

Сведения о брачном поведении индийского павлина¹

У павлинов самец и самка не образуют сколько-нибудь постоянной семейной пары. Родители будущих птенцов весь год живут независимо друг от друга, а их встреча для спаривания мимолетна. Каждый взрослый самец на протяжении всего года пребывает на своем индивидуальном участке, куда не допускает других самцов. Там, где лес более сомкнут, площадь этих территорий составляет около 1 га (100 x 100 м), так что самцы-соседи редко встречаются лицом к лицу и могут судить о присутствии и местоположении соперников по их громким пронзительным крикам «мии-о...мии-о». В участках более разреженного леса участки самцов значительно меньше по площади, и здесь 5–6 самцов могут держаться неподалеку друг от друга, формируя нечто вроде глухариного тока. В пределах каждой территории есть особое место, предназначенное хозяином участка для спектакля, адресованного самкам. Обычно это пространство между двумя-тремя кустами, достаточное лишь для того, чтобы самец мог поворачиваться там с поднятым и полностью развернутым шлейфом. Трава в таком «алькове» вытоптана, а почва утрамбована движениями лап самца во время его токования.

Что касается самок, то они в начале сезона размножения объединяются в группы по 3–5 особей и в таком составе бродят по лесу, посещая по очереди индивидуальные участки разных самцов и выбирая партнера во время исполнения ими сложного брачного танца. При виде самок, оказавшихся на его территории, самец устремляется в свой альков и начинает демонстрации. И если производимое им впечатление окажется достаточным, чтобы склонить самку к спариванию, свидание заканчивается успехом. После этого самка в одиночестве строит гнездо, насиживает кладку и заботится о выводке. Самец же остается на своем участке, продолжая попытки склонить самок к копуляции.

Последовательность брачного поведения самца такова. Постояв некоторое время лицом к самке в таком положении, чтобы она могла лицезреть поднятый и развернутый шлейф (надхвостье, а не «хвост»), самец внезапно делает резкий поворот на 180° и выставляет на ее обозрение свой истинный серый клиновидный хвост и приспущенные ярко-оранжевые крылья, которыми он энергично трясет вверх-вниз (рис. 1а-б). Одновременно он короткими шажками пятится в сторону самки. Я полагаю, что именно это часть церемонии свидетельствует о ее адресном характере. Время от времени самец резко складывает крылья под хвостом изящной «бабочкой» (рис. 1г).

Если же самцу удастся сблизиться с самкой на дистанцию меньшую, чем длина шлейфа, характер демонстрации кардинально меняется. Наклонив вперед корпус, самец короткими резкими шажками подвигается все ближе к самке (рис. 1д), словно бы стараясь охватить ее наклоненными вперед перьями шлейфа. При этом время от времени широкие серые перья хвоста трутся друг о друга, треща и вибрируя, а по надхвостью при этом пробегает дрожь. В этот момент раздается громкое шуршание, напоминающее шелест листьев при порыве ветра («демонстрация дрожания» в приведенной ниже статье: Takahashi et al., 2008). Эти акции могут сменяться повторными по-

¹ Подробнее см. Панов Е.Н., Павлова Е.Ю. «Чей хвост лучше?». *Ranov-ethology. ru*. Публикации: статьи научно-популярные.



Рис. 1. Последовательность брачных демонстраций индийского павлина. Заповедник Аскания-Нова. Объяснения в тексте.

Рис. 2. Сигнальное поведение не половозрелых самцов, адресованное «в пустоту». Позы сопровождаются покачиванием оранжевых крыльев (показано стрелками). Заповедник Аскания-Нова.



воротами на 180°, с показом самке трясущихся оранжевых крыльев (видео см. на сайте panov-ethology.ru).²

Удивительно наблюдать также поведение молодых самцов, лишенных до поры до времени роскошного шлейфа. Эти юнцы подолгу стоят, подняв вертикально вверх свой невзрачный, куцый серый хвост клинышком (рис. 2). Это явно свидетельствовало о том, что у молодых птиц инстинктивное стремление красоваться возникает задолго до того, как появляется возможность предстать перед самками во всем павлиньем великолепии.

Зная о вольном характере взаимоотношений между самцами и самками, где нет места никакой супружеской привязанности, приходится удивляться при виде сцен невинного флирта павлинов в часы дневной сиесты. В научной литературе о павлинах не удалось найти какого-либо объяснения этому странному явлению, запечатленному нашей фотокамерой (рис. 3).

Самка устраивает гнездо на земле, выкапывая небольшое углубление в почве и выстилая его сухой травой и листьями. В кладке бывает обычно 4 - 7 яиц серовато-охристого тона с бледными красновато-рыжими пестринами. Самка усердно насиживает яйца примерно 30 дней, после чего появляются птенцы, покрытые густым пухом. Первое время она держится с выводком в малодоступных, хорошо защищенных участках леса и лишь позднее начинает выбираться с детьми на более открытые места. Молодые растут довольно быстро. В трехнедельном возрасте самцы и самки внешне уже отличаются друг от друга, но способности размножаться достигают лишь на третьем году жизни.

² Перед просмотром скачайте клип на свой компьютер, иначе при просмотре с сайта возможно торможение ролика.

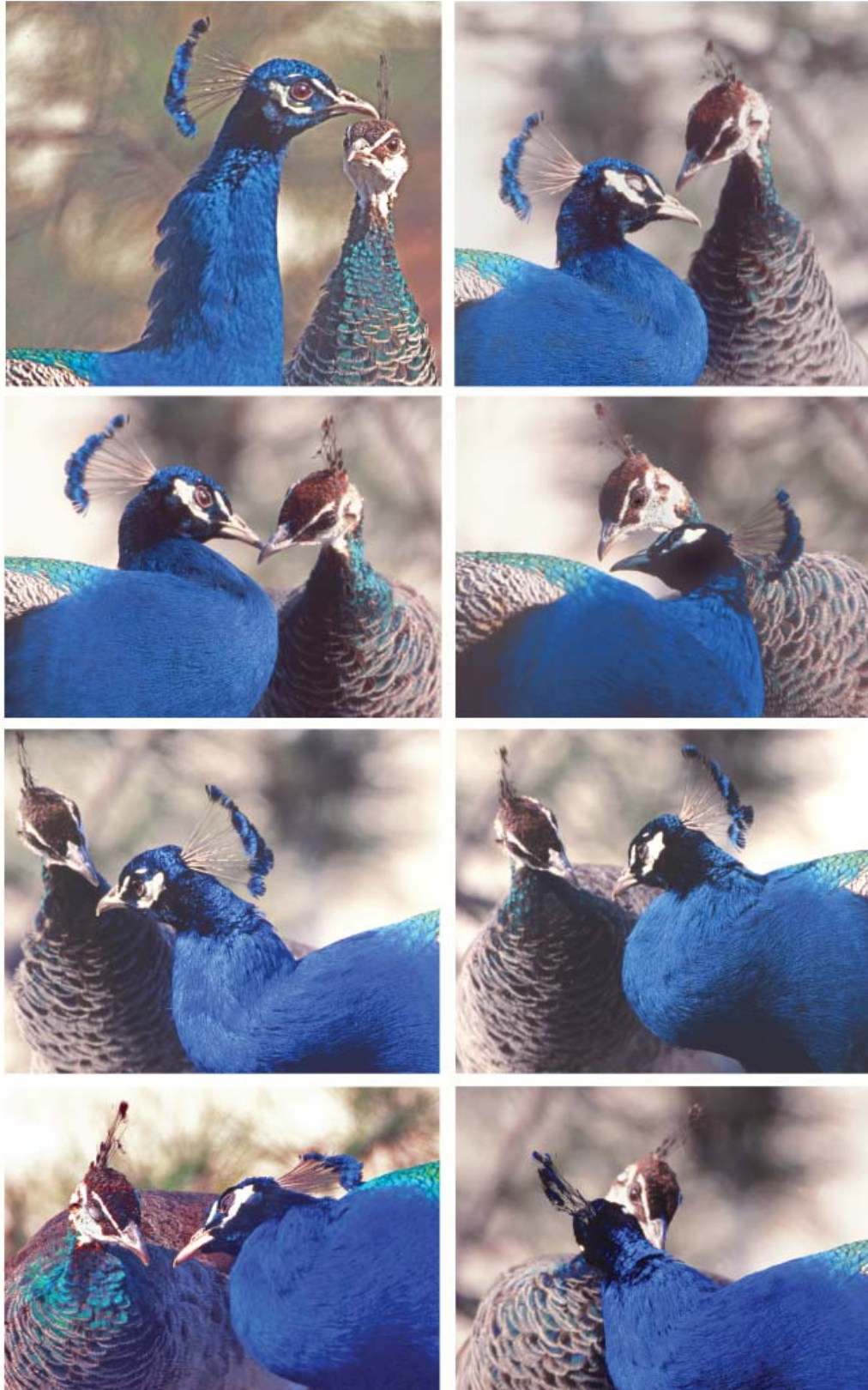


Рис. 3. Взаимодействия самца и самки павлинов во время дневного отдыха. Заповедник Аскания-Нова.

