

Шалашники — строители и коллекционеры

В. А. Иванов



Шалашники (Ptilonorhynchidae) — одно из наиболее древних семейств отряда воробьинообразных (Passeriformes). Оно относится к той ветви, которая одной из первых отделилась от общего ствола певчих воробьиных (Oscines) вскоре после появления этого подотряда (около 60 млн лет назад) [1]. Шалашники немного моложе лишь лирохвостов (Menuridae) — самого архаичного семейства воробьинообразных [2]. Для дальнейшего изложения важно то, что самцы единственного изученного вида из двух выживших в этом семействе расчищают токовые площадки, как и некоторые виды райских птиц и шалашников, но, в отличие от последних, не создают на них каких-либо сооружений [3]. Оно и понятно, поскольку строение клюва шалашников таково, что позволяет им проделывать сложные манипуляции с материальными объектами, тогда как клювы райских птиц лишены этого свойства.

Уже по результатам ранних (1960—1970 гг.) исследований биологии шалашников возникло предположение, что относящиеся к ним виды неравноценны по характеру поведения, связанного с возведением структур, именуемых беседками или шалашами. Строго говоря, эти названия можно применить лишь к постройкам двух видов шалашников, которые относятся к родам *Amblyornis* и *Prionodura*. Эту группу называют создателями майских деревьев (по аналогии с *maypole-builders* — украшенными цветами столбами, вокруг которых в Англии люди танцуют 1 мая). Самцы

Евгений Николаевич Панов, доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаборатории сравнительной этологии и биокommunikации Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН. Лауреат Государственной премии Российской Федерации «За фундаментальные исследования в области коммуникации и биосоциальности животных» (1993). Специалист в области эволюции поведения животных.

этих видов обносят древесный побег высотой около 1.5 м вертикально стоящими прутиками, поверх которых кладут поперечные палочки и все это украшает всевозможными предметами (рис.1). Другая группа видов (роды *Cblamydera*, *Sericulus* и *Ptilonorhynchus*) именуется строителями аллей (см. рис.1). Эти птицы также вертикально устанавливают пруты (или грубые травинки), но не вокруг побега, а в два параллельных ряда. Лишь в постройке *Cblamydera lauterbachii* их четыре, так что пространство между рядами прутьев поделено на три прохода, располагающихся под прямым углом друг к другу. Наконец, к третьей группе относятся три вида из рода *Ailurooidus*, которые не возводят никаких сооружений.

Недавно П.Б.Цвирс наложил на филогенетическое древо, построенное с использованием маркеров митохондриальной и ядерной ДНК, данные по особенностям строительного поведения шалашников (рис.2) [4]. Результаты этого исследования хорошо согласуются с ранними построениями относительно таксономической структуры се-



Рис.1. Два типа построек, возведенных самцами шалашников, —  кое дерево (слева) и аллея.

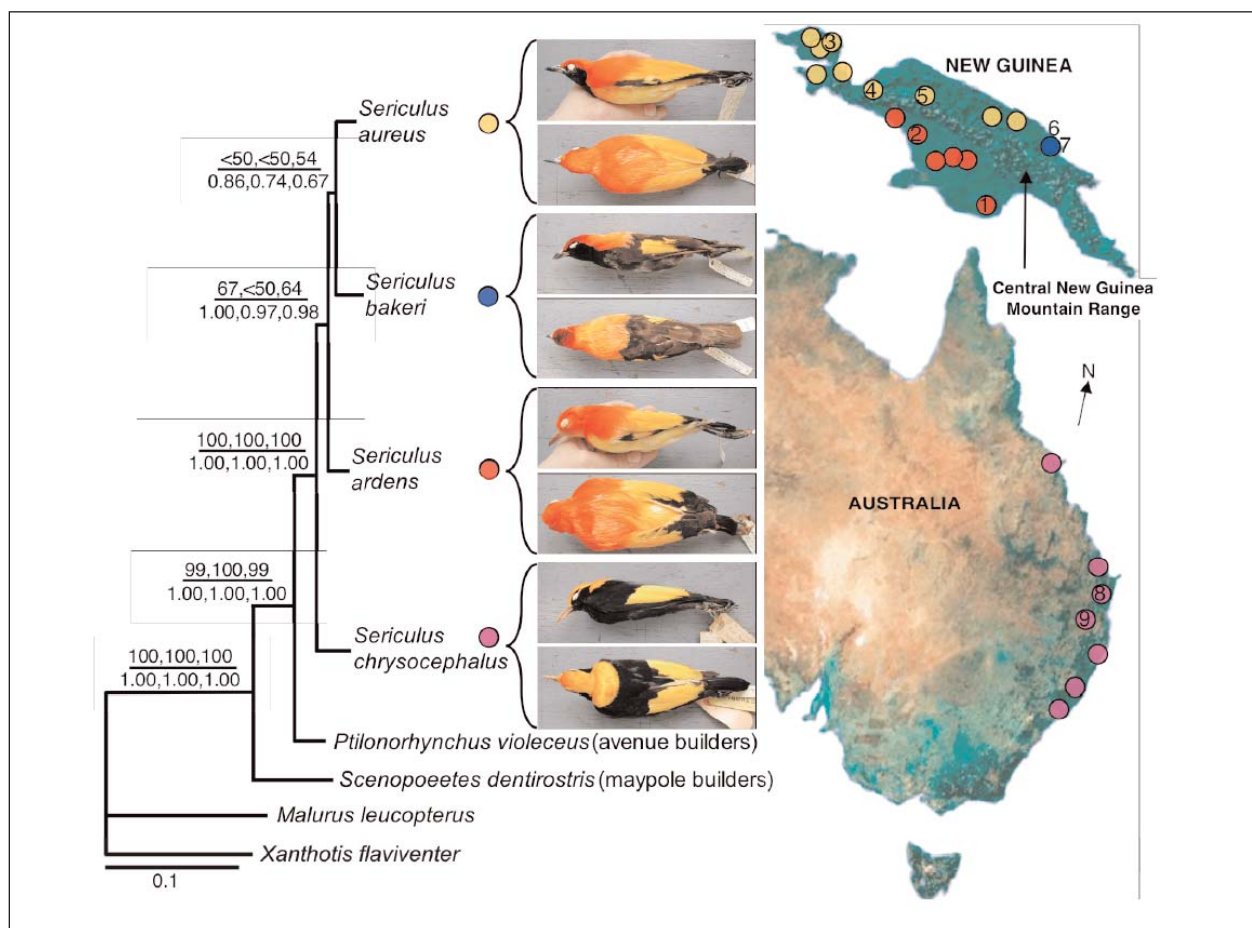


Рис.2. Филогенетическое древо шалашников, на которое наложены данные по особенностям строительного поведения птиц этого семейства [4].

