетеревов все-таки

---

<sup>18</sup> В этом свете отметим, что перед теорией эволюции до сих пор стоит неразрешенной так называемая «королева эволюционных проблем» - до сих пор непонятно, зачем вообще существует половое размножение, если размножение бесполом способом, как минимум в два раза выгодней - в ходе бесполого размножения самка не «выбрасывает на ветер» 50% своих ресурсов на создание бесполезных самцов. Существуют разные гипотезы объяснения этого эволюционного парадокса, обсуждать которые здесь мы не будем. Отметим только, что ни одна из выдвинутых гипотез причин существования в природе полового размножения пока не является универсальной или же имеет существенные недостатки. Впрочем, в самое последнее время наконец появились работы, пытающиеся проверить некоторые имеющиеся гипотезы полового размножения (гипотеза «храповика Меллера», гипотеза «красной королевы») не теоретическими моделями, а реальными исследованиями [46, 47, 48]. И эти попытки выглядят многообещающе, хотя до окончательных выводов еще очень далеко. Вероятно, «гандикапная модель» существования у некоторых животных половых «гипертрофий» попадает именно в загадочное русло «королевы эволюционных проблем».

можно считать материалом для эволюции, да еще каким! Более 90 % спариваний самок происходят с ветеранами тока [45], т.е. практически только с теми самцами, которые уже доказали, что способны жить, и жить долго (это классическая модель «good genes») <sup>19</sup>.

Тем не менее и здесь, в таком, казалось бы, явно биологически целесообразном примере (предпочтения самками самцов-ветеранов), тоже есть загадочные вещи. Оказывается, этот самец (который и так уже доказал способность успешно и долго выживать) при этом должен «правильно ухаживать», да еще и быть одетым в довольно яркий, вызывающий наряд, повышающий его заметность (в сравнении с покровительственной окраской тех же самок). Казалось бы, первого, биологически целесообразного условия (продолжительность жизни самца) должно было бы вполне хватить, чтобы сделать надежный вывод о качестве генов самца. Но нет, самкой ставится дополнительное, биологически нецелесообразное условие (яркость наряда), которое еще сильнее затрудняет выживание не только выбираемому самцу, но и половине будущих детей этой же самки (мужского пола). Естественно, возникает вопрос - не слишком ли самки суровы к своим самцам в свете гандикапной модели?

Тем более что есть огромное число видов, вообще никакими гандикапами своих самцов не мучающих, тем не менее прекрасно выживающих. Этот сразу же бросающийся в глаза парадокс, критический для всей теории полового отбора, - наличие совершенно разных степеней выраженности полового диморфизма у разных, иногда даже близких родов Дарвин в свое время объяснял утратой определенным полом «энергичности». А уже упоминавшийся нами современный обзор, посвященный «успехам» теории полового отбора [11], вообще никак не объясняет, считая выяснение данного вопроса актуальнейшей задачей будущих исследований (это спустя 150 лет существования данной теории!).

Однако озвученный парадокс все-таки не убивает идею полового отбора, так как теоретическая лазейка здесь продолжает оставаться - возможны мысленные спекуляции на тему существования неких равноценных стратегий размножения вида со своими плюсами и минусами, где гандикапная стратегия - лишь одна из нескольких возможных (см. выше).

Теперь мы переходим к основной трудности теории полового отбора - помимо всего вышеописанного, в природе существуют весьма многочисленные явления, объяснить которые совершенно не в состоянии даже такая всеобъясняющая модель, как модель гандикапа.

Известно, что у некоторых видов яркую окраску имеют оба пола. Особенно многочисленны такие примеры у бабочек. Чтобы далеко не ходить, достаточно взять хорошо известных нам съедобных парусников или бабочек-белянок. Очевидно, что более вызывающей окраски, чем белоснежная (на фоне летнего ландшафта), придумать просто невозможно (рис. 1, 2).



Рисунок 1 - Примеры белых бабочек на характерном для них субстрате. Слева направо: капустница, пальцекрылка сливовая, самки непарного шелкопряда, откладывающие яйца

<sup>19</sup> Драки между самцами в данном случае больше походят на обычные территориальные конфликты, чем на специальные «турниры самцов», проводимые ради внимания самки [45].



