

Половой отбор





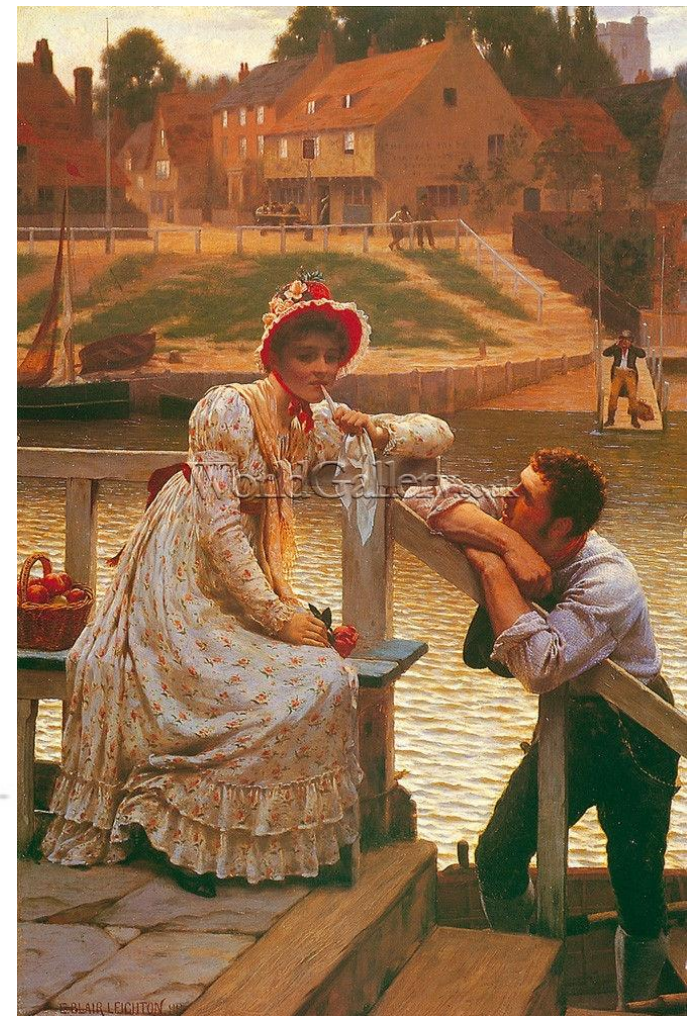
Дарвин о половом отборе:

«Эта форма отбора определяется не борьбой за существование в отношениях органических существ между собою или с внешними условиями, но соперничеством между особями одного пола, обычно самцами, за обладание особями другого пола».

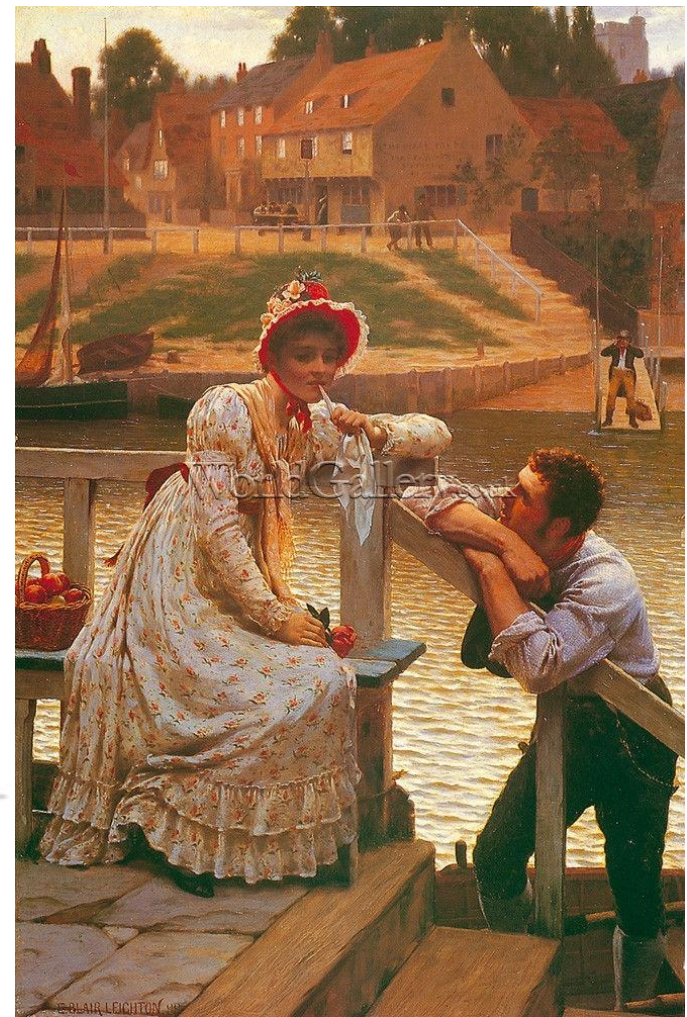
Половой отбор «менее жесток», т.к. неудачники не погибают, а лишь оставляют меньше потомков.

1. Прямое соперничество между самцами → «оружие»
2. Выбор самцов самками → «украшения»

Современники Дарвина готовы были признать первый пункт, позволяющий объяснить «вооружение» вроде оленьих рогов. Но в активный выбор самками самцов многие не поверили (в частности, потому что викторианская мораль отводила женщине пассивную роль; «выбирающим полом» были в основном мужчины).



Какой из полов в действительности является «выбирающим», а какой «соблазняющим» у *Homo sapiens*?



Какой из полов в действительности является «выбирающим», а какой «соблазняющим» у *Homo sapiens*?

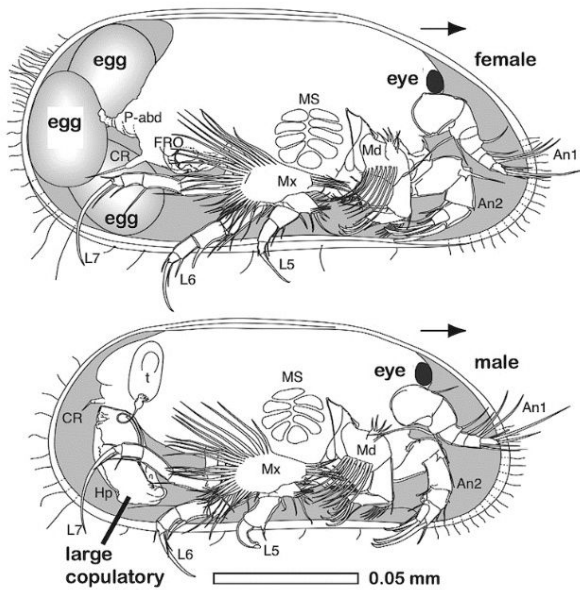
В разных культурах разные обычаи, но, как правило, **оба** пола и соблазняют, и выбирают. Это характерно **для видов с ненулевым МВП**, в т.ч. для склонных к моногамии.

«Оружие» для брачных турниров



Ископаемый большерогий олень (*Megaloceros giganteus*; 400—8 т.л.н.) — типичная жертва полового отбора. Огромные рога, вероятно, помогали самцам побеждать в брачных турнирах, но сильно мешали жить и требовали значительных расходов (ежегодно сбрасывались и отрастали заново)

Половой отбор может довести до вымирания

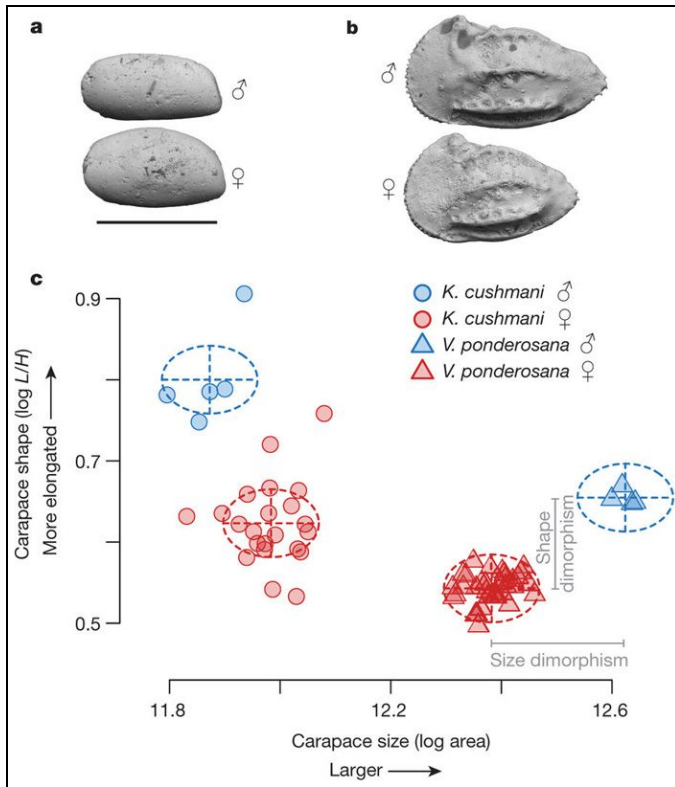


- Проанализировали распространение 93 видов остракод (ракушковых раков) в верхнемеловых отложениях юго-востока США.

- П.о. оценивали по степени межполовых различий по размеру и форме раковины (в основе различий – гипертрофия мужских половых органов, порождаемая «спермовыми войнами»).

- Оказалось, что скорость вымирания у видов с максимальным диморфизмом на порядок выше, чем у видов с минимальными межполовыми различиями.

- П.о. может ускорять вымирание видов, стимулируя развитие «дорогостоящих» адаптаций, повышающих конкурентоспособность в борьбе за половых партнеров ценой снижения приспособляемости к переменам среды.



M.J.F. Martins, T.M. Puckett, R. Lockwood, J.P. Swaddle, G. Hunt. High male sexual investment as a driver of extinction in fossil ostracods // Nature. 2018.



Но п.о. может и защищать от вымирания, повышая интенсивность отбраковки вредных мутаций!

(потому что небольшие «дефекты», не очень мешающие выживанию, могут стать решающими, когда речь идет о соблазнении привередливой самки или острой конкуренции с другими самцами).

Проверено в эволюционном эксперименте на жуках (A.J. Lumley et al., 2015. Sexual selection protects against extinction // Nature).



Рональд Фишер (1890-1962) - один из создателей ГТЭ (СТЭ)

«It is easy to see...»

Но без идеи об **активном выборе** партнера (обычно самками) теория полового отбора многого не объясняет (почему развиваются украшения, различные бесполезные или вредные для выживания признаки).

Дарвин не дал четкого объяснения, откуда берутся предпочтения самок: почему им, например, нравятся самцы с какими-то украшениями? Врожденное чувство прекрасного? Выглядело неубедительно.

Дарвин понимал, что предпочтения могут быть наследственными, но не предложил убедительных моделей/механизмов эволюции предпочтений под действием е.о.

Теорию полового отбора развил Рональд Фишер.

Главная идея: предпочтения – точно такой же признак, как любой другой. Они точно так же эволюционируют под действием е.о.

Изменение брачных предпочтений в эволюционном эксперименте на мухах *Cyrtodiopsis dalmanni*

- В эксперименте в одних линиях отбирались самцы с максимальным расстоянием между глазами, в других - с минимальным.
- Оказалось, что в контрольных и "длинностебельковых" линиях самки предпочитают самцов с наибольшим расстоянием между глазами, но в "короткостебельковых" линиях предпочтения самок изменились на противоположные: они стали предпочитать самцов с самыми короткими глазными стебельками (Wilkinson, Reillo, 1994).



Вывод из опытов с *Cyrtodiopsis*:

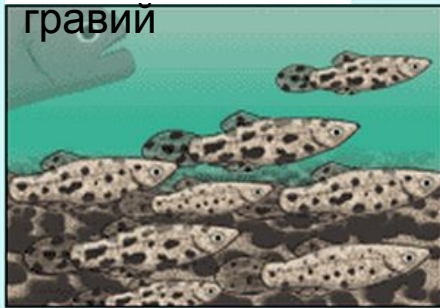
- Естественный отбор по признаку создает предпосылки для развития соответствующих брачных предпочтений (т.к. если признак выгоден, то выгодно и выбирать партнеров с данным признаком).
- В этом случае п.о. должен усиливать действие е.о., что должно ускорять адаптивную эволюцию и видообразование.

противоположное действие е.о. и п.о.

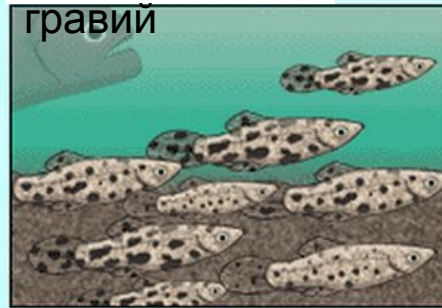
Опыты Джона Эндлера с гуппи

Пруды с хищниками

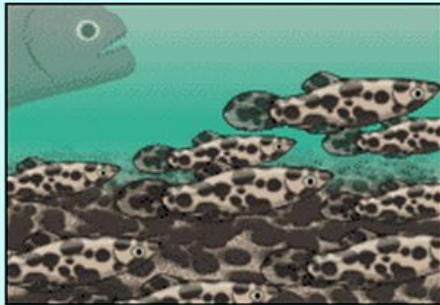
Крупный гравий



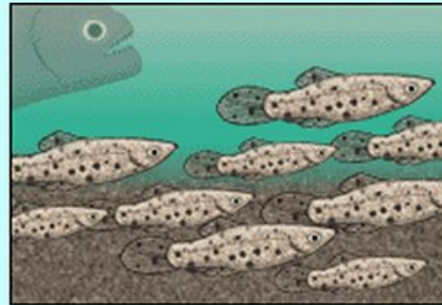
Мелкий гравий



15 поколений отбора

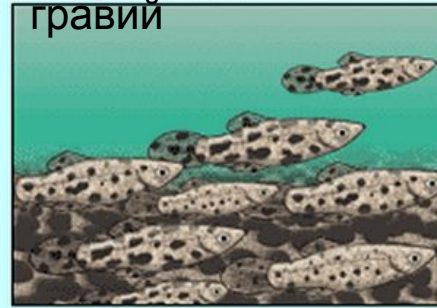


15 поколений отбора



Пруды без хищников

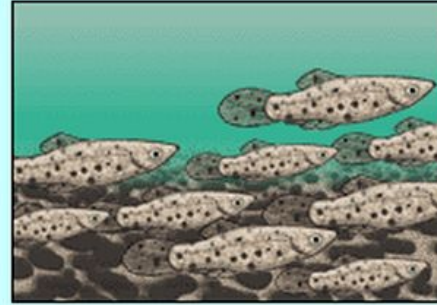
Крупный гравий



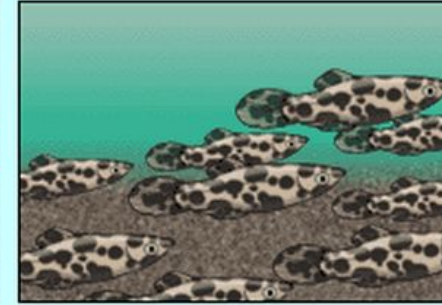
Мелкий гравий



15 поколений отбора



15 поколений отбора



Под действием избирательного выедания хищниками самцы гуппи приобрели маскирующую окраску

Под действием полового отбора самцы гуппи приобрели максимально броскую окраску

«Конфликт полов»

- Факторы, влияющие на репродуктивный успех самцов и самок, различны, что порождает «конфликт интересов» между полами.
- Самка производит мало яйцеклеток и может вырастить ограниченное число потомков. Самец производит громадное количество сперматозоидов, может оплодотворить множество самок и, если повезет, оставить очень много потомков.
- Поэтому самцам, как правило, выгодно спариться с максимальным числом самок, вкладывая как можно меньше своих ресурсов в каждую связь.
- Самкам выгодно выбрать наилучшего партнера и получить от него какие-то ресурсы для себя и потомства.
- «Конфликт полов» – метафора, обозначающая ситуацию, когда адаптации, повышающие приспособленность одного из полов, снижают приспособленность другого.