Фото: Е.Н. Панов

Takahashi M., Arita H., Hiraiwa-Hasegawa M., Hasegawa T.

Самки индийского павлина не отдают предпочтений самцам с наиболее эффектным шлейфом³

Считается, что роскошное надхвостье самцов индийского павлина *Pavo cristatus* сформировалось в ходе эволюции как результат предпочтений самок в отношении половых партнеров с хорошими генами. Задача этой работы состояла в том, чтобы исследовать роль шлейфа во взаимоотношениях самцов и самок в одичавшей популяции вида в Японии. Исследование продолжалось 7 лет. Мы не обнаружили свидетельств того, что самки проявляют предпочтения к самцам с наиболее экстравагантными шлейфами (такими, которые имеют большую длину, украшены большим количеством глазков, и с более симметричным их расположением). Эти результаты сходны с имеющимися для других видов курообразных. С учетом ранее полученных данных мы приходим к выводу, что шлейф сам по себе не является универсальным стимулом, на который направлены поиски самок, (2) подвержен малой межиндивидуальной изменчивости и (3) не может служить надежным индикатором общей конституции самца, что соответствует имеющимся физиологическим данным. Мы обнаружили также, что некоторые особенности сигнального поведения самцов во многом обусловлены поведением самок и коррелируют с успехом самцов у самок. В то время как шлейф и демонстрация самцов необходимы для успешной репродукции, в данной популяции самки осуществляют выбор самцов, ориентируясь на стимулах иные, чем те, которые поступают от демонстрации шлейфа самцами.

The elaborate train of male Indian peafowl, *Pavo cristatus*, is thought to have evolved in response to female mate choice and may be an indicator of good genes. The aim of this study was to investigate the role of the male train in mate choice using male- and female-centred observations in a feral population of Indian peafowl in Japan over 7 years. We found no evidence that peahens expressed any preference for peacocks with more elaborate trains (i.e. trains having more ocelli, a more symmetrical arrangement or a greater length), similar to other studies of galliforms showing that females disregard male plumage. Combined with previous results, our findings indicate that the peacock's train (1) is not the universal target of female choice, (2) shows small variance among males across populations and (3) based on current physiological knowledge, does not appear to reliably reflect the male condition. We also found that some behavioural characteristics of peacocks during displays were largely affected by female behaviours and were spuriously correlated with male mating success. Although the male train and its direct display towards females seem necessary for successful reproduction, we conclude that peahens in this population are likely to exercise active choice based on cues other than the peacock's train.

Существование резкого контраста между эффектно окрашенными самцами и неброскими самками у многих видов птиц привело Дарвина (Darwin, 1871) к идее полового отбора, согласно которой самки выбирают в качестве половых партнеров наиболее «красивых» самцов. Эта точка зрения сегодня стала господствующей среди тех, кто за-

³Takahashi M., Arita H., Hiraiwa-Hasegawa M., Hasegawa T. 2008. Peahens do not prefer peacocks with more elaborate trains. *Animal Behaviour* 75:1209-1219

нимается поведенческой экологией (см., напр., Andersson 1994). Считается, что половой отбор наиболее интенсивен у видов, у которых успех размножения разных самцов резко различен, что особенно характерно для тех птиц, у которых встреча полов происходит на токах.

Легко представить себе, что у таких видов может существовать тесная коэволюция предпочтений самок при выборе полового партнера и демонстраций самцов. В таком случае кажется объяснимым, почему только самцы имеют экстравагантное оперение, и только небольшой их доле удается оставить потомство. Однако выясняется, что не все случаи можно легко объяснить по этой схеме (см., напр., Gontard-Danek, Møller 1999; Fiske et al. 1998; Rintamäki et al. 2001).

Как оказалось, многие исследователи сталкиваются с практическими трудностями в идентификации тех стимулов, которые поступают от самцов и приводят к неравенству в количестве копуляций, которые они осуществляют на токах (Sæther et al. 2005). Лишь в некоторых исследованиях убедительно показано, что именно окраска оперения служит для самок главным ориентиром, при выборе партнера в таких условиях (Andersson 1989; Petrie et al. 1991; Stein, Uy 2006).

Особого успеха исследователи добились в объяснении функций изоширенного орнамента в оперении самцов индийского павлина *Pava cristatus* (Andersson 1989; Petrie et al. 1991; Stein, Uy 2006). Согласно их убеждениям, надхвостье павлина — это не только ориентир при выборе партнера самками, но и индикатор того, что самец обладает хорошими генами (Petrie 1994). Однако эта гипотеза не решает нескольких вопросов.

Во-первых, характеристики надхвостья, видимо, не единственный ориентир при выборе партнера самками, поскольку имеются факты, говорящие как за, так и против влияния особенностей этой структуры на успех размножения самцов. Успешными оказываются как самцы, обладающие шлейфом максимальной длины (см. напр., Petrie et al. 1991), так и иные (Rands et al. 1984; Loyau et al. 2005a), как с максимальным количеством глазков (Petrie et al. 1991; Loyau et al. 2005a), так и с заметно меньшим (Hasegawa 1995; см. также приложение к статье Gontard-Danek, Møller 1999). Кроме того, ряд исследователей, изучавших поведение самок павлина, указывают на функциональное значение поведенческих стимулов (Rands et al. 1984; Yasmin, Yahya 1996; Loyau et al. 2005a).

Во-вторых, вопрос, каким образом самки могут оценить качество надхвостья самца (ясно, что они не в состоянии подсчитать количество глазков), постоянно ставится, но до сих пор до конца не исследован (напр., Manning 1989; Petrie et al. 1991; Gadagkar 2003; Loyau et al. 2005a).

В третьих, нет согласия в том, какими признаками отличаются самцы с наиболее замысловатым узором надхвостья (Gadagkar 2003). Петри с коллегами сообщают о взаимосвязи (1) количества глазков и репродуктивного успеха самцов (Petrie et al. 1991; Petrie, Halliday 1994), (2) длины надхвостья и выживаемости самцов (Petrie 1992), (3) массы надхвостья и количества яиц на одного самца (Petrie, Williams 1993), (4) площади глазков и коэффициента роста и выживания птенцов (Petrie 1994), (5) доли перьев с глазками в надхвостье и конституции самцов (Petrie et al. 1996), (6) диаметра глазков и иммунокомпетентности самцов (Møller, Petrie 2002). Однако, не было обнаружено устойчивых связей вышеперечисленных признаков экстравагантности надхвостья друг с другом (Petrie, Williams, 1993; Petrie et al., 1996). Так, например, французские исследователи установили, что самцы павлина, которые успешно спаривались с самками, имели больше глазков, но более короткие надхвостья (Loyau et al., 2005a).

Сетер с соавторами (Sæther et al., 2000) указывают, что для понимания того, насколько устойчива избирательность самок к конкретным стимулам, поступающим от самцов, необходимо накопление фактов по многим популяциям вида, долгосрочные наблюдения — в равной мере за особями обоих полов. Только тогда можно будет проверить адекватность существующих гипотез и снять противоречия между разными точками зрения. В данной статье представлен материал, полученный при наблюдениях за размножающейся популяцией индийского павлина, продолжавшимися на протяжении 7 лет.

В нашу задачу входило установить, (1) предпочитают ли самки данной популяции самцов с более длинным надхвостом или с большим количеством глазков на надхвосте (2), влияет ли симметричность расположения глазков на успех самцов у самок, как утверждают (но не доказывают) исследователи, работавшие с другими популяциями (напр. Petrie et al. 1991), а также (3) выяснить, какие именно характеристики демонстрации дрожания самцов могут воздействовать на их привлекательность для самок.