мейства. Такой синтез орнитологических знаний и молекулярной методологии стал возможен благодаря тому, что за последние два-три десятилетия было получено немало сведений о разных сторонах биологии шалашников, в основном усилиями двух групп исследователей, а именно супругов К. и Д.Фрит (Австралия) и особенно коллектива, возглавляемого Дж.Борджиа из Университета штата Мериленд (США).

Социальное поведение

У 17 из 20 видов семейства (исключение — три вида из рода *Ailurooidus*, практикующих моногамию) каждый взрослый самец удерживает за собой небольшой участок, центром которого служит его токовая площадка. Сезон размножения у шалашников растянут на 9–10 мес. в тропиках Новой Гвинеи и на 3–5 мес. в Австралии. На протяжении этого периода к самцу время от времени навешиваются готовые к гнездованию самки, привлеченные его пением. Так, в одном из исследований установлено, что за два месяца аллеиные шалашники

самцов *Chlamydera maculata* посетило до шести самок [5]. Замечено, что самцы не принимают никакого участия в заботе о потомстве. Кладка состоит из одного—двух яиц, и самка легко справляется с этой задачей в одиночку. Учитывая архаичность семейства среди воробьинообразных, можно полагать, что именно такая социальная система первична для этого отряда.

У двух других видов шалашников, далеко отстоящих друг от друга филогенетически, никаких сооружений на токовой площадке не возводится. Самцы австралийского вида *Scenopoeetes dentiostri* ограничиваются раскладыванием на ней листьев, причем непременно светлым исподом вверх. (К слову, так же поступают со светлоокрашенными листьями самцы райской птицы *Parotia carolae*.) Самцы новогвинейского шалашника *Amblyornis papuensis* устилают площадку ковром из листьев папоротников, а на нависающих ветвях кустов и деревьев развешивают побеги эпифитных орхидей с цветами или без них.

У строителей аллеи постройки недолговечны — их с легкостью уничтожают самцы-соперники с соседних участков. Такие сооружения со време-

нем становятся устойчивее у тех видов, самцы которых закладывают на своем многолетнем участке фундамент из нескольких слоев прутьев или стеблей жестких травянистых растений, а стенки аллей ежегодно возводят из тех же материалов заново с началом очередного сезона размножения.

По-иному обстоит дело у строителей майских деревьев. Они беспорядочно нагромождают тонкие ветки сначала сверху на отростки тонкого древесного побега, а затем друг на друга. Самцы *Prionodura newtoniana* (Австралия) укладывают кучи хвороста вокруг довольно толстого древесного ствола. Часто их две — у оснований стоящих рядом деревьев, причем вся конструкция увенчана горизонтальной лианой либо упавшей сверху сухой веткой, которые служат хозяину местом трансляции звуковых сигналов. Все это оберегается самцами в среднем на протяжении семи лет (максимально — до 16–20 лет).

Особенно основательные постройки у двух видов рода *Amblyornis*, эндемичных для Новой Гвинеи. У *A. macgregoriae* побег, обвешанный хворостом, возвышается посреди своеобразной «чаши» из мха диаметром до 1 м и с высотой бордюра около 75 см. Настоящие шалаши диаметром в 2 м и высотой не менее метра (часто выше) строят самцы в большей части популяций вида *A. inornatus*. Для крыши птицы используют побеги эпифитных растений, а также прутьи и листья папоротников. Основание центральной стойки обложено мхом, и им же выложен «палисадник», ведущий к выходу из шалаша. Менее эффектные постройки самцов *A. subularis*, которые представляют собой нечто среднее между теми, что возводятся самцами *A. macgregoriae* и *A. inornatus*. Это сооружение напоминает вигвам с диаметром около метра и по сравнению с обширным шалашом *A. inornatus* в меньшей степени открыто спереди. Таким образом, легко представить себе переход к такой структуре от того, что мы видим у *A. macgregoriae*. Ветки должны укладываться не на центральную основу и не рядом с ней, а наклонно — так, чтобы между ними и стойкой сохранялось свободное пространство.

У видов, строящих аллей, копуляция происходит по единой схеме. Самка, готовая к спариванию, прилетает на токовую площадку и устраивается между параллельными рядами прутьев, оставаясь неподвижной. Самец проделывает брачный танец перед тем выходом из аллей, к которому обращена ее голова, при этом он может периодически перемещаться по прямой вправо и влево. У некоторых видов эти перемещения имеют характер быстрых перебежек без поворота туловища в сторону движения. Важно заметить, что у *A. fl. avifrons*, например, такие акции поразительно сходны с предбрачными танцами райских птиц рода *Parotia*. В обоих случаях пробежки сочетаются со своеобразными движениями головы самцов, весьма сходными по моторике. Во время

брачных демонстраций самцы многих видов шалашников подбирают с земли и удерживают в клюве один из декоративных объектов из числа принесенных сюда ранее, а при усилении интенсивности демонстраций могут резко отбрасывать его в сторону. Иногда этот объект самец держит в клюве и по ходу самой копуляции.

Самцу требуется некоторое время (подчас довольно значительное), чтобы преодолеть состояние стресса, вызванное необходимостью нарушить индивидуальную дистанцию с пришелицей. У некоторых видов шалашников наблюдаются даже попытки самца при появлении самки на его участке спрятаться за свою постройку или за ствол дерева. Наконец самец решается сблизиться с самкой, обегает аллею и приступает к спариванию, при этом настроен он нередко довольно агрессивно. Так, самец *S. dentirostris* при копуляции хватается самку за затылок клювом и резко дергает ее голову вправо и влево [6]. Установлено, что самки *Ptilonorhynchus violaceus* и *Chlamydera maculata* испытывают сильный шок после копуляции [5]. К теме агрессивного поведения самцов я еще вернусь, а сейчас несколько слов о том, какие еще средства самцы используют для обустройства своего индивидуального участка.

