

R. KUSMIERSKI, G. BORGIA, A. UY, R. H. CROZIER

**Лабильная эволюция брачного поведения и окраски
шалашников свидетельствует о слабости ограничений,
налагаемых на эти качества
филогенетической историей вида**

Брачное поведение и окраска шалашников (Ptilonorhynchidae) по своей выразительности выделяют эту группу среди прочих птиц. Самцы этих видов, часто ярко окрашенные, сооружают специальные токовые шалаша. Эти признаки варьируют у разных видов. Сопоставление филогений семейства, построенных по молекулярно-генетическим (ген цитохрома *b* митохондриальной ДНК), с одной стороны, и морфологическим и этологическим признакам с другой показало, что даже близкие виды могут существенно различаться по степени выраженности полового диморфизма и сложности сооружаемых шалашей. В то же время выявлены случаи конвергенции морфологических и этологических признаков у менее родственных видов. Не обнаружено зависимости в степени выраженности полового диморфизма от эволюционной истории вида. Что касается строения шалаша, то такие ограничения выражены несколько больше, они затрагивают фундаментальные особенности его конструкции, но конкретная реализация такой базовой структуры мало зависит от эволюционной истории. Таким образом, особенности брачного поведения и окраски самцов мало пригодны для реконструкции филогении шалашников. Тестирование гипотезы Джилларда (Gillard, 1969) о «переносе» в эволюции шалашников брачного «сигнала» с окрасочных признаков самцов на их шалаша показало ее применимость к группе видов, строящих шалаша в виде коридора, но не к тем, чьи постройки имеют в виде главного элемента единственную вертикальную опору, а также не к семейству в целом.

Labile evolution of display traits in bowerbirds indicates reduced effects of phylogenetic constraint. Bowerbirds (Ptilonorhynchidae) have among the most exaggerated sets of display traits known, including bowers, decorated display courts and bright plumage, that differ greatly in form and degree of elaboration among species. Mapping bower and plumage traits on an independently derived phylogeny constructed from mitochondrial cytochrome *b* sequences revealed large differences in display traits between closely related species and convergences in both morphological and behavioural traits. Plumage characters showed no effect of phylogenetic inertia, although bowers exhibited some constraint at the more fundamental level of design, but above which they appeared free of constraint. Bowers and plumage characters, therefore, are poor indicators of phylogenetic relationship in this group. Testing Gilliard's (1969) transferral hypothesis indicated some support for the idea that the focus of display has shifted from bird to bower in avenue-building species, but not in maypole-builders or in bowerbirds as a whole.

Семейство Шалашников (Ptilonorhynchidae) объединяет 19 видов птиц, распределенных по 8 родам. Группа признается монофилетической (Kusmierski et al., 1993). Эти птицы — эндемики Новой Гвинеи и Австралии. Уникальная их особенность — обустройство самцами их токовых площадок, в том числе — посредством сооружения так называемых «шалашей», или «беседок». Шалаша представляют собой постройки из прутьев или травы, часто декорированные цветами и прочими яркими предметами. Это сооружение используется для привлечения самки на площадку самца в преддверии копуляции.

Предполагается, что этологические признаки могут быть столь же полезны для изучения филогенеза группы, как и молекулярно-генетические и морфологические (de Queiroz, Wimberger, 1993). Однако это заключение редко тестируется, в частности, в отношении признаков, подверженных действию интенсивного полового отбора. Шалашники представляют собой идеальную группу для проверки этой гипотезы, поскольку, как принято считать, сложность (elaborateness)¹ гиперболизированных половых демонстраций самцов, включающих в себя сооружение шалашей, а также их яркая окраска есть результат жесткого (strong) полового отбора. Все эти особенности заметно дивергировали внутри группы.

В зависимости от особенностей обустройства токовой площадки самца шалашников подразделяют на три группы (Schodde, 1976).

1. Птицы-кошки (*Ailuroedus*, 3 вида) совсем не строят шалашей. Это единственные моногамные виды в семействе.

2. К птицам-кошкам близок монотипический род *Scenopoeetes*. Половой диморфизм у единственного его представителя *S. dentirostris* не развит (как и у всех *Ailuroedus*). Самцы выстилают свои токовые площадки свежими листьями. Самцы арчболдии (*Archboldia papuensis*) из листьев и папоротников строят токовую платформу, но шалаша на ней не сооружают. Вместо этого они украшают ветви, нависающие над платформой, используя для этого лозы орхидей, так что получается своего рода «занавес». Этот вид обладает половым диморфизмом. Шалашники из родов *Amblyornis* (4 вида) и *Prionodura* (1 вид) строят шалаша из прутиков. Невзрачный, без полового диморфизма, *Am. inornatus*, обитающий в западной части Ириан Джая (горы Арфак, запад Новой Гвинеи), и более яркий, с развитым половым диморфизмом *A. subularis* (восточная часть того же острова), строят искусные беседки с крышей в виде шапки, напоминающие миниатюрные хижины. Но для некоторых популяций первого вида, населяющих горы Кулава в округе Факфак (Новая Гвинея), недавно описаны шалаша без крыши (Diamond, 1986, 1987). Прионодура — вид с половым диморфизмом, самцы окрашены в яркие золотистые тона. Крупные беседки имеют приподнятую над землей присаду, устроенную на ветке, опирающуюся на две вертикальные опоры, декорированные цветами.

3. Постройки беседковых птиц (*Chalamydera*, 4 вида), золотых шалашников (*Sericulus*, 3 вида) и атласного шалашника (*Ptilonorhynchus violaceus*) представляют собой две вертикальные стенки из прутиков (sticks) с проходом между ними. Шалаша этих видов в целом однотипны. Выделяется *Ch. maculata* — его постройки делаются не из травы и выглядят более ажурными (по контрасту с толстостенными сооружениями близкого вида *Ch. nuchalis*). Самцы *Ch. lauterbachii* и *Ch. cerviniventris* сооружают свои шалаша («коридорного» типа) на платформе из веток. Атласный и королевский (*Sericulus chrysocephalus*) шалашники отличаются от видов рода *Chalamydera* более простым устройством беседок, которые также выглядят в виде коридора. Однако оперение их много более яркое, а половой диморфизм развит в большей степени. Среди относительно скромно окрашенных самцов *Chalamydera* у двух видов (*Ch. maculata* и *Ch. nuchalis*) они имеют сиреневые хохолки.

На сегодняшний день наиболее полные данные о филогении группы основаны на изучении шалашей и особенностей токового поведения (табл. 1). Данные по строению мДНК и белков, полученные для ограниченного числа видов, показали базальное положение моногамных *Ailuroedus* по отношению к прочим, промискуитетным видам шалашни-

¹ См. сноску 19 к статье Е.Н. Панова в этом номере журнала.

Таблица 1. Классификация брачных особенностей шалашников.

