ТИМ БИРКХЕД

ПРОМИСКУИТЕТ

Эволюционная история конкуренции сперматозоидов

О книге

Самцы склонны к беспорядочным связям и яростной конкуренции. Самки — как у человека, так и у других видов — от природы моногамны. По крайней мере, именно так долгое время представляли себе половое поведение со времен Дарвина, возможно потому, что писали об этом главным образом мужчины. Лишь в последние годы эта картина была поставлена под сомнение. Стало ясно, что самки отличаются удивительной склонностью к спариванию с несколькими партнерами и выработали поразительное множество стратегий, применяемых как до, так и после копуляции, чтобы в конечном счете определить, кто именно станет отцом их потомства.

Тим Биркхед открывает перед читателем удивительный мир, где самцы и самки соперничают друг с другом, стремясь максимально повысить собственный репродуктивный успех. Оба пола выработали поразительно изощренные способы добиваться желаемого — нередко за счет другого. Автор рассказывает о рыбах, чья первая встреча навсегда соединяет их в непрерывном половом объятии; о гермафродитах, которые «фехтуют» своими половыми органами, пытаясь осеменить партнера и самим не быть осемененными; и о крошечных мухах, семенная жидкость которых настолько токсична, что не только уничтожает сперматозоиды соперников, но в конце концов убивает и самку. Он прослеживает долгий и извилистый путь, приведший к современным знаниям: от наблюдений Аристотеля за курами и первого успешного искусственного осеменения в XVII веке до современных молекулярных маркеров, позволяющих устанавливать отцовство. И показывает, насколько сильно конкуренция сперматозоидов влияет на человеческое поведение — от обычая делиться женами у охотников-инуитов до дела об отцовстве Чарли Чаплина.

Ясно написанная и богато иллюстрированная, наполненная увлекательными подробностями и яркими примерами, книга «Промискуитет» — своеобразный путеводитель по битве полов.

СОДЕРЖАНИЕ

Список иллюстраций 5
Предисловие 6
Глава 1. Конкуренция, выбор и половой конфликт 10
Глава 2. Отцовство и его защита 42
Глава 3. Половые органы 67
Глава 4. Сперматозоиды, эякуляты и яйцеклетки 120
Глава 5. Копуляция, осеменение и оплодотворение 163
Глава 6. Механизмы конкуренции сперматозоидов и выбора сперматозоидов 193
Глава 7. Преимущества полиандрии 225
Заключение 262
Примечания 264
Библиография 274
Приложение: виды, упоминаемые в тексте 294

СПИСОК ИЛЛЮСТРАЦИЙ

1. Высшая форма полового конфликта?

2. Поразительное разнообразие типов сперматозоидов.

3. Как сохранить сперматозоиды — до и после осеменения.

4. Гигантская «машина сперматозоидов». Самые длинные сперматозоиды в мире производит крошечная плодовая мушка.

5. Судьбоносные встречи — необычные взаимодействия сперматозоидов и яйцеклетки у гребневика Beroe ovata.

6. Еще несколько встреч: взаимодействия «сперматозоид — яйцеклетка» и «сперматозоид — самка».

7. Изображения пенисов.

8. Конкуренция и конфликт при копуляции.

ПРЕДИСЛОВИЕ

...на ошибочном предположении, будто размножение является совместным предприятием самцов и самок и потому служит продолжению вида. Хотя замечание Бренана основано на его собственном опыте, оно тем не менее указывает на важный общий принцип: между самцами и самками часто существует конфликт интересов по поводу спаривания. Уже бессмысленно рассматривать размножение — будь то копуляция или просто выброс гамет в море — как сотрудничество полов. Точнее будет сказать, что это мощная смесь конкуренции между самцами и выбора со стороны самок, которые вместе порождают половой конфликт. Современные исследования убедительно показали, что размножение происходит не «на благо вида» и не представляет собой взаимовыгодное взаимодействие самцов и самок. Например, из-за того что самки спариваются с несколькими партнерами, самцы в борьбе за оплодотворение их яйцеклеток нередко причиняют самкам вред. И наоборот, самки порой причиняют вред самцам, предпочитая использовать сперму одного партнера, а не другого.

Вред, который самцы некоторых видов способны причинять самкам, бывает весьма коварным. Помимо сперматозоидов, их семенная жидкость содержит вещества, которые, попадая через половые пути в кровоток самки, воздействуют на ее мозг и заставляют вести себя так, чтобы повысить репродуктивный успех самца. И словно этого мало, те же химические вещества сокращают продолжительность жизни самки. В других случаях верх одерживают самки: побуждая самцов к спариванию, они получают готовый источник питательных веществ, которые затем направляют на образование яйцеклеток и развитие потомства, повышая тем самым собственный репродуктивный успех. Половое размножение — что угодно, только не сотрудничество.

Научное изучение размножения, особенно его физиологии, началось сравнительно недавно по сравнению с исследованием других важнейших систем организма. Одна из причин такой задержки — тесная связь размножения с сексуальностью и то обстоятельство, что долгое время репродуктивную биологию не считали достойной темой для

научного исследования. Однако совместные усилия множества ученых, работавших в трех довольно разных областях биологии, сельском хозяйстве и медицине — главным образом на протяжении последних ста лет — помогли, как я далее покажу, сделать изучение размножения социально более приемлемым занятием. Однако исследование сексуальности, то есть человеческой сексуальности, остается спорной темой даже в сравнительно либеральные последние десятилетия XX века. Об этом свидетельствует, например, отсутствие либо прекращение государственного финансирования исследований сексуального поведения человека, которые могли бы помочь лучше понять СПИД.[1] Несмотря на официальное неодобрение, каждый из нас знает, что сексуальность находится в самом центре человеческого существования: отношения между полами образуют ткань общества. И здесь возникает трудность: именно потому, что секс столь важен для нас, он делает нас уязвимыми для манипуляций и эксплуатации. Следовательно, нам важно понимать его — особенно с эволюционной точки зрения.

Оба пола способны к многочисленным половым связям, но если склонность самцов к ним общеизвестна, то до самого недавнего времени о самках такого почти не говорили. Как я покажу, открытие того факта, что самки почти всех видов животных регулярно спариваются с несколькими разными самцами, глубоко изменило изучение размножения.

К сожалению, когда самку — и особенно женщину — называют promiscuous, это может звучать как нравственная оценка, отчасти потому, что применительно к мужчине то же слово обычно не несет такого же оттенка. Биологи могут с видом научной объективности говорить о промискуитетном поведении у обоих полов, но когда речь заходит о людях, сохранять полную нейтральность гораздо труднее. Поскольку эта книга главным образом посвящена спариванию самок с несколькими партнерами, я постарался использовать в тексте более нейтральное обозначение. Термин «полиандрия» — буквально «много самцов» — представляется мне лучшим из доступных: он сравнительно нейтрален и уже использовался другими авторами в таком смысле. Иногда полиандрией называют брачную систему, при которой одна самка поддерживает социальные и половые отношения с несколькими самцами. Чтобы избежать путаницы, такую систему я буду специально

называть полиандрической брачной системой. Выражение «множественное спаривание» ученые также иногда употребляют для описания ситуации, когда самка спаривается с несколькими самцами но это выражение потенциально двусмысленно, поскольку самка может многократно спариваться как с одним и тем же, так и с разными самцами; нас же в первую очередь интересует второй случай. Кроме того, сами слова mating и mate («спаривание», «партнер») тоже могут иметь неоднозначный смысл.

За последние пятнадцать лет мне довелось познакомиться с большинством исследователей, работающих в области конкуренции сперматозоидов. Многие из них стали моими хорошими друзьями, а с некоторыми я сотрудничал. Прежде всего я хотел бы поблагодарить всех коллег по этой области: без них мне почти не о чем было бы писать. Я широко использовал их опубликованные работы, а во время работы над книгой неустанно донимал некоторых из них вопросами, пытаясь яснее сформулировать собственные мысли. Особенно признателен тем, кто предоставил фотографии. Не все перечисленные ниже занимаются репродуктивной биологией, но каждый нашел время ответить на мои вопросы, и я искренне им благодарен: Björn Afzelius, Bruno Baur, Mike Bedford, John Bishop, Janet Browne, Helena Cronin, Jim Cummins, Alan Dixson, Bill Eberhard, Paul Eady, Matt Gage, Pascal Gagneux, Tim Glover, Karen Green, Sandy Harcourt, Ben Hatchwell, Kristen Hawkes, Dave Hosken, Lotta Kvarnemo, Peter Lake, Helmut Lemke, Kate Lessells, Ruth Mace, Janet Kear, Bart Kempenaers, Robin McCleery, Claire Lovell-Mansbridge, John Manning, Garry Marvin, Robert Mason, Nico Michiels, Anders Møller, Harry Moore, James Moore, Paulo Gama Mota, Mats Olsson, Jim Overstreet, Allan Pacey, Geoff Parker, Klaus Peschke, Scott Pitnick, Tomasso Pizzari, Percy Rhode, Martha Robbins, Gunilla Rosenqvist, Robert M. Sapolsky, Andrew M. Shedlock, Roger V. Short, Pascale Sicotte, Leigh Simmons, Eric A. Smith, Manolo Soler, Alistair Sturt, Jonathan Waage, Paul Ward, David Westneat и Graham Wishart. Прошу прощения у тех, кого я случайно не упомянул.

Я также благодарен коллегам из кафедры зоологии и ботаники Шеффилдского университета: David Hollingworth — за техническое мастерство при работе с цветными изображениями, за стимулирующие

дискуссии и дружеские шутки; Terry Burke, Ben Hatchwell, Len Hill, Francis Ratnieks, Mike Siva-Jothy и Penny Watt.

В последние несколько лет значительная часть моих собственных исследований проводилась совместно с Bobbie Fletcher и Jayne Pellatt; я очень ценю их помощь и товарищество. Особенно благодарен Jayne Pellatt за рисунки к книге.

Я также глубоко признателен Andrew Balmford, Ben Hatchwell, Craig LaMunyon, Geoff Parker, Roger Short, Robert L. Smith и Richard Wagner, а также Luke Vinten и Julian Loose из издательства Faber and Faber за то, что они прочитали рукопись и высказали свои замечания. Их советы иногда были забавными, часто критическими, но всегда полезными. Все оставшиеся ошибки — мои собственные.

Наконец, благодарю свою семью за терпение, и особенно детей, которые никак не могли поверить, что такая небольшая книга способна отнять у меня столько вечеров и выходных.

ГЛАВА 1

КОНКУРЕНЦИЯ, ВЫБОР И ПОЛОВОЙ КОНФЛИКТ

«Рогоносец узнает обо всем последним».
Старинная английская пословица

Охота на перелетных птиц издавна была важной частью культуры Средиземноморья. Как и у охотников повсюду, успех мужчины на охоте тесно связан с его общественным положением и, в конечном счете, с репродуктивным успехом. Для средиземноморского мужчины статус имеет огромное значение, а традиция гласит, что неудача на охоте грозит ему неверностью жены. В некоторых районах Италии широко распространено поверье: чтобы жена оставалась верной, мужчина должен каждый год подстрелить осоеда.[1] Вера в это настолько сильна, а идея женской верности служит настолько мощным стимулом, что многие итальянцы, даже эмигрировав в Соединенные Штаты, ежегодно возвращаются на родину, чтобы подстрелить осоеда. Есть здесь немалая ирония: чтобы исполнить этот ритуал, мужчина обычно оставляет жену дома одну. Более того, иногда именно жена и побуждает его отправиться на охоту! Как мы увидим, для самца оставить партнершу без присмотра — дело рискованное.

Беспокойство по поводу отцовства глубоко укоренено в мужской психике — точнее, в мужских генах. Если бы самки всегда были верны, вопрос отцовства вообще не возникал бы. Но они не всегда верны. И хотя всем нам известны неверность и ее последствия, странно, что большую часть времени мы предпочитаем не думать об этом. Обычная картина начала человеческой жизни представляется так: одна крупная яйцеклетка окружена массой извивающихся крошечных сперматозоидов, каждый из которых стремится первым ее оплодотворить. Неявно предполагается, что все эти сперматозоиды принадлежат одному мужчине. Для подавляющего большинства организмов, включая нас самих, это неверно. Во многих случаях за оплодотворение яйцеклеток самки конкурируют сперматозоиды разных

самцов. Это и есть конкуренция сперматозоидов. Как же такое возможно?

Что означает происходящее для самки, в яйцеводе которой разыгрывается этот сценарий? И что оно означает для самцов, осеменивших ее? Именно вопрос о том, как и почему сперматозоиды двух самцов оказываются рядом с яйцеклетками одной самки как раз в момент оплодотворения, лежит в основе этой книги.

Риск оказаться рогоносцем, стремление самому «наставить рога» сопернику и необходимость размножаться открыли не один ящик Пандоры, а целую их коллекцию. Недавнее осознание того, что конкуренция сперматозоидов широко распространена по всему животному миру — от плоских червей до камбал, от медоносных пчел до человека, — изменило взгляд биологов на мир. Более того, понимание конкуренции сперматозоидов как эволюционной силы помогло объяснить многие явления биологии, в том числе нашей собственной, которые прежде казались загадочными. Ее объяснительная сила настолько велика, что невольно возникает вопрос: почему мы так поздно поняли, насколько важна конкуренция сперматозоидов?

За несколько веков до Рождества Христова Аристотель и его предшественники уже знали о существовании этого явления. Они, например, понимали, что если сука во время одной течки спарится с двумя кобелями, в одном помете могут родиться щенки от обоих самцов. Возможно, именно такое наблюдение легло в основу мифа о Геракле и Ификле. В ночь накануне свадьбы Амфитриона с Алкменой Зевс принял облик Амфитриона и провел ночь с нею. На следующую ночь уже настоящий Амфитрион вступил с женой в брачные отношения, и в положенный срок Алкмена родила близнецов: Ификла, отцом которого был Амфитрион, и Геракла, сыном которого считался Зевс.[2]

Хотя греки знали о множественном отцовстве и понимали, что перенос семени от мужчины к женщине связан с размножением, они считали осеменение второстепенным процессом: мужчина будто бы лишь передавал будущему существу душу.[3] Очевидная и питающая роль женщины во время беременности казалась им главной. Отчасти путаница объяснялась неравенством знаний о мужской и женской репродуктивной анатомии. Мужская половая система была изучена гораздо лучше, поскольку войны обеспечивали врачей множеством

мужских тел для вскрытия тогда как вскрывать женщин запрещалось. Аристотель, вероятно, первым достаточно точно изобразил мужскую мочеполовую систему, но его знания женской анатомии были плачевны. Лишь примерно через четыреста лет после смерти Аристотеля репродуктивную систему женщины удалось изобразить правильно — и даже сегодня мы удивительно мало знаем о функциях некоторых ее частей, например клитора.

Аристотель заблуждался и относительно менструации. Он полагал, что женщины вырабатывают семя в своих «семенниках» — яичниках, — а человеческое яйцо образуется в матке в результате взаимодействия менструальной крови и женского семени. Примерно через четыреста лет Гален (ок. 130-201 н. э.), главный врач гладиаторов, предположил, что женские семенники производят семя, которое в матке смешивается с мужским семенем и образует сгусток, дающий начало зародышу. В основном эта идея была верна, хотя до полного выяснения фактов должно было пройти еще несколько столетий.

Аристотель много писал о репродуктивном поведении и анатомии, но его научная репутация со временем неоднократно менялась. Питер и Джин Медавары (1984) называли его тщательным собирателем и наблюдателем огромного множества фактов, но не ученым.[4] Его «биологические труды... представляют собой странную и, в целом, довольно утомительную смесь слухов, несовершенных наблюдений, желаемого за действительное и доверчивости, доходящей до откровенной легковерности... Иногда Аристотель оказывается прав; его сочинения были столь обширны, что временами он просто не мог не попасть в точку (невольно приходят в голову непочтительные мысли об обезьянах и пишущих машинках)».

Однако, вопреки впечатлению, которое создают Медавары, Аристотель был прав во многом — в том числе и в вопросе конкуренции сперматозоидов. Он сделал множество наблюдений за спариванием кур и формированием яиц, пытаясь разобраться во времени и механизме оплодотворения. В частности, он заметил, что если курица спаривается с двумя петухами разных типов, потомство обычно больше похоже на второго самца. Одним этим наблюдением Аристотель не только прямо указал на существование конкуренции сперматозоидов но и, воспользовавшись тем, что мы сегодня назвали бы генетическими

маркерами, смог определить отцовство цыплят и зафиксировать явление, ныне известное как преимущество сперматозоидов последнего самца.[5]

Несправедливость слишком широкого обобщения Медаваров в отношении Аристотеля наглядно показал Робин Данбар, ныне работающий в Ливерпульском университете. Он установил, что Аристотель, как правило, был прав в тех случаях, когда мог наблюдать явление непосредственно, и часто ошибался, когда не мог этого сделать.[6] Как мы еще увидим, замечание Аристотеля о преимуществе сперматозоидов последнего петуха у домашних кур оказалось верным.

ДАРВИНОВСКИЕ ИСТОКИ

Несмотря на столь многообещающее начало, в течение примерно двух тысяч лет после смерти Аристотеля в вопросе конкуренции сперматозоидов почти ничего существенного не произошло. Это не значит, что за этот период не было открытий. Напротив, именно тогда были установлены многие основополагающие факты о размножении, включая существование сперматозоидов и яйцеклеток и их слияние с образованием зародыша. Лишь в XIX веке, когда Чарльз Дарвин стал самым влиятельным биологом в истории, идея конкуренции сперматозоидов вновь появилась на сцене.

Определив естественный отбор как механизм эволюционных изменений, Дарвин обратился к различиям между самцами и самками. Загадка состояла в следующем: если естественный отбор благоприятствует тем особям, которые выживают и оставляют многочисленное потомство, то как могли посредством естественного отбора возникнуть структуры или формы поведения, явно вредные для их обладателей? Дарвин имел в виду, например, яркое оперение и песни самцов птиц, делающие их заметными для хищников, или огромные оленьи рога, на выращивание и ношение которых требуется немало энергии. Ответ на этот вопрос — по крайней мере частично — еще до него предугадал дед Дарвина. В книге «Зоономия» Эразм Дарвин рассуждал о том, как рога, шпоры и другие признаки эволюционировали, помогая самцам сражаться друг с другом за обладание самками. Будучи молодым студентом в Эдинбурге, Чарльз читал объемистый труд своего деда. И хотя Эразм довольно ясно писал

об эволюции признаков, используемых самцами в драках, Чарльз по какой-то причине почти не отдавал ему должного за эти идеи.

Было довольно очевидно, что многие морфологические и поведенческие признаки, отличающие самцов от самок, возникли в результате конкуренции самцов за самок. Но Чарльза интересовали и многочисленные мужские признаки — например, яркие перья и сережки, — которые явно никак не помогали в драках с соперниками. Чтобы объяснить их, он предположил, что самки обладают чувством прекрасного и предпочитают спариваться с привлекательными самцами, хотя почему именно — Дарвин до конца не объяснил.

Таким образом, Дарвин видел происхождение половых различий как результат двух процессов: конкуренции между самцами и выбора самцов самками. Вместе эти процессы образуют то, что он назвал половым отбором.[7] В первые десятилетия после появления этой идеи ее почти игнорировали, однако к 1930-м годам эволюционные биологи уже ставили дарвиновскую концепцию полового отбора в один ряд с естественным отбором. Как заметил в 1969 году Майкл Гизелин,[8] это был «самый блестящий довод Дарвина в пользу естественного отбора».

Сам Дарвин прекрасно понимал значение полового отбора. Он видел, что эта концепция дает всеобъемлющее объяснение многим различиям между полами. Но, думаю, Дарвин был бы восхищен тем, как к концу XX века изучение полового отбора превратилось в одно из главных направлений эволюционной биологии. Чего он, вероятно, не мог предвидеть, так это того, насколько далеко впоследствии разовьют его идею.

Впервые предложив половой отбор как эволюционный процесс, Дарвин предполагал, что он действует лишь до момента приобретения партнера. Самцы дерутся за обладание самками. Избирательность самок сводится к решению, с кем образовать пару или с кем спариться. В представлении Дарвина, как только особь того или иного пола получала партнера на этом все заканчивалось. Такой взгляд на половой отбор сохранялся еще около ста лет, пока почти одновременно по обе стороны Атлантики на сцене не появились два молодых биолога — Роберт Триверс и Джефф Паркер.

РОДИТЕЛЬСКИЙ ВКЛАД

В конце 1960-х годов в Гарвардском университете Роберт (Боб) Триверс заново осмысливал половой отбор. Как и Дарвина, его интересовало, что определяет интенсивность полового отбора — иначе говоря, почему одни особи оказываются намного успешнее в размножении, чем другие. Чем больше различие в репродуктивном успехе между наиболее и наименее успешными особями, тем интенсивнее половой отбор.

Революционная идея Триверса состояла в том, что интенсивность полового отбора определяется количеством усилий, которые каждый пол вкладывает в производство и выращивание потомства, — тем, что он назвал родительским вкладом. Новизна его подхода заключалась в предположении: именно тот пол, который меньше вкладывает в выращивание потомства, демонстрирует наибольшую изменчивость репродуктивного успеха.[9] Иначе говоря, половой отбор наиболее интенсивно действует на тот пол, который меньше инвестирует в потомство.

У большинства видов самцы вкладывают в размножение меньше, чем самки. Иногда вклад самца ограничивается буквально каплей семени. Если сравнивать отдельные клетки, сперматозоиды самца гораздо меньше яйцеклеток самки. Кроме того, самки способны неделями и даже годами после рождения потомства вкладывать огромное количество энергии в его питание и защиту, тогда как самцы делают это редко или вообще не делают. Триверс указал, что виды сильно различаются по относительному родительскому вкладу самцов и самок и что именно эта разница часто совпадает с различиями между полами во внешности и поведении. Он объяснял это тем, что пол, который вкладывает в потомство больше, становится ограничивающим ресурсом для другого пола, вынужденного ожесточенно конкурировать за доступ к тем партнерам, которые еще доступны.

Проще всего представить это на примере популяции павлинов с равным числом самцов и самок. Великолепие и поведение самцов и самок отражают различия в их родительском вкладе. Самец павлина дает несколько миллионов сперматозоидов — и на этом его вклад заканчивается. Самка же производит богатую энергией кладку яиц, насиживает ее, а затем в течение нескольких недель заботится о птенцах. После осеменения она как бы выходит из игры: покидает место, где

демонстрируют себя самцы, и уединяется, чтобы растить потомство. Самец, напротив, уже через несколько минут после осеменения одной самки готов снова спариваться и, не будучи обременен родительскими обязанностями, остается в таком состоянии весь сезон размножения.

В результате половозрелых и готовых к спариванию самцов почти всегда больше, чем восприимчивых самок. Это ведет к интенсивной конкуренции между самцами за все сокращающийся круг доступных самок. Одновременно на таком «рынке покупателя» самки могут позволить себе тщательно выбирать партнера. В итоге почти все самки бывают осеменены и оставляют потомство, тогда как репродуктивный успех самцов сильно различается: самые агрессивные или наиболее привлекательные могут стать отцами множества детенышей, а другие вообще не оставят потомства. Конкуренция между самцами и выбор со стороны самок благоприятствуют тем самцам, которые лучше дерутся и привлекательнее выглядят — отсюда ярко выраженный половой диморфизм павлинов.

Сравним павлинов с сороками. Самцы сорок вкладывают в размножение огромные силы: они, разумеется, спариваются, но кроме того кормят насиживающую самку, а после появления птенцов обеспечивают большую часть их пищи. Родительские обязанности ограничивают возможность самца осеменять других самок. В результате репродуктивный успех разных самцов оказывается примерно одинаковым, а половой диморфизм выражен слабо: самец и самка сороки внешне почти неразличимы.

Рассматривая подобные исключения, Боб Триверс убедительно показал, что интенсивность полового отбора определяется не самим полом, а величиной родительского вклада каждого пола.

У куликов-плавунчиков роли полов вообще поменялись местами: основную заботу о потомстве — насиживание кладки и выращивание птенцов — берут на себя самцы. В такой ситуации самки конкурируют за самцов, а самцы выбирают между самками. Поэтому половой отбор сильнее действует на самок; вследствие этого они крупнее, агрессивнее и ярче окрашены, чем самцы.

Революционная идея Триверса восходит к исследованию, которое примерно двадцатью годами раньше провел Ангус Бейтман[10] на плодовой мушке Drosophila melanogaster. На первый взгляд трудно

поверить, что поведение скромной плодовой мушки может служить моделью поведения животных вообще, включая человека. Однако именно это Триверсу удалось показать.

Бейтман использовал генетические маркеры — например различия в окраске глаз, механизм наследования которых был известен, — чтобы измерить репродуктивный успех самцов и самок. Таким образом он весьма изобретательно получил тот тип данных, который сегодня мы получили бы с помощью молекулярных методов установления родства. В каждом эксперименте Бейтман помещал трех или четырех самцов вместе с тремя или четырьмя самками в пробирку на три-четыре дня. Затем он позволял отложенным яйцам развиться и вылупиться, чтобы можно было определить, кто с кем спаривался. В общей сложности Бейтман установил матерей и отцов не менее чем у 9500 мух.

Результаты показали резкое различие между самцами и самками. Чем с большим числом самок спаривался самец, тем выше был его репродуктивный успех. Для самки, напротив, одного спаривания было достаточно. После единственного осеменения у нее уже имелось достаточно сперматозоидов, чтобы оплодотворить весь запас яйцеклеток. Дополнительные спаривания никак не повышали ее репродуктивный успех.

Бейтман пришел к выводу, что самцы плодовых мушек выигрывают от увеличения числа спариваний, тогда как самке достаточно спариться один раз и дальнейшие копуляции почти ничего ей не дают (рис. 1). Он понимал, что результаты его работы имеют широкое значение, и предположил, что они должны быть применимы почти ко всем организмам, за исключением «немногих примитивных форм и тех случаев, где моногамия в сочетании...» с равным соотношением полов устраняет всякий внутриполовой отбор».

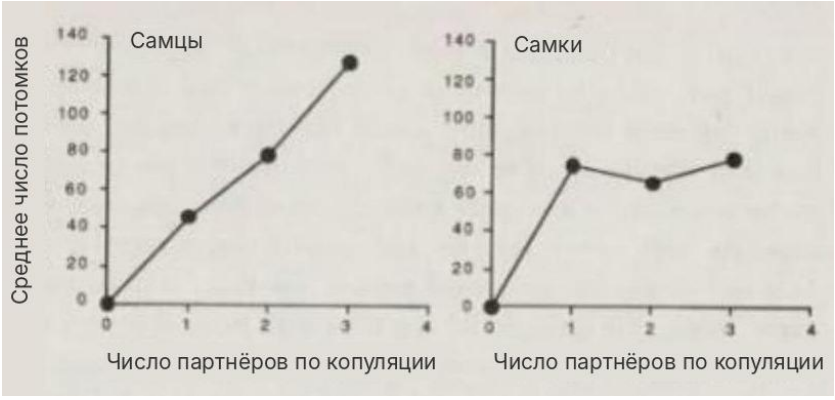


Рисунок 1. Результаты опытов Ангуса Бейтмана на Drosophila: репродуктивный успех самцов возрастает вместе с числом партнерш по спариванию, тогда как репродуктивный успех самок не увеличивается после спаривания более чем с одним самцом (по Arnold and Duvall, 1994).

Триверс активно поддержал работу Бейтмана, развил ее идеи и превратил их в один из краеугольных камней новой области исследований, которую сегодня называют поведенческой экологией. Идеи Триверса впоследствии легли в основу целого поколения исследований полового отбора и конкуренции сперматозоидов.

Он также ввел понятие «смешанной репродуктивной стратегии»: самцы социально моногамных видов, например птиц, образуют пару с одной самкой, но не упускают возможности спариться и с другими, поскольку это дополнительно повышает их репродуктивный успех. Одной из причин, по мнению Триверса, позволяющих самцам вести себя таким образом, было то, что, в отличие от самок, их репродуктивный успех якобы не ограничен способностью производить сперматозоиды. Отдельный сперматозоид намного меньше яйцеклетки и потому дешевле в производстве, а запас сперматозоидов у самцов казался практически неисчерпаемым. Эти представления хорошо согласовывались с распространенным мнением, что половой отбор действует на самцов интенсивнее, чем на самок.

Несмотря на очевидную привлекательность модели полового отбора Триверса в ней есть одно небольшое несоответствие. Вот оно: если самцам выгодно «сеять свое семя» как можно шире и спариваться со множеством разных самок, как это согласовать с утверждением, что самке достаточно спариться всего один раз? Если число самцов и самок

приблизительно одинаково, как может большинство самцов спариваться со многими самками, тогда как большинство самок — лишь с одним самцом?

Предполагалось, что ответ тот же, что и в опытах Бейтмана: самки действительно спариваются более чем с одним самцом, но делают это неохотно — просто уступают. После того как самка уже спарилась с одним самцом, при появлении другого она, образно говоря, «ложилась и думала об Англии», но без всякого энтузиазма. Некоторое время такой взгляд на женское поведение устраивал большинство биологов, однако, как мы увидим, он оказался ошибочным.

ОТЕЦ ТЕОРИИ КОНКУРЕНЦИИ СПЕРМАТОЗОИДОВ

В то же самое время, когда Триверс развивал свои идеи о половом отборе, Джефф Паркер, ныне работающий в Ливерпульском университете, размышлял об одном конкретном его аспекте — конкуренции сперматозоидов. Будучи студентом Бристольского университета, Паркер по совету известного энтомолога Говарда Хинтона занялся поведением желтой навозной мухи. Как и многие способные студенты в те бурные годы расцвета высшего образования, он затем продолжил эту работу в аспирантуре под руководством Хинтона.

Лишь после года довольно бесцельных исследований Паркер понял: если он хочет получить что-то существенное, нужно поставить конкретный вопрос. Проведя несколько месяцев буквально в нескольких сантиметрах от свежих коровьих лепешек и наблюдая ожесточенную конкуренцию самцов навозной мухи за самок, он понял, что следует изучать половой отбор — точнее, конкуренцию между самцами.

Проблема выглядела так. Самка навозной мухи прилетает к коровьей лепешке готовой к спариванию и почти сразу после этого способна отложить яйца в поверхность навоза. Ждать ей приходится недолго: едва она садится, ее хватает самец и немедленно начинает копуляцию. Однако еще до того, как он закончит, появляется более крупный самец хватает пару, срывает первого самца с самки, отбрасывает его и сам спаривается с нею. Такой сценарий разыгрывается час за часом, день за днем на каждой свежей навозной

кучке. В теплый летний день это можно увидеть собственными глазами: самки желтых навозных мух регулярно спариваются с несколькими самцами.

Джефф Паркер понял, что если два самца спариваются с одной и той же самкой в пределах одного репродуктивного цикла, их конкуренция может продолжаться и после копуляции — уже посредством сперматозоидов. Паркер назвал это конкуренцией сперматозоидов. Сам термин еще в 1937 году предложил Отто Винге для описания такого же явления у гуппи. Но именно Паркер первым в полной мере осознал эволюционное значение конкуренции сперматозоидов и определил ее как «конкуренцию между эякулятами разных самцов за оплодотворение яйцеклеток одной самки».[11]

Дарвин сосредоточивался на приобретении партнеров; Паркер — на приобретении оплодотворений. Дарвин считал, что достаточно завладеть партнершей. Паркер указал: если этот самец не оплодотворит яйцеклетки самки, его гены вообще не будут представлены в следующем поколении. Если сперматозоиды способны конкурировать за оплодотворение внутри репродуктивного тракта самки, значит, половой отбор продолжается вплоть до самого момента оплодотворения.

Признав, что половой отбор не прекращается после осеменения, и соединив это с новой в то время идеей о том, что в эволюционном смысле главное — передать свои гены следующему поколению, Джефф Паркер заложил основы изучения конкуренции сперматозоидов. Суть его взгляда была проста: если самка спаривается более чем с одним самцом, половой отбор будет благоприятствовать тем самцам, чьи сперматозоиды оплодотворяют больше яйцеклеток.

Самцы могут выиграть этот конкурс по-разному: осеменяя самку большим количеством сперматозоидов, имея более быстро плавающие сперматозоиды или сперматозоиды, способные выводить из строя сперматозоиды соперника. Способы, которыми сперматозоиды выигрывают эту борьбу, и составляют предмет изучения конкуренции сперматозоидов.

Эволюционные взгляды Паркера, восходившие, среди прочего, к работам Джорджа Уильямса и Джона Мейнарда Смита, основывались на идее на том, что отбор действует прежде всего на отдельных особей, а не на популяции или виды в целом. Этот индивидуалистический взгляд

на эволюцию впервые получил широкое признание после выхода в 1975 году новаторской книги Э. О. Уилсона «Социобиология», а год спустя был популяризирован Ричардом Докинзом в «Эгоистичном гене».

В представлениях Паркера о конкуренции сперматозоидов уже содержалась мысль о том, что размножение — вовсе не совместное предприятие двух полов. Напротив, каждый самец и каждая самка действуют в собственных интересах, стремясь увеличить свои выгоды и уменьшить затраты. Иногда интересы полов совпадают, создавая видимость сотрудничества, но чаще каждая особь стремится получить наилучший результат — даже за счет партнера. Это и есть половой конфликт, битва полов, в которой самцы и самки пытаются добиться наиболее выгодной передачи собственных генов. Как мы увидим, именно это бессознательно эгоистичное стремление каждого пола стало движущей силой множества поведенческих, физиологических и анатомических особенностей размножения.

Любопытно, что по причинам, которые вскоре станут понятны, Паркера сначала меньше интересовала борьба между полами, чем борьба внутри одного пола — между самцами. Возможно, самый фундаментальный вывод Паркера о конкуренции сперматозоидов заключался в том, что она создает для самцов противоположные направления отбора. С одной стороны, половой отбор благоприятствует тем самцам, которым удается оплодотворять самок, уже ранее осемененных другими самцами. С другой стороны, он одновременно благоприятствует тем, кто способен не допустить, чтобы осемененная им самка впоследствии была оплодотворена другим самцом.

Выгода от получения дополнительных оплодотворений огромна: больше потомков, несущих копии генов данного самца. Но и цена «рогоносца» тоже высока: его репродуктивный успех снижается. Более того, он может снизиться еще сильнее, если самец, подобно бывшему премьер-министру Великобритании Гарольду Макмиллану, которому лорд Бутби наставлял рога,[12] тратит время и силы на выращивание чужого потомства — расходуя ресурсы, которые мог бы направить на распространение собственных генов или на достижение репродуктивного успеха в другом месте.

В свете этого особенно иронично, что Макмиллан прославился фразой: «Никогда еще вам не жилось так хорошо».

Результатом противоречивых направлений отбора, создаваемых конкуренцией сперматозоидов, становится эволюция признаков, повышающих репродуктивный успех самцов. Это настоящая эволюционная гонка вооружений. Как только у самцов появляется какой-либо признак, например более объемный эякулят, повышающий вероятность оплодотворения, возникает встречный отбор в пользу тех самцов, которые лучше защищают свое отцовство — например с помощью поведения, уменьшающего вероятность измены самки. Но как только такое поведение становится эффективным, начинается отбор в пользу новых способов его обойти.

Джефф Паркер, вне всякого сомнения, является отцом теории конкуренции сперматозоидов. Человек многих талантов — он также джазовый музыкант и разводит призовых кур, — Паркер недавно был назван «профессионалом для профессионалов». Его идеи конца 1960-х и начала 1970-х годов легли в основу всех последующих исследований этой области. Более того, в течение следующих тридцати лет он продолжал расширять теоретический фундамент и возводить вокруг него концептуальную надстройку, на которой затем проверялись его идеи экспериментально.[13] Слой за слоем, год за годом постепенно раскрываются все новые тонкости и сложности конкуренции самцов после копуляции.

ДУМАЛ ЛИ ДАРВИН О КОНКУРЕНЦИИ СПЕРМАТОЗОИДОВ?

Почти во всех своих многочисленных трудах Чарльз Дарвин исходил из того, что самки моногамны и в каждом репродуктивном цикле спариваются только с одним партнером. Боб Смит из Аризонского университета, редактор первого сборника о конкуренции сперматозоидов, вышедшего в 1984 году, даже обвинил Дарвина в том, что его представление о моногамии самок задержало развитие этой области. Но действительно ли Дарвин был настолько наивен?

Как и его дед Эразм, Дарвин понимал, что половое размножение является важнейшим источником изменчивости, на которой действуют естественный и половой отбор. И Эразм, и Чарльз читали «Опыт о размножении животных» Спалланцани 1769 года, где впервые был правильно выведен общий механизм оплодотворения. Учитывая значение, которое Дарвин придавал половому размножению,

неудивительно, что в годы бурных размышлений после возвращения «Бигля» он записал в своих тетрадях множество наблюдений о размножении — в том числе о неверности у кур и множественном отцовстве у собак.[14]

Позднее Дарвин получил необычайно долгую возможность размышлять о конкуренции сперматозоидов — изучая усоногих ракообразных. Его восемь утомительных лет вскрытий и описаний этих животных оживили два открытия. Во-первых, оказалось, что не все усоногие гермафродиты: у некоторых видов самцы и самки раздельнополые. Но второе открытие было еще поразительнее: у многих видов самцы оказались крошечными и по нескольку особей жили как паразиты внутри одной самки.

Потрясенный находками, Дарвин писал об этом друзьям.[15] Своему наставнику-геологу Чарльзу Лайелю он описал один особенно необычный случай:

«...на днях мне попался любопытнейший пример раздельнополого, а не гермафродитного усоногого, у которого самка имела обычное строение раковины, но в двух створках находились два маленьких кармашка, и в каждом она держала по крошечному мужу; не знаю другого случая, когда самка неизменно имеет двух мужей...»

У других видов Дарвин находил внутри одной самки до четырнадцати миниатюрных самцов. Эти результаты были настолько необычными, что значительная часть его монографии об усоногих посвящена убеждению читателей: крошечные и недоразвитые организмы действительно являются самцами того же вида, а не паразитами. Дарвин называл их почти «мешочками сперматозоидов» и, рассуждая об их биологии, фактически допускал, что два или более самцов, живущих внутри одной самки, потенциально способны оплодотворять ее яйца.

Позднейшие исследования подтвердили точность дарвиновских наблюдений и предположений. Однако до сих пор полностью не выяснено, насколько сперматозоиды разных самцов, находящихся внутри одной самки, действительно конкурируют за оплодотворение ее яйцеклеток.

Завершив свои труды об усоногих, в 1855 году Дарвин решил разводить голубей. Любой, кто держал этих птиц, знает: голуби

предоставляют прекрасную возможность наблюдать ухаживание и размножение с близкого расстояния. В почти случайной фразе из его редко цитируемой книги об одомашнивании Дарвин дает одно из первых упоминаний внепарного поведения у самцов птиц:[16] «Голуби... легко образуют пары на всю жизнь и, даже если их содержат вместе с другими голубями, редко оказываются неверными друг другу. Даже когда самец нарушает брачную клятву, он не покидает свою постоянную партнершу».

Пожалуй, наиболее прямое замечание Дарвина о конкуренции сперматозоидов содержится в книге «Происхождение человека и половой отбор». Историю сообщил ему двоюродный брат Уильям Дарвин Фокс, священник из Деламера в Чешире. Фокс держал целый зверинец домашних животных и на протяжении многих лет снабжал Дарвина наблюдениями и историями.

У Фокса были два типа гусей: один гусак и три самки обычного гуся, а также пара китайских гусей. Долгое время две группы держались обособленно, пока однажды китайский гусак не соблазнил самку обычного гуся. Когда вывелись гусята, по их внешности стало ясно, что четыре яйца были оплодотворены обычным гусаком, а остальные восемнадцать — китайским. Дарвин писал: «Китайский гусак, по-видимому, обладает перед обычным гусаком непреодолимыми чарами». Трудно найти более наглядный пример конкуренции сперматозоидов.

Дарвин знал и о возможности такой конкуренции у человека. Когда он писал своему многолетнему другу Джозефу Хукеру, находившемуся тогда в ботанической экспедиции в Бутане, о дополнительных самцах усоногих, Хукер ответил, что открытия Дарвина прекрасны, но меркнут по сравнению с полиандрией людей, которых он встречал, где «по закону у жены может быть десять мужей». В своей живой биографии Дарвина Адриан Десмонд и Джеймс Мур истолковывают это как параллель между «примитивными» людьми и «примитивными» животными, которым якобы одинаково недоставало добродетелей, «врожденных джентльменам высшего викторианского общества».

Если перед глазами Дарвина было столько свидетельств конкуренции сперматозоидов, почему же он не включил эту идею в свою теорию полового отбора? Одна возможность — он просто не сделал нужного логического шага. Возражая на мое предположение, что

он несправедливо обвинял Дарвина в задержке развития теории конкуренции сперматозоидов, Боб Смит предположил: Дарвин не осознал масштаба ее эволюционных последствий.[17] Но, учитывая проницательность Дарвина во многих других областях биологии, это кажется маловероятным.

Гораздо правдоподобнее другое объяснение: Дарвина сдерживали викторианские нормы. Человеку его положения было неприлично обсуждать физиологические подробности размножения животных. Опыты с оплодотворением и «незаконнорожденностью» растений были допустимы, как это делал сам Дарвин, но граница между растительным и животным сексом была весьма четкой.

В XVII веке половое размножение обсуждали открыто, а еще в конце XVIII века дед Дарвина Эразм мог позволить себе славу вольнодумца и распутника. Его грандиозные поэмы о размножении растений пользовались огромным успехом у современников, хотя — а возможно, именно потому что — представляли собой едва прикрытую эротику. Но ко времени, когда Чарльз писал о половом отборе, общественная атмосфера резко изменилась: викторианская стыдливость прочно утвердилась.

Сексуальное подавление викторианской эпохи, которое иногда связывают с промышленной революцией и ростом капитализма, рассматривалось как средство управления массами: людям не позволяли растрачивать энергию и оставляли им лишь то, что было необходимо для воспроизводства рабочей силы. Как бы ни объяснялось происхождение этой морали, она действительно затрудняла для Дарвина открытое обсуждение размножения животных.

Однако мысли Дарвина вовсе не были подавлены. Он избегал сексуальных тем главным образом в тех книгах, которые, по его мнению, будут читать широкие слои общества. Технические труды об усоногих он, вероятно, не рассчитывал увидеть в руках чувствительной публики, поэтому там был удивительно откровенен когда речь заходила о репродуктивной анатомии. С неподдельным восторгом Дарвин описывает пенис одного вида как «поразительно развитый», лежащий «свернутым, подобно огромному червю», а при полном распрямлении достигающий «восьми или девяти длин самого животного». В других местах тех же томов он обсуждает половые органы и сперматозоиды

усоногих — слова и темы, которым не нашлось места в его более популярных книгах.

В некотором смысле это неудивительно. Как видно уже из названия, «Происхождение человека и половой отбор» формально была книгой о человеке, хотя более половины ее посвящено другим животным. Стоило Дарвину хотя бы намекнуть на конкурирующие сперматозоиды, как читатели быстро сложили бы два и два — и получили бы шесть.

Вероятно, у Дарвина вообще было мало шансов подробно обсуждать сексуальные темы: его жена Эмма, а особенно ипохондрическая дочь Генриетта фактически выполняли роль цензоров. Когда Дарвин писал «Происхождение человека», ему было уже шестьдесят, силы постепенно убывали, и часть работы по корректуре и стилистической правке он охотно передавал дочери. Генриетту описывали и как скрытую викторианскую матриархиню, и как назойливую моралистку; похоже, она действительно сильно влияла на то, что считалось морально допустимым в книгах отца.

Помимо правки «Происхождения человека», она прошлась и по дарвиновской биографии деда Эразма, беспощадно вычеркивая все, что считала неприличным, в том числе слова Чарльза о «страстной любви к женщинам» у его деда. О мировоззрении Генриетты многое говорит тот факт, что она организовала кампанию по уничтожению гриба-веселки, научное название которого — Phallus impudicus, «фаллос бесстыдный» — одновременно и описывает его внешний вид, и объясняет, почему она считала, что одно его присутствие может дурно влиять на нравы.[18]

Ирония в том, что, как я подозреваю, именно тень Эразма Дарвина стала последним тормозом, не позволившим Чарльзу развить возможные идеи о конкуренции сперматозоидов. Эразм был одержим сексом и в теории, и на практике...