- Конфликт полов приводит к выработке причудливых адаптаций, помогающих как самцам, так и самкам манипулировать своими партнерами с целью повышения своего репродуктивного успеха.



Вагина (слева) и пенис (справа) уток *Anas platyrhynchos*, у которых распространена насильственная копуляция

(Brennan et al., 2007. Coevolution of Male and Female Genital Morphology in Waterfowl)

Свадебные подарки

- Самцы некоторых насекомых и пауков склоняют самок к спариванию при помощи «свадебных подарков». Обычно это что-то питательное, но у некоторых видов самцы научились жульничать, предлагая в качестве подношений несъедобные, а то и вовсе оскорбительные предметы — напр., собственные испражнения, красиво упакованные в паутинку. Такие подарки называют «символическими».
- По-видимому, между самцами и самками идет «эволюционная гонка вооружений»: самцы совершенствуют способы обмана (что позволяет им сэкономить свои ресурсы), самки совершенствуют методы разоблачения обманщиков. Когда в этой гонке самцы вырываются вперед, в популяции получают распространение дешевые символические подарки. Когда опережают самки, вновь входят в моду дорогие вкусные подношения.





Albo et al., 2011. Worthless donations: male deception and female counter play in a nuptial gift-giving spider // BMC Evolutionary Biology. V. 11. P. 329.

- Самцы пауков *Pisaura mirabilis* тщательно упаковывают свои подарки в паутину. Красивая упаковка сама по себе привлекает самок + труднее понять, что внутри.
- Самки одинаково охотно спариваются с кавалерами, предлагающими настоящие и «символические» подарки (самцы без подарков имеют вдвое меньше шансов). Но самка, получившая несъедобный подарок, быстрее прекращает копуляцию, что снижает репродуктивный успех самцов-обманщиков: они успевают передать партнерше меньше спермы. По-видимому, этим объясняется тот факт, что большинство самцов *P. mirabilis* предпочитают дарить хорошие подарки.



Свадебные подарки: настоящие и «символические»

Спаривание мух *Rhizophomyia sulcata*: с ценным подарком (вверху) и с «символическим» (внизу). У этого вида мух маленький съедобный подарок обеспечивает самцам такой же репродуктивный успех, как и большой несъедобный (например, комок пуха из семян растений). Это способствует распространению мужского жульничества

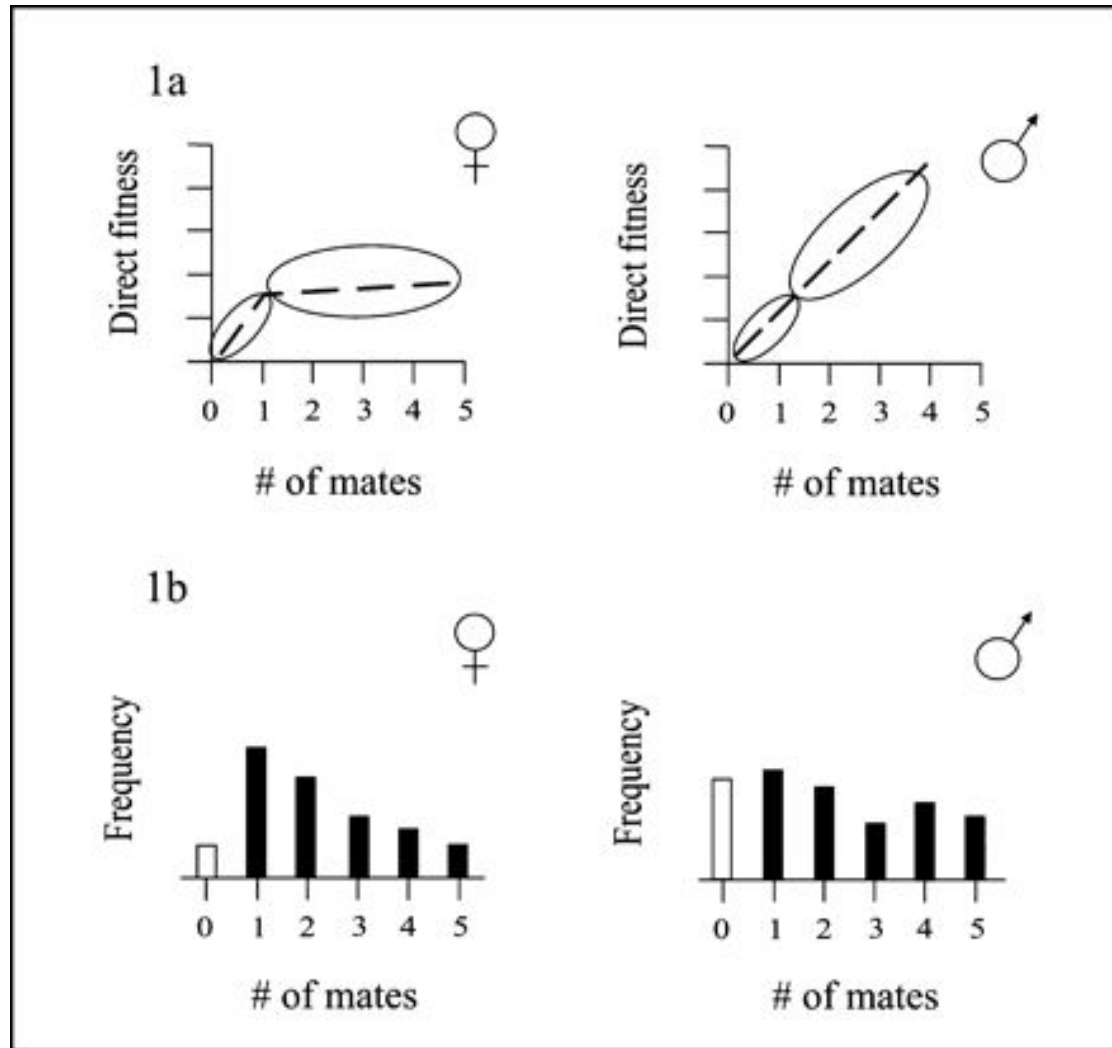


Natasha R. LeBas, Leon R. Hockham. An Invasion of Cheats: The Evolution of Worthless Nuptial Gifts (PDF, 114 Кб) // Current Biology. 2005. V. 15. P. 64–67

Принципы Бейтмана

- Первые экспериментальные подтверждения теории П.О. получены Ангусом Бейтманом в опытах с дрозофилами (Bateman A. J. 1948. Intra-sexual selection in *Drosophila* // *Heredity*. V. 2. P. 349–368). Бейтман обнаружил, что:
 - 1) **Вариабельность репродуктивного успеха (дисперсия числа потомков = дисперсия приспособленности) у самцов выше, чем у самок.**
 - 2) **Дисперсия числа половых партнеров у самцов тоже выше, чем у самок.**
 - 3) **У самцов есть значимая положительная корреляция между числом половых партнеров и числом потомков; у самок такой корреляции нет или она слабо выражена. Т.е. самец от спаривания с дополнительными партнершами получает ощутимый репродуктивный выигрыш, а самка — нет.**
- Из этих правил есть множество исключений (см. Оливия Джадсон «Каждой твари — по паре»). Например, самкам тоже нередко бывает выгодно иметь побольше половых партнеров, а самцы порой вкладывают в спаривание очень много ресурсов. Тем не менее принципы Бейтмана адекватно описывают типичную ситуацию, характерную для многих животных, особенно для полигамных видов с минимальным МВП.

Принципы Бейтмана



следствие из принципов Бейтмана

Сильным родителям может быть выгоднее рожать

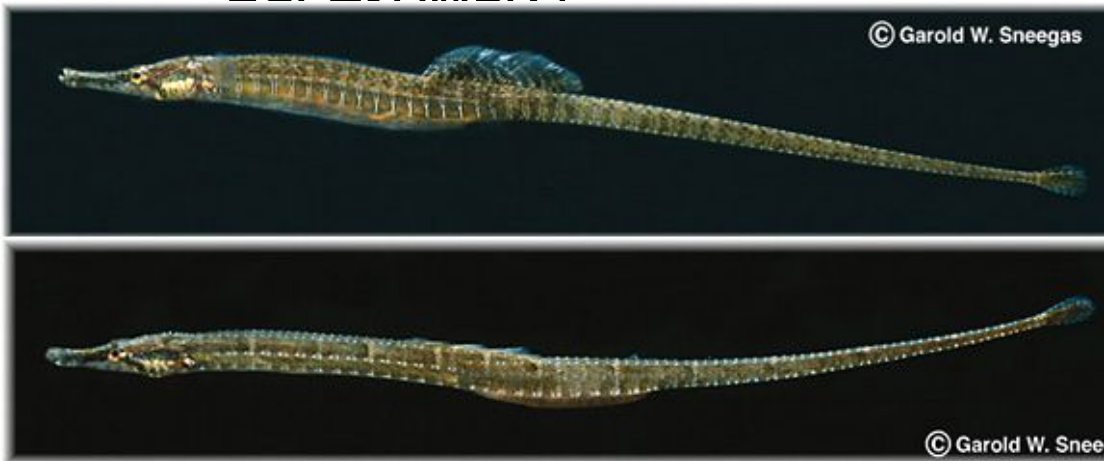
Слабым -

(Гипотеза Триверса-Уилларда. Пример: какапо)

- Закономерности, обнаруженные Бейтманом, объясняются тем, что «по умолчанию» (в типичной ситуации) самец вкладывает в потомство заведомо меньше ресурсов, чем самка (МВП << ЖВП). Сперматозоиды мелкие и «дешевые», яйцеклетки крупные и «дорогие». Соответственно, мужской репродуктивный ресурс обычно в избытке, женский – в дефиците.
- Поэтому самцу «выгодно» максимизировать число партнерш, а самке – выбирать партнеров с наилучшими генами.

- **Самцу «выгодно» максимизировать число партнерш, а самке – выбирать партнеров с наилучшими генами.**
- Иными словами, половой отбор действует на самцов и самок по-разному. Это – главная причина развития полового диморфизма (по морфологии и по поведению).
- Тот пол, чей ресурс в избытке, становится «соблазняющим» и «конкурирующим» (у него развиваются украшения, оружие для турниров, низкая избирательность или громадные половые органы).
- Тот пол, чей ресурс в дефиците, становится «выбирающим» (у него мало украшений и оружия, но высокая избирательность).

- Рост МВП всё меняет. В предельном случае (при $МВП > ЖВП$) может произойти инверсия ролей (такие случаи известны у птиц, рыб, амфибий, насекомых)



Самка *Syngnathus scovelli* с красивым спинным плавником и самец с выводковой сумкой на брюхе.



Hippocampus whitei

Неброско окрашенный самец демонстрирует ярко окрашенной самке свою сумку для вынашивания икры.

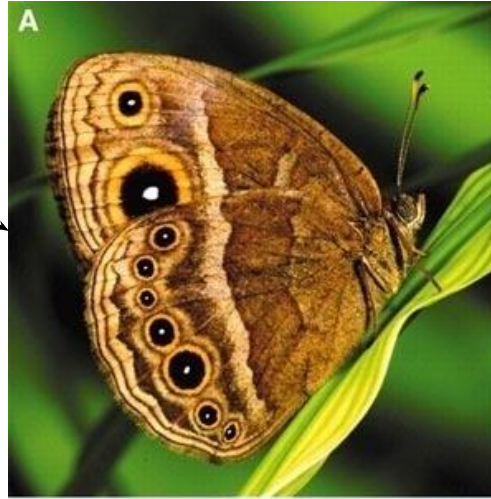
- При МВП≈ЖВП (при моногамии и совместной заботе о потомстве) оба пола и соблазняют, и выбирают (выбор взаимный); половой диморфизм может уменьшиться или сойти на нет.



Венценосный журавль *Balearica pavonina*. Половой диморфизм почти не выражен. «Украшения» у обоих полов. Выбор партнера взаимный; сложный танец.

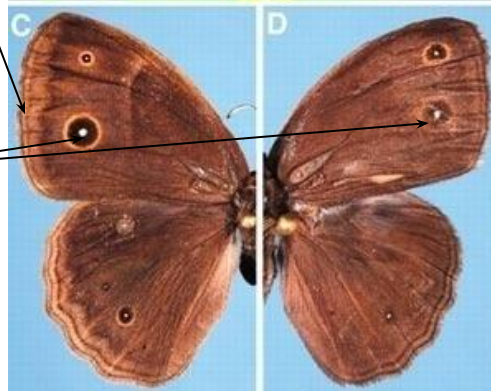
Пример смены ролей при ухаживании в зависимости от условий: африканские бабочки *Viscclus anupana*

самка ДС

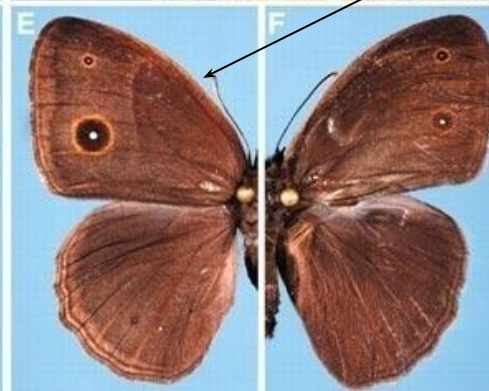


самка СС

ультрафиолетовый «глазок», играющий ключевую роль в соблазнении партнера



самец ДС



самец СС

Сезонный полифенизм (наличие альтернативных фенотипов при одинаковом генотипе): бабочки, выросшие во время сухого и дождливого сезонов, различаются по окраске и поведению. Зависит от температуры (СС – менее 19°С, ДС – выше 24° С)

Пример смены ролей при ухаживании в зависимости от условий: африканские бабочки *Bicyclus anynana*

- ДС: стандартная ситуация. Самцы ухаживают (салятся перед самкой, открывают-закрывают крылья, демонстрируя УФ «глазки» на верхней стороне). Самки выбирают (самцы без глазка – непривлекательны). Самцы не проявляют избирательности.
- СС: всё наоборот!
- В чем причина инверсии ролей ???