Рисунок 2 - Сравнение заметности двух окрасок парусника подалирия - реальный подалирий (слева) и гипотетический подалирий с защитной окраской (справа)

Установлено, что птицы активно реагируют на более заметных бабочек (отличающихся от фона) и в первую очередь склевывают именно их [3]. В данном, уже ставшем хрестоматийным исследовании птицы сначала склевывали более светлых бабочек березовых пядениц (на темном фоне), и только после этого очередь доходила до менее заметной темной формы (рис. 3).

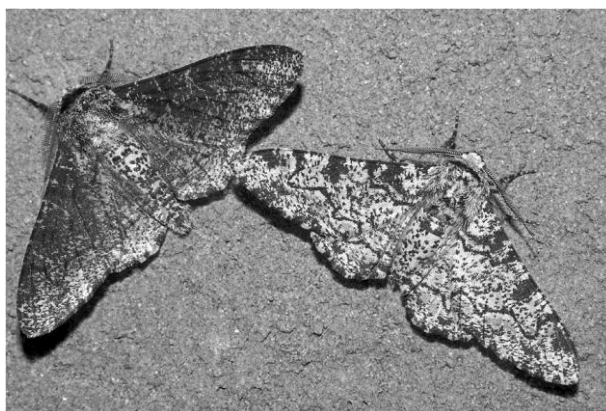


Рисунок 3 - Темная и светлая формы березовой пяденицы

Очевидно, что если яркую красивую окраску имеют оба пола, моделью гандикапа это объяснить уже невозможно. Ведь мы знаем, что гандикап появляется из-за жестокой конкуренции самцов за самку (сильно превышающей давление обычного естественного отбора). Но в данном случае получается, что и самки, в свою очередь, тоже конкурируют за самцов с силой, превышающей давление обычного естественного отбора! Понятно, что это невозможно, т.к. в дефиците может быть только один пол - если какой-то пол в дефиците, то, следовательно, другой пол будет в избытке.

Р. Докинз отмечает это условие (наличие гандикапа только у одного пола) как само собой разумеющееся для данной модели [49]:

*«Если гандикап подлинный - а для теории чрезвычайно существенно, чтобы он был подлинным, то в таком случае сам этот гандикап обусловит проигрыш потомка с такой же неотвратимостью, с какой он может привлечь самок. В любом случае важно, чтобы гандикап не передавался по наследству дочерям».*

Можно, конечно, высказать довольно оригинальное предположение, что и самки и самцы в данном случае конкурируют лишь за самых лучших половых партнеров, игнорируя множество остальных. Но если обычный естественный отбор играет столь малую роль в сравнении со столь напряженной борьбой за лучшего полового партнера, что это заставляет «гандикапить» оба пола, то тогда возникает вопрос - а зачем они так остро конкурируют за самых лучших? Целесообразен ли такой «накал» полового отбора, который приводит к ухудшению приспособленности обоих полов? Ведь естественному отбору все равно, чем

снижена приспособленность особи - плохими ли генами, или же исходно «хорошие гены» испорчены гандикапом. В такой ситуации первая же более снисходительная самка окажется буквально окруженной столь дефицитными для нее (раньше) «менее лучшими» самцами. Причем эти «менее лучшие» самцы на самом деле являются вполне пригодными для спаривания - потомство большинства из них будет стабильно выживать (т.к. давление обычного естественного отбора в данном случае «осталось где-то далеко позади» напряженности полового отбора). В результате излишне напряженный половой отбор должен обернуться назад, приводя к нормальным, менее рискованным формам.

В связи с невозможностью объяснить половым отбором случай яркой окраски у обоих полов, Дарвин в свое время предположил, что яркая окраска, приобретенная самцами в результате полового отбора, затем каким-то образом передалась обоим полам [1]:

*«У птиц и бабочек самки нередко так же прекрасно окрашены, как и самцы; причина, по-видимому, лежит в том, что окраска, приобретенная путем полового отбора, была передана обоим полам, а не только одним самцам».*

При этом Дарвин почему-то не идет в рассуждениях дальше и не спрашивает сам себя, почему такой вредный признак, как яркая, хорошо заметная окраска, «передавшаяся самке», не была тут же уничтожена обычным естественным отбором. Между тем из логики естественного отбора этот вопрос следует напрямую.

В популярной литературе можно встретить немало гипотез, «объясняющих» данную проблему, причем ознакомление с этими «гипотезами» часто вызывает улыбку.