Пожалуй, более всего натуралистов поражает манера шалашников собирать всевозможные предметы, как естественного происхождения, так и рукотворные, и размещать их вокруг своих построек либо непосредственно на их поверхности. Здесь самцу нет удержу — порой на участке накапливается до двух тысяч разнообразных предметов. Птица может приносить их с большого расстояния, а также похищать с участков соседей. У одних видов вкусы в этом отношении довольно скромные. Так, самцы *Prionodura newtoniana* склонны укладывать на свои кучи хвороста пучки светлоокрашенных лишайников, а для самцов *Chlamydera nuchalis* наиболее предпочтительны белые раковины брюхоногих моллюсков. Самец *A. inornatus* раскладывает отдельными аккуратными кучками у входа в свой шалаш красные, фиолетовые и желтые плоды разных растений, яркие цветы и оранжевые листья. Самцы других видов предпочитают собирать надкрылья жуков или грибы редких разновидностей, которые подчас не так уж легко разыскать в дремучем дождевом лесу. Самец *A. macgregoriae* размещает такие грибы на бордюре моховой чаши, а плоды и помет животных подвешивает высоко на центральном сооружении из веток. Наблюдения показывают, что самцы *A. papuensis*, *P. newtoniana*, *Chlamydera maculata*, *Ch. nuchalis* проводят на своих токовых площадках, доставляя новые предметы и перекладывая с места на место уже имеющиеся, больше половины дневных часов, а *Ptilonorhynchus violaceus* — до 70% [6].

Плоды неустанной деятельности самцов, бесспорно, впечатляют человека, но у меня нет пол-

ной уверенности, что так же реагируют на это самки шалашников. Дарвин, склонный к антропоморфическим трактовкам поведения животных, был абсолютно убежден в том, что эти собрания разнообразных предметов не что иное, как «украшения», предназначенные для «очаровывания» самок. Борджиа, будучи твердым приверженцем идеи полового отбора, задался целью оправдать эти воззрения, применив в изучении поведения шалашников количественные методы и полевой эксперимент.

Репродуктивный успех самцов

Стандартный первый шаг в попытках подтвердить реальность полового отбора у того или иного вида состоит в том, чтобы показать некие преимущества одних самцов перед другими в глазах самок. Этот аргумент совершенно недостаточен для утверждения, что именно эта неравноценность есть движущий фактор эволюции так называемых эксцессивных структур и демонстрационного поведения, но он оказывается по сути дела единственным, допускающим эмпирическую проверку.

При наблюдениях за 12 самцами шалашника *Ch. maculata* на протяжении двух месяцев оказалось, что только шесть из них копулировали в этот период (6, 4, 2, 1, 1 и 1 раз, соответственно) [5]. Самки помечены не были, так что состав пар, во-

влеченных в эти копуляции, установить не удалось. Авторы пришли к заключению, что успех самцов коррелировал с такими особенностями шалашей, как симметричность постройки (недостовечно), длина стеблей травы, из которой были выстроены стенки аллей, и вертикальность их установки. Слабые корреляции обнаружены также между успехом обладателей шалашей и количеством красных и розовых предметов (осколков стекла) около построек. По мнению авторов, изменчивость в характере трех типов таких декораций объясняет 96% вариаций в избирательности самок.

Аналогичные выводы были сделаны в отношении другого вида, *Ptilonorhynchus violaceus*, который стал модельным для коллектива, возглавляемого Дж. Борджиа [7]. Позже, когда доктрина полового отбора «обогадилась» понятием «множественные половые признаки», эта группа исследователей задалась целью узнать, что именно определяет выбор самок — разложенные вокруг шалаша декоративные объекты или же интенсивность брачных демонстраций самцов.

Для решения этого вопроса был поставлен эксперимент. На площадки самцов выкладывали строго определенное количество синих предметов (особенно предпочитаемых самцами этого вида, рис.3) и сравнивали успех этих особей у самок с тем, который наблюдали у контрольных самцов. В данном случае результаты оказались не вполне однозначными. В статье написано: «Мы



Рис.3. Самка (в шалаше) и самец *Ptilonorhynchus violaceus*.

Фото Дж. Мунро (J.Munro)

показали, что поисковое поведение самок у изученного вида — это сложный процесс, включающий в себя несколько стадий. Самки принимают последовательные решения, отвечающие каждой стадии оценки качества демонстраций самцов. Кроме того, характер этих решений зависит от возраста самки. Различия в отношении самок к синим декоративным объектам, с одной стороны, и к интенсивности демонстраций самца, с другой, возможно, связаны с агрессивной природой последних. Интенсивность демонстраций может оказаться лучшим показателем качества самца, чем [количество] синих украшений. Но, поскольку молодые самки более непримиримо, чем взрослые, реагируют на интенсивные демонстрации самцов, они могут быть неспособными оценить этот показатель при поисках полового партнера» [8].

Другая группа исследователей анализировала вопрос о роли поведения самок в их предкопуляционных взаимодействиях с самцами экспериментально, с использованием дистанционно управляемой модели самки [9]. Ученые установили, что самец снижает интенсивность своих демонстраций в ответ на позу, принимаемую самкой при испуге, но вопреки их ожиданиям оказалось, что это обстоятельство никак не сказывается на репродуктивном успехе самцов.

В ряде исследований было показано, что самцы *Cb.maculata* весьма агрессивны в ситуациях, предшествующих спариванию. Стенки построек этих шалашников сделаны не из прутиков, как у других видов рода *Chlamydera*, а из стеблей трав и потому просвечивают насквозь. Кроме того, коридор аллеи у *Cb.maculata* шире, чем у других сородичей, что позволяет самцу исполнять брачный танец внутри такого шалаша. Самка может видеть токующего самца снаружи, что, по мнению исследователей, защищает ее от возможных атак с его стороны [10, 11]. Как сказано в другой работе, «шалаш, сооружаемый самцом, полезен для самок в том отношении, что позволяет им избежать нежелательных копуляций» [12]. Авторы этой работы называют «преимущества», получаемые при этом самкой, «проксимальной выгодой». Отсюда делается общий вывод, согласно которому предкопуляционное поведение самцов разных видов шалашников организовано так, чтобы наилучшим образом гарантировать безопасность самки в случае попыток насильственных копуляций.

Происхождение и эволюция шалашей

По мнению Борджиа и его коллег, степень агрессивности самца положительно коррелирует с его качествами как производителя. Сама по себе эта мысль едва ли может вызвать возражения. Но те выводы, которые делают из нее названные исследователи, выглядят по меньшей мере странными

с точки зрения этолога. Суть их состоит в том, что у шалашников шла эволюция в сторону усиления агрессивности брачных демонстраций самцов, а это повышало интенсивность этих акций. Одновременно у них развивалась способность строить шалаша в качестве компенсации тех неудобств, которые возникали у самок во время взаимоотношений с самцами [13, 14].

