

ТЕОРИЯ ПОЛОВОГО ОТБОРА Ч. ДАРВИНА И ПЕРСПЕКТИВЫ ЕЕ РАЗВИТИЯ В СВЕТЕ ЭВОЛЮЦИОННЫХ ИДЕЙ Д.К. БЕЛЯЕВА

М.А. Потапов, В.И. Евсиков

Учреждение Российской академии наук Институт систематики и экологии животных
Сибирского отделения РАН, Новосибирск, Россия, e-mail: map@ngs.ru

В работе рассмотрено значение представлений Д.К. Беляева об эволюционной роли стресса и о дестабилизирующем отборе в дальнейшем развитии теории полового отбора Ч. Дарвина. Дестабилизирующий отбор происходит в условиях стресса и увеличивает размах внутривидовой изменчивости, предоставляя материал для ускорения и повышения эффективности полового отбора. Рассмотрены взгляды Ч. Дарвина и Д.К. Беляева на некоторые аспекты эволюции человека, а также предположение о взаимодействии полового и дестабилизирующего отбора в ходе антропогенеза.

Ключевые слова: млекопитающие, половой отбор, искусственный отбор, дестабилизирующий отбор, domestикация, микроэволюция, эволюция человека.

Эволюционная концепция Дарвина и интерес к ней в России

Двухсотлетие Ч. Дарвина совпадает с юбилеем выхода в свет «Происхождения видов ...» (Darwin, 1859) – его главного, по собственному признанию (Дарвин, 1959), труда. Полтора столетия назад родилось эволюционное учение, дальнейшую разработку и детализацию которого Ч. Дарвин продолжил в знаменитой серии: «Изменения животных и растений при domestикации» (Darwin, 1868), «Происхождение человека и отбор по отношению к полу» (Darwin, 1871), «Выражение эмоций у человека и животных» (Darwin, 1872).

Основы своей «теории видов» Ч. Дарвин изложил в «Скетче 1842 г.» («1st Sketch of Species Theogу») и в развернутом виде в «Очерке 1844 г.», опубликованных посмертно (Darwin, 1909). Ч. Дарвин занимался систематизацией собранных материалов и готовил многотомный труд (так называемую «большую книгу»), когда известные обстоятельства заставили его ускорить подготовку и публикацию «извлечения» из нее. А тем временем вышла его совместная публикация с А. Уоллесом (Darwin, Wallace, 1858), куда вошли в том числе выдержки из «Очерка 1844 г.».

Поспешность при подготовке «Происхождения видов ...» привела к большим сокращениям, но это, по признанию самого Ч. Дарвина (1959), даже пошло на пользу его популярности, сделал более доступным для прочтения и восприятия. А «большая книга» так и не была завершена, и лишь ее фрагмент был опубликован значительно позже (Darwin, 1975).

Появление «Происхождения видов ...» вызвало большой резонанс во всем мире, а идея изменчивости видов при действии естественных причин молниеносно овладела умами. Через пять лет после выхода первого английского издания появился перевод его на русский язык. Переводы следующих работ по эволюции делались с английских корректур, и они выходили в свет практически одновременно или даже раньше оригинальных изданий (Галл, 2007).

До 1950-х гг. были предприняты новые переводы и несколько переизданий эволюционных трудов Ч. Дарвина. Однако затем они стали в России библиографической редкостью. Важным событием стало новое издание в 1991 г. русского перевода «Происхождения видов ...» после его основательной научной ревизии и снабжения современным комментарием, а также выпуск второго, дополненного издания (Дарвин, 2001)

и размещение книги в Интернете. Это вновь сделало главный труд Ч. Дарвина доступным широкому кругу читателей в нашей стране. Того же, несомненно, заслуживают и другие его творения, развивающие положения естественно-эволюционной теории.

Половой отбор в трудах Дарвина

Идея полового отбора появилась у Ч. Дарвина в самом начале оформления теории естественного отбора. Так, уже в «Скетче 1842 г.» он, противопоставляя половой отбор «отбору смертью», пишет о том, что «самец, который находится ... в полной силе либо лучше оснащен оружием или украшениями своего вида, получит в сотнях поколений небольшое преимущество и передаст эти черты своему потомству» (Darwin, 1909). В «Очерке 1844 г.» он продолжает эту тему, вновь утверждая, что помимо «естественных способов отбора», сохраняющих особей, «лучше приспособленных к месту, занимаемому ими в природе», ... есть второе средство, работающее у большинства двуполых животных и направленное на такой же эффект, а именно – борьбу самцов за самок. Исход этой борьбы обычно решается по закону битвы, но, как в случае птиц, по-видимому, также очарованием их песни, их красотой или настойчивостью ухаживания ... Этот вид отбора менее суров, чем другой: он не требует смерти менее успешного, только дает ему меньше потомков» (Ibid. 1909). В «Происхождении видов ...» тема полового отбора присутствует в более полном виде, ей посвящен специальный раздел. Во всех этих работах намечено выделение двух разновидностей полового отбора: прямое физическое соперничество самцов за самок и выбор самками самцов. Оба вида полового отбора приводят к развитию «вторичных половых признаков», служащих, таким образом, индикатором его действия; в сменяющихся поколениях усиливается половой диморфизм.