На теоретическом уровне он прекрасно понимал ценность полового размножения как источника изменчивости. На практическом — прописывал его пациентам как лекарство от ипохондрии. Но с точки зрения семьи куда хуже было другое: у Эразма были внебрачные дети. В семье об этом знали давно, однако именно в тот период, когда Чарльз писал «Происхождение человека», примерно через шестьдесят лет после смерти деда, распространились слухи, будто вдова одного из его знакомых была незаконнорожденной внучкой Эразма. Любое, даже

совершенно беспристрастное обсуждение конкуренции сперматозоидов легко могло обернуться против семьи. Поэтому Дарвин предпочел вообще не касаться этой темы.[19]

БИТВА ВНУТРИ БИТВЫ ПОЛОВ

До сих пор мы говорили главным образом о самцах и о конкуренции сперматозоидов. Это сделано намеренно. Но вспомним: уже на ранних этапах развития этой области было понятно, что отбор действует на каждый пол отдельно и что в эволюционном смысле каждый пол «сконструирован» так, чтобы максимально увеличивать собственный репродуктивный успех.

Однако — и это очень важное «однако» — борьба полов долго представлялась крайне асимметричной: активные самцы и почти пассивные самки. Самцы борются за самок; самцы демонстрируют себя самкам; самцы осеменяют самок; затем их сперматозоиды борются за оплодотворение яйцеклеток. Самкам отводилась едва ли не единственная роль — выбирать между возможными партнерами.

Такой взгляд, господствовавший в 1970-е годы, мало отличался от картины, предложенной Уолтером Хипом еще в 1913 году:[20]

«Самца и самку можно во многих отношениях сравнить со сперматозоидом и яйцеклеткой. Самец активен и подвижен, он ищет партнершу и расходует энергию; самка пассивна и оседла, она ждет партнера и сохраняет энергию. Для самца главное — сам половой акт, тогда как для самки решающее значение имеют его последствия».

Такой андроцентрический взгляд на размножение восходит еще к Аристотелю. Несмотря на блестящую дарвиновскую идею выбора со стороны самок, половой отбор долго оставался процессом, описываемым преимущественно с мужской точки зрения. Это смещение, возникшее из смеси неосознанного сексизма и недостатка биологических знаний, сохранилось и стало важной частью ранних формулировок Паркера и Триверса о конкуренции сперматозоидов.

Однако у Паркера по крайней мере было биологическое обоснование такой ориентации на самцов. Оно было следующим: самец, который спаривается и оплодотворяет как можно больше самок, включая тех, кого уже осеменили другие, оставит больше потомков, чем тот, кто этого не делает. Для самки же спаривание более чем с одним

партнером, казалось бы, едва ли увеличивает число потомков; максимум, чего она может добиться, — повысить их качество.

Взгляд Паркера опирался на представление об эволюции как о «игре чисел»: важно, сколько генетических представителей данной особи окажется в следующих поколениях. Поскольку количество потомков считалось важнее их качества, половой отбор, по этой логике, должен был сильнее действовать на самцов, чем на самок.[21]

Основа этого рассуждения — предполагаемая пассивность самок: будто бы они лишь уступают настойчивости самцов. Возможно, такая картина была отчасти следствием того, что первые исследования конкуренции сперматозоидов проводились на насекомых — животных, настолько далеких от человека, что судить об их «мотивах» особенно трудно.

Лишь в 1980-е, когда ученые начали изучать конкуренцию сперматозоидов у позвоночных, особенно у птиц, стало ясно: самки вовсе не пассивны и часто сами активно ищут нескольких партнеров. Это полностью изменило направление исследований. Если самки выбирают партнеров и сознательно спариваются с несколькими самцами, не могут ли они выбирать и между сперматозоидами разных самцов?

Подобно тому как конкуренция сперматозоидов является продолжением конкуренции самцов до копуляции уже после нее, выбор сперматозоидов может быть продолжением выбора самкой полового партнера, происходящего до копуляции. И как только ученые признали, что самка способна каким-то образом выбирать между сперматозоидами разных самцов стало ясно, что между полами неизбежен конфликт. Всякий раз, когда один пол — допустим, самцы — каким-либо образом ограничивает репродуктивный успех другого, отбор немедленно начинает благоприятствовать у самок признакам, позволяющим преодолеть это ограничение. Возникает половой конфликт — битва полов — и все более напряженная гонка адаптаций и контрадаптаций между самцами и самками. Если выразить совсем кратко:

конкуренция сперматозоидов + выбор сперматозоидов = половой конфликт.

Вероятно, не случайно рост интереса к женской стороне поведенческой экологии, включая половой отбор, совпал с дальнейшим

развитием феминистского движения. Боб Смит рассказывал мне, что после выхода в 1984 году редактированного им сборника о конкуренции сперматозоидов его глава о человеке вызвала бурную реакцию, особенно среди радикальных феминисток. Североамериканский феминизм 1970-х хорошо иллюстрировала популярная наклейка на автомобиль, приписываемая журналистке Глории Стайнем: «Женщина без мужчины — как рыба без велосипеда». Для женщин, которые вообще не нуждались в мужчине, сама мысль о нескольких партнерах, создающих или усиливающих конкуренцию сперматозоидов, казалась неприемлемой.

Эта история показывает и различия между женщинами-учеными по разные стороны Атлантики, интересовавшимися половым отбором, в их отношении к гендерному перекосу поведенческой экологии. Самые радикальные феминистские позиции, несомненно, были характерны — и остаются характерны — прежде всего для Северной Америки. Европейские исследовательницы обычно выбирали более тонкую и, возможно, в конечном счете более убедительную стратегию, пытаясь изменить представления мужчин-биологов о размножении.

Важно также признать, что исправление гендерного перекоса не было исключительно женской заслугой: многие мужчины — специалисты по поведенческой экологии — активно продвигали женскую точку зрения. Поэтому особенно досадно, что некоторые из них, по крайней мере до недавнего времени, сами оставались объектами критики со стороны североамериканских феминисток.[22]

За тридцать лет, прошедших с момента признания конкуренции сперматозоидов составной частью полового отбора, в понимании женской стороны вопроса мы продвинулись очень далеко...

Некоторые феминистки, возможно, и сегодня сказали бы, что недостаточно далеко, но большинство специалистов по поведенческой экологии, с которыми я общался, считают, что теперь баланс стал достаточно равным.

Несмотря на столь существенную смену взгляда, исследования последних лет лишь подтвердили: выбор сперматозоидов и взаимодействие между ним и конкуренцией сперматозоидов часто чрезвычайно тонки и удивительно трудны для изучения. Как мы увидим дальше, это особенно заметно по тому, насколько трудно было

установить как механизмы, с помощью которых самки контролируют отцовство своего потомства (глава 6), так и эволюционное значение самой полиандрии (глава 7).

СПОР, КОТОРЫЙ ВОСПРОИЗВОДИТ САМ СЕБЯ

Как и многие новые направления науки, совместное изучение конкуренции сперматозоидов и выбора сперматозоидов породило огромное количество оригинальных исследований. Один из главных способов, которыми наука движется вперед, — появление набора новых идей, фундаментально меняющих взгляд на проблему. Это называют сменой парадигмы,[23] и для тех, кто находится внутри такого процесса, это одна из самых захватывающих сторон науки.

Смена парадигмы обычно сопровождается бурным энтузиазмом и высокой продуктивностью, после чего, когда все постепенно успокаивается, наступает период так называемой «нормальной науки». В зависимости от масштаба сдвига и особенностей данной области первоначальная фаза подъема может длиться месяцы или годы.

Смена парадигмы может быть двигателем научного открытия, но одновременно создает условия для того, что я называю «эффектом модного поезда». Волна энтузиазма вокруг новой модной темы предоставляет некоторым исследователям возможность быстро публиковать плохо продуманные и небрежно выполненные работы, лишь бы успеть вскочить на этот поезд.[24] Этому способствуют два обстоятельства. Во-первых, в новой области по определению мало специалистов, способных критически оценивать чужие работы...

Во-вторых, редакторы научных журналов, стремясь поддерживать интерес к своим изданиям публикацией работ по актуальным темам, временами становятся менее строгими, чем обычно. Вероятно, небрежная наука всегда сопровождала смены парадигм, но, как мне кажется, в наши дни она стала заметнее из-за растущей конкуренции за гранты и университетские должности.

Исследования конкуренции и выбора сперматозоидов тоже не избежали «эффекта модного поезда». Особенно пострадало одно направление — изучение размножения человека. Впрочем, удивляться не приходится: мы одержимы собственной биологией, и поэтому все

новое, что касается человека, особенно уязвимо перед сенсационностью и некритичным вниманием СМИ.

Хороший пример — новая тогда область эволюционной психологии, стремящаяся дать адаптивные объяснения ревности, неверности, стремлению к статусу и другим особенностям поведения. Или вспомним ажиотаж вокруг новых находок ископаемых гоминид: трудно вообразить что-нибудь менее сексуальное по сути, но, судя по освещению в СМИ, это чрезвычайно «сексуальная» наука.

Все это заставляет задуматься: почему ученые вообще выбирают те или иные темы? Получил бы археолог и антрополог Луис Лики ту же международную славу и положение, если бы изучал ископаемых рыб? Думаю, нет. Работа с происхождением человека — как археологическим, так и биологическим — резко повышает медийную заметность исследователя и все связанные с этим преимущества. Так что стремление осваивать подобные области, вероятно, отчасти связано со статусом.

Репутация Лики делала его чрезвычайно привлекательным для женщин. После первой встречи с ним в 1959 году приматолог Ирвен ДеВор сказал жене: «Это, должно быть, один из самых уродливых мужчин, которых я когда-либо видел. Что ты думаешь?» Она ответила: «Ты шутишь? Это самый сексуальный мужчина, которого я когда-либо видела». Похожие истории ходили и о других женщинах; поговаривали даже о цепочке потомков Лики на всем пути от его дома до Олдувайского ущелья.[25] Подобные истории существуют почти о каждом действительно успешном мужчине.

Первым, кто рассмотрел конкуренцию сперматозоидов у человека с эволюционной точки зрения, был Боб Смит.[26] Его глава — заключительная в редактированном им сборнике — стала настоящим научным подвигом и результатом восемнадцати месяцев исследований и письма. По крайней мере для меня это был серьезный, объективный и трезвый обзор. Он также оказался чрезвычайно стимулирующим, показывая, какие новые идеи может дать эволюционный подход к человеческой репродуктивной биологии.

Сам Смит не проводил экспериментов на людях: он опирался исключительно на опубликованную литературу — работы других исследователей. Но его обзор вдохновил Робина Бейкера, тогда

эволюционного биолога Манчестерского университета, начать непосредственное исследование конкуренции сперматозоидов у человека. Вот тут-то и начались проблемы.

Бейкер и его сотрудник Марк Беллис вторглись туда, куда прежде почти никто не осмеливался: соединили щекотливую тему неверности с эволюционными идеями. Тем самым они продолжили длинную линию знаменитых исследователей человеческой сексуальности: Хэвлок Эллис в начале XX века, Альфред Кинси в 1940-50-х, Уильям Мастерс и Вирджиния Джонсон в более раскрепощенные 1960-70-е годы.

В критическом обзоре работ этих ранних пионеров сексуальных исследований Пол Робинсон в 1976 году размышлял о будущем изучения человеческой сексуальности.[27] По его мнению, двумя ключевыми темами должны были стать гомосексуальность и — предвосхищая Бейкера и Беллиса — внебрачный секс. О последнем он писал: «По-видимому, здесь нужен теоретик крупного масштаба, который рассмотрит явление сочувственно, но не впадет в некритические восторги».

Робин Бейкер, ныне ушедший из науки, был изобретательным биологом. Он преподавал мне, когда я был студентом в Ньюкасле, и уже тогда рассказывал нашей группе третьего курса о Бобе Триверсе, индивидуальном отборе и исследованиях Джеффа Паркера конкуренции сперматозоидов у навозных мух — еще до публикации этих работ. Его лекции были для меня настоящим электрическим разрядом и остались самыми запоминающимися за все студенческие годы. Когда он объяснял основы индивидуального отбора и эволюционные конфликты, создаваемые конкуренцией сперматозоидов, будто зажигалась лампа. В то время собственные исследования Бейкера были посвящены миграциям насекомых он просто рассказывал нам о конкуренции сперматозоидов. Но Робин любил споры: у него были оригинальные идеи, и он продвигал их с огромным напором — иногда дорогой ценой. Он рассказывал, как другие энтомологи насмехались над его работами. В ответ он выпустил огромный том, призванный буквально и фигурально остановить критиков — если не аргументами, то хотя бы своим весом. С тех пор Бейкер постоянно оказывался в центре споров.

После исследований миграции насекомых, перейдя в 1972 году в Манчестерский университет, Бейкер занялся навигацией человека и

проверял гипотезу о том, что у нас в голове имеется некое врожденное магнитное чувство. Поколения студентов с завязанными глазами возили на автобусах по Манчестеру, а затем высаживали и просили указать направление на дом. Бейкер утверждал, что, несмотря на тошноту и рвоту, они действительно могли это сделать.

Но статистика была сложной, а другие исследователи навигации не сочли результаты убедительными. Зато тема отлично подходила для СМИ. Журналистам нравилась мысль о крошечных «магнитах» в нашем черепе, которые выстраиваются и помогают найти дорогу домой. Скептики по всему миру повторяли опыт Бейкера, но никто не получил убедительного подтверждения. Не смутившись, Бейкер переанализировал данные этих исследований, объединил их и заявил, что они все же подтверждают его идеи.[28]

Разобравшись, как он считал, с этой проблемой и оценив богатство информации, которую можно получать от людей — особенно от энтузиастов-студентов, — Бейкер следующим шагом обратился к сексу и конкуренции сперматозоидов у человека.

Поначалу биологи, изучавшие конкуренцию сперматозоидов у других животных, относились к этому с оптимизмом и восхищались смелостью Бейкера. На конгрессе Международного общества поведенческой экологии в Принстоне в 1992 году Бейкер и Беллис должны были выступать один за другим в одной секции. Аудитория была переполнена. Бейкер вышел в коротких шортах и рубашке, расстегнутой до пупка, и устроил именно то шоу, которого от него ожидали: слегка провокационное, играющее на нашей неудержимой любознательности относительно собственной сексуальности.

Сначала Бейкер, а затем Марк Беллис рассказывали, что их общенациональное исследование выявило высокий уровень полиандрии; что сперматозоиды разных мужчин якобы ведут настоящую войну, убивая друг друга внутри женских половых путей; и что женщины управляют этой битвой, используя оргазм для регулирования захвата сперматозоидов и тем самым влияя на отцовство своего потомства.[29]

Уже сам факт, что Бейкер стоял перед залом и открыто говорил о вещах, которые мало кто осмеливался обсуждать публично, повышал

его статус. Я не мог не впечатлиться масштабностью его идей и умением держать аудиторию, но одновременно испытывал серьезный скепсис.

Он возник после события, случившегося двумя годами раньше на гораздо меньшей конференции, организованной мной в Шеффилде. До того момента я доверял работе Бейкера и Беллиса, но именно та встреча стала поворотной точкой. Конференция была задумана так, чтобы объединить очень разные подходы к биологии сперматозоидов. Меня беспокоило, что мы, поведенческие экологи, вторгшиеся в эту тему, игнорируем огромный запас знаний физиологов размножения и андрологов — людей, с которыми почти не сталкивались и еще реже обменивались идеями.

Поэтому я пригласил специалистов разных направлений, включая двух известных физиологов размножения: Гарри Мура, незадолго до этого перешедшего в Шеффилд, и Майка Бедфорда из Медицинского колледжа Корнеллского университета в Нью-Йорке.

Бейкер выступал уверенно, но его аргументацию было трудно защищать научно. Он предположил: если относительный размер семенников у разных видов способен предсказывать степень конкуренции сперматозоидов (см. главу 3), то размер семенников у отдельных мужчин может предсказывать их успех в такой конкуренции.

Для этого исследования Бейкер уговорил четырнадцать коллег из Манчестера измерить штангенциркулем размер левого яичка. Затем попросил двадцать женщин, работавших с этими мужчинами и, как утверждалось, не знавших результатов измерений, расположить мужчин по предполагаемой вероятности внепарной связи, если бы им представилась возможность. Бейкер представил результаты — и, как он предсказывал, обнаружил статистически значимую положительную корреляцию между размером яичек и предполагаемой склонностью мужчины к внепарному спариванию. Реакция аудитории была неоднозначной: от смешков и недоверия к дерзости Бейкера до откровенного возмущения.

Подход Бейкера выглядел наивным. Сообщая размер яичек, он не учитывал рост мужчин — то есть не выражал размер относительно размера тела. В других группах животных хорошо известно: у более крупных особей крупнее мозг, сердце и семенники. Были ли все мужчины в выборке Бейкера европеоидами? Расовые различия в

среднем размере семенников значительны.[30] Кроме того, положительную связь могли объяснять самые разные смешивающие факторы, ни один из которых не был учтен.

Во время вопросов атмосфера стала откровенно недружелюбной: физиологи размножения атаковали саму логику исследования. Когда секция закончилась, один возмущенный физиолог буквально преследовал меня до кабинета: зачем, спрашивал он, я заставил его перелететь Атлантику, чтобы увидеть такую карикатуру на науку?

Но дальше стало еще хуже. Вскоре после первой публикации результатов Бейкера и Беллиса ими заинтересовались СМИ. Через два года после Принстонской конференции поведенческие экологи снова собрались — на этот раз в Ноттингеме. По совпадению, в то время по телевидению шел сериал Десмонда Морриса «Человеческое животное», и во время конференции показали серию о размножении человека.

Для британской телевизионной аудитории Моррис, прославившийся книгой «Голая обезьяна», по-прежнему оставался одним из главных авторитетов по зоологическим вопросам. Эта серия основывалась на работах Бейкера и Беллиса и начиналась с одного из самых необычных их утверждений — идеи «сперматозоидов-убийц».

Эякулят всех животных содержит сперматозоиды разной формы: с крупными и маленькими головками, прямыми и закрученными хвостами и так далее. Традиционное объяснение было простым: производство сперматозоидов сложно, поэтому неизбежно случаются ошибки; морфологические отклонения — это брак, дефектные клетки, «второй сорт».

Бейкер и Беллис перевернули это представление с ног на голову.[31] По их мнению, такие клетки вовсе не были ошибками. Разные типы сперматозоидов якобы выполняли разные функции и эволюционно сформировались именно поэтому. Это был типичный язык поведенческой экологии — попытка найти адаптивное объяснение тому, что раньше считалось нейтральным или даже вредным отклонением.

По словам Бейкера, роль некоторых сперматозоидов состояла в том, чтобы находить и уничтожать сперматозоиды соперников.

Первая сцена телепередачи Морриса показывала человеческую яйцеклетку, окруженную мерцающим ореолом сперматозоидов. Уже в первые минуты, представив идею «сперматозоидов-убийц», Моррис

заявил: «Новые исследования показывают, что мужчина может бессознательно регулировать число сперматозоидов-убийц в эякуляте, и это зависит от того, считает ли он себя первым или вторым мужчиной, спарившимся с данной женщиной... Вот один из них в действии».

Затем зрителям показали человеческий сперматозоид, сталкивающийся с клеткой, которая, по словам опрошенных мной андрологов, скорее всего уже была мертвой. Моррис продолжал: «Это химическая война, впервые снятая на пленку... и когда два сперматозоида расходятся, один остается мертвым».

Впечатляющее зрелище — именно та «ах-ох наука», которую так любят СМИ и восприимчивая публика. Но возникает простой вопрос. Даже если один сперматозоид действительно убивал другой, клетки никак не были помечены. Откуда Бейкер — или кто-либо другой — мог знать, что они принадлежали разным мужчинам?

Бейкер и Беллис тем временем мчались вперед на волне успеха. Идея, что каждый тип сперматозоидов в человеческом эякуляте имеет собственную функцию в конкуренции, была необычайно привлекательной для публики. Сначала были только «сперматозоиды-убийцы», ставшие основой так называемой гипотезы «сперматозоидов-камикадзе». Позднее появились и другие категории — «блокировщики» и «добытчики яйцеклетки».

Согласно этой схеме, убийцы использовали акросому — пакет ферментов на кончике головки — чтобы разрушать сперматозоиды других мужчин. Блокировщики с закрученными хвостами якобы должны были мешать продвижению сперматозоидов соперников. А «добытчиками яйцеклетки» считалась небольшая доля сперматозоидов с крупными головками, чья задача — непосредственно оплодотворить яйцеклетку.

Но где были доказательства? Что-то обсуждалось на научных конференциях, однако не в форме, позволявшей коллегам тщательно проверить данные. В докладах обычно акцентируют результаты, а не методику: принято считать, что использованные методы адекватны. Здесь же именно методическая сторона была решающей для оценки столь смелых утверждений.

Позднее Бейкер и Беллис привели некоторые данные в книге «Конкуренция сперматозоидов у человека». Они утверждали, что после

смешивания спермы двух мужчин видели слипшиеся сперматозоиды, якобы в процессе взаимного уничтожения. Кроме того, они сообщали об увеличении доли сперматозоидов с прошедшей акросомной реакцией — что трактовалось как использование акросомы для атаки — и о росте числа погибших клеток: в смешанных образцах мертвых сперматозоидов было заметно больше, чем в образцах одного мужчины.

Если принять эти данные буквально и не знать ничего другого, картина выглядит довольно убедительно. Но и раньше существовали исследования, в которых смешивали сперму разных самцов — пусть не человека, а домашних млекопитающих и птиц, — и ни одно не сообщало ничего похожего на войну.

Позднее Гарри Мур вместе с сотрудниками местной клиники лечения бесплодия повторил эксперимент Бейкера и Беллиса, но на гораздо более высоком техническом уровне. Сперматозоиды разных мужчин метили разными способами, чтобы выяснить, действительно ли слипание происходило между клетками разных самцов — как требовала гипотеза. Оказалось, что нет: слипание, если и наблюдалось, не зависело от того, кому принадлежали сперматозоиды. Более того, смешивание спермы разных мужчин не вызывало ни усиления акросомной реакции, ни повышения смертности сперматозоидов.[32]

Постепенно начали рушиться и другие элементы истории о «специализированных» типах сперматозоидов.[33] В рецензии на их книгу Роджер Шорт заметил: сперматозоиды, которые Бейкер и Беллис называли «добытчиками яйцеклетки», с тем же успехом могли бы содержать внутри маленьких человечков. Еще за двадцать лет до этого Шорт с тремя коллегами опубликовал в Nature работу, где показал, что такие крупноголовые сперматозоиды являются ошибками производства, несут двойной набор хромосом и потому в принципе неспособны дать нормальный эмбрион. Каким-то образом Бейкер и Беллис упустили эту публикацию.[34]

Заявления Бейкера и Беллиса о конкуренции сперматозоидов у человека были сенсационными и захватили массовое воображение почти так же сильно, как «Краткая история времени» Стивена Хокинга. Почему? Исследования конкуренции сперматозоидов у других животных, о которых я расскажу дальше, были не менее поразительными, не менее странными и при этом гораздо лучше

подтвержденными — но почти никогда не попадали в прессу или на телевидение.

Почему же мы так одержимы собой и собственным размножением? Отчасти потому, что рассказы Бейкера и Беллиса звучали настолько невероятно, что трудно было не поражаться: достаточно представить настоящую войну сперматозоидов внутри женского организма. Возможно, притягивала и мысль, что знание — сила: если понимать, как происходит конкуренция сперматозоидов, можно стать более искусным или хотя бы более успешным любовником.

Первоначальная убедительность их идей основывалась на двух вещах. Во-первых, они опирались на солидную теоретическую базу, созданную другими биологами. Во-вторых, конкуренция и выбор сперматозоидов действительно существуют в бесчисленном множестве форм во всем животном царстве, как мы еще увидим. Сам Бейкер, отвечая критикам, утверждал: если бы те же результаты были получены на любом другом виде, их приняли бы без вопросов.

Однако репродуктивные приспособления, предложенные Бейкером и Беллисом, выглядят гораздо более экстремальными, чем можно ожидать при уровне конкуренции сперматозоидов, который, вероятно, существовал у наших предков (глава 2). Поэтому неудивительно, что многие их результаты не выдержали проверки.

Робин Бейкер и Марк Беллис, возможно, считают себя пионерами изучения человеческой сексуальности, но боюсь, Пол Робинсон, предостерегавший от «некритических восторгов», был бы разочарован их работой.[35] Картина человеческой конкуренции сперматозоидов, которую они популяризировали, — почти сексуальная фантазия, своего рода «фаллос в стране чудес». Я специально разобрал ее здесь, чтобы освободить место для более достоверного, но не менее удивительного рассказа.

ГЛАВНЫЕ ВОПРОСЫ

После того как в 1970 году Джефф Паркер ясно сформулировал эволюционные последствия конкуренции сперматозоидов, стало очевидно, что эта концепция способна объяснить множество биологических явлений. После обычного для новых исследовательских

направлений периода «созревания» длительностью семь-десять лет интерес к теме начал расти почти экспоненциально.

Популярности конкуренции сперматозоидов способствовало несколько обстоятельств. Во-первых, речь шла о размножении — теме, близкой всем нам. Во-вторых, поскольку предметом была изменчивость репродуктивного успеха, его эволюционное значение ощущалось гораздо непосредственнее, чем у многих других форм поведения, например кормодобывания. В-третьих, открылась совершенно новая область исследований, способная объяснить то, что прежде казалось необъяснимым.

В изучении конкуренции и выбора сперматозоидов можно выделить три главных вопроса. Первый: почему вообще особи спариваются более чем с одним партнером? Второй касается последствий полиандрии: что происходит, когда самка спаривается с несколькими самцами, и, в частности, что определяет, сперматозоиды какого самца оплодотворят ее яйцеклетки? Третий вопрос непосредственно относится к битве полов: каким образом разрешаются половые конфликты, неизбежно возникающие в результате конкуренции и выбора сперматозоидов?

Первый вопрос типичен для поведенческой экологии и касается эволюционного, или функционального, значения множественных спариваний. Иначе говоря: почему спаривание с несколькими партнерами повышает репродуктивный успех самцов и самок? Это вопрос «почему»: почему склонность к множественным спариваниям вообще эволюционировала?

Второй — вопрос «как» и относится к лежащим в основе явления физиологическим механизмам: каким образом копуляции превращаются в оплодотворения? Третий снова касается эволюции — того, как каждый пол создает давление отбора на другой. Эту область называют антагонистической коэволюцией.[36]

Все три вопроса одинаково важны, если мы хотим понять, почему возникли те или иные репродуктивные структуры, физиологические особенности и формы поведения. За сравнительно короткую историю изучения конкуренции и выбора сперматозоидов больше всего усилий было направлено на вопрос «почему».

Как и в любой области науки, большой вопрос обычно можно разбить на множество маленьких. Здесь более конкретные «почему»

касаются адаптаций к конкуренции сперматозоидов. Почему самцы вводят определенное количество сперматозоидов? Почему остаются рядом с самкой до и после копуляции? Почему самки некоторых видов так часто сами инициируют спаривания с постоянным партнером? Почему ищут внепарные копуляции?

В последние годы исследователи все чаще задают и вопрос «как»: каким образом физиологические процессы, включая выбор сперматозоидов, преобразуют копуляции в потомство? Что происходит со сперматозоидами разных самцов внутри репродуктивного тракта самки? Каково относительное значение конкуренции сперматозоидов и выбора со стороны самки в определении того, какой самец оплодотворит яйцеклетки?

Битва полов — идея старая. Но мысль о том, что эта битва может разыгрываться между сперматозоидами и яйцеклетками, появилась совсем недавно. Представление о конфликте между самцами и самками по поводу того, чьи именно сперматозоиды оплодотворят конкретную яйцеклетку, изменило наш взгляд на размножение и половые отношения.

Кто выигрывает и кто проигрывает в этой борьбе? Ответ предсказать трудно. Половой отбор может сильнее действовать на самцов, но, поскольку конкуренция сперматозоидов разворачивается внутри организма самки, ей потенциально легче вмешиваться в происходящее и манипулировать сперматозоидами.

Половой конфликт ставит под сомнение давно укоренившиеся представления о мужских и женских ролях в сексе. Он же ответственен за поразительное разнообразие репродуктивных структур и функций в животном мире — след продолжающейся борьбы полов за контроль над размножением. Лишь понимая эволюционную основу многообразия стратегий и контрстратегий у животных, мы можем надеяться лучше понять собственную сексуальность.

В последующих главах я расскажу и о «путешествии» сперматозоидов к яйцеклетке, и об истории изучения конкуренции и выбора сперматозоидов.

В следующей главе мы начнем с адаптивного значения конкуренции сперматозоидов с точки зрения самца. Главы 3, 4 и 5 будут посвящены устройству и механике размножения: последовательно половым

органам, половым клеткам и процессам переноса сперматозоидов и оплодотворения. Эти главы важны, потому что без знания анатомии и функций репродуктивной системы обоих полов невозможно понять взаимодействие сперматозоидов и яйцеклеток.

Кроме того, история конкуренции и выбора сперматозоидов — давно недооцененная, но чрезвычайно важная часть развития наших представлений о половом размножении.

Вооружившись этими знаниями, в главе 6 мы рассмотрим механизмы у самцов и самок, определяющие, какой из нескольких самцов в конечном счете оплодотворяет яйцеклетки одной самки. Наконец, в главе 7 мы вернемся к вопросу о выгодах и выясним, что именно получают самки от спаривания с несколькими партнерами.

ГЛАВА 2

ОТЦОВСТВО И ЕГО ЗАЩИТА

«Расследования отцовства запрещены».
НАПОЛЕОН, статья 340

Пристрастие Чарли Чаплина к девушкам-подросткам и молодым женщинам хорошо известно. Одна из многочисленных его связей обернулась неприятностями в июне 1943 года, когда Джоан Барри заявила прессе, что Чаплин — отец ее будущего ребенка. Ситуация была более чем неловкой: к тому времени их роман уже закончился, а Чаплин был помолвлен с другой женщиной.

Однако судебное преследование инициировала не Барри, а ФБР. Бюро искало повод осложнить жизнь Чаплину из-за его предполагаемых симпатий к коммунизму и использовало иск об отцовстве, чтобы годами держать его под давлением.

После рождения ребенка сравнение групп крови — у ребенка группа В, у Чаплина О, у Барри А — недвусмысленно показало, что Чаплин не мог быть отцом. Считая себя полностью оправданным, он был потрясен, когда спустя несколько месяцев оказался участником нового суда — на этот раз о том, кто должен содержать ребенка. Прокурор сыграл на репутации Чаплина, заявив, что существует лишь один способ положить конец его «распутному поведению», и убедил присяжных вынести решение против него. В результате Чаплина все равно обязали выплачивать алименты.[1]

Вопрос отцовства лежит в основе многих особенностей мужского поведения — и тому есть серьезные эволюционные причины. В нашем далеком прошлом мужчины, вкладывавшие ресурсы в детей, которые не были их собственными, в среднем оставляли меньше потомков, чем те, кто выращивал только генетически родных детей. В результате мужчины были и остаются чрезвычайно чувствительны к вопросу отцовства. Это сформировало не только многие мужские формы поведения, но, возможно неожиданно, и некоторые женские.

Самое очевидное проявление мужской обеспокоенности отцовством — ревность: стремление следить за партнершей и не подпускать к ней возможных соперников.

В наиболее крайних формах страх потерять отцовство лежит за целым рядом жестоких действий мужчин по отношению к женщинам: пурда, затворничество, бинтование ног, пояса верности, удаление клитора и просто убийства.[2]

Отцовство настолько фундаментально важно и для мужчин, и для любого исследователя конкуренции сперматозоидов, что эту главу мы начнем, нарушив наполеоновский запрет, — рассмотрим способы, которыми ученые пытались устанавливать отцовство. Мы начнем с наименее надежных методов и закончим поразительно сложными молекулярными технологиями, доступными сегодня.

Затем обратимся к результатам современных исследований отцовства, которые впервые позволяют точно измерять репродуктивный успех самцов и выяснять, действительно ли самцы получают преимущество, спариваясь с самками, уже осемененными другими. После этого рассмотрим, что данные об отцовстве говорят о полиандрии и конкуренции сперматозоидов. Наконец, разберем, как самцы справляются с угрозой «рогоносца» — какие поведенческие приспособления противодействуют конкуренции сперматозоидов.

ИЗМЕРЕНИЕ ОТЦОВСТВА

Поскольку средиземноморские пастухи подолгу находились вдали от жен, неверность супруги была своего рода профессиональным риском. Судя по некоторым сведениям, нередко каждый ребенок в одной семье имел другого отца.[3] Осознавали ли сами пастухи это, неизвестно. Единственным ориентиром для них было сходство — или его отсутствие — между собой и детьми.

Даже при подозрениях абсолютной уверенности быть не могло: степень сходства между настоящим отцом и его потомством чрезвычайно изменчива.

Однако при определенных условиях некоторые признаки сходства между отцами и детьми — так называемые генетические маркеры — позволяют однозначно выявлять внепарное отцовство.

Именно непреднамеренное использование генетических маркеров — вероятно различий в окраске оперения — позволило еще Аристотелю описать смешанное отцовство у домашних кур.[4]

Иногда генетические маркеры помогают устанавливать отцовство и у человека. Например, сегодня мы знаем, что гены рыжих волос рецессивны. Поэтому у двух рыжеволосых родителей обычно рождаются рыжеволосые дети. Если у такой пары появился темноволосый ребенок, это могло бы указывать на внебрачную связь женщины с темноволосым мужчиной.

Представим теперь, что у рыжеволосой пары двое детей: один черноволосый, другой рыжий. Можно быть уверенным, что муж не является биологическим отцом черноволосого ребенка. Но естественно было бы предположить, что рыжий ребенок генетически его. И все же даже здесь абсолютной гарантии нет: теоретически отцом мог быть другой мужчина — рыжий или не рыжий, но носитель рецессивного гена. Вероятность зависит от частоты этого гена в популяции: чем он реже, тем меньше вероятность, что рыжеволосый ребенок появился в результате внепарного спаривания.

Нетрудно понять, как при ограниченном круге возможных партнеров генетические маркеры позволяют определять отцовство у животных. В 1920-е годы Роберт Нэбурз, исследователь Канзасского сельскохозяйственного колледжа, использовал такой подход на кузнечиках и фактически провел первое систематическое исследование конкуренции сперматозоидов.

По его собственным словам, эксперименты были продиктованы «простым любопытством — хотелось узнать, сколько самцов может участвовать в происхождении потомства одной самки». Нэбурз использовал тот факт, что самки кузнечиков способны быстро последовательно спариваться с несколькими самцами, а сами кузнечики существовали в разных цветовых формах, что позволяло определять отцовство отдельных самцов.

Опыты показали не только то, что одна кладка может иметь нескольких отцов, но и то, что последний самец, осеменивший самку, обычно оплодотворяет большую часть ее яиц.[5]

Для видов, у которых нет удобных генетических маркеров, исследователям требовался иной способ устанавливать отцовство. Одним из решений стала техника так называемых стерильных самцов, впервые примененная в 1939 году при изучении шелкопряда.[6]

Метод устроен так. Берут самцов насекомых и — осторожно — помещают перед источником радиации. Доза, которая для человека могла бы оказаться смертельной, у самцов насекомых главным образом повреждает сперматозоиды. Но не полностью. Нужно подобрать дозу достаточно малую, чтобы сперматозоиды все еще могли оплодотворять яйцеклетки, но достаточно большую, чтобы повредить их хромосомы настолько, что после оплодотворения яйцо уже не сможет нормально развиваться.

Если все сделано правильно, получается набор оплодотворенных яиц, ни одно из которых не развивается в нормальный эмбрион. Поэтому выражение «стерильный самец» не вполне точно. Облученный самец вполне способен спариваться, а его сперматозоиды способны оплодотворять яйцеклетки. Ключевой признак состоит в том, что яйца, оплодотворенные его сперматозоидами, не развиваются.

Суть метода проста: самке дают спариться и с нормальным, и с облученным самцом. Развившиеся яйца были оплодотворены нормальным самцом; остановившиеся в развитии — «стерильным».

Хотя этот подход применяли и раньше, именно Джефф Паркер в 1970-е годы первым в полной мере развил его возможности для изучения конкуренции сперматозоидов.[7] У самых разных видов насекомых результат повторялся: последний самец, спарившийся с самкой, оплодотворял большую часть ее яиц. Этот выраженный «эффект порядка», получивший название преимущества сперматозоидов последнего самца, подтвердил, что для самца спаривание с уже осемененной самкой может быть чрезвычайно выгодным.

Чарли Чаплину повезло — или, по крайней мере, должно было повезти — что исключение его из числа возможных отцов ребенка Джоан Барри оказалось столь однозначным. Почти любой другой результат оставил бы его под подозрением, потому что анализ группы крови не способен безусловно указать на конкретного отца. Если бы у ребенка Барри была группа О, Чаплин мог бы быть отцом, но, поскольку это самая распространенная группа, им с таким же успехом мог быть и любой из множества других мужчин. Именно это и было главным ограничением этого и других применявшихся тогда методов установления отцовства. Генетические маркеры и «стерильные самцы» устраивали исследователей конкуренции сперматозоидов лишь до тех

пор, пока эксперименты проводились в лаборатории, где можно было заранее определить, какие самцы осеменят данную самку. Но как только ученые стали спрашивать, может ли помет млекопитающих или выводок птиц в природе иметь нескольких отцов, недостатки этих методов стали очевидны. Выход в конце концов дали молекулярные методы.

Первые молекулярные исследования родства появились в начале 1970-х годов и использовали технологию, которая сегодня кажется довольно примитивной, — анализ аллозимов. Метод опирался на гель-электрофорез, позволяющий выявлять различия между особями по белкам-ферментам, содержащимся в крови и других тканях. Как и более ранние генетические маркеры, аллозимы чаще позволяли сказать, кто не является отцом, чем прямо установить конкретного отца.

Метод зависел от наличия достаточно большой индивидуальной вариабельности, или полиморфизма, ферментов. У некоторых групп животных такая изменчивость была велика, и аллозимный анализ оказался полезен для выявления множественного отцовства. Уже в 1970-80-е годы были получены результаты, показавшие широкое распространение смешанного отцовства у столь разных животных, как олени, мыши и омары.[8]

Для птиц этот подход долго считался практически бесперспективным: было известно, что у них обычно слишком мало нужной ферментной изменчивости. Однако было одно яркое исключение. Благодаря умению, настойчивости и, возможно, удачному выбору объекта Дэвид Уэстнит, ныне работающий в Университете Кентукки, в середине 1980-х сумел получить богатые результаты на индиговой овсянке.[9] Вид считался в основном моногамным, но исследование выявило поразительно высокий уровень внепарного отцовства: не менее 35 процентов птенцов имели отцов, не состоявших в социальной паре с их матерью.

Настоящая революция в молекулярном установлении отцовства произошла в 1985 году.

В том году Алек Джеффрис из Лестерского университета, изучая ген человеческого миоглобина, нашел способ визуализировать мельчайшие различия в ДНК разных людей. Метод также использовал электрофорез, но теперь разделялись уже фрагменты самой ДНК, а не кодируемые ею белки. При работе с определенными участками ДНК на геле возникал

уникальный рисунок полос — своего рода «ДНК-отпечаток» каждого человека.[10]

Главное достоинство нового метода состояло в том, что впервые можно было не просто исключать кого-то из числа возможных отцов, а устанавливать отцовство конкретной особи. В судебной практике это позволило однозначно идентифицировать насильника, сопоставляя сперму, обнаруженную у женщины, с образцом крови подозреваемого мужчины. В поведенческой экологии метод позволил исследовать родство с такой точностью, о которой раньше можно было только мечтать, и выяснять, означает ли наличие у самки нескольких партнеров наличие нескольких отцов у ее потомства.

По счастливому совпадению в тот момент в Лестере работал и Терри Берк, изучавший родство у воробьев. Он и его студент Майк Бруфорд быстро поняли ценность открытия Джеффриса. Вместе с другой группой из Ноттингемского университета они показали, что метод, прекрасно работавший у человека, столь же хорошо подходит и для птиц. Эти две группы первыми применили новую технологию для исследования отцовства у птиц, и их статьи вышли одна за другой в одном номере Nature в 1987 году.[11]

Результаты породили целый поток аналогичных работ — хотя поток этот развивался скорее в замедленном темпе. Единственным минусом революционного метода была трудоемкость получения ДНК-«отпечатков». Процедура была и остается сравнительно медленной и утомительной, хотя с годами ее значительно усовершенствовали и упростили. Но результаты, полученные благодаря этой технологии, полностью изменили наше представление о жизни.

ОТЦОВСТВО РАСКРЫВАЕТСЯ

Самым поразительным итогом постепенно накапливавшихся исследований отцовства стало почти полное исчезновение представления о половой моногамии как у самцов, так и у самок.

Исследования организмов, столь разных как улитки, медоносные пчелы, клещи, пауки, рыбы, лягушки, ящерицы, змеи, птицы и млекопитающие, подтвердили поведенческие наблюдения: самки многих видов полиандричны, а множественное отцовство широко распространено.

Почти с самого начала казалось, что специалисты по поведенческой экологии птиц получили почти монопольное право на молекулярные методы определения отцовства. Причина проста: птиц гораздо удобнее изучать, чем большинство других животных. В самом простом случае достаточно получить ДНК предполагаемых матери и отца и их птенцов — обычно все потомство аккуратно собрано в одном гнезде.

У большинства млекопитающих ситуация сложнее: их брачные системы часто полигинны, поэтому возможных отцов трудно даже перечислить, а исследователю приходится брать образцы у нескольких самцов. Добавим сюда трудность наблюдения за большинством млекопитающих и то обстоятельство, что детеныши часто не выращиваются в одном гнезде, — и проблемы становятся очевидны.

Как и многие люди в Северной Америке, специалист по поведенческой экологии Джин Мортон из Смитсоновского института в Вашингтоне установил во дворе специальный многокамерный домик для пурпурных ласточек. Люди десятилетиями ставили такие «многоквартирные дома», наблюдали за прилетами и отлетами птиц и предполагали, что все жильцы живут в полной гармонии.

Мортон решил пометить своих птиц, наблюдать за ними и определить отцовство птенцов. Результаты оказались поразительными. Весной первыми прилетали взрослые самцы. Они занимали домик и пели, привлекая самку, а других самцов агрессивно прогоняли. Но после того как хозяин домика находил партнершу и она садилась на яйца, его характер словно менялся. Теперь другие самцы уже не изгонялись, а, наоборот, допускались внутрь. В конце концов эти самцы — все молодые птицы, впервые размножавшиеся, — занимали отдельные отсеки и привлекали собственных партнерш.

Однако когда Мортон проверил отцовство птенцов в каждом гнезде, выяснилось, что хозяин домика был отцом в среднем 96 процентов птенцов в собственном гнезде — и одновременно более половины птенцов в гнездах других самцов. Сначала он агрессивно обеспечивал свое отцовство с собственной партнершей, а затем, похоже, намеренно привлекал других самцов. Мест для размножения не хватало, молодые самцы отчаянно искали возможность обзавестись гнездом, и, заманив их в свой домик, старший самец затем фактически «наставлял им рога».[12]

После открытия ДНК-фингерпринтинга все больше биологов начали измерять частоту внепарного потомства у птиц, считавшихся моногамными. Сегодня имеются данные более чем по ста видам, и число исследований продолжает расти. Из них следуют два главных вывода. Во-первых, внепарное отцовство широко распространено: оно обнаружено примерно у 70 процентов изученных видов. Во-вторых, различия между видами огромны: доля потомства, зачатого во внепарных копуляциях, колеблется от нуля до 76 процентов.[13]

К числу наиболее сексуально моногамных видов относится глупыш. Фиона Хантер, тогда работавшая в Шеффилдском университете, провела колоссальное исследование этой «миниатюрной альбатросоподобной» птицы на острове Фэр-Айл у северного побережья Шотландии. Вместе с преданной помощницей она работала четырехчасовыми сменами и восемь недель подряд по 18 часов в сутки непрерывно наблюдала колонию из 91 пары, фиксируя каждую копуляцию — как внутри пары, так и вне ее. Затем у птиц взяли образцы крови и провели анализ ДНК.

Хотя не менее 16 процентов самок участвовали во внепарных копуляциях, ни одного случая внепарного отцовства обнаружено не было.[14] Вначале Хантер была разочарована этим вроде бы «отрицательным» результатом, но он поднял целый ряд интересных вопросов и намекал, что самец глупыша способен контролировать оплодотворение сильнее, чем хотелось бы его неверной партнерше.

Лишь позже, когда появились исследования других видов, стало ясно, что работа на глупышах предвосхитила результаты многих исследований непевчих птиц, у которых внепарное отцовство оказалось редким.