вид	структура шалаша	токовая площадка	хохол и его окраска	окраска тела	местообитание
<i>Archboldia papuensis</i>	шалаша нет/ украшение ветвей орхидеями («занавес»)	высокая платформа из папоротника под украшенными ветвями	желтый, короткий, не способен подниматься	черная	заболоченный лес
<i>Amblyornis inornatus</i> (горы Арфак)	шалаш с вертикальной опорой и крышей	токует у входа в шалаш	нет хохла	тусклая	дождевой лес
<i>Amblyornis inornatus</i> (Факфак)	украшенная вертикальная опора	токует вокруг опоры	нет хохла	тусклая	дождевой лес
<i>Amblyornis macgregoriae</i>	украшенная вертикальная опора с ободком	токует вокруг опоры	длинный желтый или оранжевый хохол, может подниматься	тусклая	заболоченный лес
<i>Amblyornis subalaris</i>	шалаш с вертикальной опорой и крышей	площадка на земле позади стенки из веток	хохла нет, желтый пучок перьев на голове	тусклая	дождевой лес
<i>Prionodura newtoniana</i>	присада между двух вертикальных опор	не токует на земле	желтый или оранжевый хохол средней длины, может подниматься	ярко-желтые и темно-коричневые партии оперения	дождевой лес
<i>Scenopoeetes dentiostriis</i>	нет шалаша	площадка на земле	нет хохла	тусклая	дождевой лес
<i>Sericulus chrysocephalus</i>	коридор из двух стенок	токует внутри шалаша, много украшений внутри шалаша	нет хохла	яркая, желтая или оранжевая и черная	дождевой лес
<i>Ptilonorhynchus violaceus</i>	коридор из двух стенок	застеленная травой площадка у северного входа	нет хохла	блестящая синяя	дождевые и увлажненные леса
<i>Chlamydera lauterbachii</i>	коридор, четыре стенки с приподнятыми передними и задними краями	две небольшие площадки на платформах из веток	нет хохла	тусклая	разреженные и пойменные леса
<i>Chlamydera cerviniiventris</i>	коридор на платформе	две площадки на платформах из веток у З и В входов	нет хохла	тусклая	разреженные и пойменные леса
<i>Chlamydera nuchalis</i>	удлиненный коридор на платформе, толстые стенки	две площадки у С и Ю входов на земле или платформе из гальки	округлый сиреневый хохол, может подниматься	тусклая	разреженные леса и заросли кустарников
<i>Chlamydera maculata</i>	широкий коридор, полупрозрачные стенки из травы	две площадки у С и Ю входов на земле, много украшений	короткий сиреневый хохол, может подниматься	тусклая	разреженные леса и заросли кустарников
<i>Ailuroedus melanotis</i>	нет шалаша	нет площадки	нет хохла	тусклая	дождевой лес
<i>Ailuroedus crassirostris</i>	нет шалаша	нет площадки	нет хохла	тусклая	дождевой лес

ков, а также подтвердили валидность двух других групп — 2 и 3, о которых речь шла выше (Sibley, Ahlquist, 1985; Christidis, Schodde, 1992; Kusmierski et al., 1993).

В настоящей работе мы рассмотрим два аспекта эволюции брачных демонстраций шалашников. Во-первых, мы проанализируем возможность использования особенностей шалашей для реконструкции филогенетических взаимоотношений между разными видами. Дело в том, что в последнее время наблюдается обновление интереса к использованию этологических признаков в систематике (например: McLennan et al., 1988; Prum, 1990). Соответствие филогенетических деревьев, построенных по молекулярно-генетическим и этологическим признакам, показано для ласточек (в качестве поведенческих признаков здесь использовалось строение гнезда — Winkler, Sheldon, 1993), но не для стрижей (Lee et al., 1996).

Можно думать, что ценность признаков, в отношении которых позволительно предполагать их появление под действием полового отбора, как филогенетического маркера ограничена. Однако предыдущие исследования на шалашниках продемонстрировали возможность использования структуры беседки для построения их филогении (Kusmierski et al., 1993). Но в этой работе не были использованы данные по некоторым принципиально важным видам.

Во-вторых, мы протестируем гипотезу Джилларда (Gilliard, 1969), согласно которой степень полового диморфизма обратно связана со сложностью шалаша. Суть гипотезы в том, что в эволюции шалашников произошел переход от демонстраций птицей своего оперения к привлечению самок изысканно украшенными шалашами. Причина этого — высокая цена яркого оперения для самцов (Gilliard, 1969; Borgia et al., 1985; Diamond, 1986). Проверка этой гипотезы на видах из родов *Amblyornis*, *Chalamydera*, *Sericulus* и *Ptilonorhynchus* приводит к выводу об обратной зависимости между развитием полового диморфизма и сложностью беседки. Анцестральным состоянием считается такое, при котором самцы окрашены ярко, а сооружаемые ими шалашы просты. Таким образом, по мнению Джилларда, окраска самцов как бы «переносится» на их беседки.

Реконструировать эволюционную историю шалашей и характеристик полового диморфизма в оперении шалашников можно путем наложения этих данных на независимую филогению, полученную по молекулярно-генетическим признакам. Такой метод позволит выявить случаи параллелизмов и/или реверсий, если таковые имели место в эволюции рассматриваемых признаков. А это, в свою очередь, позволит определить значение ограничений, накладываемых историей группы на их эволюцию.

Материал и методы

Последовательности гена цитохрома *b* впервые определены для пяти видов: *Amblyornis inornatus* (две популяции: горы Арфак и Факфак), *Am. subalaris*, *Archboldia papuensis*, *Chalamydera cerviniventris* и *Ch. lauterbachii*, а также для лирохвоста *Menura novaehollandiae* (взятого в качестве внешней группы). Эти материалы были добавлены к тем, что были получены нами ранее (Kusmierski et al., 1993), либо опубликованы другими авторами (*Am. macgregoriae*: Edwards et al., 1991; *Ailuroedus melanotis*: Helm-Buchowsky, Cracraft, 1993). Были использованы стандартные процедуры экстракции ДНК, амплификации и секвенирования (Kusmierski et al., 1993). Используемые праймеры взяты из работ Kocher et al., 1989; Edwards et al., 1991, либо разработаны в нашей лаборатории.

Построение филогенетических деревьев проводили при помощи алгоритмов максимальной экономии (в программе PAUP 3.1.1 — Swofford, 1993) и максимального правдоподобия и ближайшего связывания (в программе PHYLIP 3.4 — Felsenstein, 1991). Учитывали соотношение транзиции/трансверсии, выявленное эмпирически. Последующий анализ проводили, либо считая вероятность мутаций одинаковой в каждой позиции кодона, либо учитывая зависимость количества замен от положения нуклеотида в кодоне. Статистическая достоверность оценивалась методом бутстрепа (1000 реплик) [Felsenstein, Kishino, 1993]. Для сравнения альтернативных филогенетических гипотез использовался тест Кишино-Хасегава-Темплетон (Kishino, Hasegawa, 1989). «Частотно-зависимый» тест (frequency-dependent significance test: Steel et al., 1993) был использован для проверки влияния вариабельности третьего кодона на топологию деревьев.

Реконструкция филогений по этологическим и морфологическим признакам проводилась в программе MacClade (Maddison, Maddison, 1992) методом парсимонии (принцип так называемой «экономной эволюции»). Каждый признак был ранжирован (табл. 1). Структуру шалаша ранжировали по двум разным схемам. Первая более детальная: (0) шалаш из прутиков/травинок отсутствует; шалаш (1) состоит из единственной стенки либо представляет собой украшенную вертикальную ветвь/ствол; (2) одна опора; (3) две опоры; (4) есть крыша; (5) две стенки; (6) четыре стенки. Более простая схема такова: (0) шалаш из прутиков/травинок отсутствует; (1) имеет центральную украшенную опору; (2) шалаш коридорного типа. Прочие три параметра приведены в табл. 1.

Вопрос о том, в какой степени филогенетические ограничения влияют на эволюцию форм брачного поведения и демонстраций шалашников, проверяли путем генерации 1000 случайных наборов признаков с помощью MacClade. В каждом из этих наборов признаки распределялись по таксонам случайным образом в соответствии с наблюдаемой частотой их состояний. Существование филогенетической инерции тестировали путем сравнения полученного распределения числа шагов для случайных наборов признаков с наблюдаемым числом шагов (для исходных данных) (Maddison, Slatkin, 1991). Тест на неравномерность изменений (Maddison, 1990) использовался для проверки гипотезы о скореллированности эволюции полового диморфизма в оперения с появлением больших или сложных беседок. Признаки рассматривались как бинарные и дискретные. Определяли ветви дерева, которым можно приписать появление больших или сложных беседок, а затем для этих ветвей вычисляли число тех событий, при которых диморфизм утрачивался. Наблюдаемое число потерь и приобретений сравнивали с ожидаемой величиной, которую получали, исходя из случайного распределения событий, повлекших за собой такие изменения.