В чем причина инверсии ролей у *Vicyclus anynana*?



- Самки нек. насекомых получают при спаривании дополнительный «бонус»: съедобный подарок или полезные в-ва в составе семенной жидкости.
- По-видимому, самцы СС передают самкам некие ценные вещества. Это видно из того, что копуляция с самцом СС (но не ДС) продлевает жизнь самки, лишенной доступа к пище. На продолжительность жизни самца СС копуляции, наоборот, влияют отрицательно. Самцам ДС секс не сокращает жизнь, но и самки, спарившиеся с ними, живут не дольше девственниц.



В чем причина инверсии ролей у *Bicyclus anynana*?



- В сухой сезон, когда пищи мало, мужской «подарок» служит самке важным подспорьем, повышающим выживаемость потомства. Поэтому самцы в сухой сезон становятся «дефицитным ресурсом», за который самки конкурируют друг с другом, что и приводит к инверсии половых ролей.
- В дождливый сезон самка сама себя обеспечивает. Выживаемость потомства не так сильно зависит от МВП, поэтому самцам выгоднее соблазнить побольше самок, поменьше вкладываясь в каждую связь. В дефиците оказывается не мужской, а женский репродуктивный ресурс. Самцы начинают конкурировать за самок, которые теперь могут привередничать.

- Аналогичное явление (инверсия половых ролей и превращение самцов в «выбирающий» пол при недостатке пищи) экспериментально показано у кузнечиков, у которых питательный сперматофор является ценным подспорьем для голодающей самки (D. T. Gwynne & L. W. Simmons, 1990. Experimental reversal of courtship roles in an insect).



Amblycorypha alexanderi

The genitalia of the male (left) and the female (right) are engaged as the male attaches a small spermatophore (which contains the sperm and will empty into the female's sperm storage organ) and a larger spermatophylax (which is a nuptial meal that may function to delay the removal of the spermatophore by the female and to provide material that increases egg production or offspring survival).

<http://entnemdept.ufl.edu/walker/buzz/001pmp.htm>

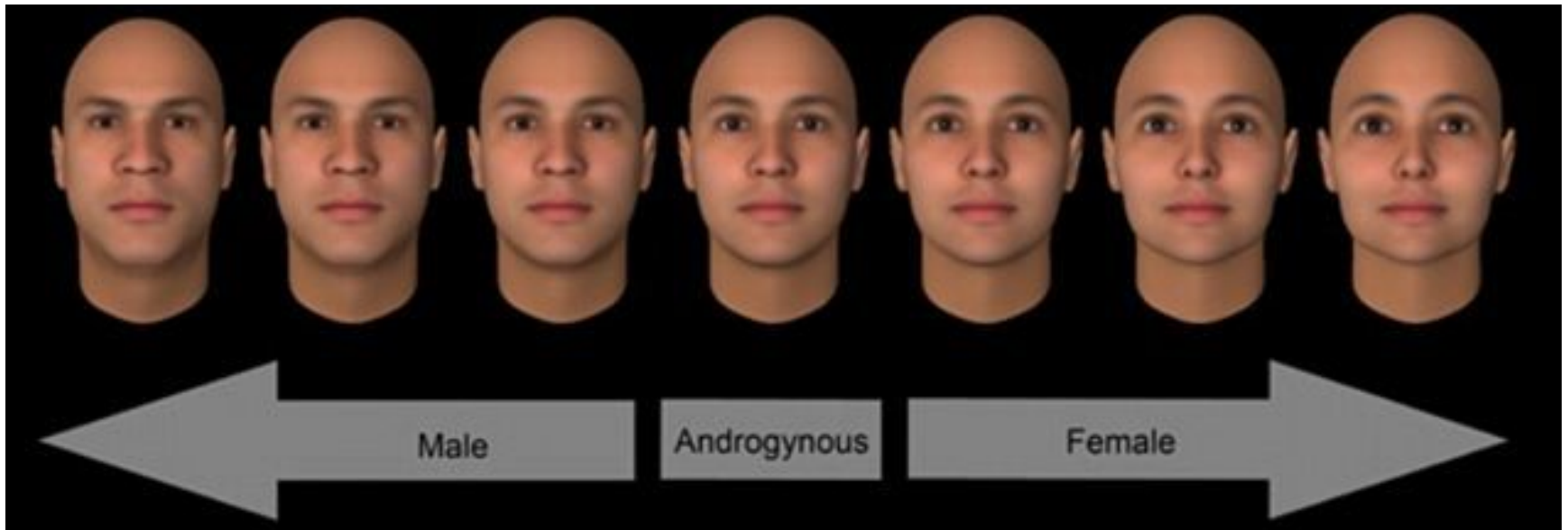
Высокий МВП меняет характер конфликта полов и стратегию брачного поведения

- Если самец не вкладывает своих ресурсов в потомство, предоставляя все заботы самкам, то он, как правило, не проявляет избирательности и гонится только за количеством. Самке же выгодно быть привередливой и выбирать партнера с хорошими генами.
- При высоком МВП между партнерами складываются сложные взаимоотношения, напоминающие рыночные. Самка оценивает не только качество генов ухажера, но и его желание и способность обеспечить ее и потомство ресурсами. Самец, со своей стороны, решает, стоит ли «вкладываться» в эту самку или поискать кого получше. Обоим полам приходится соизмерять свои претензии с собственной «рыночной стоимостью».



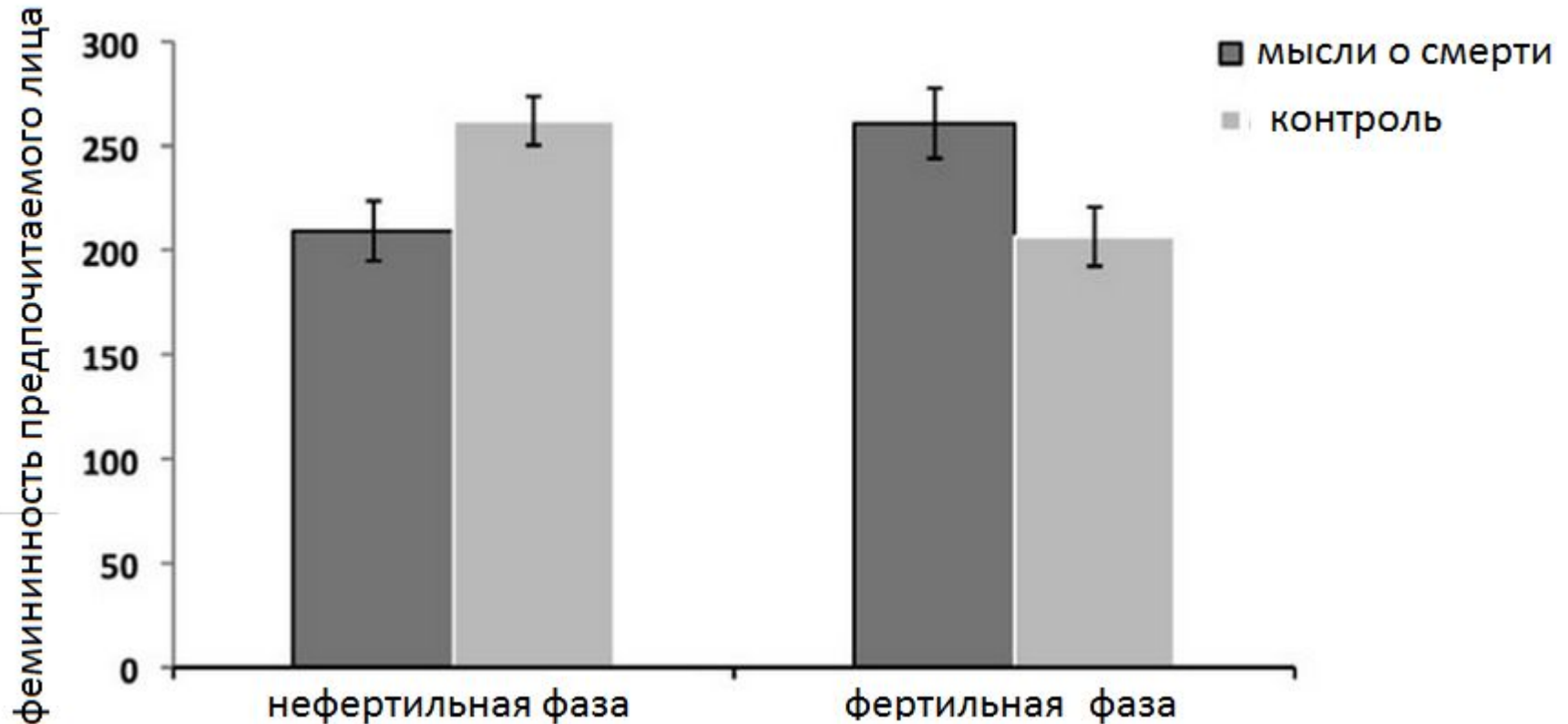
Предпочтения людей при оплате счета за совместный ужин соответствуют предсказаниям теории полового отбора (для видов с высоким МВП). Готовность раскошелиться отрицательно коррелирует с самооценкой – у обоих полов. С привлекательностью партнера коррелирует положительно у мужчин, отрицательно – у женщин.

Алгоритм выбора брачного партнера может быть гибким (подстраиваться под ситуацию)



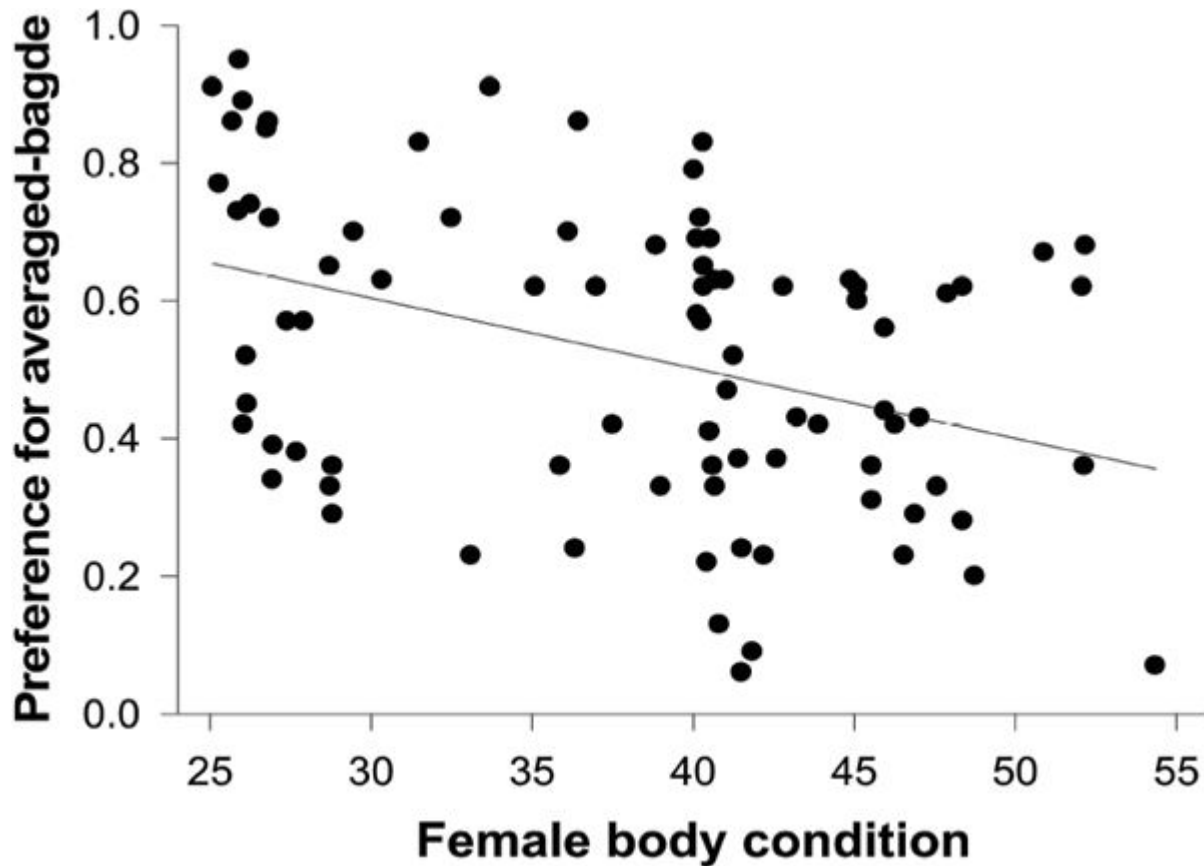
- У некоторых видов, включая воробьев и людей, показана отрицательная корреляция между степенью выраженности маскулинных признаков и склонностью заботиться о семье.
- В фертильной фазе цикла женщинам нравятся более маскулинные лица, в нефертильной – менее маскулинные.
- Речь идет о зачатии (нужны «хорошие гены») и отношениях (нужна забота, МВП). От фазы зависит баланс между этими интересами.

Самки в «плохом состоянии» предпочитают менее маскулинных партнеров в фертильной фазе



- ? Самка в плохом состоянии «делает ставку» на заботливого отца ?

Слабые воробьихи предпочитают самцов с менее выраженными маскулинными признаками



Griggio M., Hoi H. Only females in poor condition display a clear preference and prefer males with an average badge // BMC Evolutionary Biology. 2010. V. 10. P. 261.