Например предполагается, что птицы видят как-то принципиально иначе - в этом случае игнорируются как данные прямых исследований [2, 3, 4, 5, 6], так и многочисленные примеры действительно покровительственной окраски, в изобилии представленные в природе.

Или предполагается, что яркая окраска здесь нужна (обоим полам) для визуального опознавания полового партнера с большого расстояния. В этом случае опять игнорируются, во-первых, многочисленные примеры видов, имеющих покровительственную окраску, тем не менее не испытывающих проблем с поиском партнера<sup>20</sup>, во-вторых, прямые данные по биологии конкретных видов. Те же белянки используют для поиска половых партнеров феромоны, специфические для каждого вида. Например, самка такого массового вида, как боярышница, нередко не успевает не то что взлететь, но даже расправить крылья (только появившись из куколки), как её уже обнаруживает самец и происходит спаривание [50]. Т.е. никаких проблем с обнаружением самки боярышницы не испытывают.

Более того, белыми являются и некоторые вечерние и ночные бабочки, которые по причине ночного образа жизни вряд ли ищут своего партнера визуально. Если учесть, что многие насекомоядные птицы разыскивают свою добычу на деревьях (например, большие синицы) или в траве (например, трясогузки), т.е. именно там, где прячутся днем ночные бабочки, то белая окраска этих бабочек начинает представляться вообще необъяснимой. Причем факты из живой природы не выстраиваются ни в какие ряды. Например, чаще яркую окраску имеет самец (а самка покровительственную), и именно самец и разыскивает самку (кстати, возникает вопрос - а зачем, собственно, самцу яркая окраска, если ищет он, а не его). Но, например, у такой хорошо известной бабочки, как непарный шелкопряд, покровительственную окраску имеет, наоборот, самец. Самка же имеет белую окраску, но летает вообще редко, предпочитая прятаться на деревьях, где их активно разыскивают по вечерам самцы, ориентируясь на феромоны самки. Таким образом, белые самки непарного шелкопряда, видимо, просто делают подарок насекомоядным птицам, которые днем ищут их на коре деревьев не менее активно (ориентируясь на зрение), чем самцы по вечерам (ориентируясь на запах). Как всё это можно объяснить с позиций биологической целесообразности, сравнивая с полностью обратными примерами (где яркую окраску имеет самец, а самка покровительст-

---

<sup>20</sup> Например, самки зимней пяденицы и пяденицы обдирало вообще бескрылые, тем не менее никаких проблем с поиском партнера не испытывают - это массовые виды, вредители.



венную) и помня о многочисленных примерах, где покровительственную окраску имеют оба пола, вообще непонятно.

Еще предполагается, что бабочки, возможно, используют особую стратегию - они настолько торопятся спариться, что идут на риск быть обнаруженными хищниками.

Эта версия, во-первых, имеет грубую теоретическую ошибку - с точки зрения концепции утилитарности бабочка стремится спариться как можно быстрее именно потому, что надо успеть отложить яйца до того, как её съедят. Т.е. цель быстрого спаривания - не быть съеденной слишком рано. Здесь же получается, что самка настолько торопится спариться, что даже идет на риск быть съеденной слишком рано!

Во-вторых, и эта версия не выдерживает проверки фактами. В данном случае естественно ожидать, что чем ярче окрашена бабочка, тем быстрее она должна вступать в спаривание. Вместо этого мы наблюдаем в природе беспорядочный разброс данных, не выстраивающихся в ожидаемый ряд. Во-первых, бабочки, имеющие покровительственную окраску, по времени вступления в спаривание ничем не отличаются от бабочек, окрашенных ярко, а именно данный параметр у разных видов варьирует в широких пределах. Во-вторых, даже среди самих белянок в этом отношении имеет место полный разброд. Например, белая бабочка боярышница действительно спаривается сразу же после выхода из куколки (см. выше). Но в то же время не менее белоснежная самка капустницы становится фертильной только на 5-7 день после выхода из куколки.