Результаты и обсуждение

Филогенетическое древо 14 видов шалашников, построенное на основе анализа 924 пар оснований гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК (номера в ГенБанке: U10113, U10364, U10367, U 10370—U10372, U76503—U76509, X60940, X74257) приведено на рис. 1 (в качестве внешней группы использован лирохвост). Топология дерева остается неизменной при использовании методов максимальной экономии и максимального правдоподобия. Высокие значения индексов бутстрепа получены для большинства ветвлений, исключая наиболее базальные. Отличия топологии филогенетического древа, построенного методом ближайшего связывания, состоит в разбиении видов рода

Chlamydera на две монофилетические группы: (1) *Ch. maculata* и *Ch. lauterbachii*, (2) *Ch. cerviniventris* и *Ch. nuchalis*.

Если учитывать разную вероятность замены нуклеотидов в зависимости от их положения в кодоне, дерево, построенное методом максимального правдоподобия, несколько меняется. Так, птицы-кошки (*Ailuroedus* spp., группа 1) — сестринская группа по отношению к видам группы 2. Соответственно, базальное положение занимают виды, сооружающие шалашы «коридорного» типа (группа 3). Внутри рода *Chlamydera* меняется положение двух видов (*Ch. lauterbachii*, *Ch. maculata*): теперь первый из них занимает базальное положение по отношению к прочим *Chlamydera*.

В целом полученные деревья подтверждают (1) давнюю дивергенцию групп 2 и 3, и (2) базальное положение *Scenopoeetes* в группе 2. Кроме того, не подтверждается монофилия рода *Amblyornis* (тест Кишино-Хасегава-Темплетон). Также опровергается монофилия видов, сооружающих шалаш с крышей (*Amblyornis subalaris*, *Am. inornatus*),

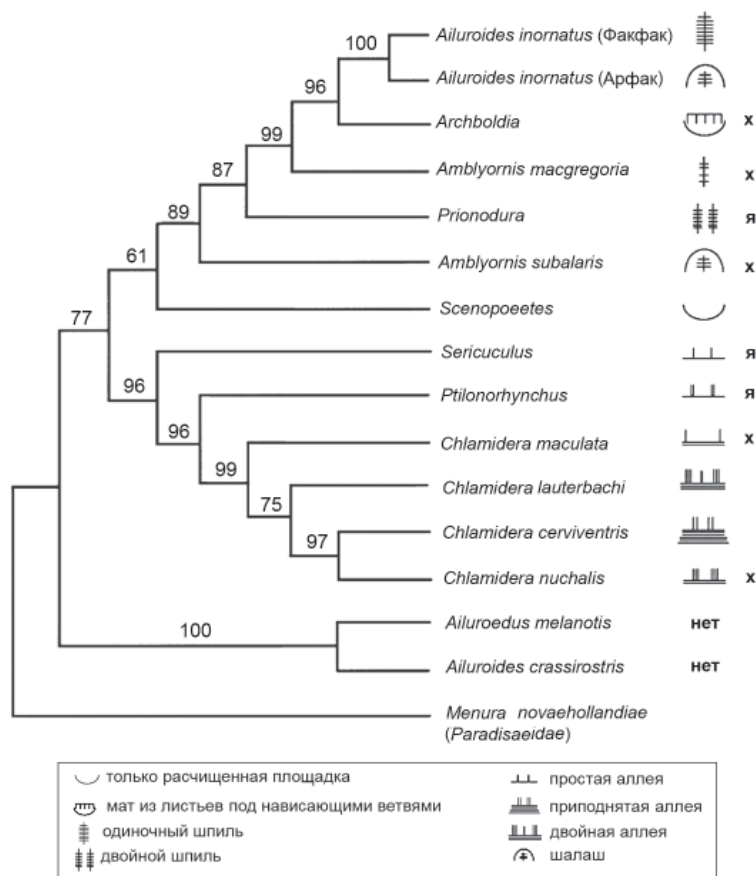


Рис. 1. Филогенетическое дерево 14 видов шалашников, построенное методом максимальной экономии. В качестве внешней группы использован лирохвост, *Menura novaehollandiae*. В узлах ветвлений приведены значения индексов бутстрепа. Справа — схематичные изображения шалашей. Я — яркое оперение самцов; X — у самцов есть хохол.

как и монофилия группы *Scenopoeetes* — *Archboldia* (наиболее примитивные шалаши в группе 2). «Частотно-зависимый» тест (frequency-dependent significance test: Steel et al., 1993) был использован для проверки влияния вариативности третьего кодона на топологию деревьев. (см. также Prager, Wilson 1988).

Получены свидетельства в пользу объединения *Am. inornatus* и *Archboldia* ($p < 0.01$). Наше дерево свидетельствует о наличии предполагаемого общего предка *Am. inornatus* (вида, строящего сложные шалаши из прутиков) и *Archboldia papuensis sanfordii*, вообще не использующего прутики при строительстве.

Наложение данных о структуре шалаша на молекулярную филогению дало следующие результаты (рис. 2a). При использовании как детальной, так и более простой схем ранжирования шалашей выясняется, что в обоих случаях шалаши появились в эволюции группы дважды: сначала у шалашников группы 3, а затем, еще раз, в группе 2 после отделения *Scenopoeetes*. Если мы еще более упростим кодировку, разделив виды на те, что строят шалаш и те, которые не строят, то ситуация становится менее определенной: возможной оказывается как однократность, так и двукратность этого события.

Столь же неочевидным выглядит и происхождение некоторых характеристик оперения. Так, для эволюции хохолка можно построить три равновероятные реконструкции. Для появления выраженного полового диморфизма в окраске оперения — две реконструкции. Однако в последнем случае с определенностью следует заключение, что общий предок шалашников из групп 2 и 3 половым диморфизмом не обладал.

Указанная «двусмысленность» филогений (одни и те же признаки дают разные, но равновероятные реконструкции) не дает возможности выделить признаки, эволюционирующие независимо. Соответственно, нельзя выявить случаи конвергенции либо указать на признаки, появившиеся в данной линии, а затем утраченные в некоторых ее ветвях. Например, присутствие шалашей с крышей у двух видов (*Am. inornatus*, *Am. subalaris*) можно объяснить двумя способами. Во-первых, это независимое появление беседок данного типа у названных видов, а во-вторых — признание данного типа шалаша признаком анцестральным, исчезнувшим у прочих родственных видов.

«Двусмысленность» филогений можно разрешить, сделав предсказания относительно анцестрального состояния каждого данного признака. Так, кажется наиболее вероятным, что наиболее простой шалаш — состояние примитивное. В этом случае сложные шалаши с крышей у двух видов шалашников следует считать проявлением конвергенции (рис. 2b). Такое заключение будет правильным в независимости от того, будет ли мы считать появление шалашей в эволюции группы однократным (см. Kusmierski et al., 1993), либо двукратным (то есть, независимо в группах видов 2 и 3). Это, в какой-то степени неожиданное, заключение подтверждается полевыми наблюдениями: *Am. inornatus* сооружает свой шалаш сверху вниз, а *Am. subalaris*, наоборот, снизу вверх. (G. Borgia, M. Sejkor, личн. сообщ.).

Поскольку наш анализ филогенетических ограничений, а также направленного (скоррелированного) изменения признаков окраски оперения и строения шалаша требует однозначной реконструкции их эволюции, мы учитывали возможность как быстрого, так и замедленного их эволюционного преобразования, рассматривая эти гипотезы как равновероятные. Поступая таким образом, мы сокращали вероятность ошибки первого рода — то есть неправильно отвергнуть нулевую гипотезу об отсутствии филогенетических ограничений. Действительно, некорректное опровержение нулевой гипотезы становится менее вероятным в случае, если все полученные реконструкции признаются равновероятными.