У зебровых амадин, которых я изучал в Австралии, внепарная активность была примерно такой же, как у глупышей, но доля внепарного отцовства лишь ненамного выше: только 2 процента из 91 птенца оказались потомством посторонних самцов.

У других видов цифры гораздо выше. Дэвид Уэстнит с помощью ДНК-фингерпринтинга подтвердил прежнюю оценку для индиговой овсянки — 35 процентов. Но этот рекорд побила тростниковая овсянка: у нее 55 процентов птенцов имели внепарных отцов. Самый крайний известный пример — Австралия, где не менее 76 процентов потомства

прекрасного расписного малюра было зачато во внепарных копуляциях.[15]

Эти результаты поднимают два вопроса. Первый: чем объяснить столь разные уровни «незаконнорожденного» потомства у разных видов? Второй: повышает ли внепарное отцовство репродуктивный успех самца?

Самый очевидный ответ на первый вопрос — предположить влияние экологических факторов. Распределение пищи в пространстве и времени определяет, ведет ли вид одиночный или общественный образ жизни, а это, в свою очередь, могло бы влиять на возможности для внепарного секса. Можно, например, ожидать, что колониальное размножение или жизнь в плотных «многоквартирных» поселениях повышает вероятность таких контактов.

Но вопреки ожиданию поведенческие экологи так и не нашли устойчивой связи между степенью социальности и частотой внепарного отцовства. Более того, пока не удалось выявить ни одного экологического фактора, который объяснял бы межвидовую изменчивость. Поэтому честный ответ на первый вопрос таков: мы просто не знаем.

На второй вопрос ответ есть. Интуитивно кажется очевидным, что внепарные копуляции повышают успех самца, но внепарное оплодотворение — это своего рода паразитизм: один самец выигрывает лишь за счет другого. Можно было бы предположить, что выгода от потомства на стороне компенсируется потерей отцовства в собственной паре. На практике это не так. Исследования показывают существование явных победителей и проигравших, отражающих различия в качестве самцов. Те, кто особенно успешно добивается внепарных оплодотворений, одновременно реже становятся жертвами чужих внепарных спариваний.

Первым это убедительно продемонстрировал Андерс Папе Мёллер, тогда работавший в Орхусском университете в Дании.[16] Он показал, что самки деревенских ласточек предпочитают в качестве и социальных, и половых партнеров самцов с длинными крайними рулевыми перьями. Более того, в искусном эксперименте он удлинял хвост самца, после чего возрастали и привлекательность, и репродуктивный успех этого самца — особенно число внепарных потомков.

Эта и сходные работы показали, что внепарные копуляции увеличивают репродуктивный успех привлекательных самцов и уменьшают его у менее привлекательных.[17] Иначе говоря, они увеличивают разброс репродуктивного успеха внутри популяции: одни самцы становятся отцами множества потомков, другие — немногих или вообще ни одного. А различия между особями — сырье для отбора и двигатель эволюции. Тем самым результат наглядно показывает важность конкуренции сперматозоидов как части полового отбора.

Внешне самцы и самки деревенских ласточек отличаются мало. Самая заметная разница — более длинные крайние перья хвоста у самцов. Поскольку длина этих «косиц» отражает репродуктивный успех самца, вероятно, половое различие в длине хвоста возникло благодаря половому отбору.

У других птиц внешние различия между полами гораздо сильнее. Мёллер и я обнаружили, что среди разных видов чем выраженнее половой диморфизм, тем выше уровень внепарного отцовства.[18] У видов, где самцы заметно ярче самок, например у расписных малюров, внепарное отцовство обычно выше, чем у видов, где полы выглядят почти одинаково, как у глупышей Хантер и многих других морских птиц.

Один из возможных сценариев таков: в далеком прошлом самки особенно охотно искали внепарные связи с относительно привлекательными самцами. В результате отбор благоприятствовал яркому оперению самцов — и продолжает благоприятствовать ему сегодня поскольку оно повышает их репродуктивный успех. Получается, что половой отбор, опосредованный конкуренцией сперматозоидов, по крайней мере частично сформировал внешние различия между самцами и самками птиц.

Теперь вернемся к когда-то почти священной идее половой моногамии самок. Хотя истинная моногамия самок — далее я буду просто называть ее моногамией — скорее исключение, чем правило, особенно интересно понять, при каких условиях самки действительно остаются верными одному самцу.

Моногамия может существовать либо потому, что самка сама выбирает верность одному партнеру, либо как следствие определенного образа жизни.

Верность можно рассматривать с точки зрения ее преимуществ для самки. У некоторых беспозвоночных оставаться с одним партнером, по-видимому, действительно наилучшая стратегия. Самцы и самки отдельных видов червей образуют пару буквально на всю жизнь: еще до достижения половой зрелости их половые органы срастаются, и дальше они остаются соединенными навсегда. Очевидное преимущество в том, что им больше никогда не приходится искать партнера.

Особенно подходящий пример моногамии дает опаснейший паразит крупного рогатого скота — винтовая муха. Самка откладывает яйца в раны животных, большие или маленькие, а личинки питаются живой тканью. Насколько ужасно это воздействие, можно представить по редким случаям заражения людей. Один мужчина, у которого мухи отложили яйца в носу, сначала описывал симптомы как тяжелую простуду. Но по мере того как личинки проедали ткани головы, состояние все ухудшалось. В конце концов он умер после того, как личинки разрушили мягкое небо и проникли в евстахиевы трубы.

Для скота последствия были не менее страшны. В первые десятилетия XX века винтовые мухи наносили хозяйству юга США ущерб на миллионы долларов. Требовался эффективный способ борьбы.

Блестящую идею предложил энтомолог Министерства сельского хозяйства США Эдвард Ф. Книплинг. В 1930-е годы он решил опробовать на винтовой мухе новый тогда метод биологической борьбы — технику стерильных насекомых.

Книплинг рассудил: если удастся вырастить огромное количество стерильных самцов и выпустить их в популяцию в начале сезона размножения, самки не смогут давать потомство, и всего за несколько поколений численность вредителя резко снизится. Как и почти все ученые со времен Дарвина, Книплинг исходил из того, что самки винтовой мухи моногамны. Все расчеты необходимого числа стерильных самцов основывались на этом критически важном предположении.

И Книплингу необычайно повезло: предположение оказалось верным. Винтовая муха — один из немногих видов насекомых, у которых самка действительно спаривается только один раз в жизни.[19]

Программа имела огромный успех, и численность винтовой мухи была снижена настолько, что ее влияние стало практически ничтожным.

Неудивительно, что метод стерильных насекомых сразу превратился в модное направление для борьбы с другими вредителями. Но последующие проекты часто терпели полный провал — именно потому, что самки других видов не были моногамны.

Если самка такого вида спаривалась со стерильным самцом, это мало что меняло: если он не давал жизнеспособных зигот, яйцеклетки оплодотворял один из других партнеров. Зато попытки понять причины неудач выявили важный факт: большинство самок насекомых сексуально промискуитетны.

В тех редких случаях, когда существует настоящая моногамия самок, последствия для самцов огромны. Если самка спаривается только один раз и становится восприимчивой к спариванию незадолго до выхода из куколки или сразу после него, на самцов действует чрезвычайно сильный отбор, заставляющий как можно раньше находить девственных самок. Главное — быть первым. А если не первым, то хотя бы достаточно крупным, чтобы оттеснить соперника.

Среди гигантских кактусов сагуаро в пустынях Аризоны живет невзрачная пчела Centris pallida, у которой нет общеупотребительного названия. Это одиночный вид; самки откладывают яйца в специально построенные подземные ячейки. Весной самцы появляются первыми, наедаются пыльцой и тут же отправляются искать самок.

Самцы не ждут свободно летающих самок. Они ищут тех, которые только пытаются выбраться из подземной камеры, раскапывают почву и спариваются с ними. Как только один самец начинает раскапывать самку, его действия неизбежно привлекают других, и начинается драка за обладание ею. Почти всегда побеждает самый крупный самец. Спарившись, он отпускает самку и отправляется искать следующую.[20]

У видов такого типа гонка за право быть первым создает столь сильное давление отбора, что осеменение самок буквально в момент их выхода во взрослую жизнь стало широко распространенной стратегией. Некоторые насекомые пошли еще дальше и осеменяют самок, пока те все еще находятся внутри куколочной оболочки.

У ряда бабочек самцы находят куколки самок, пенисом пробивают твердую внешнюю оболочку и осеменяют еще не вышедших наружу самок.[21] Абсолютный предел «права первого» демонстрирует крошечное примитивное насекомое — трипс. Самцы находят самок еще

до начала окукливания и осеменяют их. Самка, которая во всех остальных отношениях еще незрела, проходит последние стадии развития уже со сперматозоидами внутри и сразу после превращения во взрослое насекомое может откладывать оплодотворенные яйца.

Вероятно, раннее осеменение не создает для самок существенных затрат; иначе отбор благоприятствовал бы отсрочке их восприимчивости.

У рыб верность самок встречается редко — иногда по необходимости, иногда по выбору. Начнем с обстоятельств. Биология нескольких видов глубоководных удильщиков почти неизбежно делает самок моногамными. Эти рыбы живут на глубине около двух километров в вечной темноте и обладают сомнительной особенностью: у них самцы паразитируют на самках и сильно уменьшены в размерах.

Самки — малоподвижные хищники-засадчики. Из головы у них выступает длинная светящаяся «удочка», которой они приманивают редкую ничего не подозревающую добычу. Самец удильщика еще в молодом возрасте навсегда прикрепляется к нижней стороне тела самки. Почти превратившись в мешок со спермой, он получает питание, сращивая свои ткани с тканями самки и подключаясь прямо к ее кровотоку.

Срастание самца и самки настолько полное что автор одного раннего описания предполагал: «можно почти не сомневаться, что их половые железы созревают одновременно; и, возможно, не будет слишком смелой фантазией предположить, что самка способна контролировать выброс семени самца, обеспечивая его именно в нужный момент для оплодотворения своих яиц».[22]

Самое разумное объяснение этого странного «брака» состоит в том, что в бездонной темноте океана самцу и самке невероятно трудно найти друг друга. Поэтому, однажды встретившись, им обоим выгодно больше никогда не расставаться.

Первую встречу облегчают специальные приспособления: личиночные самцы очень подвижны, обладают прекрасным обонянием и огромными глазами. Самки, в свою очередь, выделяют запахи и имеют светящиеся органы, сигнализирующие о готовности к партнерству. После встречи самец и самка срастаются на всю жизнь.

Самка выигрывает, потому что гарантированно получает партнера для оплодотворения. Самец выигрывает дважды: получает бесплатное питание на всю жизнь и, поскольку у большинства самок имеется только один паразитический самец, с высокой вероятностью становится единственным отцом ее потомства.[23]

Любители аквариумов часто содержат небольшого бронзового коридораса. Но его размножение удается увидеть редко — и это жаль, потому что способ оплодотворения у этой рыбки поразителен и фактически гарантирует верность самки.

Во время нереста в природе самец и самка длиной около семи сантиметров несколько секунд кружат друг вокруг друга, а затем занимают положение в форме буквы Т: рот самки прижимается к половому отверстию самца. Через несколько мгновений самка откладывает яйца и ловко удерживает их в «кармашке», образованном брюшными плавниками.

При осмотре оказывается, что яйца уже оплодотворены. Но как?

Японские исследователи ответили на этот вопрос с помощью простого опыта: в момент, когда рыбы занимали Т-образную позу, они выпускали рядом с половым отверстием самца крошечную каплю синего красителя. К их удивлению, краситель втягивался в рот самки, а примерно через десять секунд выходил из ее полового отверстия прямо на яйца.

Оказалось, самка проглатывает сперму самца, пропускает ее через кишечник и выделяет на только что отложенные яйца. Этот совершенно необычный способ оплодотворения, возможно, представляет собой приспособление к жизни в быстро текущих ручьях, где эти сомы обитают в природе и где аквариумистам поэтому так трудно добиться их размножения. Такая стратегия одновременно гарантирует самке оплодотворение икры и максимально повышает вероятность того, что именно данный самец станет отцом.

К числу самых странных рыб относятся морские коньки и иглы. Они небольшие, мало похожи на обычных рыб и во многих частях света находятся под серьезной угрозой. Их размножение необычно тем, что потомством занимается только самец.

Во время нереста самка морского конька с помощью трубчатого яйцеклада, образованного брюшными плавниками, переносит

неоплодотворенные яйца в выводковую сумку самца. Лишь когда яйца оказываются внутри, самец выпускает туда сперму и оплодотворяет их. У другого самца просто нет физической возможности внести сперматозоиды в эту сумку.

У некоторых морских игл вместо сумки имеется наружная выводковая пластинка, к которой самка прикрепляет яйца. Здесь оплодотворение внешнее, но самец обеспечивает отцовство, выпуская сперму тогда, когда рядом нет конкурентов. У одного вида это происходит особенно причудливо. Половое отверстие находится ниже выводковой пластинки; чтобы оплодотворить яйца, самец эякулирует и одновременно прекращает плыть, медленно проваливаясь сквозь облачко собственной спермы.

Современные молекулярные исследования семей морских коньков и игл подтвердили их полную сексуальную моногамию.[24]

Когда-то птиц считали образцом моногамии. Даже случайный наблюдатель видит, что большинство видов гнездятся парами: самец и самка вместе выращивают потомство. Долгое время предполагалось, что социальная моногамия означает и половую. Но подробные наблюдения и анализы отцовства показали, что у большинства социально моногамных птиц самки сексуально моногамными вовсе не являются. Конкуренция сперматозоидов и внепарное отцовство широко распространены.[25]

Тем не менее существуют виды, где верность самки действительно является правилом. Обычно это птицы с долговременной парной связью, небольшими различиями между полами по размеру и внешности и с критически важной ролью самца в заботе о потомстве.

Лебеди воплощают популярный образ моногамии, увековеченный Шекспиром: «Куда бы мы ни шли, подобно лебедям Юноны, мы всегда были вместе и неразлучны».[26] Когда-то считалось, что лебеди образуют пару на всю жизнь, а после смерти одного партнера другой навсегда остается один или даже погибает от разбитого сердца.

В действительности овдовевшие лебеди не остаются без пары. Но наблюдения и исследования отцовства показывают: пока пара существует, самки лебедей действительно полностью верны партнеру.

У большинства млекопитающих самцы полигинны; социальная моногамия встречается редко. Первым видом, у которого в природе

подтвердили и социальную, и половую моногамию, стала калифорнийская мышь. Ранее уже подозревали, что она может быть действительно моногамной: самцы и самки живут долгими парами, а самцы — что необычно для млекопитающих — даже помогают выращивать детенышей.

Дэвид Риббл из Калифорнийского университета в Беркли решил проверить это в заповеднике Гастингс.[27] Наблюдать за ночными мышами крайне трудно, поэтому он использовал изобретательный косвенный метод. Самок посыпали флуоресцентным порошком, зная, что самцы и самки обычно делят одно гнездо и спят в тесном контакте. Оказалось, что на каждом самце обнаруживался порошок только одной самки. Это сильно указывало на половую моногамию — и позже было подтверждено ДНК-фингерпринтингом.

Очень редко полную моногамию удается убедительно доказать без молекулярных методов. Один такой случай — гамадрил, один из самых необычных примеров социальной и половой моногамии среди самок млекопитающих.

Гамадрил — типичный полигинный примат: группа включает нескольких размножающихся самцов, каждый из которых связан с одной-тремя самками. Считалось, что самки верны, потому что их никогда не видели спаривающимися с другим самцом. Но исследования птиц научили нас: отсутствие наблюдаемой неверности еще не означает, что ее нет.

В данном случае, однако, предположение оказалось верным. Самки гамадрилов действительно полностью верны своему самцу, и подтвердилось это случайно — в ходе совсем другого исследования.

Во многих районах Африки, особенно возле туристических лагерей, павианы могут становиться дерзкими хулиганами: запугивают людей и воруют пищу. Мне самому довелось увидеть это в Ботсване, и агрессивное поведение крупных самцов производит довольно пугающее впечатление.

Когда павианы начинают мешать, обычное решение — отстрел. Но предпринимались и более гуманные попытки контроля. В одном эксперименте французские биологи попытались повторить схему Книплинга с винтовыми мухами, только вместо облучения стерилизовали самцов павианов путем вазэктомии.

В изолированной группе они сделали вазэктомию четырем из пяти гаремных самцов и затем наблюдали за группой четыре года. За это время две самки, связанные с единственным фертильным самцом, родили шесть детенышей. Но ни одна из шести самок, живших с вазэктомированными самцами, не родила ни одного.[28]

Результат удивителен. Самки должны были понимать, что не беременеют, но все равно не спаривались с фертильным самцом. Это может означать либо то, что естественное бесплодие самцов настолько редко, что у самок не успела эволюционировать соответствующая реакция, либо — что вероятнее — агрессивная охрана самок самцами развилась в условиях конкуренции сперматозоидов и практически не оставляет самкам возможности спариваться на стороне.

Хотя я подробно описал несколько исключений, половая моногамия вообще необычна. У большинства видов по всему животному миру самки спариваются более чем с одним самцом; а у видов с внешним оплодотворением их яйца нередко оплодотворяются сперматозоидами нескольких самцов.

Исследования отцовства подтверждают это для множества групп беспозвоночных и для всех основных групп позвоночных: рыб, амфибий, рептилий, птиц, сумчатых и плацентарных млекопитающих. Главные пробелы пока остаются лишь в отношении ехидн и утконосов но, вероятно, пройдет немного времени, прежде чем мы узнаем, действительно ли самки этих яйцекладущих млекопитающих сексуально моногамны.[29]

Последствия полиандрии для самцов огромны. В следующем разделе мы рассмотрим, как особенности спаривания самок сформировали мужское половое поведение.

ЗАЩИТА ОТЦОВСТВА: ПОВЕДЕНЧЕСКИЕ АДАПТАЦИИ К КОНКУРЕНЦИИ СПЕРМАТОЗОИДОВ

В 1770 году натуралист Гилберт Уайт писал своему другу Томасу Пеннанту о том, как весной птицы «образуют пары».[30] Мы и сегодня говорим, что птицы образуют пары, а обычное объяснение таково: это проявление парной связи, социального «клея» между самцом и самкой.

Это слишком наивно. Да, большинство птиц выращивают потомство парами. Но близость самца и самки, которую мы принимаем за

проявление их взаимной связи, зачастую меньше связана с «отношениями», чем с эгоистичным стремлением самца защитить свое отцовство.

Лучший способ убедиться, что именно он станет отцом потомства самки, — не позволить ей спариваться с другими самцами. И один из наиболее эффективных способов — оставаться рядом с ней в период ее фертильности. Поведение, при котором самец следует за самкой, чтобы защитить свое отцовство, называют охраной партнера.

Во всем животном мире это одна из двух главных поведенческих адаптаций самцов к конкуренции сперматозоидов. Вторая — частые копуляции: вводя в половые пути самки больше сперматозоидов, чем конкуренты, постоянный партнер повышает вероятность собственного отцовства.

Обе стратегии наиболее эффективны именно в период фертильности самки — когда ее яйцеклетки потенциально способны быть оплодотворены. Слово «потенциально» важно, потому что самки многих видов могут хранить сперматозоиды днями и даже неделями до их использования.

Поэтому время и интенсивность этих двух форм защиты отцовства зависят от того, когда самка фертильна. А выбор стратегии определяется относительными затратами и выгодами. Если постоянное следование за самкой серьезно мешает самцу кормиться то лучшим вариантом могут оказаться частые копуляции без постоянной охраны. Если же сама копуляция повышает уязвимость перед хищниками, оптимальной комбинацией может быть охрана партнерши при более редком осеменении.

Поведенческую защиту отцовства легче всего изучать у хорошо наблюдаемых животных — прежде всего у птиц и насекомых. Одно из первых письменных описаний охраны партнерши принадлежит Эдмунду Селусу и относится к началу XX века.[31] Наблюдая за парой черных дроздов, строивших гнездо, он писал, что самец следует за самкой, «прыгая туда, куда прыгает она, заглядывая туда, куда заглядывает она... петух столь же занят тем, чтобы сопровождать и наблюдать курочку, как она — сбором материала для гнезда».

Эдмунд Селус, несколько затененный славой своего брата — знаменитого охотника на крупную дичь, — был замечательным

полевым орнитологом и сознательно ставил перед собой задачу проверять дарвиновские идеи о половом отборе. В обоих отношениях он опережал свое время. Однако даже Селус не связал следование самца за самкой с защитой отцовства.

Лишь примерно через семьдесят пять лет было выполнено первое количественное исследование охраны партнера у птиц. В течение семи-восьми дней, начиная за несколько суток до откладки первого яйца, самцы береговых ласточек словно одержимы тем, чтобы постоянно находиться рядом с партнершей. Каждый раз, когда самка покидает гнездо, самец следует за ней. Период такой близости почти точно совпадает со временем предполагаемой фертильности самки, что согласуется с идеей: присутствие самца снижает риск чужого отцовства.[32]

Позднее сходные картины описали у многих птиц. Однако некоторые исследователи справедливо отмечали: сама по себе близость еще не доказывает охрану. Самец может держаться рядом, надеясь на новую копуляцию, или чтобы предупредить партнершу о хищнике. Лучший способ выяснить, действительно ли близость служит защите отцовства, — провести эксперимент и посмотреть, возрастет ли число попыток внепарного спаривания при отсутствии охраняющего самца.

Именно такой эксперимент провел Дэвид Уэстнит на красноплечих трупиалах.[33] Самцы этого вида полигинны и стараются держать фертильных самок в поле зрения или находиться поблизости. Как и у других птиц, близость поддерживает главным образом самец, хотя не так неотступно, как у некоторых видов: вероятно потому, что одному самцу приходится одновременно охранять нескольких фертильных самок.

Когда Уэстнит ловил самцов и на час удалял их с территории, число вторжений и попыток внепарного ухаживания со стороны соседних самцов возрастало в сто раз. Сами фертильные самки в отсутствие партнера не чаще покидали территорию. Значит, внепарная активность инициировалась главным образом чужими самцами.

Позднее ДНК-анализ потомства в гнездах тех самок, чьих партнеров временно удаляли, выявил значительно больше внепарного отцовства, чем в обычных гнездах. Эксперимент прекрасно подтвердил:

физическая близость самца к самке в ее фертильный период действительно защищает его отцовство.

Наконец, Уэстнит задал очевидный вопрос: если охрана так важна, почему самцы вообще покидают территорию, пока самки фертильны? Он предположил, что иногда им просто приходится ослаблять охрану, чтобы добыть достаточно пищи. Так и оказалось. Когда на некоторых территориях исследователь дополнительно подкармливал птиц, самцы проводили больше времени дома — и становились отцами большей доли птенцов.

Продолжительность охраны зависит от того, как долго самка остается фертильной. У птиц яйцеклетки оплодотворяются по одной примерно через каждые 24 часа, поэтому охрана продолжается несколько дней: начинается незадолго до откладки первого яйца и заканчивается после оплодотворения последнего. У других животных все яйцеклетки оплодотворяются быстрее — и охрана соответственно короче.

У желтой навозной мухи охрана самки ограничена коротким периодом сразу после осеменения, когда происходит оплодотворение.

Навозные мухи обычно копулируют около сорока минут. После разъединения половых органов самка сразу начинает откладывать яйца в поверхность навоза. Но самец еще примерно двадцать минут остается у нее на спине — ровно столько, сколько нужно, чтобы она отложила всю кладку. Он пытается не допустить других самцов к спариванию.

Если это удается, он может с высокой вероятностью считать, что самка использовала именно его сперматозоиды — даже если раньше спаривалась с другими самцами, — благодаря правилу преимущества сперматозоидов последнего самца, механизм которого будет рассмотрен в главе 6.[34] Естественно, это же правило означает, что другим самцам выгодно сместить охраняющего партнера и осеменить самку самим. Именно это они и пытаются делать.

У видов, где наибольшие шансы на оплодотворение имеет первый самец, охрана начинается еще до копуляции. Предкопуляционная охрана характерна, например, для пресноводных бокоплавов Gammarus. Самец специальными измененными передними конечностями захватывает самку и несколько дней носит ее под собой, пока она не сбросит экзоскелет и не станет готова к копуляции.

Поскольку сперматозоиды у самки не хранятся, а яйца оплодотворяются немедленно, конкуренция сперматозоидов здесь практически невозможна. В таком случае охрана служит не защите конкретного оплодотворения, а самой гарантии получения партнерши.[35]

Чтобы наверняка не остаться без самки, самцы захватывают их в среднем примерно за девять дней до готовности к спариванию. Для животного с таким крошечным мозгом поведение удивительно гибкое. Если самок больше, чем самцов, Gammarus охраняют их меньше времени. Когда самок мало, самцы начинают охрану намного раньше — еще на ранних стадиях линьки.

Самец держится за самку, пока она не сбросит старый экзоскелет — единственный момент, когда ее яйца можно оплодотворить. Сразу после линьки он переворачивает самку и, вводя парные пенисы в ее выводковую сумку, осеменяет ее. Примерно через десять минут самец отпускает партнершу и больше ею не интересуется.

Предкопуляционная охрана встречается и у многих млекопитающих. Как и у Gammarus, оплодотворение у них обычно происходит вскоре после осеменения, но не настолько быстро, чтобы конкуренция сперматозоидов была исключена.

У млекопитающих такое поведение традиционно называют consort behaviour — «сопровождением партнерши». В зависимости от продолжительности фертильного периода, или эструса, оно может длиться от нескольких часов до нескольких дней.

Самки сусликов обычно входят в эструс всего на один день в году, причем лишь на часть этого дня. Более того, у них овуляция индуцированная: копуляция запускает выход яйцеклетки, после чего вскоре следует оплодотворение. Поэтому самцам крайне важно первыми найти самку в эструсе. Обнаружив ее, самец преследует самку почти безотрывно, рассчитывая на свое преимущество. Как только она готова, позволяет ему спариться, после чего его интерес резко исчезает.

У приматов такое сопровождение может длиться несколько дней. Отчасти потому, что эструс у них продолжительнее, а отчасти потому, что у самок овуляция спонтанная, и самцы обычно гораздо хуже знают, когда именно она произойдет.[36]

Если самка полиандрична, конечный шанс самца оплодотворить часть ее яйцеклеток определяется тем, насколько много его

сперматозоидов окажется в нужном месте в нужное время. Охрана партнера — один способ влиять на число копуляций самки. Другой — часто спариваться с одной и той же партнершей, увеличивая собственную долю сперматозоидов.

Огромные различия в частоте копуляций между видами тесно связаны с интенсивностью конкуренции сперматозоидов. Чем выше риск чужого отцовства, тем выгоднее самцу многократно спариваться с конкретной самкой.

Абсолютный рекорд по частоте копуляций принадлежит насекомому. Болота и ручьи юга США населены множеством грозных существ, включая гигантских водяных клопов длиной свыше десяти сантиметров. Они питаются рыбой и лягушками: впрыскивают в добычу богатую ферментами слюну, а затем высасывают разжиженные ткани.

Человек, неосторожно наступивший на такого клопа, получает то же самое — чрезвычайно болезненный укол, за что этих насекомых называют «кусачами пальцев ног».

В отличие от большинства насекомых, у гигантских водяных клопов хорошо развита родительская забота. У видов, где яйца носятся на спине, самка по мере откладки приклеивает их к спине самца, а тот затем носит кладку, аэрирует ее и в конце помогает молодым клопам вылупиться. Забота самца жизненно необходима: без нее яйца погибают.

С эволюционной точки зрения самцу имеет смысл тратить время и энергию на потомство только в том случае, если оно действительно его. Чтобы быть уверенным в отцовстве яиц на своей спине, самец спаривается с самкой очень, очень часто.

Как и у навозных мух, яйца водяных клопов оплодотворяются непосредственно перед откладкой. Самец осеменяет самку; она откладывает одно-два яйца и приклеивает их к его спине. Не желая рисковать, самец снова осеменяет ее. Она откладывает еще одно-два яйца. Этот цикл — осеменение, откладка, прикрепление — повторяется снова и снова, пока вся кладка не окажется на спине самца.

В одном случае пара совершила более ста копуляций за 36 часов, пока было перенесено 144 яйца. Боб Смит, проводивший это замечательное исследование,[37] подтвердил экспериментально: такая настойчивость действительно почти гарантирует отцовство.

Самок сначала осеменял один самец, затем другой. Генетические маркеры показали, что во всех случаях второй самец оплодотворял более 99 процентов потомства. Точный механизм неизвестен, но, вероятно, постоянные повторные осеменения обеспечивают преобладание его сперматозоидов именно рядом с яйцеклетками, готовыми к оплодотворению.

У других животных, например у птиц, где риск чужого отцовства также высок, частые копуляции, вероятно, повышают успех самца. Частота спариваний у разных видов птиц колеблется невероятно: от одной копуляции до более чем пятисот на одну кладку.

Особенно высокая частота копуляций характерна для двух категорий птиц: видов с полиандрической брачной системой и видов, у которых постоянное следование за партнершей как способ охраны практически невозможно.

В первой группе самки обычно поддерживают одновременно социальные и половые отношения с несколькими самцами, каждый из которых пытается превзойти конкурентов и получить как можно больше оплодотворений — отсюда многочисленные повторные спаривания.

Вторая группа — хищные и колониальные птицы. Помимо невозможности постоянной охраны, у них есть еще одна общая черта: самцы вкладывают много сил в выращивание потомства. Охранять самку трудно, потому что пищу приходится добывать далеко от гнезда, а один из партнеров должен оставаться возле него, защищая от соперников.

Кроме того, в отличие от большинства других птиц, забота самца-хищника или колониальной морской птицы часто жизненно необходима для успешного выращивания птенцов. Именно потому, что самец так много вкладывает в потомство, он особенно заинтересован гарантировать собственное отцовство. Если постоянная охрана невозможна, частые копуляции оказываются следующим лучшим решением.[38]

Подводя итог, исследования отцовства ясно показали: конкуренция сперматозоидов широко распространена. Там, где она есть, обычно существуют и способы защиты отцовства. Охрана партнера и частые копуляции — самые распространенные поведенческие адаптации к такой конкуренции.

Они возникли потому, что всякий раз, когда самка спаривается более чем с одним самцом, самцу выгодно защищать свое отцовство. Это не единственные адаптации, как мы еще увидим, и ни одна не безошибочна. Если бы они были безошибочны, конкуренции сперматозоидов вообще не существовало бы.

Важно и другое: мы имеем дело не со статичной системой. Конкуренция сперматозоидов — динамичная эволюционная сила. Как только появляется какая-либо адаптация, например охрана самки, она немедленно создает давление отбора на соперников, заставляя их искать способы обойти эту защиту. Иногда контрадаптации поведенческие, но бывают физиологическими и анатомическими.

Чтобы понять, как одна тайная внепарная копуляция может оказаться эффективнее нескольких осеменений постоянным партнером, нужно учитывать еще несколько факторов в том числе роль самой самки (глава 7) и, как покажут следующие две главы, устройство и работа репродуктивной системы обоих полов.

ГЛАВА 3

ПОЛОВЫЕ ОРГАНЫ

«...семенники [яичники] женщины весьма полезны; если они повреждены, размножение совершенно нарушается... в них содержится несколько яиц — одно из которых, будучи оплодотворено наиболее действенной частью мужского семени во время соития, спускается по яйцеводам в матку, где питается до тех пор, пока не станет живым ребенком».

Аноним. The Complete Masterpiece: Displaying the Secrets of Nature in the Generation of Man (1741)

Строение и работа репродуктивных систем издавна бесконечно занимали анатомов и физиологов. Поначалу казалось, что понять половые пути — почти то же самое, что разобраться в водопроводе: достаточно установить, как соединены отдельные элементы, и проблема в основном решена.

К XVI веку основная схема уже была известна и выглядела довольно просто. У самца протоки переносят семя из семенников по семявыносящим протокам и далее наружу через пенис. У самки яйцевод транспортирует сперматозоиды в одном направлении, а яйца и потомство — в другом.

Но по мере исследований становилось все очевиднее: мужская и женская репродуктивные системы намного сложнее, чем требуется для этих, казалось бы, простых функций. Кроме того, репродуктивная анатомия разных видов способна различаться поразительно сильно. Ранние сравнительные анатомы использовали эти различия для выяснения эволюционного родства, но сами причины столь огромного разнообразия долго оставались неясными.

Часть трудностей возникала из ошибочного предположения, что размножение — совместное дело самца и самки. Открытие в начале 1970-х одновременно конкуренции самцов в форме конкуренции сперматозоидов и полового конфликта, при котором каждый пол пытается использовать другой в собственных интересах, полностью

изменило наш взгляд и наше толкование репродуктивных признаков.[1] Цель этой главы — показать, как два конфликтующих эволюционных процесса, конкуренция сперматозоидов и выбор сперматозоидов, способствовали возникновению многих необычных особенностей мужской и женской репродуктивных систем.

Используя главным образом примеры позвоночных, мы начнем с женского репродуктивного тракта и его основных функций — принятия, хранения и использования сперматозоидов — и посмотрим, как каждая из них изменялась в условиях репродуктивного конфликта.

Затем перейдем к мужской системе: начнем с семенников, проследим путь до мест хранения сперматозоидов, немного отвлечемся на разнообразные добавочные железы и закончим рассмотрением пениса.

ПРОИЗВОДИТЕЛИ ЯЙЦЕКЛЕТОК

У видов с внутренним оплодотворением самка обычно переносит яйцеклетки из яичника в определенный участок яйцевода, где и происходит оплодотворение. Для этого яйцевод должен также транспортировать сперматозоиды — прямо или косвенно — от места осеменения к яйцеклеткам.

Однако яйцевод — не просто транспортная труба. У видов, откладывающих яйца наружу, например у большинства насекомых, большинства рептилий и всех птиц, в яйцеводе завершается формирование яйца, которое затем развивается вне организма самки. У большинства млекопитающих, напротив, оплодотворенная яйцеклетка продолжает и завершает развитие в специальном отделе репродуктивного тракта.

Домашняя курица занимает особое место в истории репродуктивной биологии: именно у нее впервые подробно исследовали образование яйца, оплодотворение и откладку.[2]

Единственный яичник курицы выглядит как гроздь желтых виноградин разного размера и расположен внутри тела у спинной стенки. Каждая «виноградина» — яйцеклетка; полностью созревшая примерно равна шарику для настольного тенниса. То, что большинство из нас считает желтком, и есть яйцеклетка.

На ее поверхности видна маленькая бледная точка, которую можно заметить, разбив сырое яйцо. Это зародышевый диск, содержащий женский пронуклеус — плотно упакованный набор хромосом.

Яйцевод представляет собой извилистую трубку, начинающуюся возле яичника воронкообразным отделом — инфундибулумом — и заканчивающуюся выходом наружу. Примерно каждые 24 часа из яичника высвобождается одна зрелая яйцеклетка и попадает в широкое отверстие инфундибулума, где и происходит оплодотворение (рис. 2).

Дальше яйцевод начинает ритмически сокращаться, продвигая яйцеклетку вперед. По пути к ней добавляется белок, а вокруг него формируется тонкая оболочка, которая становится основой скорлупы. Последний этап упаковки — образование скорлупы — происходит в маточном отделе яйцевода и занимает около восемнадцати часов. После этого яйцо полностью готово. Примерно через сутки после выхода из яичника оно проталкивается через влагалище и откладывается в гнездо.[3]

Но движение яйцеклетки вниз по яйцеводу — лишь половина истории. Вторая половина — движение сперматозоидов вверх.

У диких или свободно содержащихся кур осеменение происходит, когда петух довольно грубо хватает курицу за гребень и силой совершает копуляцию. Во время этого краткого и мало деликатного контакта он переносит во влагалище около 100 миллионов сперматозоидов.

Однако когда самка поднимается и отходит, из клоаки выделяется капля жидкости.[4] Если рассмотреть ее под микроскопом, окажется, что в ней удивительным образом содержится около 80 миллионов сперматозоидов. С точки зрения самца это кажется чудовищной расточительностью, но контролировать ее он почти не способен.

И это еще не все. Оставшиеся во влагалище сперматозоиды оказываются в крайне враждебной среде. Они активно плывут, пытаясь выбраться и добраться до безопасных хранилищ — специальных трубочек на маточно-влагалищном переходе.

Таких трубочек около 14 000. Они имеют форму коротких колбасок длиной примерно треть миллиметра. У входа в каждую рядами расположены крошечные реснички, словно манящие пальцы, увлекающие сперматозоиды глубже внутрь. Оказавшись там, сперматозоиды становятся неподвижными, а затем в течение примерно

трех недель постепенно высвобождаются из хранилищ обратно в яйцевод и поднимаются к инфундибулуму, где ожидают появления яйцеклетки. Когда она появляется, сперматозоиды облепляют ее со всех сторон. Мне легко представить, как каждый из них лихорадочно ищет ту крошечную белую точку, где находится желанная цель — женский пронуклеус.

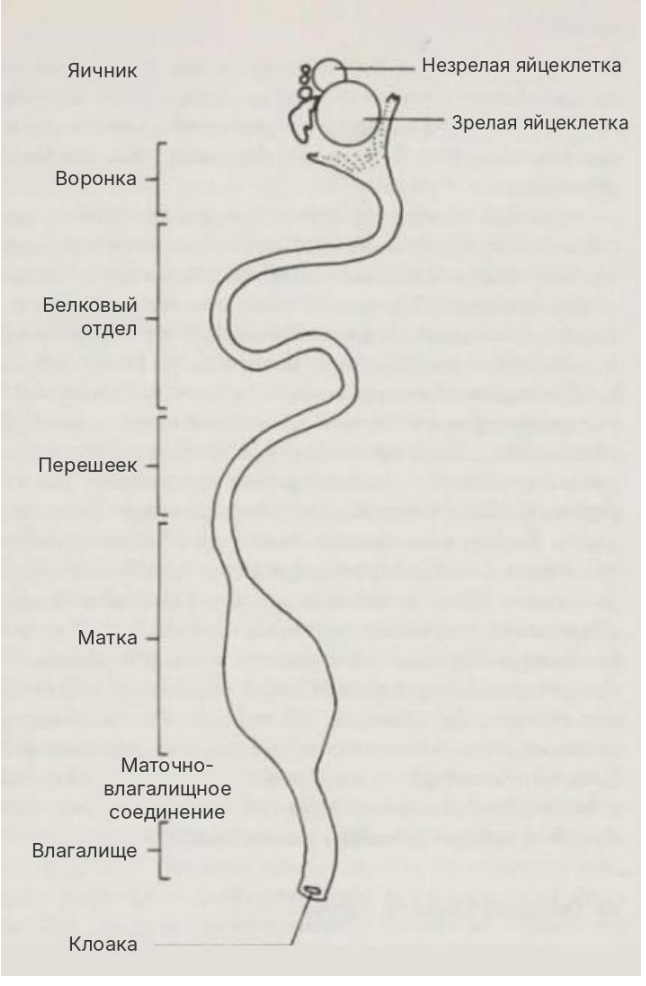


Рисунок 2. Репродуктивный тракт самки птицы, включающий яичник и яйцевод. Яйцевод подразделяется на несколько отделов; сперматозоиды хранятся в трубочках, расположенных в области маточно-влагалищного перехода.

Меня до сих пор удивляет, что трубочки для хранения сперматозоидов у домашней курицы открыли лишь тогда, когда я сам был подростком. Более тысячи лет было известно, что курицы способны сохранять сперму, но где именно она хранится, оставалось загадкой. В XVII веке Альдрованди полагал, что внутри самки должен существовать небольшой «мешочек со спермой», но найти его не смог.[5]

Открытие в 1946 году хранилища сперматозоидов, расположенного в верхней части яйцевода — инфундибулуме, — обычно приписывают южноафриканскому биологу Г. К. ван Дриммелену.[6] Однако честь открытия этих «спермовых гнезд», как он их называл, на самом деле принадлежит трагически невезучему датчанину Петеру Мёллеру Тауберу, описавшему их еще в 1875 году.[7]

Хотя работа Таубера по оплодотворению у кур получила научные награды, его докторскую диссертацию, над которой он трудился двадцать пять лет, отклонили из-за конфликта между научным руководителем и экзаменатором. Неудивительно, что после этого интерес Таубера к исследованиям угас, и до конца жизни он опубликовал совсем немного.

Лишь в 1960-е годы было установлено, что главное место хранения сперматозоидов у птиц находится в области маточно-влагалищного перехода.[8] Еще удивительнее: только когда в 1980-е биологи стали изучать не только кур, выяснилось, что такие трубочки имеются у самок всех видов птиц.[9]

ПОЛОСА ПРЕПЯТСТВИЙ В ЯЙЦЕВОДЕ

В одной из сказок братьев Гримм прекрасная принцесса, как водится, имеет больше претендентов, чем может выбрать.[10] Чтобы решить, за кого выйти замуж, она задает им почти невыполнимые испытания и в конце концов выбирает того, кто сумел преодолеть их все.

Похожим образом женский репродуктивный тракт получает намного больше сперматозоидов, чем действительно требуется для оплодотворения: фактически достаточно одного, максимум нескольких. И чтобы облегчить «отбор», самка, подобно сказочной принцессе, создает для них целую последовательность испытаний.

Результатом становится огромная потеря сперматозоидов — явление, которое много лет беспокоило биологов, главным образом

мужчин, и которое находится в самом центре полового конфликта. Самый простой ответ на вопрос, почему размножение столь расточительно, таков: конкуренция сперматозоидов благоприятствовала самцам, передающим как можно больше сперматозоидов, потому что это повышает их шансы на оплодотворение. Но, как мы увидим в главе 4, этим дело не исчерпывается.

С точки зрения самки избыточное количество сперматозоидов скорее представляет помеху: ей нужны механизмы, уменьшающие их число до приемлемого уровня.

Возможно, самки и без того были предрасположены к подобной фильтрации. Когда самцы начали вводить сперму внутрь тела, а не выпускать наружу, на самок должен был действовать сильный отбор, препятствующий проникновению микроорганизмов к богатым питательными веществами яйцеклеткам. Иммунная система самки эволюционировала так, чтобы распознавать и уничтожать чужеродные тела, а что может быть более чужим, чем клетки другого организма — сперматозоиды?

Давление отбора на самок, заставлявшее находить правильный баланс между уничтожением патогенов и сохранением сперматозоидов, должно было быть огромным.[11] Слишком сильный фильтр, не пропускающий ни микробов, ни сперматозоидов, делал бы самку стерильной — и гены такой системы не передавались бы дальше. На другом полюсе свободный доступ и сперматозоидов, и патогенов был бы опасен и тоже вел бы в эволюционный тупик.

Наиболее эффективное решение — серия физических и химических барьеров, позволяющих на каждом этапе заново «оценивать ситуацию».

У большинства птиц и млекопитающих первая реакция женского организма на осеменение — выбросить значительную часть эякулята. После этого отбор может проходить медленнее и тщательнее. У птиц главным фильтром служит маточно-влагалищный переход (рис. 2). У млекопитающих обычно имеются две точки фильтрации.

У видов, где сперма вводится во влагалище, эту функцию выполняет шейка матки. У других, например у свиней, где эякулят попадает прямо в матку за шейкой, главным фильтром становится маточно-трубный переход.

Эти сужения не только уменьшают количество сперматозоидов, попадающих в следующие отделы половых путей, но и регулируют их поток. Они действуют как резервуары, из которых сперматозоиды высвобождаются медленно и постепенно. Благодаря этому рядом с неоплодотворенной яйцеклеткой в каждый момент находится лишь небольшое число клеток. Как и у птиц, сперматозоиды, которые не встретили яйцеклетку, проходят дальше в полость тела и там уничтожаются.

Женский репродуктивный тракт не только регулирует количество и поток сперматозоидов — он распознает дефектные клетки и пропускает дальше лишь живые и морфологически нормальные. У птиц это легко показать.

Если взять эякулят петуха и рассмотреть каплю под микроскопом, примерно 16-20 процентов сперматозоидов имеют какой-либо видимый дефект: сломанный хвост, отсутствие акросомы, деформированную головку. Но если осеменить курицу таким эякулятом, а затем исследовать содержимое ее хранилищ, картина будет совершенно иной. Внутри трубочек лежат практически безупречные клетки. Явно дефектные сперматозоиды туда не допускаются; они остаются во влагалище, где впоследствии уничтожаются или выводятся при дефекации.

Это, конечно, не означает, что все клетки в хранилищах генетически идеальны: у некоторых могут быть невидимые генетические дефекты. Но хотя бы все очевидно поврежденные сперматозоиды уже выбыли из игры. Аналогичный процесс наблюдается у млекопитающих: неподвижные или аномальные клетки отсеиваются на первом же препятствии.[12]

Подобные барьеры в женских половых путях в прошлом породили у некоторых биологов мысль, что происходит нечто еще более сложное. Предполагалось, например, что лишь крошечная доля сперматозоидов в эякуляте вообще способна к оплодотворению, а задача женского тракта — распознать именно эти несколько «особых» клеток.