А желтая бабочка лимонница вообще представляет собой одиозный пример - она является бабочкой-долгожительницей - эти бабочки выходят из куколок в начале лета, летают все лето и первую половину осени (периодически впадая в диапаузы), затем впадают в зимнюю спячку (зимуют оба пола), а спариваются только следующей весной! Более того, перед спариванием самка и самец еще и совершают особый брачный полет. Такую исключительную неторопливость со спариванием, поразительную в свете принципа биологической целесообразности, пожалуй, может превзойти только еще один пример. Если мы вернемся к Е.Н. Панову [45], то на этой же странице (где мы читали о тетеревах) узнаем об удивительном поведении некоторых крабов, которые сцепляются клешнями друг с другом и так ходят неделю и более, прежде чем спариться. Непонятно, чем руководствуются эти крабы - то ли стремлением «получше узнать друг друга», то ли желанием «максимально обострить свои чувства», но только не принципом биологической целесообразности, который не может допустить нахождения крабов (обоих полов) в столь неудобном положении в течение целой недели. Похоже, и эти крабы, и бабочки лимонницы просто забыли не только о существовании хищников, но и об элементарном факторе времени, работающем против выживания любой особи.

Действительно, размышляя о подобной неторопливости лимонниц, поневоле задаешься вопросом - так ли уж сильно на этих бабочек давление хищников и вообще всех других неблагоприятных факторов внешней среды? Можно предположить, что хищническое давление птиц на бабочек является исходно низким, например, ввиду исходно малого числа первых и очень большого числа вторых... Но, во-первых, и это противоречит результатам все тех же хрестоматийных исследований с березовыми пяденицами [2,3], где насекомоядные птицы уничтожили уже к концу дня более половины (54 %) светлых березовых пядениц (и 37 % темных). Во-вторых, в этом случае возникает уже другой, весьма закономерный вопрос - если «бабочковый ресурс» столь многочислен, то почему он не используется птицами? Что еще может сдерживать численность птиц, как не ограниченность пищевых ресурсов? Кроме того, такая мысль входит в явное противоречие с наличием большого числа насекомоядных птиц (трясогузки, синицы, ласточки, шурки, мухоловки, зарянки, горихвостки и др.), в рационе которых бабочки составляют заметную (а иногда и очень значительную) часть, причем некоторые птицы (мухоловки, шурки, иногда трясогузки) предпочитают ловить крупных летающих насекомых в воздухе.

Если теперь принять во внимание тот факт, что основная гибель бабочек происходит все-таки на стадии гусеницы (от паразитов и тех же птиц) и на стадии яиц (паразиты и пти-

цы), то выживание каждой взрослой особи, сумевшей пройти сквозь «сито» массовой гибели на более ранних стадиях, становится просто исключительно важным. В этом свете такое «легкомыслие» с яркой, вызывающей окраской у бабочек чрезвычайно удивляет.

И это на фоне того, что различные аберрации окраски у разных бабочек возникают весьма легко и постоянно регистрируются специалистами.

### **Заключение**

Таким образом, даже такая «всеобъясняющая» модель полового отбора, как модель гандикапа, не является универсальной - она не в состоянии объяснить весьма многочисленную группу природных явлений. Более того, описанную только что группу явлений невозможно объяснить ни одной из существующих сегодня моделей отбора.

Кроме того, есть еще один факт, подмеченный еще Ч. Дарвиным, но никак не следующий из модели гандикапа. Дарвин писал [1]:

*«С другой стороны, я охотно допускаю, что значительное число самцов, как, например, все наши самые красивые птицы, некоторые рыбы, пресмыкающиеся и млекопитающие и множество великолепно окрашенных бабочек, сделались прекрасными только ради красоты; но это было достигнуто путем полового отбора, т. е. в силу постоянного предпочтения, оказываемого самками более красивым самцам ... То же верно и в применении к пению птиц».*

Действительно, здесь Дарвина можно легко понять. При взгляде на венценосного журавля или колибри, самца павлина, золотого фазана или утки-мандаринки, бабочку морфо или неоновую рыбку сразу же можно «охотно допустить», что эти шедевры природы своим происхождением обязаны исключительно стремлению к красоте. Точнее, это первая же мысль, которая приходит в голову при взгляде на такое животное. И лишь потом мы начинаем искать этому явлению разные биологически целесообразные причины.