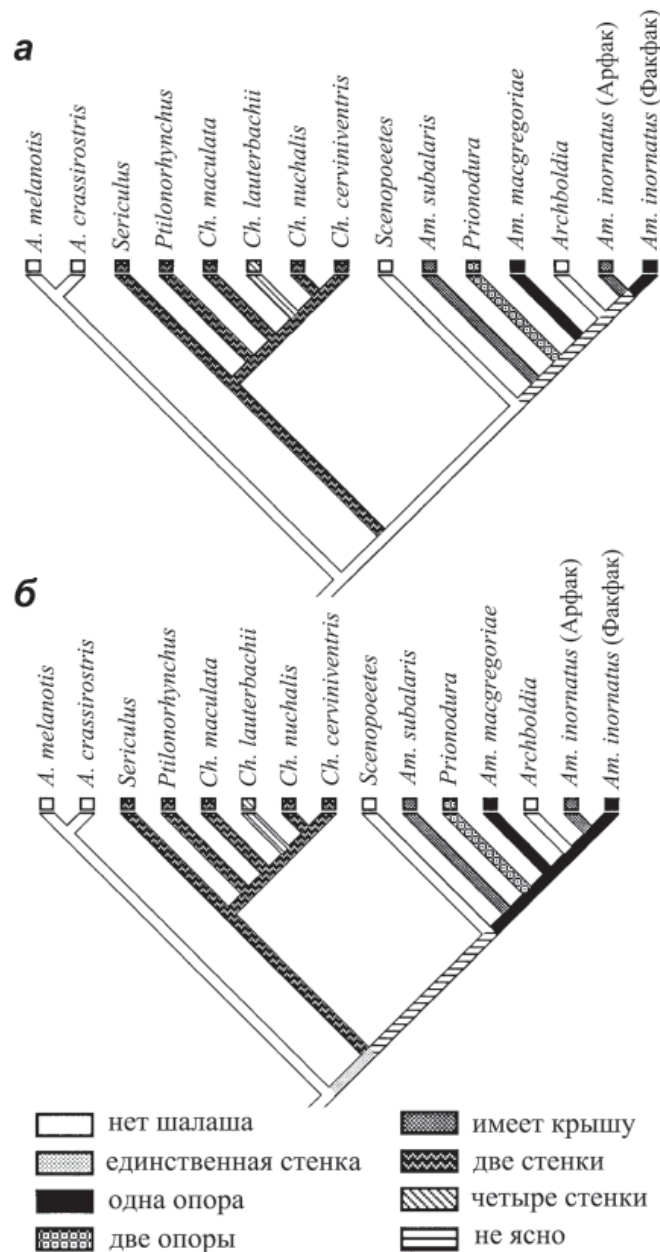


Рис. 2. Эволюция шалаша (расширенная схема классификации шалашей). (а) Направления диверсификации шалашей не ограничены априорными предположениями: для группы 2 имеется двенадцать равновероятных реконструкций. (б) Направления диверсификации шалаша ограничены в рамках априорного предположения о существовании у общего предка шалашников (групп 2 и 3) шалаша в виде единственной опоры или одной стенки. По этой схеме шалаша с крышей и двумя опорами эволюционировали через стадию шалаша с одной опорой. Кроме того, шалаша с крышей появились у двух видов рода *Amblyornis* независимо.

Анализ показал, что в эволюции изучаемых признаков филогенетические ограничения оказываются достаточно слабыми (филогенетическая инертность — по определению Maddison, 1990). Удивительно, что поведенческие признаки демонстрируют несколько большую инертность по сравнению с морфологическими. Среди последних инертность вообще не выявлена. Что касается этологических характеристик (строение шалаша), то здесь выявлены ограничения на сооружение шалашей «коридорного» типа ($p=0.008$), но не тех, в качестве основы которых выступает единственная вертикальная опора. Правда, здесь значение p (0.066) приближается к критерию достоверности в том случае, если мы отнесем *Scenopoeetes*, расчищающего площадку, к этой же группе видов, у которых шалаша имеют вертикальную опору.

В случае использования разных методов ранжирования шалашей выявляются следующие закономерности. Если использовать простую (трехчленную) схему, филогенетическая инерция оказывается достоверной ($p=0.010$) при допущении, что шалаша возникли в эволюции дважды. Если принять однократное появление шалаша в эволюции, инертность становится недостоверной ($p=0.063$). Если использовать детализированную кодировку структуры шалашей, инертность не выявляется вообще.

Приведенные данные свидетельствуют, что структура шалаша, присутствие хохла и половой диморфизм в окраске — это признаки эволюционно лабильные. Некоторые ограничения касаются лишь самых общих, фундаментальных особенностей строения шалаша, но конкретная конструктивная их реализация оказывается мало зависимой от эволюционной истории вида.

Такая свобода в эволюционных трансформациях позволяет сделать несколько заключений. Во-первых, изученные признаки трудно использовать в качестве филогенетического сигнала. Исключением является лишь монофилия (1) шалашников из группы 3, сооружающих беседки «коридорного» типа, и (2) птиц-кошек, совсем шалашей не строящих. Иные конструктивные варианты связаны с филогенией слабо. Так, шалаш, представляющий собой единственную украшенную вертикальную опору посреди токовой площадки — признак, недостаточный для выделения группы близких видов: при его использовании *Archboldia* и *Prionodura* перемешиваются с видами из рода *Amblyornis*. Таким образом, мы показали, что признаки, считавшиеся ранее синапоморфиями (как шалаша с крышей в виде шляпы у двух видов *Amblyornis* и хохол у видов из группы 3) и симплезиоморфиями (отсутствие шалаша из веток) на самом деле есть результат конвергенции.

Эти данные резко контрастируют с теми, что получены Винклером и Шелдоном (Winkler, Sheldon, 1993) для ласточек, где показано соответствие филогений, построенных по молекулярно-генетическим, поведенческим (строение гнезда) признакам. А это значит, что в случае, когда этологические признаки подвержены сильному и варьирующему в разные эволюционные периоды действию полового отбора (как у шалашников), то их использовать в качестве филогенетического маркера неправильно. Но, с другой стороны, отсутствие соответствия молекулярных и поведенческих филогений у стрижей (Lee et al., 1996) свидетельствует о том, что даже и те признаки, что не подвержены действию полового отбора, также могут плохо отражать истинные эволюционные взаимоотношения в группе.

Во-вторых, данные позволяют предполагать перспективность изучения эволюционных трансформаций брачных демонстраций (посредством сравнительных исследований) без учета ограничений, связанных с историей данного вида/группы, которыми, таким образом, можно пренебречь. Это заключение соответствует данным Борджиа

(Borgia, 1995a) о выраженном функциональном значении структуры шалаша и ассоциированного с ним токового поведения у шалашников. Например, при обустройстве токовой площадки единственным вертикальным шестом или шалашем, выстроенным в виде коридора, эти структуры служат своего рода барьером между самцом и самкой, позволяя последней легко ретироваться в случае неготовности к спариванию. С одной стороны, это снижает частоту насильственных копуляций, а с другой, возможно, увеличивает число случаев посещения самкой самца, что, в конечном счете, увеличивает репродуктивных успех самца. У самцов *Archboldia papuensis*, не строящих шалашей, развилось поведение, в определенной степени компенсирующее для самки отсутствие беседки. Именно, при токовании самец он периодически пребывает у самой поверхности земли² — в этом случае он не может осуществить насильственную копуляцию. Такому поведению способствуют украшенные орхидеями ветви, формирующие занавесь вокруг токовой площадки. Поскольку роды *Archboldia* и *Amblyornis* могут рассматриваться в качестве сесстринских (рис. 1), переход от первого из рассмотренных состояний второму (или наоборот) может проходить относительно быстро.