Методы

Общие замечания

Изучали свободно живущую популяцию павлинов в Кактусовом Парке Изу (34°35' с.ш., 139°05' в.д.; площадь около 15 га), в Шизока (Япония), начиная с 1994 г. Общая численность популяции за все время исследований варьировала от 75 до 104 особей. Птиц метили цветными кольцами. Всего были помечены 90.7% всех самцов и 61.5% самок. Для опознавания прочих особей использовали такие не меняющиеся признаки как окраска крыльев, плечевых партий и оперения горла (Somes, Burger 1991, 1993), а также конфигурацию неоперенных участков белой лицевой кожи. При опознавании наблюдатели использовали при необходимости фотографии конкретных птиц. Соотношение в числе взрослых самцов (старше трех лет) и взрослых самок (старше года) варьировало от 0.92 до 1.69, то есть оно было сдвинуто в пользу самцов. Территориальные самцы, охранявшие индивидуальные участки, составляли 72.9-84.1% от общего числа взрослых самцов.

Большинство самцов ежегодно формировали тока, где дистанции между ними составляли 7-10 м. Эти агрегации имели промежуточный характер между классическими (см., например, Petrie et al. 1991) и разреженными (exploded — Galusha, Redd 1992) токами. Материал собирали с начала апреля по середину июня в 1995-2001. Время наблюдений составило 307 дн. От одного до пяти наблюдателей с тремя видеокамерами прослеживали происходящее с 05.00 до 17.30 (время, когда самки посещают самцов). Для 52 самцов получены данные, позволяющие оценить роль глазчатых пятен на надхвосте в привлекательности их для самок (200 самцов/лет). Для самок эти цифры составляют 25 особей (45 самок/лет). В 1998-2001 гг. наблюдения за взрослыми самками продолжались в среднем 18 ч. на протяжении не менее 7 дн. Во всех случаях поведение фокальных птиц фиксировали с интервалом в 1 мин.

Успех самцов у самок

Для последующих двух процедур анализа мы оценивали успех самцов по двум показателям. Во-первых, для оценки относительного успеха самцов в популяции в целом оценивали общее число копуляций, осуществленных данным самцом в конкретный год. Не принимали во внимание ни насильственные копуляции нетерриториальных самцов, ни успешные их попытки спаривания. Во-вторых, для анализа предпочтений самок, статус самца как потенциального производителя оценивали по характеру предкопуляционно-

го поведения самок. Это было сделано для того, чтобы уменьшить вероятность исключения из анализа потенциальных половых партнеров самки, что могло быть следствием ограниченного времени сессии наблюдений (которые не были круглосуточными). Отношение самки к данному территориальному самцу ранжировали по трехбалльной системе: 1. самка минует территорию, не останавливаясь; 2. самка реагирует на демонстрацию самца пассивно; 3. самка стимулирует самца к дальнейшим ухаживаниям, раз за разом пробегая вокруг него⁴.

По нашим наблюдениям, самки склонны повторно (repetitively) вступать в предбрачные взаимодействия с конкретным самцом (или самцами) и спариваться с ним позже (см. также Petrie et al. 1992). Соответственно, мы фиксировали все такие круговые пробежки фокальных самок, и рассматривали те посещения самкой территории самца, где самка проделывала *более двух пробежек*, как «визит по предпочтению» (preferred visit). Посещения с менее чем тремя пробежками исключали из анализа. Каждое посещение фокальной самкой самца оценивалось как оказанное ему предпочтение либо как отказ от данного партнера. Число посещений первого типа, адресованных данному самцу (разброс от 0 до 41) на протяжении всех четырех лет четко коррелировало с количеством копуляций, осуществленных данным самцом (0 - 12) за ($r = 0.87-0.98$, $N = 34-38$, всюду $P < 0.001$). Более того, копуляции неизменно предшествовало посещением первого типа, что свидетельствует о справедливости рассмотрения таких посещений в качестве надежного показателя статуса самца, посещаемого таким образом, как предпочтительного полового партнера.

Оценка черт внешней морфологии самцов

Надхвостье каждого самца фотографировали на протяжении нескольких дней каждого сезона в те моменты, когда оно было полностью развернуто. Количество глазков подсчитывали независимо несколько наблюдателей, которые затем высчитывали для каждого самца индекс варьирующей асимметрии (ВА), с использованием одного и того же набора фотографий. Далее единый индекс выводили для каждого самца на основе соглашения между данными разных наблюдателей. Мы определяем ВА индекс как процент числа пар глазков (размещенных на горизонтали), но утративших один из симметричной их пары, деленный на общее число глазков на надхвостье. Таким образом, низкое значение ВА указывает на более симметричное их расположение (нулевое значение отвечает полной симметрии).

Мы использовали этот индекс вместо применявшегося в других исследованиях, поскольку в них ВА высчитывали просто как разницу между числом глазков справа и слева на надхвостье (Manning, Hartley 1991; Hasegawa 1995), что не всегда отражает истинную степень симметрии. Что касается прочих морфологических признаков, то их оценивали в конце репродуктивного сезона, перед линькой. Самцов отлавливали на прикормку по методике, используемой служителями парка. Были обследованы 16 самцов в 1997, 10 в 1999 и 8 в 2000 годах. При взвешивании и измерении длины шпор, клюва, крыла, надхвостья и хвоста мы следовали методикам Петри с соавторами (Petrie et al. 1991). В отличие от них, мы измеряли также длину хохла — от основания до конца самого длинного пера, а также при измерении тарзуса не учитывали длину метатарзуса. Для билатеральных признаков (таких, например, как шпоры) брали среднее между из-

⁴ Типичная последовательность брачного поведения вида описана в работах: Ridley et al. 1984 и Petrie et al. 1992.

мерениями для левой и правой сторон. Удалось сопоставить данные по длине надхвостья и успехом у самок для 24 самцов (33 самцов/лет).

Оценка демонстрации дрожания у самцов

Эту демонстрацию самец использует, находясь на короткой дистанции от самки, когда поднятое надхвостье мелко трясется, производя при этом шелестящие звуки (см., напр., Ridley et al. 1984). Во время одного визита самки на его территорию самец может производить более 20 сеансов, включающих в себя по несколько актов дрожания. Сеанс длится от одной до 400 с, с быстрыми изменениями интенсивности этих звуков. Сами звуки генерируются примерно дважды в секунду. Зафиксированы 2039 сеансов дрожания у фокальных самцов в 1997 и 1998 гг., которые использовали для анализа на популяционном уровне. Выборка из 5209 сеансов (1998 - 2001 гг.) проанализирована для выявления предпочтений конкретных самок. В последнем случае во внимание принимали другие данные. Например, характер поведения фокальной самки между сеансами дрожания самца (ее круговые пробежки или их отсутствие). Кроме того мы подсчитывали четыре других поведенческих переменных для каждого самца в каждый сезон. Это 1) число сеансов дрожания в минуту; 2) время, затраченное на эти демонстрации (их число в минуту); 3) средняя длительность сеанса в секундах; 4) средняя частота дрожаний в секунду (сеансы длительностью менее 5 с не учитывали). При оценках предпочтений самок подсчитывали также число сеансов на один визит (для переменной 1) и число дрожаний на один визит (для переменной 2). Без этого мы бы не имели возможности приравнять друг другу наблюдения разной длительности по разным самцам.

Анализ

Мы анализировали данные о самцах на уровне всей популяции несколькими способами. Во-первых, мы проверили влияние признаков (trait) самцов на количество копуляций с помощью генерализованной смешанной линейной модели (ГСЛМ) с пуассоновским распределением данных. Номер самца и год наблюдения рассматривались как случайные факторы, чтобы избежать псевдорепликаций — повторного использования одной и той же особи при анализе влияния одного и того же признака на спаривание. Каждый признак самцов был включен в модель как фиксированный фактор для анализа его влияния на успех спаривания самца⁵. Для анализа использован пакет статистических программ R 2.5.1 (R Development Core Team 2007).

Во-вторых, мы исследовали два типа множественной регрессии по данным, полученным для фокальных самок, с биномиальным распределением этих данных. Номер самки и год наблюдения рассматривались как случайные факторы при анализе предпочтений самками самцов.

Данные, распределение которых отличалось от нормального статистически значимо, а также данные, полученные из небольших выборок, анализировались с помощью непараметрических статистических критериев. Ко всем другим данным применяли параметрические критерии. Все использованные статистические критерии — двусторонние. Все величины в разделе Результаты представлены как средняя \pm стандартное отклонение.

⁵ Случайные факторы, фиксированные факторы — это термины из регрессионного анализа, их не следует понимать буквально.