Без полового отбора, противопоставленного «отбору смертью», естественно-эволюционная концепция Ч. Дарвина была бы неполна, и он понимает это. Разъясняя положения своей теории естественного отбора, он говорит, что применяет термин «борьба за существование» ... в широком и метафорическом смысле, включая

сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что еще важнее) не только жизнь особи, но и успех в оставлении потомства» (Дарвин, 2001). Детальная разработка теории полового отбора нужна Ч. Дарвину в связи с еще одним его намерением. Он собирается сделать следующий логический шаг в развитии своей теории – прояснить природу и пути становления человека как биологического вида. Об этом свидетельствует короткая и будто невзначай брошенная, но многозначительная и ставшая впоследствии знаменитой фраза: «Много света будет пролито на происхождение человека и на его историю» (Там же. 2001). Для свершения задуманного ему действительно понадобится концепция полового отбора, поскольку одного естественного отбора здесь недостаточно. Поэтому в рамках единого сочинения он объединяет рассмотрение проблем происхождения человека и полового отбора (Darwin, 1871).

В «Происхождении человека ...» Ч. Дарвин снова разделяет разновидности полового отбора: «Половая борьба бывает двух видов: в одном случае она происходит между особями одного пола, обычно самцами, с целью изгнать или убить своих соперников, притом что самки остаются пассивными, в то время как в другом случае борьба происходит также между особями одного пола с целью возбудить или обольстить таковых противоположного пола, обычно самок, которые более не остаются пассивными, а выбирают понравившихся партнеров» (Ibid. 1871).

Тема полового отбора присутствует у Ч. Дарвина и в других работах. В книге «Изменения животных и растений ...» (Darwin, 1868) он находит параллели между половым отбором и искусственным, или «отбором, производимым человеком». А в книге «Выражение эмоций ...» (Darwin, 1872), добавляющей аргументы в пользу сходства человека с представителями животного мира, он вновь вскользь упоминает о половом отборе, повторяя свой комментарий о возможности рассмотрения девичьего румянца в качестве «полового украшения».

Половой отбор после Дарвина

«Происхождение человека ...» в не меньшей степени, чем «Происхождение видов ...», по-

трясало устои представлений о мироустройстве и о роли Творца. Широкою публику в первую очередь шокировала «прославившая» Ч. Дарвина идея естественного происхождения человека, в тени которой могла несколько затеряться идея полового отбора. Похоже, так и случилось. Во времена Ч. Дарвина идея полового отбора была предметом разногласий. Особенно огорчало Ч. Дарвина ее неприятие соавтором и единомышленником А. Уоллесом. Ее отрицание могло «убить» все цельное теоретическое построение. Вообще же говоря, интерес к теме полового отбора долгое время не был слишком горячим. В последующие за публикацией полвека научная дискуссия по проблемам полового отбора проходила довольно вяло (Давиташвили, 1961).

Ситуация изменилась с появлением синтетической теории эволюции. Интерес к теории полового отбора оживился благодаря работам Р. Фишера (Fisher, 1930), Дж. Хаксли (Huxley, 1938), А. Бэйтмана (Bateman, 1948) и др., рассмотревших ее с новых позиций. Еще более он возрос после ревизии в 1970-е гг. концепций эволюционной экологии (Alcock, 2001). С этого времени половому отбору посвящено множество экспериментальных и обобщающих работ (Crook, 1972; Trivers, 1972; Maynard Smith, 1978; Clutton-Brock *et al.*, 1988; Andersson, 1994; Drickamer *et al.*, 2003; Gowaty *et al.*, 2003; Dewsbury, 2005; Clutton-Brock, 2007, 2009). Ему посвящаются конференции, тематические выпуски журналов. Теория переживает пик популярности, но, к сожалению, не в нашей стране.

В России наиболее полный очерк теории полового отбора представлен в книге Л.Ш. Давиташвили (1961). Здесь автор наряду со свидетельствами в пользу действия этой формы отбора в разных систематических группах рецентных животных приводит остроумный анализ палеонтологического материала (в частности останков динозавров), свидетельствующий о выраженности вторичных половых признаков и, следовательно, о действии полового отбора у вымерших животных.

Вообще же половой отбор по каким-то причинам не вызвал особого интереса у российских эволюционистов. С.А. Северцов (1951) в своем учении о конгруэнциях лишь упоминает, что некоторые морфологические конгруэнции, образующиеся в результате отношений между

особями одного и того же пола, такие, как турнирное оружие парнокопытных и т. п., «приводятся Дарвином как результат полового отбора». Даже И.И. Шмальгаузен, активно развивавший и обогативший синтетическую эволюционную теорию, коснулся проблем полового отбора только в своих «Вопросах дарвинизма» (1946), где, однако, сузил его значение в эволюции, признавая с оговорками межсамцовую конкуренцию и явно недооценивая или даже отрицая выбор самцов самками. Таким образом, он не внял утверждению Ч. Дарвина о том, что «способность пленять самку порою важнее, чем способность побеждать других самцов в битве. В очень многих случаях самцы, побеждавшие своих соперников, не достигают обладания самками, если последние их не выберут» (Darwin, 1871).

В результате прохладного отношения к проблеме полового отбора наметилось отставание российской науки в исследовании очень важного раздела эволюционного учения. Вряд ли эту ситуацию можно считать нормальной, ведь половой отбор вообще и выбор брачного партнера, осуществляемый самками, в частности, может служить в «руках» эволюции чрезвычайно эффективным инструментом микроэволюционных перестроек популяций и формообразования.