Более того, мы наблюдаем, что феномен «красивости» весьма распространен в природе - очень большое число видов, обладающих какими-либо «излишествами», кажутся нам красивыми. Именно под влиянием этого наблюдения (широкого распространения в природе именно красивых живых существ) Дарвин и приходит к выводу о неких «особых свойствах нервной системы животных»:

*«...Из всего этого мы вправе заключить, что приблизительно одинаковый вкус к прекрасным краскам и музыкальным звукам проходит через значительную часть животного царства».*

Модель же гандикапа абсолютно «равнодушна к красоте» - в рамках модели гандикапа можно предположить существование в живой природе любых гипертрофий любых признаков в любых направлениях, в том числе и самых уродливых. Лишь бы они затрудняли выживание (самцам). Р. Докинз, иронизируя над концепцией гандикапа, писал [46]:

*«Я не верю в эту теорию, хотя мой скептицизм сильно поуменьшился с тех пор, как я услышал о ней впервые. Как я указывал в то время, из нее должна логически вытекать эволюция одноногих и одноглазых самцов».*

Отметим, что появление подобных гипертрофий очень ожидаемо в свете той особенности эволюционного процесса по Дарвину, которая логически вытекает из механизма естественного отбора и которую тот же Р. Докинз описал следующей яркой аналогией [51]:

*«Проектировщики первого реактивного двигателя начинали проектирование, как говорится, с чистого листа. Представьте себе, что бы они напроецировали, если б были вынуждены "развивать" первый реактивный двигатель, отталкиваясь от существующего винтового, изменяя за один раз один компонент - гайку за гайкой, болт за болтом, заклёпка за заклёпкой. Реактивный двигатель, созданный таким способом, был бы, право, сверхъестественным и хитроумным снарядом. Трудно представить себе, чтобы самолёт, разработанный таким эволюционный способом, когда-либо смог оторваться от земли. Более того, чтобы приблизиться к биологической аналогии, мы должны ввести ещё одно ограничение. Мало того, что результирующее изделие должно отрываться от земли; отрываться от*

земли должно каждое промежуточное звено этого проекта, и каждое промежуточное звено должно превосходить в чём-то своего предшественника. В этом свете никак нельзя ожидать от животных совершенства, можно лишь удивляться тому, что у них что-то работает вообще».

*«Аналогия с реактивным двигателем предполагает, что животные должны были быть смехотворными уродцами сиюминутных импровизаций, непропорциональными и гротескными реликтами с антикварными заплатками. Как можно согласовать это разумное ожидание с неописуемой грацией охотящегося гепарда, совершенной аэродинамичной красотой стрижа, скрупулезно прописанными деталями маскировочного рисунка насекомого на листе?»*

Действительно, «одноногих и одноглазых» чудищ мужского пола мы нигде не наблюдаем, а наблюдаем обычно весьма красивых (а в некоторых случаях исключительно красивых) животных.

По сути, если посмотреть на природу беспристрастно, то мы увидим некий непрерывный «ряд красоты», начинающийся от самых тонких эстетических предпочтений человека (в отношении самых разных вещей), далее *«проходящий через значительную часть животного царства»* (от позвоночных животных до беспозвоночных) и заканчивающийся в растительном царстве и мире простейших.

Дарвин вынужден был объяснять наблюдаемый «ряд красоты» в рамках предложенного им подхода совершенно разными причинами. В случае растений он применил утилитарный биологический подход (заметность плодов и цветов для животных); в случае тех животных, где яркую окраску имеет самец, - половым отбором самок, стремящихся к красоте (стремление к которой кроется в самом складе нервной системы животных); в случае яркой окраски обоих полов предположил, что яркая окраска, приобретенная посредством полового отбора самцов, затем передалась самкам (каким чудом эта «передача» избегает уничтожения естественным отбором, он объяснить не стал), ну и, наконец, в самых трудных случаях, когда конкретный пример красоты уже было невозможно объяснить никаким «половым отбором», Дарвин высказал мысль о красоте, связанной с особой «симметрией роста» (т.е., по сути, «номогенетическую» трактовку красоты). При этом он был вынужден «оставить за бортом» некоторые факты, не укладывающиеся ни в одно из объяснений. Из растительного мира самым известным таким примером (для российского читателя) является, наверное, знаменитый пример Любищева с арбузом. Действительно, внутри арбуз буквально «набит» сахарами для привлечения внимания животных (в свете принципа утилитарности), но снаружи имеет покровительственную окраску, чтобы не привлекать внимания животных. Кроме того, дикие арбузы, произрастающие в Калахари, бывают и сладкими, и горькими - но в любом случае они внутри красные, а снаружи зеленые [21]. В этом свете также представляются интересными рассуждения, что съедобные ягоды и плоды имеют яркую окраску для привлечения животных, но ядовитые ягоды и плоды имеют такую же яркую окраску для отпугивания животных (например, волчье лыко).