Положительная ассортативность



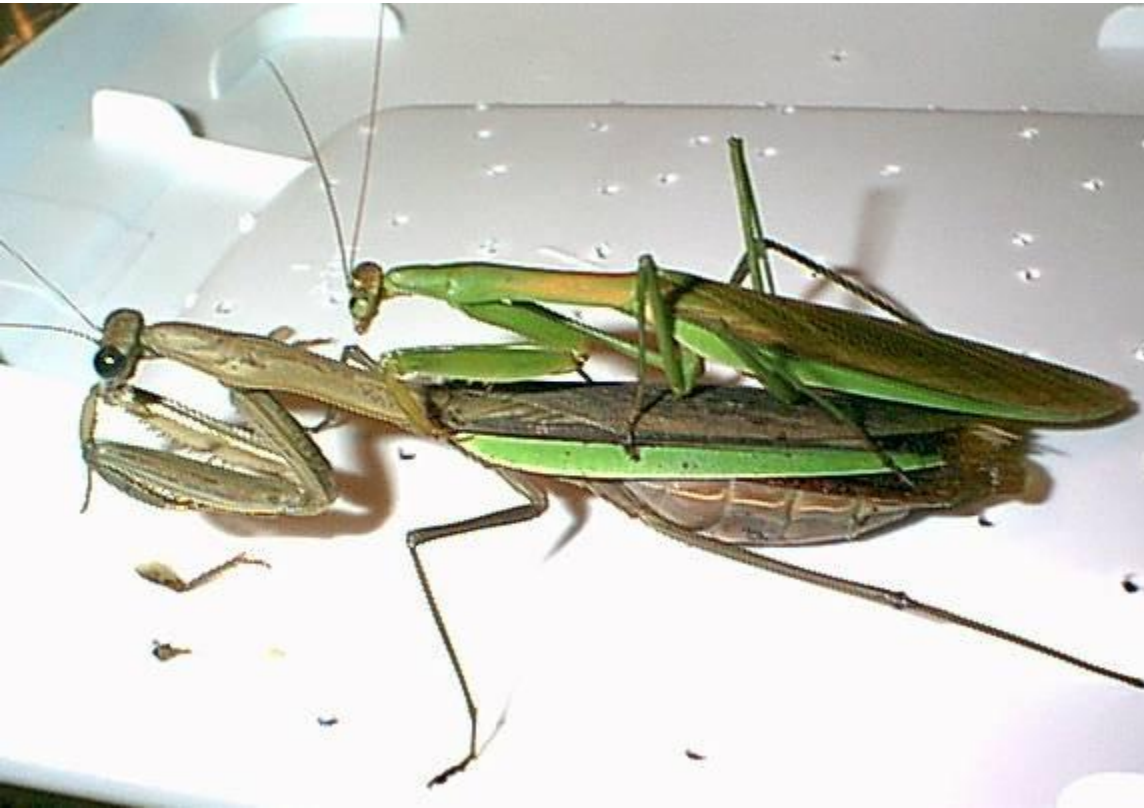
Pelvicachromis taeniatus

- Предпочтения разные. Выбор «с оглядкой на себя» (предпочтение похожих)
- Предпочтения одинаковые. Активная конкуренция за партнеров (лучшим претендентам достаются лучшие партнеры)
- Предпочтения одинаковые, прямой конкуренции нет, но слабые особи более уступчивы

Положительная ассортативность увеличивает дисперсию признака и тем самым сильно помогает отбору и ускоряет адаптивную эволюцию!

Есть ли связь между МВП и остротой «конфликта полов»?

- «Конфликт полов» – метафора, описывающая ситуацию, когда адаптации, повышающие приспособленность (репродуктивный успех) одного из полов, снижают приспособленность другого.
- Между МВП и остротой «конфликта полов» нет однозначной связи, потому что «конфликт» часто как раз и разворачивается вокруг вопроса о том, кто внесет больший вклад в потомство (пример: ценные и «символические» подарки).



Богомолы (Mantoptera). Если самец сумеет увернуться, он избежит смерти, и тогда его МВП будет низким. Он повысит свой репродуктивный успех, но понизит р.у. партнерши. Если самка окажется ловчее, она его съест, тогда его МВП будет высоким, его р.у. понизится, а ее р.у. возрастет.



Жуки-плавунцы (Dytiscidae).
Пример острого конфликта полов
не из-за вклада в потомство.

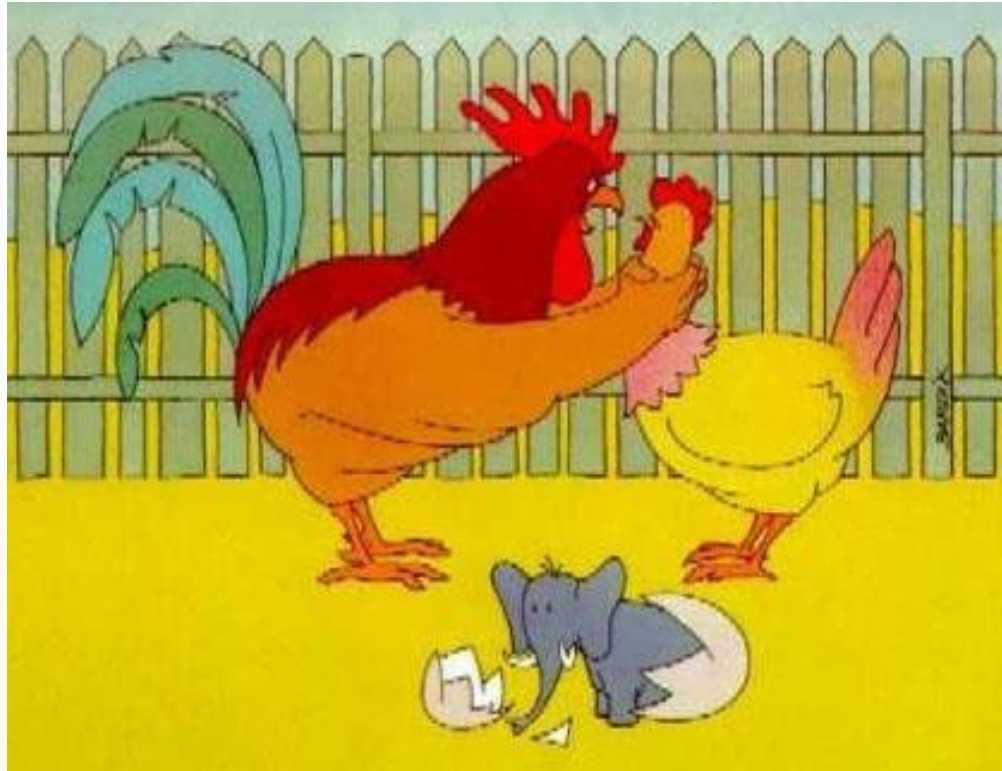
Спаривание опасно для жизни
самки!
У самцов выработались присоски
для удержания самок, у самок –
ребристая поверхность надкрылий
(помогает вырваться – присоски
хуже держат)



Самец и самка плавунца окаймленного *Dytiscus marginalis*: гладкие надкрылья и расширенные передние лапки с присосками у самца и ребристые надкрылья у самки. Среди самок этого вида встречаются и гладкие, не имеющие ребрышек на надкрыльях, похожие на самцов, только лишенные присосок.

Гладкие самки рискуют быть утопленными, ребристые – остаться девственницами.

Охрана партнера (mate guarding)



Ревность у птиц: самец может прогнать самку, если застанет ее с другим; самки атакуют своих мужей, если застанут их поющими на границе участка. То же у моногамных приматов (напр., гibbonы) и полигамных (напр., павианы).

Охрана партнера (mate guarding)

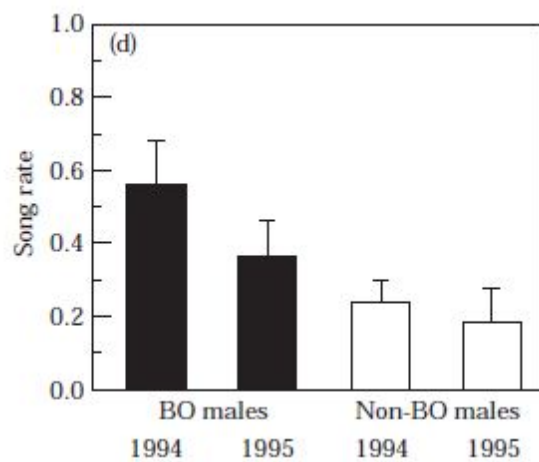
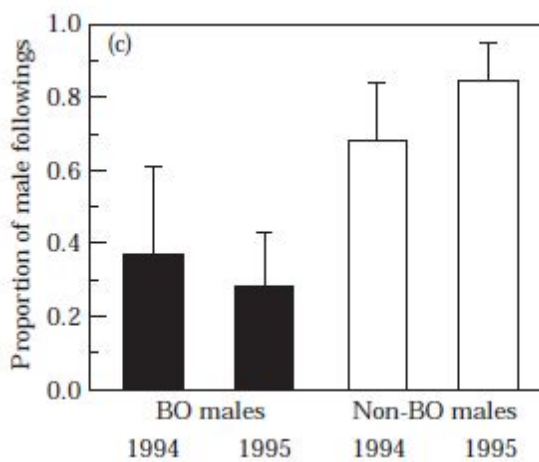
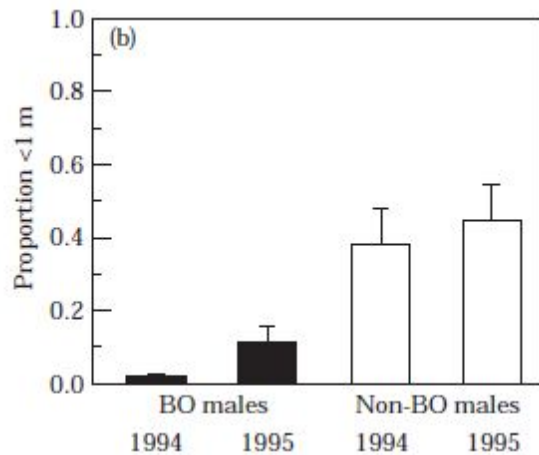
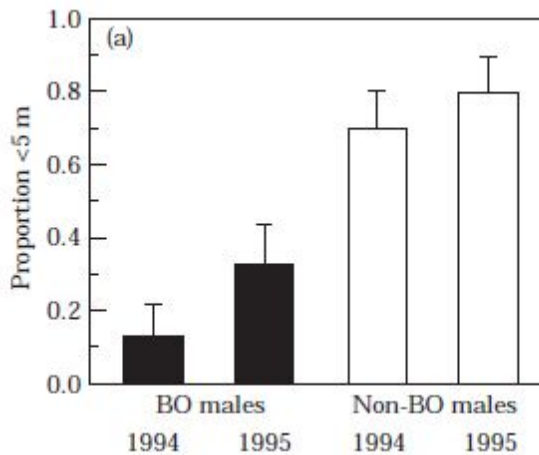
Моногамные американские обезьяны тити (*Callicebus*) даже спят в обнимку, сплетаясь хвостами.

У некоторых насекомых самец продолжает спаривание очень долго или просто преследует самку (чтобы другой самец не спарился с его партнершей). Это повышает риск обоим попасть на обед хищнику, зато гарантирует отцовство.



- какому самцу (привлекательному или непривлекательному) выгоднее вкладывать больше своих сил (ресурсов) в охрану партнера, а какому – в привлечение дополнительных партнеров?

Зачем нужны украшения, в т.ч. искусственные? У некоторых птиц цветные кольца, надетые на ноги, влияют на репродуктивный успех (одни цвета – увеличивают, другие – снижают).



Варакушка (*Luscinia svecica*). Самец и самка

У варакушки цветные кольца на р.у. самца, возможно, не влияют, зато влияют на его самооценку! Самцы с синими и оранжевыми кольцами (BO-males) меньше времени проводили рядом с женами (a, b), реже следовали за ними (c) и больше пели (c), чем самцы с кольцами других цветов. Т.е. самцы с «красивыми» кольцами меньше вкладывались в mate guarding и больше – в привлечение дополнительных партнерш.

В рамках теории полового отбора разработано несколько полезных идей (моделей), в том числе:

- **Фишеровское убежание** (fisherian runaway)
- **Индикаторы приспособленности**
- **Принцип гандикапа**

Фишеровское убежание

(Fisherian runaway)

runaway - в смысле резкий разгон, разнос, выход из-под контроля

- Возможность взрывообразной (автокаталитической) согласованной эволюции произвольного признака и «моды» на этот признак среди особей противоположного пола.
- Сама мода на признак делает его адаптивно выгодным (полезным). Полезность признака, в свою очередь, делает адаптивно выгодной моду на него. Получается **положительная обратная связь**: чем большему числу самок нравятся самцы с этим признаком, тем выгоднее самцам иметь этот признак, а чем выгоднее признак, тем выгоднее для самок строго придерживаться этой моды (т.к. их сыновья в этом случае будут более привлекательными, и у самки будет больше внуков).

Фишеровское убежание



- Допустим, в популяции появилась мутация, обладательницам которой нравятся самцы с длинными ушами.
- Допустим, что эта безвредная (но и бесполезная) мутация за счет дрейфа достигла заметной частоты.
- Длинноухие самцы получают преимущество (им доступно больше самок, они оставят больше потомства).
- Раз длинноухость выгодна самцам, значит, самкам теперь уже **выгодно** выбирать таких самцов (их сыновья унаследуют длинноухость, и у самки будет больше внуков).
- «Случайная прихоть» (любовь к длинноухим) превращается в полезную адаптацию.
- Гены длинноухости и гены любви к длинноухим стремительно распространяются в популяции.

Пример «бессмысленного» признака, развившегося, скорее всего, благодаря фишеровскому убеганию: усы у самцов моллинезии (*Poecilia sphenops*)



1 mm



0.3 mm



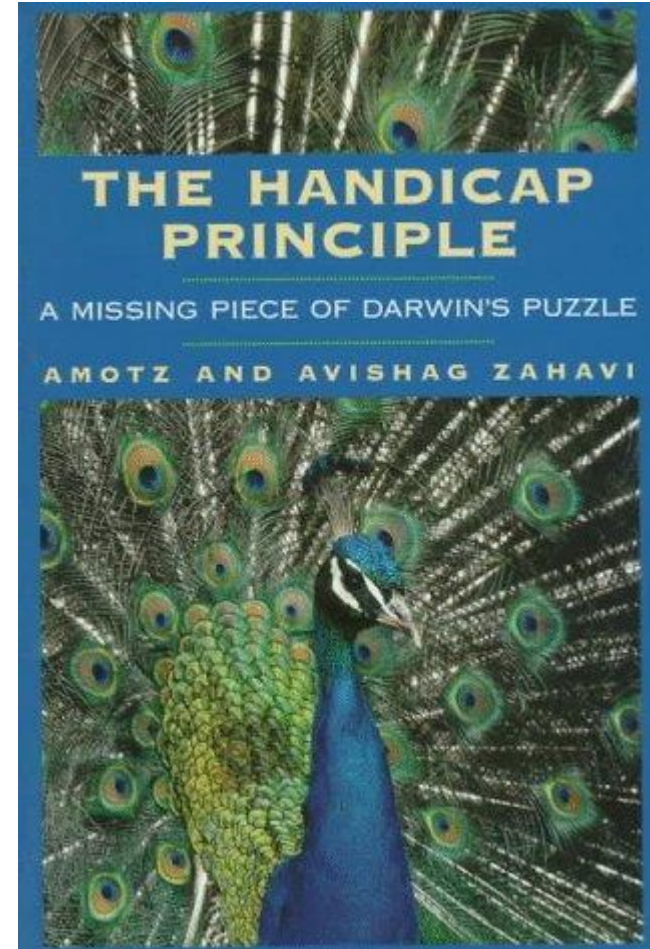
У многих животных признаки, привлекающие партнеров, вполне произвольны (не имеют очевидного приспособительного значения; непонятно, почему они такие, а не другие). С большой вероятностью эти признаки развились под действием «убегания».