Авторы этой гипотезы объясняют преобразования демонстраций тем, что новые компоненты полового поведения были «заимствованы» из репертуара агрессивного. Эта идея должна показаться дикой для каждого, кто имеет хоть малейшее представление о двойственном характере гормональной детерминации поведения. Здесь перед нами пример того, как две совершенно условные категории — «агрессивное» и «брачное» поведение — трактуются в качестве неких механических наборов признаков, которыми эти две сущности способны каким-то образом обмениваться друг с другом. Стоит напомнить, что изначально суть концепции «демонстраций» состояла в том, что их рассматривали как результат конфликта трех мотиваций — половой, агрессивной и страха. Эта точка зрения, восходящая к идеям нобелевского лауреата (1973) Н.Тинбергена, оставалась одной из доминирующих в этологии до момента ухода от ее достижений в область схоластических спекуляций на почве полового отбора.

Азбучная истина гласит, что все репродуктивное поведение самцов находится под контролем единой гормональной системы, в которой ведущая роль принадлежит тестостерону. Он же определяет развитие ряда структур половой системы в онтогенезе и вовлечен в процесс сперматогенеза, не говоря уже о том, что этот гормон определяет становление значительной части вторичных половых признаков внешней морфологии. Как пишет Дж.Вингфилд с соавторами, «тестостерон также регулирует экспрессивные проявления репродуктивного поведения, как сексуального характера, так и агрессии» [15]. Поэтому совершенно искусственными и неправдоподобными выглядят построения, декларирующие некую первоначальную автономию двух сфер эмоциональных проявлений — секса и агрессии, а также возможность вторичного перехода элементов одной из них в другую. Обе они составляют нерасторжимое единство.

Почти полвека назад пионер в области изучения биологии и поведения шалашников Э.Т.Джиллард предположил, что в эволюции этих птиц произошел переход от демонстраций птиц своего оперения самкам к их привлечению посредством строительства и декорации брачных беседок [16]. Одну из причин этого ученый видел в том, что яркое оперение и броское брачное поведение самцов должно отрицательно влиять на их выживаемость. Следовательно, полагал он, утрата такого рода вторичных половых признаков самцами должна быть адаптивной для них, а следствием оказывается



Ри.4.

уход вида от выраженного полового дихроматизма. Согласно этой гипотезе, следует ожидать обратной зависимости между степенью развития полового диморфизма и сложностью беседки.

Джиллард не задавался вопросом, каковы могут быть реальные биологические механизмы такого рода «переноса» признаков внешней морфологии самцов на продукты их деятельности. Но для адапционистов не кажутся невозможными самые фантастические сценарии, а в данном случае в помощь им приходит магическое словосочетание «половой отбор». В этом ключе гипотезу Джилларда подвергли обсуждению как вполне правдоподобную через 30 лет после того, как она была выдвинута [12]. По мнению авторов этой статьи, предсказания гипотезы оправдываются для той ветви семейства, виды которой возводят аллей. Основанием для такого заключения послужило то, что шалаши двух видов (*Chlamydera cerviniventris* и *Ch.lauterbachii*) были признаны наиболее сложными, при том что диморфизм в окраске самцов и самок у них отсутствует. Впрочем, авторы приходят к выводу, что гипотеза не оправдывается в отношении группы строителей майских деревьев и для семейства шалашников в целом. На мой взгляд, трудно было ожидать чего-либо иного.

Тот же Джиллард высказывал мнение, согласно которому истоки возникновения шалашей в ходе эволюции следует искать в гнездостроительном поведении самцов. Этой же точки зрения, наибо-

лее правдоподобной, на мой взгляд, придерживался и другой знаток биологии шалашников, Дж.Даймонд [17]. Он мотивировал это предположение, указывая на широко распространенное явление постройки самцами многих видов большого количества гнезд, которые служат цели привлечения самок на их участки. Однако против этой гипотезы категорически выступил Борджиа [7]. Он видит общее этой гипотезы с другой, предполагавшей, что к шалашам видов—строителей майских деревьев привлекают разложенные вокруг них съедобные фрукты и цветы. Авторы пишут, что обе эти гипотезы «не имеют общего значения и не соответствуют современным моделям полового отбора» (с. 226; курсив мой. — Е.П.). Другие возражения сводились к тому, что шалаши не похожи на гнезда шалашников и располагаются, в отличие от них, на земле.

Спрашивается, что могли «современные модели полового отбора» противопоставить вполне реалистичным предположениям сторонников идеи о происхождении шалашей в результате модификации гнездостроительного поведения самцов. Вот что предлагают Борджиа и его соавторы взамен «гнездовой гипотезы». Они пишут: «Самцы демонстрируют обладание охраняемым, декорированным местом тока, что служит для самок свидетельством их неодинакового качества как [потенциальных] половых партнеров. Точно так же, как при оценке экстравагантного оперения сам-

цов, самки должны отдавать предпочтение тем из них, кто способен осуществлять эффектные демонстрации, не нарушаемые вмешательством соперников, в пределах своих токовых площадок. Однажды возникнув, такая избирательность может вести к увеличению количества украшений на этих площадках и к строительству шалашей. Декорированная площадка и шалаш становятся тогда индикатором социального статуса и качества самца. Сравнивая шалаши разных самцов, самка может оценивать эти их показатели, а также качество их демонстраций» [7, с.230].

С момента написания этих строк прошло почти 20 лет, а теоретические построения адептов доктрины полового отбора не претерпели практически никаких изменений. Одна из новинок — это так называемая гипотеза предсуществовавших признаков. В общей формулировке она звучит так: «У самок происходит становление [в эволюции] предпочтений к уже существующим признакам самцов». В частном приложении к случаю шалашников речь идет о «кооптации в брачные демонстрации тех сигналов, которые возникли

в эволюции в контексте угрожающих взаимодействий между самцами» [13]. Беспомощность этих построений, претендующих на роль научного объяснения эволюции строительного поведения шалашников, мне представляется самоочевидной.