Современные исследователи, находясь в рамках концепции «биологической целесообразности», вынуждены продолжать сомнительную традицию объяснения однотипных явлений природы десятками разных причин. И в результате получается, что, например, самец серебристого куриного фазана имеет вызывающе белую окраску в стремлении рекламировать себя перед самкой (гандикап); не менее белые самцы и самки других птиц (и бабочек) являются такими для «опознавания собственного вида на далеком расстоянии», а белая, почти нелетающая самка непарного шелкопряда имеет такую окраску по еще неизвестной причине, «требующей будущих исследований», но непременно биологически целесообразной...

Более мудрые авторы современных обзоров [11] просто обходят вопрос наличия в природе красоты «лихим кавалерийским маневром», предпочитая считать наблюдаемый нами ряд красоты некоей тайной, вообще не относящейся к теории полового отбора:

*«Why the ornaments used by birds and other nonhuman animals usually appear so strikingly beautiful to humans is another question, but it's a mystery that does not have to be solved for us to understand sexual selection».*

Авторы обзора предпочитают находить подтверждения существования полового отбора в примерах выбора самкой то более иммунных самцов, то самых обеспеченных ресурсами. Но в первом случае половой отбор по своим эволюционным последствиям становится неотличимым от обычного естественного отбора. Ибо неважно, где произошла мутация, которая повысила полезное качество (иммунность), - сразу в самце или же сначала в самке, которая из-за этой мутации стала требовать от самца повышения его иммунности для своего потомства. В случае же выбора «самого обеспеченного ресурсами» вообще идет поиск прямой выгоды. Такие примеры «полового отбора» просто банальны - чтобы их объяснить, не надо изобретать особый «половой отбор», достаточно обычного естественного. То есть авторы обзора «забывают», что само понятие «полового отбора» было введено в свое время главным образом в стремлении объяснить вещи очевидной эстетической природы (а не и так всем понятные примеры предпочтения самкой того самца, который поделился с ней куском мяса в обмен на благосклонность). Гораздо труднее объяснить (в свете биологической целесообразности), почему самцы некоторых видов преподносят самкам не куски пищи, а букеты абсолютно бесполезных цветов, единственной «пользой» которых является то, что они красивы.

#### Библиографический список

1. Дарвин Ч. 1991. Происхождение видов. СПб. 544 с.
2. Kettlewell H.B.D. 1955. Selection experiments on industrial melanism in *Lepidoptera* // Heredity. Vol. 9. P. 323-342.
3. Kettlewell H.B.D. 1956. Further experiments on industrial melanism in *Lepidoptera* // Heredity. Vol. 10. P. 287-301.
4. Kettlewell H.B.D. 1958. The importance of the micro-environment to evolutionary trends in the *Lepidoptera* // Entomologist. Vol. 91. P. 214-224.
5. Majerus M.E.N. 1998. Melanism: evolution in action. New York. 364 p.
6. Majerus M.E.N. 2009. Industrial Melanism in the Peppered Moth, *Biston betularia*: An Excellent Teaching Example of Darwinian Evolution in Action // Evolution: Education and Outreach. Vol. 2. P. 63-74.
7. Darwin C. 1871. The descent of man and selection in relation to sex. London. 423 p.
8. Vasey P.L., Rains D., VanderLaan D.P., Duckworth N., Kovacovsky S.D. 2008. Courtship behaviour in Japanese macaques during heterosexual and homosexual consortships // Behavioural Processes. Vol. 78. № 3. P. 401-407.
9. Kobayashi T. 1999. Do Mynahs prefer peacock feathers of more regular pattern? // Ornis Svecica. Vol. 9. № 1-2. P. 59-64.
10. Рухленко И.А. 2009. «Проблема красоты» в биологии. Часть II: краткий обзор и анализ существующих гипотез эстетической привлекательности человеческого тела // Вестник Волжского университета им. В.Н. Татищева. Серия «Экология». Тольятти. С.50-77.
11. Jones A.G., Ratterman N.L. 2009. Mate choice and sexual selection: What have we learned since Darwin? // PNAS. Vol. 106. Suppl. 1. P. 10001-10008.
12. Enquist M., Arak A. 1998. Neural representation and the evolution of signal form // R. Dukas (Ed.). Cognitive ethology Chicago. P. 1-420.
13. Ryan M. 1998. Sexual selection, receiver bias, and the evolution of sex differences // Science. Vol. 281. P. 1999-2003.
14. Ghirlanda S., Jansson L., Enquist M. 2004. Chickens prefer beautiful humans // Human nature. Vol. 13. P. 383-389.
15. Берг Л.С. 1922. Номогенез, или эволюция на основе закономерностей. Пг. 306 с.
16. Вавилов Н.И. 1935. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Теоретические основы селекции растений / под ред. Н.И. Вавилова. М.; Л. Т. 1. С. 75-128.