Формы отбора

В отношении форм отбора терминология Ч. Дарвина несколько отличается от сформировавшейся к нашему времени. Так, он часто противопоставляет «естественный» и «половой» отбор. Причиной этого является то, что теорию естественного отбора (с введением соответствующего термина) он детально разработал раньше, в основном предполагая, что за этим стоит результат «борьбы за жизнь». Ч. Дарвин вместо современного термина «искусственный отбор» употребляет, как правило, словосочетание «отбор, производимый человеком». Сейчас принято противопоставлять естественный и искусственный отбор, при этом половой отбор рассматривается в качестве одной из форм естественного.

Таким образом, можно обозначить дихотомию форм отбора. С одной стороны, лежит естественный отбор в широком понимании, а с другой – искусственный, могущий моделировать разные формы естественного. Есте-

венный отбор включает отбор в борьбе за выживание и половой отбор, лимитирующий репродуктивный вклад. Половой отбор разделяется на внутривидовой (конкуренция за доступ к размножению) и межвидовой (выбор брачного партнера). Эта схема основана на выделении форм отбора в соответствии с природой факторов и механизмом их действия.

Впрочем, более распространено другое деление отбора на «формы», основанное на выполняемых им функциях: движущий, стабилизирующий, дизруптивный (и др.). Это деление не предъявляет требований к природе действующих факторов и применимо как к естественному, так и к искусственному отбору. В этой схеме половой отбор как форма отсутствует и может осуществлять разные функции (принимать разные «формы»): дизруптивного отбора, например на начальных стадиях видовой дивергенции; движущего – на этапе становления отличительных признаков вида; а также стабилизирующего, охраняющего видовую специфичность. Еще одну форму (или функцию) отбора теоретически и экспериментально обосновал Д.К. Беляев. Речь идет о дестабилизирующем отборе.

Дестабилизирующий отбор Д.К. Беляева

Академик Д.К. Беляев обладал широким кругом научных интересов, однако двум проблемам он уделял особое внимание: кругу вопросов, связанных с дестабилизацией, ее последствиями и аналогиями в природе, а также (в последние годы жизни) вопросам биосоциальной природы и эволюционного становления человека (Беляев, 1981а; Belyaev, 1983; Бородин, 2002). Здесь его научные интересы тесно сплетаются с фундаментальными интересами Ч. Дарвина. Именно Ч. Дарвин в «Происхождении видов...» первым выявил и проанализировал сходство эффектов, наблюдаемых при дестабилизации и в естественной жизни животных и растений, и именно он в «Происхождении человека...» впервые проследил пути эволюционного становления нашего вида.

Уникальные и ставшие теперь широко известными результаты многолетнего эксперимента по искусственному отбору лисиц по поведению (Belyaev, 1979; Беляев, Трут, 1989; Трут, 2007) привели Д.К. Беляева к убеждению в возмож-

ности дестабилизации генома при мощных стрессорирующих воздействиях, затрагивающих интегрированную генетико-физиологическую систему индивидуального развития, – поведение и гормональную регуляцию онтогенеза (Маркель, 2008). «Дестабилизирующий эффект отбора потому и проявляется в громадном размахе изменчивости, что он опирается на эффект стресса и сопряженные с ним гормональные воздействия на генетическую систему организма и генетические процессы в популяциях. Поставляя материал для других эффектов отбора – движущего и стабилизирующего, дестабилизирующий отбор в огромной степени ускоряет эволюционный процесс» (Беляев, 1991).

На вопрос о том, может ли дестабилизирующее действие отбора, которое наблюдали Д.К. Беляев и его ученики при дестабилизации лисиц (Belyaev, 1979; Трут, 1997) и ряда других видов (Трапезов, 2007; Трут, 2007), реализоваться в природе, помогает ответить теория полового отбора Ч. Дарвина. Оказывается, что именно те интегрирующие системы онтогенеза, на которые с прозорливостью указал Д.К. Беляев, поведение и гормональная система – являются, с одной стороны, самыми чувствительными к изменению внешнесредовых условий, а с другой – наиболее существенными при формировании брачных предпочтений (Evsikov *et al.*, 1995; Gerlinskaya *et al.*, 1995; Potapov *et al.*, 1995). Это дает основания полагать, что животные при половом отборе способны осуществлять генетико-эволюционные перестройки своих популяций и видов с не меньшей эффективностью, чем при искусственном разведении.

Роль стресса в половом отборе

Д.К. Беляев осознавал, что «стресс – необходимое условие и атрибут самой жизни» (Беляев, 1991). Важным вкладом в биологию является сформулированное им представление о существенной роли механизмов стресса в адаптивных и эволюционных преобразованиях популяций животных (Беляев, Бородин, 1982; Беляев, 1983; Трут, 1991, 1997; Маркель, 2008). Д.К. Беляев (1991) пишет: «стресс вскрывает внутривидовую генетическую изменчивость, а селективная ценность животных разных генотипов в условиях нормы и стресса

оказывается неодинаковой» (Там же). Эта емкая фраза содержит два взаимосвязанных утверждения. С одной стороны, говорится, что стресс является источником повышения изменчивости, а это лежит в основе теории дестабилизирующего отбора, с другой – что эта изменчивость предоставляет материал для преобразования генофонда популяции. Нам важно, что этот «материал» может подхватываться в первую очередь половым отбором. В работе, выполненной на популяции водяной полевки, нами получено подтверждение этому.