Некоторые изящные эксперименты Джека Коэна, работавшего тогда в Бирмингемском университете, казалось, подтверждали эту идею.

После того как самка кролика спаривалась, Коэн извлекал те немногие сперматозоиды, которым удалось добраться до верхней части

яйцевода. Затем вводил их другой самке вместе со сперматозоидами кролика с иным генотипом, чтобы определить, какие клетки оплодотворят яйцеклетки.

Результат был поразителен: оплодотворение обеспечивали именно сперматозоиды, извлеченные после первого осеменения. Клетка, успешно прошедшая путь однажды, оказывалась успешной и во второй раз.[13] Это казалось подтверждением существования небольшого числа «суперсперматозоидов» и женского механизма, способного распознавать и продвигать их.

Однако последующие исследования привели к прямо противоположному выводу: почти все нормальные сперматозоиды потенциально способны оплодотворить яйцеклетку и дать жизнеспособный эмбрион.

Самое яркое доказательство связано с бесплодными мужчинами, у которых в эякуляте вообще отсутствуют сперматозоиды. Благодаря сложной технологии, известной как интрацитоплазматическая инъекция сперматозоида — ИКСИ (ICSI), даже такие мужчины могут стать отцами.

Процедура, разумеется, гораздо менее приятна, чем обычный секс: иглу вводят непосредственно в яичко и извлекают крошечный кусочек ткани, производящей сперматозоиды. Из него выделяют одну или несколько клеток и вводят непосредственно в яйцеклетку партнерши.

Методика остается спорной, однако среди примерно трех тысяч детей, родившихся к тому времени благодаря ИКСИ, частота дефектов не превышала того, чего можно было бы ожидать при использовании сперматозоидов мужчин, естественная фертильность которых снижена. Это означает: даже если сперматозоид приходится буквально силой извлекать из самого яичка, практически любой из них может оказаться победителем — или по крайней мере потенциальным победителем.[14]

Различие между опытом Коэна и ИКСИ очевидно: в последнем случае сперматозоиду не приходится самостоятельно преодолевать женский репродуктивный тракт. В опытах Коэна успешными были именно те клетки, которые сумели добраться до места оплодотворения.

Его результаты вызвали и споры, и путаницу, не в последнюю очередь потому, что другим исследователям оказалось трудно их

воспроизвести.[15] Однако дальнейшие открытия дали возможное объяснение.

Самый удивительный пример связан с хламидомонадой — одноклеточным, похожим на растение организмом, обычно живущим в пресных водоемах и давно используемым в лабораториях. При подходящих условиях Chlamydomonas неожиданно оказалась способна проникать в яйцеклетки хомяка.

Коэн рассудил: если через женский репродуктивный тракт может пройти даже такой неожиданный «кандидат», как простейшее, возможно, дело вовсе не в активном выборе нескольких особенно хороших сперматозоидов. Возможно, до места оплодотворения добираются те клетки, которых организм самки попросту не способен «увидеть».

Давно известно, что у самок млекопитающих иммунная система тесно участвует в регулировании числа сперматозоидов в яйцеводе. Почти сразу после попадания туда большинство клеток покрывается иммуноглобулинами. Так организм самки «видит» и распознает их как чужеродные, а затем уничтожает.

По мнению Коэна, крошечная доля сперматозоидов в эякуляте иммунологически нейтральна. Они избегают покрытия иммуноглобулинами и становятся словно невидимыми для самки — именно они и добираются до места оплодотворения. Однако это объяснение остается спорным и оставляет немало вопросов. Почему, например, самцам так трудно производить больше «иммунологически невидимых» сперматозоидов?

Из всего сказанного ясно: женский репродуктивный тракт служит не просто каналом для движения сперматозоидов, но и регулирует их число. Одна из причин — необходимость уменьшить риск полиспермии, то есть одновременного проникновения нескольких сперматозоидов в одну яйцеклетку. Если это происходит, эмбрион обычно не развивается и погибает.

Поэтому на самок действует сильнейший отбор, заставляющий ограничивать число сперматозоидов, взаимодействующих с яйцеклеткой. Как мы уже видели, самцы обычно вводят гораздо больше клеток, чем необходимо, и женскому организму приходится их сокращать.

Но репродуктивный тракт умеет справляться и с противоположной ситуацией. Если самец вводит необычно мало сперматозоидов, самка, поразительным образом, способна «распознать» это и удержать большую их долю. В следующем разделе мы рассмотрим, как самки хранят и используют сперматозоиды.

ЯЙЦЕВОД КАК ХРАНИЛИЩЕ СПЕРМАТОЗОИДОВ

У некоторых насекомых одного осеменения хватает на годы, хотя механизм, позволяющий поддерживать сперматозоиды жизнеспособными так долго, до сих пор остается загадкой.

Структуры хранения чрезвычайно разнообразны. Некоторые виды напоминают бережливого человека, который прячет небольшие суммы денег в разных местах: под кроватью, в шкафу, на кухне. Птицы действуют примерно так же — у них множество мелких хранилищ. У ящериц, ближайших родственников птиц, система похожая; вероятно, сходной она была и у динозавров.

Другие животные используют стратегию «банковского сейфа»: вся сперма хранится в одном месте, в мешковидной структуре — примерно как ошибочно представлял себе Альдрованди у кур.[16] У насекомых такое хранилище называется сперматекой. Она выделяет по нескольку сперматозоидов на каждое яйцо по мере его прохождения по яйцеводу.

Количество хранилищ — одно или много — вероятно зависит от того, сколько сперматозоидов требуется для оплодотворения одной яйцеклетки. У птиц и ящериц крупные яйцеклетки и очень маленькая точка проникновения, поэтому им нужно огромное количество сперматозоидов и выгоднее иметь множество мелких трубочек. Насекомым требуется гораздо меньше клеток, потому что они могут направляться почти точно к микропиле — крошечному отверстию, через которое сперматозоид входит в яйцо.

Если говорить о длительном хранении, млекопитающие оказываются в проигрыше. У большинства видов сперматозоиды живут в женском тракте менее 48 часов. Если бы это было не так, календарный метод предохранения у людей работал бы еще хуже. Максимальная надежно зарегистрированная продолжительность выживания сперматозоидов у человека — около пяти дней.[17]

В отличие от животных, способных хранить сперму неделями и месяцами, большинство млекопитающих не имеет специальных хранилищ. Однако у разных видов шейка матки и маточно-трубный переход способны задерживать клетки и постепенно высвобождать их в течение одного-двух дней.

Летучие мыши — яркое исключение. Их самки способны сохранять жизнеспособные сперматозоиды несколько месяцев и, по-видимому, делают это без каких-либо специальных структур.

После копуляции сперматозоиды просто заполняют женский репродуктивный тракт и остаются там в состоянии покоя до тех пор, пока не потребуются для оплодотворения.

Длительное хранение у летучих мышей, вероятно, экономит время.[18] В умеренных широтах они впадают в зимнюю спячку. Если половину года приходится спать, весь цикл размножения нужно уместить в оставшиеся шесть месяцев.

Большинство видов спаривается осенью, до спячки. Самки сохраняют сперматозоиды всю зиму, а ранней весной оплодотворяют яйцеклетки, благодаря чему детеныши рождаются уже в начале лета.

Интересно, что самцы иногда используют зимний период хранения в собственных интересах: просыпаются посреди зимы и спариваются с оцепеневшими самками.

Исследование рыжей вечерницы — необычного для летучих мышей вида, часто рождающего двойни, причем обычно разнояйцевые, — показало, что примерно в 15 процентах случаев у близнецов были разные отцы. По числу самцов, чьи сперматозоиды удалось обнаружить в матке самки с помощью молекулярного анализа, ожидалось, что не более 40 процентов пар близнецов будут иметь одного отца. На деле 85 процентов оказались полными сибсами.

Это может означать либо то, что сперматозоиды одного самца конкурентоспособнее остальных, либо то, что длительное хранение дает самке возможность каким-то образом предпочесть сперматозоиды одного партнера другим.

Как вообще возможно, чтобы сперматозоиды — отдельные клетки почти без собственных энергетических запасов — оставались жизнеспособными так долго? Возможно, способность к длительному

хранению определяется свойствами самих клеток; возможно, самка их каким-то образом питает; вероятно и сочетание обоих факторов.

У некоторых животных, например у летучих мышей, считается, что сперматозоиды прикрепляются к эпителию женских половых путей и получают питание от тканей самки. У птиц питательные вещества может поставлять жидкость, заполняющая трубочки-хранилища. Но в целом о механизмах долгого хранения сперматозоидов мы почти ничего не знаем.

ЗАЧЕМ ХРАНИТЬ СПЕРМАТОЗОИДЫ?

Главное следствие хранения сперматозоидов состоит в том, что оно разделяет во времени три ключевых события размножения: копуляцию, оплодотворение и рождение.[19]

Представим условный вид, у которого оплодотворение всегда происходит через сутки после копуляции, а рождение — ровно через девять месяцев после оплодотворения. Тогда три события неразрывно связаны, и детеныш неизменно появляется через девять месяцев после спаривания.

Если существует оптимальное время для рождения, копуляция должна происходить примерно за девять месяцев до него. Но если лучший сезон для поиска партнера и спаривания приходится на другой период, возникает проблема.

Одно эволюционное решение — разорвать связь между осеменением и оплодотворением, сохраняя сперматозоиды. Аналогичного эффекта можно добиться, задерживая имплантацию оплодотворенной яйцеклетки или регулируя скорость развития эмбриона.

При задержанной имплантации очень ранний эмбрион некоторое время остается в состоянии своеобразной «приостановленной жизни», прежде чем внедриться в стенку матки. При задержанном развитии имплантация происходит, но рост эмбриона временно останавливается на определенной стадии.

Поскольку у большинства млекопитающих сперматозоиды сохраняются лишь несколько дней, именно задержанная имплантация чаще используется для «разъединения» репродуктивных событий. Она позволяет увеличить интервал между копуляцией и началом развития

эмбриона на недели, а в крайнем случае у ласки — примерно на десять месяцев.

Одна из гипотез объясняет преимущество такой стратегии у млекопитающих высокой температурой их тела, неблагоприятной для длительного хранения сперматозоидов. Это могло бы объяснить, почему летучие мыши, температура которых во время спячки резко падает, способны хранить сперму так долго.

Но у птиц температура тела обычно еще выше, чем у млекопитающих, а сперматозоиды все равно хранятся неделями. Значит, дело явно не только в температуре.

Есть и другое преимущество: хранение дает самке возможность «передумать».

У видов, где оплодотворение следует почти сразу за осеменением, самка необратимо связывает свои яйцеклетки с данным самцом. Если же сперматозоиды сохраняются до оплодотворения, выбор отца можно изменить.

Самка может спариться с одним самцом и получить запас его спермы, но если позже появляется лучший партнер, она способна спариться с ним и использовать уже его сперматозоиды для оплодотворения.[20] Самцы, разумеется, вряд ли могли относиться к этому безразлично, и, как мы увидим далее, на них постоянно действовал сильный отбор, заставлявший противостоять подобному «манипулированию».

Хранение особенно выгодно и тогда, когда яйцеклетки оплодотворяются последовательно в течение длительного периода, особенно если каждая из них способна быть оплодотворена лишь в очень короткое «окно» времени.

Именно так происходит у птиц: каждая яйцеклетка сохраняет способность к оплодотворению всего около двадцати минут после овуляции. Поэтому все птицы умеют хранить сперматозоиды — это гарантирует, что нужные клетки всегда будут готовы в нужный момент.

Но длительность хранения различается. У голубей она в среднем не превышает шести дней. На другом полюсе — индейки, у которых средний срок около 45 дней, а абсолютный птичий рекорд принадлежит самке, отложившей оплодотворенное яйцо через 110 дней после последнего осеменения.

Идею, что птицы хранят сперматозоиды для того, чтобы не спариваться при каждой овуляции, подтверждает связь с размером кладки: чем больше яиц откладывает вид, тем дольше обычно сохраняется сперма. Птицы, как правило, откладывают по одному яйцу в сутки, и крупная кладка действительно требует более длительного запаса.

Но существует важное исключение. Альбатросы и некоторые другие морские птицы откладывают всего одно яйцо, однако способны хранить сперму до восьми недель. Объяснение простое. Между местами кормежки в открытом океане и колонией, где происходит спаривание, им приходится преодолевать огромные расстояния.

Самка проводит несколько недель в море, кормясь и накапливая ресурсы для формирования единственного крупного яйца. Самец в это время вынужден оставаться в колонии — часто без пищи — и защищать участок гнезда от соперников. В результате, словно рабочие с несовпадающими сменами, партнеры почти не видят друг друга и должны использовать редкие встречи максимально эффективно. Чтобы яйцо наверняка было оплодотворено, самка хранит сперматозоиды.

У многих рептилий возникает сходная проблема. Они обычно не образуют долговременных пар, а некоторые виды встречаются при столь низкой плотности, что шанс самцу и самке оказаться рядом в нужный момент очень мал.

В таких условиях самке выгодно спариться практически с любым встретившимся самцом и сохранить его сперматозоиды до тех пор, пока она не будет готова к размножению. Правда, мы не знаем наверняка, именно ли редкость встреч стала причиной эволюции хранения у рептилий.

Их способности впечатляют. Мы знаем об этом главным образом благодаря герпетологам, которые ловили самку в природе, держали ее в одиночестве, а затем с удивлением обнаруживали, что она откладывает оплодотворенные яйца.

Хамелеоны и старые черепахи нередко сохраняют сперматозоиды с одного года до следующего. Несколько видов змей хранят их два-три года, а одна самка яванской бородавчатой змеи отложила оплодотворенные яйца спустя не менее семи лет после помещения в неволю.

Хотя способность рептилий к хранению спермы несомненна и, вероятно, связана с их экзотермной, «холоднокровной» физиологией, к таким крайним рекордам нужно относиться осторожно. Действительно ли эта самка за семь лет ни разу не могла спариться? Исключена ли возможность девственного размножения?

Известно несколько видов ящериц, размножающихся без спаривания, но долгое время не было свидетельств того, что такое возможно у змей. Недавнее исследование[21] указало на подобную возможность, хотя окончательно она еще не подтверждена.

После того как я опубликовал популярную статью о хранении спермы у разных животных, где упоминалась сравнительно короткая продолжительность у человека, мне написал мужчина, считавший, что располагает доказательством гораздо более долгого срока.

Он работал на нефтяных платформах в Северном море и по три месяца находился вдали от дома. Вернувшись после очередной смены, он обнаружил, что жена на втором месяце беременности. Мужчина писал, что он глубоко религиозен и потому видит лишь два объяснения либо непорочное зачатие, либо мировой рекорд по хранению человеческих сперматозоидов.

Я выбросил письмо, решив, что его написал чудак. Но на следующий день мне позвонила женщина и представилась его женой. Она была очень расстроена и сквозь слезы рассказала, что муж показал ей письмо перед отправкой. Сейчас она могла позвонить лишь потому, что его не было дома.

Она призналась: беременность не была ни чудом, ни рекордом. Просто во время долгого отсутствия мужа ей стало одиноко — и произошло очевидное. Я был потрясен тем, что оказался втянут в чужую семейную драму, и после разговора еще долго не мог прийти в себя.

Лишь позже выяснилось, что всю историю разыграли мои аспиранты.

СЛЕПЫЕ ПРОИЗВОДИТЕЛИ СПЕРМАТОЗОИДОВ

Несколько озадачивает — хотя, пожалуй, не удивляет, учитывая его собственного внебрачного сына, — что святой Августин (354-430), чьи идеи оказали огромное влияние на христианство, считал: Бог дал

мужчинам яички как напоминание о необратимости первородного греха.

Парацельс в XVI веке смотрел на дело не намного оптимистичнее. По его мнению, Бог дал мужчинам яички, чтобы они могли кастрировать себя и становиться безупречными христианами.[22]

Бедный Аристотель тоже путался в функции семенников, хотя пытался рассуждать логически. Его исходный принцип был прост: в природе все существует либо потому, что необходимо, либо потому, что делает организм «лучше».

Поскольку семенники рыб и змей по форме сильно отличаются от семенников других позвоночных, Аристотель вообще не распознал их.[23] Он знал, что эти животные производят семя, и потому решил, будто семенники не обязательны для размножения. Затем, после довольно извилистого рассуждения, пришел к выводу: животные с семенниками «лучше», потому что семенники делают «движение семенного остатка более спокойным». Отсюда, по его мнению, такие виды, включая человека, проявляют большую умеренность в копуляции.

Левенгук оказался гораздо ближе к истине. В знаменитом письме Королевскому обществу 1677 года, сообщавшем об открытии сперматозоидов, он писал: «Не сомневаюсь, что семенники созданы не для какой иной цели, кроме как производить этих маленьких животных и хранить их до момента извержения».[24]

Слово testes имеет тот же корень, что testament — «свидетельство, завещание», и связано с римским обычаем во время клятвы держаться за яички. Чтобы избежать слишком выраженных человеческих ассоциаций слова testicles, я далее буду использовать более общий научный термин testis — «семенник» в единственном числе и testes — «семенники» во множественном.

У большинства видов семенники парные, шаровидные или овальные. Они лежат внутри полости тела, а у некоторых видов — например у человека — снаружи.

Каждый семенник состоит из множества длинных семенных канальцев, которые соединяются на одном конце. Сперматозоиды образуются в специальных клетках, выстилающих стенки канальцев. Как и яйцеклетки, они возникают путем клеточного деления и несут только половину генетического материала отца.

По мере образования сперматозоиды перемещаются по канальцам в область хранения — придаток яичка, эпидидимис, к которому мы еще вернемся.

Давно известно, что семенники выполняют и другую функцию. Еще древние греки знали: кастрированные самцы постепенно становятся по поведению больше похожи на самок. Орхидэктомия — красивый современный эвфемизм хирургического удаления одного или обоих яичек. Термин отражает внешнее сходство подземных клубней орхидей с яичками.

Удаление семенников лишает организм не только способности производить сперматозоиды, но и главного гормонального источника мужских признаков — тестостерона. В пространствах между семенными канальцами находятся клетки Лейдига, вырабатывающие тестостерон и другие анаболические стероиды.[25] Их эффекты многочисленны и сложны, но, грубо говоря, именно они обеспечивают самцам половую мотивацию и усиливают агрессивность — свойства, которые в конечном счете могут определять репродуктивный успех.

Семенники производят астрономическое количество сперматозоидов.

В среднем мужчина вырабатывает около 125 миллионов сперматозоидов в сутки и примерно два триллиона за жизнь. Если смотреть на такие цифры, запас кажется практически безграничным.

Вернемся на минуту к главе 1 и идеям Триверса о том, как различия между полами определяют характер полового отбора. Одно из ключевых предположений состояло в том, что сперматозоиды дешевы в производстве и репродуктивные возможности самца редко ограничены их количеством. Яйцеклетки самки, напротив, крупны, богаты питательными веществами и дороги в производстве, поэтому именно они считались главным ограничителем женского размножения. Отсюда делался вывод: самцы спариваются без разбора, а самки более разборчивы.

Если сравнить один сперматозоид с одной яйцеклеткой почти любого вида, сперматозоид действительно намного меньше. Но такое сравнение нечестно: сперматозоиды передаются не по одному, а в сперматофорах или эякулятах, содержащих миллионы клеток.

Поэтому разница в стоимости производства эякулята и яйцеклетки может быть гораздо меньше, чем считалось раньше. Поведенческих экологов давно интересует, насколько энергетически дорого производство спермы: теория говорит, что ресурсы, потраченные на сперматозоиды, уже нельзя потратить на что-то другое.

Физиологи размножения иногда считают вопрос почти несущественным. Джек Коэн, например, подсчитал, что по числу клеток один человеческий эякулят соответствует лишь примерно пяти процентам клеток кожи, которые человек ежедневно теряет.[26] Но такое сравнение тоже может быть обманчивым. Никто не спорит, что энергетические затраты на производство сперматозоидов трудно измерить, но это еще не значит, что они ничтожны.

Предположение о бесконечном и дешевом запасе спермы неверно по двум причинам. Во-первых, как по крайней мере мужчины хорошо знают, запас не бесконечен: после эякуляции требуется период восстановления. У некоторых видов, например у баранов и шимпанзе, он очень короток, но предел существует и у них. Если предоставить барану больше пятидесяти овец за один день, часть самок не забеременеет.

Во-вторых, производство сперматозоидов может быть вовсе не дешевым. По общему количеству клеток и внеклеточных компонентов обычный эякулят большинства видов выглядит скромно, хотя есть яркие исключения например огромные объемы эякулята у свиней или крупные сперматофоры кузнечиков. В целом же эякулят на вид ничем не впечатляет.

Но аналогия Коэна между клетками может быть неправильной. Клетки кожи могут быть чем-то вроде дешевых железных гвоздей, а сперматозоиды — миниатюрными скульптурами, которые намного дороже в изготовлении. Проблема в том, что для подавляющего большинства видов мы просто не знаем, сколько энергии требуется на сперматогенез.

Одна причина сложности измерений — производство сперматозоидов часто происходит одновременно с другими энергетически дорогими процессами, например борьбой за самок. Поэтому трудно разделить затраты.

Есть лишь два исследования видов, особенности которых позволили оценить цену производства спермы.

Первый пример — почвенная нематода Caenorhabditis elegans, ставшая модельным организмом для огромного числа биологов. Она знаменита крошечным размером — всего 959 соматических клеток — и короткой, но чрезвычайно продуктивной жизнью: в лаборатории одна особь способна дать около 350 потомков за две недели.

Для нас особенно важно, что вид существует как в форме гермафродитов, так и, реже, самцов. Копуляция стимулирует у самцов увеличение производства сперматозоидов. Сравнение спаривавшихся и не спаривавшихся самцов показало: продолжительность жизни первых примерно на 25 процентов короче.

Чтобы убедиться, что сокращение жизни связано именно со сперматогенезом, а не с энергией, потраченной на сексуальное поведение, исследователи сравнили нормальных самцов с мутантами, у которых производство сперматозоидов снижено. Мутанты жили на 65 процентов дольше обычных самцов.[27]

Второй пример — гадюка. У этого вида сперматогенез и половая активность происходят в разные периоды, причем ни в один из них самцы не едят. После выхода из зимней спячки самцы крайне малоподвижны и при любой возможности лежат на солнце.

Именно в этот период увеличиваются семенники и начинается сперматогенез. Через несколько недель змеи линяют, и только после этого начинают активно искать партнерш.

Обычно предполагается, что ухаживание, копуляции и драки требуют больших энергозатрат. Это подтверждается тем, что в этот период самцы гадюк заметно теряют вес. Но самое поразительное — скорость потери массы в период бурной половой активности ничуть не выше, чем во время предшествующего периода производства сперматозоидов. Значит, сперматогенез сам по себе далеко не бесплатен и по стоимости как минимум сопоставим с активным репродуктивным поведением.[28]

РАЗМЕР СЕМЕННИКОВ

Шведский физиолог Густав Ретциус (1842-1919) первым обратил внимание на то, что относительный размер семенников очень сильно

различается у разных приматов. Примерно через шестьдесят лет, в 1970-е годы, Роджер Шорт, ныне работающий в Мельбурнском университете, снова заметил это явление.

Когда нескольких человекообразных обезьян в Бристольском зоопарке усыпили для перевода в новые помещения, Шорт воспользовался случаем и осмотрел их семенники. Он изучил три вида и подтвердил: у шимпанзе семенники относительно огромны по сравнению с гораздо более крупной гориллой. У орангутана размеры были промежуточными.

Как физиолог размножения, Шорт знал, что размер семенников — прекрасный показатель скорости производства сперматозоидов. В статье, впоследствии ставшей классической, он предположил, что потребность в сперме фундаментально различается между видами.

Сначала различия относительного размера семенников объясняли тем, сколько раз самцу приходится спариваться. Было хорошо известно, что самцы шимпанзе очень сексуально активны — отсюда и их научное название Pan — и спариваются со всеми самками своей группы. Гориллы живут меньшими группами, возможностей для копуляций у их самцов меньше, следовательно, казалось бы, и сперматозоидов нужно меньше.

Позднее, познакомившись с работами Джеффа Паркера, Шорт понял что существует и другая причина: самки шимпанзе спариваются с несколькими самцами, а значит, их сперматозоиды интенсивно конкурируют.[29]

Последующие исследования показали: относительный размер семенников лучше всего предсказывает именно поведение самок, а не число копуляций самцов.

Особенно наглядный пример дают птицы. Самцы многих тетеревиных и райских птиц в сезон размножения собираются на специальных токах. Самки приходят туда только ради спаривания. Однако все самки обычно предпочитают одних и тех же наиболее привлекательных самцов и порой буквально выстраиваются в очередь.

Можно было бы ожидать, что привлекательному самцу приходится быстро совершать много копуляций подряд, а значит, естественный отбор должен был создать у таких видов огромные семенники. На деле

токующие птицы, по сравнению с большинством других, имеют относительно небольшие семенники.

Причина проста. Самки токующих видов обычно спариваются только один раз, поэтому конкуренции сперматозоидов почти нет. Самцу достаточно ввести сравнительно небольшое число клеток, и крупные семенники ему не нужны.[30]

В одной из ранних работ Роджер Шорт писал: «Остается увидеть, подтвердится ли значение этих простых анатомических подсказок при исследовании гораздо большего числа видов».[31] Сегодня он наверняка удовлетворен тем, насколько убедительно подтвердилась его идея.

Не только у млекопитающих и птиц, но и у бабочек, рыб и рептилий виды с интенсивной конкуренцией сперматозоидов имеют более крупные семенники относительно размера тела.

Но как количественно показать эту связь? Можно было бы просто выражать массу семенников как процент от массы тела. Это было бы правильно, если бы у разных видов суммарная масса двух семенников составляла постоянную долю массы тела. Но это не так.

Как более крупные виды животных имеют относительно меньший мозг, так и семенники у них относительно меньше. Однако эту проблему легко решить статистически.

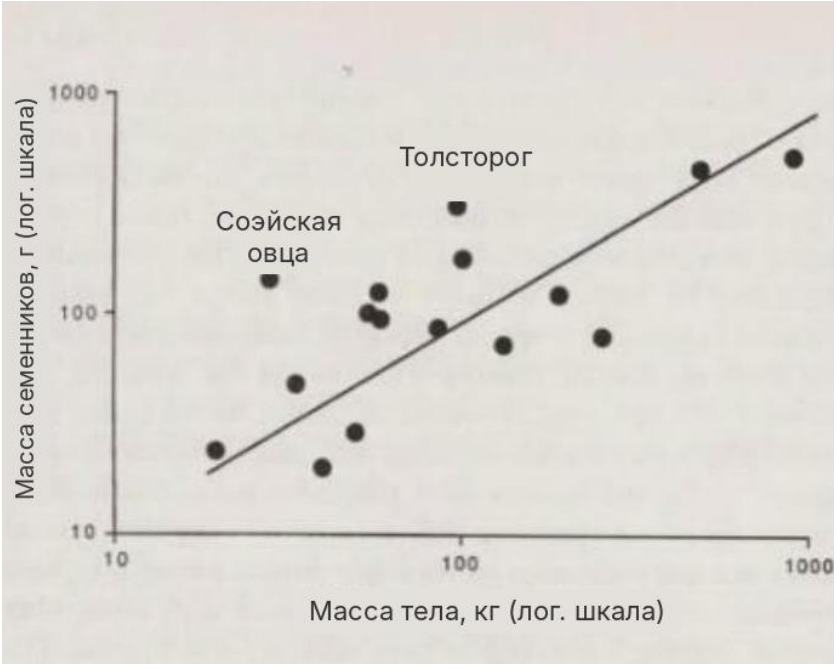


Рисунок 3. Связь между массой тела и массой семенников у 16 видов копытных. Показана линия регрессии. Точки для соэйской и толсторогой овцы лежат заметно выше линии, что указывает на относительно крупные семенники и согласуется с известной у этих видов интенсивной конкуренцией сперматозоидов (по Stevenson, 1994).

Если нанести на график логарифм массы тела и логарифм массы семенников, можно измерить, насколько точка каждого вида отклоняется вверх или вниз от линии регрессии. Точки выше линии соответствуют видам с семенниками, крупными для их массы тела; ниже линии — видам с относительно малыми семенниками.

На рисунке 3 приведен пример для копытных. Соэйская и толсторогая овцы находятся заметно выше линии и имеют крупные относительно тела семенники — именно то, чего следует ожидать при интенсивной конкуренции сперматозоидов, известной у этих животных.

Но одного показателя относительного размера семенников недостаточно. Нужно еще каким-то образом оценить интенсивность самой конкуренции.

У рыб с внешним оплодотворением это делают, например, по числу дополнительных самцов, которые обычно присоединяются к нерестящейся паре.

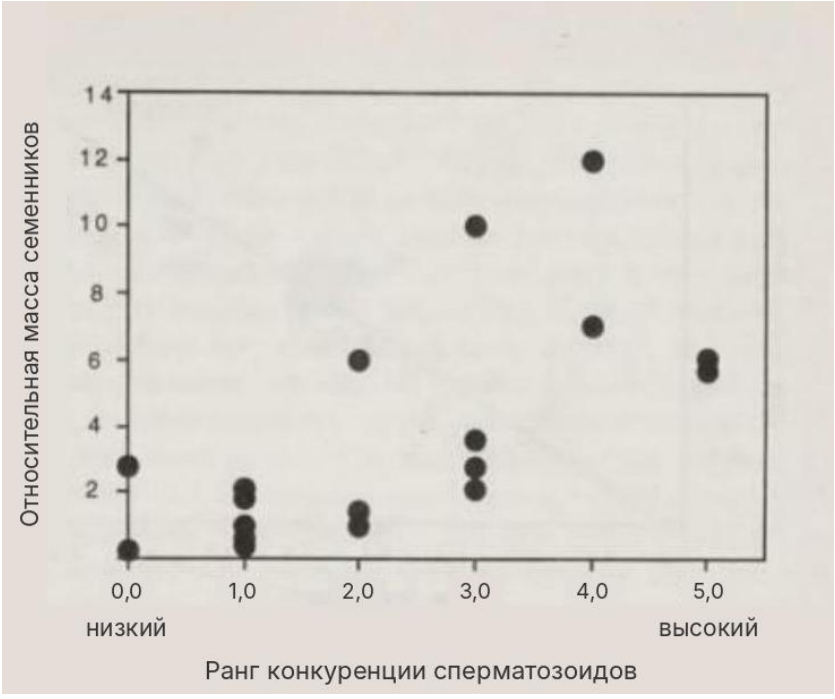


Рисунок 4. Связь между интенсивностью конкуренции сперматозоидов у рыб и относительным размером семенников: чем интенсивнее конкуренция, тем крупнее семенники (по Stockley et al., 1997).

Для социально моногамных птиц накоплено достаточно исследований отцовства, чтобы ранжировать виды по уровню внепарного отцовства и использовать его как меру конкуренции сперматозоидов.[32] У млекопитающих можно опираться на брачную систему и степень множественности спариваний самок.[33]

Во всех группах результат один: интенсивная конкуренция сперматозоидов связана с относительно крупными семенниками.

Зная, что относительный размер семенников у самых разных животных надежно отражает интенсивность конкуренции, можно спросить: где на этой шкале находится человек?

Самое осмысленное сравнение — с другими приматами. Именно это сделал Сэнди Харкорт.[34]

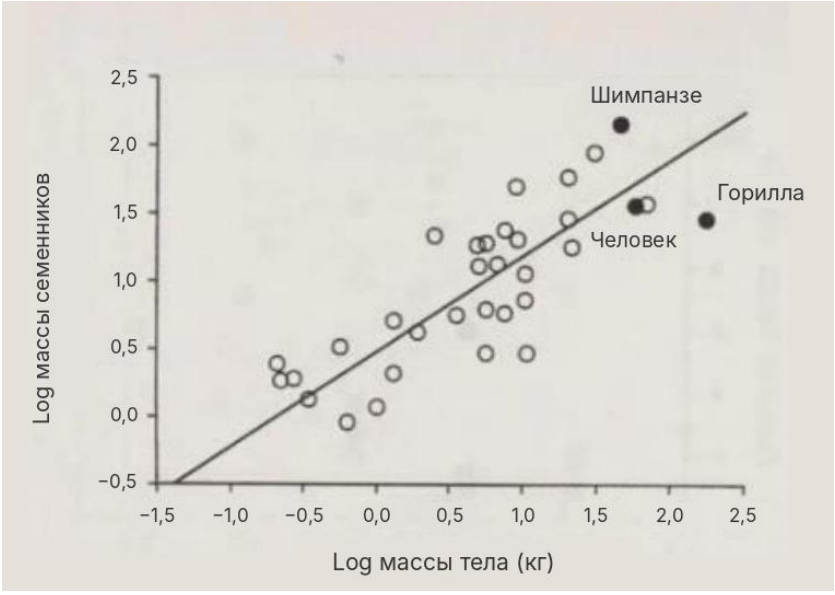


Рисунок 5. Связь между массой тела и массой семенников у приматов. Данные выражены в логарифмической шкале. Значение для человека лежит немного ниже, но близко к линии регрессии, что показывает: относительно массы тела человеческие семенники не являются ни особенно крупными, ни особенно малыми (по Harcourt et al., 1995).

Используя данные по тридцати видам приматов, Харкорт построил зависимость размера семенников от размера тела. На первом уровне результат очевиден и не слишком удивителен: крупные приматы в целом имеют и более крупные семенники.

Но если рассматривать отклонения от общей линии, становится видно, что при одинаковой массе тела одни семейства приматов располагаются ниже линии, то есть имеют семенники меньше ожидаемого, а другие — выше.

Среди человекообразных гориллы находятся ниже линии, шимпанзе — значительно выше, а человек — почти точно возле нее. Это означает, что по меркам приматов у нас примерно средний уровень конкуренции сперматозоидов.

Прежде чем идти дальше, разумно спросить: существуют ли независимые доказательства того, что конкуренция у шимпанзе действительно сильнее, чем у горилл или у человека?

Да. Самки шимпанзе отличаются высокой промискуитетностью: в течение одной беременности они совершают примерно 500-1000 копуляций с множеством разных самцов.[35]

Кроме того, замечательное исследование отцовства у диких шимпанзе показало, что конкуренция сперматозоидов действительно чрезвычайно интенсивна. В Кот-д'Ивуаре Паскаль Ганьё и его коллеги[36] собирали ДНК животных, даже не прикасаясь к ним: генетический материал получали из клеток щеки, оставшихся на надкусанных плодах, и из волос, найденных в гнездах.

Из тринадцати детенышей, чье отцовство удалось определить, семь — 54 процента — были зачаты самцами из других групп. Это разрушило давнее представление, будто большинство копуляций у шимпанзе происходит внутри собственной группы.

Оказалось и то, что самцы, которые «сопровождали» конкретную самку во время ее фертильности, крайне плохо защищали свое отцовство: лишь двое из шести таких самцов действительно стали отцами ее детеныша.

Для горилл сопоставимых данных пока нет, хотя исследования ведутся. Известное о них указывает на более спокойную половую жизнь и менее интенсивную конкуренцию сперматозоидов.

Социальная группа горилл обычно состоит либо из одного доминирующего серебристоспинного самца и гарема самок, либо, немного реже, из двух самцов, совместно удерживающих гарем. Во втором случае доминирующий самец спаривается чаще подчиненного, но большинство самок копулируют с обоими. Спаривания с самцами из других групп не наблюдались.

В целом, по сравнению с шимпанзе, самки горилл спариваются относительно редко: примерно два-три раза в сутки или около двадцати-тридцати раз за одну беременность.[37]

А что у человека? Несмотря на заявления некоторых авторов об интенсивной конкуренции сперматозоидов у людей (см. главу 1), почти все данные, включая наш сравнительно умеренный размер семенников, говорят обратное.

Исследования разных сообществ давали оценки внепарного отцовства примерно от 1,4 до 3 процентов. Для Великобритании 1980-х оценивали, что около 4 процентов всех детей могли быть результатом

внебрачных связей однако прежде чем хвататься за набор для ДНК-теста или звонить адвокату, следует помнить: очень немногие из этих исследований были опубликованы, а значит, их результаты не прошли нормальной научной проверкой.

Опубликованные работы в основном основаны на группах крови и методах исключения — то есть показывают, кто не мог быть отцом. Такие оценки notoriously трудно интерпретировать.

Парадоксально, но современные молекулярные методы, позволяющие с высокой точностью устанавливать отцовство, до сих пор не дали надежной общей оценки уровня внепарного отцовства у человека.

Казалось бы, хорошим источником должны стать исследования наследственных болезней, где молекулярными методами проверяют генетическое родство предполагаемых родственников. Но выборки там неслучайны: как только потенциальным добровольцам сообщают, что исследование может выявить истинное отцовство, многие отказываются участвовать. Оставшиеся уже не представляют случайную выборку и потому не позволяют оценить частоту в популяции.

Пожалуй, наиболее надежная информация возникает при проверке генетического родства перед пересадкой органа между предполагаемыми родственниками. Но по этическим причинам такие данные не публиковались и, вероятно, не будут публиковаться.

Что же можно сказать? Только то, что внепарное отцовство у человека несомненно существует, но в современных западных обществах его уровень, по-видимому, сравнительно невелик по сравнению с шимпанзе и многими социально моногамными птицами (глава 2).

Если нужны дополнительные свидетельства того, что человек эволюционировал в условиях лишь умеренной конкуренции сперматозоидов, достаточно взглянуть на другие мужские анатомические показатели. Почти по всем из них человек выглядит довольно скромно по сравнению с другими млекопитающими (табл. 1).

Скорость производства сперматозоидов у человека ниже, чем у любого другого изученного млекопитающего. Число клеток, запасаемых в придатке яичка, тоже невелико. Качество спермы сравнительно низкое: примерно 25 процентов сперматозоидов у

нормально фертильных мужчин имеют выраженные морфологические отклонения, тогда как у шимпанзе и их меньших родственников бонобо таких клеток менее 5 процентов.

ТАБЛИЦА 1. Масса семенников, запас сперматозоидов, суточная продукция, объем эякулята и число сперматозоидов у разных млекопитающих-самцов.

Показатель	Человек	Бык	Баран	Кабан	Кролик
Масса двух семенников, г	40	650	500	720	6,4
Запас сперматозоидов	0,42	21	126	104	1,6
Суточная продукция сперматозоидов	4,4	10	21	23	25
Суточная продукция на единицу ткани двух семенников	0,125	7,5	9,5	16,2	0,16
Объем эякулята, мл	3,5	6,0	1,25	400	3,2
Сперматозоидов в эякуляте	350	6900	3000	750 000	640

Примечание: DSP — суточная продукция сперматозоидов. Источники: Mann and Lutwak-Mann (1981); Amann (1981).

Почти единственный показатель, по которому человек «выделяется», — размер пениса. По сравнению с большинством приматов человеческий пенис в эрекции относительно велик и примерно сопоставим с пенисом бонобо. Как мы увидим, существует несколько объяснений того, почему он может быть относительно длинным.

ХРАНИЛИЩА СПЕРМАТОЗОИДОВ У САМЦОВ

Помимо органов, производящих сперматозоиды, самцу нужно место, где они будут храниться до использования. При копуляции у млекопитающих клетки поступают из двух резервуаров: семявыносящего протока и хвостовой части придатка яичка — эпидидимиса.[38]

Эпидидимис участвует не только в хранении, но и в транспортировке и окончательном созревании сперматозоидов. Как и размер семенников, его относительный размер отражает интенсивность конкуренции.

У барана хвостовая часть придатка огромна и содержит примерно 126 миллиардов сперматозоидов. Это позволяет барану эякулировать тридцать-сорок раз за сутки — правда, лишь в течение сравнительно короткого сезона размножения.

Слово epididymis буквально означает структуру «на семеннике»; сами семенники в старой греческой традиции называли didymi — «близнецы, парные».

Сравнение человека и шимпанзе особенно показательно. Как мы уже видели, у шимпанзе конкуренция сперматозоидов чрезвычайно сильна, а придатки яичек содержат около 4,3 миллиарда сперматозоидов. Самец может эякулировать примерно раз в час пять часов подряд и при этом расходует лишь около половины запаса.

У мужчин возможности скромнее: примерно шесть эякуляций в течение 24 часов способны практически полностью исчерпать запас зрелых сперматозоидов в придатках.[39]

На протяжении истории внимание почти всегда уделялось семенникам, тогда как эпидидимис оставался в тени. Вероятно потому, что каждый придаток выглядит — и на ощупь воспринимается — как небольшое дополнение, прикрепленное к наружной поверхности яичка.

Но тесная связь эпидидимиса с семенником может помочь объяснить другое явление: почему у взрослых людей и многих других млекопитающих яички находятся снаружи тела, в мошонке.

На ранних стадиях развития семенники лежат в брюшной полости, а затем в течение первых лет жизни опускаются вниз и к половому созреванию оказываются снаружи.

Аристотель хорошо знал, что такая конструкция характерна не для всех животных. Он отмечал, что у слонов и ежей, а также у китов и тюленей семенники остаются внутри тела — как у птиц и большинства других животных.

Почему у некоторых млекопитающих столь уязвимые органы вынесены наружу, биологов давно озадачивает.[40] Обычный ответ: качественные сперматозоиды могут формироваться только при

температуре ниже температуры тела. Это действительно так и, среди прочего, объясняет, почему врачи внимательно следят за опусканием яичек у мальчиков. Если до возраста примерно пяти лет семенники не опустились, тепловое повреждение сперматогенеза может стать необратимым; кроме того, неопустившиеся яички повышают риск рака.

Но вопрос не сводится к простому противопоставлению «внутри — снаружи». У млекопитающих выделяют шесть степеней опускания семенников[41] (рис. 6). На одном полюсе слоны: их семенники глубоко в брюшной полости возле почек. На другом — человек и другие виды с полностью наружными мошоночными семенниками.

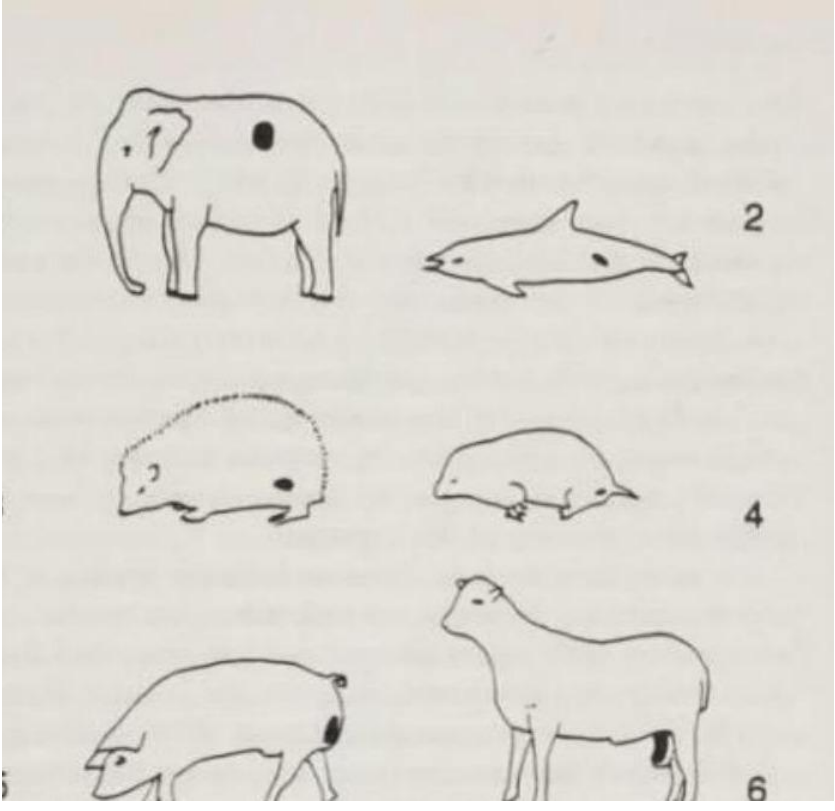


Рисунок 6. Расположение семенников у млекопитающих: показаны шесть основных типов — от брюшного расположения у слона до полностью мошоночного у овцы (по Carrick and Setchell, 1977).

Причина такого разнообразия до конца не ясна, но гипотез выдвинуто немало.