Результаты

Все 268 наблюдавшихся копуляций были осуществлены территориальными самцами. Наиболее успешные из них участвовали в 14.9 - 31.4% всех спариваний за данный сезон. Таким образом распределение копуляций среди территориальных самцов отличалось от случайного (критерий Колмогорова-Смирнова: $D = 0.49 - 0.76$, $N = 20 - 37$, всюду $P < 0.01$). Те самцы, которые добивались большего успеха в один год, показывали ту же тенденцию на следующий (данные по 6 самцам за разные годы: $r_s = 0.51 - 0.87$, $N = 18 - 34$, всюду $P < 0.03$). Самка вступала в среднем 30 раз в контакты с 11.2 территориальными самцами, включая сюда 5.9 визитов по предпочтению (данные по 45 парам самец-самка за 10 ч). Среднее число демонстраций дрожания, адресованных самке, составляло 78.7, среднее число копуляций, в которых самки принимали участие, равнялось 0.9 — в ответ на 5.4 попыток ухаживания со стороны самцов. Доля самцов, выбранных фокальными самками, от общего числа самцов составила $23.8 \pm 10.2\%$. Примерно половина самок (40.9 - 56.5%) копулировали неоднократно. Все самки, находившиеся под наблюдением, возвращались для брачных игр и копуляций к предыдущему партнеру (или партнерам). Это указывает, что в своем выборе они полагаются на тактику «наилучший вариант из некоторого фиксированного множества» (best-of-N — см. Petrie et al. 1991, 1992).

Морфология самцов и успех их у самок

Характеристики надхвостья

Выявлена тенденция, согласно которой самец обладает количеством глазков, сходным с наблюдавшимся у него в предыдущий год (при шести сопоставлениях за два последовательных года: $r = 0.53 - 0.88$, $N = 20 - 31$, всюду $P < 0.05$), но того же нельзя сказать о ВА индексе ($r_s = -0.20 - 0.38$, $N = 20 - 31$, всюду $P > 0.08$). Взаимосвязи между тремя показателями особенностей надхвостья оказались следующими: число глазков отрицательно коррелировало (или показывало такую тенденцию) с ВА индексом в 4 из 7 лет, но не в другие 3 года ($r_s = -0.46$ до -0.04 , $N = 24 - 37$, $P = 0.01 - 0.83$). Не обнаружено корреляций длины надхвостья с количеством глазков ($r_s = -0.13 - 0.43$, $N = 8 - 14$, всюду $P > 0.26$) или с ВА индексом ($r_s = -0.10 - 0.37$, $N = 8 - 14$, $P > 0.27$) за все 7 лет.

По данным всех наблюдений при анализе ГСЛМ не обнаружено достоверного влияния трех показателей структуры надхвостья на успех самцов у самок (табл. 1). Те же результаты получены при других методах анализа. Во-первых, изменения этих показателей у самца от сезона к сезону не приводят к соответствующим изменениям его успеха у самок: 24 самца, статус которых в восприятии самок менялся от года к году, не были более успешными в те сезоны, когда имели больше глазков на надхвостье (в успешные годы 149.9 ± 5.8 ; в неуспешные 150.4 ± 5.3 ; критерий Стьюдента для сопряженных пар: $t_{23} = 0.67$, $P = 0.42$) или меньшее значение ВА индекса (успешные годы 2.75 ± 1.93 ; неуспешные 2.98 ± 2.57 ; критерий Вилкоксона для сопряженных пар: $z_{23} = -0.43$, $P = 0.67$). Во-вторых, не обнаружено влияния комбинирования разных параметров надхвостья на варьирование успеха самцов на протяжении всех 7 лет ($R^2 = 0.01 - 0.08$, $N = 20 - 37$, $F = 0.13 - 0.92$, всюду $P > 0.41$).

Сходным образом, при анализе избирательности самок по методу ГСЛМ не обнаружено влияния двух параметров надхвостья на предпочтения фокальных особей (для числа глазков: $z = 0.92$, $P = 0.36$; для ВА индекса: $z = -0.07$, $P = 0.95$; в обоих случаях количество наблюдений 577).

Таблица 1. Взаимосвязи между морфологическими и поведенческими характеристиками самцов и их успехом у самок (кол-во копуляций)

Характеристики самцов	n			m±SE	z	P
	Кол-во наблюдений	самцы	годы			
Особенности шлейфа						
Кол-во глазков	200	52	7	0.03±0.02	1.35	0.18
ВА индекс	200	52	7	0.01±0.02	0.33	0.74
Длина шлейфа*	33	24	3	0.02±0.06	0.35	0.72
Другие признаки морфологии						
Масса тела**	29	22	3	-1.75±2.48	-0.70	0.48
Длина плюсны***	33	24	3	0.01±0.03	0.43	0.67
Длины шпоры***	33	24	3	-0.05±0.09	-0.52	0.60
Длина клюва***	27	22	3	0.04±0.12	0.32	0.75
Длина крыла***	33	24	3	-0.04±0.32	-0.11	0.91
Длина хвоста***	34	25	3	-0.07±0.12	-0.58	0.56
Длина хохла***	29	21	3	0.02±0.06	0.27	0.79
Демонстрации дрожания						
Кол-во сеансов демонстрации дрожания (сеансы/мин)	45	27	2	20.36±5.83	3.49	< 0.001
Время затраченное на эти демонстрации (дрожаний/мин)	45	25	2	0.49±0.16	3.00	<0.01
Средн. длительность одного сеанса (с)	41	24	2	0.01±0.02	0.53	0.59
Средн. кол-во сеансов демонстрации дрожания (сеансы/мин)****	39	24	2	0.29±1.12	0.26	0.80

Статистические показатели (z, P) основаны на ГСЛМ, построенной для анализа влияния характеристик самцов на количество копуляций. Использованы данные за весь период наблюдений (1995-2001). В модели предполагается пуассоновское распределение данных; номер самца и год наблюдения включены в модель как случайные факторы, чтобы избежать псевдорепликаций — повторного учета одной и той же особи.

Описание методики измерения характеристик самцов см. в тексте.

* Измерения металлической рулеткой с точностью до 1 мм.

** Измерения с точностью до 100 г с помощью пружинных весов.

*** Измерения с точностью до 0.01 мм с помощью штангенциркуля с цифровым дисплеем.

**** Исключены сеансы короче 5 с.

Другие признаки внешней морфологии самцов

Все показатели указывают на существование полового диморфизма у взрослых птиц (в том числе более крупные размеры самцов в сезон размножения) за исключением длины хохла (M. Takahashi и N. Arita, неопубл.). Однако, только изредка обнаруживалась положительная корреляция этих показателей с успехом самцов у самок (они касались длины крыла в 1997 г. и веса тела в 1999г.). Ни один из показателей не был связан очевидным образом с характеристиками успеха самцов более чем в один из сезонов.

Смертность от хищников

При сравнении характеристик надхвостья у выживших самцов с тем, чем обладали погибшие от хищничества, мы получили следующие результаты. Во-первых, не обнаружено различий в числе глазков у тех и у других (у выживших 149.4 ± 4.9 , $N = 44$, у павших жертвой хищников 149.0 ± 14.0 , $N = 7$; критерий Манна-Уитни: $U = 101.5$, $P = 0.15$). Во-вторых, значения ВА индекса было немного ниже у выживших (2.98 ± 1.74 , $N = 44$; у погибших 8.95 ± 9.96 , $N = 7$; критерий Манна-Уитни: $U = 91.5$, $P = 0.08$). В-третьих, погибшие обладали надхвостьями значительно большей длины: 161.4 ± 1.46 мм, $N = 4$ против 153.5 ± 6.9 мм, $N = 20$ (U test: $U = 7.0$, $P = 0.04$). Не найдены достоверные различия между долей погибших самцов из тех, которые копулировали с самками (4 из 7) и долей выживших из той же категории ($21/44$): $\chi_1^2 = 0.21$, $P = 0.64$). Это может свидетельствовать в пользу предположения, что смертность не выше среди самцов, не принимавших участия в спариваниях.

Демонстрация дрожания и успех самцов у самок

Различия между самцами в поведении

Суммируя все полученные данные по самцам, можно утверждать, что более успешные самцы проделывают больше сеансов дрожания и отдают этой демонстрации больше времени. При этом, однако, эти сеансы в среднем не самые длительные, а темп динамики дрожаний не максимален (табл. 1). Сходные результаты получены при анализе предпочтений самок. Значимые различия в числе сеансов дрожания выявлены у самцов избранных и отвергнутых (ГСЛМ: 566 наблюдений; $z = 8.32$, $P < 0.001$) и во времени, затраченном ими на эту демонстрацию (529 наблюдений; $z = 7.22$, $P < 0.001$). Не удалось обнаружить различий между средней длительностью сеансов у тех и других (450 наблюдений; $z = 0.95$, $P = 0.34$) и средних длительностей сеансов (440 наблюдений, $z = 1.11$, $P = 0.27$). Прежде чем утверждать, что успеха добивались самцы, которые чаще и дольше демонстрировали, мы проанализировали изменчивость этих параметров в поведении одних и тех же самцов в разное время.