Изучаемая популяция водяных полевок полиморфна по признаку с моногенным наследованием – белой пегости, т. е. наличию/отсутствию белых отметин: «звездочки» на голове, «галстука» и т. п. (Брагин, 2002). Анализ многолетних данных показал, что в годы, когда внешне-средовой стресс достигает наибольшей силы, половозрелые пегие самцы отличаются от стандартных лучшей стрессоустойчивостью и более сильным проявлением андрогенозависимых признаков. Пегие самцы превосходят стандартных по массе тела, семенников и препуциальных желез (Потапов и др., 1998). Отличия по этим характеристикам определяют конкурентоспособность во внутривидовом отборе, а значит и относительный репродуктивный вклад особей разных генотипов. Именно в такие стрессовые годы происходит возрастание доли пегих особей в прибылом поколении, что свидетельствует о преимущественном размножении пегих самцов (Там же). Дифференцированный успех особей разных генотипов в половом отборе отражается в изменении генетической структуры следующего поколения. При этом принципиально важно, что пегие самцы демонстрируют поведенческое доминирование над непятнистыми лишь в присутствии самок – «репродуктивного ресурса» (Брагин и др., 2002). Таким образом, внутривидовая форма полового отбора – межсамцовая конкуренция – является, по всей видимости, реально действующим фактором, преобразующим генофонд популяции в условиях стресса.

Роль полового и дестабилизирующего отбора в эволюции человека

Одно из предположений Ч. Дарвина об эволюции человека заключалось в том, что интел-

лект мужчины стал выполнять на определенном этапе роль «полового украшения», т. е. одного из стимулов, участвующих в формировании брачных предпочтений самок наших пращуров. В основе этого тезиса лежит наблюдение (оставим его на совести Ч. Дарвина), что мужчины в массе «умнее» женщин, а следовательно, налицо половой диморфизм, являющийся индикатором вектора полового отбора. «Главное различие в умственных способностях обоих полов проявляется в том, что мужчина во всем, за что берется, достигает совершенства, недостижимого для женщины ... У женщин способность интуиции, быстрое восприятие и, может быть, даже подражание выражены резче, чем у мужчин, но ... некоторые из этих свойств характеризуют низшие расы, а следовательно, прошлое или низшее состояние цивилизации» (Darwin, 1871). К чести Ч. Дарвина, он не теряет чувства юмора: «Это несомненная удача, что у млекопитающих преобладает закон равной передачи признаков обоим полам; в противном случае мужчина, возможно, стал бы превосходить женщину по умственному дару в такой же степени, в какой павлин превосходит паву по декоративному оперенью» (Ibid.).

Ч. Дарвин отметил сходство искусственного и межполового отбора (брачного подбора): «... этот последний вид отбора весьма схож с тем, который человек неумышленно, однако результативно использует, направляя его на продукт своего одомашнивания, когда он в течение длительного периода сохраняет наиболее понравившихся или полезных особей без всякого намерения преобразовать породу» (Ibid.).

В свою очередь Д.К. Беляев придавал большое значение сходству с процессами, которые наблюдаются при domestикации животных, многих закономерностей антропогенеза. Так, реагируя на мнение Л. Лики (Leackey, 1960) о том, что морфологические различия между близкими видами, неандертальцем и человеком современного типа, исключали возможность скрещивания, он заметил, что это «удивительным образом сходно с тем, что наблюдается при domestикации (одомашнивании) животных. Одомашнивание в кратчайшие исторические сроки – не более 8–10 тыс. лет – вызвало изменчивость, сопоставимую с рангом межвидовых различий» (Беляев, 1991). Анализируя доступ-

ные данные об эволюции гоминид, Д.К. Беляев (1981б) пришел к выводу, что на определенном историческом этапе наши предки приобрели уникальный внутренний стимул (фактор) своего эволюционного движения. «Главная особенность эволюции человека – все повышающаяся сложность структуры мозга и нервных процессов, усиление интрацеребральных взаимодействий – автоматически способствовала все большему самострессированию» (Беляев, 1991), а ведь это открывало дорогу дестабилизирующему отбору. «Процесс сложнейшей морфофизиологической перестройки всего организма мог осуществиться лишь на базе колоссального повышения размаха и темпа наследственной изменчивости ... Эта изменчивость коснулась не столько структурных, сколько регуляционных элементов генома; она оказалась необходимой и достаточной базой для поступательного хода эволюции от гоминидных предков человека к самому человеку» (Там же).

Спекулятивное добавление к эволюции человека

Развивая эти мысли, попробуем снова интегрировать их с идеями полового отбора Ч. Дарвина. Можно предположить, что возникшая в эволюции человека при действии дестабилизирующего отбора широкая изменчивость послужила в том числе материалом для эффективного действия межполового отбора, осуществляемого самками. Развитие мозга и соответствующее появление новых коммуникационных возможностей сопровождаются повышением значения информационно-функциональной интеграции наших предков; возрастает относительная роль социальной составляющей человеческой природы. Это приводит к изменению ориентиров самок при выборе партнера с исходного «дикого» типа на новый, «коммуникабельный», и тем самым задает вектор эволюционных изменений (Потапов, Евсиков, 2000). Получается, что аналогии в эволюции человека и домашних животных объясняются тем, что по сходному с историческим одомашниванием животных сценарию самки предка человека прежде провели «доместикационный отбор» самцов. Как и у одомашненных видов, это должно было привести (и, похоже, привело) к достижению

человеком чрезвычайной изменчивости фенотипических черт, инфантилизации поведения, исчезновению сезонности размножения и т. д. (Трут, 2007).