Индикаторы приспособленности

- Самкам выгодно выбирать самцов по признакам, свидетельствующим о хорошем здоровье, а значит, о «качественных» генах.
- Поэтому в большинстве случаев фишеровское убежание подхватывает не бессмысленные признаки, а индикаторы приспособленности.
- «Универсальные» и.п.: размер, сила, энергичность, хорошая координация движений, чистая кожа, гладкий блестящий мех, симметричность.

Принцип гандикапа

- Если признак, привлекающий самок, обходится самцу слишком дешево, скоро все самцы приобретут этот признак, и выбирать по нему станет бессмысленно.
- Индикаторы приспособленности (и произвольные признаки) под действием убегания становятся обременительными, так что слабый самец не может их имитировать. **Произвольный признак при этом превращается в и.п.**
- Обременительные индикаторы приспособленности более эволюционно стабильны, чем дешевые. Дорогая реклама и «дешевая болтовня».



Половой отбор – усилитель «обычного» естественного отбора

- Если самки выбирают самцов не по произвольным критериям, а по индикаторам приспособленности, то тем самым самки ускоряют адаптивную эволюцию.
- Самец с пониженной приспособленностью не только имеет меньше шансов выжить, но и становится менее привлекательным для самок. *Ситуация «мало того, что здоровье слабое, так еще и девушки не любят».*
- Даже небольшие различия в приспособленности, едва заметные для обычного отбора, могут стать решающими, когда дело доходит до конкуренции между самцами в попытках очаровать привередливую самку.



Путем сознательного или бессознательного отбора люди создали декоративные породы голубей с причудливым оперением. Тем же самым способом самки райских птиц создали восхитительные наряды своих самцов.

Основной аргумент в пользу того, что половой отбор способствовал развитию уникальных особенностей нашего разума и психики:

- Эти особенности (интеллект, доброта, творческие таланты, остроумие, красноречие, чуткость-эмпатия-понимание и т.д.) – ценятся людьми, влияют на выбор партнера, *нравятся* людям (самых разных культур).
- Мы можем *влюбиться* в человека за эти черты. Это согласуется с гипотезой о влиянии п.о. на их развитие (J. Miller. The mating mind)

Примеры «сбывшихся предсказаний»:

- У мужчин (но не у женщин) щедрость/расточительность положительно коррелирует с сексуальными притязаниями/успехом
- Мужчины охотнее расстаются с деньгами после того, как им напомнили о симпатичных девушках
- Чувство юмора положительно коррелирует с интеллектом у обоих полов (согласуется с гипотезой о том, что ч.ю. развилось как средство демонстрации интеллекта)
- Мужчины при виде красивых девушек начинают чаще использовать редкие слова (согласуется с гипотезой, что избыточные лингвистические способности развились как средство демонстрации интеллекта)

Kruger D.J. Male Financial Consumption is Associated with Higher Mating Intentions and Mating Success // Evolutionary Psychology. 2008. V. 6. P. 603–612;

Howrigan D.P., MacDonald K.B. Humor as a mental fitness indicator // Evolutionary Psychology. 2008. V. 6. P. 652–666;

Rosenberg J., Tunney R.J. Human vocabulary use as display // Evolutionary Psychology. 2008. V. 6. P. 538–549

Геномный импринтинг:

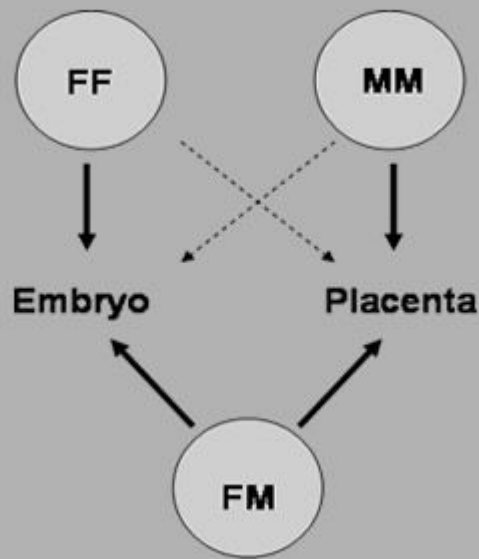
проявление «конфликта полов» на уровне взаимоотношений между матерью и эмбрионом («родительский конфликт»).

Отец заинтересован в том, чтобы эмбрион получал от матери как можно больше ресурсов (т.к. других детей она еще неизвестно от кого родит).

Мать заинтересована в том, чтобы сохранить силы и здоровье для рождения других детей.

Поэтому в материнских хромосомах отключаются гены, помогающие эмбриону вытягивать ресурсы из матери; в отцовских хромосомах отключаются гены с обратным эффектом.

Поэтому эмбрион с двумя отцовскими наборами хромосом имеет гипертрофированную плаценту, с двумя

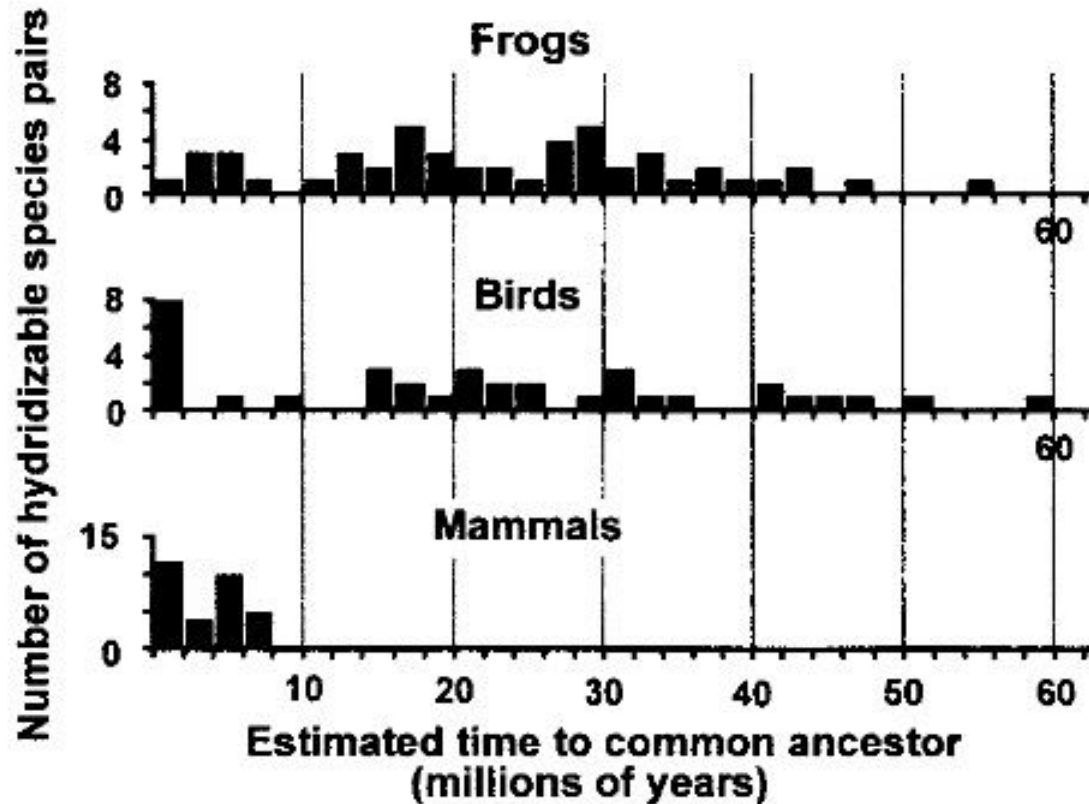


Barton S.C. et al. 1984. Role of paternal and maternal genomes in mouse development //Nature. V. 311. P. 374–376.

Viviparity-driven conflict hypothesis

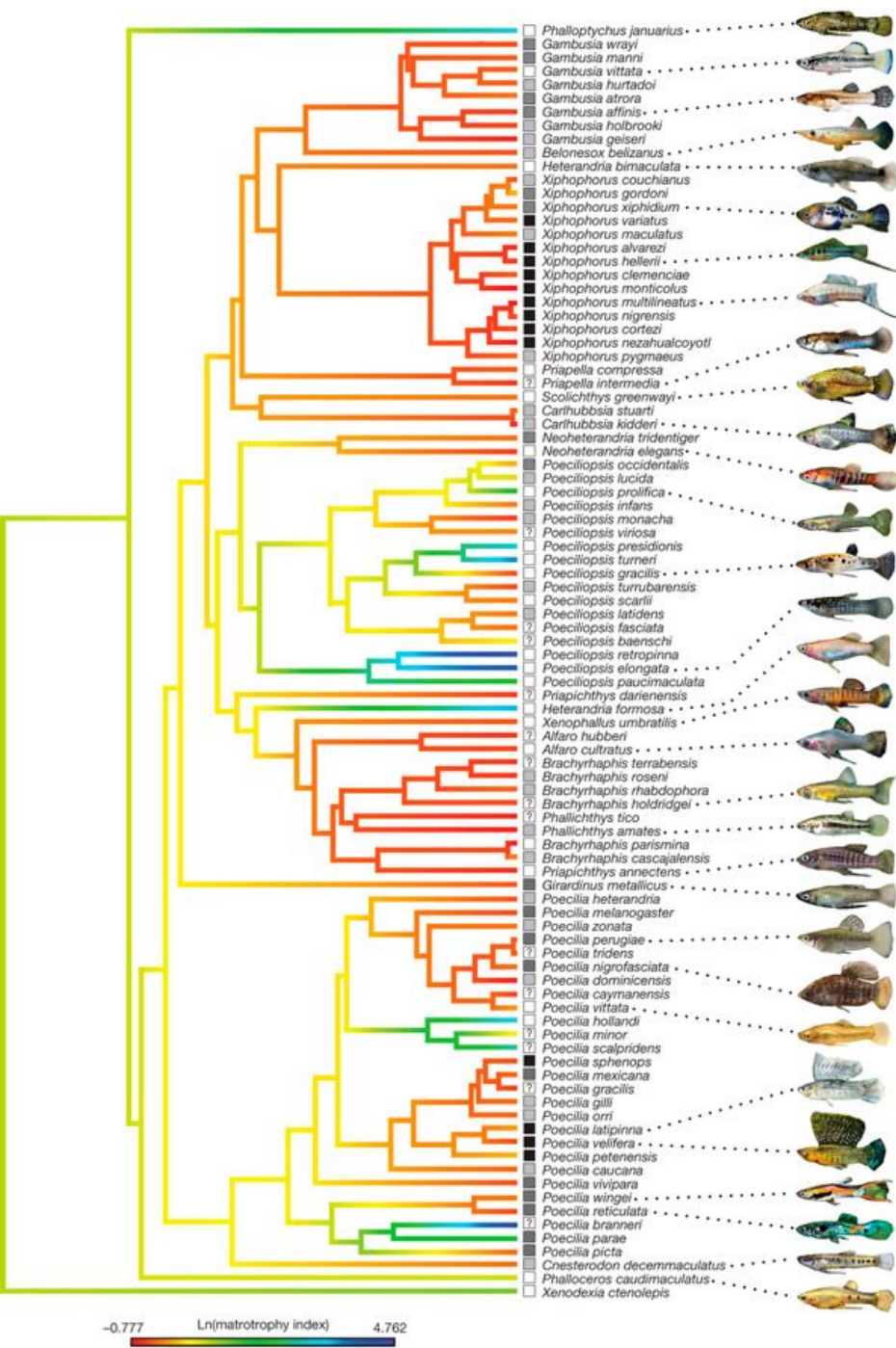
Постзиготический материнский вклад создает арену для «эволюционной гонки вооружений» между матерью и потомком за ресурсы материнского организма.

Коэволюция средств «защиты» и «нападения» повышает вероятность возникновения несовместимых генотипов, что в тенденции должно ускорять видообразование.



У лягушек и птиц полная постзиготическая изоляция (неспособность производить живое гибридное потомство) развивается медленнее, чем у млекопитающих. По горизонтальной оси — время с момента разделения пары видов (в млн лет), по вертикальной — число пар, способных к гибридизации. Учитывались только виды, способные к межвидовой гибридизации.

Из: D. W. Zeh, J. A. Zeh, 2000. Reproductive mode and speciation: the viviparity-driven conflict hypothesis



Характер полового отбора зависит от того, вкладывает ли самка свои ресурсы в потомство до оплодотворения (желток) или после (плацента). Плацента позволяет самке осуществлять посткопуляционный выбор, напр., вкладывая больше ресурсов в те эмбрионы, которые развиваются быстрее.

Следствием появления плаценты м.б. снижение роли брачных нарядов и ритуалов при выборе самкой партнера, возрастание роли посткопуляционного выбора, развитие полиандрии, а также появление у самцов адаптаций для спаривания вопреки женским предпочтениям (т.к. украшения, танцы и т.п. теряют эффективность).

У живородящих рыб сем. пецилиевых с постзиготическим материнским вкладом отрицательно коррелируют такие признаки, как: 1) диморфизм по окраске, 2) сложное брачное поведение, 3) мужские украшения (гипертрофир. спин. плавник, меч, усы).