Эволюции строительного поведения

Даймонд обратил внимание на высокий консерватизм ряда форм поведения в архаических ветвях отряда воробьинообразных, а именно древнего семейства шалашников и более молодых райских птиц (рис.5). Он пишет: «Постройка шалашей могла возникнуть, когда самцы расчищали токовую площадку для усиления эффекта своих демонстраций, как это происходит у райских птиц *Diphyllodes* и *Parotia*, а также у скального петушка *Rupicola rupicola* из семейства Cotingidae. «Беседка» шалашника *S.dentirostris* — это, фактически, расчищенный участок земли, украшенный перевернутыми древесными листьями. У содержащегося в неволе самца вида *Ailuroedus crassirostris*, не относящегося

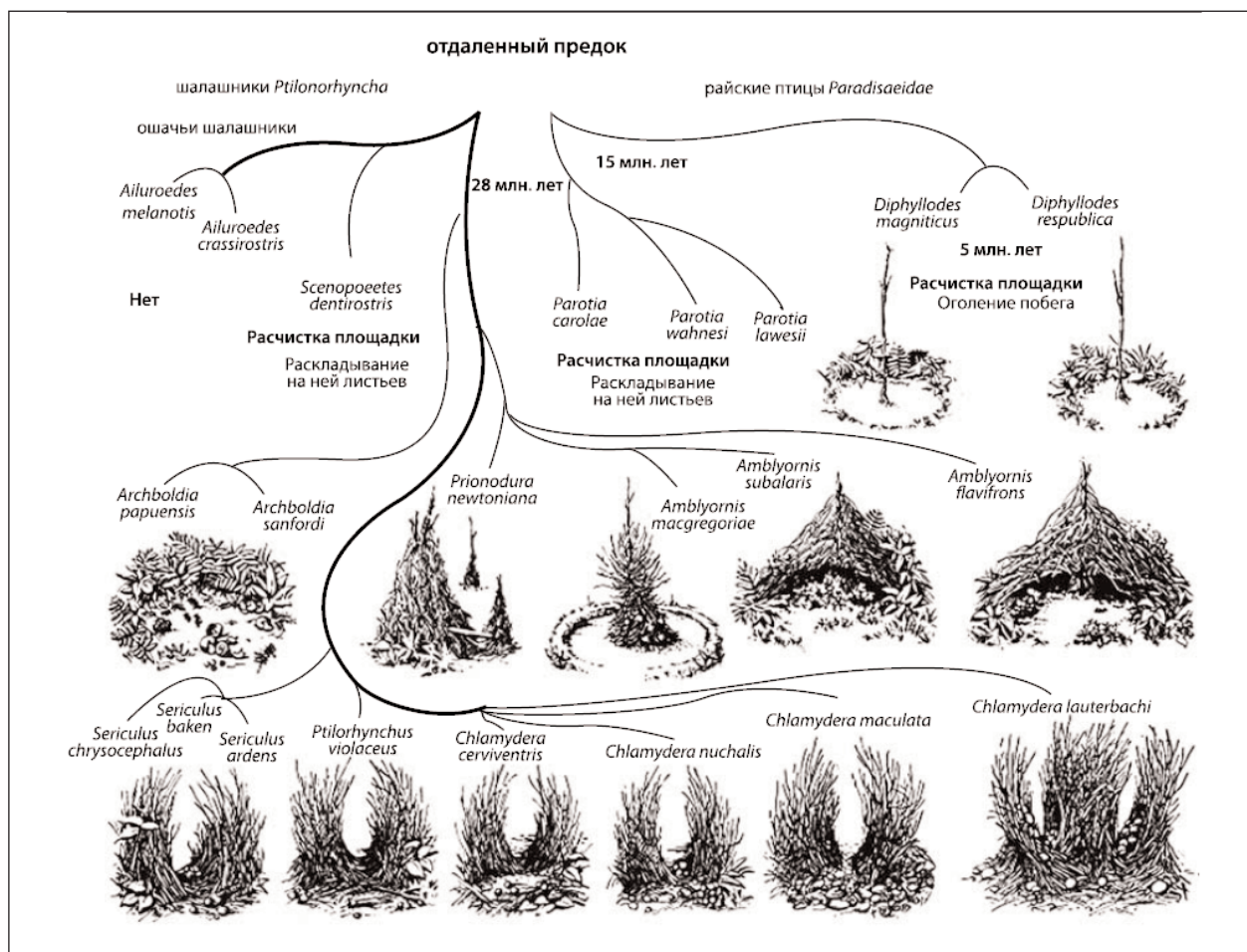


Рис.5. Гипотетическая схема эволюции строительного поведения самцов райских птиц и шалашников. За основу взят рисунок опубликованный на сайте лаборатории Дж.Борджиа (www.life.umd.edu/biology/borgialab/index.html)

к числу строителей шалашей, наблюдали аналогичное раскладывание перевернутых листьев» [17].

Более поздние наблюдения дали немало фактов, подтверждающих идею паразитического консерватизма в эволюции сигнального поведения. Так, у райских птиц рода *Parotia*, токующих на земле, за прошедшие десятки миллионов лет сохранились такие формы поведения, свойственные шалашникам, как устилание площадки субстратом растительного происхождения и раскладывание на ней листьев. Брачные танцы самцов *Plawesii* и шалашника *A.flavifrons* практически идентичны по моторике, к тому же оба танцуют перед вертикальным побегом. Разница лишь в том, что первый предварительно очищает его от листьев, а второй — нагромождает на него тонкие ветки, образующие шалаш в форме вигвама. Важно заметить, что род *Parotia* занимает на филогенетическом древе райских птиц положение, близкое к основанию. Поэтому можно думать, что эти птицы сохранили инстинкт ориентировать брачные демонстрации на вертикальные структуры, но утратили способность строить вокруг них шалаш.

Таким образом, в эволюции шалашей типа майского дерева можно выделить следующие начальные стадии:

- расчистка площадки — поведение, свойственное уже наиболее древним воробьинообразным (лирохвостам);
- принос на площадку объектов растительного происхождения (например, листьев), что в дальнейшем выливается в устилание ее сплошным ковром из фрагментов растений (как, например, у шалашника *A.papuensis*);
- локализация площадки таким образом, чтобы в центре ее находился вертикальный побег;
- доставка к нему веток и/или жестких стеблей и укладывание их на вертикальную основу.

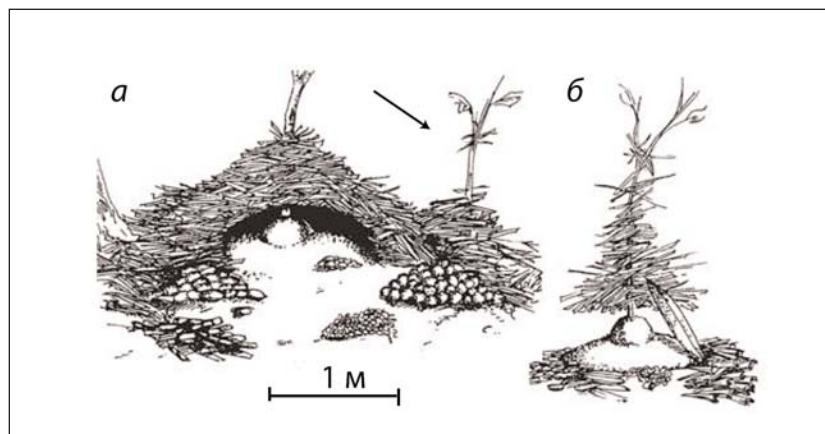


Рис.6. Географическая изменчивость конструкции беседок у новогвинейского шалашника (*Amblyornis inornatus*), обитающего в горах Арфак (а) и Факфак (б) [19]. Из рисунка в оригинале статьи следует, как будто бы, что в первом регионе возможны оба типа структур (второй показан стрелкой). Но это обстоятельство не оговорено ни в подписи к рисунку, ни в тексте.