При условии существования и постоянной генерации вследствие «самострессирования» большой фенотипической изменчивости у самок появляются новые возможности выбора; происходит проекция стереотипа длительной связи матери и потомка на взаимоотношения ее с половым партнером. Таким образом, одним из итогов действия полового отбора могло стать увеличение взаимозависимости в рамках воспроизводительной единицы – семьи, которая приобретала черты моногамной (Lovejoy, 1981), нетипичной для большинства других видов млекопитающих (Kleiman, 1977).

Значение «материнских чувств» в отношениях между полами подчеркивал и Ч. Дарвин (Darwin, 1871): «... женщина отличается от мужчины в психическом отношении, особенно своей большей нежностью и меньшим себялюбием ... Женщина, следуя своему материнскому инстинкту, в высочайшей степени проявляет эти качества в отношении своих детей; поэтому вероятно, что она часто будет распространять их на отношения со своими приятелями».

Ч. Дарвин выделял в качестве «полового украшения», а значит и фактора брачного подбора, малую оволосенность человеческого тела (Ibid). На лабораторных животных показано, что голая кожа новорожденных входит в комплекс сигналов, провоцирующих материнскую заботу (Scribner, Wynne-Edwards, 1994). Не исключено, что «неотения» человека в какой-то мере определяется проекцией самкой на потенциального полового партнера «приятных» для нее инфантильных черт и последовавшей затем их эволюционной фиксации во взрослом состоянии индивидуумов (Евсиков и др., 2001).

Моногамия и взаимный выбор

Следует, однако, сказать еще об одном обстоятельстве, чтобы избежать обвинений в «профанации» в вопросах полового отбора вообще и брачного подбора у человека в частности. Мы неоднократно подчеркивали идею, высказанную Ч. Дарвином, о том, что половой отбор существует в двух видах: внутривидовой

активной конкуренции за партнера, в которую вовлечены в основном самцы, и выбора партнера, осуществляемого обычно самкой. Р. Трайверс (Trivers, 1972) обосновал оправданность такого гендерного «неравенства» неравным родительским вкладом полов в потомство. Тот пол, который тратит на потомков больше, оказывается более «разборчивым» в выборе партнера. В этом отношении млекопитающие отличаются от прочих систематических групп. Высокие энергозатраты самок на беременность и молочное вскармливание и ограниченные возможности регуляции плодовитости делают «разборчивыми» именно этот пол. Только выбрав «лучшего» самца, самка может получить эволюционные выгоды, которые проявятся в потомстве. Самец же может увеличить свою дарвиновскую приспособленность (число потомков), попросту покрыв несколько самок. Кажется, что все логично, не поспоришь.

Тем не менее у многих может вызвать интуитивный протест слишком прямолинейно высказанное (или так понятое) утверждение, что в половом отборе бал всегда правит женщина, и выбор остается только за ней. Представляется, что у человека половые предпочтения мужчин имеют не меньшую выраженность и не меньшее значение. Все так. Но надо взять в расчет, что мы, как о том уже говорилось, – моногамный вид. У моногамных млекопитающих родительский вклад самцов выше, чем «в норме». Самец участвует в заботе о потомстве, обеспечивает защиту семьи и т. д. При образовании пар на долговременной основе возрастает значение взаимных «симпатий». Формирование постоянных пар на базе взаимных предпочтений оправдано. На примере степной пеструшки – моногамного вида грызунов (Potarov *et al.*, 2008) – показано, что взаимный выбор партнеров благоприятно сказывается на ряде параметров размножения, включая плодовитость, физическое состояние самок и потомства (Евсиков и др., 2006).

Исследования на людях свидетельствуют, что сексуальные предпочтения выказывают оба пола, при этом на первых местах по привлекательности стоят такие факторы, как обеспеченность мужчин (дающая гарантию защищенности) и молодость (большой репродуктивный потенциал) женщин (Buss, 1998; Бутовская, 2004, 2005). Однако обратимся к рассуждению Ч. Дарвина

по этому поводу (Darwin, 1871): «... хорошо обеспеченные пары должны в общем случае вырастить большее число потомков, чем менее успешные. Тот же результат должен последовать в еще более отчетливом виде в случае отбора с обеих сторон, т. е. если более привлекательный и в то же время более сильный мужчина предпочитал бы более привлекательную женщину и также был предпочитаем ею. И это двойная форма отбора, похоже, действительно имела место, особенно в течение ранних периодов нашей долгой истории».

Заключение с выражением надежд

Подводя итог, можно сказать, что теория дестабилизирующего отбора, сформулированная академиком Д.К. Беляевым, и вытекающие из нее следствия хорошо сочетаются с теорией полового отбора Ч. Дарвина, дополняя ее. Дестабилизация предоставляет обширный материал, подхватываемый половым отбором, что приводит к быстрым преобразованиям генетической структуры популяции. Существование многих аналогий в эффектах, производимых разными формами отбора, дает в руки исследователя полезный инструмент познания. Наблюдая внешние проявления эволюционных событий, можно попытаться реконструировать последовательность вступления в игру тех или иных факторов и форм отбора. Во многих случаях исходным импульсом, дающим старт движущему отбору, в том числе выполняющему его функцию половому отбору, служит осуществляемый в условиях действия на популяцию стрессующих факторов дестабилизирующий отбор, «раскачивающий» связи в онтогенетических регуляционных системах и способствующий формообразованию.