Pollux et al., 2014. The evolution of the placenta drives a shift in sexual selection in livebearing fish // Nature

Эволюционная эстетика





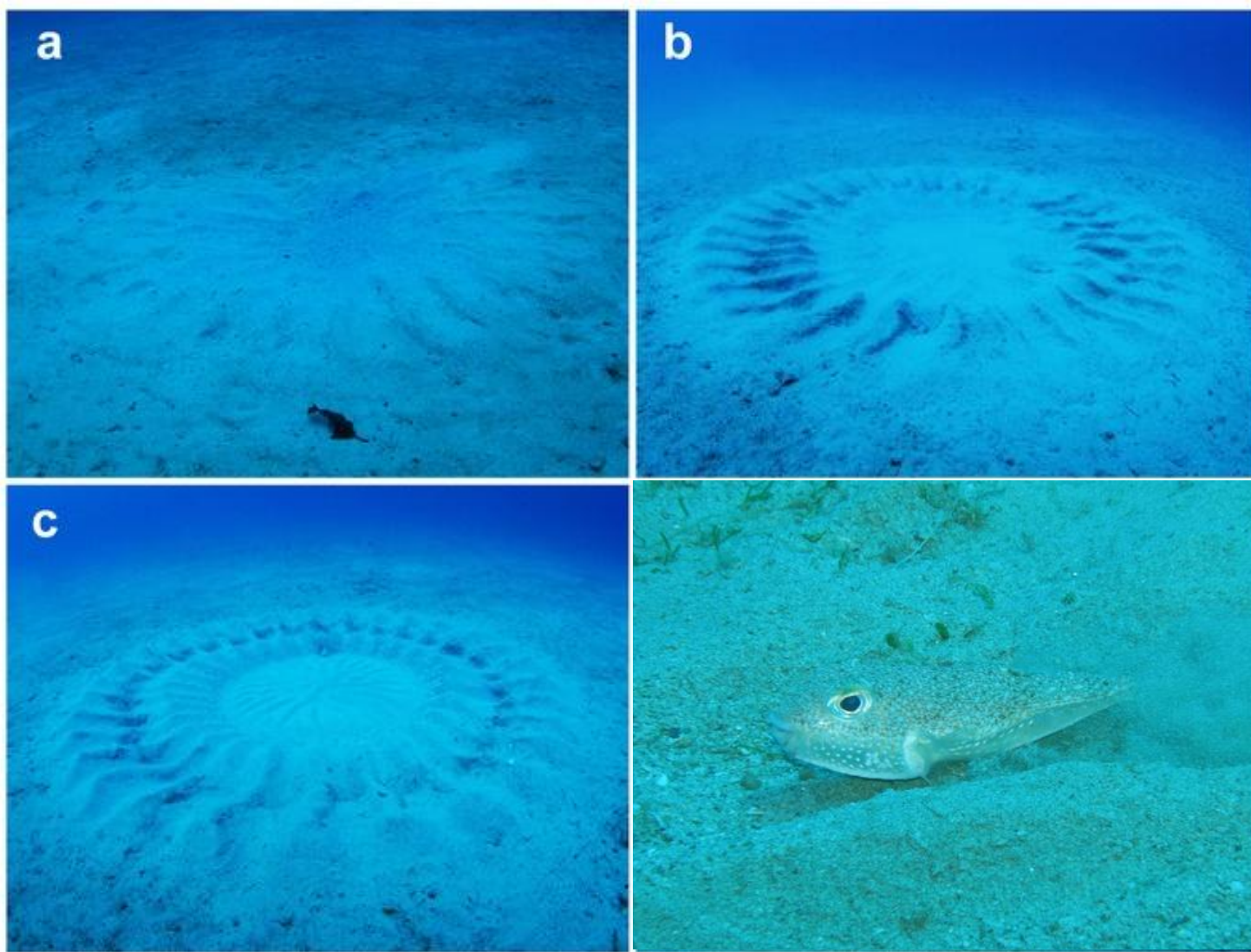
How Sexual Choice Shaped the Evolution
of Human Nature

The
MATING MIND

—
GEOFFREY MILLER

"Intriguing. . . . The discussion of the mind as a mechanism of attracting mates
is fascinating." —*The Washington Post Book World*
Copyrighted Material





“We report that male pufferfishes (*Torquigener* sp., Tetraodontidae) constructed large geometric circular structures on the seabed that played an important role in female mate choice. Males dug valleys at various angles in a radial direction, constructing nests surrounded by radially aligned peaks and valleys. “ Kawase H., Okata Y., Ito K., 2013. Role of Huge Geometric Circular Structures in the Reproduction of a Marine Pufferfish // Scientific Reports

Красота и симметрия

- Симметричные лица кажутся людям всех культур более привлекательными.
- Симметрия лица и тела – хороший индикатор приспособленности (вредные мутации, плохие условия развития ведут к снижению симметричности)
- Возможно, под действием полового отбора симметрия как таковая стала привлекательной для нас (картинка анализируется в мозге по частям, разбирается на отдельные свойства и компоненты).



Computer Generated Symmetrical Face

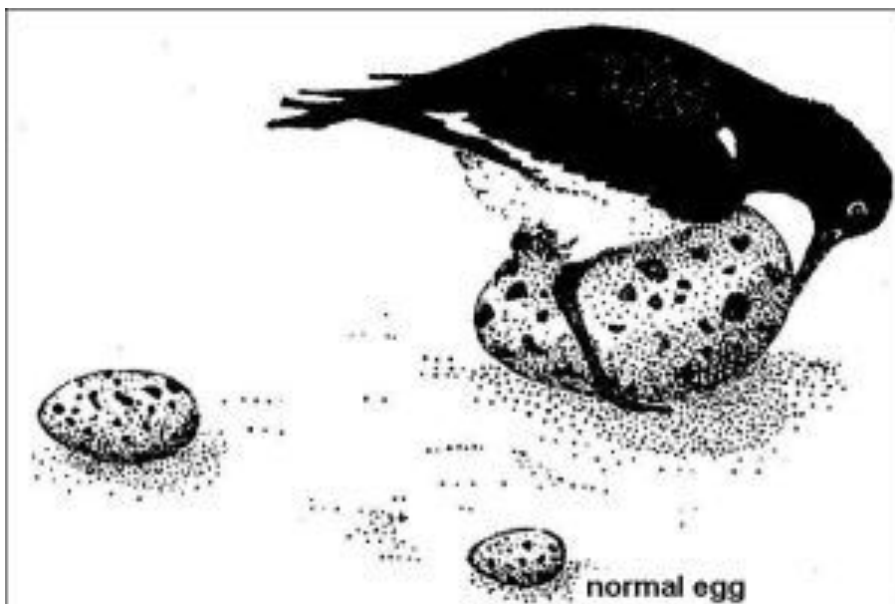
Actual Face- Lacking Symmetry



- Еще одно объяснение: мозгу проще обрабатывать симметричную картинку: быстрее получается удовлетворительная интерпретация/понимание, что и порождает чувство удовольствия

Сверхстимулы

- Сверхстимулы – стимулы, преувеличенные по сравнению с реальностью (с типичными, нормальными стимулами). Могут сильнее воздействовать на психику, чем «естественные» возбудители. Поскольку в норме животные не сталкиваются с такими стимулами, верхнего предела возбудимости может не быть (это не вредит). Это можно использовать для манипулирования.



Кулик-сорока предпочитает поддельное огромное яйцо настоящему.



Гнездовой паразитизм (воловья птица *Molothrus ater*)

NOTE

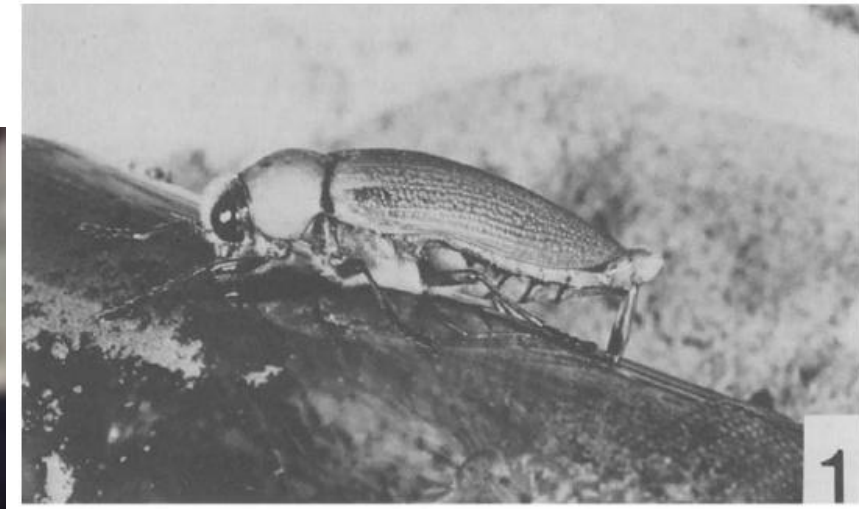
BETLES ON THE BOTTLE: MALE BUPRESTIDS MISTAKE STUBBIES FOR FEMALES (COLEOPTERA)

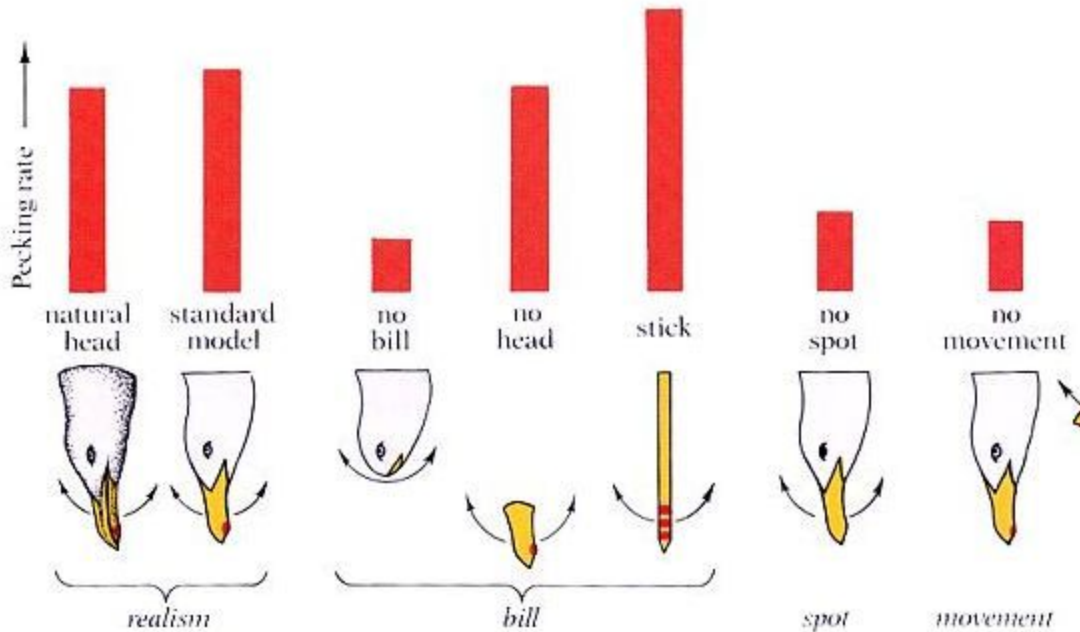
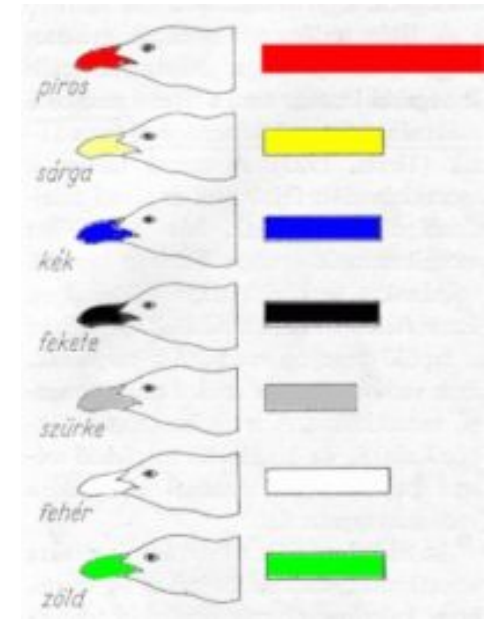
D. T. GWYNNE and D. C. F. RENTZ

*Department of Zoology, University of Western Australia, Nedlands, 6009, W.A.
CSIRO Division of Entomology, P.O. Box 1700, Canberra City, 2601, A.C.T.*

Abstract

Male *Jalodimorpha bakewelli* White were observed attempting to copulate with beer bottles. Colour and reflection of tubercles on the bottle glass are suggested as causes for attraction and release of sexual behaviour.





Опыты Н. Тинбергена и др. Птенец чайки охотнее клюет красную модель клюва, чем «реалистичную» желтую. Палочка с тремя красными точками эффективнее, чем реальный стимул.

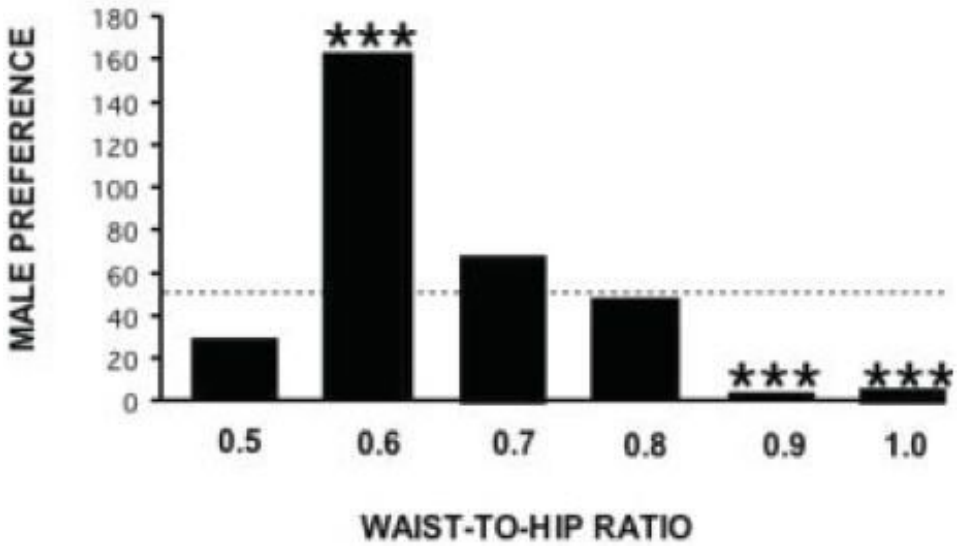
Примеры сверхстимулов



0 1 cm

Калейдоскоп: сверхстимул,
воздействующий на систему
восприятия симметрии?

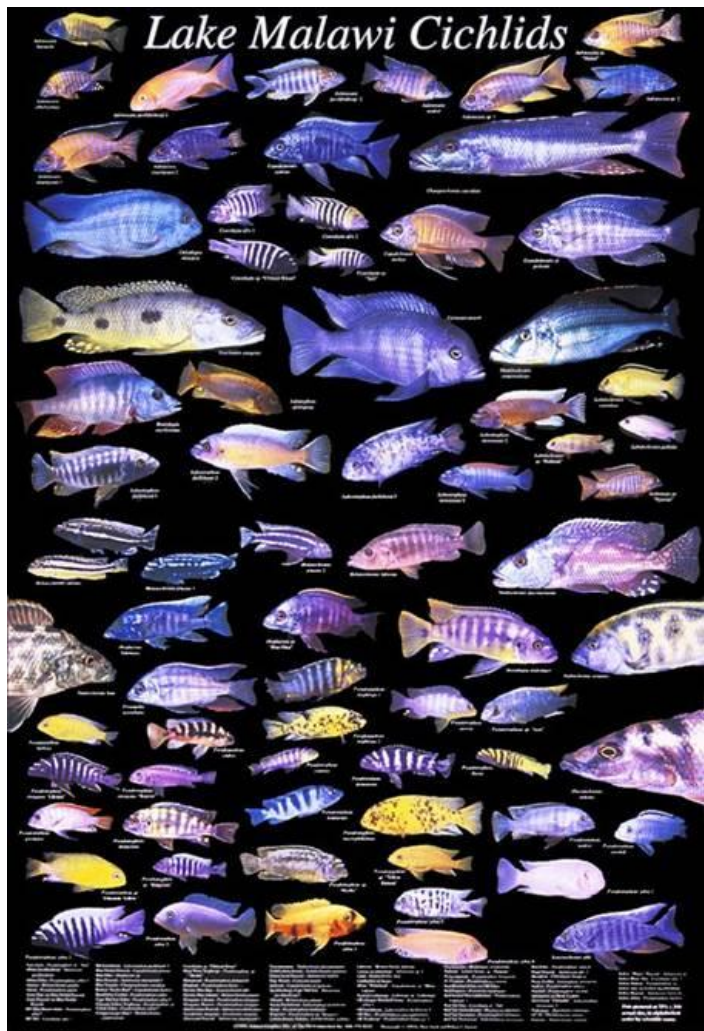
Преувеличенные черты
женственности у
палеолитических Венер



Dixon, B. J., Dixon, A. F., Li, B., and Anderson, M. J., Studies of human physique and sexual attractiveness: sexual preferences of men and women in China, *Am J Hum Biol*, 19, 88 (2007).