Другой случай касается *Ch. maculata*, самцы которого сооружают ажурные (сделанные из травы, а не из прутиков), просвечивающие шалашы «коридорного» типа. Самец демонстрирует внутри такого шалаша, а не у входа (Borgia, 1995b), как это характерно для многих других видов. Самцы этого вида очень агрессивны, так что длинный ажурный тоннель позволяет самке видеть токующего самца, будучи защищенной от его возможных атак. Таким образом, указанные отличительные особенности *Ch. maculata* являются функциональными, «разрешающими», с одной стороны, агрессивные демонстрации самцов, а с другой, защищающими самок от прямого преследования. Таким образом, особенности брачного поведения у *Archboldia* и *Chlamydera* существенно отличны от таковых у прочих шалашников. В целом, у разных видов предкопуляционное поведение самцов организовано таким образом, чтобы наилучшим образом гарантировать безопасность самки в случае попыток насильственных копуляций (Borgia, 1995a, b).

Было высказано предположение, что в эволюции шалашников имел место «перенос» брачной сигнализации самцов с оперения на их постройки. Примитивные виды строят простые шалашы и характеризуются выраженным половым диморфизмом. Постепенно шалашы становятся все более сложными, а половые различия в окраске и структуре оперения нивелируются (Gillard, 1969). Тест Мэддисона (Maddison's test) для связанной эволюции названных признаков показал применимость данной гипотезы к видам группы 3, строящей шалашы «коридорного» типа ($p=0.04$). Так, наиболее сложные шалашы характерны для *Ch. cerviniventris* и *Ch. lauterbachii*, у которых оперение наиболее тусклое, а хохол отсутствует. Однако предсказание гипотезы не подтверждается для видов группы 2, как и для всех шалашников в совокупности (рис. 3). Тестирование гипотезы с использованием иного древа, построенного методом максимального правдоподобия, не меняет результатов.

Вот некоторые конкретные примеры. У *Prionodura* шалашы более массивные и сложно структурированные, чем у близких им видов, но и половой диморфизм также развит в наибольшей степени. Популяция *Amblyornis inornatus* с гор Арфак можно рассматривать как единственный пример, подтверждающий правомерность гипотезы для видов группы 2 — этот довольно тускло окрашенный шалашник строит очень сложные шалашы с крышей в виде шляпы. Но это не характерно для другой популяции того же вида (округ Факфак), что, очевидно, противоречит гипотезе. Наконец, пример арчболдии как будто

² Стандартно — в положении лежа. См. рисунок 3 к комментарию.

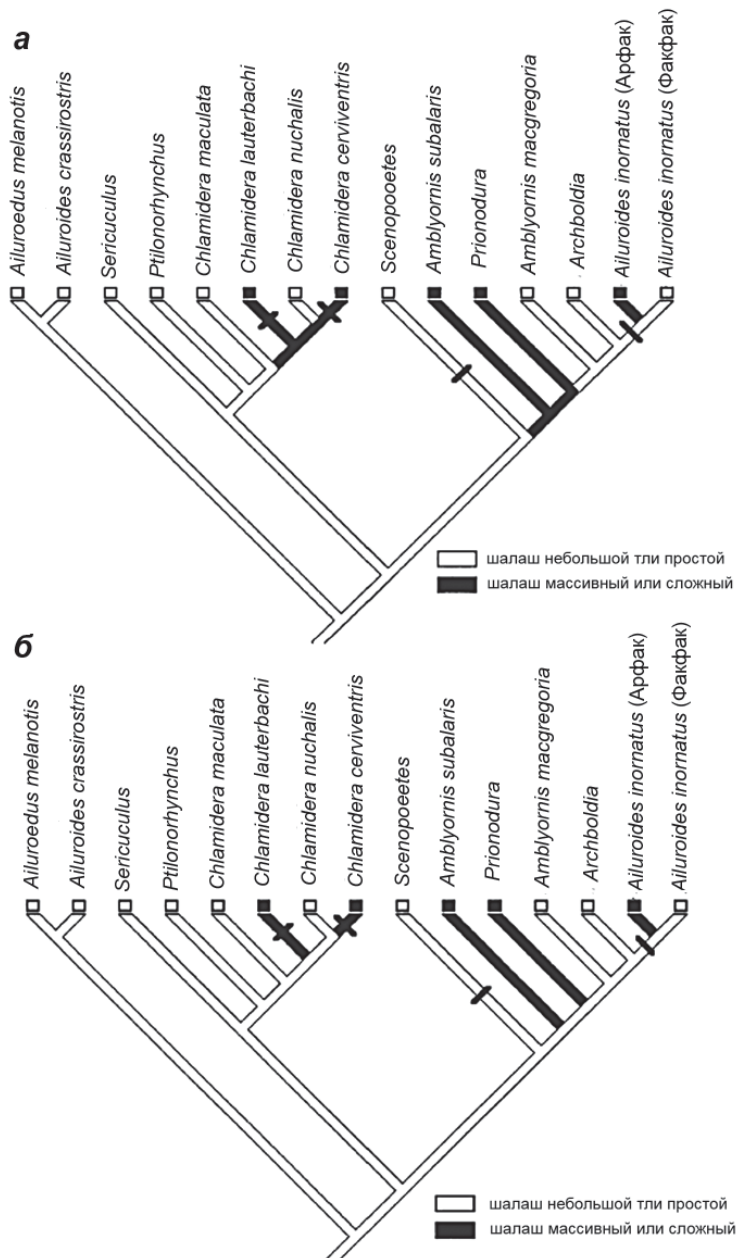


Рис. 3. Эволюция больших/сложных шалашей и редукция полового диморфизма. Обладателями таких шалашей условно считаются *Am. inornatus* (Арфак), *Am. subalaris*, *Prionodura*, *Ch. lauterbachii* и *Ch. cerviniventris*. На основе сходства с постройкой *Am. macgregoriae* шалаш *Am. inornatus* (Факфак) считается простым. Поперечные линии указывают на редукцию полового диморфизма. В двух реконструкциях (*а* и *б*) редукция полового диморфизма наблюдалась четырежды, из них дважды — в кладе, ведущей к видам с крупными/сложными шалашами (то есть, в соответствии с предсказанием гипотезы «переноса» Джилларда).

подтверждает обсуждаемый «перенос» сигнала с оперения на занавес токовой площадки. В пользу того, что рассматриваемый эволюционный «перенос» не универсален для шалашников в целом, свидетельствуют достоверные корреляции между выраженностью полового диморфизма и утратой токовых площадок. В случае допущения, что обустройство токовой площадки есть признак анцестральный, а половой диморфизм возникал дважды а затем был утрачен в одной из этих линий, $p=0.0294$. При допущении же о трехкратном независимом возникновении полового диморфизма $p=0.0147$.

Что может дать нам сопоставление филогений, полученных по разным группам признаков, для тестирования альтернативных гипотез полового отбора? В «соревновательной модели» (runaway model) случайные отклонения от равновесия (вследствие противодействующих сил естественного и полового отбора на характеристики самцов и предпочтения самок) могут приводить к эпизодам «быстрой» эволюции. Это считают возможной причиной быстрых смен в эволюции степени выраженности *a priori* важных для самки характеристик самца (Lande, 1981; Rùm, 1997). Также этот процесс часто считают причиной проявлений неравномерности в эволюции вторичных половых признаков самцов (Arnold, 1983; Kirkpatrick, 1987). На первый взгляд это соответствует результатам нашего исследования.

Тот факт, что между вторичными половыми признаками самца и предпочтением их самкой существует определенное соответствие, сейчас никто не оспаривает. Однако менее очевидно, может ли одна только модель Фишера объяснить преобразование в эволюции брачного поведения самцов. В современных работах, посвященных половому отбору, наблюдается смещение интересов от дихотомии «соревновательная модель»/модель хороших генов (каждая из которых постулирует опосредованную, непрямую выгоду для самки) к альтернативной дихотомии прямые/опосредованные выгоды (Kirkpatrick, Ryan, 1991). Прямые выгоды для самки могут проявляться в форме непосредственного материального вклада самца, но могут принимать форму, названную «проксимальные выгоды» (Borgia, 1979, 1995a). Например, беседка, сооружаемая самцом, полезна для самок в том отношении, что позволяет им избежать нежелательных копуляций. Идея «проксимальной выгоды» для самок, проистекающей от присутствия на площадке шалашей, находит свое подтверждение в данной работе — именно в показанном здесь отсутствии филогенетических ограничений на эволюцию морфологических и этологических признаков самцов.