Одно чисто механическое объяснение, которое я называю «гипотезой сильных ударов», предложил Майкл Чанс из Института социальных систем в Бирмингеме. Он считал, что наружные яички необходимы животным вроде человека, которые много бегают и прыгают. При энергичном движении внутренние органы якобы создают резкие перепады давления, способные буквально выдавливать содержимое семявыносящих протоков.[42]

На мой взгляд, картина неприятная, неэффективная и малоправдоподобная. Если бы такая проблема действительно существовала, самым простым эволюционным решением было бы всего лишь сформировать сфинктеры.

Другая идея принадлежит израильскому биологу Амоцу Захави и Скотту Фримену из Вашингтонского университета.[43] Они предположили, что поддержание семенников при пониженной температуре в мошонке своего рода «тренирует» сперматозоиды переносить неблагоприятные условия. Тогда, попадая во враждебную среду влагалища, они должны лучше конкурировать.

Эта «гипотеза тренировки сперматозоидов» предполагает компромисс между количеством и качеством: виды с внутренними семенниками производят большие объемы спермы невысокого качества, а виды с мошоночными семенниками — меньшие объемы, но более «тренированные» и конкурентоспособные клетки. Пока эту гипотезу никто убедительно не проверил.

Семенники называли и «свидетелями» нашей брачной системы, и двигателем мужского желания. Но они также являются горячей точкой мутаций ДНК, и именно это натолкнуло Роджера Шорта на новое объяснение необходимости охлаждения гонад.

Начиная с полового созревания в семенниках непрерывно происходят миллиардные клеточные деления: день за днем образуются все новые сперматозоиды. Такая активность неизбежно производит метаболические побочные продукты, способные повреждать ДНК клеток-предшественников и вызывать мутации.

Сегодня известно, что частота мутаций в мужской зародышевой линии очень высока, и более низкая температура может служить одним из способов уменьшить генетический ущерб.

У самок такой проблемы почти нет: частота мутаций в яйцеклетках примерно на порядок ниже, чем в сперматозоидах. Как мы увидим в главе 5, ДНК яйцеклеток переходит в состояние покоя еще тогда, когда будущая женщина сама находится в утробе матери, и остается почти неактивной вплоть до овуляции.

Еще одну точку зрения особенно отстаивал Майк Бедфорд. По его мнению, отбор мог быть направлен не столько на семенники, сколько на придатки яичек.[44] Чтобы сохранять способность к оплодотворению, запасенные сперматозоиды должны оставаться прохладными. Температура мошонки у человека обычно примерно на 4-5 °С ниже температуры внутри брюшной полости.

Важность охлаждения хранимых сперматозоидов была показана в изящных опытах на кроликах и крысах, где эпидидимис хирургически отделяли от находящихся в мошонке семенников и отводили обратно в полость тела, оставляя яички в мошонке. Через три недели эффект был поразительным. Несмотря на нормальное образование сперматозоидов в яичках, их количество в эякуляте значительно уменьшилось — по-видимому, потому, что повышенная температура в придатке яичка нарушала их созревание, транспортировку и хранение. На основании подобных данных Бедфорд предполагает, что именно придаток яичка был главным фактором, определившим в ходе эволюции появление наружных яичек. Его рассуждение таково. Сперматозоиды, очевидно, могут образовываться и во внутренних яичках, находящихся при температуре внутренних органов тела, — как, например, у слонов и ежей. Однако полноценно созревать и эффективно храниться они способны лишь при пониженной температуре. Поэтому у дамана, слона и других видов с внутренними яичками придаток яичка расположен в более прохладном месте, ближе к стенке тела (см. рис. 7). Бедфорд полагает, что у видов, которым постоянно требуется большой запас качественной спермы, естественный отбор благоприятствовал наружному расположению придатка яичка. А в ходе эволюции вместе с ним наружу как бы «потащились» и сами яички. В свою очередь, яички млекопитающих с мошонкой приспособились вырабатывать сперматозоиды именно при этой более низкой температуре — отсюда и проблемы, возникающие, если яички не опускаются в мошонку.

Хотя гипотеза Бедфорда по-прежнему вызывает споры,[47] у многих млекопитающих действительно существуют удивительные приспособления, позволяющие сохранять придаток яичка прохладным. К ним относится, например, необычное пространственное разделение придатка и яичка у таких животных, как даман (рис. 7), у которого яички находятся в брюшной полости. Даже у видов с мошоночными яичками, например у грызунов, придаток располагается у нижнего полюса яичка — то есть как можно дальше от тела. Более того, у этих видов та часть мошонки, где находится придаток, нередко лишена шерсти, что еще сильнее снижает температуру в этой области. Какими бы впечатляющими ни были эти наблюдения, надежно проверить гипотезу Бедфорда можно лишь путем подробного сравнительного исследования разных видов. Пока у нас недостаточно данных о размерах запасов спермы в придатках яичек, качестве эякулированных сперматозоидов и интенсивности конкуренции сперматозоидов у различных видов млекопитающих, чтобы провести такое сравнение.



Рисунок 7. Репродуктивная система самца типичной воробьинообразной птицы, например домового воробья (слева), типичного млекопитающего с мошонкой — кролика (в центре), и дамана — млекопитающего с яичками, расположенными в

брюшной полости (справа). Обратите внимание на поразительное сходство между даманом и воробьинообразной птицей (по Glover and Sale, 1968).

Если хранящуюся сперму необходимо держать в прохладе, как же справляются птицы, у которых яички находятся внутри тела? Ответ становится совершенно очевидным, если вскрыть самца птицы в сезон размножения. (Весной погибшие на дорогах птицы дают для таких исследований обильный материал.) Парные яички лежат у задней стенки брюшной полости, а от каждого из них тянется тонкий, тесно извитой семявыносящий проток. При приближении к клоаке он расширяется и образует участок, называемый семенным клубочком — glomerus (множественное число — glomera). В этом отношении сходство певчей птицы с даманом (см. рис. 7) поразительно — вероятно, потому, что действовавшие на них силы отбора были одинаковыми. Каждый семенной клубочек фактически соответствует концевой, хвостовой части придатка яичка у млекопитающих. Хотя слово glomerus означает «шарообразный», два сморщенных семенных клубочка, лежащие рядом, на мой взгляд, напоминают две половины человеческого мозга — полагаю, это всего лишь совпадение.

Есть и еще одна сторона проблемы охлаждения спермы у птиц. В 1930-е годы один биолог,[48] изучавший образование сперматозоидов у воробьев, заметил, что, хотя яички непрерывно производят сперматозоиды и днем и ночью, их перемещение из яичек в семенные клубочки происходит только ночью, когда температура тела птицы примерно на 4 °С ниже дневной. Эти наблюдения позволяют предположить, что сперматозоиды особенно уязвимы для теплового повреждения в момент выхода из яичек и потому, чтобы избежать этого, ночью, когда температура тела минимальна, они довольно быстро перемещаются в сравнительно прохладные семенные клубочки.

В сезон размножения семенные клубочки наполняются сперматозоидами и, увеличиваясь, выталкивают клоаку наружу, образуя клоакальный выступ. В течение многих лет кольцеватели птиц использовали наличие или отсутствие этой структуры для определения пола у тех видов, у которых других внешних различий между самцами и самками нет. Как и придаток яичка у млекопитающих, семенные клубочки дают сперматозоидам прохладное место для созревания и хранения. Клоакальный выступ у птиц примерно на 5 °С холоднее

внутренних областей тела, где расположены яички.[49] Насколько эффективно сперма сохраняется в семенных клубочках, мне однажды наглядно продемонстрировал самец черного дрозда, которого я подобрал мертвым на дороге. Мы были на семейной прогулке, и я положил птицу в багажник автомобиля. Вернувшись домой, я поместил труп в холодильник, а на следующий день, почти через двадцать четыре часа после смерти птицы, вскрыл ее и обнаружил, что сперматозоиды были столь же подвижны, как у живой птицы.

Относительные размеры семенных клубочков и клоакального выступа у птиц еще точнее отражают интенсивность конкуренции сперматозоидов, чем размеры придатка яичка у млекопитающих. В 1864 году Виктор Фатио застрелил в Альпах самца небольшой птицы, похожей на дрозда. При вскрытии его поразили огромные размеры клоакального выступа, и он задумался, зачем этой птице нужны такие огромные семенные клубочки. Лишь столетие спустя выяснилось, что альпийская завирушка, подобно своему близкому родственнику — лесной завирушке, имеет полиандрическую брачную систему: самки регулярно спариваются с несколькими самцами, и вследствие этого конкуренция сперматозоидов чрезвычайно сильна. Семенные клубочки самцов альпийской завирушки огромны потому, что должны вместить около 500 миллионов сперматозоидов, обеспечивающих бешеную борьбу за отцовство, когда самцы стараются превзойти друг друга числом копуляций. На другом полюсе находится примерно такого же размера просянка. У нее гаремная система спаривания, а самки строго моногамны. Исследования отцовства не обнаружили конкуренции сперматозоидов, и семенные клубочки самца просянки содержат всего около 40 миллионов сперматозоидов, расходуемых при относительно небольшом числе копуляций.[50]

ДОБАВОЧНЫЕ ЖЕЛЕЗЫ

Если посмотреть на схему репродуктивной системы самца млекопитающего — например крысы на рис. 8, — можно увидеть, что помимо привычных частей, то есть парных яичек с их придатками и пениса, имеется целый ряд дополнительных образований. Они выглядят как какие-то «пристройки» и носят необычные названия. Как когда-то все дороги вели в Рим, так протоки этих желез все ведут в

мочеиспускательный канал. Секреты этих добавочных желез образуют семенную жидкость. Предстательная железа, семенные пузырьки, коагулирующие железы, ампулярные железы, куперовы железы, уретральная железа, препуциальная железа — зачем их так много? Одна причина состоит в том, что каждая железа выполняет свою функцию. Их секреты в разной степени разжижают среду, стимулируют, питают и защищают сперматозоиды. В некоторых случаях они образуют влагалищную пробку, а в других вещества семенной жидкости могут стимулировать репродуктивный тракт самки. Но остается вопрос: почему в ходе эволюции не возникла одна универсальная железа, способная выполнять все эти функции?

Эти железы кажутся эволюционными «довесками» именно потому, что, по всей вероятности, таковыми и являются. Их существование, возможно, отражает результат последовательных репродуктивных конфликтов за контроль над оплодотворением — между самцом и самкой, а через конкуренцию сперматозоидов также между самцами. Стоило одному полу выработать более эффективный способ захватить контроль у другого, на другой пол неизбежно начинал действовать сильный отбор, благоприятствующий контрприспособлению. Обилие добавочных желез может быть всего лишь результатом этой непрерывной гонки вооружений. Парадоксально, но, несмотря на огромный объем исследований,[51] мы по-прежнему сравнительно мало знаем о значении разных добавочных желез у млекопитающих. Некоторые физиологи размножения даже полагают, что они вообще не играют существенной роли, и приводят два аргумента. Во-первых, как мы уже видели ранее (с. 65), когда говорили об ИКСИ, беременность может наступить после искусственного введения сперматозоидов, полученных непосредственно из яичка, то есть вообще не контактировавших с секретами добавочных желез. Во-вторых, животные, у которых одна или несколько таких желез были удалены хирургическим путем, все равно способны к осеменению и оплодотворению. Но такой довод упускает главное. Это все равно что утверждать, будто мы не понимаем, зачем самцы вводят 10 миллионов сперматозоидов, если из контролируемых лабораторных опытов известно, что достаточно одного миллиона. Если смотреть лишь на то, что происходит в лаборатории, мы упускаем половину картины,

поскольку тем самым предполагаем, что самки моногамны. Точно так же, как мне кажется, мы не начнем по-настоящему понимать роль добавочных желез, пока не станем рассматривать их в контексте конкуренции сперматозоидов. Я вовсе не утверждаю, что их единственная функция связана с этой конкуренцией, но уверен, что она объяснит существование по крайней мере некоторых добавочных желез. Пока никто не провел множества возможных экспериментов, которые могли бы продемонстрировать их роль в механизмах конкуренции сперматозоидов (см. главу 6). Однако как раз во время работы над этой книгой Алан Диксон из Кембриджского университета опубликовал сравнительное исследование приматов,[52] показавшее, что у видов, испытывающих более сильную конкуренцию сперматозоидов, добавочные железы относительно крупнее. Это убедительно указывает на причинную связь между двумя явлениями.

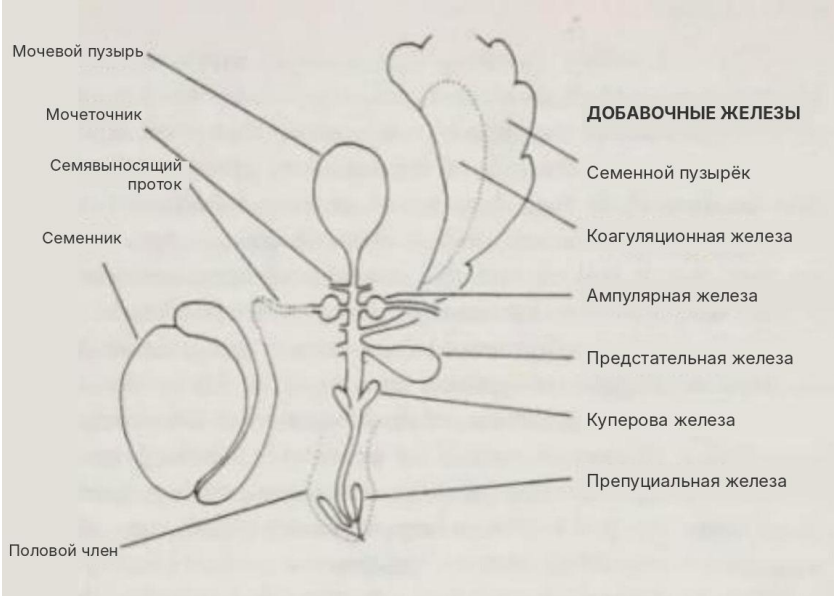


Рисунок 8. Репродуктивная система самца крысы с шестью парами добавочных желез (по Flowerdew, 1987).

Впрочем, в некоторых случаях мы точно знаем, что продукты добавочных желез участвуют в конкуренции сперматозоидов. Они образуют секреты, из которых формируются копуляционные пробки, а как мы увидим в главе 6, выделяют также вещества, способные

нейтрализовать сперматозоиды соперников. Все это входит в широкий набор физиологических приспособлений к конкуренции сперматозоидов, дополняющих поведенческие стратегии — охрану партнерши и частые копуляции, о которых шла речь в предыдущей главе. Копуляционные пробки встречаются у многих насекомых, рептилий, сумчатых, а также у таких млекопитающих, как некоторые грызуны, летучие мыши и приматы. У грызунов эти пробки образуются из веществ, поступающих из предстательной железы, семенных пузырьков и куперовых желез. Уже через несколько минут после копуляции во влагалище формируется пробка. Нередко она бывает довольно крупной, а значит, должна выполнять важную функцию. Самец морской свинки образует пробку длиной около 3 см и массой 1,5 г. Предлагалось несколько объяснений ее назначения: (1) предотвращение вытекания спермы, (2) создание резервуара, из которого сперматозоиды высвобождаются постепенно, и (3) уменьшение вероятности того, что самку осеменит другой самец. Первые две гипотезы предполагают выгоду как для самца, так и для самки. Третья непосредственно связана с конкуренцией сперматозоидов и предполагает, что от образования пробки самцы выигрывают больше, чем самки. Более того, согласно третьей гипотезе, пробка может быть даже невыгодна самке, если мешает ей быть осемененной несколькими самцами (см. главу 7). Возможно, именно поэтому самки белок удаляют копуляционные пробки уже через несколько минут после спаривания.

Эксперименты с морскими свинками не подтвердили, что пробка служит резервуаром спермы: все неспарившиеся самки, которым вводили свежую пробку с живыми сперматозоидами, взятую у другой самки, не беременели. Зато другие опыты показали, что пробки действительно препятствуют успешному осеменению последующими самцами. Самок, недавно спарившихся и имевших пробку, второй самец не мог осеменить; но если у другой группы недавно спарившихся самок пробку удаляли, второй самец успешно осеменял их, и наступало оплодотворение.[53] Исследование шашечницы — бабочки, обитающей в пустыне Сонора, — также показало, что основная функция копуляционной пробки состоит в том, чтобы препятствовать введению полового органа другими самцами.[54]

У рептилий твердая желеобразная копуляционная пробка образуется из веществ, выделяемых не добавочными половыми железами, а почками. Как и у морской свинки, такая пробка, по-видимому, эффективно защищает отцовство самца. Многие змеи, в том числе подвязочные змеи, зимуют огромными скоплениями — до 25 000 особей; исследователям порой приходится стоять по колено среди змей, которых они изучают. Весной самцы массово выходят из спячки первыми и ждут самок. Когда появляются самки, соперничество самцов за возможность спариться становится чрезвычайно острым, и один из способов превзойти соперников — закупорить клоаку каждой самки, с которой удалось совокупиться.[55]

Когда я учился в школе, почти на каждой парте где-нибудь на поверхности было грубо вырезано сердце, пронзенное по диагонали стрелой. Этот всем известный знак, рядом с которым обычно вырезаны мужское и женское имена, сообщает, кто в кого «влюблен», и восходит к классической мифологии — к стреле Купидона. Биологическим воплощением Купидона можно назвать улитку: во время взаимного ухаживания эти гермафродиты пытаются пронзить друг друга известковой «любовной стрелой» длиной 2–3 см, которая образуется в добавочной железе женской части репродуктивной системы. Известная уже более 250 лет, любовная стрела давно вызывает споры о своем назначении. Одно из предположений состояло в том, что она представляет собой брачный подарок. Кальций необходим улиткам для образования яиц, и потому идея кажется правдоподобной, но количество кальция в стреле столь ничтожно, что эта гипотеза маловероятна. Стрела не выстреливается в воздух, а остается соединенной с телом владельца, пока не вонзится в партнера. Она покрыта беловатой слизью, выделяемой другой добавочной железой, и некоторые биологи предполагали, что эта слизь может служить афродизиаком — ускорять или синхронизировать ухаживание. Однако наблюдения и этого не подтвердили: само ранение не оказывало заметного положительного влияния на поведение, а иногда даже заставляло животных прекратить ухаживание. По-видимому, слизь, вводимая стрелой, выполняет более эгоистичную, эксплуататорскую роль. При непосредственном введении она изменяет физиологию репродуктивного тракта партнера, делая его более восприимчивым к сперме владельца стрелы.[56] Таким образом,

улитка, которой удается пронзить партнера любовной стрелой, может повысить собственный репродуктивный успех за счет другого — еще один пример полового конфликта.

РАЗНООБРАЗИЕ ПЕНИСОВ

Разнообразие формы и строения пениса в животном мире поражает настолько, что некоторые биологи посвятили его изучению всю научную карьеру. Нас здесь интересует, в какой степени это разнообразие можно объяснить конкуренцией сперматозоидов и выбором сперматозоидов самкой. Сначала мы опишем различные типы пениса. В следующих двух разделах рассмотрим разные функции, которые он выполняет, а затем обратимся к основному вопросу: способствовал ли половой отбор формированию его размеров и строения.

Можно было бы предположить, что у всех видов с внутренним оплодотворением имеется пенис, однако существует немало исключений. У многих беспозвоночных и у некоторых позвоночных его функциональным заменителем служит сперматофор — пакет со спермой. Самцы тараканов и скорпионов, например, просто прикрепляют сперматофор к половому отверстию самки, откуда сперматозоиды либо постепенно выходят, либо перекачиваются в ее репродуктивную систему. Во время сложного водного брачного ритуала самец тритона оставляет сперматофор на дне водоема, а затем побуждает самку пройти над ним; если она это делает, сперматофор выстреливает вверх и попадает в ее половое отверстие.

У самцов большинства головоногих моллюсков — кальмаров, осьминогов и каракатиц — пениса нет; они также используют сперматофоры, но одна из многочисленных конечностей специально преобразована и выполняет ту же функцию, что пенис.[57] Эта рука называется гектокотилем, а ее кончик — язычкообразная лигула — приспособлен для захвата сперматофоров: он берет их у полового отверстия самца и помещает внутрь тела самки. И словно этого мало, сам сперматофор головоногих тоже устроен необычайно. Оказавшись вне тела самца, он за счет осмотического давления поглощает морскую воду, а как только попадает внутрь самки, взрывается и высвобождает сперматозоиды, которые затем хранятся в ее теле. У аргонавта — весьма

необычного головоногого моллюска с карликовыми самцами — гектокотиль одновременно служит и пенисом, и сперматофором. У этого вида огромный гектокотиль самца, превышающий длину его собственного тела, заполняется спермой, после чего отрывается и остается внутри тела самки.

У подавляющего большинства птиц пенис отсутствует, а перенос спермы осуществляется посредством того, что орнитологи трогательно называют «клоакальным поцелуем». Обычно считается, что в ходе эволюции большинство птиц утратили пенис — возможно, как приспособление к полету, позволившее уменьшить массу тела, поскольку у их предков-рептилий пенис имеется (а иногда их даже два). К немногим птицам, сохранившим пенис, относятся страусы, киви и утки. По сравнению с пенисом млекопитающих птичий пенис — довольно странная структура. Пенис утки, например, вполне мог бы претендовать на премию за самое необычное «инженерное решение» эволюции. В обычном состоянии он втянут внутрь клоаки и невидим, но когда появляется возможность для копуляции, сложная гидростатическая система выворачивает его наружу. В полностью развернутом состоянии утиный пенис представляет собой покрытый шипиками спирально закрученный орган, выступающий из клоаки примерно на 10 см.

Одна птица пошла еще дальше и, насколько известно, уникальна тем, что обладает ложным пенисом. Самец буйволовой ткачиковой птицы размером примерно со скворца имеет перед клоакой псевдофаллос длиной около 2 см.[58] Ложный пенис — это лишенный протока стержень из соединительной ткани. Обычно он скрыт перьями на брюхе и совершенно незаметен; несколько орнитологов изучали эту птицу, даже не подозревая о его существовании. Местные жители Африки знают об этом органе и утверждают, что самец переносит им палочки для строительства гнезда. Хотя никаких доказательств столь живописной версии нет, какое-то время это было единственным объяснением существования ложного пениса.

Когда я впервые прочитал о необычном придатке буйволового ткачика, мне сразу пришло в голову, что он мог возникнуть в ответ на конкуренцию сперматозоидов. По форме он казался интромиттирующим органом, и я подумал, что, подобно настоящему

пенису некоторых насекомых, он, возможно, служит для удаления или перемещения спермы внутри самки. Вместе с аспирантом Марком Уинтерботтомом мы начали полевое исследование буйволовых ткачиков в Намибии. После трех сезонов чрезвычайно жаркой полевой работы и многих месяцев, проведенных затем в молекулярной лаборатории в Британии, мы наконец получили некоторое представление о происходящем.

Во-первых, конкуренция сперматозоидов действительно занимала центральное место в жизни буйволовых ткачиков — причем неожиданным образом. Вместо обычных пар «самец—самка» их размножающаяся группа состояла из коалиции двух неродственных самцов и гарема, включавшего до двенадцати самок. ДНК-фингерпринтинг показал, что оба самца коалиции становились отцами потомства, но при этом оба также оказывались «обманутыми» другими самцами. Следовательно, конкуренция сперматозоидов была чрезвычайно сильной.

Затем нужно было выяснить, как именно фаллоидный орган используется во время копуляции. Это оказалось труднее, чем мы ожидали: сами копуляции было нелегко наблюдать, а даже в те редкие моменты, когда нам это удавалось, невозможно было разглядеть, что происходит с фаллоидным органом. Одно, однако, было ясно...

В обычном состоянии пенис утки втянут внутрь клоаки и не виден, но как только возникает возможность для копуляции, сложная гидростатическая система выворачивает его наружу. В полностью развернутом состоянии утиный пенис представляет собой покрытый шипиками спирально закрученный орган, выступающий из клоаки примерно на 10 см.

Одна птица пошла еще дальше и, насколько известно, уникальна тем, что обладает ложным пенисом. Самец буйволового ткачика размером примерно со скворца имеет перед клоакой псевдофаллос длиной около 2 см.[58] Ложный пенис — это лишенный протока стержень из соединительной ткани. Обычно он скрыт перьями на брюхе и совершенно незаметен; несколько орнитологов изучали эту птицу, даже не подозревая о его существовании. Местные жители Африки знают об этом органе и утверждают, что самец переносит им палочки для строительства гнезда. Хотя никаких доказательств столь живописной

версии нет, какое-то время это было единственным объяснением существования ложного пениса.

Когда я впервые прочитал о необычном придатке буйволового ткачика, мне сразу пришло в голову, что он мог возникнуть в ответ на конкуренцию сперматозоидов. По форме он казался интромиттирующим органом, и я подумал, что, подобно настоящему пенису некоторых насекомых, он, возможно, служит для удаления или перемещения спермы внутри самки. Вместе с аспирантом Марком Уинтерботтомом мы начали полевое исследование буйволовых ткачиков в Намибии. После трех сезонов чрезвычайно жаркой полевой работы и многих месяцев, проведенных затем в молекулярной лаборатории в Британии, мы наконец получили некоторое представление о происходящем.

Во-первых, конкуренция сперматозоидов действительно занимала центральное место в жизни буйволовых ткачиков — причем неожиданным образом. Вместо обычных пар «самец — самка» их размножающаяся группа состояла из коалиции двух неродственных самцов и гарема, включавшего до двенадцати самок. ДНК-фингерпринтинг показал, что оба самца коалиции становились отцами потомства, но при этом оба также оказывались «обманутыми» другими самцами. Следовательно, конкуренция сперматозоидов была чрезвычайно сильной.

Затем нужно было выяснить, как именно фаллоидный орган используется во время копуляции. Это оказалось труднее, чем мы ожидали: сами копуляции было нелегко наблюдать, а даже в те редкие моменты, когда нам это удавалось, невозможно было разглядеть, что происходит с фаллоидным органом. Одно, однако, было ясно:

Одно, однако, было ясно: подготовка к копуляции и само взбирание на самку длились чрезвычайно долго — иногда до получаса. Более того, когда самец наконец оказывался на самке, он принимал очень странную позу и выглядел так, словно вот-вот опрокинется назад. Вместо того чтобы вводить фаллоидный орган, он, по-видимому, лишь тер им нижнюю сторону тела самки.

Другим неожиданным открытием стало то, что во время эякуляции у самца происходил оргазм — явление, прежде не отмеченное ни у одной другой птицы. Единственное объяснение, которое мы можем

предложить, состоит в том, что фаллоидный орган действительно возник как ответ на конкуренцию сперматозоидов. Он облегчает наступление оргазма и эякуляцию у самца, но только после чрезвычайно продолжительного периода предварительного ухаживания. Возможно, преимущество для самца заключается в том, что самка охотнее принимает его сперму или удерживает большую ее долю, если перед этим она переживает длительное копуляционное ухаживание, сопровождаемое воздействием фаллоидного органа.

Покончив с отсутствующими и ложными пенисами, обратимся теперь к настоящим. Самцы самых разных животных — как беспозвоночных, так и позвоночных — обладают пенисом, а у некоторых видов их бывает больше одного. Пенисы чрезвычайно разнообразны по форме и размерам, но в большинстве случаев это трубка, превосходно приспособленная к своей основной функции — переносу семени. У насекомых и млекопитающих пенис представляет собой настоящую трубку с центральным каналом, тогда как у рептилий и тех немногих птиц, у которых он есть, это плоская пластинка ткани, завернутая внутрь и образующая нечто вроде желоба.

У млекопитающих существуют три основных типа строения пениса. У собак, свиней, крупного рогатого скота и китов пенис называют фиброэластическим: он постоянно находится в полуэрегированном состоянии, а его волокнистое строение позволяет ему превращаться в те самые высушенные «бычьи члены», которые можно увидеть в испанских туристических лавках среди сувениров, связанных с корридой. Второй тип имеет укрепляющую кость — бакулюм, или os penis. [1] Бакулюм встречается у представителей пяти отрядов млекопитающих: приматов, грызунов, насекомоядных, рукокрылых и хищных. Я, вероятно, один из немногих людей, у кого имеется бакулюм — кость, которую я нашел в полном одиночестве в глубине морской пещеры на острове Скомер; когда-то она принадлежала серому тюленю.

Последний тип строения пениса, воплощенный у Homo sapiens, включает два губчатых тела, которые при половом возбуждении наполняются кровью и вызывают эрекцию. Приспособительное

[1] Как ни удивительно, у самок некоторых млекопитающих имеется соответствующая кость — os clitoris, кость клитора.

значение разных типов строения пениса пока практически не исследовано, однако самое простое объяснение состоит в том, что они представляют собой разные решения сходных функциональных задач.

У большинства видов имеется лишь один пенис. Однако существуют и такие, у которых отбор благоприятствовал появлению нескольких. Некоторые морские плоские черви имеют их десятки. Более скромно устроены змеи и ящерицы, обладающие сомнительной привилегией иметь два пениса, которые называют гемипенисами. Каждый гемипенис функционирует независимо от другого и связан со своим запасом спермы в придатке яичка. Во время копуляции в тело самки вводится только один гемипенис, и многие исследователи замечали, что при последовательных спариваниях самцы чередуют правый и левый.

Подробное исследование одной флоридской ящерицы рода Anolis показало, что такое чередование особенно отчетливо проявляется, когда интервал между копуляциями составляет менее суток. Если же промежутки длиннее, гемипенисы используются случайным образом.[59] Это наводит на мысль, что чередование связано с эффективностью переноса спермы. И действительно, когда экспериментаторы искусственно определяли, какой гемипенис должен использоваться, выяснилось, что при смене гемипениса между копуляциями самец способен передать почти в пять раз больше сперматозоидов, чем если снова использует тот же орган. Если интервал между копуляциями превышает двадцать четыре часа, запас спермы успевает восстановиться и объем эякулята становится примерно одинаковым независимо от того, какой гемипенис используется.

Слизни — настоящие гиганты полового мира моллюсков: их пенис может быть во много раз длиннее собственного тела. Ирония заключается в том, что из-за их мрачноватого способа совокупления некоторые особи в итоге остаются вообще без пениса. Слизни и их родственники с раковиной — улитки — гермафродиты, и копуляция обычно представляет собой слизистое переплетение двух особей с одновременным введением пенисов. У некоторых слизней переплетаются сами пенисы, а обмен спермой происходит вне тела.

Ухаживание у обыкновенного европейского большого слизня, вполне уместно названного Limax maximus, начинается с того, что две

особи следуют друг за другом по часовой стрелке по вертикальной поверхности. Соприкоснувшись, они выделяют слизистую нить-якорь, на которой повисают. Болтаясь в воздухе, переплетенные животные выворачивают наружу свои гигантские пенисы, которые тоже переплетаются и далеко под телами владельцев соприкасаются кончиками, обмениваясь спермой. У слизня Limax redii пенис достигает 85 см — в семь раз больше длины тела его обладателя.

Мы не знаем, возникли ли гигантский пенис слизней и столь необычный способ копуляции в ответ на конкуренцию сперматозоидов или какой-либо другой половой конфликт. Но известно, что у некоторых видов они могут приводить к половому конфликту самого крайнего рода. Во время копуляции переплетенные пенисы нередко завязываются узлом, и единственный способ освободиться — откусить собственный пенис у самого основания! Неясно, должны ли оба партнера сделать это, чтобы разойтись. Если нет, то, вероятно, между ними происходит довольно продолжительная «переговорная процедура» о том, кто пожертвует своей мужественностью. После утраты пениса такие особи функционируют только как самки.[60]

Трудно представить, каким образом могла эволюционировать столь странная система — кому может быть выгодно лишиться пениса? Однако здесь существует неуловимая эволюционная логика. Потенциал полового конфликта у гермафродитов, подобных слизням, которые не способны к самооплодотворению, чрезвычайно высок. Размножение требует обмена спермой, и поэтому каждый партнер уязвим перед обманом: один может передать сперму, а другой — получить ее и ничего не дать взамен. Получатель выигрывает, используя чужую сперму либо для оплодотворения собственных яиц, либо, что вероятнее, как источник питательных веществ. В последнем случае донор оказывается в проигрыше.

Гермафродиты, неспособные к самооплодотворению, выработали множество стратегий, предотвращающих подобную эксплуатацию. Одна из них — одновременный обмен спермой: «Я дам тебе немного своей, если ты дашь мне немного своей». При наружном оплодотворении это вполне просто, но у видов с внутренним оплодотворением возникает новая проблема.

Чтобы обеспечить одновременное введение пенисов, партнерам иногда приходится принимать весьма причудливые позы. Слизни решили эту проблему обменом спермы через вывернутые наружу пенисы, однако, как мы уже видели, это порождает другую опасность — потерю самого пениса. Если особь откусывает собственный орган, это может быть ошибкой или крайней мерой: в конце концов, она все еще способна размножаться как самка. Но если она откусывает пенис партнера, это уже может быть сознательно закрепившейся эволюционной стратегией, уменьшающей вероятность того, что партнер снова спарится, и тем самым повышающей шансы донора спермы оплодотворить яйца получателя.

ФУНКЦИИ ПЕНИСА

Главная функция пениса — перенос семени от самца к самке, однако у него имеется и ряд других задач. У некоторых видов через пенис выводятся продукты выделения, прежде всего моча. Если задуматься, конструкция, в которой драгоценные сперматозоиды и потенциально токсичная моча проходят по одной и той же трубке, выглядит далеко не идеальной. Но этот, на первый взгляд, неэффективный дизайн, несомненно, возник в силу того, как репродуктивная и выделительная системы развивались у наших далеких предков.

Как это часто бывает, эволюционное прошлое отражается в эмбриональном развитии. Если бы мы могли наблюдать развитие зародыша млекопитающего, то увидели бы, что репродуктивная и выделительная системы возникают из одних и тех же тканей. Конечный результат — мочеполовой компромисс, подобный компромиссу между дыханием и питанием, из-за которого пищевод и трахея пользуются одним общим входом — ртом. И здесь перед нами не оптимальная конструкция, а лишь следствие того исходного материала, с которым располагал естественный отбор.

Пенис млекопитающих — еще один такой эволюционный компромисс. Вероятно, довольно удачный, поскольку, по крайней мере у человека, двойное назначение пениса доставляет меньше неудобств, чем совмещение дыхательного и пищевого путей с постоянным риском подавиться. Единственным заметным недостатком мочеполового

компромисса являются редкие случаи ретроградной эякуляции в мочевой пузырь.

Проблема защиты сперматозоидов от токсичных остатков мочи была решена просто — с помощью семенной жидкости. Хотя это не всегда очевидно, сперма при эякуляции выделяется несколькими достаточно четко различимыми фракциями.[61] У многих млекопитающих сначала выделяется секрет предстательной железы, который как бы «промывает путь» для богатой сперматозоидами фракции и тем самым защищает ее от токсического воздействия мочи.

Помимо переноса семени и мочи, в ходе эволюции пенис приобрел ряд вторичных функций, некоторые из которых тесно связаны с конкуренцией сперматозоидов и их выбором самкой. К ним относятся удаление или перемещение спермы соперников внутри половых путей самки, удаление копуляционных пробок и стимуляция самки.

Удаление чужой спермы — одна из самых прямых форм конкуренции сперматозоидов. Пенис некоторых видов стрекоз и равнокрылых стрекоз[62] специально приспособлен именно для этой задачи (см. главу 6). После того как в конце 1970-х годов обнаружили, что колючий пенис равнокрылой стрекозы удаляет сперму соперника, некоторое время считали, будто любой вид с пенисом, снабженным шипами, колючками, зазубринами, выступами или крючками, обязательно занимается удалением чужой спермы. Но это оказалось неверно. Удаление спермы, по-видимому, встречается сравнительно редко.

В большинстве случаев дополнительные выросты на пенисе помогают самцу сохранять генитальный контакт с самкой. На первый взгляд может показаться, что шипы облегчают копуляцию обоим партнерам, но и здесь их существование, скорее всего, отражает половой конфликт, поскольку самцу нередко выгодно продлевать спаривание. Более длительная копуляция может позволить ему передать самке больше сперматозоидов и других веществ, способных изменять ее поведение в пользу самца, но во вред самой самке (см. главу 4). Поэтому у полов часто как будто существует «разногласие» о том, сколько должна продолжаться копуляция. Самки нередко начинают пытаться сбросить самца — брыкаясь или извиваясь — задолго до того, как он проявляет какое-либо желание разомкнуть половые органы и слезть.

У видов, самцы которых после копуляции оставляют в теле самки копуляционную пробку, еще одной функцией пениса становится удаление или разрушение пробок, оставленных предыдущими самцами.

У одного вида белок имеется пенис, напоминающий нож; им самец способен прорезать пробку в половых путях ранее осемененной самки. Аналогично, у краснобокой подвязочной змеи в основании каждого из двух гемипенисов имеется шип, с помощью которого можно поддеть и вытащить пробки, оставленные прежними самцами.[63]

ЭВОЛЮЦИЯ ПЕНИСА

Огромное разнообразие форм и размеров пениса у различных групп животных давно используется систематиками — специалистами по классификации животных — для различения видов, которые по другим признакам почти неотличимы. Во многих случаях, особенно среди беспозвоночных, различия в строении половых органов оказываются единственным надежным способом различить близкородственные виды. Однако один вопрос систематики обычно не задают: почему вообще возникло столь огромное разнообразие строения пениса?

Как мы уже видели, часть различий объясняется тем, что пенисы выполняют разные функции, но это не может быть полной картиной. У многих животных пенис не используется ни для чего необычного, а между тем у внешне очень похожих видов его размеры и строение все равно значительно различаются. Если основная задача пениса — просто переносить семя от самца к самке, то такое невероятное разнообразие конструкции выглядит излишне роскошным.

Вероятнее всего, мужской интромиттирующий орган формировался под действием двух главных сил: конкуренции самцов за оплодотворение и выбора со стороны самок. Конкуренция сперматозоидов создавала сильное давление на самцов, заставляя их помещать семя именно туда, где вероятность оплодотворения максимальна. При прочих равных условиях чем длиннее пенис, тем ближе к яйцеклеткам самки может быть помещена сперма. Если конкуренция сперматозоидов сильна, такая близость места семяизвержения к яйцеклеткам может дать самцу существенное преимущество. Но «прочие условия» почти никогда не бывают

равными: самке вовсе не обязательно выгодно, чтобы семя помещалось глубоко в ее репродуктивный тракт.

Самца интересует прежде всего то, сколько яйцеклеток он сумеет оплодотворить. Самку, напротив, волнует, кто именно оплодотворит ее яйцеклетки. Отсюда возникает половой конфликт и сильное эволюционное давление на самок, направленное на сохранение контроля над процессом оплодотворения. Поэтому весьма вероятно, что мужские интромиттирующие органы и женские репродуктивные пути эволюционировали совместно.

Отбор, благоприятствующий более длинному пенису у самцов, мог уравновешиваться отбором, благоприятствующим более длинному репродуктивному тракту у самок. Такой половой конфликт — одно из возможных объяснений половых припухлостей, которые появляются у самок некоторых приматов в период фертильности. Функция этих крупных мясистых разрастаний наружных половых органов долго оставалась загадкой. Согласно одному предположению, они увеличивают эффективную длину женского репродуктивного тракта и тем самым возвращают самке часть контроля над местом, куда попадет сперма.

Другой конфликт между полами — по поводу места размещения спермы — может объяснять различия в форме, длине и строении пениса у млекопитающих. Крайний пример дают свиньи. Самцы и самки диких свиней промискуитетны, поэтому конкуренция сперматозоидов у них, по всей видимости, весьма вероятна, хотя исследований отцовства у диких свиней пока не опубликовано. Пенис хряка исключительно длинный и имеет необычный штопорообразный конец, который проникает в спирально закрученную шейку матки и как бы фиксируется в ней, позволяя самцу вводить эякулят непосредственно в матку.

Пенис — лишь одна из нескольких особенностей репродуктивной анатомии свиней, которые, вероятно, возникли в связи с конкуренцией сперматозоидов. К другим относятся относительно огромные яички и запас спермы в придатках, а также чрезвычайно большой эякулят, содержащий и огромное число сперматозоидов, и большой объем семенной жидкости (см. таблицу 1). В целом у многих других видов соответствие между размерами пениса и размерами женского

репродуктивного тракта согласуется с представлением о совместной эволюции этих мужских и женских структур.

Билл Эберхард из Университета Коста-Рики предположил, что из двух возможных объяснений конструкции пениса — конкуренции сперматозоидов и выбора самкой — более важным является второе.[64] Его аргументация подробно изложена в книге, которую некоторые называют самой стимулирующей из когда-либо прочитанных ими. Правда, с названием «Половой отбор и гениталии животных» это вряд ли та книга, которую станешь читать в поезде. Эберхард противопоставляет свою гипотезу выбора самкой давно существующей «гипотезе замка и ключа». Согласно последней, соответствие строения половых органов самца и самки возникло для того, чтобы предотвратить размножение особей с представителями другого вида.

Эберхард считает гипотезу «замка и ключа» маловероятной по нескольким причинам. В частности, существует множество случаев, когда самцы обладают строго видоспецифическими гениталиями, тогда как строение гениталий самок гораздо более обобщенное и никак не препятствует спариванию с самцами других видов.

Новая идея Эберхарда состоит в том, что сложные пенисы эволюционировали как средство стимуляции самки во время копуляции. Самка затем как бы «оценивает» качество этого внутреннего ухаживания и решает, использовать ли сперму данного самца для оплодотворения своих яйцеклеток. Иными словами, качество действий самца позволяет самке отличить его от других, после чего она осуществляет скрытую форму выбора — определяя, чью именно сперму использовать (см. также главу 6). Конечно, речь не идет о сознательном решении: определенная степень стимуляции просто запускает физиологические процессы, повышающие вероятность использования спермы данного самца.

В этой модели разнообразие формы пениса возникает в результате так называемого «неудержимого», или runaway-процесса полового отбора, действующего примерно так же, как при эволюции павлиньего хвоста. Самки предпочитают оплодотворяться от самцов, обеспечивающих наибольшую стимуляцию во время копуляции. В ответ эволюционируют все более сложные структуры пениса, а это, в свою очередь, делает самок еще более разборчивыми. Так возникает

положительная обратная связь: пенис становится все более и более сложным, пока его конструкция не достигает такой степени усложнения, что начинает мешать своему владельцу. На этом этапе вступает в действие естественный отбор и останавливает процесс.

Сравнительное исследование пенисов обезьян и человекообразных обезьян дает некоторую поддержку необычной гипотезе Эберхарда. Пенисы приматов существенно различаются по нескольким признакам: размерам, наличию или отсутствию бакулюма, наличию шипиков и степени сложности дистальной части.

Виды, у которых самки регулярно спариваются с несколькими самцами в течение одного репродуктивного, или эстрального, цикла, как правило, имеют значительно более сложно устроенный пенис, чем виды, у которых самки менее промискуитетны.[65]

Еще более убедительные данные получены в исследовании насекомых, проведенном Йораном Арнквистом из Университета Умео в Швеции. Как отмечает Арнквист, гипотеза «замка и ключа» и гипотеза полового отбора дают противоположные предсказания. Для самок видов, которые спариваются только с одним партнером, особенно важно, чтобы этот партнер принадлежал к нужному виду. Поэтому гипотеза «замка и ключа» предсказывает большее разнообразие гениталий у моногамных видов. Гипотеза Эберхарда, напротив, предполагает, что более разнообразные гениталии должны быть у полиандрических видов.

Арнквист сравнил сложность мужских половых органов и, для контроля, других, не связанных с гениталиями признаков у моногамных и полиандрических семейств и родов насекомых. В разнообразии негенитальных признаков между двумя системами спаривания различий не было, но почти без исключений половые органы самцов полиандрических насекомых оказались сложнее, чем у их моногамных родственников. Это дает веские основания считать, что главную роль в возникновении такого разнообразия сыграл именно половой отбор, а не естественный отбор, препятствующий межвидовым копуляциям.

Подводя итог, в этой главе мы рассмотрели анатомические структуры, обеспечивающие два процесса: образование и перемещение мужских и женских половых клеток — гамет. Очевидно, что строение и функции половых органов самцов и самок значительно сложнее, чем

того требует простое выполнение этих задач, и эта сложность является следствием полового конфликта и конкуренции. В следующей главе мы увидим, как те же эволюционные силы сформировали сами гаметы.

ГЛАВА 4

СПЕРМАТОЗОИДЫ, ЭЯКУЛЯТЫ И ЯЙЦЕКЛЕТКИ

«Какой же вывод нам остается сделать... если не тот, что эти семенные черви являются причиной зарождения всех животных?» НИКОЛАС АНДРИ, «Рассказ о размножении червей в человеческом теле» (1701)

Яйцеклетки и сперматозоиды — материал для редких чудес и частых случайностей. Сегодня мы как нечто само собой разумеющееся знаем, что для возникновения нового организма сперматозоид должен слиться с яйцеклеткой, но путь к этому открытию был столь же долгим и извилистым, как сам яйцевод. В этом нет ничего удивительного, если учесть микроскопические размеры половых клеток и то, что осеменение, оплодотворение и рождение разделены во времени.