Половой отбор является чрезвычайно эффективным орудием в руках эволюции. Сопровождающая его конкуренция за самок делает именно эту форму отбора лимитирующей для «жизненного успеха» самцов. Действительно, в соответствии с известным правилом Бэйтмана (Bateman, 1948), успешными в оставлении потомства оказывается лишь малая доля самцов. Самки же размножаются практически поголовно, и для них ведущей лимитирующей формой отбора является отбор в борьбе за существование.

Это утверждение можно проиллюстрировать следующими примерами из нашего опыта изучения популяции водяной полевки. Показано, что в летний период между самками конкуренция идет за ресурсы среды, а между самцами – за доступ к самкам (Евсиков и др., 2008). Зимний период является критическим периодом для выживания зверьков. Ориентировочные среднесезонные данные говорят, что к весне выживает 63 % самцов и лишь 28 % самок, из-за чего в начале репродуктивного сезона наблюдается 2–3-кратное численное превосходство первых (Рогов и др., 1999; Potapov *et al.*, 2004). С учетом того, что вид является полигинным, очевидно, что в начале сезона размножения значительная часть самцов оказывается функционально избыточной. Экспериментальные данные показывают, что доля самцов, демонстрирующих склонность к доминированию над конкурентами (и претендующих на доступ к самкам), колеблется по годам вокруг цифры 25 % (Евсиков и др., 1997). Даже если бы все они достигли успеха у самок (тогда каждому из них досталось бы меньше, чем по две самки), очевидно, что интенсивность полового отбора среди самцов сопоставима с интенсивностью зимнего «отбора смертью» среди самок. На самом же деле половой отбор в нашем примере, скорее всего, обладает еще большей интенсивностью, в полной мере выполняя «возложенную» на него движущую функцию.

Таким образом, половой отбор является чрезвычайно важной составляющей естественного отбора в широком смысле слова. Своим очерком мы надеемся привлечь внимание отечественных исследователей к этой перспективной области эволюционной биологии, обозначенной великим Ч. Дарвином. Несомненно, что существенный стимул работам в данном направлении и дальнейшему развитию теории полового отбора может дать привлечение эволюционных идей академика Д.К. Беляева. Его последователям и ученикам, к числу которых мы скромно относим и себя, предстоит выполнить эту работу.

Надо сказать, что некоторый задел в этой области создан. В Институте систематики и экологии животных СО РАН на протяжении последних лет осуществляются работы, направленные на выявление ключевых факторов и основных эффектов полового подбора у млекопитающих.

Удалось показать, что брачный подбор – этап, предшествующий онтогенезу представителей следующего поколения, во многом формирует их «преадаптации» к условиям будущей жизни. Неслучайный подбор брачных пар, в основе которого лежит способность будущих партнеров «прогнозировать» эффективность репродуктивного цикла, определяет становление многих адаптивно-значимых характеристик потомства. Главной единицей отбора с этих позиций является наименьшая система популяционного уровня – семейная триада (Евсиков и др., 1998, 2001, 2008; Потапов, Евсиков, 2000). Изучая вопросы полового отбора, будем помнить о непреходящей ценности семьи. Этому нас тоже учат великие предшественники.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (проекты 08-04-00732 и 09-04-01712) и программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие» (проект 23.6).

Литература

- Беляев Д.К. Современная наука и проблемы исследования человека // *Вопр. философии*. 1981а. № 3. С. 3–16.
- Беляев Д.К. О некоторых факторах эволюции гоминид // *Вопр. философии*. 1981б. № 8. С. 69–77.
- Беляев Д.К. Дестабилизирующий отбор // *Развитие эволюционной теории в СССР (1917–1970-е гг.)*. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1983. С. 266–277.
- Беляев Д.К. Генетика, общество, личность // *Проблемы генетики и теории эволюции: Сб. науч. тр. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. С. 43–51.*
- Беляев Д.К., Бородин П.М. Влияние стресса на наследственную изменчивость и его роль в эволюции // *Эволюционная генетика*. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1982. С. 35–59.
- Беляев Д.К., Трут Л.Н. Конвергентный характер формообразования и концепция дестабилизирующего отбора // *Вавиловское наследие в современной биологии*. М.: Наука, 1989. С. 155–169.
- Бородин П.М. Доместикация и цивилизация // *Философия науки*. 2002. Т. 14. № 3. С. 85–94.
- Брагин А.В., Рогов В.Г., Потапов М.А., Евсиков В.И. Самцы водяной полевки с белой пятнистостью меняют свой социальный ранг в присутствии самок // *Докл. РАН*. 2002. Т. 387. № 1. С. 125–127.
- Бутовская М.Л. Тайны пола. Мужчина и женщина в зеркале эволюции. (Сер. Наука для всех). М.: Век 2, 2004. 368 с.
- Бутовская М.Л. Власть, пол и репродуктивный успех.