17. Медников Б.М. 1980. Закон гомологической изменчивости (К 60-летию со дня открытия Н.И. Вавиловым закона). М. 64 с.
18. Медников Б.М. 1989. Еще раз о законе гомологических рядов в наследственной изменчивости. // Природа. № 7. С. 27-35.
19. Чайковский Ю.В. Наука о развитии жизни. Опыт теории эволюции. М. 2006. 712 с.
20. Любичев А.А. 1946. Проблема целесообразности // Рукопись, написанная во Фрунзе и датированная 23.III 1946 г. Режим доступа: [http://lub.molbiol.ru/02\\_10.html](http://lub.molbiol.ru/02_10.html); accessed November 2009.
21. Любичев А.А. 1982. Проблемы формы, систематики и эволюции организмов. М. 277 с.
22. Nettle D., Pollet T.V. 2008. Natural Selection on Male Wealth in Humans // The American Naturalist. Vol. 172. № 5. P. 658-666.
23. Fisher R.A. 1915. The evolution of sexual preference // Eugenics Review. Vol.7. P. 184-192.
24. Fisher R.A. 1930. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford. 307 p.
25. Langlois J.H., Kalakanis L., Rubenstein A.J., Larson A., Hallam M., Smoot M. 2000. Maxims or Myths of Beauty? A Meta-Analytic and Theoretical Review // Psychological Bulletin. Vol. 126. № 3. P. 390-423.
26. Thornhill R., Gangestad S.W. 1999. Facial attractiveness // Trends in Cognitive Sciences. Vol. 3. № 12. P. 452-460.
27. Rantala M.J., Kortet R. 2003. Courtship song and immune function in the field cricket *Gryllus bimaculatus* // Biological Journal of the Linnean Society. Vol. 79. P. 503-510.
28. Ryder J.J., Siva-Jothy M.T. 2000. Male calling song provides a reliable signal of immune function in a cricket // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 267. P. 1171-1175.
29. Rantala M.J., Koskimäki J., Taskinen J., Tynkkynen K., Suhonen J. 2000. Immunocompetence, developmental stability and wing spot size in the damselfly *Calopteryx splendens* L. // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 267. P. 2453-2457.
30. Takahashi M., Arita H., Hiraiwa-Hasegawa M., Hasegawa T. 2008. Peahens do not prefer peacocks with more elaborate trains // Animal Behaviour. Vol. 75. № 4. P. 1209-1219.
31. Rantala M.J., Jokinen I., Kortet R., Vainikka A., Suhonen J. 2002. Do pheromones reveal male immunocompetence? // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 269. P. 1681-1685.
32. Taskinen J., Kortet R. 2002. Dead and alive parasite: sexual ornaments signal resistance in the male fish, *Rutilus rutilus* // Evolutionary Ecology Researches. Vol. 4. P. 919-929.
33. Møller A.P., Kimball R.T., Erritzøe J. 1996. Sexual ornamentation, condition, and immune defence in the house sparrow *Passer domesticus* // Behavioral Ecology and Sociobiology. Vol. 39. № 5. P. 317-322.
34. Saino N., Møller A.P. 1996. Sexual ornamentation and immunocompetence in the barn swallow // Behavioral Ecology. Vol. 7. P. 227-232.
35. Hooefler C.D., Carlascio A.L., Persons M.H., Rypstra A.L. Male courtship repeatability and potential indirect genetic benefits in a wolf spider // Animal Behaviour. Vol. 78. № 1. P. 183-188.
36. Galeotti P., Ruibolini D., Fea G., Ghia D., Nardi P.A., Gherardi F., Fasola M. 2006. Female freshwater crayfish adjust egg and clutch size in relation to multiple male traits // Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences. Vol. 273. P. 1105-1110.
37. Maklakov A.A., Arnqvist G. 2009. Testing for direct and indirect effects of mate choice by manipulating female choosiness // Current Biology. Vol. 19. № 22. P. 1903-1906.
38. Weeden J., Sabini J. 2005. Physical attractiveness and health in western societies: a review // Psychological bulletin. Vol. 131. № 5. P. 635-653.