Неудивительно и то, что представления о роли самца и самки в размножении многократно менялись на протяжении истории. Во времена Гомера главная роль в размножении полностью отводилась самке, а беременность, как полагали, возникала благодаря микроскопическим «животным», переносимым воздухом и каким-то образом попадавшим внутрь женского тела. Роль мужчины считалась несущественной, а понятие отцовства было неизвестно, поскольку «мужчина не ощущал никакой ответственности за выживание вида». Само выражение «мать-природа» берет начало в той эпохе, когда богини играли первостепенную роль, а женское начало считалось господствующим в размножении. Пасха — языческое наследие этого представления: ее название связывали с богиней Эострой, а праздновали ее при помощи главного символа женской плодовитости — яиц.

Лишь когда стала очевидна параллель между посевом семян в лоно матери-земли и оплодотворением женщины семенем мужчины, мужская роль в размножении приобрела особое значение.[66] То, что осеменение уже тогда понимали как неотъемлемую часть размножения, ясно из греческого мифа о Пасифае и ее муже Миносе. Устав от его постоянных измен, Пасифая наложила на Миноса заклятие, из-за которого во время

последующих любовных связей он «извергал с семенем целый рой ядовитых...» змей, скорпионов и сороконожек, которые пожирали внутренности женщины».

В своей книге «Ornithologia», опубликованной в 1599 году, итальянский ученый Улиссе Альдрованди писал о необычайной похотливости петуха.[67] В отличие от других птиц — например орла или воробья, которые «совокупляются реже и довольствуются одним партнером», петух «топчет своих многочисленных жен по пятьдесят раз в день». Альдрованди также отмечал, что агрессивность петухов не связана ни с добыванием пищи, ни с защитой потомства, а целиком продиктована стремлением единолично владеть своими самками: «Петух сражается потому, что не желает, чтобы кто-либо прикасался к его курам, и тем самым исполняет обязанности мудрого отца, защищая свою честь».

Причиной петушиной похотливости Альдрованди считал «особенно обильное половое семя: не в силах терпеть вызываемое им раздражение, они устремляются к половому удовлетворению». Итальянский анатом Фабриций из Аквапенденте (1537–1619) первым установил, что яичник курицы является источником яйцеклеток, однако не сумел перенести это представление на человека, поскольку яичники птиц и женщин внешне весьма различны. Фабриций был учителем Уильяма Гарвея (1578–1657), известного прежде всего открытием кровообращения, и оказал на него большое влияние. Однако по ряду вопросов размножения их взгляды расходились.

Фабриций полагал, что после единственного осеменения курица способна сохранять жизнеспособную сперму на протяжении всего сезона размножения — нескольких месяцев. Гарвей правильно установил, что максимальный срок составляет около тридцати дней.[68] Фабриций считал, что семя лишь стимулирует процесс зарождения, не проникая в яйцо; Гарвей же был убежден, что развитие зародыша начинается после проникновения семени в яйцо, но без микроскопа доказать это не мог.

История открытия сперматозоидов — буквально «семенных животных» — Антони ван Левенгуком (1632–1723), а вероятнее, его учеником Йоханом Хамом, хорошо известна.[69] Левенгук сообщил Лондонскому королевскому обществу, что с помощью изготовленного

им самим микроскопа с единственной исключительно тщательно отшлифованной линзой, увеличивавшей примерно в 300 раз, он увидел в собственной сперме миллионы энергично плавающих сперматозоидов. Его письмо Королевскому обществу написано довольно стыдливо: «Я исследую лишь то, что, не оскверняя себя грехом, остается как остаток после супружеского соития. И если Ваша Милость сочтет, что эти наблюдения могут вызвать отвращение или соблазнить ученых мужей, я покорнейше прошу считать их частными и опубликовать либо уничтожить по Вашему усмотрению».

К счастью, Королевское общество решило, что результаты Левенгука достойны публикации. Он предположил, что именно крошечные микроскопические существа, плавающие в семени, проникают в яйцо и вызывают оплодотворение. Это было весьма спорное утверждение, и некоторые его коллеги по Королевскому обществу решили, что Левенгук увидел всего лишь паразитов. В конце концов, тот же Левенгук уже показывал существование множества микроскопических «животных» в соскобах со своих зубов!

Лишь еще через столетие другой итальянец — священник и ученый Ладзаро Спалланцани — получил недвусмысленные доказательства того, что гипотеза Левенгука о роли сперматозоидов в размножении верна. На фоне нынешней настороженности церкви в отношении сексуальных вопросов несколько неожиданно, что именно церковь предоставила Спалланцани и моральную защиту, и финансовую поддержку в его попытках установить роль семени в размножении.

Спалланцани работал главным образом с лягушками, чье репродуктивное поведение с любовной подробностью описал голландский биолог Ян Сваммердам (1637–1680) в «Книге природы».[70] В сезон размножения лягушки

«так горячо предаются делу продолжения рода, что почти вовсе не заботятся о собственной безопасности... Самец лягушки вскакивает на самку и, усевшись у нее на спине, крепко обхватывает ее... передними лапами охватывает ее грудь... Он чрезвычайно искусно переплетает пальцы, подобно тому как люди складывают пальцы при молитве... и сжимает их так крепко, что мне оказалось невозможно разнять их голыми руками...»

«...Наконец яйца длинной вереницей выходят из заднего отверстия самки, а самец... немедленно оплодотворяет, осеменяет или оплодотворяет их излиянием своего семени.[2] Как только яйца покидают тело самки между ее задними ногами и ногами самца и оказываются оплодотворены его семенем, две лягушки расходятся».

Вдохновившись новаторскими, но неудачными опытами двух коллег, Спалланцани сшил для самцов лягушек небольшие штаны из промасленной ткани — своего рода презервативы, не позволявшие семени достигать икры самки.[71] Эксперимент удался: несмотря на эту помеху, самцы обхватывали самок, но икра оставалась неоплодотворенной — «поскольку не была орошена семенем».

Затем Спалланцани провел вторую, необходимую часть опыта. Он собрал капли семени изнутри этих штанишек и нанес их на икру самки, после чего та стала нормально развиваться. Быстро перейдя от наружного оплодотворения к внутреннему и от лягушек к собакам, Спалланцани поставил решающий эксперимент. До начала течки он запер самку спаниеля в своей квартире, полностью изолировав ее от самцов. Когда у нее явно начался эструс, Спалланцани нашел кобеля-спаниеля, который «посредством самопроизвольного извержения дал мне девятнадцать гранов семени, немедленно введенного» самке. Через шестьдесят два дня «сука произвела на свет трех весьма живых щенков», имевших сходство и с самцом, и с самкой.

Это был первый в истории успешный опыт искусственного осеменения при внутреннем оплодотворении. Спалланцани имел все основания быть в восторге: «Успех этого опыта доставил мне удовольствие, какого я никогда прежде не испытывал ни в одном из своих философских исследований».

Исследования Спалланцани впервые недвусмысленно показали, что семя необходимо для оплодотворения, и тем самым разрушили многовековую идею самозарождения. Однако, несмотря на свои

[2] Недавнее исследование показало, что, несмотря на крепкие объятия во время амплексуса, конкуренция сперматозоидов у лягушек широко распространена: более половины кладок имеют более одного отца. Этому, вероятно, способствует высокая синхронность размножения в сочетании с плотными скоплениями нерестящихся животных.72

блестящие опыты, Спалланцани все еще считал, что «семенные черви» — сперматозоиды — в самом оплодотворении никакой роли не играют.

Причиной стал результат другого остроумного исследования. Спалланцани фильтровал семя, пытаясь установить, какой именно его компонент — сперматозоиды или семенная жидкость — отвечает за оплодотворение. Смесь отфильтрованного семени с яйцеклетками дала развивающиеся яйца, и Спалланцани совершенно логично заключил, что развитие запускает семенная жидкость, а не сперматозоиды. Он лишь не представлял, насколько трудно полностью отделить сперматозоиды от семенной жидкости; сегодня очевидно, что часть сперматозоидов в фильтрате все же оставалась.

На основании этих опытов Спалланцани полагал, что семенная жидкость стимулирует уже заранее сформированное внутри яйца сердце зародыша и тем самым запускает развитие.[73] Почти целое столетие спустя, в 1853 году, Джордж Ньюпорт, вновь работая с лягушками, показал, что сперматозоид действительно проникает в яйцо и что без этого оплодотворение невозможно.[74]

Спалланцани был «овистом» — он считал, что каждое яйцо уже содержит заранее сформированный зародыш. Ему резко противостояли «спермисты», полагавшие, что целый зародыш заключен внутри сперматозоида, а копуляция и осеменение представляют собой не более чем перенос уже готового эмбриона. В этой системе взглядов самка была всего лишь сосудом, предоставляющим наилучшую среду для роста зародыша.

Николас Хартсокер (1656–1725) выразил представление спермистов о центральной роли самца в размножении знаменитым рисунком сперматозоида, внутри которого сидел чрезвычайно тесно скрюченный гомункулус с огромной головой. В действительности Хартсокер никогда не утверждал, что видел человечка внутри сперматозоида; он лишь показал, как тот должен был бы выглядеть, если бы его можно было увидеть. Тем не менее идея заранее сформированного тела внутри каждого сперматозоида в XVII–XVIII веках казалась привлекательной и не лишенной логики. Правда, английского врача Джеймса Кука беспокоил вопрос, что же происходит со всеми сперматозоидами, из которых не рождается новый человек.

В 1762 году он предположил, что они, возможно, не погибают, а «ведут скрытую жизнь, пребывая в бесчувственном или спящем состоянии, подобно ласточкам зимой, неподвижно лежа, как остановившиеся часы с опущенной пружиной, пока [их] снова не примет в себя другое мужское тело соответствующего рода».[75]

Но именно огромное количество «напрасно потраченных» сперматозоидов в сочетании с их крошечными размерами в конце концов погубило теорию спермистов. Французский врач Пьер-Луи Моро де Мопертюи в 1744 году сформулировал ее проблему так: «Этот маленький червь, плавающий в семенной жидкости, содержит бесконечность поколений, от отца к отцу. И каждое [заранее сформированное существо внутри сперматозоида] имеет свою семенную жидкость, наполненную плавающими животными, во много раз меньшими его самого». Сперматозоид внутри сперматозоида внутри сперматозоида — и так до бесконечности.

Хартсокер попытался вычислить, насколько мал должен был бы быть первоначальный сперматозоид кролика, чтобы в нем заключались все кролики, когда-либо жившие на Земле. Расчет сходился — точнее, математически сходился, — но результат оказался настолько невероятным, что выглядел абсурдно: число требовало записи примерно со ста тысячами нулей.

С точно такой же проблемой столкнулись и овисты.[76] Общей праматерью человечества была Ева, а значит, ее яичники должны были, подобно русской матрешке, содержать бесконечный ряд все меньших и меньших гомункулусов, чтобы обеспечить существование всех будущих поколений. В это трудно было поверить. Были и другие возражения. Например, теория овистов совершенно не объясняла появление гибридов: если яйцеклетка лошади уже содержала заранее сформированную лошадь, откуда же брались мулы?

Альтернативой преформационизму и спермистов, и овистов был эпигенез — представление о том, что зародыш возникает в результате объединения мужской и женской половых клеток; эту идею поддерживал, среди прочих, Уильям Гарвей. Но и она имела трудности. Наблюдения ранних эмбриологов действительно соответствовали постепенному возникновению новых структур в ходе развития, однако какое-то «предварительно заданное» начало все же должно было

существовать, иначе невозможно было объяснить сходство детей с родителями. Был сделан вывод, что передача этой информации должна происходить в момент зачатия.[77] Перелом наступил в 1875 году, когда Оскар Гертвиг на морских ежах показал, что головка сперматозоида сливается с женским генетическим материалом внутри яйцеклетки, образуя ядро нового организма.

ПОЛОВЫЕ КЛЕТКИ

Пол определяется размером половых клеток, которые производит организм. Самцами называют тех, кто образует мелкие половые клетки — сперматозоиды, а самками — тех, кто производит крупные клетки, яйцеклетки. Как ни странно, даже это фундаментальное различие между полами уходит корнями в конкуренцию сперматозоидов.

На вопрос «почему существуют два пола?» предложено несколько ответов, но все они исходят из сходной эволюционной отправной точки: гаметы наших одноклеточных водных предков первоначально были одинакового размера. Затем отбор стал благоприятствовать крайностям, потому что половые клетки среднего размера оказывались менее успешными, чем крупные или мелкие. При ограниченном запасе энергии организм мог производить либо небольшое число крупных половых клеток, либо очень много мелких; в конечном счете это привело соответственно к возникновению самок и самцов. Различие в размерах мужских и женских гамет называется анизогамией.

Крупные половые клетки имели преимущество благодаря большому запасу питательных веществ, позволявшему им долго сохранять жизнеспособность. Мелкие клетки выживали хуже, но зато могли образовываться в огромном количестве и потому участвовали в гораздо большем числе слияний. Высказывалось также предположение, что мелкие половые клетки имели преимущество потому, что в них просто не оставалось места для паразитов.

Из-за численного превосходства мелких гамет большинство первоначальных слияний должно было происходить между двумя «сперматозоидами», однако их малый размер и отсутствие питательных ресурсов означали низкую выживаемость образующейся зиготы. Слияние двух крупных клеток давало бы очень хорошие шансы на выживание, но случалось бы редко, потому что крупные яйцеклетки

прежде всего захватывались намного более многочисленными мелкими гаметами. Единственной эволюционно устойчивой системой оказалось слияние маленькой и большой половой клетки, при котором сперматозоид фактически паразитирует на ресурсах яйцеклетки. Беспощадная конкуренция между сперматозоидами за возможность такого слияния обеспечила непрерывный отбор в пользу огромного числа крошечных сперматозоидов и их слияния с крупными яйцеклетками.[78]

Яйцеклетки и сперматозоиды различаются не только размерами. У самца запас сперматозоидов постоянно пополняется, тогда как самка начинает жизнь с определенным, конечным запасом яйцеклеток. Самки не способны заново создавать этот запас, поэтому того, что имеется в начале жизни, должно хватить на всю жизнь. В действительности положение еще жестче, поскольку многие развивающиеся яйцеклетки гибнут задолго до овуляции.

У трехмесячного человеческого эмбриона имеется около шести миллионов потенциальных яйцеклеток. К моменту рождения их число уменьшается примерно до полумиллиона, а к половому созреванию — еще сильнее, примерно до пятидесяти тысяч. Дегенерация продолжается всю жизнь, и в течение жизни женщины овулирует максимум около четырехсот яйцеклеток. Эта дегенерация, или атрезия, является частью постоянного процесса, с помощью которого организм заранее удаляет яйцеклетки, неспособные дать жизнеспособный плод, — задолго до того, как к ним приблизится какой-либо сперматозоид.[79] Однако в некоторых случаях отбор подходящих яйцеклеток происходит уже после овуляции. В этом отношении поразительна вискаша — южноамериканский грызун: из примерно тысячи яйцеклеток, овулирующих у самки за один репродуктивный цикл, имплантируются всего около шести.[80]

Другая важнейшая особенность яйцеклеток — их неподвижность. Одно из следствий состоит в том, что форма яйцеклеток у разных видов различается сравнительно мало. На первый взгляд это может показаться неверным, ведь яйца животных чрезвычайно различаются по размерам. Однако главная разница обусловлена всего лишь количеством содержащихся в них питательных веществ. У рептилий и птиц, чьи зародыши развиваются вне тела матери, запасы питательных веществ —

желток — огромны. Страус и человек имеют примерно сопоставимую массу тела, но страус образует самую крупную известную яйцеклетку — фактически самую крупную известную клетку вообще — диаметром около 120 мм. Яйцеклетка человека, напротив, имеет диаметр всего около 0,2 мм. Различие, разумеется, отражает автономное наружное развитие птичьего яйца и внутреннее питание зародыша млекопитающего организмом матери.

Сперматозоиды — чрезвычайно специализированные клетки, единственная задача которых состоит в доставке гаплоидного набора хромосом в цитоплазму яйцеклетки. Роль самца проста: произвести и доставить. Можно даже сказать, что самец — всего лишь способ, которым сперматозоид производит новые сперматозоиды. Сперматозоиды, а также среда, в которой они переносятся, — семенная жидкость — подвергались воздействию множества различных сил отбора. В итоге возникла одна из самых удивительных клеток в природе: она приспособлена и к проникновению в яйцеклетку, и к преодолению множества опасностей на пути к ней.

СТРОЕНИЕ СПЕРМАТОЗОИДА

В популярном представлении, знакомом, например, по карикатурам Гэри Ларсона, сперматозоид похож на головастика. Такая форма отражает основные элементы его конструкции: головку, среднюю часть и хвост. В головке находится генетический материал — уникальный набор ДНК, чрезвычайно плотно упакованный в ядре. В отличие от других клеток, гены в ядре сперматозоида, по-видимому, самим сперматозоидом не используются. Генетический материал начинает проявлять себя лишь после того, как ядро сперматозоида сольется с женским ядром в яйцеклетке.

Головку сперматозоида покрывает акросома, содержащая ферменты, необходимые для того, чтобы растворять наружные оболочки яйцеклетки и прокладывать путь внутрь. В средней части расположены митохондрии — энергетические станции сперматозоида, приводящие в движение его «двигатель», хвост, или жгутик. Жгутик обеспечивает поступательное движение сперматозоида из точки А в точку Б и создает механическую силу, облегчающую проникновение в

яйцеклетку. Несмотря на общую функцию, сперматозоиды разных видов отличаются друг от друга чрезвычайно сильно.

Одним из первых ученых, подробно описавших и изобразивших удивительное разнообразие формы и размеров сперматозоидов, был необычайно плодовитый шведский исследователь Густав Ретциус (1842–1919).[81] Его около трехсот публикаций охватывали микроскопию, ботанику, зоологию, антропологию, путешествия и поэзию. Женитьба на богатой женщине, стремившейся к успеху мужа, позволила Ретциусу свободно заниматься многочисленными интересами и роскошно издавать описания своих открытий. Известный прежде всего работами по нейроанатомии и физиологии, он внес также большой вклад в наши знания о сперматозоидах однако его вклад в изучение морфологии сперматозоидов был также весьма значительным. Поразительно, что Ретциус начал заниматься сперматозоидами лишь в шестьдесят лет, но за последующие годы описал сперму более четырехсот видов млекопитающих, птиц и беспозвоночных. Состояние его жены позволяло ему самостоятельно приобретать образцы, в том числе нескольких человекообразных обезьян. Именно Ретциус впервые отметил удивительную внутривидовую изменчивость формы сперматозоидов у гориллы и указал, насколько в этом отношении этот вид похож на человека.

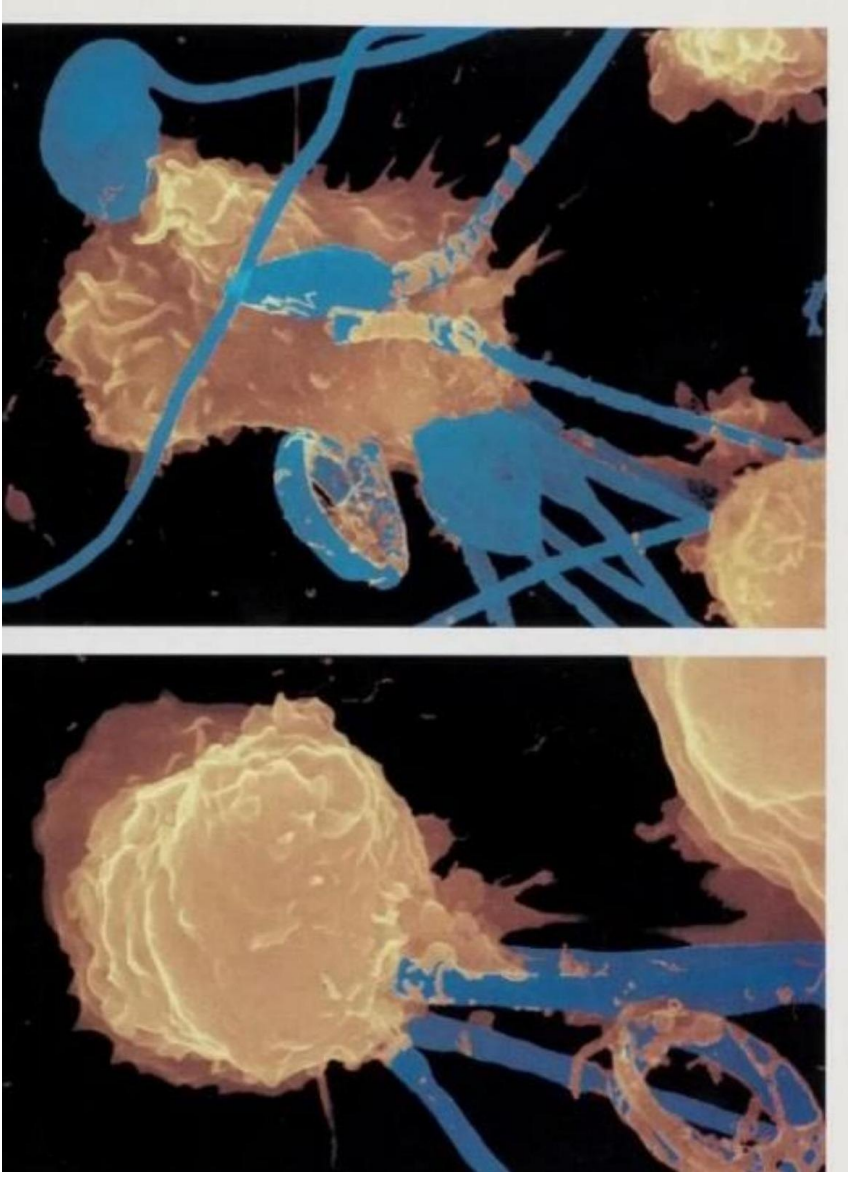


Иллюстрация 1. Высшая форма полового конфликта? Сперматозоиды человека окружили и уничтожают сперматозоид соперника внутри женского репродуктивного тракта вскоре после осеменения. Эти сперматозоиды находятся в растворе в месте оплодотворения (глава 4).

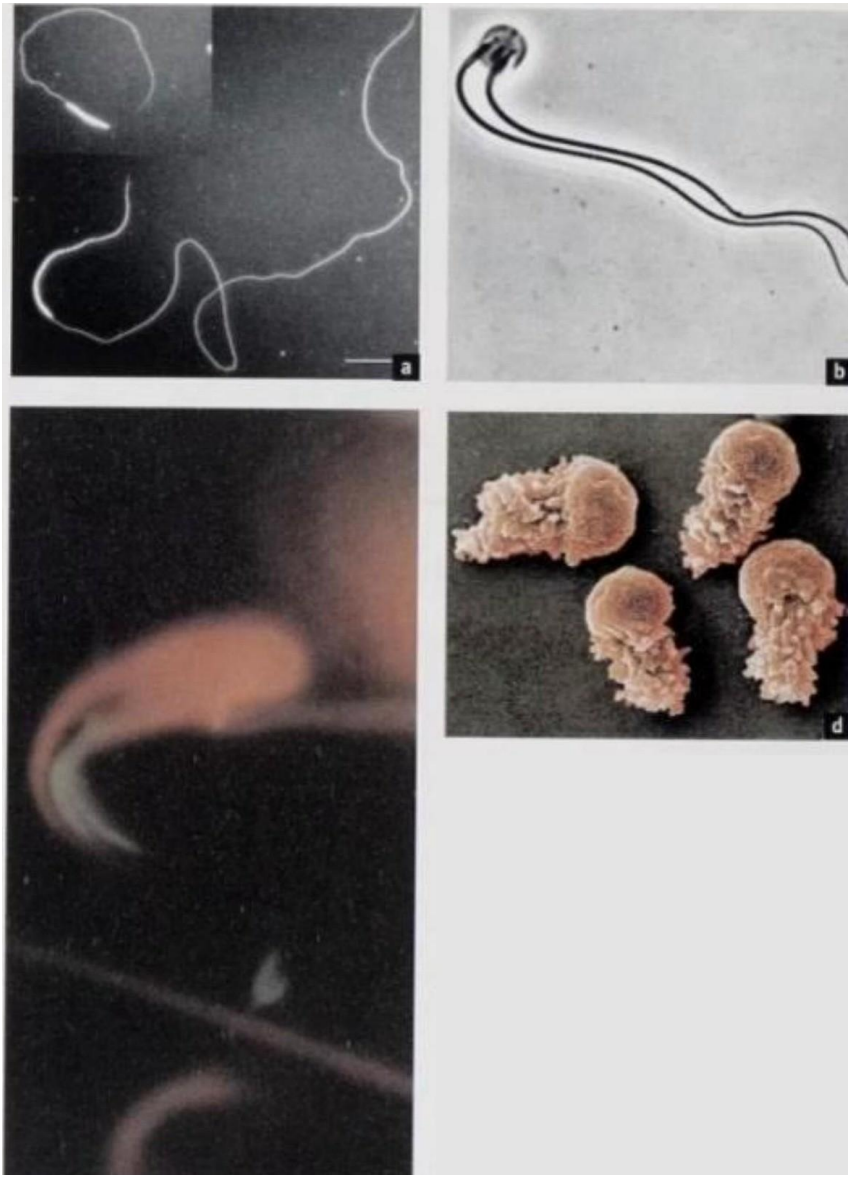


Иллюстрация 2. Поразительное разнообразие типов сперматозоидов (глава 4). Сперматозоиды различаются по размерам и форме как у разных особей одного вида, так и между видами.

(a) Сперматозоиды из одного эякулята плодовой мушки: этот вид производит и длинные, и короткие сперматозоиды, но оплодотворяют яйцеклетки только длинные.

(b) Неожиданные партнеры: сперматозоиды опоссума действуют парами, что повышает их эффективность.

(c) Самые сложные среди всех сперматозоидов млекопитающих принадлежат австралийскому сумчатому — равнинной крысе. На снимке видны необычная крючковидная головка и фантастические пальцеобразные выросты, функция которых остается загадкой.

(d) Невероятный сперматозоид: лишенный хвоста амебоидный сперматозоид нематоды. Бугристые выросты — это «ложноножки», с помощью которых сперматозоид ползет к месту оплодотворения.

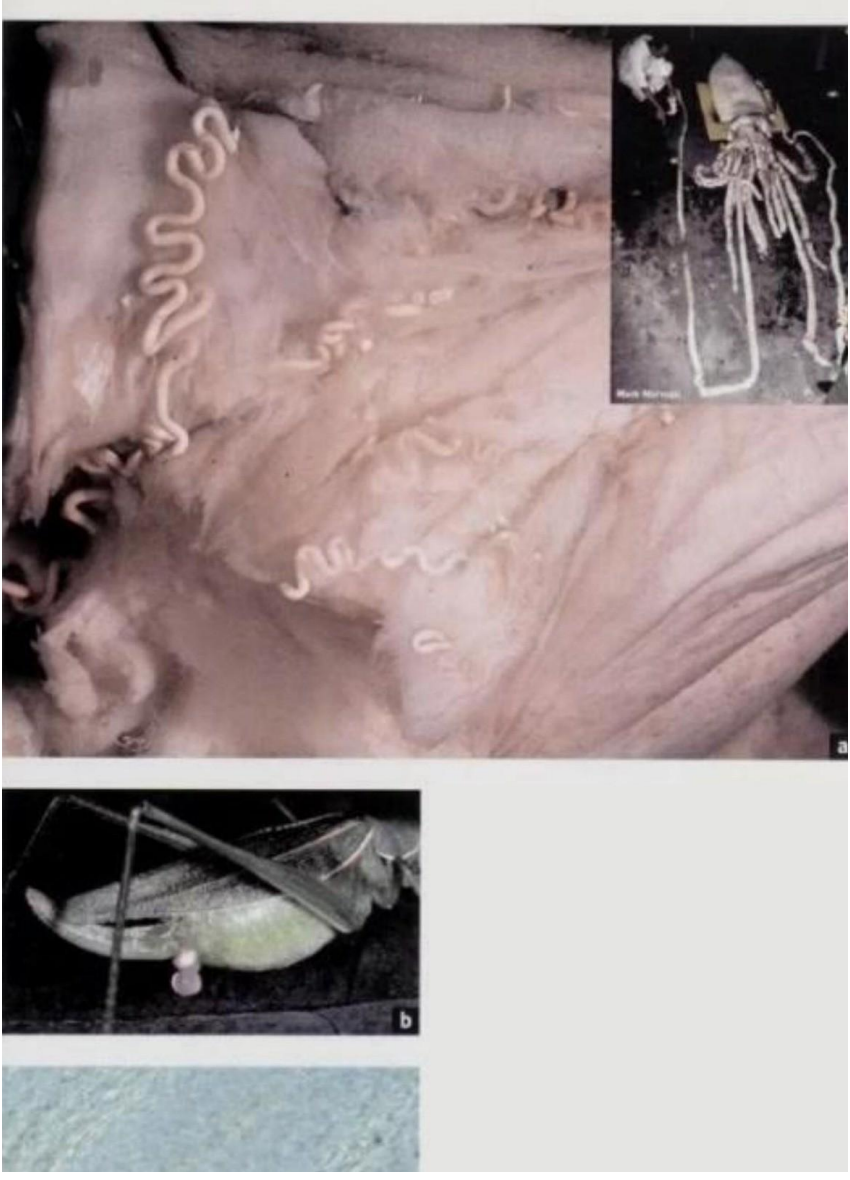


Иллюстрация 3. Как сохранить сперматозоиды — до и после осеменения.

(а) Пакеты спермы гигантского кальмара. Самец вводит их не в репродуктивный тракт самки, а под кожу вокруг ее рта — весьма необычная стратегия осеменения. На вставке показана целая самка кальмара, у которой были обнаружены эти двадцатисантиметровые пакеты спермы (глава 5).

(b) Сравнительно огромный сперматофор австралийского кузнечика, прикрепленный к самке сразу после копуляции — за несколько мгновений до того, как она начнет его поедать (глава 3).

(c) Один из примерно семисот семенных канальцев-хранилищ в яйцеводе самки зяблика; этот канальец плотно заполнен сперматозоидами.

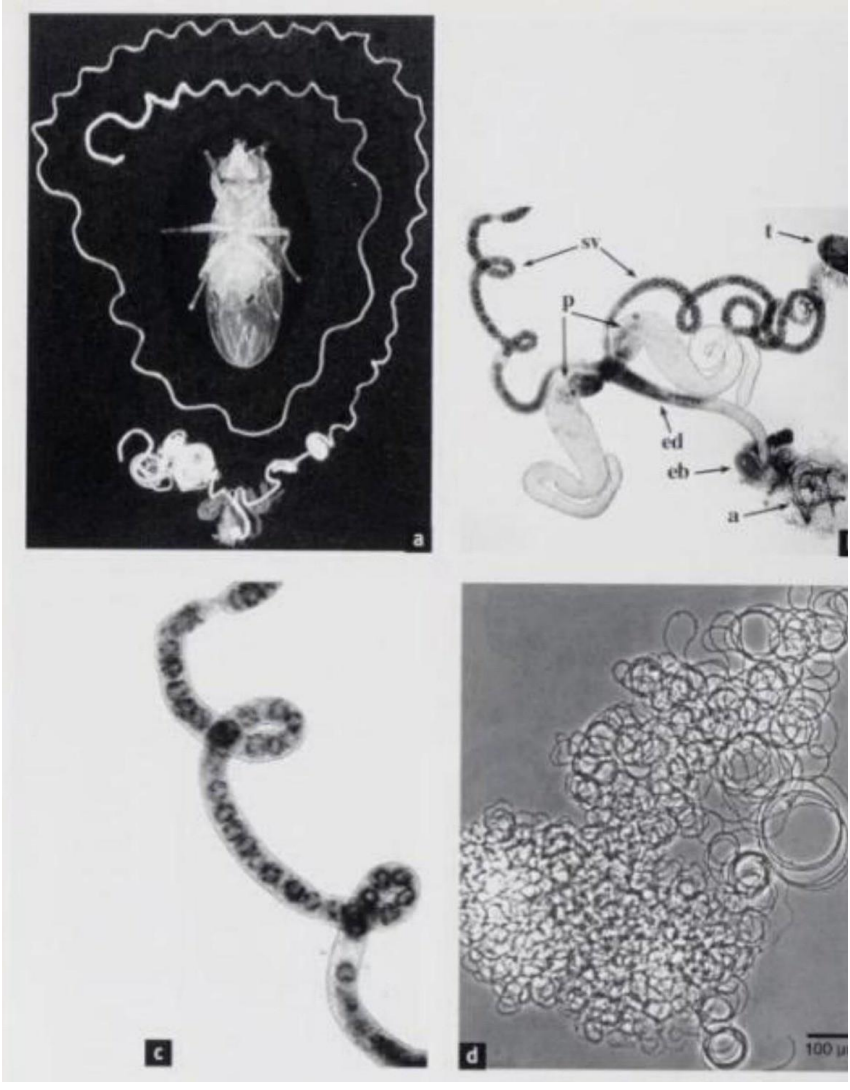


Иллюстрация 4. Гигантская «машина сперматозоидов». Самые длинные сперматозоиды в мире производит крошечная плодовая мушка.

(a) Самец плодовой мушки с одним развернутым яичком; рядом для масштаба показана особь того же размера.

(b) Репродуктивная система самца: видны относительно огромные парагониальные, или добавочные, железы (p), хранилище спермы — семенные пузырьки (sv), яичко (t), эякуляторная луковица (eb), эякуляторный проток (ed) и эдеагус — пенис (a).

(c) Увеличенное изображение хранилища спермы: отдельные сперматозоиды свернуты подобно клубкам ниток и ждут эякуляции.

(d) Один частично расправленный сперматозоид длиной 58 мм — во много раз длиннее своего владельца (глава 4).

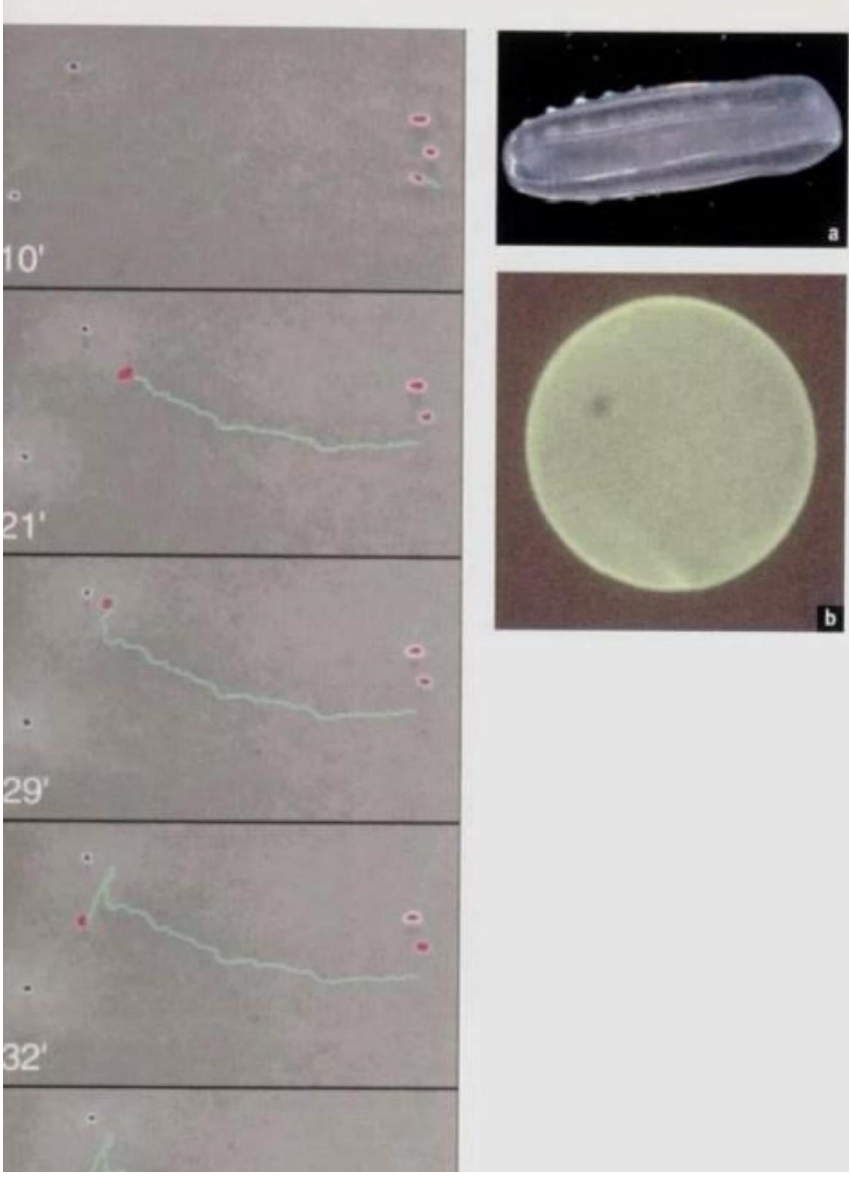


Иллюстрация 5. Судьбоносные встречи — необычные взаимодействия сперматозоидов и яйцеклетки у гребневика Beroe ovata (глава 6).

(a) Взрослый гребневик.

(b) Отдельная яйцеклетка, в которой происходит поразительная форма выбора со стороны самки.

(c) Последовательность событий после проникновения в яйцо двух сперматозоидов. Ядро каждого сперматозоида, расположенное слева на изображении, окрашено в синий цвет. Женское ядро — нижняя из трех красных точек; две другие — полярные тельца, образовавшиеся после мейоза. В момент «0» женское ядро только начинает двигаться к верхнему сперматозоиду; «осмотрев» его, оно затем поворачивает к другому сперматозоиду и сливается с ним, образуя зародыш. Цифры обозначают время в минутах. См. главу 7.

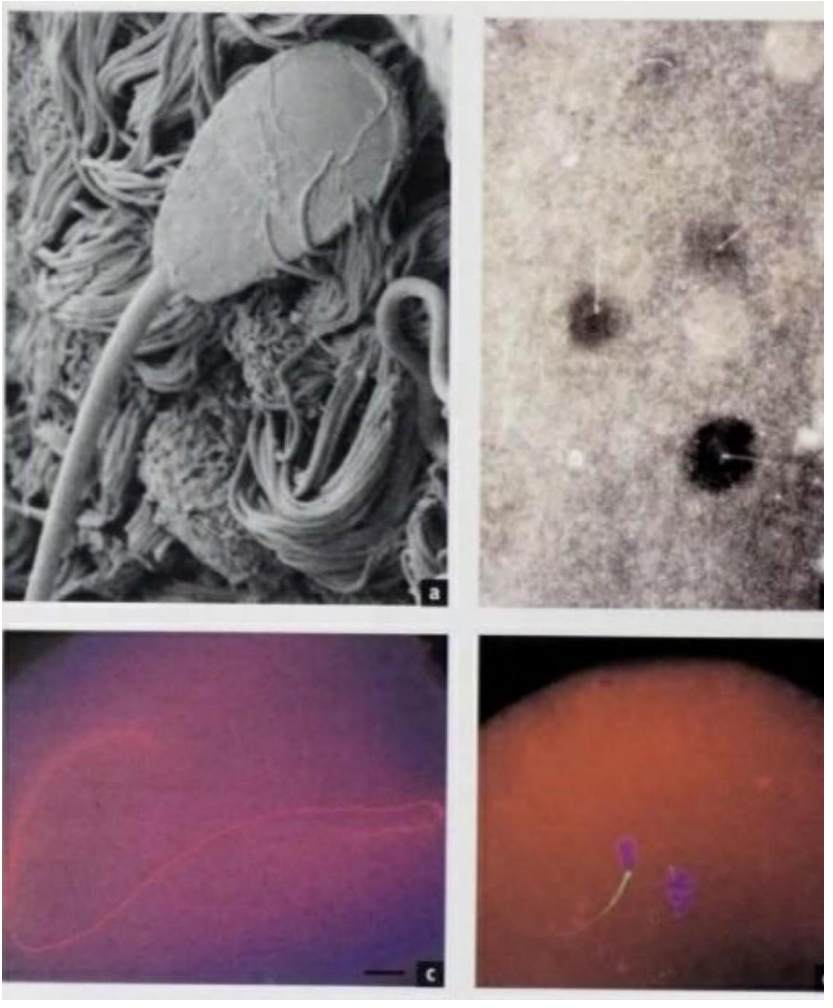


Иллюстрация 6. Еще несколько встреч: взаимодействия «сперматозоид — яйцеклетка» и «сперматозоид — самка».

(a) Сперматозоид быка, удерживаемый выростами яйцевода коровы, которые помогают транспортировать его к месту оплодотворения (глава 4).

(b) Яйцеклетка птицы — длиннохвостой синицы. На ее поверхности видны четыре отверстия, проделанные сперматозоидами; один из них пройдет через отверстие и сольется с женским ядром (глава 6).

(c) Один гигантский сперматозоид плодовой мушки внутри яйцеклетки (глава 4).

(d) Яйцеклетка человека с одним сперматозоидом, прикрепившимся к ее поверхности за несколько мгновений до слияния мужского и женского генетического материала. Сперматозоид только что проник в яйцеклетку; фиолетовые структуры справа от него — женские хромосомы (глава 5).

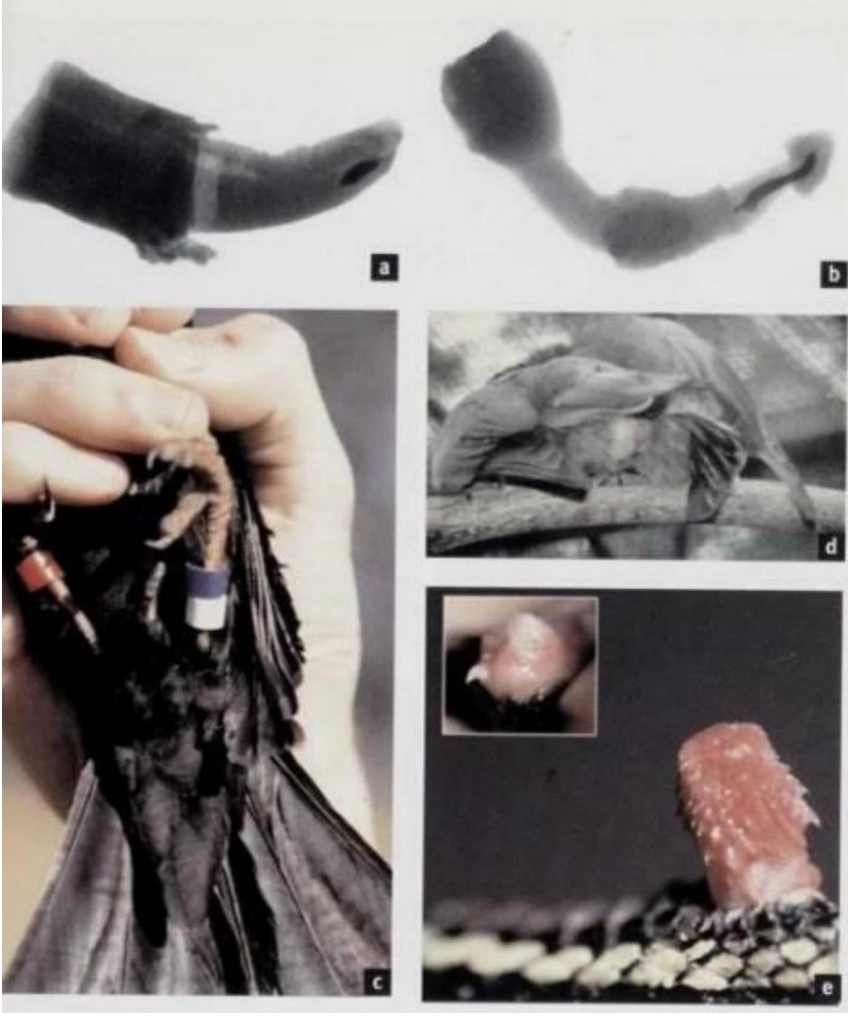


Иллюстрация 7. Изображения пенисов. У некоторых приматов — но не у человека — имеется кость пениса, или бакулюм, показанная здесь на рентгеновских снимках: (a) шимпанзе и (b) зеленой мартышки (глава 3).

(c) Птица с ложным пенисом: псевдопенис красноклювого буйволового ткачика уникален (глава 3).