Сенсорное смещение (sensory bias)

- «Сенсорное смещение» (sensory bias, sensory drive): особенности сенсорной системы (например, сложившаяся в ходе эволюции повышенная чувствительность к определенным цветам или звукам) определяют направленность полового отбора (и развития искусства).



У цихлид больших африканских озер брачные наряды коррелируют с особенностями цветовосприятия

Восстановление трихроматического зрения у обезьян

- Способность различать цвета определяется светочувствительными белками колбочек — опсинами, которые могут быть «настроены» на световые волны разной длины
- Еще до выхода на сушу у позвоночных развилось тетрахроматическое зрение (4 опсина).
- Предки млекопитающих утратили два опсиновых гена в связи с «уходом в ночь». Дихроматич. зрение.
- Обезьяны: дневной образ жизни + необходимость хорошо отличать красное от зеленого.
- У узконосых – дупликация одного из двух сохранившихся опсиновых генов + положит. отбор.
- У некоторых широконосых – хотя дупликации не произошло, третий опсин появился как аллельный вариант. В X-хромосоме, поэтому трихроматы – только самки, и то не все (гетерозиготы)

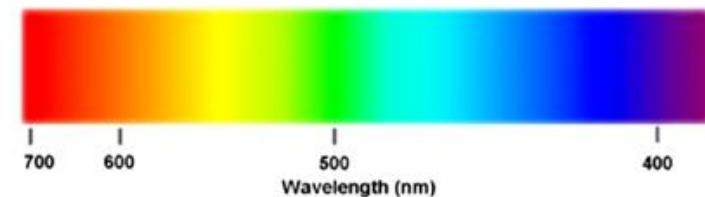


How the spectrum looks to dogs and people

The Dog's View

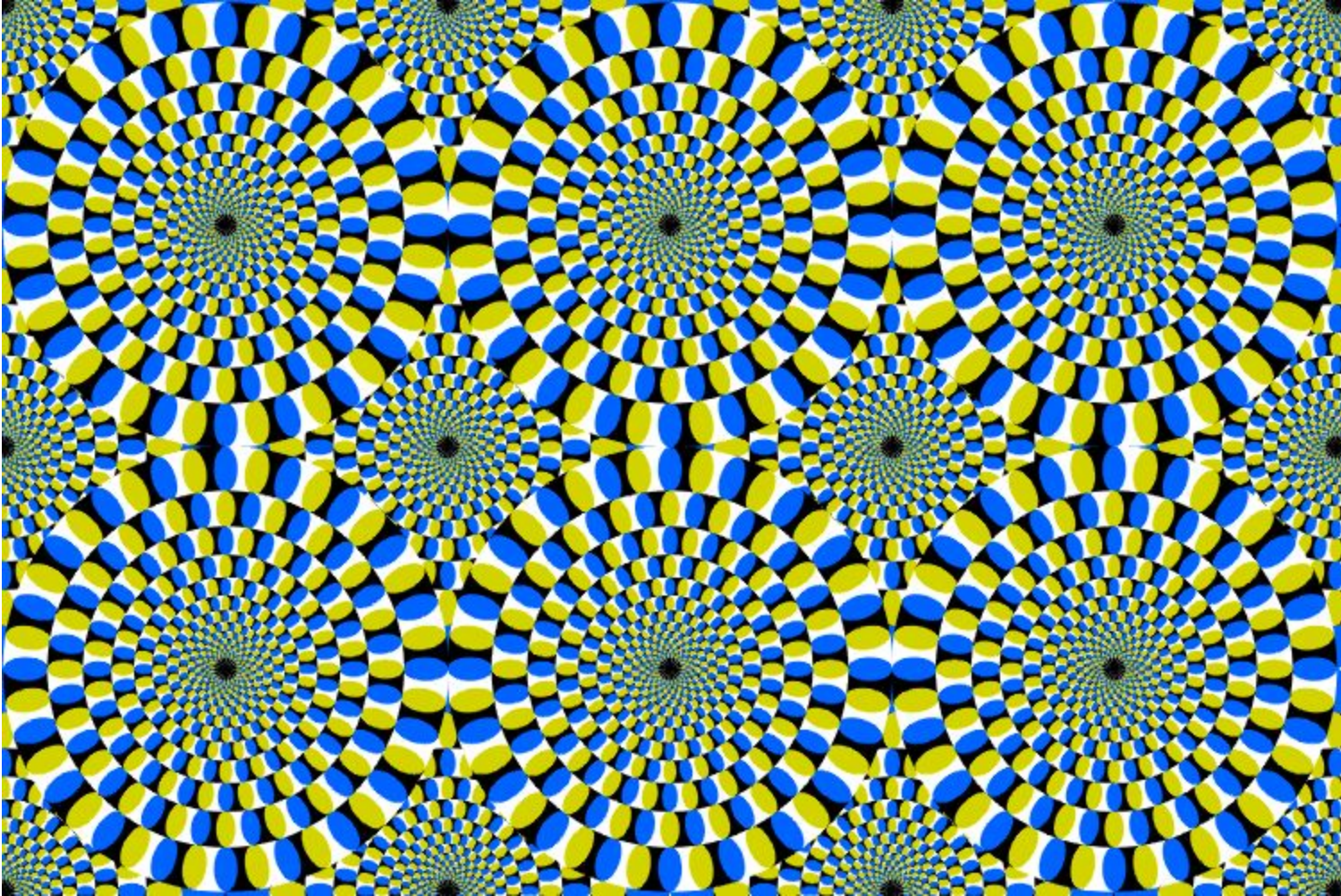


The Human's View



Мандрил (*Mandrillus sphinx*)



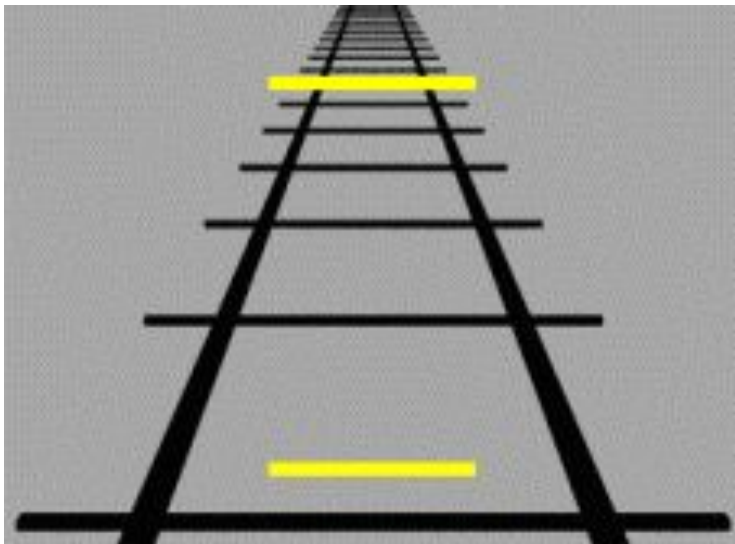




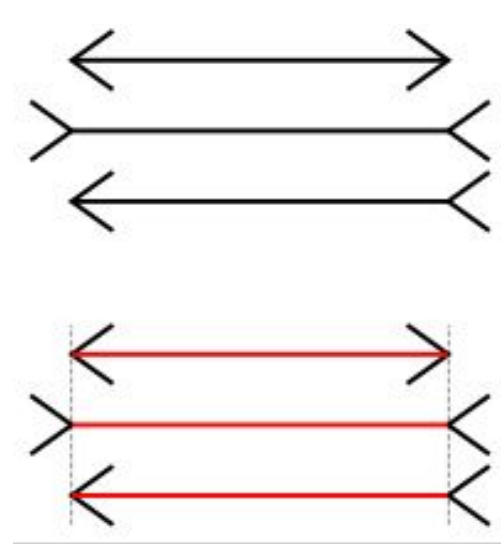
Кошка играет с оптической иллюзией «крутящиеся змеи»

Пример, показывающий, что не только органы чувств, но и системы обработки поступающих сигналов (анализа изображения и т.д.) у человека и др. животных сходны. Это помогает понять «сходство эстетических предпочтений», например, у людей, птиц, бабочек (яркие цвета, контрастный рисунок – привлекают внимание, т.е. «привлекательны»)

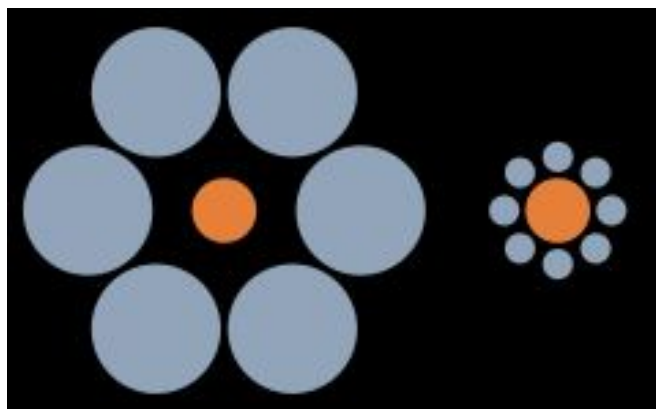
Примеры иллюзий, воспринимаемых одинаково людьми и многими другими животными



Иллюзия Понцо



Иллюзия Мюллера-Лайера

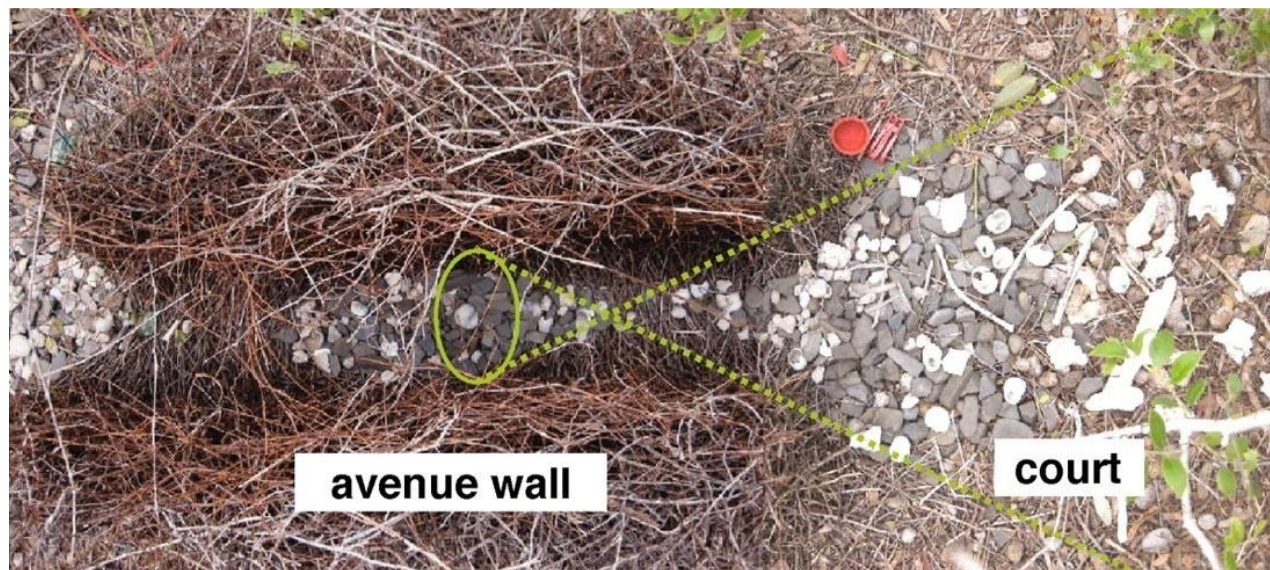


Иллюзия Эббингауза

Использование оптических иллюзий



Самцы больших серых шалашников (*Ptilonorhynchus nuchalis*) на площадке перед галереей раскладывают камушки по размеру, что создает для самки искаженную перспективу (ухажер кажется ей крупнее, чем на самом деле)







Uzbek Welsh West African Vietnamese Chinese Hungarian Japanese Korean Puerto Rican Spaniard



Thai African American Afghan Central African Burmese Cambodian English Ethiopian Filipino Swedish



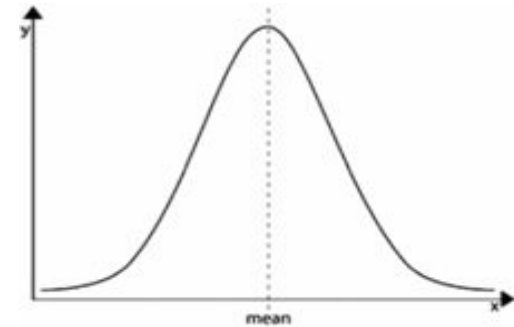
Finnish French German Greek Indian Iranian Irish Israeli Italian Swiss



Mexican Latvian/Lithuanian Mongolian Peruvian Polish Romanian Russian Samoan South African Taiwanese

Почему усредненные лица кажутся самыми красивыми?

Возможные объяснения:



- 1) Потому что они более симметричны.
- 2) Потому что сглаживаются индивидуальные несовершенства.
- 3) Потому что близость к популяционному среднему сигнализирует о низкой отягощенности вредными мутациями.
- 4) Возможная обратная связь: привлекательные люди в силу своей привлекательности оставляют больше потомства, поэтому и популяционное среднее смещается туда, где выше привлекательность.
- 5) Усредненное лицо отражает «моду», т.е. общие представления о красоте, характерные для данной популяции в данный период. Выбирать таких партнеров выгодно из-за «фишеровского» механизма: дети получатся более привлекательными.



Представления о красоте могут сильно различаться в разных культурах

Дарвин предполагал, что межрасовые различия во многом объясняются половым отбором



У некоторых слабых (в военном отношении и др.) племен экстравагантные представления о красоте защищают от сильных соседей (их женщины непривлекательны для чужаков). Потенциально – репродуктивная изоляция.

Мужской инфантицид: пример адаптации, которая, скорее всего, вредна для популяции (вида)

У многих млекопитающих встречается «мужской инфантицид»: самцы убивают детенышей, рожденных самками от других отцов. Это способствует ускоренному возвращению самки в фертильное состояние, что позволяет детоубийце быстрее произвести собственное потомство.