39. Хрисанфова Е.Н. 2000. Морфотип Сунгирь 1 в эколого-эволюционном аспекте // *Homo sungsirensis*. Верхнепалеолитический человек: экологические и эволюционные аспекты исследования. М. С. 345-350.
40. Jenkin F. 1867. The origin of species. Art. I. // *North Brit. Rev.* Vol. 46. P. 277-318.
41. Рухленко И.А. 2007. Общие стратегии выживания организмов как причина макроэволюции и возникновения биоразнообразия Земли // *Вестник Волжского университета им. В.Н. Татищева*. Сер. «Экология». Вып. 7. Тольятти. С. 32-86.
42. Zahavi A. 1975. Mate selection - a selection for a handicap // *Journal of Theoretical Biology*. Vol. 53. P. 205-214.
43. Zahavi A., Zahavi, A. 1997. The handicap principle: a missing piece of Darwin's puzzle. Oxford. 304 p.
44. Grafen A. 1990. Biological Signals as Handicaps // *Journal of Theoretical Biology*. Vol. 144. P. 517-546.
45. Панов Е.Н. 2001. Бегство от одиночества. М. 640 с.
46. Lively C.M. 2009. The maintenance of sex: host-parasite coevolution with density-dependent virulence // *Journal of Evolutionary Biology*. Vol. 22. № 10. P. 2086-2093.
47. Jokela J., Dybdahl M.F., Lively C.M. 2009. The maintenance of sex, clonal dynamics, and host parasite coevolution in a mixed population of sexual and asexual snails // *The American Naturalist*. Vol. 174. Suppl. 1. P. 43-53.
48. Morran L.T., Parmenter M.D., Phillips P.C. 2009. Mutation load and rapid adaptation favour outcrossing over self-fertilization // *Nature*. Vol. 462. P. 350-352.
49. Докинз Р. 1993. Эгоистичный ген. - М., 318 стр.
50. Плющ И.Г., Моргунов Д.В., Довгайло К.Е., Рубин Н.И., Солодовников И.А. 2005. Дневные бабочки (Hesperioidea и Papilionoidea, Lepidoptera) Восточной Европы. CD определитель, база данных и пакет программ "Lysandra". Минск, Киев, Москва. Режим доступа: <http://www.ecosystema.ru/08nature/butt/015.htm>; accessed November 2009.
51. Dawkins R. 1999. The extended phenotype. Oxford. 307 p. (перевод А. Протопопов. Режим доступа: <http://protopop.chat.ru/eph/eph.html>; accessed November 2009).

**И.А. Рухленко**

**«ПРОБЛЕМА КРАСОТЫ» В БИОЛОГИИ.  
ЧАСТЬ II: КРАТКИЙ ОБЗОР И АНАЛИЗ СУЩЕСТВУЮЩИХ ГИПОТЕЗ  
ЭСТЕТИЧЕСКОЙ ПРИВЛЕКАТЕЛЬНОСТИ ЧЕЛОВЕЧЕСКОГО ТЕЛА**

*Ключевые слова: привлекательность; «эколого-эволюционные гипотезы» привлекательности; «социально-психологические гипотезы» привлекательности, гипотеза «хороших генов»; модель гандикапа; «идеальное лицо»; актуальное здоровье; воспринятое здоровье; «ореол привлекательности».*

*Аннотация*

*В работе проводится обзор и анализ современного состояния различных гипотез эстетической привлекательности человеческого тела. Показано, что ни одна из существующих гипотез привлекательности пока не подтверждается фактами в полной мере. Наименьшее соответствие прогнозов обнаруженным фактам демонстрирует группа «социально-психологических» гипотез. Сделан вывод, что проблема причин наличия единых эстетических предпочтений Homo sapiens в отношении привлекательности человеческого тела продолжает оставаться открытой.*