(d) Еще одна уникальная структура: попугай-ваза использует свою огромную фаллообразную клоаку для образования «копуляционного замка» (глава 5).

(e) «Инструмент внутри инструмента»: колючий пенис краснобокой подвязочной змеи. На самом деле это один из двух ее гемипенисов; у основания каждого имеется по одному крупному крючку (вставка), с помощью которого самец удаляет копуляционные пробки, оставленные прежними самцами у уже осемененной самки (глава 3).



Иллюстрация 8. Конкуренция и конфликт при копуляции (глава 5).

(a) «Пена спаривания»: одну самку лягушки оседлали многочисленные претенденты, каждый из которых стремится оплодотворить яйца в ее пенном гнезде.

(b) «Орнитологическое изнасилование»: два самца кряквы пытаются принудительно совершить внепарную копуляцию с одной самкой.

(c) Защита отцовства: самец желтой равнокрылой стрекозы остается верхом на самке даже после окончания копуляции, не позволяя другим самцам ее осеменить.

(d) Травматическое осеменение: самец постельного клопа вводит сперму партнерше непосредственно через стенку ее тела.

(e) Полный и безусловный контроль самки: самки пятнистой гиены заставляют самцов буквально униженно добиваться копуляции. Неуклюжая поза самца обусловлена тем, что ему приходится проникать в направленный вперед клитор самки.

(f) «Фехтование пенисами» у морских червей. Каждая особь одновременно является и самцом, и самкой — это гермафродиты. Поднявшись друг против друга, они выворачивают пенисы наружу и пытаются осеменить партнера, одновременно избегая осеменения самих себя.

Микроскопические исследования Ретциуса показали, что хотя у большинства организмов, включая нас, сперматозоиды действительно напоминают головастиков, размеры и форма сперматозоидов разных видов отличаются невероятно сильно. Например, бессяжковые — наиболее примитивные насекомые — имеют дисковидные сперматозоиды, совершенно неспособные к самостоятельному движению. Некоторые многоножки тоже производят неподвижные сперматозоиды, но серповидной формы.

У жуков-вертячек сперматозоиды образуют скопления, которые под микроскопом напоминают перья: сотни отдельных сперматозоидов прикреплены к центральному стержню. Скопления разного размера встречаются у многих насекомых. В одном крайнем варианте сперматозоиды соединяются попарно, как у чешуйниц; в другом образуют значительно более крупные группы, как у кузнечиков и богомолов, где сотни и тысячи сперматозоидов соединяются головками и образуют почти сюрреалистические, словно у Дали, сперматодесмы.

В других группах животных такие агрегаты редки, но у американских сумчатых, например опоссума, сперматозоиды действуют как прекрасно скоординированные сиамские близнецы. Соединившись головками, пара плавает эффективнее. Механизм прост: жгутики бьются синхронно, но в противоположных направлениях, поэтому обычное боковое раскачивание головки одного сперматозоида компенсируется движением другого. В итоге пара меньше отклоняется в стороны и быстрее продвигается вперед.

Следствием такой улучшенной подвижности становится заметное увеличение доли сперматозоидов, достигающих области яйцеклеток: примерно один из каждых двадцати введенных. Это значительно эффективнее, чем, например, у кролика, где до яйцеклеток добирается лишь один из каждых 5 000–10 000 сперматозоидов. Такая эффективность опоссума, в свою очередь могла позволить ему уменьшить количество сперматозоидов, которое самцу приходится производить, хранить и эякулировать. По сравнению с другими сумчатыми сходного размера опоссум хранит и выделяет относительно мало сперматозоидов. Если вам интересно, что происходит с соединенной парой у яйцеклетки: непосредственно перед встречей с яйцом сперматозоиды разделяются, и только один из них сливается с женским пронуклеусом.[82]

ЛЮБАЯ ФОРМА, ЛЮБОЙ РАЗМЕР...

Хотя сперматозоиды заметно различаются формой головки и акросомы — округлой у человека, заостренной у зябликов, серповидной у крыс, — самый очевидный источник различий заключается в длине хвоста, или жгутика. У разных видов плодовых мушек длина сперматозоидов варьирует от примерно трети миллиметра (300 мкм) почти до шести сантиметров (60 000 мкм).[83] У млекопитающих длина сперматозоидов колеблется от всего 28 мкм у дикобраза до 349 мкм у медового кускуса — различие более чем в двенадцать раз.[84]

У рыб разнообразие тоже велико: от амебоидных клеток без жгутика у рыбы-слона до сперматозоидов австралийского рогозуба вполне обычной формы длиной 272 мкм. Аналогичная изменчивость встречается во всех группах животных. Почему?

Существуют три основные гипотезы, объясняющие, почему сперматозоиды разных видов столь сильно различаются по размеру и форме. Первая никак не связана с конкуренцией сперматозоидов и предполагает, что различия возникли под действием естественного отбора, препятствующего оплодотворению между представителями разных видов. Две другие связаны с конкуренцией сперматозоидов и предполагают, что различия в размерах сперматозоидов возникли в результате полового отбора — либо через выбор сперматозоидов

самкой, либо через конкуренцию между самцами, то есть между сперматозоидами разных самцов за возможность оплодотворения.[85]

Первая гипотеза является частью целого комплекса приспособлений, препятствующих скрещиванию не тех видов, — так называемых механизмов репродуктивной изоляции. Ее логика напоминает гипотезу «замка и ключа» для половых органов, которую мы рассмотрели и отвергли в предыдущей главе. Вероятно, можно отвергнуть и мысль о том, что различия в сперматозоидах возникли главным образом для уменьшения риска оплодотворения яйцеклеток чужого вида.

Хотя мне неизвестны прямые доказательства, механизмы, предотвращающие межвидовое оплодотворение, гораздо вероятнее действуют на более ранних, а не поздних стадиях размножения. Например, для человека в целом куда эффективнее распознать бонобо и отвергнуть его как потенциального полового партнера, чем положиться на гаметы и надеяться, что именно они исправят нашу ошибку.

Вторая и третья гипотезы исходят из принципа «больше — значит лучше» и предполагают, что крупные сперматозоиды способны превзойти сперматозоиды других самцов. У столь разных групп животных, как приматы, птицы, насекомые и нематоды, большие сперматозоиды действительно связаны с высоким уровнем конкуренции сперматозоидов. Виды, у которых эта конкуренция наиболее интенсивна, как правило, имеют более крупные сперматозоиды, чем виды, у которых она редка или отсутствует. Есть даже некоторые внутривидовые данные, показывающие, что крупные сперматозоиды успешнее.

Сперматозоиды луковичного клеща похожи на амеб и лишены жгутика, но при конкуренции с другими самцами размер сперматозоида оказывается важным фактором, определяющим успех оплодотворения. Кроме того, самцы клещей, производившие крупные сперматозоиды, одновременно производили их более одинакового, стабильного размера.

Почему крупные сперматозоиды могут быть успешнее? Согласно первой идее, самки предпочитают более крупные сперматозоиды и тем самым повышают собственный репродуктивный успех. Большие сперматозоиды могут приносить самке: (a) прямую выгоду; (b) гены

«привлекательности»; или (c) гены жизнеспособности. Рассмотрим эти варианты по очереди.

Самая очевидная прямая выгода, которую самка могла бы получить от крупного сперматозоида, — дополнительный вклад питательных веществ в оплодотворенную яйцеклетку, то есть зиготу. Эту идею проверили в замечательном сравнительном исследовании плодовых мушек, у которых длина сперматозоидов различается чрезвычайно сильно. Скотт Питник из Сиракузского университета посвятил значительную часть научной карьеры попыткам понять причины этой изменчивости. Особенно его интересуют гигантские сперматозоиды, и прежде всего сперматозоиды Drosophila bifurca. От головы до конца тела сама мушка имеет длину всего около 1,5 мм, тогда как ее сперматозоид достигает 58 мм — примерно длины вашего мизинца. Перенос сперматозоида длиной 58 мм от самца к самке потенциально представляет собой весьма неудобную операцию.

Решение мушки — свернуть сперматозоид и передавать такие клетки по одной. Невооруженным глазом отдельный сперматозоид выглядит лишь как крошечная точка, но под микроскопом напоминает спутанный клубок ниток. Первой задачей Питника и его коллеги Тима Карра было измерить эти клетки. Но как? Обычные методы оказались бесполезны. Тогда исследователи обратились к виртуальной реальности. Из множества двумерных изображений расправленного сперматозоида Питник и Карр создали гигантскую трехмерную виртуальную модель, внутрь которой можно было буквально «войти», чтобы проследить и измерить многочисленные витки сперматозоида.[86]

Питник и Карр пытались выяснить, вносит ли длинный хвост сперматозоида плодовой мушки какой-либо материальный вклад в зиготу. Для этого они сравнили процесс оплодотворения у нескольких видов с разной длиной сперматозоидов. Их прогноз был прост: если длинные сперматозоиды эволюционировали для снабжения зиготы дополнительными ресурсами, то при оплодотворении внутри яйцеклетки должна сохраняться большая доля хвоста именно у видов с длинными сперматозоидами.

Но оказалось наоборот. У D. bifurca внутри яйцеклетки сохраняется лишь 1,6 мм из 58-миллиметрового хвоста, тогда как у D. melanogaster — 1,8 мм из общей длины сперматозоида 1,9 мм. Функция остающегося

внутри фрагмента хвоста до сих пор неясна, а его судьба довольно бесславна: он оказывается в кишечнике личинки плодовой мушки и выводится наружу вместе с экскрементами вскоре после вылупления.

Вторая причина, по которой самка могла бы отдавать предпочтение длинным сперматозоидам, заключается в генетической выгоде для потомства. Длинные сперматозоиды — или сперматозоиды определенной формы — могут быть для самки, точнее для ее репродуктивного тракта, более «привлекательными», чем другие. Если ее яйцеклетки оплодотворяются «привлекательными» сперматозоидами, сыновья будут в свою очередь производить такие же привлекательные сперматозоиды, а дочери — предпочитать их при оплодотворении.

Иными словами, «привлекательность» сперматозоидов может наследоваться, хотя признаки, делающие их привлекательными, сами по себе не обязаны иметь какое-либо функциональное преимущество; они просто стимулируют женский репродуктивный тракт таким образом, что вероятность использования этих сперматозоидов для оплодотворения возрастает. Эта гипотеза пока не проверена, но после исключения идеи о том, что длинный хвост служит для снабжения зиготы Питник считает именно это наиболее вероятным объяснением гигантских сперматозоидов D. bifurca. На производство таких огромных сперматозоидов требуется семнадцать дней — значительно больше, чем на образование более мелких сперматозоидов у других плодовых мушек. Задержка возникает потому, что самцу приходится выращивать очень большие яички, в которых и формируются эти гигантские клетки. Это, в свою очередь, означает, что преимущества гигантских сперматозоидов должны быть весьма значительными, иначе они не могли бы компенсировать и задержку начала размножения, и уменьшение количества производимых сперматозоидов. Хотя Питник считает «привлекательность» наиболее правдоподобным объяснением столь огромных сперматозоидов, существует и другая возможность.

Третий тип выгоды, которую самка может получать благодаря выбору сперматозоидов, состоит в том, что их «привлекательность» не случайна, как в предыдущем примере, а действительно отражает жизнеспособность самца, который их произвел. Иначе говоря, самка может оценивать качество самца по качеству его сперматозоидов, а если

ее яйцеклетки оплодотворяются «привлекательными» сперматозоидами, она получает жизнеспособное потомство и сыновей, чьи сперматозоиды, в свою очередь, будут успешны.[87]

Существуют убедительные данные о том, что конкурентоспособность сперматозоидов наследуется, и логично предположить, что высококачественные самцы должны производить высококачественную сперму. Однако мне неизвестны исследования, показавшие, что потомство, зачатое благодаря особенно конкурентоспособным сперматозоидам, действительно более жизнеспособно, чем другое.

Успех сперматозоидов имеет еще одну неожиданную и чрезвычайно интересную сторону — роль матери самца. Способность сперматозоидов к оплодотворению во многом зависит от их митохондрий, то есть источника энергии. Митохондрии содержат собственную ДНК, и у большинства организмов они передаются потомству непосредственно от матери через оплодотворенную яйцеклетку. Получается, что способность сперматозоидов самца успешно конкурировать за оплодотворение в конечном счете контролируется его матерью!

Последняя гипотеза, способная объяснить межвидовые различия в размерах сперматозоидов, связана с конкуренцией между самцами. Ее основная идея состоит в том, что более крупные сперматозоиды конкурентоспособнее и потому с большей вероятностью оплодотворят яйцеклетки самки. Преимущество крупных сперматозоидов может заключаться в том, что они: (a) быстрее и достигают яйцеклетки раньше соперников; (b) обладают большими энергетическими запасами и потому дольше выживают в женском репродуктивном тракте; или (c) эффективнее преодолевают контрприспособления самки.

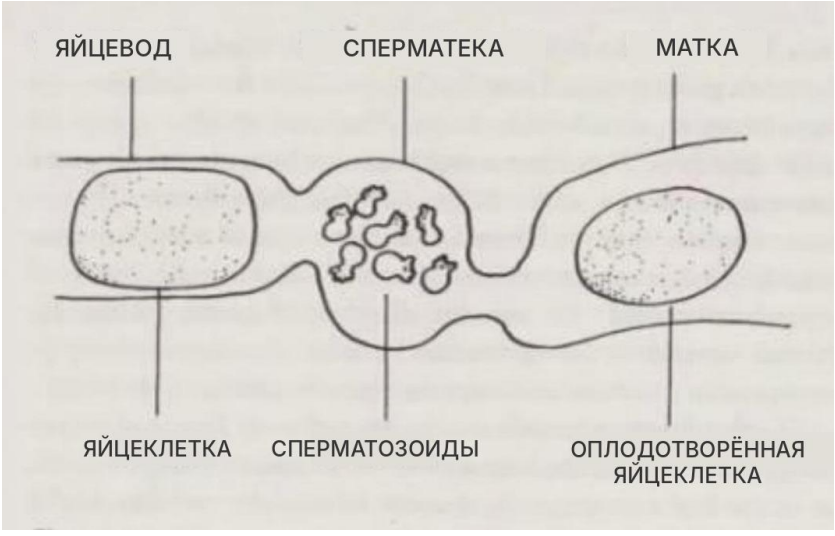


Рисунок 9. Женский репродуктивный тракт нематоды Caenorhabditis elegans. Яйцеклетки движутся слева направо и оплодотворяются сперматозоидами в сперматеке (по Ward and Carrel, 1979). См. также иллюстрацию 2, где показаны сперматозоиды.

Рассмотрим эти три подгипотезы по очереди. Первая, первоначально предложенная для млекопитающих, предполагает, что длинные сперматозоиды движутся быстрее коротких. В основе лежит представление о конкуренции сперматозоидов как о гонке: побеждает тот самец, чьи сперматозоиды быстрее всех доберутся до яйцеклетки.

Исследование червей дает убедительную поддержку этой идее. Сперматозоиды нематод похожи на амеб. Крейг Ла-Маньон из Аризонского университета показал, что более крупные сперматозоиды ползут быстрее мелких и оплодотворяют больше яйцеклеток.[88] Механизм поразителен. Каждый раз, когда самка производит яйцеклетку, та проходит через ее хранилище спермы, где и оплодотворяется. Но при прохождении яйцеклетка буквально вымывает из хранилища все остальные находившиеся там сперматозоиды (рис. 9). После того как яйцеклетка продвигается дальше по яйцеводу, сперматозоиды начинают гонку обратно в хранилище, чтобы занять позиции и оплодотворить следующую яйцеклетку. В этой гонке побеждают более крупные и быстрые сперматозоиды.

Однако у видов с более привычными сперматозоидами, снабженными жгутиком, предположение о прямой зависимости

скорости от длины не выдержало проверки. Скорость плавания, несомненно, влияет на вероятность оплодотворения, но нет четких свидетельств того, что длинные сперматозоиды действительно плавают быстрее коротких. Теория как раз предсказывает обратное: хотя более длинный хвост способен создавать большую движущую силу, это преимущество полностью компенсируется увеличением сопротивления воды. При прочих равных скорость плавания сперматозоида должна практически не зависеть от его длины. Прямые измерения подтверждают это: ни у птиц, ни у млекопитающих длинные сперматозоиды не плавают быстрее коротких.

Если размер не означает скорость, какое преимущество дает более крупный сперматозоид? Вторая возможность состоит в том, что длинные сперматозоиды лучше выживают, чем короткие. Пока, однако, нет убедительных данных ни в пользу, ни против этого предположения.

Третье возможное преимущество длинных сперматозоидов заключается в том, что они помогают самцам преодолевать контрприспособления самок. Яркий пример дает сравнительное исследование птиц. У разных видов певчих птиц длина сперматозоидов изменяется примерно от 50 до 300 мкм, и виды, у которых конкуренция сперматозоидов редка или отсутствует, имеют более короткие сперматозоиды, чем виды с интенсивной конкуренцией. Нет данных, что более длинные сперматозоиды птиц плавают быстрее или живут дольше, но одно соответствие совершенно очевидно: у разных видов длина сперматозоидов очень точно совпадает с длиной семенных канальцев-хранилищ в репродуктивном тракте самки (рис. 10).

Это позволяет предположить, что сперматозоиды и канальцы эволюционировали совместно, а главной мишенью отбора, создаваемого конкуренцией сперматозоидов, могли быть именно самки.[89] Джим Бриски, ныне работающий в Кентерберийском университете Новой Зеландии, и Боб Монтгомери из Университета Куинс в Онтарио предположили, что по мере усиления конкуренции сперматозоидов отбор благоприятствовал самкам с более длинными канальцами для хранения спермы, поскольку это каким-то образом позволяло им сохранять контроль над использованием сперматозоидов.[90] Ответом самцов в этой коэволюционной гонке стало

производство все более длинных сперматозоидов в непрерывной гонке за сохранение хотя бы части контроля над оплодотворением.

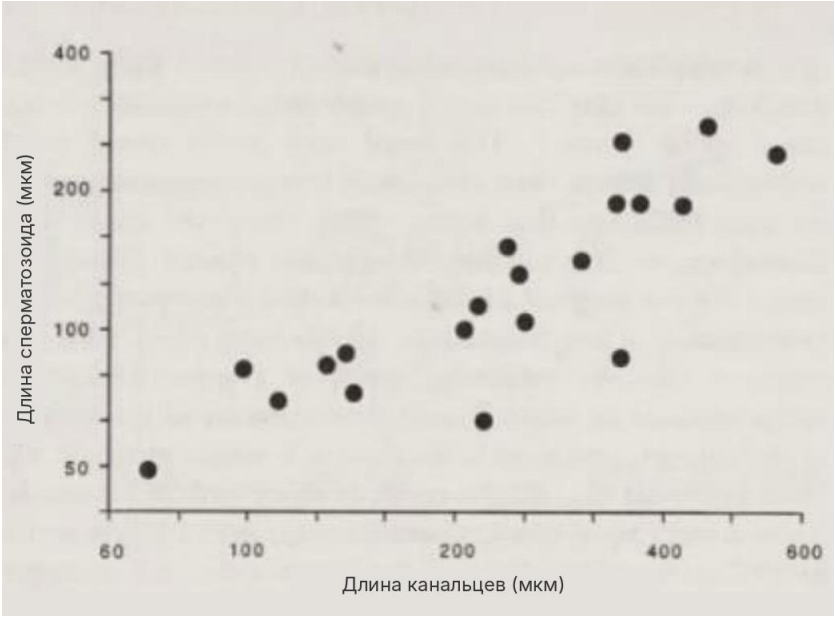


Рисунок 10. Связь между общей длиной сперматозоида и длиной канальцев для хранения спермы у воробьинообразных птиц. Каждая точка соответствует отдельному виду (по Briskie and Montgomerie, 1993).

Прежде чем закончить этот раздел, следует отметить еще один момент. Если крупные сперматозоиды действительно вытесняют мелкие, отбор должен благоприятствовать самцам, производящим более крупные сперматозоиды. Непрерывный направленный отбор в пользу увеличения размера сперматозоидов должен не только делать их крупнее, но и уменьшать разброс размеров внутри популяции. Такая эволюционная реакция вполне возможна, поскольку известно, что размер сперматозоидов наследуется. Более того, опыты по искусственному отбору показали, что размеры сперматозоидов можно изменить всего за несколько поколений.[91]

И все же, несмотря на очевидные преимущества крупных сперматозоидов, значительная изменчивость их размеров сохраняется даже в тех группах животных, например у птиц, где конкуренция сперматозоидов, по-видимому, благоприятствует более крупным клеткам.

Возникает вопрос: что сдерживает дальнейшую эволюцию сперматозоидов? Наиболее вероятный ответ — компромисс между размером сперматозоидов и их количеством. Если исход конкуренции зависит и от размера, и от числа сперматозоидов, то оптимальное соотношение этих двух показателей может очень сильно различаться у разных видов.

ИНДИВИДУАЛЬНАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ ВНУТРИ ЭЯКУЛЯТА

Значительная изменчивость сперматозоидов встречается и внутри одного самца. Североамериканская плодовая мушка Drosophila pseudoobscura производит сперматозоиды двух размеров: длинные — около 224 мкм — и короткие — около 120 мкм. Однако в оплодотворении участвуют только длинные формы.[92] Короткие содержат ядро и внешне выглядят полностью пригодными для оплодотворения, но фактически в нем не участвуют. Возникает очевидный вопрос: зачем они нужны?

Тот же вопрос задают с 1905 года, когда биологи обнаружили, что часть сперматозоидов в эякуляте бабочек вообще не имеет ядра и потому заведомо не может оплодотворять. У некоторых видов такие неоплодотворяющие безъядерные сперматозоиды [3] составляют более 90% эякулята, а значит, их функция, вероятно, весьма важна.

Предлагались три основные гипотезы. Во-первых, возможно, безъядерные сперматозоиды помогают транспортировать нормальные, ядерные сперматозоиды из яичек через женский репродуктивный тракт к месту оплодотворения. Во-вторых, они могут служить источником питания для ядерных сперматозоидов, для самки или даже для зиготы. Однако ни одно из этих предположений не получило подтверждения.

Третья идея заключается в том, что безъядерные сперматозоиды играют роль в конкуренции сперматозоидов. Это возможно двумя способами: либо они снижают эффективность спермы, оставшейся после предыдущих осеменений, либо служат дешевым способом создать объемный эякулят. Если самка «ощущает», что ее хранилище спермы

[3] Технические термины: apyrene — безъядерные, неоплодотворяющие сперматозоиды; eupyrene — ядерные, способные к оплодотворению.

заполнено, вероятность того, что она вскоре спарится с другим самцом, уменьшается.

Недавнее исследование одной моли, которую несколько сбивающим образом называют armyworm — «совкой-армейским червем» из-за того, что ее личинки массово передвигаются в поисках пищи, — показало следующее. При обычной копуляции самец вводит около 240 000 сперматозоидов, причем 95% из них безъядерные. Именно количество безъядерных сперматозоидов, остающихся в хранилище спермы самки, а не число ядерных сперматозоидов определяло, когда она спарится снова. Эти результаты представляют пока лучшее подтверждение гипотезы «дешевого наполнителя»: безъядерные сперматозоиды служат своеобразным балластом, заставляя самку «думать», что оплодотворяющей спермы у нее больше, чем на самом деле.[93]

РАСТОЧИТЕЛЬСТВО СПЕРМЫ?

Когда в XVIII веке было высказано предположение, что для оплодотворения нужен всего один из миллионов введенных сперматозоидов, под сомнение была поставлена мудрость Бога. Когда же окончательно подтвердилось, что только один или несколько сперматозоидов из всего эякулята действительно участвуют в оплодотворении, уже возник вопрос об эффективности естественного отбора.

Для эволюционного биолога подобная расточительность выглядит нелогичной. Самец, вводящий больше сперматозоидов, чем необходимо для надежного оплодотворения, вроде бы должен наказываться естественным отбором за напрасные затраты. В чем же эволюционное преимущество производства и введения такого огромного числа крошечных клеток?

С открытием конкуренции сперматозоидов Джефф Паркер дал ответ — по крайней мере частичный (см. главу 2). Когда с одной самкой спаривается более одного самца, увеличение числа сперматозоидов подобно покупке большего количества лотерейных билетов: чем больше билетов, тем выше шанс выиграть; чем больше сперматозоидов, тем выше вероятность оплодотворения.[94] Как мы видели в предыдущей главе, виды, у которых конкуренция сперматозоидов особенно сильна,

вкладывают много ресурсов в ткани, производящие сперму, потому что крупные яички способны образовывать больше сперматозоидов.

Сперматозоиды почти всегда значительно превосходят яйцеклетки по числу, но соотношение «сперматозоиды: яйцеклетки» у разных видов сильно различается. У некоторых насекомых на одну яйцеклетку приходится менее ста сперматозоидов, тогда как на другом полюсе — например у человека — счет идет на сотни миллионов сперматозоидов на одну яйцеклетку.

В 1960-е годы, задолго до того, как идея конкуренции сперматозоидов хотя бы мелькнула в воображении Джеффа Паркера, Джек Коэн предложил объяснение того, зачем самцы вводят так много сперматозоидов.[95] По мнению Коэна, расточительность спермы является следствием ошибок производства. Хотя он считал сперматозоиды дешевыми в производстве (см. главу 3), его логика состояла в том, что идеально сделанный сперматозоид создать трудно. Огромное количество ДНК должно быть чрезвычайно точно уплотнено и упаковано в головке, а в любой системе массового производства ошибки неизбежны. Если значение имеет абсолютное число безупречных продуктов, самый простой способ компенсировать высокий процент брака — производить больше.

Коэн подкрепил свою гипотезу, обнаружив статистически значимую связь между степенью «избыточности» сперматозоидов и одним из этапов их образования — кроссинговером мейотических хромосом. У разных видов для формирования сперматозоида требуется разное число таких обменов участками хромосом: от полного отсутствия кроссинговера у медоносной пчелы до примерно пятидесяти у козы. Коэн полагал, что при каждом кроссинговере существует около 20% вероятности ошибки, в результате которой образуется дефектный сперматозоид. У человека происходит около пятидесяти кроссинговеров на один сперматозоид, поэтому вероятность ошибки очень высока. Коэн даже оценил, что пригодным для оплодотворения может быть лишь один сперматозоид из миллиона.

Важным следствием гипотезы производственных ошибок является то, что на самок должен был действовать чрезвычайно сильный отбор, благоприятствующий способности избегать оплодотворения дефектными сперматозоидами. Иными словами, после осеменения

самка должна иметь очень эффективный механизм отбраковки некачественных клеток. Как мы видели в главе 3, именно это и происходит.

Объяснение Коэна, связывавшее избыточность сперматозоидов с частотой кроссинговера, было очень изящным, однако последующие исследования выявили несоответствие. Если интерпретация Коэна верна, то та же связь должна наблюдаться и для женских половых клеток. Но дальнейшая работа не обнаружила никакой корреляции между «избыточностью» яйцеклеток и частотой кроссинговера. Позже Джон Мэннинг и Эндрю Чемберлен из Ливерпуля предложили еще более хитроумное решение, объединив результаты Коэна с теорией конкуренции сперматозоидов.

Коэн предполагал, что частота кроссинговера фиксирована для каждого вида, а число производимых сперматозоидов просто приспосабливается к уровню производственного брака. Мэннинг и Чемберлен перевернули эту идею: чем больше кроссинговеров, тем меньше вероятность появления дефектов. В конце концов, кроссинговер перемешивает генетический материал между хромосомами и уменьшает вероятность того, что в одном сперматозоиде окажется неблагоприятное сочетание генов.

Их довод таков. Если в сперматозоидах возникают мутации, снижающие их конкурентоспособность, внутри одного эякулята уже будет происходить конкуренция между клетками за оплодотворение яйцеклетки. Если же — и это ключевой момент — одновременно существует конкуренция между сперматозоидами разных эякулятов, то есть регулярная конкуренция сперматозоидов между самцами, возникнет сильный отбор одновременно в пользу увеличения числа сперматозоидов и повышения уровня кроссинговера. Самец, чей эякулят содержит наибольшее число нормальных, не дефектных сперматозоидов, оплодотворит больше яйцеклеток.[96]

КОНТРОЛЬ СО СТОРОНЫ САМЦА

Легко понять, почему конкуренция сперматозоидов могла благоприятствовать относительно крупным эякулятам. У видов, где самки регулярно спариваются с несколькими самцами, репродуктивный успех самца, как правило, возрастает с количеством переданной спермы.

У видов с менее интенсивной конкуренцией отбор, напротив, благоприятствовал более скромным эякулятам.

Хотя у каждого вида есть типичное число сперматозоидов в одном эякуляте (см. таблицу 1 в главе 3), любой, кто когда-либо работал со спермой, знает, насколько сильно это число способно различаться даже у одного и того же самца. Значительная часть такой изменчивости, по-видимому, случайна, и для исследователей она служит постоянным источником раздражения: результаты становятся очень вариабельными и трудными для интерпретации. Однако часть различий в числе сперматозоидов связана с удивительной способностью самцов сознательно — в эволюционном смысле — регулировать величину эякулята.

У любого вида вероятность и интенсивность конкуренции сперматозоидов меняются в зависимости от ситуации. Представьте вид, у которого самки используют часть спермы для оплодотворения яйцеклеток вскоре после осеменения. Самец, встретивший девственную самку, сталкивается с гораздо меньшим риском конкуренции сперматозоидов, чем самец, спаривающийся с самкой, которую уже осеменял другой партнер. Следовательно, оптимальный размер эякулята в этих двух ситуациях различен. Девственной самке может быть достаточно относительно небольшого количества спермы, тогда как при спаривании с уже осемененной самкой самцу выгоднее ввести значительно больше сперматозоидов.

Разумеется, чтобы соответствующим образом регулировать величину эякулята, самец должен обладать и необходимыми анатомическими возможностями, и способом различать девственных и уже спаривавшихся самок. Сегодня накоплено множество данных, показывающих, что у некоторых видов имеются оба этих свойства.

Пол Дживофф, изучая размножение голубых крабов в рамках докторской работы в Мэрилендском университете, обнаружил, что самцы очень чувствительны к тому, была ли самка ранее осеменена.[97] Если самец встречал одну из примерно 12% самок, уже спаривавшихся с другим самцом, он вводил значительно больше сперматозоидов, чем при встрече с девственной самкой.

Как самцы отличают девственную самку от уже осемененной? У голубого краба самец, возможно, буквально «чувствует» это с помощью

пары удлиненных придатков — технически их называют плеоподами, — используемых для переноса спермы в тело самки. Эти вытянутые структуры вводятся внутрь самки и, по-видимому, способны определить, есть ли сперматозоиды в ее семенном хранилище. Если они там есть, самец копулирует дольше и вводит больше спермы.

Самые впечатляющие примеры регулирования эякулята наблюдаются у рыб с наружным оплодотворением. Синеголовый губан — тропическая рифовая рыба с необычной системой размножения и интенсивной конкуренцией сперматозоидов. Самок привлекают крупные ярко окрашенные самцы, защищающие традиционные места нереста. Завладев территорией, самец сохраняет ее на всю оставшуюся репродуктивную жизнь — всего около трех месяцев, после чего погибает.

У этого вида необычный жизненный цикл: особь может начать жизнь самцом и вырасти до доминирующего производителя, а может сначала быть самкой и лишь после достижения достаточно крупных размеров сменить пол и начать функционировать как самец. Выигрыш от статуса доминирующего нерестящегося самца огромен: во время ежедневного дневного нереста к нему могут приходить десятки самок. Поэтому на территориальных самцов действовал сильный отбор в пользу способности производить большие запасы спермы.

В самой простой ситуации, когда поблизости нет других самцов и риск конкуренции отсутствует, территориальный самец определяет, сколько сперматозоидов выделить, главным образом по размеру самки: число выпускаемых ею яйцеклеток тесно связано с ее величиной. В идеальном мире самец мог бы выделять ровно столько спермы, чтобы оплодотворить все яйцеклетки самки. Но он этого не делает — потому что его интересы и интересы самки не совпадают.

С эволюционной точки зрения каждой самке губана выгодно, чтобы были оплодотворены все ее яйцеклетки. Самцу же совсем не обязательно заботиться об этом. Его задача — максимизировать собственный общий репродуктивный успех, и лучше всего он достигает этого, немного «недодавая» спермы каждой самке. Он выпускает чуть меньше сперматозоидов, чем требуется для оплодотворения всех ее яйцеклеток, зато благодаря такой экономии способен в целом оплодотворить яйца большего числа самок. Это наглядный пример

полового конфликта — и, по-видимому, пример, в котором выигрывают самцы.[98]

Но это еще не все. Когда рядом присутствуют другие самцы — «воры нереста», которые быстро подскакивают и выпускают сперму одновременно с территориальным самцом, — ситуация усложняется. При умеренном числе таких нарушителей территориальный самец просто увеличивает количество спермы. Однако если число соперников превышает определенный порог, он, наоборот, уменьшает количество выделяемых сперматозоидов.[99]

Стратегию эякуляции самца — то есть количество спермы, которое он готов «вложить» в конкретный нерест — можно сравнить с тем, сколько усилий вы готовы потратить, защищая свое забронированное место в поезде. Если на него претендует один или даже два пассажира, вы готовы спорить и отстаивать свое право. Но если ваше место решила занять целая компания футбольных хулиганов, лучшая стратегия — по крайней мере с точки зрения долгосрочного выживания — уступить. Когда конкуренция становится слишком сильной и шансы на оплодотворение малы, нет смысла расходовать сперму впустую.

Точные изменения, которые самец губана вносит в величину эякулята, требуют одновременно учитывать и размер нерестящейся самки, и силу конкуренции. Именно подобную биологическую «точность» особенно любят приводить в пример креационисты, утверждая, что столь тонкий контроль никак не мог возникнуть случайно. Для тех, кто понимает эволюцию, точность эякуляции губана демонстрирует лишь эффективность эволюционного процесса. Самец не принимает сознательного решения, сколько сперматозоидов выпустить. Просто естественный отбор устранял тех самцов, которые не умели соответствующим образом регулировать их количество.

МАГИЯ СЕМЕННОЙ ЖИДКОСТИ

Сперматозоид млекопитающего умеет три вещи: плавать, плавать очень быстро и проделывать отверстие во внешней оболочке яйцеклетки. Обычное движение обеспечивается жгутиком, который, используя энергию митохондрий, совершает характерные биения. Сперматозоиды разных видов млекопитающих плавают по-разному и с разной

скоростью — вероятно, в соответствии с особенностями яйцевода самки, в котором им приходится двигаться.

Если посмотреть под микроскопом на образец живой спермы, главное впечатление — непрерывное движение: быстрое, бурное и хаотичное. Распространенное заблуждение состоит в том, что именно такое энергичное плавание переносит сперматозоиды от места осеменения к яйцеклетке на другом конце яйцевода — у человека это расстояние около 15–20 см. Но это лишь меньшая часть истории.

В действительности сперматозоиды продвигаются благодаря сочетанию собственной подвижности и активного транспорта со стороны женского репродуктивного тракта — примерно как человек, идущий по движущейся дорожке в аэропорту, хотя реальный процесс гораздо сложнее. Физиологи размножения изучали транспорт сперматозоидов чрезвычайно подробно и выяснили, что это головокружительно сложная система взаимодействий между самими сперматозоидами, семенной жидкостью и женским репродуктивным трактом.

Например, семенная жидкость, в которой сперматозоиды вводятся в тело самки, влияет и на характер их движения, и на реакцию женского репродуктивного тракта. Более того, наружная поверхность самих сперматозоидов изменяется по мере продвижения по этой своеобразной «движущейся дорожке». Путь далеко не прямой: скорость движения меняется на разных его участках, а сама дорога содержит множество ловушек и фильтров, поэтому лишь немногие из первоначального огромного числа сперматозоидов добираются до конца.[100]

По мере продвижения вверх по яйцеводу сперматозоиды проходят подготовку к оплодотворению — процесс, называемый капацитацией. По неясным причинам капацитация, по-видимому, характерна только для млекопитающих; сперматозоидам рептилий и птиц подобная подготовка не требуется.

Большую часть пути сперматозоиды млекопитающих находятся в тесном физическом контакте с поверхностью женского репродуктивного тракта — словно приклеены к движущейся дорожке. Когда они добираются до верхней части тракта, в область перешейка яйцевода, начинается капацитация. Одновременно — возможно, в ответ на овуляцию — поведение сперматозоидов резко меняется. Вместо

сравнительно ровного поступательного движения они переходят в состояние гиперактивности. Их движения становятся быстрее и беспорядочнее, благодаря чему сперматозоиды отрываются от поверхности яйцевода и повышают вероятность столкновения с яйцеклеткой. А после встречи эта дополнительная активность, вероятно, помогает им проникнуть внутрь яйцеклетки.[101]

Что определяет, какой именно сперматозоид из эякулята оплодотворит яйцеклетку самки? Это вопрос, на который андрологи и специалисты клиник экстракорпорального оплодотворения больше всего хотели бы знать ответ. Несмотря на годы исследований и огромные финансовые стимулы, ответа пока нет.

Но кое-что андрологи знают довольно уверенно: эякуляты разных самцов сильно различаются по способности к оплодотворению. Иногда причина очевидна. Эякулят с небольшим числом сперматозоидов, с малой долей нормально выглядящих клеток или с вяло движущимися сперматозоидами с меньшей вероятностью приведет к оплодотворению, чем образец, где сперматозоидов много, они нормальной формы и энергично движутся. Однако у нечеловеческих животных даже самцы, сперматозоиды которых выглядят совершенно нормальными могут сильно различаться по способности к оплодотворению: одни особи стабильно превосходят других. Мой коллега Гарри Мур из Шеффилдского университета изучал, что делает эякулят хряка особенно эффективным. Ответ — подвижность. Причем важно не только то, насколько быстро движутся сперматозоиды, но сочетание скорости и того, как долго эта скорость сохраняется. У свиней — и, как оказалось, у людей — самцы, чьи сперматозоиды долго остаются быстрыми, имеют наилучшие шансы на оплодотворение.[102] То же справедливо для домашних кур: петухи с наиболее энергичными сперматозоидами оказываются лучшими оплодотворителями.[103]

С моей точки зрения, неприятность заключалась в том, что до недавнего времени почти все такие опыты проводили со спермой только одного самца. По-настоящему нужны были эксперименты по конкуренции сперматозоидов, в которых равное число живых сперматозоидов двух разных самцов, различающихся подвижностью, смешивали бы и вводили самкам. Вместе с Дэвидом Фроманом из Университета штата Орегон мы провели такой опыт с петухами, чьи

сперматозоиды заранее прошли своего рода «прослушивание» на подвижность. Когда мы поставили самцов с быстрыми сперматозоидами против самцов с медленными, победа быстрых была безоговорочной.[104]

БУНТ В СЕМЕННОЙ ЖИДКОСТИ

Когда-то считалось, что плазма крови — всего лишь транспортная среда для эритроцитов и лейкоцитов. Но затем Луи Пастер и другие показали, что в сыворотке невидимо скрывается невероятно сложная иммунная система. Примерно так же первоначально семенную жидкость рассматривали лишь как транспортную среду для «семенных животных», то есть сперматозоидов.

Между тем уже одно огромное межвидовое разнообразие объема и консистенции семенной жидкости должно было подсказать, что ее роль гораздо сложнее. Самец индейки, которого в птицеводстве ласково называют tom, образует эякулят почти без семенной жидкости: всего около 0,22 микролитра семени, содержащего 1,6 миллиарда сперматозоидов. На другом полюсе — хряк, который способен выделить около половины литра семени с 100 миллиардами сперматозоидов. Иными словами, каждый сперматозоид хряка буквально «купается» примерно в 5 микролитрах семенной жидкости, тогда как на один сперматозоид индейки приходится всего около 0,0001 микролитра.

Физиологи размножения млекопитающих чрезвычайно подробно описали химический состав семенной жидкости у различных домашних животных, в том числе быков, хряков и баранов. Однако объяснение огромных различий в составе обычно оставалось довольно ограниченным: если спросить исследователей, они чаще всего скажут, что семенная жидкость обеспечивает сперматозоидам защитную и питательную среду.[105]

Лишь сравнительно недавно было предложено более циничное объяснение. Помимо защиты сперматозоидов, семенная жидкость может служить средством манипуляции самкой. Если вдуматься, это почти очевидно: любой самец, выделяющий с семенной жидкостью вещества, которые облегчают транспорт его сперматозоидов по яйцеводу самки, ускоряют овуляцию или каким-либо иным способом повышают вероятность оплодотворения, получает огромное преимущество в конкуренции сперматозоидов.

Именно это и происходит, причем один из самых наглядных примеров дает совершенно непримечательный организм — обычная комнатная муха.[106] Ее семенная жидкость представляет собой настоящий химический коктейль. Некоторые вещества имитируют соединения, естественным образом присутствующие в организме самки, и запускают процесс откладки яиц. Побуждая самку отложить яйца раньше, чем она сделала бы это сама, самец повышает вероятность того, что для их оплодотворения будет использована именно его сперма.

Нетрудно представить, как мог развиться такой механизм. Вообразим мутантного самца, в семенной жидкости которого появилось сильное химическое «убеждающее средство». При прочих равных такой самец оставит больше потомства, чем тот, кто не заставляет самку преждевременно откладывать яйца, просто потому, что его сперма с большей вероятностью будет использована до смерти самки. Как только самки по какой-либо причине начинают спариваться с несколькими самцами, выгода от ускорения откладки яиц становится для самца еще больше.

Второй тип соединений в семенной жидкости комнатной мухи подавляет половую восприимчивость самки. Подобные вещества-антиафродизиаки встречаются у ряда насекомых и змей.

У некоторых видов они лишь ненадолго задерживают возвращение самки к половой восприимчивости, но у комнатной мухи эффект поразителен: после спаривания самка теряет интерес к сексу до конца жизни. В результате самец фактически гарантирует себе оплодотворение всех ее яиц. Меня всегда поражает, что организм, который кажется нам настолько незначительным, что мы без раздумий прихлопываем его мухобойкой, способен скрывать в своем крошечном теле столь сложные процессы.

Совершенный эякулят с точки зрения самца — тот, который способен убивать или выводить из строя сперматозоиды соперников, уже хранящиеся в репродуктивном тракте самки. Как мы видели на примере опытов Бейтмана с плодовыми мушками, у многих, хотя и не у всех видов, последний самец, спарившийся с самкой, оплодотворяет большую часть ее яйцеклеток. Кроме того, давно известно: чем чаще спаривается самка плодовой мушки, тем короче ее жизнь.

Поначалу сокращение продолжительности жизни объясняли высокой ценой производства яиц. Поскольку у самцов частые спаривания не приводили к такому же сокращению жизни, предполагали, что производство яйцеклеток обходится дороже, чем производство сперматозоидов. Но серия экспериментов показала, что причина заключалась не в образовании яиц, а в самом осеменении.

Тогда исследователи, почти как Спалланцани, пытавшийся определить, какой компонент семени вызывает оплодотворение, разработали эксперименты, чтобы выяснить, что именно повреждает самок — сперматозоиды или семенная жидкость. Им повезло: в распоряжении была мутантная линия плодовых мушек, самцы которой вводили семенную жидкость, но не имели сперматозоидов. Самки, спаривавшиеся с такими самцами, демонстрировали такое же сокращение продолжительности жизни.[107]

И тогда стало ясно: преимущество спермы последнего самца и сокращение жизни самки связаны между собой. Подобно самцу комнатной мухи, самец плодовой мушки передает с семенем химические вещества, управляющие физиологией самки: они ускоряют откладку яиц, на некоторое время подавляют желание повторно спариваться и — что важнее всего — выводят из строя сперматозоиды соперников. Однако вещества, повреждающие чужую сперму, химически сходны с компонентами паучьего яда и токсичны для самой самки плодовой мушки. С точки зрения самца это несущественно: если самка успеет отложить хотя бы одну партию яиц, оплодотворенных его спермой, уменьшение ее будущей продолжительности жизни ему безразлично.

У Drosophila, по-видимому, эту конкретную битву полов выигрывают самцы.[108]

Можно спросить: почему же самки позволяют так собой манипулировать? Возможно, им трудно выработать эффективные контрмеры, особенно если вещества семенной жидкости самца имитируют собственные гормоны самки, стимулирующие откладку яиц. Кроме того, контрприспособления самки будут развиваться только тогда, когда их выгода превышает затраты времени и энергии.