Самец может повысить таким путем свою приспособленность (а отбор — поддержать гены, склоняющие к инфантициду) только при выполнении двух условий:

- 1) убитые детеныши должны быть наверняка чужими;
- 2) самка, потерявшая детенышей, должна находиться «в полном распоряжении» детоубийцы (у нее не должно быть существенных шансов спариться с другими самцами, кроме самого убийцы или, может быть, его ближайших родственников).

Типичный пример «конфликта полов».

Мужской инфантицид

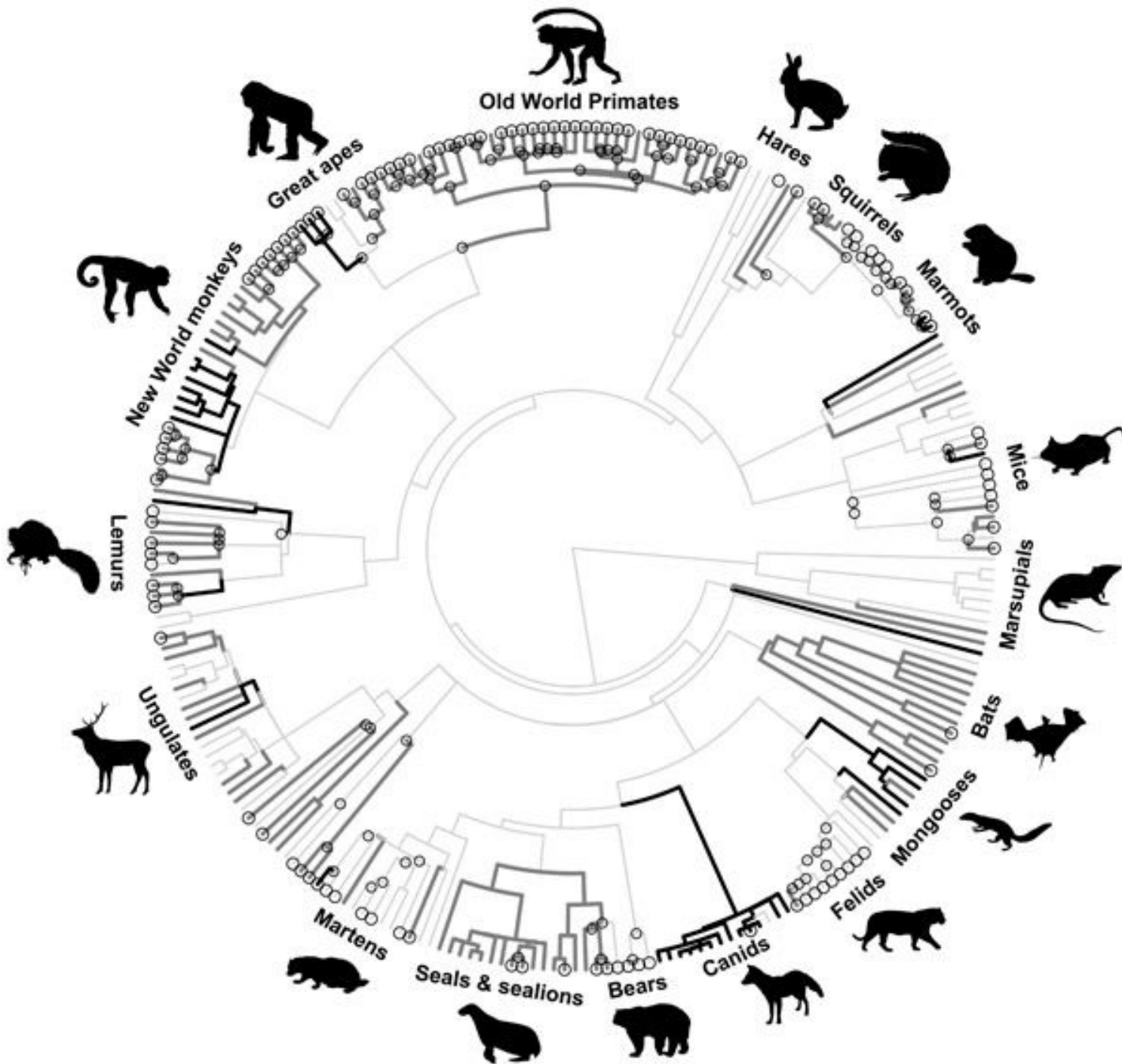
Возможные женские контр-стратегии:

- Эффект Брюс (*мыши*)
- Развитие женской социальности и коллективной обороны детенышей (*бонобо?*)
- Переход к формированию устойчивых связей с самцом, вплоть до моногамии (чтобы муж помогал защищать детенышей от агрессивных чужаков) (*гоминиды?*)
- Полиандрия (чтобы «запутать» вопрос об отцовстве) (*шимпанзе?*).

Мужской инфантицид

Сравнение данных по 260 видам млекопитающих показало, что:

- 1) Инфантицид появлялся много раз независимо.
- 2) Нет корреляций между инфантицидом и: продолжительностью жизни, числом детенышей в выводке, размером новорожденных, длительностью периодов беременности и лактации.
- 3) С инфантицидом коррелирует сезонность размножения: инфантицид есть у 76% видов, не имеющих сезонности, и лишь у 28% видов, размножающихся один раз в год. Это соответствует идее о том, что инфантицид повышает репродуктивный успех самца, ускоряя возвращение самки в фертильное состояние.
- 4) Чаще всего (в 66% случаев) встречается инфантицид у видов, образующих устойчивые разнополые группы; реже — у одиночек (40%) и видов с чисто женскими группами (23%). Реже всего – у живущих парочками моногамов (18%).



Распространение инфантицида в изученной выборке из 260 видов. Виды, где есть инфантицид, обозначены *кружками*. *Светло-серые ветви* — одиночный образ жизни; *темно-серые* — социальные, *черные* — моногамные.

Видно, что инфантицид появлялся много раз независимо; чаще встречается у социальных видов, чем у одиночных; реже всего — у моногамных

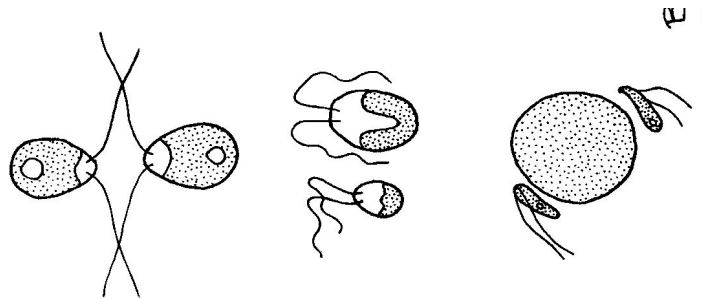
При групповом образе жизни главный фактор – возможность самца монополизировать доступ к самкам. В разнополых группах у видов с инфантицидом на каждого самца приходится в среднем по 2,5 самки, а у видов, не замеченных в детоубийстве, соотношение полов почти равное.

Склонность к детоубийству отрицательно коррелирует со «сроком правления» альфа-самца. У видов с инфантицидом самка за этот срок успевает произвести в среднем два выводка, у видов без инфантицида — четыре. Т.о., инфантицид развивается, если самцу приходится тратить много сил на захват власти и ее удержание, и поэтому он не может ждать, пока самки выкормят чужих детенышей.

В целом все найденные закономерности согласуются с гипотезой о том, что инфантицид – это «эгоистическая» адаптация, выгодная самцам, но вредная для самок и, скорее всего, для популяции в целом.

Пример эволюционного рассуждения, основанного на логике «эволюционной стабильности» (а не «блага вида»)

- **Анизогамия.** Сперматозоиды как «социальные паразиты», яйцеклетки – как «адаптация к соц. паразитизму».



1. Представим себе популяцию, где все особи производят одинаковые (средние по размеру) гаметы. Будет ли такое состояние эволюционно стабильным?
2. Возможно, не будет, т.к. открываются прекрасные возможности для «жульничества»: производства большего количества мелких гамет (причем число гамет можно увеличить многократно, а запас пит. в-в в зиготе все равно не сократится более чем вдвое).
3. Засилье мелких гамет --> остальным придется к этому приспособливаться, т.е. станет выгодно быть крупнее. К тому же и мелким гаметам будет выгодно искать партнера покрупнее.
4. В итоге в проигрыше окажутся гаметы среднего размера.

- Почему соотношение полов почти всегда 1:1?

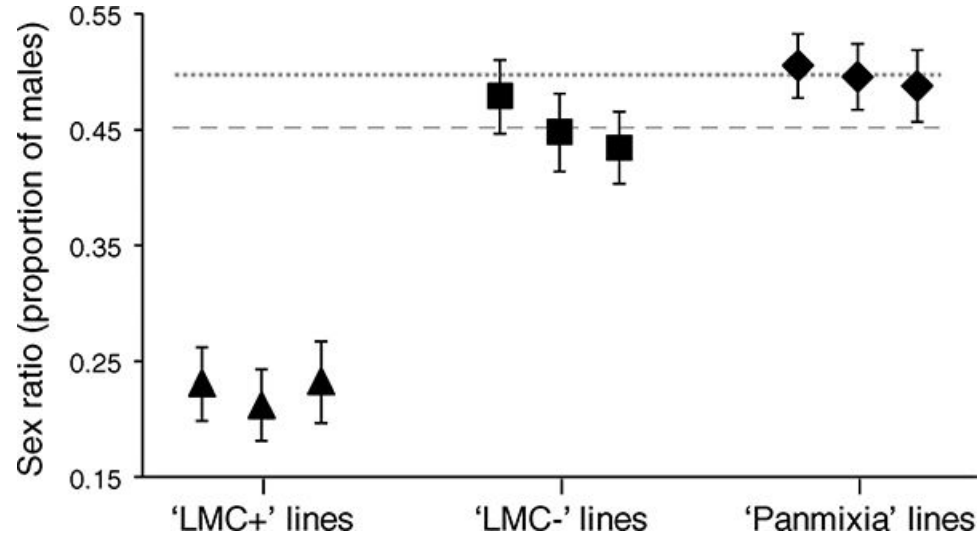
Эволюционная нестабильность отклонений от

1:1

- Допустим, что идеально для популяции иметь соотношение самок и самцов 4:1.
- Допустим, что самки рожают детенышей именно в такой пропорции (и допустим, что это определяется генами самки).
- Но в такой популяции среднестатистический самец будет оставлять вчетверо больше детей, чем среднестатистическая самка!
- Следовательно, самка, которая родит больше сыновей, оставит больше внуков.
- Следовательно, любая мутация, повышающая долю сыновей в потомстве, будет немедленно поддержана отбором и будет распространяться.

- Принцип Фишера не срабатывает (эволюционно стабильным будет соотношение, отличающееся от 1:1), если высока вероятность близкородственных скрещиваний.
- Потому что если ваши сыновья будут скрещиваться с вашими же дочерьми, то число ваших внуков определяется только числом ваших дочерей, а сына хватит одного.

Паутинные клещи (Tetranychidae)



Процент сыновей в потомстве самок из линии LMC+ , LMC– и Panmixia.
Пунктирная линия - теоретически ожидаемый уровень для LMC+, точечная — для Panmixia.

На основе одной и той же природной популяции паутинных клещей создали 9 лабораторных популяций. Первые 3 (LMC+) 54 поколения выращивали в условиях максимальной конкуренции между братьями: спаривания происходили только между потомками одной и той же самки. Во второй тройке (LMC–) группы спаривания состояли из потомства 10 самок. В третьей (Panmixia) группы включали потомков 100 самок.

Эволюционно стабильное соотношение полов должно соответствовать формуле $(N - 1)(2N - 1)/N(4N - 1)$, где N — количество самок, чье потомство составляет одну «группу спаривания».

Раздельнополость

- Почему распространена раздельнополость, если гермафродитизм с перекрестным оплодотворением, казалось бы, более эффективен (все особи могут оставлять потомство).
- С позиций *пользы для вида* ответить на этот вопрос трудно.
- Зато можно предложить объяснение, основываясь не на логике *пользы для вида*, а на логике *эволюционно-стабильных стратегий*.
- Начнем с популяции перекрестно оплодотворяющихся гермафродитов и попробуем показать, почему такое состояние может оказаться эволюционно нестабильным.

Возможные подсказки:

- Сперматозоиды малы и дешевы, яйцеклетки – наоборот. Как это должно влиять на конкуренцию между особями?
- В какой роли – мужской или женской – будут стараться выступить гермафродиты при спаривании (если у них есть возможность выбора)?
- Раздельнополость, кажется, более характерна для активных, быстро передвигающихся организмов (хордовые, членистоногие, головоногие), гермафродитизм – для медленных и неподвижных (дождевые черви, улитки, многие кораллы, растения)

**Перекрестно-оплодотворяющиеся
гермафродиты
(П.О.Г.)**



У некоторых медлительных животных стратегия П.О.Г. , по-видимому, вполне устойчива; «конфликт полов» не проявляется (улитки)

Перекрестно-оплодотворяющиеся гермафродиты

1. Производство сперматозоидов дешево, а яйцеклеток – дорого, особенно если о яйцеклетках нужно еще и заботиться (охранять кладку и т.п.)
2. Поэтому каждая особь потенциально может оставить гораздо больше потомков, выступая в роли отца, чем в роли матери.

3. Поэтому многие П.О.Г. при спаривании конкурируют за возможность выступить в роли самца и стараются не оказаться в роли самки (вплоть до попыток откусить партнеру пенис и фехтования на пенисах)



Two specimens of *Pseudobiceros bedfordi* about to engage in penis fencing

4. Такое положение дел может оказаться эволюционно нестабильным, поскольку любая мутация, повышающая шансы особи на победу в конкуренции за право выступить в роли самца, с большой вероятностью будет поддержана отбором.

5. Логично предположить, что именно такой эффект с большой вероятностью будут иметь мутации, перераспределяющие ресурсы организма от женской репродуктивной функции в пользу мужской (те ресурсы, которые гермафродит тратит на производство яйцеклеток, можно использовать на увеличение скорости, силы и других качеств, повышающих шансы на победу в конкуренции за право выступить в роли самца).

6. Так в популяции могут распространиться мутанты, специализировавшиеся на мужской роли.

7. После экспансии таких мутантов остальные особи практически потеряют шанс выступить в роли самца (они будут заведомо проигрывать мутантам в конкуренции за мужскую роль), и им станет выгодно специализироваться на женской роли.
8. Специалисты-самцы и специалисты-самки будут иметь более высокую приспособленность, чем гермафродиты, и вытеснят их.
9. В этом рассуждении важную роль играет *активная* конкуренция между особями за право быть самцом. Может быть, именно поэтому раздельнополость более характерна для подвижных, активных животных, у которых такая конкуренция более вероятна.
10. Быстро передвигающимся животным легче найти партнера. Медлительным животным гермафродитизм может давать дополнительное преимущество, поскольку спаривание возможно с любой встреченной особью (у раздельнополых – только с особью противоположного пола, в среднем с каждой второй).