- (Сер. Наука сегодня). М.: Век 2, 2005. 64 с.
- Галл Я.М. Владимир Ковалевский как переводчик и издатель труда Чарлза Дарвина «The Variation of Animals and Plants under Domestication» // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 40–44.
- Давиташвили Л.Ш. Теория полового отбора. М.: Изд-во Акад. наук СССР, 1961. 538 с.
- Дарвин Ч. Воспоминания о развитии моего ума и характера // Сочинения. Т. 9. М.: Изд-во АН СССР, 1959. С. 166–242.
- Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора, или Сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь. (Сер. Классики науки). 2-е изд., доп. СПб.: Наука, 2001. 568 с.
- Евсиков В.И., Герлинская Л.А., Мошкин М.П. и др. Генетико-физиологические взаимоотношения мать–плод и их влияние на адаптивные признаки потомков // Онтогенез. 1998. Т. 29. № 6. С. 405–417.
- Евсиков В.И., Кокенцова Г.Т., Задубровский П.А. и др. Моногамия как один из путей реализации адаптивного потенциала млекопитающих (на примере степной пеструшки, *Lagurus lagurus* Pallas) // Докл. РАН. 2006. Т. 411. № 5. С. 708–710.
- Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Потапов М.А. Генетико-экологический мониторинг циклирующей популяции водяной полевки (*Arvicola terrestris* L.) на юге Западной Сибири // Генетика. 1997. Т. 33. № 8. С. 1133–1143.
- Евсиков В.И., Назарова Г.Г., Потапов М.А. Конгруэнции и видовые адаптации – основа биологической эволюции // Современные проблемы биологической эволюции. М.: Изд-во ГДМ, 2008. С. 352–377.
- Евсиков В.И., Потапов М.А., Новиков Е.А., Потапова О.Ф. Видовые адаптации на примере взаимоотношений родители–потомки у млекопитающих // Эволюционная биология / Ред. В.Н. Стегний. Томск: ТГУ, 2001. Т. 1. С. 264–278.
- Маркель А.Л. Стресс и эволюция // Информ. вестник ВОГиС. 2008. Т. 12. № 1/2. С. 206–215.
- Потапов М.А., Евсиков В.И. Генетико-физиологические взаимоотношения мать–плод и их влияние на адаптивные признаки потомков: Взгляд с третьей стороны // Современные концепции эволюционной генетики. Новосибирск: ИЦИГ СО РАН, 2000. С. 277–293.
- Потапов М.А., Рогов В.Г., Евсиков В.И. Влияние популяционного стресса на частоту встречаемости водяных полевок (*Arvicola terrestris* L.) с белыми отметинами // Докл. РАН. 1998. Т. 358. № 5. С. 713–715.
- Рогов В.Г., Потапов М.А., Евсиков В.И. Половая структура популяции водяной полевки *Arvicola terrestris* (Rodentia, Cricetidae) в Западной Сибири // Зоол. журнал. 1999. Т. 78. № 8. С. 979–986.
- Северцов С.А. Проблемы экологии животных. Неопубликованные работы. М.: Изд-во АН СССР, 1951. Т. 1. С. 30–57.
- Трапезов О.В. Об одомашнивании пушных зверей (к 140-летию выхода в России труда Ч. Дарвина: «Прирученные животные и возделанные растения») // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 1. С. 45–61.
- Трут Л.Н. Система эволюционных взглядов академика Д.К. Беляева, ее предпосылки и основные положения // Проблемы генетики и теории эволюции. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1991. С. 52–67.
- Трут Л.Н. Эволюционная концепция Д.К. Беляева – десять лет спустя // Генетика. 1997. Т. 33. № 8. С. 1060–1068.
- Трут Л.Н. Доместикация животных в историческом процессе и в эксперименте // Информ. вестник ВОГиС. 2007. Т. 11. № 2. С. 273–289.
- Шмальгаузен И.И. Вопросы дарвинизма. М.: Сов. наука, 1946. 428 с.
- Alcock J. Animal Behavior: An Evolutionary Approach. 7th ed. Sunderland: Sinauer Associates, Inc., 2001. 560 p.
- Andersson M. Sexual Selection. Princeton: Princeton Univ. Press, 1994. 624 p.
- Bateman A.J. Intra-sexual selection in *Drosophila* // Heredity. 1948. V. 2. P. 349–368.
- Belyaev D.K. Destabilizing selection as a factor in domestication // J. Hered. 1979. V. 70. P. 301–308.
- Belyaev D.K. Genetics, society and personality // Genetics: new frontiers. Proc. XV Intern. Congr. of Genet. New Delhi. Dec. 12–21, 1983. New Delhi: Oxford and IBN Publ. Co., 1983. P. 379–386.
- Buss D.M. Sexual strategy theory: Historical origins and current status // J. Sex Res. 1998. V. 35. № 1. P. 19–31.
- Clutton-Brock T.H. Sexual selection in males and females // Science. 2007. V. 318. P. 1882–1885.
- Clutton-Brock T.H. Sexual selection in females // Anim. Behav. 2009. V. 77. № 1. P. 3–11.
- Clutton-Brock T.H., Albon S.D., Guinness F.E. Reproductive success in male and female red deer // Reproductive Success / Ed. T.H. Clutton-Brock. Chicago: Univ. of Chicago Press, 1988. P. 325–343.
- Crook J.H. Sexual selection, dimorphism and social organization in the primates // Sexual Selection and the Descent of Man 1871–1971 / Ed. B. Campbell. Chicago: Aldine-Atherton, 1972. P. 231–281.
- Darwin C. On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggle for Life. London: John Murray, 1859. 502 p.
- Darwin C. The Variation of Animals and Plants under