Литература

- Arnold S. J. 1983. Sexual selection: the interface of theory and empiricism. Pp. 67-107 in: Mate choice (P. Bateson ed.). New York: Cambridge University Press.
- Borgia G. 1979. Sexual selection and the evolution of mating systems. Pp. in: Sexual selection and reproductive competition (M. Blum, A. Blum eds) pp. 19-80. New York: Academic Press.
- Borgia G. 1995a. Why do bowerbirds build bowers? *Am. Scient.* 83: 542-547.
- Borgia G. 1995b. Threat reduction as a cause of differences in bower architecture, bower decoration and male display in two closely related bowerbirds *Chlamydera nuchalis* and *C. maculata*. *Emu* 95: 1-12.
- Borgia G., Pruett-Jones S.G., Pruett-Jones M.A. 1985. The evolution of bower building and the assessment of male quality. *Z. Tierpsychol.* 67: 225-236.
- Christidis L., Schodde R. 1992. Relationships among the birds of paradise (Paradisaeidae) and bowerbirds (Ptilonorhynchidae): protein evidence. *Aust. J. Zool.* 40: 343-353.

- de Queiroz A., Wimberger P.H. 1993. The usefulness of behavior for phylogeny estimation: levels of homoplasy in behavioral and morphological characters. *Evolution* 47: 46-60.
- Diamond J. 1987. Bower building and decoration by the bowerbird *Amblornis inornatus*. *Etholog.* 74: 177-204.
- Diamond J. 1986. Animal art: variation in bower decorating style among male bowerbirds *Amblornis inornatus*. *Proc. Natn. Acad. Sci. USA* 83: 3042-3046.
- Edwards S. V. Arctander P., Wilson A. C. 1991 Mitochondrial resolution of a deep branch in the genealogical tree for birds. *Proc. R. Soc. Lond. B* 243: 99-107.
- Felsenstein J. 1991. PHYLIP version 3.4. Seattle : Department of Genetics University of Washington.
- Felsenstein J., Kishino H. 1993. Is there something wrong with the bootstrap on phylogenies? A reply to Hillis and *Bull. Syst. Biol.* 42: 193-200.
- Gilliard E. T. 1969 *Birds of paradise and bowerbirds*. London: Weidenfeld and Nicholson.
- Helm-Bychowski K., Cracraft J. 1993. Recovering phylogenetic signal from DNA sequences: relationships within the Corvine assemblage (Class Aves) as inferred from complete sequences of the mitochondrial DNA cytochrome b gene. *Molec. Biol. Evol.* 10: 1196-1214.
- Kirkpatrick M. 1987. Sexual selection by female choice in polygynous animals. *A. Rev. Ecol. Syst.* 18: 43-70.
- Kirkpatrick M., Ryan M. J. 1991. The evolution of mating preferences and the paradox of the lek. *Nature Lond.* 350: 33-38.
- Kishino H., Hasegawa M. 1989. Evaluation of the maximum likelihood estimate of the evolutionary tree topologies from DNA sequence data and the branching order in Hominoidea. *J. molec. Evol.* 29: 170-179.
- Kocher T.D., Thomas W.K., Meyer A., Edwards S.V., Pabo S., Villablanca F.X., Wilson A.C. 1989. Dynamics of mitochondrial DNA evolution in animals: amplification and sequencing with conserved primers. *Proc. natn. Acad. Sci. USA* 86: 6196-6200.
- Kusmierski R., Borgia G., Crozier R. H., Chan B. 1993. Molecular information on bowerbird phylogeny and the evolution of exaggerated male characteristics. *J. evol. Biol.* 6: 737-752.
- Lande R. 1981. Models of speciation by sexual selection on polygenic traits. *Proc. natn. Acad. Sci. USA* 78: 3721-3725.
- Lee P.L.M., Clayton D.H., Griffiths R., Page R.D.M. 1996. Does behavior reflect phylogeny in swiftlets (Aves: Apodidae)? A test using cytochrome b mitochondrial DNA sequences. *Proc. natn. Acad. Sci. USA* 93: 7091-7096.
- McLennan D.A., Brooks D.R., McPhail J.D. 1988. The benefits of communication between comparative ethology and phylogenetic systematics: a case study using gasterosteid fishes. *Can J. Zool.* 66 2177-2190
- Maddison W.P. 1990. A method for testing the correlated evolution of two binary characters: are gains or losses concentrated on certain branches of a phylogenetic tree? *Evolution* 44: 539-557.
- Maddison W.P., Maddison D.R. 1992. *MacClade version 3: Analysis of phylogeny and character evolution*. Sunderland: Sinauer.
- Maddison W.P., Slatkin M. 1991. Null models for the number of evolutionary steps in a character on a phylogenetic tree. *Evolution* 45: 1184-1197.
- Prager E.M., Wilson A.C. 1988. Ancient origin of lactalbumin from lysozyme: analysis of DNA and amino acid sequences. *J. molec. Evol.* 27: 326-335.
- Prum R. 1990. Phylogenetic analysis of the evolution of display behaviour in the neotropical manakins (Aves: Pipridae). *Etholog.* 84: 202-231.
- Prum R. 1997. Phylogenetic tests of alternative intersexual selection mechanisms: trait macroevolution in a polygynous clade (Aves: Pipridae). *Am. Nat.* (In the press.)

- Schodde R. 1976. Evolution of bowerbirds and birds of paradise; a resynthesis. Pp. 137-149 in: Proceedings of the 16th International Ornithological Congress (H.J. Frith, J.H. Calaby eds). Canberra: Australian Academy of Science.
- Sibley C.G., Ahlquist J.E. 1985. The phylogeny and classification of the Australo-Papuan passerine birds. *Emu* 85: 1-10.
- Steel M., Lockhardt P. J., Penny D. 1993 Confidence in evolutionary trees from biological sequence data. *Nature Lond.* 364: 440-442.
- Swofford D. 1993. PAUP Version 3.1.1 Champaign Illinois: Illinois Natural History Survey.
- Winkler D.W., Sheldon F.H. 1993. Evolution of nest construction in swallows (Hirundinidae): a molecular phylogenetic perspective. *Proc. natn. Acad. Sci. USA* 90: 5705-5707.

Перевод А.С. Онаева

От редакции

С точки зрения редакционной коллегии журнала, предлагаемая статья Р. Куспиерски с соавторами нуждается в комментариях. Прежде всего, интерпретации авторов очевидным образом расходятся с научной идеологией, которой мы стараемся придерживаться. Речь идет о критическом отношении к шаблонности мышления, господствующего в современной зарубежной литературе по этологии и родственным ей направлениям исследований. Но в данном случае, сам исходный материал статьи настолько интересен, что заставил нас пренебречь его интерпретациями, оставив их на совести авторов. Тем более, что более поздние исследования на тему статьи содержат в себе явный намек на слабость того подхода, которого придерживаются авторы. Хочется надеяться, что заинтересованный читатель сможет отделить здесь зерна от плевел.

Наши претензии касаются так называемой «теории полового отбора», которая сегодня стала в западной литературе неотъемлемой частью господствующей парадигмы. Два слова об этом уже было сказано в одной из предшествующих публикаций журнала³. Это чисто умозрительная конструкция, познавательные потенции которой лежат в той же плоскости, как, например, представлений о «честной коммуникации» (см. с. 19-21 в статье Е.Н.Панова, помещенной в этом номере журнала).