Дальнейшая эволюция шалашей этого типа может идти по принципу «свободной эволюции», не требующей участия каких-либо форм отбора [18]. Дело в том, что процесс постройки шалаша особью в значительной степени базируется на импровизациях, которые модифицируют видоспецифическую врожденную программу. Это прямое следствие высокой продолжительности жизни шалашников. Для ряда видов, по которым имеется достаточно полный материал, она оценивается в 20—30 лет, индивидуально помеченные самцы доживали до 23 лет [6]. При этом самец вырабатывает типичную видоспецифическую манеру устройства площадки лишь с возрастом (на четвертый год у *A.macgregoriae*, на пятый—седьмой у *Ptilonorhynchus violaceus*). До этого самцы строят «пробные», несовершенные шалаша [17].

Понятно, что чем более дифференцирована генетическая программа (предписывающая большее количество компонентов конструкции шалаша), тем, естественно, шире изменчивость окончательных построек. Эта изменчивость проявляется на индивидуальном уровне внутри популяции и в ряде случаев четко выражена географически. Например, у одного из подвидов шалашника *A.macgregoriae* чаша у основания вертикальной конструкции шире, чем во всех прочих популяциях вида и выстлана не мхом, а листьями древесного папоротника. Наиболее яркий случай географической изменчивости структуры шалаша описан для вида *A.inornatus* (рис.6) [19]. Такого рода явления приводят некоторых исследователей к мысли, что филогенетический компонент в структуре построек выражен довольно слабо — «лабильная эволюция», по выражению Р.Кусмиерски [12].

Вместе с тем, как подчеркивает Даймонд, «трудно поверить в то, что географическая изменчивость структуры построек (в частности, у *A.inornatus*) носит адаптивный характер.

Самцы одних популяций выкладывают ковер из зеленого мха, других — из черного. В каких-то местах они отдают предпочтение декорациям из голов и надкрылий жуков, в иных используют только надкрылья. Расположение декораций также выглядит нерегулярным. Предметы определенного цвета размещаются либо внутри шалаша, либо снаружи» [17, с.33].

Процесс поступательного усложнения структуры шалашей за счет все большего накопления частных вариаций носит имманентный характер и не требует дополнительных объяснений, в частности привлечения идеи полового отбора. Происходящее легко уподобить аналогичному

усложнению структуры гнезд (рис.7). Здесь добавление новых элементов (например, длинной входной трубки) к гнездовой камере как таковой не должно приводить к какому-либо кардинальному улучшению функционального назначения постройки. Не меняя условий, в которых пребывают яйца и птенцы, трубка может лишь усложнить процедуру кормления последних.

Даймонд предположил, что манера постройки шалашей определяется традициями — молодые самцы учатся, подражая взрослым [17]. Однако эта точка зрения кажется мне сомнительной — как в том случае, когда речь идет о конструкциях сооружения, так и о характере декораций вокруг него. Интересный материал, подтверждающий эту идею в применении к выбору самцами декоративных предметов, приведен в статье Дж.Мейден с соавторами [21]. Именно проявление традиций они видят в разнообразии предметов, которые самцы *Chlamydera maculata* приносят к своим шалашам коридорного типа (рис.8). К такому выводу авторы приходят путем исключения прочих возможных факторов: доступности объектов в окрестностях построек и отсутствия родственных связей между самцами данной локальной груп-

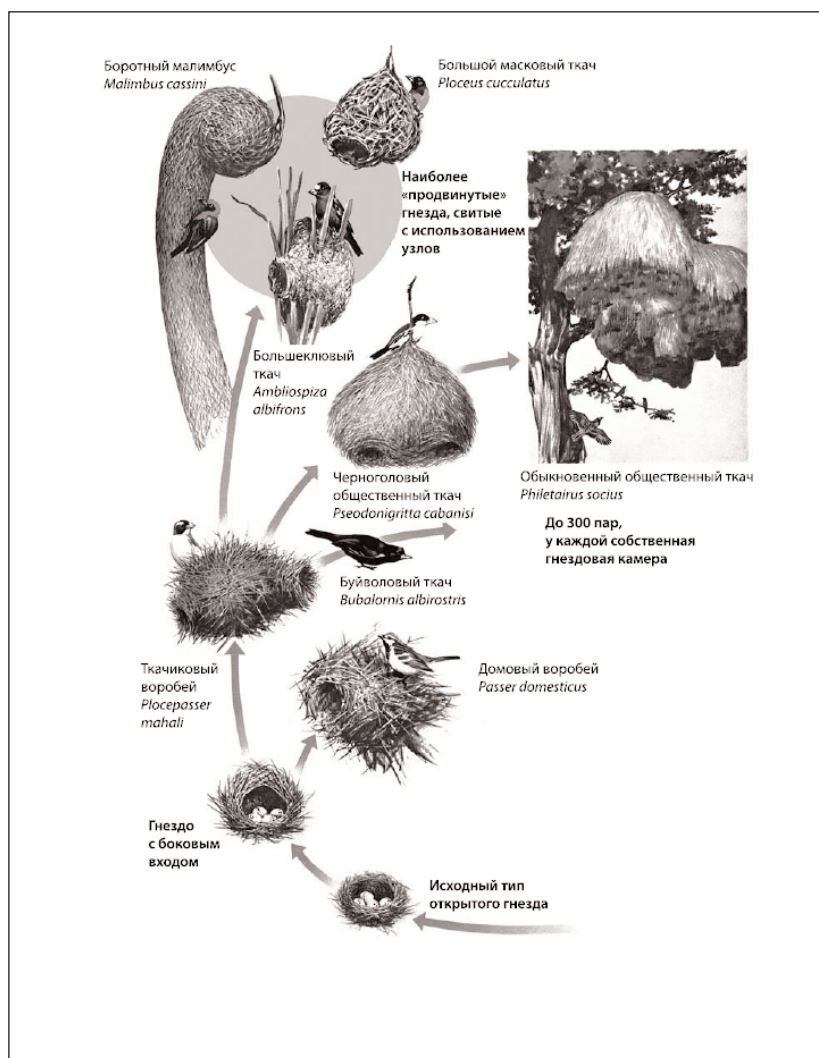


Рис.7. Эволюция конструкции гнезд у ткачиков (семейство Ploceidae) [20].