Временные различия в поведении одного и того же самца

Характер избирательности самки варьирует в разные дни (см. также Petrie et al. 1992). Самки посещают предпочитаемых ими самцов многократно, но не всегда проделывают при этом круговую пробежку. Мы сравнили характер демонстрации дрожания у одного и того же самца в тех случаях, когда самка в то же самое время несколько раз выполняет пробежку, с ситуациями, при которых она не делает этого. Всего проанализировали данные по 38 самцам за весь период наблюдений (1998 — 2001 гг.), которым отдала предпочтение по крайней мере одна фокальная самка.

Оказалось, что некоторые особенности демонстративного поведения самца меняются от случая к случаю, тогда как другие остаются постоянными. Например, в 1998 были обнаружены значимые различия в двух разных типах ситуаций между числом сеансов дрожания [самка бежит (preferred occasions): 9.28 ± 6.17 ; другое: 2.04 ± 0.62 ; критерий Стьюдента для сопряженных пар: $t_{10} = 4.11$, $P = 0.002$] продолжительностью времени, затраченного на демонстрацию (самка бежит: 307.13 ± 157.89 ; другое: 78.34 ± 34.60 ; критерий Стьюдента для сопряженных пар: $t_{10} = 5.26$, $P < 0.001$). При этом не различались средние по длительности сеансов дрожания (самка бежит: 41.83 ± 18.49 ; другое: 37.48 ± 16.74 ; критерий Стьюдента для сопряженных пар: $t_{10} = 1.07$, $P = 0.31$) и средние

по темпу дрожания (самка бежит 0.40 ± 0.08 ; другое: 0.40 ± 0.05 ; критерий Стьюдента для сопряженных пар: $t_{10} = -0.12$, $P = 0.91$). Такие же результаты были получены в три другие сезона.

Различия в демонстрациях дрожания у разных самцов и у одного и того же самца в разных ситуациях подчиняются сходным правилам, когда сравниваются две выборки ситуаций (самка проявляет или не проявляет предпочтений к данному самцу). Это свидетельствует о том, что отдельные параметры демонстрации дрожания могут меняться вне зависимости от характера мотиваций самки.

В соответствии с этим выводом мы интегрировали с двумя параметрами надхвостья (число глазков и ВА индекс) только два поведенческих показателя, именно, среднюю длительность сеанса дрожания и средний темп дрожаний. Оказалось, что комбинация этих четырех переменных отвечает лишь за небольшую долю дисперсии в степени успеха спаривания самцов в 1997 и 1998 гг. ($R^2 = 0.14$ и 0.20 , $F = 0.51$ и 0.79 , в обоих случаях $N = 18$ и $P > 0.55$). Ни в один из других сезонов годы не найдено никаких достоверных частных корреляций этого суммарного показателя с успехом самцов у самок.

Обсуждение результатов

Влияние особенностей облика самцов на их успех у самок

Исследования на павлинах привели к почти полному согласию относительно незначительного влияния на успех самцов признаков их внешней морфологии, не считая феномена глазков их (Petrie et al. 1991; настоящая работа). Однако, роль последних и длины надхвостья остаются противоречивыми (см. табл. 2).

Таблица 2. Влияние двух морфологических характеристик шлейфа на успех спаривания павлинов и коэффициенты вариации этих характеристик (по результатам исследования пяти разных диких популяций).

Измерения шлейфа	Англия (Оксфорд)	Англия (Уипснейд)	Индия	Франция	Япония
Кол-во глазков (CVs)	-	Positive ¹ (4.3-8.5%)	-	Positive ² ,No ³	No (3.2-5.9%)
Длина шлейфа (CVs)	No ⁴ (4.5%)	(4.7, 6.8%) ⁵	Positivex ⁶ (4.6%)	Negative ¹	No (3.8-6.9%)

Показана связь между характеристиками шлейфа и успехом спаривания (положительная, отрицательная или отсутствие связи) фокальных самцов из той или иной популяции. В скобках приведены коэффициенты вариации (CV) этих характеристик. Если коэффициенты не были указаны в оригинальных публикациях, мы вычисляли их, используя таблицы и рисунки из этих публикаций, когда они содержали необходимую информацию. Коэффициенты вариации характеристик шлейфа во всех популяциях оказались небольшими, несмотря на то, что связи между этими характеристиками и успехом спаривания оказались совершенно различными в разных популяциях.

¹ Petrie et al. (1991); коэффициенты вариации вычислены по данным рис. 3 в: Petrie et al. (1991) и таблицы 1 в: Petrie, Williams (1993); также таблицы 1 в: Petrie et al. (1996).

² Loyau et al. (2005a).

³ Loyau et al. (2007).

⁴ Rands et al. (1984); коэффициенты вариации вычислены по данным таблицы 1.

⁵ Таблица 1 в: Petrie, Williams (1993); Таблица 1 в: Petrie et al. (1996).

⁶ Yasmin & Yahya (1996); коэффициенты вариации вычислены по данным таблицы 1

В соответствии с нашими данными, ВА индекс не связан очевидным образом с размерами надхвостья и с успехом самцов у самок, что указывает на отсутствие направленного отбора по данному признаку. Самки не выбирают самцов с надхвостьями, которые характеризуются симметричным расположением глазков на надхвостье. Кроме того, анализ на уровне локальной популяции показал, что ни в один из сезонов особенности надхвостья не служили для самок ключевыми для их избирательности (см. Приложение).

Удивительно то, что данные по двум исследованным популяциям приводят к прямо противоположным заключениям. (1) Положительная связь между параметрами надхвостья и успехом самцов показана в Великобритании (Petrie et al., 1991) и не обнаружена в Японии (данная работа); (2) увеличение и уменьшение числа глазков влечет за собой соответствующие изменения в первом регионе (эксперименты: Petrie, Halliday, 1994), но не оказывает того же эффекта в Японии (наблюдения за естественным ходом процесса); (3) самцы с более длинным надхвостьем лучше выживают (зимой) по данным британских орнитологов (Petrie 1992), но этого нет в брачный сезон в Японии.

Непонятно, почему некоторые исследователи обнаруживают связи и их причинность между морфологией самцов и предпочтениями самок, тогда как другим не удается сделать это. Во-первых, наши результаты не изменились, когда мы использовали в качестве показателя успеха самцов количество копуляций, в которых участвовали все самки (M. Takahashi, неопубл.). Иными словами, морфологические различия не служат показателем цены, которую самец платит за успех (ср. Petrie et al. 1991).

Во-вторых, сопоставление наших данных по предпочтениям конкретных самок с соответствующими материалами Петри с соавторами (Petrie et al. 1991) позволяет нам оставить в стороне некоторые побочные факторы, которые могли бы быть ответственными за различия между сравниваемыми популяциями (например, неодинаковые условия их обитания, разница в генетической конституции, степень концентрации самцов и т.д.).

В-третьих, мы не обнаружили различий в изменчивости тех признаков, которые рассматривались в обоих исследованиях. Характеристики надхвостья сравнительно мало изменчивы (максимальный CV = 8.5%; см. табл. 2). Считается общепринятым, что при выборе самцов самки могут полагаться на широко варьирующие их признаки (см., напр., Jennions, Petrie 1997). В то же время изменчивость в длине украшенного надхвостья (3.8 - 6.9%) почти та же, что и скромно окрашенного хвоста самцов (4.0 - 6.6%) (Takahashi, неопубл.; см. также Cuervo, Møller 2001, приложение).

Одна из возможных причин противоречий в выводах может заключаться в несоответствии в сроках наблюдений. Британские исследователи (Petrie et al., 1991; Petrie, Halliday, 1994) не вели их в вечернее время, когда мы зарегистрировали 21.1% всех копуляций. В работах Петри анализировали лишь по одному спариванию у тех самок, которые копулировали неоднократно. (Petrie et al. 1991, 1992). Мы избежали проблемы нехватки данных, проистекающей из недостаточной длительности наблюдений (Møller, Jennions 2001; Jennions, Møller 2003), спланировав работу на 7 лет, что позволило получить весьма обширный массив данных.

Другая причина несоответствий может быть связана с неодинаковым возрастом самцов, находившихся под наблюдением. В предыдущих исследованиях нередко роль надхвостья в приобретении самцами территорий и в их успехе у самок, а также в плане иммунной устойчивости рассматривали на материале особей в возрасте двух и трех лет (Petrie et al. 1991; 1996; Loyau et al. 2005a; Møller, Petrie 2002), Между тем, в этом

возрасте надхвостье еще не достигает полного развития (Sharma 1974; Hillgarth 1984; Manning 1987, 1989; Petrie 1993; Møller, Petrie 2002). Нам кажется более правильным проводить различия между самцами в возрасте четырех лет и более молодыми, поскольку последние в естественных условиях обычно не имеют успеха у самок (M. Takahashi, неопубл.). Известно, что самцам второсортным и третьесортным в плане числа глазков на надхвостье в большинстве популяций не удается спариваться с самками (Petrie et al. 1991; Petrie, Halliday 1994; Loyau et al. 2005a; данное исследование). В британской популяции свыше 80% фокальных самок не имеют шанса доступа к наиболее ярко окрашенным самцам на токах, где присутствует с десятков самцов (см. приложение к статье: Petrie et al. 1991).

Важно и то, что результаты в пользу теории полового отбора охотно публикуются и широко цитируются затем в литературе по данной тематике (Alatalo et al. 1997; Gontard-Danek, Møller 1999; Simmons et al. 1999). Но не менее важно освещение данных, не совпадающих с устоявшейся точкой зрения (напр., Sæther et al. 2000; Møller, Jennions 2001), что дает возможность лучше разобраться в истинной сути явления.

При проведении последующих исследований прежде всего необходимо получать как можно более основательные массивы данных для проверки того, универсальным ли является выбор самками самцов с наиболее эффектно окрашенными надхвостьями. При этом важно принимать во внимание факт высокой устойчивости орнамента надхвостья у одного и того же самца и постоянство его успеха у самок в разные годы (что, возможно, связано с предпочтениями самки в отношении своих прежних половых партнеров — M. Takahashi, неопубл.). Необходимо также исследовать возможное значение для избирательности самок стимулов иных чем, скажем, ВА индекс, например интенсивность звуков шуршания (Manning 1989), характера территории самца (Petrie 1994), общего эффекта его окраски (Petrie, Halliday 1994) или плотности расположения глазков (Loyau et al. 2005a). Полезно было бы исследовать особенности зрения самок (Harper 2006), даже при том условии, что эту систему считают идентичной у всех представителей отряда курообразных [в частности, из-за отсутствия у них зрительного пигмента, ответственного за восприятия ультрафиолетовой зоны спектра (Hart 2002)], несмотря на разнообразие окраски у видов этой группы птиц (Hart 2001).

Влияние демонстрации дрожания на успех самцов у самок

Было показано, что повторяющиеся круговые пробежки самки несомненно стимулируют интенсификацию демонстраций дрожания и удлинение ее сеансов. Таким образом, фактор устойчивости этих демонстраций во времени (и участие в них нескольких самцов) выглядит зависящим скорее от уровня мотивации самки, нежели самца. Исследования на видах птиц, размножающихся на токах, вновь и вновь подтверждает трудность разграничения причины и следствий происходящего: вызвана ли активность демонстраций самцов успешностью их в доступе к самкам или же этот успех достигается увеличением этой активности (Gibson, Bradbury 1985; McDonald 1989; Höglund et al. 1997; Shorey 2002)? Все количественные оценки актов дрожания (Rands et al. 1984; Petrie, Williams 1993; Loyau et al. 2005a,b) в этом смысле проблематичны, тогда как прочие показатели, исследованные нами, не выглядят коррелирующими с успехом самцов у самок. Даже если высокая интенсивность акций дрожания дает самке некую информацию о качестве самца, например, о состоянии его здоровья (Loyau et al. 2005b), эта демонстрация сама по себе не может служить руководящей нитью в выборе самки, поскольку та должна вызвать сначала такое поведение самца, начав круговые пробежки.

Какие факторы влияют на успех самца у самок?

Рендс с соавторами (Rands et al. 1984) называют четыре фактора, которые потенциально могут выполнять эту функцию. Это (1) привлечение самки на токовую площадку самца (например, звуковыми сигналами); (2) стимулирующие демонстрации самца; (3) облик самца; (4) расположение токовой площадки относительно других. Как показано выше, наблюдения в пяти разных локальных популяциях павлинов не дают возможности сделать непротиворечивые выводы относительно факторов (2) и (3), при том, что не было дано оценок звукового компонента демонстрации дрожания. Что касается фактора (4), создается впечатление, что размеры токовой площадки не являются важными с точки зрения самок (Rands et al. 1984), как и месторасположение самца относительно прочих держателей территорий на току (Petrie et al. 1991; Hillgarth 1984; Rands et al. 1984; Loyau et al. 2007; M. Takahashi неопубл.). Тот факт, что у индийского павлина шпоры имеют наименьшие размеры по сравнению с тем, что мы видим у всех ныне живущих и ископаемых видов рода *Pavo* (Louchart 2003), заставляет предположить снижение важности физического противостояния среди самцов у данного вида. Таким образом, фактор (1) по Ренду, в особенности важность звуковых сигналов заслуживает в настоящее время всемерного внимания (см. Yasmin, Yahya 1996; Loyau et al. 2005a; Takahashi, Hasegawa, 2008). Для этого есть три причины. Во-первых яркие различия в вокализации между полами (там же), корреляция между частотой следования криков самцов и их успехом у самок (Yasmin, Yahya 1996) и устоявшееся мнение о важности акустических демонстраций у курообразных вообще (Davison 1983; Gibson, Bradbury 1985; Gratson 1993; Beani, Dessi-Fulgheri 1995; Guyomarch et al. 1998; Rintamäki et al. 2001) и у видов из других таксонов, размножающихся на токах (McDonald 1989; Pruett-Jones, Pruett-Jones 1990; Westcott, Smith 1997). В исследованиях на павлинах необходим подход, учитывающий полимодальность коммуникативных сигналов у птиц (Candolin 2003, Harper 2006). В противном случае исследователи, работающие с сигналами разных модальностей, неизбежно будут приходить к разным выводам относительно того, какими именно стимулами руководствуются самки при выборе половых партнеров (Fiske et al. 1994; Jennions, Petrie 1997; Mateos 1998; Widemo, Sæther 1999; Badyaev, Qvanström 2002).

Филогенетические аспекты эволюции полового диморфизма у индийского павлина

В изученной популяции коэффициенты вариации параметров украшенного надхвостья павлинов и хвоста, лишённого орнамента, не различаются. Это может служить указанием на отсутствие ныне идущего направленного отбора на длину надхвостья. Симметрично расположенные глазки и характер демонстрации самцов универсальны в кладе павлинов и близких к ним форм⁶. Однако ни для одного вида, кроме павлинов, нет данных о роли глазков в тактике избирательности самок (Davison 1981, 1983). Недавние молекулярные исследования павлиньих фазанов (Kimball et al. 2001) показывают, что глазки есть примитивный признак в этом сестринском таксоне павлинов, и что у наиболее продвинутых видов происходила утрата глазков и демонстрации самцов во фронтальной позиции.

⁶ Павлины родов *Pavo* и *Afropavo*, павлиньи фазаны рода *Polyplectron* (6 видов) и аргусы родов *Argusianus* и *Rheinartia*. Всего 11 видов.

Кроме того, окраска того типа, что характерна для павлинов, находится под сдерживающим воздействием (*inhibited*) высокого содержания самочьего гормона эстрогена. Из этого следует, что происходил отбор на скромную окраску самок, как этого следует ожидать в случае птиц, гнездящихся на земле и с родительской заботой без участия самцов и потому подверженных риску хищничества во время насиживания яиц (Wallace 1889; Andersson 1994; Götmark et al. 1997). В нашей популяции риск гибели от хищников самок вдвое выше, чем самцов (среди взрослых птиц от хищничества погибли 24 самки и 11 самцов, при сдвиге соотношения полов в пользу последних — Н. Arita, М. Takahashi, неопубл.). Согласно филогенетическим исследованиям, становлению дихроматизма, зависящего от действия эстрогенов (того типа, как у индийского павлина), предшествовал монохроматизм с яркой окраской особей обоих полов, после чего начался отбор на тусклую окраску самок (Kimball, Ligon 1999; Badyaev, Hill 2003), причем отбор на яркую окраску самцов мог быть не столь сильным (Møller, Pomiankowski 1993; Bleiweiss 1997; Kimball, Ligon 1999). Этот сценарий представляется в какой-то степени противоречащим традиционным представлениям о половом отборе, в которых нынешнее состояние полового дихроматизма объясняют главным образом отбором на усиление ornamentации самцов, а не на утрату чрезмерной заметности самок.

Заключение

Полученные данные показывают, что комплекс признаков в надхвостье самцов павлина (1) не является определяющим для выбора самок, (2) подвержен малой индивидуальной изменчивости, (3) не отражает физического состояния (конституция — это телосложение только) (*condition*) самца и (4) может предположительно рассматриваться как состояние анцестральное, а не эволюционно продвинутое. Между тем, принято считать, что он сформировался в эволюции для выполнения эпигамических функций (Ridley et al. 1984; Petrie et al. 1991; Loyau et al. 2005a) и рассматривается в качестве необходимого для процесса успешной репродукции. С нашей точки зрения, этот комплекс признаков есть нечто вроде атавизма (*obsolete signal*) не имеющий сам по себе значения для избирательности самок, но служащий как пороговый стимул, запускающий половую мотивацию самки в преддверии копуляции (Holland, Rice 1998; см. также Møller, Pomiankowski 1993).

Исследователи полового отбора фокусируют внимание главным образом на вопросе «почему» у павлинов только самцы обладают столь эффектным орнаментом оперения, но не задаются вопросом «как» это могло произойти. Как факты эндокринологии, так и соображения из области филогенеза, заставляют с осторожностью отнестись к господствующим взглядам, согласно которым яркий наряд самцов рассматривается в качестве продвинутого эволюционного состояния (см. Kimball, Ligon 1999; Kimball et al. 2001; Wiens 2001; Badyaev, Hill 2003). Несмотря на то, что мы заметно продвинулись вперед с момента выдвижения Дарвином теории полового отбора (Hiraiwa-Hasegawa 2000), кажется преждевременным думать, что вопрос решен окончательно. Необходимы дополнительные попытки выстроить эволюционный сценарий становления демонстративного поведения павлинов с учетом всех данных физиологии, филогении и полевой этологии.

Приложение. Разброс, средние значения и стандартное отклонение трех морфологических характеристик шлейфа павлинов, а также корреляции между этими характеристиками и успехом спаривания (числом копуляций) в разные годы

Характеристики шлейфа	Год	Разброс значений	m ± SD	n	r	P
Кол-во глазков	1995	127 – 164	150.3 ± 8.4	20	0.10	0.68
	1996	118 – 159	146.4 ± 9.5	20	0.13	0.60
	1997	139 – 158	149.6 ± 5.4	20	0.26	0.28
	1998	127 – 157	146.8 ± 5.9	30	0.21	0.26
	1999	139 – 158	147.9 ± 5.3	36	0.8*	0.62
	2000	125 – 159	148.7 ± 7.6	37	0.10	0.56
	2001	140 – 160	151.2 ± 4.9	37	0.18*	0.29
ВА индекс	1995	0.0 – 22.1	3.49 ± 4.91	20	- 0.27	0.39
	1996	0.0 – 28.8	6.29 ± 7.39	20	- 0.27	0.26
	1997	0.0 – 6.8	2.67 ± 2.10	20	- 0.9	0.70
	1998	0.0 – 37.3	4.65 ± 6.89	30	- 0.23	0.23
	1999	0.0 – 30.1	3.03 ± 3.38	36	0.02*	0.90
	2000	0.0 – 20.9	3.41 ± 4.64	37	- 0.22	0.19
	2001	0.0 – 12.3	3.25 ± 2.30	37	- 0.04*	0.81
Длина шлейфа (см)	1997	149.2 – 170.0	156.88 ± 5.89	15	- 0.17*	0.53
	1999	138.5 – 163.0	151.99 ± 8.01	10	0.30*	0.38
	2000	137.4 – 168.5	154.79 ± 10.62	8	- 0.24*	0.53

Статистические показатели (r, P) относятся к корреляциям между характеристиками шлейфа и числом копуляций самцов. Звездочками (*) отмечены ранговые коэффициенты корреляции Спирмена rS (вместо параметрического коэффициента корреляции r), которые вычислялись, если распределение данных в выборке отличалось от нормального или выборка была мала. Более успешные самцы не отличались ни большим числом глазчатых пятен, ни более длинными шлейфами, ни более низкими показателями варьирующей асимметрии (ВА, т.е. расположение пятен на их шлейфах не было более симметричным). Статистические показатели (r, P) относятся к корреляциям между характеристиками шлейфа и числом копуляций самцов. Звездочками (*) отмечены ранговые коэффициенты корреляции Спирмена rS (вместо параметрического коэффициента корреляции r), которые вычислялись, если распределение данных в выборке отличалось от нормального или выборка была мала. Более успешные самцы не отличались ни большим числом глазчатых пятен, ни более длинными шлейфами, ни более низкими показателями варьирующей асимметрии (ВА, т.е. расположение пятен на их шлейфах не было более симметричным). Описание методики фокальных наблюдений и измерения характеристик самцов см. в тексте.

Литература

- Alatalo R.V., Mappes J., Elgar M.A. 1997. Heritabilities and paradigm shifts. *Nature* 385: 402-403.
 Andersson M. 1994. *Sexual Selection*. Princeton, New Jersey: Princeton University Press.
 Andersson S. 1989. Sexual selection and cues for female choice in leks of Jackson's widowbird *Euplectes jacksoni*. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 25: 403-410.

- Badyaev A. V., Hill G. E. 2003. Avian sexual dichromatism in relation to phylogeny and ecology. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34: 27-49.
- Badyaev A.V., Qvanström A. 2002. Putting sexual traits into the context of an organism: a life-history perspective in studies of sexual selection. *Auk* 119: 301-310.
- Beani L., Dessi-Fulgheri F. 1995. Mate choice in the grey partridge, *Perdix perdix*: role of physical and behavioural male traits. *Animal Behaviour* 49: 347-356.
- Bleiweiss R. 1997. Covariation of sexual dichromatism and plumage colours in lekking and non-lekking birds: a comparative analysis. *Evolutionary Ecology* 11: 217-235.
- Candolin U. 2003. The use of multiple cues in mate choice. *Biological Review* 78: 575-595.
- Cuervo JJ., Møller A.P. 2001. Components of phenotypic variation in avian ornamental and non-ornamental feathers. *Evolutionary Ecology* 15: 53-72.
- Darwin C. 1871. *The Descent of Man and Selection in Relation to Sex*. London: John Murray.
- Davison G.W.H. 1981. Sexual selection and the mating system of *Argusianus argus* (Aves: Phasianidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 15: 91-104.
- Davison G.W.H. 1983. Behaviour of Malay peacock pheasant *Polyplectron malacense* (Aves: Phasianidae). *Journal of Zoology* 201: 57-65.
- Fiske P., Kålås J.A., Sæther S.A. 1994. Correlates of male mating success in the lekking great snipe (*Gallinago media*): results from a four-year study. *Behavioral Ecology* 5: 210-218.
- Fiske P., Rintamäki P., Karvonen E. 1998. Mating success in lekking males: a meta-analysis. *Behavioral Ecology* 9: 328-338.
- Gadagkar R. 2003. Is the peacock merely beautiful or also honest? *Current Science* 85:1012-1020.
- Galusha J. G., Redd J. M. 1992. Population structure and daytime behavior of Indian peafowl (*Pavo cristatus*) on Protection Island, Jefferson County, Washington. *Pavo*: 30 75-86.
- Gibson R.M., Bradbury J.W. 1985. Sexual selection in lekking sage grouse: phenotypic correlates of male mating success. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 18: 117-123.
- Gontard-Danek M.-C., Møller A.P. 1999. The strength of sexual selection: a meta-analysis of bird studies. *Behavioral Ecology*, 10: 476-486.
- Götmark F., Post P., Olsson J., Himmelmann D. 1997. Natural selection and sexual dimorphism: sex-biased sparrowhawk predation favors crypsis in female chaffinches. *Oikos* 80: 540-548.
- Gratson M.W. 1993. Sexual selection for increased male courtship and acoustic signals and against large male size at sharp-tailed grouse leks. *Evolution* 47: 691-696.
- Guyomarch J.C., Aupiais A., Guyomarch C. 1998. Individual differences in the long-distance vocalizations used during pair bonding in European quail (*Coturnix coturnix*). *Ethology, Ecology and Evolution* 10: 333-346.
- Harper D.G.C. 2006. Maynard Smith: amplifying the reasons for signal reliability. *Journal of Theoretical Biology* 239: 203-209.
- Hart N.S. 2001. Variations in cone photoreceptor abundance and the visual ecology of birds. *Journal of Comparative Physiology A* 187: 685-698.
- Hart N.S. 2002. Vision in the peafowl (Aves: *Pavo cristatus*). *Journal of Experimental Biology* 205, 3925-3935.
- Hasegawa M. 1995. Sexual selection among peafowl: fluctuating asymmetry and parasite resistance. *Bulletin of the Association of Natural Science Senshu University* 26: 19-25.
- Hillgarth N. 1984. Social organisation of wild peafowl in India. *Journal of World Pheasant Association* 9: 47-56.

- Hiraiwa-Hasegawa M. 2000. The sight of peacock's tail makes me sick: the early arguments on sexual selection. *Journal of Bioscience* 25: 11-18.
- Höglund J., Johanssonm T., Pelabon, C. 1997. Behaviourally mediated sexual selection: characteristics of successful male black grouse. *Animal Behaviour* 54: 255-264.
- Holland B., Rice W.R. 1998. Chase-away sexual selection: antagonistic seduction versus resistance. *Evolution* 52: 1-7.
- Jennions M.D., Møller A.P. 2003. A survey of the statistical power of research in behavioral ecology and animal behavior. *Behavioral Ecology* 14: 438-445.
- Jennions M.D., Petrie M. 1997. Variation in mate choice and mating preferences: a review of causes and consequences. *Biological Review* 72: 293-327.
- Kimball R.T., Ligon J.D. 1999. Evolution of avian plumage dichromatism from a proximate perspective. *American Naturalist* 154: 182-193.
- Kimball R. T., Braun E.L. Ligon, J.D., Lucchini V., Randi E. 2001. A molecular phylogeny of the peacock-pheasants (Galliformes: *Polyplectron* spp.) indicates loss and reduction of ornamental traits and display behaviours. *Biological Journal of the Linnean Society* 73: 187-198.
- Louchart A. 2003. A true peafowl in Africa. *South African Journal of Science* 99: 368-371.
- Loyau A., Jalme M.S., Sorci G. 2005a. Intra- and intersexual selection for multiple traits in the peacock (*Pavo cristatus*). *Ethology* 111: 810-820.
- Loyau A., Jalme M.S., Cagniant C., Sorci G. 2005b. Multiple sexual advertisements honestly reflect health status in peacocks (*Pavo cristatus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 58: 552-557.
- Loyau A., Jalme M.S., Sorci G. 2007. Non-defendable resources affect peafowl lek organization: a male removal experiment. *Behavioural Processes* 74: 64-70.
- McDonald D.B. 1989. Correlates of male mating success in a lekking bird with male-male cooperation. *Animal Behaviour* 37: 1007-1022.
- Manning J.T. 1987. The peacock's train and the age-dependency model of female choice. *Journal of World Pheasant Association* 12: 44-56.
- Manning J.T. 1989. Age-advertisement and the evolution of the peacock's train. *Journal of Evolutionary Biology* 2: 379-384.
- Manning J.T., Hartley M.A. 1991. Symmetry and ornamentation are correlated in the peacock's train. *Animal Behaviour* 42: 1020-1021.
- Mateos C. 1998. Sexual selection in the ring-necked pheasant: a review. *Ethology, Ecology and Evolution* 10: 313-332.
- Møller A.P., Jennions M.D. 2001. Testing and adjusting for publication bias. *Trends in Ecology and Evolution* 16: 580-586.
- Møller A.P., Petrie, M. 2002. Condition dependence, multiple sexual signals, and immunocompetence in peacocks. *Behavioral Ecology* 13: 248-253.
- Møller A.P., Pomiankowski A. 1993. Why have birds got multiple sexual ornaments? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 32: 167-176.
- Moss R., Watson A., Parr R. 1988. Mate choice by hen red grouse *Lagopus lagopus* with an excess of cocks: role of territory size and food quality. *Ibis* 130: 545-552.
- Petrie M. 1992. Peacocks with low mating success are more likely to suffer predation. *Animal Behaviour* 44: 585-586.
- Petrie M. 1993. Do peacock's trains advertise age? *Journal of Evolutionary Biology* 6: 443-448.
- Petrie M. 1994. Improved growth and survival of offspring of peacocks with more elaborate trains. *Nature* 371: 598-599.

- Petrie M., Cotgreave P., Stewart I. 1996. Variation in the train morphology of peacocks (*Pavo cristatus*). *Journal of Zoology* 238: 365-371.
- Petrie M., Hall M., Budgey H., Pierpoint C. 1992. Multiple mating in a lekking bird: why do peahens mate with more than one male and with the same male more than once? *Behavioral Ecology and Sociobiology* 31: 349-358.
- Petrie M., Halliday T. 1994. Experimental and natural changes in the peacock's (*Pavo cristatus*) train can affect mating success. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 35: 213-217.
- Petrie M., Halliday, T., Sanders, C. 1991. Peahens prefer peacocks with elaborate trains. *Animal Behaviour* 41: 323-331.
- Petrie M., Williams A. 1993. Peahens lay more eggs for peacocks with larger trains. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 251: 127-131.
- Pike T.W., Petrie M. 2005. Offspring sex ratio is related to paternal train elaboration and yolk corticosterone in peafowl. *Biology Letters* 1: 204-207.
- Pruett-Jones S.G., Pruett-Jones M.A. 1990. Sexual selection through female choice in Lawes' Parotia, a lek-mating bird of paradise. *Evolution* 44: 486-501.
- Rands M.R.W., Ridley M.W., Lelliott A.D. 1984. The social organization of feral peafowl. *Animal Behaviour* 32: 830-835.
- R Development Core Team. 2007. R: a language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://R-project.org>.
- Ridley M.W., Lelliott A.D., Rands M.R.W. 1984. The courtship display of feral peafowl. *Journal of World Pheasant Association*, 9: 57-68.
- Rintamäki P.T., Höglund J., Alatalo R.V., Lundberg A. 2001. Correlates of male mating success on black grouse (*Tetrao tetrix* L.)leks. *Annales Zoologici Fennici* 38: 99-109.
- Sæther S.A., Fiske P., Kålås, J.A., Gjul J.M. 2000. Females of the lekking great snipe do not prefer males with whiter tails. *Animal Behaviour* 59: 273-280.
- Sæther S.A., Baglo R., Fiske P., Ekblom R., Höglund, J., Kålås, J.A. 2005. Direct and indirect mate choice on leks. *American Naturalist*, 166: 145-157.
- Sharma I.K. 1974. Ecological studies of the plumes of the peacock (*Pavo cristatus*). *Condor* 76: 344-346.
- Shorey L. 2002. Mating success on white-bearded manakin (*Manacus manacus*) leks: male characteristics and relatedness. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 52: 451-457.
- Simmons L.W., Tomkins J.L., Kotiaho J. S., Hunt J. 1999. Fluctuating paradigm. *Proceedings of the Royal Society of London, Series B*, 266: 593-595.
- Somes J.R.G., Burger, R.E. 1991. Plumage color inheritance of the Indian blue peafowl (*Pavo cristatus*): blue, black-shouldered, caemo, and oaten. *Journal of Heredity* 82: 64-68.
- Somes J.R.G., Burger, R.E. 1993. Inheritance of the white and pied plumage color patterns in the Indian peafowl (*Pavo cristatus*). *Journal of Heredity*, 84: 57-62.
- Stein A.C., Uy J.A. C. 2006. Plumage brightness predicts male mating success in the lekking golden-collared manakin, *Manacus vitellinus*. *Behavioral Ecology*, 17: 41-47.
- Takahashi M., Hasegawa, T. 2008. Seasonal and diurnal use of eight different call types by Indian peafowl (*Pavo cristatus*). *Journal of Ethology* 26 (3): 375-381.
- Wallace A.R. 1889. *Darwinism*. London: Macmillan.
- Westcott D., Smith J.N M. 1997. Lek size variation and its consequences in the ochre-bellied flycatcher, *Mionectes oleagineus*. *Behavioral Ecology* 8: 396-403.
- Widemo F., Sæther S.A. 1999. Beauty is in the eye of the beholder: causes and consequences of variation in mating preferences. *Trends in Ecology and Evolution* 14: 26- 31.

Wiens J. J. 2001. Widespread loss of sexually selected traits: how the peacock lost its spots. *Trends in Ecology and Evolution*, 16: 517-520.

Yasmin S., Yahya H.S.A. 1996. Correlates of mating success in Indian peafowl. *Auk* 113: 490- 492.

Mariko Takahashi
Graduate School of Arts and Sciences
the University of Tokyo