Как пишет А. Гофман в своей работе о моде в науке, «В последние годы невнятность и расплывчатость теоретических построений стали восприниматься как синонимы глубины и признака хорошего вкуса. Можно сформулировать своего рода закон: чем более туманна, невнятна и противоречива теория (или называющая себя таковой система представлений), тем больше у нее шансов стать популярной в научном сообществе».

Или, переформулировав эти слова, чем проще идея, чтобы быть понятой любым, не обладающим никакими предварительными знаниями о предмете, тем охотнее она будет принята на веру. После того, как такая мысленная конструкция стала неотъемлемой частью стандарта в данной области знаний (не без поддержки со стороны популярной и околонушной литературы), любая попытка того или иного автора уйти от модной тер-

³ См. Панов, 2011.

минологии означала бы для него опасность разрыва с конформизмом и канализированным мышлением научного сообщества, то есть своего рода изменой ему⁴.

Эти общие соображения не в полной мере относятся к статье, о которой идет речь, поскольку ее авторы искренне верят в существование полового отбора, считая, что изучаемый ими объект (шалашники) более чем какой-либо другой свидетельствует о реальности данного явления. При этом они подразделяют признаки видов на две категории — подверженные действию полового отбора и свободные от его влияния. К числу вторых в этой системе взглядов относится, в частности, все, что касается скелета (Zwiers, 2009: 4). Получается, что структура и окраска перьевого покрова эволюционируют по одним закономерностям (половой отбор), а тот субстрат, на котором растут перья — по другим (естественный отбор). Если придерживаться элементарной логики, то не менее странно противопоставлять таким образом моторику брачных демонстраций и организацию акций при постройке беседок тому биомеханическому аппарату, который задействован во всех этих формах активности. Вся искусственность такого рода построений должна быть очевидна всякому мыслящему биологу.

К той же категории «признаков», не испытывающих воздействия полового отбора, авторы относят структуру гнезда. Этот вывод должен вызывать удивление, поскольку хорошо известно, насколько важную роль гнездо играет в процессе формирования пары птиц. Орнитологам нет нужды напоминать о том, что репродуктивный успех самца крапивника в колоссальной степени зависит от количества выстроенных им гнезд, к которым он привлекает самок своим пением. В этой связи стоит напомнить, что, по мнению Джилларда, бесспорно авторитетного для авторов статьи, поведение шалашников при возведении ими беседок есть, скорее всего, дериват гнездостроительного поведения (Gilliard, 1962).

Кажется, сказанного достаточно, чтобы усомниться в продуктивности и объяснительной силе «теории», которая базируется на столь искусственном подразделении признаков, относящихся и не относящихся к сфере полового отбора. Недостаток места не позволяет углубляться далее в эту тему, что будет сделано в другом месте. Сейчас мы хотим обратить внимание читателей на другую принципиально важную сторону исследования, результаты которого изложены в статье Р. Кусмиерски с соавторами.

Речь пойдет о том филогенетическом древе, построенном на сравнительном анализе митохондриальной ДНК, на которое авторы накладывали данные по поведению разных видов шалашников. Хорошо известно, что результаты филогенетических исследований таксонов низкого ранга (родов и видов) часто противоречивы или неразрешимы с помощью митохондриальных генов. Быстрая дивергенция мтДНК (в 5-10 раз превышающая таковую ядерной ДНК) ограничивает шкалу времени, в пределах которой она может дать полезную информацию на надвидовом уровне (Банникова, 2004).

Разумеется, не вина авторов статьи в том, что в 1990 годах не были еще отработаны методы использования ядерной ДНК для реконструкции филогенетических отношений. Будучи вынуждены ориентироваться в своих сравнительно-этологических построениях на мтДНК деревья, они пришли к выводам, неверным фактически и достаточно поспешным с эволюционной точки зрения. Один из них состоит в том, что промискуитет как системе социосексуальных отношений и, соответственно, обустройство самцами токовых площадок посредством возведение на них артефактов того или иного рода

⁴ О санкциях со стороны научного сообщества, которые грозят таким отходом от единомыслия, см. в работе: Веннер, Уэллс, 2011.

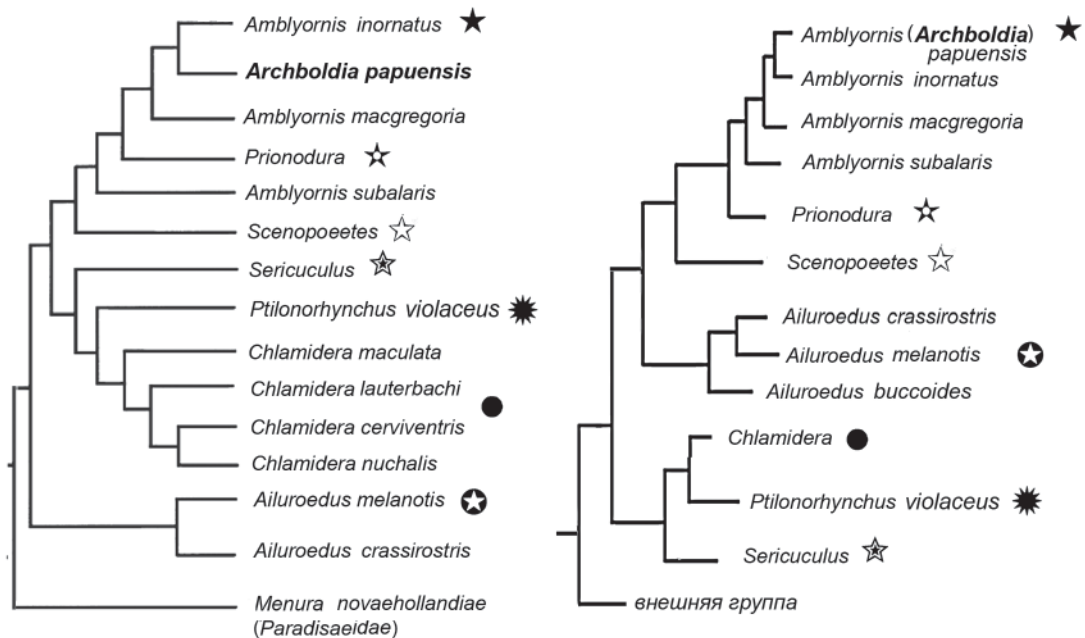
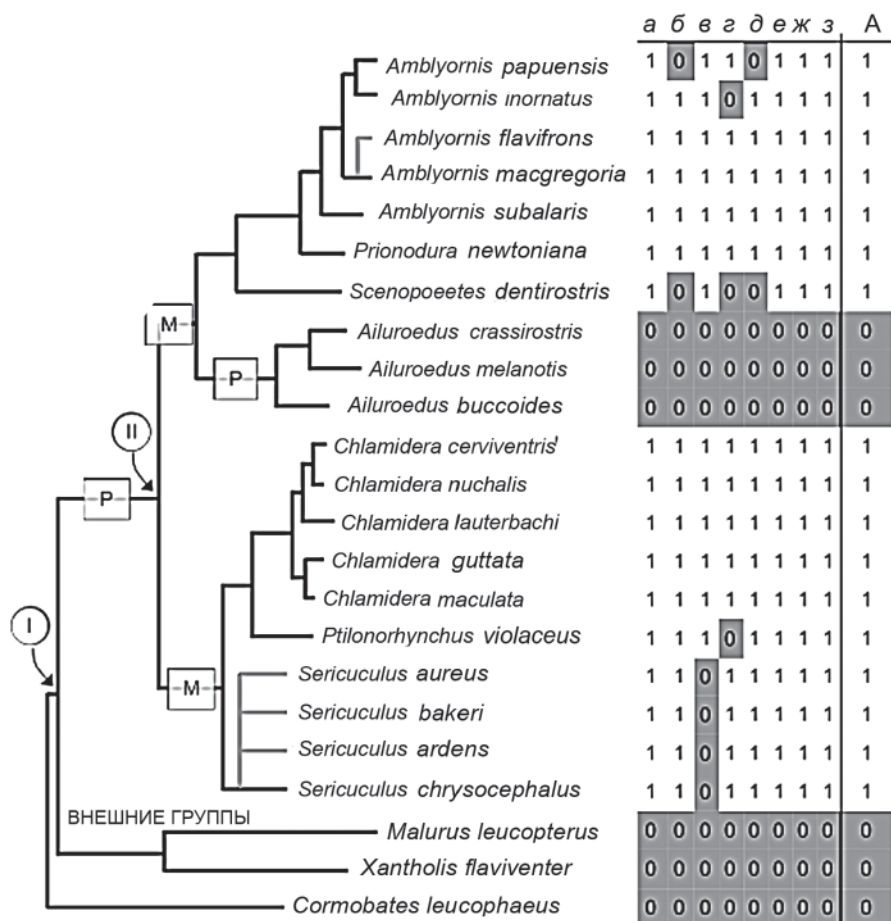