Тем не менее коэволюция мужских и женских репродуктивных признаков у Drosophila представляет собой настоящую гонку

вооружений — столь же ожесточенную, как между хищниками и жертвами или паразитами и хозяевами. В остроумном эксперименте Уильям Райс из Калифорнийского университета в Санта-Крузе показал, что если самкам плодовых мушек не позволять эволюционировать одновременно с самцами, способности мужской спермы вытеснять сперму соперников быстро становятся еще более вредными для самок.[109]

Из этого следует, что в нормальных условиях самки эволюционируют почти максимально быстро в ответ на мужские признаки, но постоянно чуть-чуть отстают. В другом исследовании Райс и его аспирант Бретт Холланд создали противоположную ситуацию: они исключили возможность полового отбора, заставив самцов и самок плодовых мушек жить в условиях строгой половой моногамии. В отличие от природной ситуации и предыдущего опыта интересы двух полов теперь почти совпадали. Как и предсказывалось, за несколько поколений эякуляты становились все менее опасными для самок, поскольку при таких условиях самцам было выгодно, чтобы самки оставались репродуктивно активными как можно дольше.

В этой главе мы рассмотрели основные особенности мужских и женских половых клеток, а у самцов — также среды, в которой сперматозоиды переносятся в тело самки, с точки зрения конкуренции сперматозоидов. Основное внимание было уделено самцам не из-за шовинизма, а потому, что об эякулятах известно гораздо больше, чем о яйцеклетках. Отчасти это связано с тем, что эякуляты просто легче изучать, хотя полностью исключить возможность «шовинистического» восприятия я не могу. Более сильная изменчивость эякулятов по сравнению с яйцеклетками также согласуется с мыслью, высказанной в первой главе: отбор обычно действует на самцов интенсивнее, чем на самок.

В следующей главе мы рассмотрим, каким образом сперматозоид и яйцеклетка двух полов встречаются друг с другом и создают новый организм.

ГЛАВА 5

КОПУЛЯЦИЯ, ОСЕМЕНЕНИЕ И ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

«Homo sapiens находится под угрозой вымирания от чрезмерного совокупления». К. МАКСУЭЛЛ, «Сексуальная одиссея» (1996)

Животные, которых нам чаще всего приходится видеть во время копуляции, — насекомые, домовые воробьи, собаки и иногда сельскохозяйственные животные. Поскольку разглядывать подобные сцены обычно считается неприличным, мы редко наблюдаем их внимательно. Еще реже задаемся вопросом, почему некоторые насекомые остаются соединенными столь долго, почему домовые воробьи совокупляются десять или двадцать раз подряд или почему собаки образуют длительный «копуляционный замок», который не удается разорвать даже ведрами воды.

В большинстве случаев назначение копуляции — осеменение, то есть перенос эякулята от самца к самке. А назначение копуляции и осеменения, как правило, — оплодотворение. Однако вероятность того, что отдельное осеменение приведет к оплодотворению, у разных видов чрезвычайно различна.

Учитывая число сперматозоидов в одном эякуляте, самке обычно достаточно спариться один раз или максимум несколько раз за один репродуктивный цикл, чтобы получить достаточно спермы для оплодотворения всех яйцеклеток. Огненный муравей — неприятный завезенный вид на юге США — дает крайний пример. Девственная матка покидает гнездо в брачном полете и спаривается с одним самцом, который вводит ей около семи миллионов сперматозоидов. Самец после этого — не более чем одноразовый «летающий пенис» — вскоре погибает, а самке запаса спермы хватает на всю жизнь, примерно на семь лет. За это время она производит около 2,6 миллиона оплодотворенных яиц; в среднем на каждое расходуется всего около трех сперматозоидов — одна из самых эффективных систем использования спермы среди

животных. На другом полюсе — львицы, которые для наступления одной беременности совокупляются несколько тысяч раз.[1]

Поскольку одной порции семени зачастую достаточно для оплодотворения всех яйцеклеток самки, между полами возникает потенциальный конфликт по поводу частоты копуляций.

Для самцов «больше» почти всегда означает «лучше», потому что частые копуляции повышают шансы победить в конкуренции сперматозоидов. Для самок меньшее число спариваний может быть выгоднее, хотя иногда именно многократные копуляции становятся способом уменьшить или разрешить конфликт с самцами. Конкуренция между самцами за оплодотворение яйцеклеток и конфликт между самцами и самками за контроль над оплодотворением — две главные эволюционные силы, сформировавшие копуляцию и осеменение.

Однако конкуренция и конфликт между полами начались задолго до появления копуляции — еще до того, как возникли пенисы и влагалища. Поэтому эту главу мы начнем с наружного оплодотворения. Затем перейдем к внутреннему оплодотворению — помещению спермы внутрь репродуктивного тракта самки посредством копуляции. Основной вопрос будет заключаться в том, как конкуренция между самцами и конфликт между полами сформировали форму и частоту копуляционного поведения и в конечном счете сам процесс оплодотворения.

РАССЕИВАНИЕ СПЕРМЫ

Водные беспозвоночные — морские звезды, морские ежи, актинии, кораллы, голотурии и некоторые черви — используют, пожалуй, одну из самых простых форм размножения. Эти животные, которых называют видами с массовым выбросом гамет, просто выпускают половые клетки в воду.

По сравнению с нашей системой это кажется удивительно простым. Однако внешняя простота скрывает серьезные проблемы, с которыми сталкиваются мужские и женские гаметы, пытаясь найти друг друга. Главная проблема — разбавление, особенно в проточной воде, где потенциальные партнеры могут вообще никогда не увидеть друг друга — даже если у них есть глаза, а у многих их нет. Даже если партнеры

находятся рядом, местная турбулентность способна разнести сперматозоиды и яйцеклетки в разные стороны и не дать им слиться.

Поэтому для самок таких видов добиться оплодотворения яйцеклеток — одна из главных проблем, ситуация почти не встречающаяся у животных с внутренним оплодотворением. Ограниченность спермы — один из важнейших факторов, формирующих репродуктивную биологию видов с массовым выбросом гамет.

На первый взгляд может показаться нелогичным, что у таких животных одновременно важна и конкуренция сперматозоидов, но при определенных условиях это действительно так. У видов с массовым выбросом гамет яйцеклетки разных самок конкурируют между собой за ограниченное количество спермы, а сперматозоиды разных самцов — за возможность оплодотворить эти яйцеклетки. Совместное действие двух процессов привело к тому, что оба пола производят колоссальное количество половых клеток.

Из двух факторов — нехватки спермы и конкуренции сперматозоидов — обычно более важным считают первый. На это указывают несколько обстоятельств. Во-первых, редко бывает так, чтобы у одной особи оплодотворялись абсолютно все яйцеклетки. Во-вторых, доля тканей тела, отданная под производство половых клеток, у самцов и самок примерно одинакова — необычная ситуация по сравнению с видами с внутренним оплодотворением. Кроме того, вложения в репродуктивные ткани могут быть огромными: у некоторых морских звезд гонады составляют более трети массы тела и у самцов, и у самок.

Помимо производства огромного количества гамет, вероятность оплодотворения повышают и другие приспособления. Подвижные животные — морские звезды, черви, голотурии — перед нерестом собираются в скопления. Неподвижные виды, например кораллы и актинии, синхронизируют выброс гамет, часто используя для этого сигналы окружающей среды.[2]

В конце 1960-х годов, будучи школьником, я с удовольствием читал книгу Ральфа Бухсбаума «Животные без позвоночника», впервые опубликованную в 1933 году и до сих пор достойную чтения. Две вещи особенно врезались мне в память: ангельски округлое лицо Бухсбаума

на задней обложке и его описание синхронного нереста двух видов морских червей.

Первый пример — взрывной способ размножения бермудского огненного червя. Каждый месяц, через несколько дней после полнолуния, самки вскоре после захода солнца всплывают и начинают плавать по кругу, испуская зеленоватое фосфоресцентное свечение. Затем появляются более мелкие самцы: они мигают собственными огоньками, стремительно приближаясь к самкам. Когда самцы и самки встречаются, они одновременно словно «взрываются», выпуская сперматозоиды и яйцеклетки в море. Другой вид — палоло, обитающий в южной части Тихого океана, — размножается одним грандиозным массовым нерестом раз в год, но, в отличие от огненного червя, после этого не погибает. Гонады развиваются в задней части тела, и примерно через неделю после ноябрьского полнолуния эта репродуктивная часть тела палоло отделяется и всплывает к поверхности, по пути выпуская половые клетки. Массовый нерест длится немногим больше часа, а море в это время напоминает суп с вермишелью и постепенно становится молочно-белым по мере выброса сперматозоидов и яйцеклеток.

Для жителей Самоа это настоящий дар небес: «Они собирают их ведрами и устраивают большой пир, объедаясь так же, как мы на Рождество». Бухсбаум описывал этот праздник червей в 1930-е годы, но первое сообщение относится почти на столетие раньше, когда появление английских моряков совпало по времени с массовым выходом палоло. Этот праздник продолжается и сегодня.[3]

Два аспекта необычной репродуктивной биологии палоло Бухсбаум не обсуждал — конкуренцию сперматозоидов и их ограниченность. Наружное оплодотворение такого типа представляет собой настоящий всеобщий хаос, создающий сильный отбор в пользу самцов с быстро движущимися сперматозоидами и самок с яйцеклетками, эффективно захватывающими сперматозоиды для оплодотворения.

Большинство рыб используют наружное оплодотворение, и их системы размножения отличаются поразительным разнообразием — от социальной моногамии до гигантских массовых нерестилищ сельди, трески и груниона. Для самцов некоторых видов, например лососей, нерест может быть единственным событием такого рода в жизни; для других, таких как синеголовый губан, он происходит десятки раз в день.[4]

Высокая подвижность обоих полов и то обстоятельство, что доступ к готовым к оплодотворению яйцеклеткам весьма предсказуем, хотя и кратковременен, означают, что у многих рыб с наружным оплодотворением конкуренция сперматозоидов чрезвычайно сильна. У мойвы, где нерестовая группа состоит из трех рыб — двух самцов и одной самки, — эта конкуренция неизбежна. Во время экспедиции вдоль побережья Лабрадора в 1867 году лейтенант У. А. Чиммо внимательно наблюдал и описал их поведение:[5]

«Способ нереста мойвы — одно из самых любопытных обстоятельств ее естественной истории. Самцы несколько крупнее самок и имеют по обеим сторонам спины нечто вроде выступающего гребня, похожего на карнизы дома, которого у самки нет. Когда самка приближается к берегу, чтобы выметать икру, ее сопровождают два самца, которые тесно зажимают ее между собой... В таком положении все трое с большой скоростью устремляются на песок, и самцы посредством какой-то незаметной внутренней силы сжимают тело самки между своими телами, заставляя икру выйти через отверстие у хвоста. После этого все три мойвы расходятся и, изо всех сил работая плавниками в мелком прибое, обычно благополучно возвращаются в глубину».

ВНУТРЕННЕЕ ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Когда самец и самка способны сблизиться до выпуска половых клеток, общая вероятность оплодотворения возрастает, особенно для самки. Но во время массового нереста одновременно становится чрезвычайно интенсивной и конкуренция между сперматозоидами разных самцов. Любой самец, которому удавалось приблизиться еще сильнее или поместить сперму непосредственно внутрь самки, получал бы преимущество перед соперниками.

Считается, что конкуренция между сперматозоидами разных самцов была одним из важных факторов эволюции внутреннего оплодотворения,[6] которое встречается и у ряда морских организмов, например у усоногих ракообразных. Внутреннее осеменение, разумеется, стало необходимым условием и для жизни на суше, а переходным механизмом здесь служил сперматофор — заранее «упакованный» эякулят.

Сама копуляция, вероятно, возникла еще позже. Самцы некоторых очень примитивных животных, например клещей, просто оставляют сперматофоры на поверхности, а самки затем находят их. Последовательность эволюционных этапов, приведших к внутреннему оплодотворению, по-видимому, выглядела так: сначала наружное оплодотворение, затем внутреннее оплодотворение с внешним сперматофором, затем копуляция, при которой сперматофор помещался внутрь самки, и, наконец, копуляция с переносом свободных сперматозоидов непосредственно в ее тело.

Первоначальной силой отбора, благоприятствовавшей внутреннему оплодотворению, могло быть стремление избежать конкуренции сперматозоидов, но конечный результат оказался прямо противоположным. Вместо уменьшения конкуренции каждый этап перехода от наружного к внутреннему оплодотворению создавал новые возможности для самцов превзойти друг друга.

Помимо новых селективных давлений на самцов, возникающих из-за конкуренции сперматозоидов, внутреннее оплодотворение породило и другие требования: теперь сперматозоиды должны были выживать и долго сохранять жизнеспособность внутри чрезвычайно враждебного женского репродуктивного тракта. Именно для подготовки сперматозоидов к этому опасному путешествию у видов с внутренним оплодотворением возникли специальные участки, где клетки получают последние необходимые изменения перед использованием. У видов с наружным оплодотворением — рыб или лягушек — нет ничего, аналогичного придатку яичка у млекопитающих или семенным клубочкам у птиц (см. главу 3), потому что их сперматозоидам приходится иметь дело в основном лишь с водой и обычно всего несколько секунд или минут.

Для самок внутреннее оплодотворение, по крайней мере сначала, могло быть выгодным, поскольку увеличивало вероятность оплодотворения яйцеклеток. Но одновременно оно принесло целый водоворот противоречивых селективных давлений. Репродуктивный тракт, предоставляя дорогу сперматозоидам, одновременно открывал паразитам и другим патогенам прямой путь к гонадам и другим внутренним органам.

Поэтому на самок должен был действовать сильный эволюционный отбор, заставлявший не пускать внутрь болезнетворных «чужаков», но пропускать сперматозоиды — по крайней мере некоторые из них. Пока самцы продолжали конкурировать за оплодотворение, стараясь вводить больше сперматозоидов, чем соперники, самкам, как мы видели в главе 3, приходилось тщательно регулировать количество спермы в своем репродуктивном тракте. Не менее важно было избегать оплодотворения сперматозоидами другого вида.

Размножающиеся самцы обычно чрезвычайно мотивированы и часто малоразборчивы. Эякуляция обходится сравнительно дешево, поэтому, вероятно, существовало слабое давление отбора против попыток спариваться с представителями другого вида. Более того, отбор мог даже благоприятствовать недостаточной разборчивости самцов: кто медлит, тот проигрывает.

Для самки, напротив, осеменение и оплодотворение «не той» спермой может быть чрезвычайно дорого: целая партия богатых питательными веществами яйцеклеток окажется обреченной. Поэтому отбор должен был сделать самок очень избирательными в отношении количества и качества удерживаемой спермы. К этой теме мы подробно вернемся в главе 6.

МЕСТО ОТЛОЖЕНИЯ СЕМЕНИ

В большинстве случаев главный смысл копуляции — поместить семя внутрь женского репродуктивного тракта. С точки зрения самца, чем ближе сперматозоиды оказываются к яйцеклеткам, тем выше его шансы на оплодотворение. С точки зрения самки, чем дальше от яйцеклеток она может удерживать сперму самца, тем больше ее контроль над процессом оплодотворения.

Этот конфликт интересов объясняет многое в разнообразии репродуктивной анатомии. У самцов эволюционировали длинные пенисы, позволяющие помещать сперму в наиболее выгодное положение; у самок — длинные репродуктивные пути, сохраняющие часть контроля. Для самки наиболее эффективный способ контролировать события — иметь собственное хранилище спермы.

У самок большинства насекомых имеется одно или несколько вместилищ, где сперматозоиды сохраняются до использования для

оплодотворения яиц. Обычная схема такова: сперма сначала помещается в мешкообразный орган — копулятивную сумку (bursa copulatrix), после чего часть сперматозоидов отбирается для длительного хранения.

У крошечного зернового долгоносика, поражающего коровий горох, самец вводит непосредственно в копулятивную сумку в среднем около 46 000 сперматозоидов — намного больше, чем самке действительно нужно. Из них она отбирает примерно 6 200 клеток, то есть около 15% исходного эякулята, для длительного хранения в сперматеке.[7] Остальные сперматозоиды, оставшиеся в сумке, самка переваривает — ничего не должно пропадать. Сперматозоиды, хранящиеся в сперматеке, затем используются по мере необходимости для оплодотворения яиц в течение примерно семи–десяти дней яйцекладки.

У птиц, по крайней мере у видов без пениса, стремительный «клоакальный поцелуй» скрывает довольно сложную последовательность движений. Клоака птицы служит общим выходом и для кишечника, и для репродуктивного тракта. Когда две клоаки соприкасаются, самка выворачивает яйцевод наружу так, что он слегка выступает из клоаки. Самец помещает вязкий эякулят на эту поверхность, а когда самка втягивает яйцевод обратно, сперматозоиды увлекаются внутрь влагалища. У некоторых видов все это происходит за долю секунды.[8]

Место, куда откладывается семя у млекопитающих, изучено очень хорошо. В этом нет ничего удивительного: размножение сельскохозяйственных животных — крупного рогатого скота, овец и свиней — имеет большое коммерческое значение, а человеческая репродукция представляет огромный клинический интерес. Мыши, крысы и хомяки в этом отношении служили удобными и дешевыми моделями для изучения человека.

Существуют две основные схемы. У приматов, включая человека, у жвачных, например крупного рогатого скота, у кроликов и некоторых грызунов семя откладывается во влагалище. У лошадей, собак и свиней пенис способен пройти через шейку матки и поместить эякулят непосредственно в матку.[9] К сожалению, мы недостаточно знаем о половом поведении диких предков этих видов, чтобы оценить,

насколько важную роль конкуренция сперматозоидов сыграла в формировании места отложения семени.

НЕОБЫЧНЫЕ СПОСОБЫ ОСЕМЕНЕНИЯ

Когда мы думаем об осеменении, обычно представляем вид, подобный нашему: чтобы поместить сперму в подходящее место, самец сначала вводит пенис в женский репродуктивный тракт. Для большинства видов это правильная картина. Но у некоторых животных осеменение устроено куда более странно. Возможно, чтобы обойти любые механизмы контроля со стороны самки, самцы вводят семя непосредственно в другие части ее тела. Поскольку для этого обычно приходится прокалывать кожу или наружный скелет самки, процесс получил название травматического осеменения.

Одним из первых, кто в начале 1960-х годов попытался понять приспособительное значение такого необычного способа осеменения, был Говард Хинтон — научный руководитель Джеффа Паркера по докторской диссертации (см. главу 1).

Обыкновенный постельный клоп осеменяет самку непосредственно через стенку ее тела. Для этого у самца имеется серповидная структура — парамера, расположенная на конце брюшка. Вне копуляции парамера аккуратно сложена вдоль тела, словно закрытое лезвие складного ножа. Во время спаривания она выворачивается наружу и прокалывает тело самки между пластинками ее кутикулярной брони. Только после этого пенис, лежащий в желобке парамеры, начинает передавать сперму внутрь тела самки.

Но и это еще не все. Дальнейший путь спермы столь же необычен. Под кутикулой у самки находится специальная подушкообразная структура — спермалег, куда самец вводит сперму. Спермалег представляет собой по существу мешок, заполненный амебоподобными клетками, функция которых, возможно, состоит в уничтожении части сперматозоидов. Те клетки, которым удается избежать разрушения, выплывают из спермалега и проходят через стенку семенного хранилища самки. Затем сперматозоиды движутся по узкому наружному просвету двойной трубки — фактически «трубки внутри трубки», — соединяющей хранилище с яичником. Оказавшись в яичнике, они начинают оплодотворять яйцеклетки. Это необычно: у

большинства других насекомых оплодотворение происходит лишь после выхода яйца из яичника.[10]

Движущей силой столь странной системы, вероятно, является сочетание конкуренции сперматозоидов и выбора спермы самкой — то есть неодинакового использования самкой сперматозоидов разных самцов. Вводя сперму непосредственно рядом с яичниками, самец может одновременно обойти сперматозоиды соперников и уменьшить возможность того, что самка предпочтет чужую сперму его собственной.

С другой стороны, как только травматическое осеменение однажды возникло и оказалось успешным, любые самцы, продолжавшие использовать проверенную традиционную систему, быстро проигрывали бы: их сперматозоиды имели бы очень мало шансов. Единственным эволюционно устойчивым состоянием было бы переход всех самцов к травматическому осеменению. Но после этого на них действовал бы все более сильный отбор в пользу более точного введения спермы.

Отбор, разумеется, действовал и на самок. Травматическое осеменение могло возникнуть и сохраняться лишь в том случае, если оно не причиняло самкам чрезмерного ущерба. Постельные клопы — удивительно выносливые маленькие создания, приспособленные выдерживать самые разные попытки хозяев их уничтожить, и, как ни странно, самки, вероятно, сравнительно мало страдают от прокола брюшной стенки при осеменении.

Однако эволюционно пассивными они не остались. В ответ на «грязный прием» самцов у них фактически возникла новая часть репродуктивной системы — губчатый спермалег, расположенный под наружным скелетом именно там, где самец прокалывает тело. Эта структура, по-видимому, задерживает сперматозоиды и позволяет самке вернуть себе часть контроля над тем, кто оплодотворит ее яйцеклетки.[11]

Наиболее крайняя форма травматического осеменения и конкуренции сперматозоидов встречается у Xylocoris — близкого родственника постельного клопа. Здесь осеменение иногда включает гомосексуальное принуждение. После введения спермы через стенку тела сперматозоиды «насильника» направляются к семявыносящему протоку самца-получателя и при следующем его спаривании с самкой

передаются вместе с его собственной спермой. В некоторых случаях один самец может быть осеменен другим даже в тот момент, когда сам копулирует с самкой.[12]

Еще одна необычная форма введения спермы наблюдается у некоторых морских плоских червей. Эти великолепно окрашенные животные можно увидеть, если заниматься дайвингом в тропических морях: они почти невесомо скользят по кораллам. Но за внешней мягкостью скрывается потенциально травматичная половая жизнь.

Плоские черви, подобно дождевым червям и пиявкам, обычно гермафродиты: у каждой особи есть и мужские, и женские половые органы. Может показаться, что одновременное обладание обоими полами решает все проблемы, но в действительности жизнь среднего гермафродита ужасающе сложна. Чтобы избежать инбридинга, они все равно должны обмениваться спермой и яйцеклетками с другими особями. При этом внутри одной особи возникает конфликт интересов между «мужской» и «женской» составляющими.

Дилемма гермафродита заключается в следующем. Мужская функция выигрывает, передавая сперму другой особи, поскольку это увеличивает вероятность оплодотворения чужих яйцеклеток. Но после того как особь уже была осеменена, дальнейшее получение спермы становится затратным: оно повреждает ткани и уменьшает ее контроль над оплодотворением.

Нико Михилс и Л. Дж. Ньюман[13] показали в специально организованных встречах сиреневых плоских червей, что особи идут на крайние меры и для того, чтобы ввести сперму партнеру, и для того, чтобы не получить ее самим. Они приподнимаются друг против друга, словно миниатюрные лошади, и колют и парируют остроконечными пенисами, выступающими теперь из вертикально ориентированной спинной поверхности. Цель проста: ввести сперму в тело противника и самому не быть осемененным.

Отдельного женского полового отверстия у этих животных нет. Сперму можно ввести практически в любую точку поверхности тела, поскольку затем она способна самостоятельно добраться до одного из многочисленных яичников. В большинстве столкновений осеменить удается только одной особи: она получает возможность оплодотворить

чужие яйца, не неся при этом затрат, связанных с травмой от осеменения.

Наш последний пример травматического осеменения — почти мифическое глубоководное существо, гигантский кальмар. Вместо гектокотиля (см. главу 3) самец имеет крупный мускулистый пенис. Гигантские кальмары действительно гигантские: их масса может достигать примерно 220 кг, а общая длина тела и щупалец — около 15 м. Пенис тоже огромен — почти метр длиной. С его помощью самец вводит под кожу самки один за другим продолговатые сперматофоры.

Нерест гигантских кальмаров никогда не наблюдался, поэтому остается загадкой, каким образом сперма высвобождается из подкожных хранилищ самки. Возможно, она разрезает собственную кожу присосками или клювом и таким образом выпускает сперматозоиды. Очень немногие половозрелые гигантские кальмары обоих полов попадали в руки исследователей, но у самца, пойманного у побережья Норвегии в 1950-е годы, в коже обнаружили несколько внедренных сперматофоров. Либо он случайно «выстрелил себе в ногу» во время размножения, либо, что вероятнее, его буквально «прошил» сперматофорами другой самец во время нереста.[14]

Просматривая литературу о размножении кальмаров, я наткнулся на статью в японском медицинском журнале, где описывался случай мужчины средних лет, обратившегося к врачу с жалобами на неприятные ощущения во рту и горле. При осмотре в слизистой оболочке рта и глотки обнаружили десятки крошечных веретенообразных образований, которые врач сначала принял за паразитов. Подробное исследование показало их истинную природу: это были сперматофоры кальмара, которого мужчина незадолго до того съел в виде суши.[15]

У нескольких видов кальмаров сперматофоры способны выстреливаться и в нормальных условиях внедряются в кожу самки. Какой именно вид съел этот человек, неизвестно. К счастью для него, это был не гигантский кальмар: его сперматофоры длиной около 20 см доставили бы гораздо больше, чем просто дискомфорт.

ФОРМЫ КОПУЛЯЦИИ

Процесс соединения, спаривания, копуляции, соития — как его ни назови — в животном мире почти бесконечно разнообразен. И все же большинство из нас узнает его, увидев. У многих видов обычная поза — самец находится на спине самки. У некоторых клопов копуляция происходит «конец к концу», а кальмары и каракатицы спариваются голова к голове.

Поза лицом к лицу встречается реже, но характерна для некоторых ракообразных и для находящейся под угрозой исчезновения новозеландской певчей птицы хихи.[16] Среди приматов, кроме человека, лицом к лицу регулярно спариваются лишь бонобо. Есть определенная ирония в том, что эта поза, которую когда-то считали отличительно человеческой, получила название «миссионерской» — якобы потому, что миссионерам приходилось обучать ей бесписьменные народы.

Копуляция бок о бок встречается еще реже, но наблюдается у, пожалуй, самого уродливого попугая в мире — большого попугая-ваза. Во время двухдневного собеседования при приеме на мою нынешнюю работу я подружился с одним из других кандидатов, Роджером Уилкинсоном. Впоследствии он стал куратором птиц Честерского зоопарка, а почти двадцать лет спустя мы вновь связались, когда он написал мне об необычном копуляционном поведении попугаев-ваза в зоопарке.

Судя по всему, у всех попугаев копуляция довольно продолжительна, но попугай-ваза доводит это до крайности: самец и самка образуют настоящий копуляционный «замок», как у собак, и остаются соединенными до девяноста минут. Все это время птицы сидят бок о бок и соединены только мясистыми лопастями клоак.

Мне стало любопытно, как это вообще возможно, и я написал в несколько музеев с вопросом, нет ли у них попугая-ваза, сохраненного в спирте, которого можно было бы одолжить для исследования. По счастливой случайности, во время экспедиции на Мадагаскар в 1920-е годы один орнитолог застрелил самца в брачном состоянии. Его настолько поразили размеры клоаки, что он отрезал ее и законсервировал. Банка с отделенным выступом затем десятилетиями пылилась в Зоологическом музее Мичиганского университета, пока мои поиски не вернули ее к научной жизни.

Вскрытие, правда, разочаровало: структура казалась всего лишь несколькими тонкими слоями ткани, пронизанными синусами и кровеносными сосудами. Позже, увидев попугаев во время копуляции, я понял, что выступ способен набухать и при необходимости наполняться кровью — этим и объяснялось его необычное строение. Сам попугай-ваза лишь немного крупнее голубя, однако полностью увеличенный клоакальный выступ самца достигает размеров теннисного мяча.

Работает система так: выступ самца вводится в клоаку самки и по мере набухания фиксирует птиц вместе на весь час или около того, пока длится копуляция. Зачем это нужно? Почему попугаям-ваза требуется столь сложное и продолжительное спаривание?

Ответ — или хотя бы часть ответа — пришел от коллеги, который во время поездки на Мадагаскар наблюдал спаривание попугаев-ваза в лесу. Ключевой факт состоял в том, что в копуляциях участвовали два самца. Это совпало с наблюдениями заводчиков: в неволе попугаи-ваза редко, если вообще когда-либо, успешно размножаются одной парой, но при наличии дополнительных самцов делают это охотно. Вероятно, у них полиандрическая система спаривания, а значит, конкуренция сперматозоидов возникает автоматически — отсюда необходимость поведения и анатомических приспособлений, максимизирующих шанс каждого самца на оплодотворение яйцеклеток.[17]

У других видов продолжительность копуляции также бывает как чрезвычайно большой, так и чрезвычайно малой. Самый крайний пример длительного спаривания известен у одного палочника, который остается соединенным с партнершей семьдесят девять дней.[18] Очевидно, перенос спермы не может продолжаться все это время. Скорее всего, сохранение генитального контакта представляет собой форму охраны партнерши (см. главу 2).

У других насекомых копуляция длится всего секунды или минуты. Очень быстрые спаривания встречаются также у птиц и млекопитающих. У птиц стремительный перенос спермы, возможно, облегчается отсутствием пениса. И все же копуляция лесной завирушки, занимающая всего около одной десятой секунды, требует поразительной точности.

Чрезвычайно быстрые копуляции характерны и для ряда антилоп — вероятно, потому, что те, кто слишком долго медлил, рисковали превратиться в обед хищника. Быстрое спаривание может быть выгодно и тогда, когда между самцами идет особенно ожесточенная конкуренция и борьба за доступ к самкам. Когда самки приматов спариваются с подчиненными самцами, они обычно делают это тайком и очень быстро, чтобы не вызвать ярость доминантного самца.

Однако самый необычный пример такого рода дает морская игуана. Когда Дарвин[19] впервые увидел этот вид на Галапагосских островах, он отозвался о нем крайне нелестно: «Это отвратительное на вид существо грязно-черного цвета, глупое и медлительное». Если бы он наблюдал их дольше, возможно, признал бы, что необычная система спаривания с лихвой компенсирует непривлекательную внешность.

На черной лаве, омываемой волнами, доминантные самцы защищают крошечные участки, которые вместе образуют токовище; самки приходят туда для спаривания. За каждый сезон самка спаривается лишь один раз, поэтому конкуренция сперматозоидов и выбор спермы здесь не играют большой роли. Зато борьба за единственную возможность осеменения чрезвычайно сильна. Большинство копуляций достается доминантным самцам, однако подчиненные применяют любопытную стратегию. Они лежат по краям территории доминантного самца и пытаются перехватить приближающихся самок.

Проблема в том, что обычная копуляция у игуаны занимает не менее трех минут — более чем достаточно, чтобы доминантный самец успел подбежать и хорошенько избить подчиненного.

Чтобы свести риск к минимуму, подчиненные морские игуаны эякулируют заранее. Задолго до того, как удается хотя бы приблизиться к восприимчивой самке, самец частично извергает семя, и вязкая масса спермы уже лежит у входа в клоаку, готовая к использованию. Если появляется самка, ее можно осеменить значительно быстрее, чем за три минуты.

Однако такая ловкая стратегия имеет цену. Заранее подготовленный эякулят сохраняет жизнеспособность недолго: как только сперматозоиды покидают безопасную среду придатка яичка, они быстро

ухудшаются. Если самец не находит самку, ему приходится, подобно Онану, излить свое семя на бесплодную лаву и начинать все сначала.[20]

ЧАСТОТА КОПУЛЯЦИЙ

На другом далеком, продуваемом всеми ветрами острове — Сент-Килде во Внешних Гебридах — полевой биолог наблюдал за самкой соэйской овцы в течение пяти часов. За это время она совокупилась не менее 163 раз с семью разными баранами.[21] А на юге США девственная матка огненного муравья спаривается лишь один раз за всю жизнь.[22]

Это не просто различие между овцами и муравьями: частота спаривания сильно варьирует и внутри млекопитающих, и внутри насекомых. Самки шимпанзе похожи на соэйских овец: во время эструса они спариваются много раз в день. Самки горилл — лишь один-два раза. Среди насекомых многие клопы и мухи копулируют многократно, тогда как другим достаточно одного осеменения.

Любопытно, что специалисты по репродуктивной биологии, столь увлеченные механикой размножения, редко задавались вопросом, почему частота копуляций у разных видов различается настолько сильно. Разобраться в этом в основном пытались исследователи, рассматривающие размножение с эволюционной точки зрения.

Вопрос о частоте копуляций на самом деле включает две разные вещи: как часто? и с каким числом разных партнеров? Если, как у огненного муравья, самка спаривается всего один раз за всю жизнь, конкуренции сперматозоидов и выбора спермы быть не может. То же самое верно и в том случае, если самка копулирует десятки раз, но всегда с одним и тем же партнером.

Однако даже такую изменчивость нужно объяснить. Как мы уже видели, оба эти крайних сценария редки: у большинства видов самки спариваются несколько раз и часто с разными партнерами. Поэтому вопросы «как часто?» и «с каким числом партнеров?» оказываются неразрывно связаны.

Чтобы понять эволюцию частоты копуляций в разных ее формах, прежде всего требуются точные данные о том, как часто животные действительно спариваются. Это может показаться удивительным, но такие сведения получить трудно. Они доступны главным образом для видов, которых легко наблюдать, например насекомых и птиц. Наше

представление о частоте копуляций у млекопитающих искажено — или, точнее, затемнено — тем, что многие виды активны ночью. Надежные данные имеются лишь для дневных видов, которые спариваются открыто: соэйских овец, некоторых приматов, тюленей.

Начнем с насекомых. В конце 1980-х годов Марк Ридли, тогда работавший в Оксфордском университете, просмотрел все опубликованные сведения, которые смог найти, о частоте копуляций у насекомых.[23] Из 47 подробно изученных видов по меньшей мере у 39 — то есть у 83% — самки обычно спаривались более одного раза за жизнь. Из-за особенностей образа жизни насекомых и отсутствия устойчивых парных связей это в большинстве случаев означает наличие у самок нескольких партнеров.

Птицы, напротив, похожи в этом отношении на нас. Самец и самка часто поддерживают длительные социальные отношения, которые могут укрепляться повторными спариваниями. Большинство птиц социально моногамны, а даже при полигинной системе самка нередко сохраняет связь с одним самцом на протяжении всего сезона. Казалось бы, именно птицы должны получить приз в категории «много копуляций, но с одним партнером».

Однако, как мы видели в главе 2, у большинства птиц моногамия во многом иллюзорна: внепарные копуляции и внепарное отцовство широко распространены. Поскольку частые копуляции с партнершей — один из способов снизить риск быть обманутым (см. главу 2), неудивительно, что часть межвидовых различий в частоте парных копуляций тесно связана с вероятностью конкуренции сперматозоидов.

На одном полюсе находятся виды вроде жаворонка, которые спариваются всего один-два раза на одну кладку. На другом — ястребы-тетеревятники и другие хищные птицы, у которых на одну кладку приходится 500–600 копуляций. Если рассматривать птиц в целом, эта изменчивость связана с тем, охраняет ли самец фертильную партнершу. У видов, где самец следует за самкой и держится рядом с ней в период фертильности, парные копуляции обычно редки. У видов, где по экологическим причинам охрана невозможна, частота спариваний значительно выше.[24]

Наиболее убедительное доказательство связи между частотой копуляций и риском конкуренции сперматозоидов у птиц получили при

сравнении моногамных и полиандрических систем. В полиандрических системах, где у самки может быть несколько самцов-партнеров, как у лесной завирушки или яканы, частота копуляций неизменно очень высока. Несмотря на внешнюю гармонию внутри таких групп, соперничество самцов за оплодотворение чрезвычайно сильное.

У лесной завирушки интенсивность конкуренции сперматозоидов проявляется в двух необычных особенностях поведения, подробно описанных в классических исследованиях Николаса Дэвиса из Кембриджского университета.[25] Первая — продолжительная предкопуляционная демонстрация. Самка стоит неподвижно, подрагивает крыльями и поднимает хвост, открывая удивительно ярко-красную клоаку, напоминающую красные половые припухлости самок приматов. Самец возбужденно прыгает вокруг и клюет область клоаки. Это стимулирует самку выбросить каплю семени. Увидев ее, самец спаривается: стремительно налетает на самку и касается ее настолько быстро, что сам акт почти невозможно заметить. Предполагается, что выбрасываемое семя принадлежит сопернику, хотя прямого доказательства этому пока нет.

Второе приспособление — частота копуляций. У самок лесной завирушки нередко бывает два партнера-самца, но этот вид регулярно размножается и в моногамных парах. Разница между этими двумя ситуациями дает, пожалуй, самое убедительное свидетельство связи между частотой копуляций и конкуренцией сперматозоидов. Полиандрическая самка обычно совокупляется со своими двумя партнерами более 250 раз на одну кладку, тогда как самки в моногамных парах — всего около пятидесяти раз. Не подозревая обо всем этом, преподобный Фредерик Моррис в 1850-е годы призывал прихожан брать пример с того, что он называл «скромным образом жизни» лесной завирушки. Как священнослужитель Моррис был также убежденным противником Дарвина и называл «Происхождение видов» самой «неубедительной и нелогичной» книгой из всех, которые ему доводилось читать.

Различия в частоте копуляций у птиц ставят ряд вопросов. Поначалу предполагалось, что именно самцы диктуют самкам, когда должно происходить спаривание. Но теперь ясно, что реальный контроль

принадлежит главным образом самкам. Самец может инициировать копуляцию, но обычно именно самка решает, состоится она или нет.

Тогда возникает вопрос: если контроль у самки и ей достаточно нескольких осеменений для надежного оплодотворения всех яйцеклеток, почему она соглашается на требования партнера и спаривается так часто? Единственный ответ — и я не вполне им удовлетворен — состоит в том, что самке выгодно убедить партнера в его отцовстве, чтобы он помогал выращивать потомство. Для некоторых самок птиц полная верность, поддерживаемая многочисленными парными копуляциями, может быть ценой, которую приходится платить за гарантированную помощь самца.

Другие самки, однако, пытаются получить лучшее из обоих миров: заботливого постоянного партнера плюс внепарное оплодотворение. Этот сложный компромисс можно достигнуть довольно простым способом. Сначала самка часто спаривается со своим партнером, но после начала откладки яиц отвергает все его попытки копуляции. Поскольку каждое яйцо оплодотворяется примерно за день до откладки, осеменение в период яйцекладки вполне способно повлиять на отцовство. Поэтому, отвергая парные копуляции в это время, но принимая внепарную копуляцию, если появится подходящий самец, самка получает значительный контроль над отцовством своей кладки.[26]

Социальные и брачные системы млекопитающих отличаются от птичьих, поэтому неудивительно, что различается и их копуляционное поведение.

Главное отличие состоит в том, что самцы большинства млекопитающих полигинны и почти не участвуют в родительской заботе. Это означает, что социально успешный самец за сезон спаривается со многими самками, тогда как каждая самка обычно копулирует лишь один или несколько раз.

Самки северного морского слона собираются на пляжах Калифорнии и оказываются под контролем доминантного самца — хозяина гарема, который может весить в семь раз больше самки. За десятинедельный сезон размножения такой самец способен осеменить тридцать и более самок, а за два-три года пребывания в статусе главного самца — более сотни. Большинство же самцов вообще никогда не получают возможности спариться.

Каждая самка, напротив, обычно совокупляется лишь один раз в год. Примерно через двадцать восемь дней после родов у нее начинается эструс; сексуальная восприимчивость сохраняется всего два-три дня. Оплодотворение следует вскоре после осеменения, но имплантация оплодотворенной яйцеклетки задерживается примерно на три месяца, так что самка рожает через одиннадцать месяцев, когда вновь возвращается на сушу.[27]

Биологи считают, что социально моногамная система спаривания встречается лишь примерно у 3% видов млекопитающих (см. главу 2). Изучение одного такого вида — прерийной полевки — Сью Картер из Мэрилендского университета и ее коллегами дало интригующие сведения о физиологических механизмах моногамии.

Система размножения прерийных полевок в чем-то напоминает некоторые виды птиц и человека: устойчивые парные связи сохраняются несмотря на случайные внепарные копуляции у обоих полов. Более того, связь между самцом и самкой, по-видимому, формируется благодаря частым спариваниям.

Во время первого эструса самка и ее партнер обычно совокупляются сериями, которые могут продолжаться до сорока часов. Поскольку овуляция и оплодотворение происходят примерно через двенадцать часов после начала эструса, многие из этих копуляций уже никак не связаны с оплодотворением яйцеклеток. В последующих циклах серии спариваний становятся короче, что позволяет предположить: первоначальные затяжные копуляции нужны для формирования парной связи. То обстоятельство, что виды грызунов без моногамных связей никогда не демонстрируют столь длительных серий спаривания, также согласуется с идеей о том, что многократное введение пениса помогает закрепить партнерство прерийных полевок.

Подсказку к механизму дала физиология материнской привязанности. Связь между матерью и детенышем поддерживается гормоном окситоцином, который выделяется при родах и кормлении и действует на мозг, вызывая материнское поведение. Оказалось, что копуляция и тесный физический контакт между партнерами также стимулируют выброс окситоцина. Поэтому частые спаривания недавно образовавшейся пары прерийных полевок могут вызывать мощный

выброс этого гормона и помогать закрепить тесную связь между самцом и самкой.[28]

Есть и другие млекопитающие, у которых копуляция, по-видимому, выполняет преимущественно социальную функцию. Это справедливо для многих приматов, включая человека, но крайний вариант демонстрируют бонобо. Их называют также карликовыми шимпанзе; они известны частыми беспорядочными копуляциями и другими формами сексуального поведения, включая генитальные контакты между самцами и между самками. Бонобо обоих полов обычно совершают десятки сексуальных контактов в день.

Но в отличие от прерийных полевок они используют секс не для укрепления связи с одним конкретным партнером, а, по-видимому, для облегчения социальных отношений со всеми членами группы. В обществе бонобо секс заменяет агрессию. Социальные взаимодействия, которые у других приматов обычно закончились бы конфликтом, у бонобо чаще завершаются той или иной формой сексуального контакта.[29] Почему такая система возникла именно у бонобо, а не у других приматов, остается загадкой.

Исследований отцовства у бонобо пока никто не проводил, но частота копуляций настолько высока, что конкуренция сперматозоидов почти неизбежна — даже несмотря на то, что большинство сексуальных контактов, по-видимому, происходят прежде всего в социальном, а не откровенно репродуктивном контексте.

ПОЛОВОЙ КОНФЛИКТ ИЗ-ЗА КОПУЛЯЦИЙ

Поскольку число копуляций, необходимое для успешного оплодотворения, различается для двух полов, конфликт почти неизбежен. Самке достаточно одного или нескольких удачно рассчитанных по времени спариваний, чтобы ее яйцеклетки были оплодотворены. Но у видов, где самки полиандричны, вероятность того, что конкретный самец станет отцом ее потомства, зависит от того, сколько раз он с ней спарился.

У многих видов, особенно имеющих устойчивые парные связи, самец и самка могут достигнуть своеобразного компромисса относительно частоты копуляций — как у хищных птиц, описанных

выше. В других случаях гораздо очевиднее, какой пол контролирует ситуацию.

Самке бабочки, не заинтересованной в сексе, достаточно загнуть брюшко вверх, чтобы сорвать попытки самого настойчивого поклонника; соэйская овца достигает того же эффекта, плотно прижимая хвост вниз. Однако самый совершенный и одновременно необычный пример женского контроля дает пятнистая гиена.

Во время сафари даже с биноклем трудно отличить самца гиены от самки. Даже если бы вам невероятным образом удалось рассмотреть их половые органы вблизи, различить пол все равно было бы непросто. Причина в том, что клитор самки превращен в полностью функциональный ложный пенис. Овидий и другие древние натуралисты были настолько сбиты с толку, что считали гиен гермафродитами. Другое древнее и не слишком научное представление гласило, будто характерный «смех» гиены выражает ее озорную радость от способности менять пол.

Но гиены не гермафродиты и менять пол не могут. Просто клитор у самки увеличен и способен к эрекции, как пенис; вульвы нет, половые губы срослись, а мочеиспускательный канал проходит непосредственно через клитор. Устройство, мягко говоря, необычное: самка мочится, совокупляется и рожает через этот псевдопенис. Эволюционные биологи много лет спрашивали, каким образом подобная система вообще могла возникнуть.

Окончательного ответа нет, но существует несколько интересных и правдоподобных гипотез. Чтобы ложный пенис мог эволюционировать, он должен приносить самкам суммарную выгоду. Причем выгода должна быть значительной, потому что за «мужественную» внешность самки платят высокую цену: при родах клитор разрывается, когда через него проходит детеныш.

Тем не менее возможных преимуществ несколько. Во-первых, самки используют эрегированный клитор для демонстрации своего ранга другим членам группы. