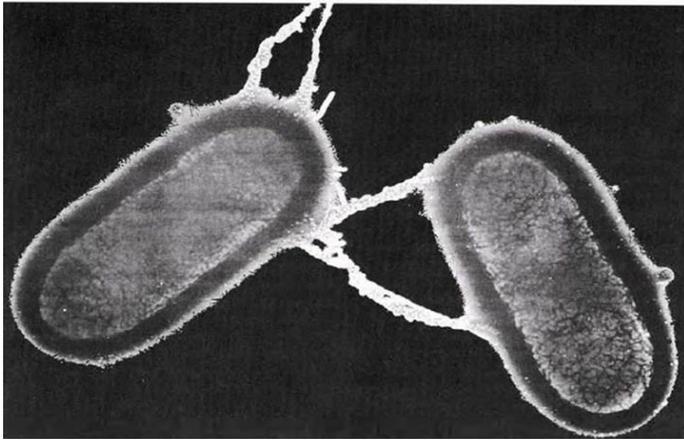


ПОЛОВОЙ ОТБОР И ЕГО ЗНАЧЕНИЕ



КТО ТАКИЕ САМЦЫ И САМКИ?

Изначально живые организмы размножались **делением**, производя собственных **клонов**. Такой тип размножения эффективен при **неизменных условиях среды**, но если среда меняется, то выживает только та популяция, в которой **изначально** наблюдалось **генотипическое и фенотипическое разнообразие**.



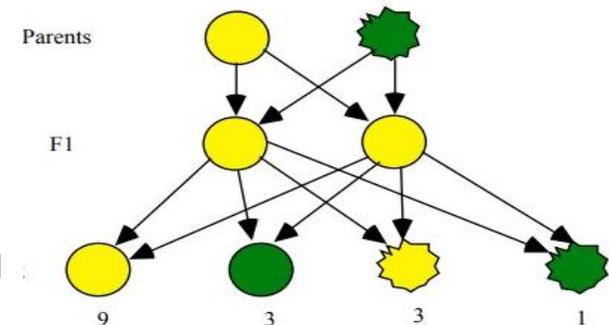
F-пили у бактерий

К появлению **новых вариантов** признака приводят **мутации**, но они возникают спонтанно и ненаправленно, т.е. никак не контролируются ни особью, ни популяцией. Но, смешивая уже **существующие варианты** признаков можно получить огромное количество **новых сочетаний**, которые **отсутствовали** у исходных особей. Данный механизм оказался настолько эффективным, что даже **бактерии** наравне с делением используют и **половое размножение**.



3 фенотипа у котят

Особь, **передающие** свой генетический материал, стали **донорами**, а особи, **принимающие** его, **реципиентами**. Впоследствии они стали называться **самцами** и **самками**.



Расщепление признаков

Увидев павлинов, **Дарвин** обратил внимание на то, что длинный и красивый хвост присутствует только у **самцов**, тогда как **самки** выглядят довольно невзрачно. Подобные отличия встречались и у других **полигамных видов** животных (например, у оленей).



Павлин и павлиниха с птенцом



Самец оленя

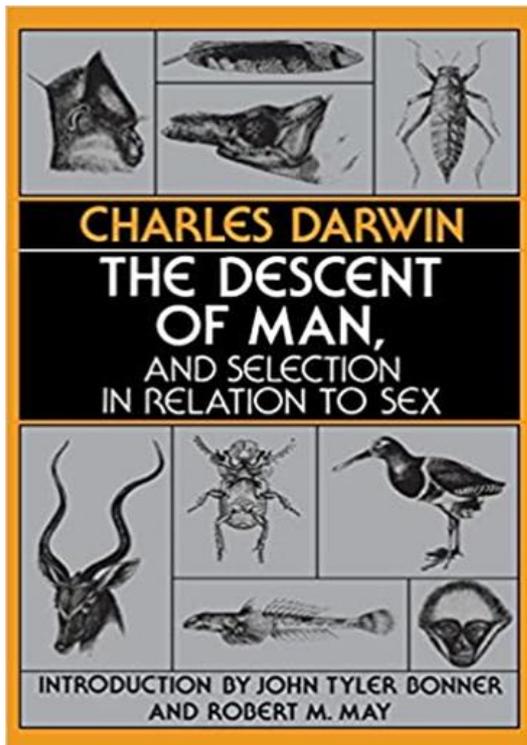
Теория **естественного отбора** оказалась бессильной: ведь если **признак** нужен для **выживания** особи, то должен в равной степени встречаться у **обоих полов**, а появляться и вовсе в первую очередь у **самок**, т.к. именно от них зависит стабильность популяции (у **полигамных видов** достаточно одного самца, способного оплодотворить сразу всех самок в популяции). Кроме того, длинный хвост не только **не улучшал** жизнь самцов, а наоборот **понижал их жизнеспособность**.



Олениха



Вариации женской красоты в разных сообществах



Пытаясь объяснить такой диморфизм, **Дарвин** предположил, что **самкам павлина** присуще некое **чувство прекрасного**, заставляющее ее выбирать особь с наиболее красивым хвостом: *«Не имеем ли мы оснований полагать, что самка делает выбор и отвечает на ухаживания самца, который больше всего нравится ей? Невероятно, чтобы она сознательно рассуждала, но она всего более возбуждается и привлекается наиболее красивыми, лучше других щеголяющими и поющими самцами»* (с).

Публикация им в **1971 г.** книги **«Происхождение человека и половой отбор»** вызвала еще большее негодование в научных кругах, чем **«Происхождение видов»**. Многие считали, что даже не все люди способны воспринимать музыку и живопись, не говоря уже о павлинах или соловьях.

Книга была
выпущена в 1871 г.

В книге «Происхождение человека» Дарвин сформулировал теорию полового отбора, согласно которой «отбор зависит от преимуществ, которыми один индивидуум обладает над другими индивидуумами того же пола и вида, исключительно в отношении репродукции». И если наблюдаемые признаки присуще только самцам, то отбор, следовательно, ведут самки.



Рыцарский турнир



Кадр из сериала «Гордость и предубеждение»

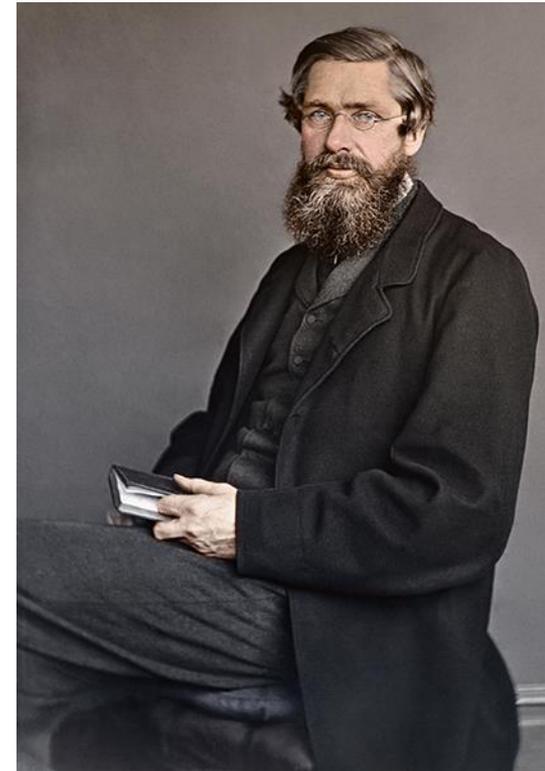
Несмотря на то, что **турнирные бои** рыцарей за прекрасную даму практиковались с незапамятных времен, самой даме отводилась роль всего лишь **трофея** победившего в поединке рыцаря. Со временем роль женщин в общественной жизни менялась, но даже в середине 19 в. **главной целью девушки было удачное замужество (часто договорное)**. И сама мысль о том, что женщина может активно выбирать мужчин (!), казалась современникам **Дарвина** кощунственной.



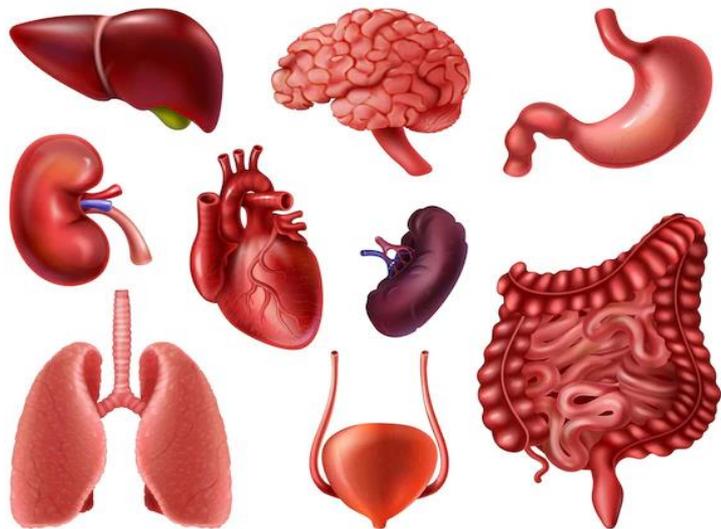
Жук-олень, паук-павлин и стебельчатоглазая муха

Теорию **полового отбора Дарвина** резко раскритиковал **Альфред Уоллес**, обративший внимание на то, что **половой диморфизм** встречается не только у птиц и млекопитающих, но и у насекомых (которым тем более было отказано в тяге к прекрасному). **Уоллес** считал, что отличительные признаки самцов, являются следствием **избыточной физиологии** (т.е. здоровья, энергичности и исключительной приспособленности, благодаря которым они вообще живы), до которых еще не добрался **естественный отбор**.

Отсутствие признаков у **самок** же связано с тем, что они чаще самцов **подвергаются риску**, оберегая слабых детенышей, и поэтому **естественный отбор** на них действует гораздо сильнее.



Альфред Уоллес



Внутренние органы

В качестве примера **Уоллес** привел ярко окрашенные **внутренние органы**, которые однако не являются результатом **полового отбора**, т.к. невидимы для глаз. Он предположил, что такая окраска является следствием **биохимических и физиологических процессов** (например, гемоглобин окрашен за счет наличия гем-группы) в организме и **не имеют никакого приспособительного значения**, т.е. являются антревольтами.

Изначально все особи были одинаково ярко окрашены как изнутри, так и снаружи исключительно ввиду естественных причин.

В результате мутагенеза появлялись варианты окраски, которые не влияли на выживаемость.

Условия среды изменились, появились естественные враги и отбор стал благоприятствовать более невзрачным особям.

В первую очередь ими стали самки, т.к. у них было меньше шансов избежать опасности в связи с заботой о потомства

Все выжившие самки передали свои гены потомком, а те –
следующим поколениям.



Самцы же еще находятся в процессе приобретения
покровительственной окраски.



Ужасный листолаз, голубой древолаз и маленький листолаз – ядовитые лягушки

Интересно, что **Уоллес** считался одним из авторитетнейших ученых в области **покровительственной и защитной окраски животных**. При этом, он упускал из виду, что хищниками являются как самцы, так и самки, и не видел противоречия в том, что самка может не выбрать **ярко окрашенное ядовитое животное**, но при этом не может выбрать **ярко окрашенного самца**.

Однако версия **Уоллеса** была научным сообществом принята с большей благосклонностью, а версию **Дарвина** ученые отвергли, т.к. она противоречила **социальным нормам** и правилам, принятым в обществе.

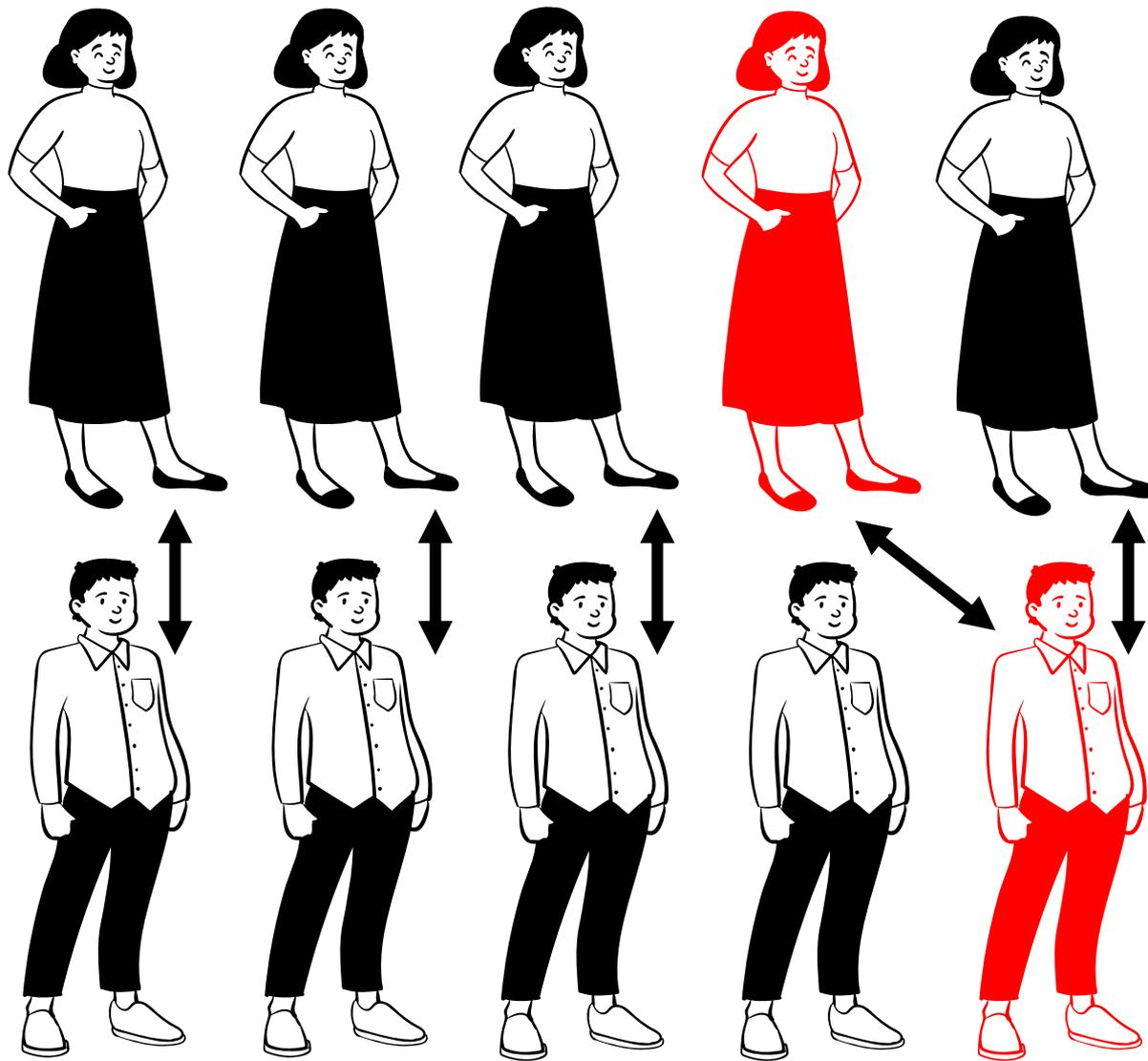
КОНЦЕПЦИЯ ФИШЕРОВСКОГО УБЕГАНИЯ

В течение нескольких десятилетий теория полового отбора считалась **научным недоразумением**, и только в начале 20 в. Некоторые ученые всерьез заинтересовались ее доказательством. Одним из таких ученых был английский математик **Рональд Фишер**, который предложил объяснение эволюции **гипертрофированных брачных украшений** полигамных самцов.



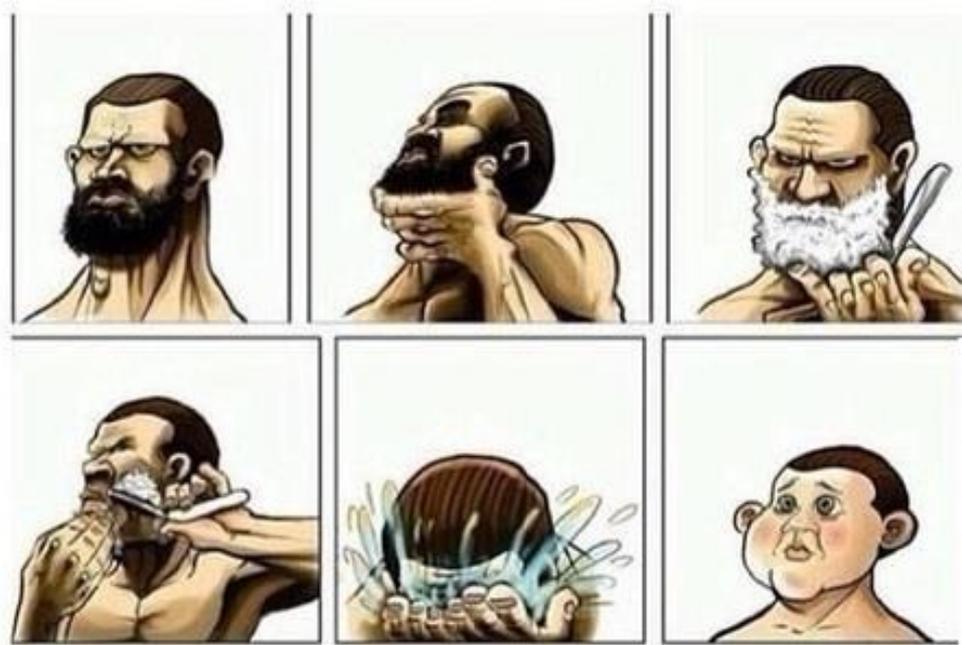
Флоренс Пью и Зак Брафф, Рита Ора и Тайка Вайтити и Джереми Микс и Хлоя Грин – примеры нестандартных пар

Когда виду не угрожает **опасность вымирания**, то силы **естественного отбора** действуют на популяцию слабее, чем обычно. Соответственно, в генофонде начинают накапливаться **вредные мутации**, понижающие жизнеспособность особи, но не приводящие к ее смерти. Однако самки могут себе позволить выбирать не самого **сильного и здорового самца**, чтобы оставить максимально сильное и здоровое потомство, а того, кто им более **симпатичен**.



В модели Фишера в популяции **равное количество** самцов и самок, причем, каждый самец спаривается только со своей самкой. В результате **случайной мутации** у одного из самцов появляется **нетипичный** для него признак (**например, длинный хвост**). Сам по себе он не дает никаких **преимуществ**, однако если у **самки** возникнет мутация, заставляющая ее **предпочитать самца** с более длинным хвостом, то тогда этот самец сможет оставить **больше потомства**.

Главное, чтобы **любовь к длинному хвосту** возникла у той **самки**, которая изначально **не предназначена** самцу-мутанту. Другой же самец потомства оставить **не должен**.



Хотя борода в настоящее время не обладает какой-либо **адаптивной ценностью**, большинство женщин считает **бородатых мужчин** более привлекательными.

Борода как критерий привлекательности

Когда большинство самок в популяции начинает предпочитать самцов, имеющих **привлекательный** (не обязательно адаптивный или даже невредный) признак, он вскоре начинает **доминировать**, вытесняя **менее привлекательные** признаки за счет того, что с **привлекательными самцами** самки охотнее спариваются и в среднем такие самцы оставляют **больше потомства**, а признак становится новой **средней нормой**.

Однако **подавляющее большинство** самок всегда более привлекательным считают **увеличение выраженности** признака, а не **уменьшение** (т.е. выбирают самцов с более длинным хвостом, с более ветвистыми рогами, с более густой бородой или более интенсивной окраской).

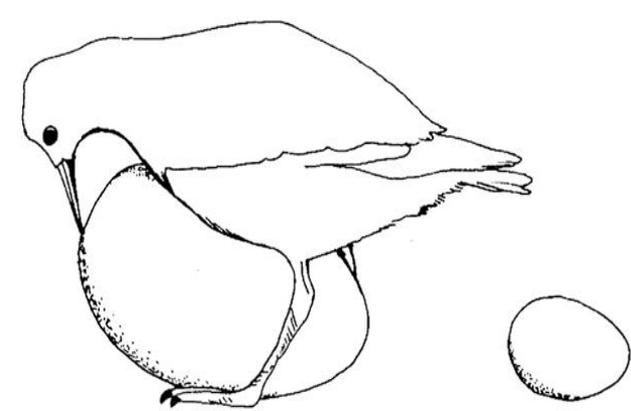
КОНЦЕПЦИЯ СВЕРХСТИМУЛА ТИНБЕРГЕНА

Яйцо кукушки, которое она подбрасывает в гнезда другим птицам, значительно отличается от остальных яиц размером (а иногда еще и цветом), а вылупившийся кукушонок с самого начала гораздо больше не только других птенцов, но и своих приемных родителей. Однако несмотря на такую явную подмену взрослые птицы продолжают кормить и заботиться о прожорливом подкидыше. У птиц главными органами чувств являются зрение и слух, поэтому предположение, что самка не видит разницы между своими птенцами и чужими, ошибочно. Тогда почему она это делает?



Яйцо кукушки в кладке и кукушонок с приемными родителями

Николас Тинберген наблюдал за поведением птенцов чаек во время кормления: когда прилетают взрослые особи и приносят еду, чайта широко открывают клювы, тянут головы вверх и громко кричат. **Тинберген** предположил, что такая реакция возникает не на всю птицу, а на какую-то ее часть. Отличительной особенностью взрослой чайки является **желтый клюв с красным пятном**, поэтому **Тинберген** создал несколько макетов, имитирующих голову взрослой особи, и стал предъявлять их птенцам.



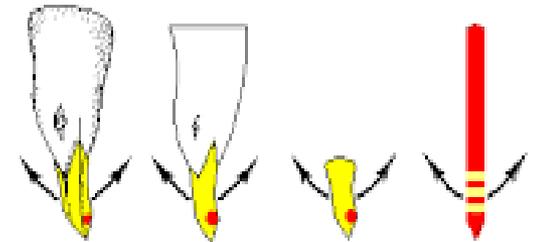
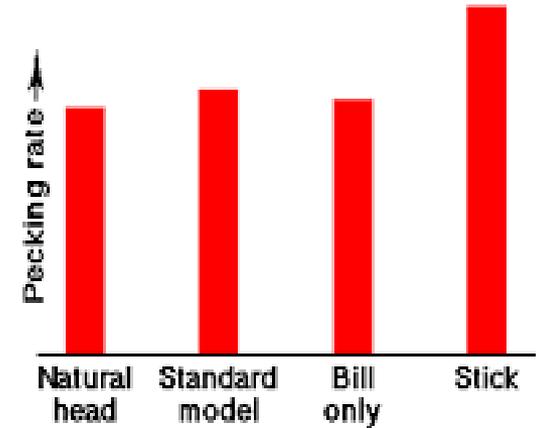
Реакция на сверхстимул

Тинберген заметил, что с **увеличением параметров** ключевого стимула **усиливается** и реакция на стимул.

Наиболее ярко птенцы реагировали даже на не настоящую чайку, а на **красный карандаш с желтыми полосками**.



Реакция на стимул



Варианты макетов

Выводы: птицы и млекопитающие имеют **врожденные механизмы** узнавания родителей, детенышей и партнеров по **ключевым стимулам** с последующей инициацией **родительского, полового** или **оборонительного** поведения.

КОНЦЕПЦИЯ ГАНДИКАПА

В 1975 г. израильский биолог Амоц Захави развил идею Уоллеса и предложил свое объяснение половому отбору, которое назвал «концепция гандикапа» (гандикап - черта или свойство, мешающее особи жить и оставаться в безопасности).

Захави предположил, что гандикап (длинный хвост или ветвистые рога) привлекателен не сам по себе, а как **доказательство** того, что особь, даже несмотря на его наличие, смогла дожить до **репродуктивного возраста**. Мужчина с некоторыми отклонениями от нормы, но добившийся успеха, выглядит в глазах женщин **более привлекательным**, нежели мужчина с такими же **достижениями**, но полностью здоровый (т.е. **неполноценность** не помешала ему достичь успеха).



Гандикап в действии

Раз Питер Динклейдж, страдающий карликовостью, женат на женщине нормального роста, значит, в нем что-то есть. Возможно, он очень умный или хорошо шутит, или щедрый, галантный и пр.



Захави объяснял, что при виде гандикапа самка инстинктивно "понимает", что перед ней обладатель **наилучшей комбинации генов**, с которым и нужно спариваться, а самцу без длинного хвоста, возможно, просто повезло выжить.

Предки всех наземных позвоночных произошли от рыб, для которых характерна **r-стратегия заботы** о потомстве (т.е. много потомства и мало заботы). Рыбы, достигнув половой зрелости, должны уметь реагировать даже на **минимальное значение** ключевых стимулов (т.к. **гипертрофированные** варианты встречаются крайне **редко**), предъявляемых противоположным полом **без всякого обучения**.



Сверхстимулы тогда и сейчас



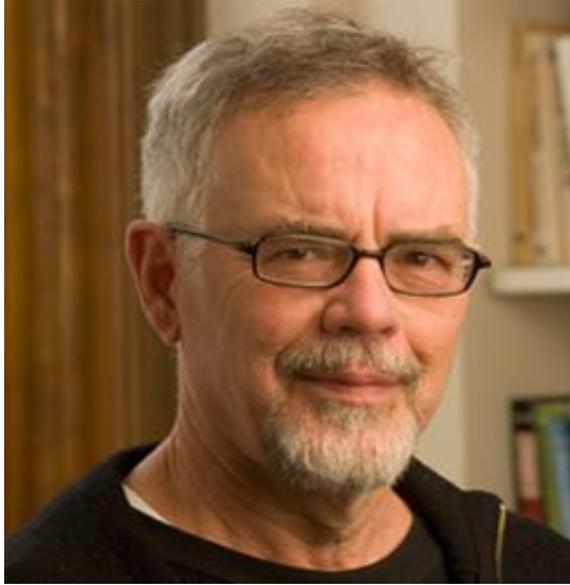
Самка и самец (красный) колюшки
Кроме того, **стимулы** не оцениваются отдельно от остального организма, а воспринимаются **в комплексе** с другими признаками, часть из которых **может распознаваться** противоположным полом, как исключительно **непривлекательные** или принадлежащие **не тому полу**.



**Квадратная челюсть
не компенсирует
мужчине низкий рост
или субтильное
телосложение, а
развитая мускулатура
не позволяет
игнорировать
непривлекательные
черты лица.**



КОНЦЕПЦИЯ ГАНДИКАПА ОБЪЯСНЯЕТ, ПО КАКИМ КРИТЕРИЯМ САМКА ВЫБИРАЕТ САМЦА, НО НЕ ОТВЕЧАЕТ НА ГЛАВНЫЙ ВОПРОС: ПОЧЕМУ ВЫБИРАЕТ САМКА, А НЕ САМЕЦ?



Роберт Триверс

В 1970 г. американский эволюционный биолог **Роберт Триверс** сформулировал положения **теории родительского вклада**, согласно которым тот пол, что вкладывает больше ресурсов в заботу о потомстве, будет более разборчив при спариваниях, чем тот пол, чей вклад (а, значит, и возможный проигрыш) минимален.

Основная задача живых организмов – оставить как можно больше **копий генов**. Наиболее простой способ это сделать – **размножиться самому**. Т.к. изначально самцы – это лишь доноры **генетического материала**, то им достаточно размножить только гены и передать их копии как можно **большему количеству самок**. А, самка, будучи реципиентом, может принять генетический материал только от **одного самца**, следовательно, количество спариваний за единицу времени на ее **репродуктивный успех** никак не влияет.



Яйца высидивает курица, а не петух

Неравноценность вклада начинается с разницы в половых продуктах: самки производят мало больших яйцеклеток (дорогой продукт), тогда как самцы – много маленьких сперматозоидов (дешевый продукт).



ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ ПОЗВОЛЯЕТ ОПРЕДЕЛИТЬ ВКЛАД САМЦОВ И САМОК В ЗАБОТУ О ПОТОМСТВЕ



А дальше **вклад самки** только **увеличивается** – именно она вынашивает или высиживает потомство, кормит его, учит и защищает, тогда как вклад самца остается без изменений – только **генетический материал**. Логично, что именно **самка выбирает**, а **самец** хочет **быть выбранным** и для этого украшает себя.

Однако **половой диморфизм** характерен далеко не для всех видов, а вклад самки за единичными исключениями **ВСЕГДА** больше вклада самца. Как тогда она сможет **оценить здоровье** потенциального партнера, если у него нет **признаков-маркеров**?



Шалаш шалашника

Животные-макросоматики могут ориентироваться на **запах** потенциального партнера, избегая тех особей, чей запах свидетельствует о **наличии болезней**. Самки соловьев выбирают не по окраске, а по **сложности песни**, а самки шалашников предпочитают самцов, умеющих строить наиболее **впечатляющие шалаши** (не гнезда!).

Т.е. отбор не всегда **благоприятствует** самым сильным и здоровым особям – иногда **наиболее привлекательной** чертой является интеллект, храбрость, способность нетривиально мыслить и создавать предметы искусства. А такие качества невозможно оценить сколь-нибудь **объективно**, как длину хвоста или интенсивность окраски.

САМКА НЕ ВСЕГДА ВЫБИРАЕТ САМЦА С САМЫМ ДЛИННЫМ ХВОСТОМ, САМЫМИ ВЕТВИСТЫМИ РОГАМИ ИЛИ САМОЙ КВАДРАТНОЙ ЧЕЛЮСТЬЮ. ИССЛЕДОВАНИЯ ПОКАЗАЛИ, ЧТО САМКИ ЧАСТО ВЫБИРАЮТ ЛИБО САМЫХ НАСТОЙЧИВЫХ САМЦОВ, ЛИБО ТЕХ, КТО НАХОДИТСЯ РЯДОМ С НИМИ.