Рис. 1. Филогения шалашников по Kusmierski et al. (слева), 1997 и по Zwiers, 2009 (справа). Один и тот же род показан на обеих схемах одинаковыми символами.

непрерывно должны быть явлениями *вторичными* по сравнению с моногамией и отсутствием соответствующих ритуалов.

В недавней работе Цвирса, где для анализа привлечена ядерная ДНК, топология филогенетического дерева оказалась существенно иной (рис. 1). Соответственно, этот автор показал возможность утраты целой группой видов (птицами-кошками) поведения, связанного с обустройством самцами специальных токовых площадок, и перехода от промискуитета к моногамии (Zwiers, 2009). Здесь перед адептами «теории полового отбора» должен возникнуть трудно разрешимый вопрос, как это возможно в свете их представлений.

Сомнения вызывает еще один вывод авторов публикуемой нами статьи. Они настойчиво акцентируют «быстроту» с которой в эволюции происходит трансформация признаков, формируемых, по их мнению, половым отбором — в отличие от тех, которые ему не подвержены. Можно сказать, что в этом и состоит, по их мнению, принципиальная новизна полученных ими результатов. Однако, молекулярные методы реконструкции филогенеза (особенно сегодня, когда они еще далеки от совершенства — см. Банникова, 2004) едва ли правомерно считать средством обнаружения истины в последней инстанции. Совершенно не исключено, что не только в реконструкции, основанной на рассмотрении мтДНК, но и в более поздней, построенной с учетом ядерных генов, истинный возраст сравниваемых видов может быть сильно преуменьшен. Дело в том, что шалашники представляют собой одну из наиболее древних групп Воробьинообразных. Они относятся к той ветви, которая отделилась от общего ствола Oscines



- а полигиния
- б использование беседок
- в расчищенная площадка
- г презентация самке хохла
- д преграды между самцом и самкой
- е разреженный ток
- ж демонстрации на земле
- з декорирование артефактов
- А полигиния и сложное предкопуляционное поведение самцов

Рис. 2. Схема эволюции обустройства токовых площадок самцами у шалашников и отдельных черт полового диморфизма. P — исходное состояние промискуитет; M — исходное состояние моногамия. Из: Zwierns, 2009.

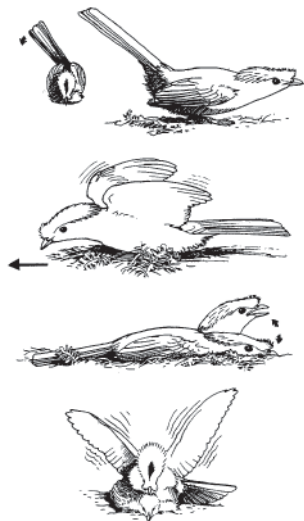


Рис. 3. Предсовокупительное поведение самца арболдии *Archboldia rapuensis* и копуляция (внизу). Из: Frith et al., 1996.

нетический компонент и насколько он значителен. Эта тема затронута в работе Цвирица (Zwiers, 2009), но настолько бегло, что очевидно младенческое состояние, в котором она, к сожалению, находится сегодня.

В заключение следует сказать несколько слов о функциональных объяснениях характера поведения самцов в присутствии самки и о той «пользе», которую она может извлекать из происходящего. Они выглядят наивными и попахивают антропоморфизмом. Сказано, например, что самец *Archboldia rapuensis* «при токовании периодически пребывает у самой поверхности земли — в этом случае он не может осуществить насильственную копуляцию». На самом деле, в такие моменты самец находится главным образом в положении лежа, что и есть главная составляющая его предсовокупительного поведения (рис. 3). Осуществить насильственное спаривание ему «мешает» лишь то, что, не проделав эти акции, он не в состоянии перейти к следующим — именно, к попытке сделать садку. Трудно также поверить в то, что функция беседки, сооружаемой самцом, состоит в том, чтобы самки могли избежать «нежелательных копуляций».

Литература

Банникова А.А., 2004. Молекулярные маркеры и современная филогенетика млекопитающих. // Журн. общей биологии. 65(4): 278—305.
<http://ibss.febras.ru/seminar/BannikovaJOB.pdf>

⁵ Второй после отделения лирохвостов *Meturidae*. В этом семействе сохранилось всего лишь 2 вида. Для лучшего изученного лирохвоста великолепного *Metura zurebba* известно, что самцы расчищают токовые площадки, как и некоторые виды шалашников, но не создают на них каких-либо сооружений.

одной из первых⁵, вскоре после появления этого подотряда на эволюционной арене, а именно, около 60 млн. лет назад (Barker et al., 2004).

Сам этот факт архаичности семейства шалашников позволяет думать, что свойственный им промискуитет и удивительные повадки самцов не есть нечто, созданное «творческой силой» полового отбора, но укладываются в анцестральное состояние социальных систем у птиц. В подавляющем большинстве их семейств оно позже могло быть вытеснено моногамией, в силу ее селективных преимуществ над другими системами социосексуальных отношений, при которых самцы не принимают участия в заботе о потомстве. (Lack, 1978; Панов, 1982). Нечто подобное мы как раз и видим на примере птиц-кошек.

Если говорить о гипотетических явлениях лабильности и ускоренности трансформаций поведения, связанного с обустройством токовых площадок, возникает вопрос о том, присутствует ли в них неге-

- Веннер А., Уэллс П. 2011. Анатомия научного противостояния, Есть ли «язык» у пчел? М.: Языки славянских культур. 487 с.
- Гофман А.Б. 2009. Мода, наука, мировоззрение: о теоретической социологии в России и за ее пределами. С. 19-55 в: Социологический ежегодник 2009. М.
- Панов Е.Н. 1982. Современное состояние и перспективы развития эволюционной социобиологии. Зоол. журн. 59(7): 988-999.
- Панов Е.Н. 2011. О книге А.В. Маркова «Эволюция человека». Этология и зоопсихология № 5.
- Barker F.K., Cibois A., Schikler P., Feinstein J., Cracraft J. 2004. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation. PNAS 101(30): 11040-11045.
- Frith C.B., Borgia G., Frith D.W. 1996. Courts and courtship behaviour of Archbold's Bowerbird *Archboldia papuensis* in Papua New Guinea. Ibis 138(2): 204-211
- Gilliard E. T. 1962. On the breeding behavior of the Cock-of-the-Rock (*Aves, Rupicola rupicola*). Bull. Amer. Mus. Nat. Hist. 124(2): 35-68.
- Lack D., 1978. The significance of the pair bond and sexual selection in birds. Pp. 328-341 in: Reading Sociobiol. S. Fr.
- Zwiers P.B. 2009. Use of molecular techniques to address the evolution of display traits in the Ptilonorhynchidae and other passeriform species. PhD Dissertation. Univ. of Maryland, 158 p.

Е.Н. Панов