- Domestication. London: John Murray, 1868. V. 1, 2.
- Darwin C. The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex. London: John Murray, 1871. V. 1/2.
- Darwin C. The Expression of the Emotions in Man and Animals. London: John Murray, 1872. 374 p.
- Darwin C. The Foundations of the Origin of Species. Two essays written in 1842 and 1844 / Ed. F. Darwin. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1909. 263 p.
- Darwin C. [Natural Selection. Ch. 3–11]. Charles Darwin's Natural selection; being the second part of his big species book written from 1856 to 1858 / Ed. R.C. Stauffer. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1975. 692 p.
- Darwin C., Wallace A. On the tendency of species to form varieties; and on the perpetuation of varieties and species by natural means of selection // J. Proc. Linn. Soc. Lond. Zool. 1858. V. 3. P. 46–50.
- Dewsbury D.A. The Darwin-Bateman paradigm in historical context // Integr. Comp. Biol. 2005. V. 45. P. 831–837.
- Drickamer L.C., Gowaty P.A., Wagner D.M. Free mutual mate preferences in house mice affect reproductive success and offspring performance // Anim. Behav. 2003. V. 65. P. 105–114.
- Evsikov V.I., Nazarova G.G., Potapov M.A. Female odour choice, male social rank, and sex ratio in the water vole // Advances in the Biosciences. V. 93: Chemical Signals in Vertebrates VII. Oxford: Pergamon, 1995. P. 303–307.
- Fisher R.A. The Genetical Theory of Natural Selection. Oxford: Clarendon Press, 1930. 272 p.
- Gerlinskaya L.A., Rogova O.A., Yakushko O.F., Evsikov V.I. Female olfactory choice and its influence on pregnancy in mice // Advances in the Biosciences. V. 93: Chemical Signals in Vertebrates VII. Oxford: Pergamon, 1995. P. 297–302.
- Gowaty P.A., Drickamer L.C., Schmid-Holmes S. Male house mice produce few offspring with lower viability and poorer performance when mated to females they do not prefer // Anim. Behav. 2003. V. 65. P. 95–103.
- Huxley J.S. The present standing of the theory of sexual selection // Evolution: Essays on Aspects of Evolutionary Biology / Ed. G.R. de Beer. Oxford: Oxford Univ. Press, 1938. P. 11–42.
- Kleiman D.G. Monogamy in mammals // Quart. Rev. Biol. 1977. V. 52. № 1. P. 39–69.
- Leackey L.S. The origin of the genus *Homo* // Evolution after Darwin. Chicago: Chicago Univ. Press, 1960. V. 2. P. 17–32.
- Lovejoy C.O. The origin of man // Science. 1981. V. 211. P. 341–350.
- Maynard Smith J. The Evolution of Sex. Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1978. 222 p.
- Potapov M.A., Potapova O.F., Litvinov Yu.N., Evsikov V.I. The monogamy in the steppe lemming, *Lagurus lagurus* // ISBE International Congress on Behavioral Ecology (9–15 August 2008, Ithaca, Cornell University): Abst. Ithaca: Cornell Univ., 2008. P. 249.
- Potapov M.A., Rogov V.G., Ovchinnikova L.E. *et al.* The effect of winter food stores on body mass and winter survival of water voles, *Arvicola terrestris*, in Western Siberia: the implications for population dynamics // Fol. Zool. 2004. V. 53. № 1. P. 37–46.
- Potapov M.A., Yakushko O.F., Belogurova M.N. Long-term effects of interstrain embryo transfer: Female olfactory preference in adult mice offspring // Advances in the Biosciences V. 93: Chemical Signals in Vertebrates VII. Oxford: Pergamon, 1995. P. 313–316.
- Scribner S.J., Wynne-Edwards K.E. Thermal constraints on maternal behavior during reproduction in dwarf hamsters (*Phodopus*) // Physiol. Behav. 1994. V. 55. № 5. P. 897–903.
- Trivers R.L. Parental investment and sexual selection // Sexual Selection and the Descent of Man, 1871–1971 / Ed. B. Campbell. Chicago: Aldine-Atherton, 1972. P. 136–179.

**DARWIN'S THEORY OF SEXUAL SELECTION AND THE PROSPECTS
OF ITS DEVELOPMENT FROM THE STANDPOINT
OF D.K. BELYAEV'S EVOLUTIONARY CONCEPTS**

M.A. Potapov, V.I. Evsikov

Institute of Systematics and Ecology of Animals, SB RAS, Novosibirsk, Russia,
e-mail: map@ngs.ru

Summary

The significance of D.K. Belyaev's concepts of evolutionary role of stress and destabilizing selection in further development of Charles Darwin's theory of sexual selection is discussed. The destabilizing selection occurs under stressful conditions and extends the span of intra-species variability thus providing a material for acceleration and raising the efficiency of the sexual selection. Darwin's and Belyaev's ideas concerning some aspects of human evolution are referred as well as a supposition of the interaction between the sexual and destabilizing selection in the course of anthropogenesis.