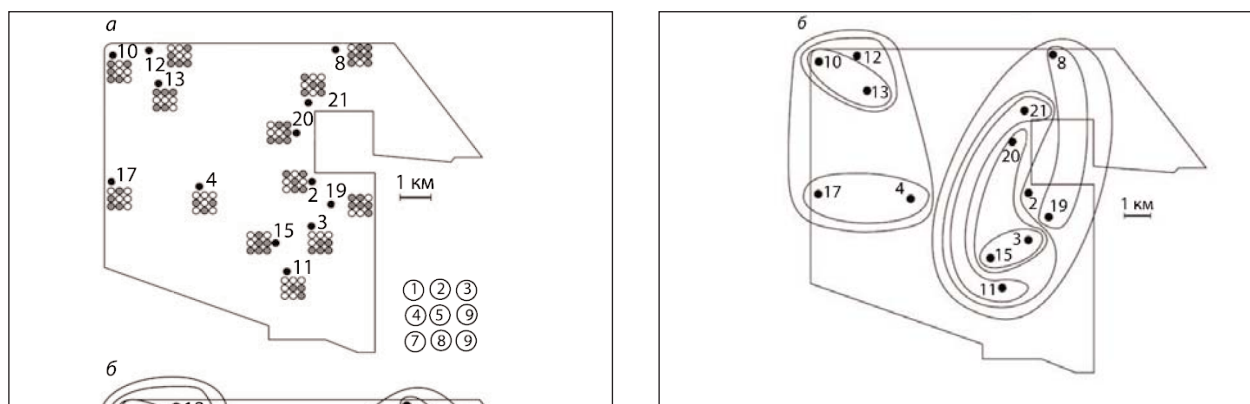


Рис.8. Изменчивость в использовании «украшений», приносимых самцами шалашника *Chlamydera maculata* к их беседкам [21]. а — наборы объектов около 13 беседок в одной локальной группировке самцов. 1 — раковины пресноводных моллюсков; 2 — коричневые камешки; 3 — кусочки кварца; 4 — осколки скорлупы яиц эму; 5 — фрагменты красного пластика; 6 — то же, черного пластика; 7 — кусочки побегов растений; 8 — синие стеклышки; 9 — металлические объекты. б — оконтурены беседки в соответствии со степенью сходства принесенных к ним «украшений». Четко выделяются два кластера, локализованные в разных секторах экспериментальной площадки.

пировки. Не объясняют наблюдаемые вариации в распределении декораций и отдельные случаи воровства объектов у соседей.

Ряд исследований был посвящен вопросу о том, насколько видоспецифична и устойчива избирательность самок по тому или иному цвету декоративных объектов, и в чем причина такого рода предпочтений. Здесь нет единства мнений. Одни авторы утверждают, что эти склонности могут быть вторичными — обусловлены первоначальными предпочтениями к цвету кормовых объектов (плодов определенных видов растений), другие категорически отвергают эту точку зрения. Эта проблема слишком обширна, чтобы обсуждать ее здесь. Ближе к нашей теме и, на мой взгляд, не менее, а возможно, и более интересен вопрос о происхождении самого поведения в собирании объектов и складывании их десятками и сотнями в одном и том же месте. К сожалению, мне не удалось найти ни одного источника, где этот вопрос хотя бы был задан. Напрашивается мысль, что эти повадки имеют общие корни с манерой устилать площадку фрагментами растительности, которые также доставляются самцами из-за ее пределов. Отзвуки этих инстинктов сохранились и у некоторых видов райских птиц, самцы которых приносят на свои площадки объекты, которые так или иначе выделяются из общего окружения. Это могут быть клочки шерсти и фекалии млекопитающих, обрывки змеиной кожи и т.д. Позже самка подбирает эти объекты и уносит их прочь.

* * *

Как бы ни менялись подходы в изучении поведения животных под влиянием новых модных течений, мне кажется, что неизменными остаются четыре вопроса Тинбергена. Какова приспособительная функция данной формы поведения? Каковы физиологические механизмы ее осуществления? Как происходит ее становление в онтогенезе? Как поведение преобразуется в ходе эволюции? Очевидно, что львиная доля идущих ныне изысканий сосредоточена на поисках функциональных объяснений эволюции поведения, в том числе связанного с постройкой шалашей и их декорированием. Однако рассуждения строятся так, словно само возникновение этого поведения не представляет никакой загадки. Подразумевается, что это само собой разумеющийся результат полового отбора.

Задача науки состоит в том, чтобы подвести вновь открытое, мало понятное явление под те закономерности, которые ранее выяснены для других, сопоставимых с ним, но уже достаточно хорошо изученных. В данном случае перед нами лишь видимость применения этой стратегии, поскольку предлагаемые объяснения поведения шалашников отсылают нас не к чему-то досконально понятному, а лишь к ставшей привычной формуле, полностью укладывающейся в два слова: «половой отбор».

Причина такого положения вещей вполне понятна. Суть столь сложного поведения шалашников не может быть понята без детальных исследований внутренних механизмов, его определяющих (второй вопрос Тинбергена). А раскрытие этих механизмов требует изучения становления и развития инстинктов постройки шалаша и его декорирования в онтогенезе (третий вопрос Тинбергена). Ни того, ни другого мы не находим среди обилия исследований, в которых существование полового отбора постулируется изначально. На отсутствие таких исследований, выполнимых в условиях зоопарка, справедливо сетует Даймонд [17, с.34].

Функциональный подход, в той его форме, которая господствует в существующих исследованиях, опасен еще и тем, что он направлен на подтверждение постулатов доктрины полового отбора. Опасность состоит в том, что неизбежные во всякой работе заблуждения консервируются и накапливаются, не позволяя двигаться дальше по пути поиска истины. Насколько мне известно, ни разу не предпринималась попытка поставить под сомнение взгляды, ставшие привычными, «навязанными на зубы». Почему бы, например, не попробовать вместо увеличения числа «декоративных объектов» около шалашей, напротив, изымать их у всех самцов в их локальной группировке? Как поведут себя при этом самки? Я совершенно не исключаю, что они с таким же успехом будут посещать самцов, движимые неуклонным стремлением быть оплодотворенными в тот момент, когда гнездо готово к размещению в нем яиц.