Самцы тоже предпочитают соревноваться не за любую сумку, а за самую молодую и привлекательную. Известно, что самцы шимпанзе с большей вероятностью делятся едой с молодой самкой, а мужчины с большей вероятностью оплатят ужин симпатичной женщине. Т.е. самцы тоже ведут своеобразный половой отбор.

ПОЛОВОЙ ОТБОР У ЛЮДЕЙ

На первый взгляд кажется, что **половой отбор** в человеческой популяции ведут **самцы**, а не **самки**, т.к. именно самки стремятся понравиться противоположному полу путем **украшательства**. Известны сообщества, где **самцы** тоже занимаются украшательством, но не существует сообществ, где **украшают** себя **только самцы**.



Половой отбор – отбор самки самца для **спаривания** с целью получения **наиболее приспособленного потомства**, но не его последующего выращивания и воспитания!

Половой отбор у людей

Для **спаривания** с наиболее привлекательным самцом самке не нужно себя украшать, ей достаточно **выглядеть самкой**. А вот украшательство женщин является следствием реципрокного, т.е. **взаимовыгодного альтруизма** (термин введен **Робертом Триверсом**). В дикой природе у **полигамных видов** самке от самца необходимы только хорошие гены, а в заботе о потомстве самец не принимает никакого участия.

У предков человека **выживаемость потомства** напрямую стала зависеть от **количества взрослых особей**, вовлеченных в их воспитание, т.к. условия среды изменились, и вместо привычных и безопасных джунглей они оказались в зоне полупустыни. Поэтому самке уже недостаточно получить **сперматозоиды** от сильного и здорового самца, чтобы **гарантированно** иметь здоровое и сильное потомство – ей нужен самец целиком.



Условия джунглей



Условия саванны

Т.е. она должна была убедить самца **спариваться** только с **ней одной** и все ресурсы тратить только на ее потомство. Но для того, чтобы обмен состоялся, чтобы самец согласился на такие условия, самка должна была предложить что-то **ценное взамен**. В каком случае подобные отношения будут выгодны и для самца тоже? Только в том, если самец уверен, что все **потомство** именно **от него**. Появляется основа **социальной**, а не биологической **моногамии** (при этом, моногамной должна быть именно самка).

**УСЛОВИЕ №1 – ПОТОМСТВО ДОЛЖНО БЫТЬ ОТ САМЦА, КОТОРЫЙ
О НЕМ ЗАБОТИТСЯ**

ЗДОРОВЬЕ = КРАСОТА

Сильное и здоровое потомство лучше, чем слабое и больное, поэтому, чем **красивее самка**, тем больше вероятность того, что она **здорова** и, значит, сможет родить **здоровых детей**. Поэтому самцы стали отдавать большее предпочтение привлекательным самкам, нежели непривлекательным.

МОЛОДОСТЬ = КОЛИЧЕСТВО ПОТОМКОВ

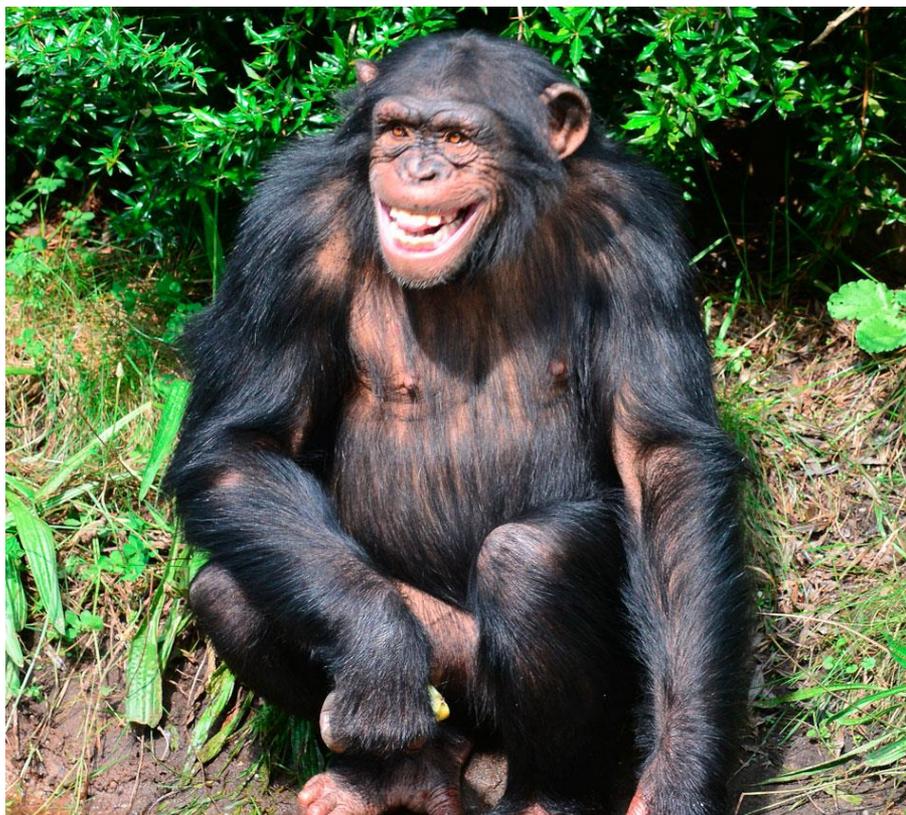
Чем **больше детенышей** может произвести самка, тем больше вероятность, что хотя бы часть из них доживут до **репродуктивного возраста** и передадут свои гены дальше. **Репродуктивный потенциал** самки напрямую зависит от ее **возраста**. Поэтому самцы стали отдавать предпочтение не только здоровым и привлекательным, но и **молодым самкам**.

ЗДОРОВЬЕ = КРАСОТА = МОЛОДОСТЬ

Таким образом, самцы **тратят ресурсы** на одну самку, а взамен требуют от нее в **качестве гарантий** молодость, красоту и здоровье.

СКРЫТАЯ ОВУЛЯЦИЯ И ПРОМИСКУИТЕТ

Задача самки осталась прежней – оставить хотя бы одного, но **жизнеспособного детеныша**. Следовательно, самка будет стремиться **забеременеть** от самого сильного и здорового самца. Однако в дикой природе исключительное здоровье и сила сопряжены с крайне низкой вовлеченностью в заботу у потомстве. Значит, самке нужно найти **второго самца**, исключительно ради воспитания ее детенышей.



Самец или самка?



Увеличенная грудь, как признак овуляции

Для того, чтобы обмануть самца и заставить его поверить в отцовство, нужно **скрывать овуляцию**. Одним из ее признаков являются **набухшие молочные железы**.

А КАК ЖЕ ЛЮБОВЬ?



ОКСИТОЦИН И ВАЗОПРЕССИН

Окситоцин и вазопрессин являются паралогами одного гена – т.е. они возникли в результате дупликации, но в процессе эволюции стали выполнять разные функции. У беспозвоночных есть только один вариант, а у позвоночных присутствуют оба. Они синтезируются в гипоталамусе, а выделяются нейрогипофизом и выполняют роль как гормонов, так и нейромедиаторов.

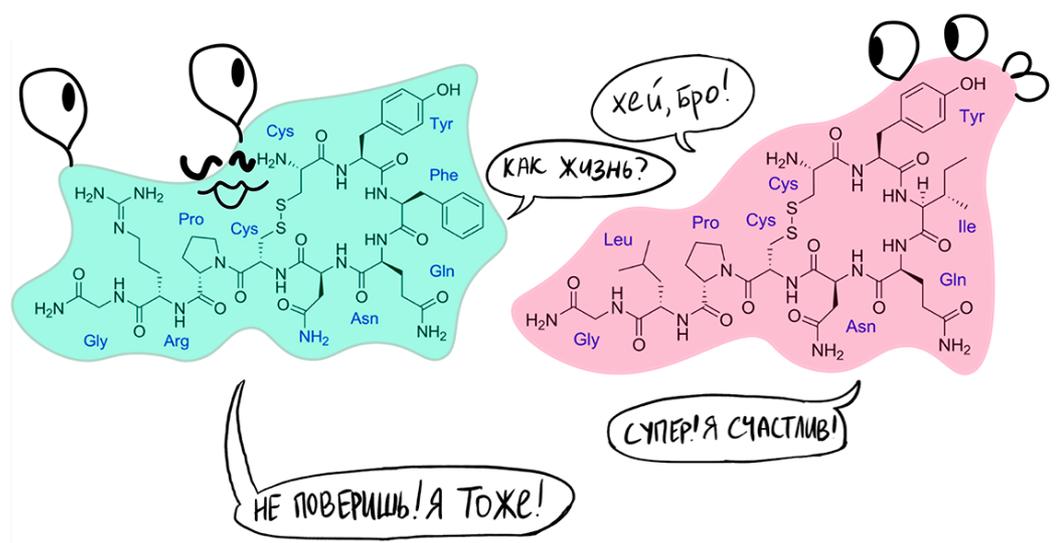


Территориальное поведение животных – специальные «метки»

После спаривания у самок наблюдается прилив **окситоцина**, а у самцов – **вазопрессина**. **Вазопрессин** усиливает территориальное поведение и **агрессию** по отношению к возможным **конкурентам** (в экспериментах самцы крыс после спаривания с большей охотой исследовали ярко освещенное пространство, что им обычно не свойственно).

При стимуляции **рецепторов вазопрессина** у самцов мышей полевок возростала **эмоциональная привязанность** к самке (т.н. социальная моногамия). Самцы, у которых экспрессия гена рецептора изначально на высоком уровне, более склонны к **моногамным отношениям**, чем их собратья. В этом случае **агрессия** может быть направлена даже на «**чужую**» самку.

А вот окситоцин, возникший изначально, как гормон, **усиливающий привязанность** матери к ребенку, теперь служит и для усиления привязанности **самки к самцу**. Однако механизм остался прежним – самка демонстрирует **материнское поведение**, в первую очередь выражающееся в желании накормить самца.



Вазопрессин и окситоцин



За счет этих гормонов формируются разные варианты демонстрации привязанности.

**СПАСИБО ЗА
ВНИМАНИЕ!**