А вот другой мыслимый эксперимент, результаты которого совершенно непредсказуемы заранее. Показано, что при склонности к собиранию синих предметов, самцы шалашника *Ptilonorhynchus violaceus* испытывают отвращение к красным [22]. Так давайте заменим все синие декорации красными у нескольких шалашей и посмотрим, как это отразится на репродуктивном успехе их обладателей!

Особый интерес, на мой взгляд, представляет изучение онтогенеза поведения, направленного на сбор «декоративных объектов». Если пользоваться антропоморфическими аналогиями, столь близкими адептам доктрины полового отбора, это поведение выглядит поистине параноидальным. Начав «украшать» свой шалаш, птица попросту не в состоянии остановиться. Посмотрите фильм «Bowerbirds. The art of seduction part 5 of 5»*, в котором показано, как самец *Chlamydera nuchalis*, чей шалаш располагается вблизи военной базы, выкладывает у входа в него горы из темно-зеленых крышек от солдатских флагов, гильз и т.д. Вы увидите, как эта птица размером немного мельче галки, с массой около 200 г несет в клюве большой солдатский нож и добавляет его в кучу перед шалашом.

* www.youtube.com/watch?v=ASk5dzzQTzw

В методологии науки существует точка зрения, согласно которой наиболее продуктивная стратегия в изучении сложных систем состоит в том, чтобы объяснять присущие им функции через их структуры [23]. Прямо противоположную картину мы видим в исследованиях, проводимых в традициях доктрины полового отбора. Здесь идут, как правило, по пути объяснения структур через их функцию и эволюцию, тем самым незаметно минуя первый, наиболее трудоемкий этап работы и обращаясь сразу к функциональным и причинным объяснениям — зачастую совершенно произ-

вольным. Хорошим примером служит попытка доказать, что самцы шалашников раскладывают предметы около шалаша таким образом, что создают некую зрительную иллюзию для самок, которая способствует репродуктивному успеху самца [24]. Впрочем, абсурдность гипотезы была настолько очевидной, что публикация сразу же подверглась уничтожающей критике со стороны коллектива исследователей поведения шалашников, возглавляемого Борджиа. К сожалению, это неустранимый дефект подхода, основанного на принципах наивного адапционизма. ■

Литература

1. Barker F.K., Cibois A., Schikler P. et al. Phylogeny and diversification of the largest avian radiation // Proc. Nat. Acad. Sci. 2004. V.101. №30. P.11040—11045.
2. Jönsson K.A., Fjeldse J. A phylogenetic supertree of oscine passerine birds (Aves: Passeri) // Zoologica Scripta. 2006. V.35. №2. P.149—186.
3. Robinson F.N., Frith H.J. The superb lyrebird *Menura novaehollandiae* at Tidbinbilla, ACT // Emu. 1981. V.81. №3. P.145—157.
4. Zwiers P.B. Use of molecular techniques to address the evolution of display traits in the Ptilonorhynchidae and other passeriform species. PhD Dissertation. Univ. of Maryland. 2009.
5. Borgia G., Mueller U. Bower destruction, decoration stealing and female choice in the Spotted Bowerbird *Chlamydera maculata* // Emu. 1992. V.92. P.11—18.
6. Firth C.B., Firth D.W. Family Paradisaeidae (birds-of-paradise) // Handbook of the Birds of the World: Bush-shrikes to Old World Sparrows / Eds J. del Hoyo, A.Elliott, D.Christie. Barcelona, 2009. V.14. P.404—459.
7. Borgia G. Bower quality, number of decorations and mating success of male Satin Bowerbirds (*Ptilonorhynchus violaceus*): an experimental analysis // Anim. Behav. 1985. V.33. P.266—271.
8. Coleman S.W., Patricelli G.L., Borgia G. Variable female preferences drive complex male displays // Nature. 2004. V.428. P.742—745.
9. Patricelli G.L., Coleman S.W., Borgia G. Male Satin Bowerbirds, *Ptilonorhynchus violaceus*, adjust their display intensity in response to female startling: an experiment with robotic females // Anim. Behav. 2006. V.71. P.49—59.
10. Borgia G. 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. 1995. V.95. P.1—12.
11. Borgia G., Presgraves D. Coevolution of elaborated male display traits in the spotted bowerbird: an experimental test of the threat reduction hypothesis // Anim. Behav. 1998. V.56. №5. P.1121—1128.
12. Kusmierski R., Borgia G., Uy A., Crozier R.H. Labile evolution of display traits in bowerbirds indicates reduced effects of phylogenetic constraint // Proc. Biol. Sci. 1997. V.264. №1380. P.307—313.
13. Borgia G., Coleman S.W. Co-option of male courtship signals from aggressive display in bowerbirds // Proc. R. Soc. Lond. Ser. B. 2000. V.267. P.1735—1740.
14. Borgia G. Preexisting male traits are important in the evolution of elaborated male sexual display // Adv. Stud. Behav. 2006. V.36. P.249—302.
15. Wingfield J.C., Hegner R.E., Dufty A.M., Ball G.F. The «challenge hypothesis»: Theoretical implications for patterns of testosterone secretion, mating systems, and breeding strategies // Amer. Nat. 1990. V.136. №6. P.830—846.
16. Gilliard E.T. Birds of paradise and bowerbirds. L., 1969.
17. Diamond J. Biology of birds of paradise and bowerbirds // Annu. Rev. Ecol. Syst. 1986. V.17. P.17—37.
18. Серебровский А.С. Некоторые проблемы органической эволюции. М., 1973.
19. Uy J.A.C., Borgia G. Sexual selection drives rapid evolution in bowerbird display traits // Evolution. 2000. V.54. №1. P.273—278.
20. Fisher J., Peterson R.T. The world of birds. ИСП. Д., 1964.
21. Madden J.R., Lowe T.J., Fuller H.V. et al. Local traditions of bower decoration by spotted bowerbirds in a single population // Anim. Behav. 2004. V.68. P.759—765.
22. Keagy J., Savard J.-F., Borgia G. Male satin bowerbird problem-solving ability predicts mating success // Anim. Behav. 2009. V.78. P.809—817.
23. Никитин Е.Н. Объяснение — функция науки. М., 1970.
24. Kelley L.A., Endler J.A. Illusions promote mating success in Great Bowerbirds // Science. 2012. V.335. №6066. P.335—338.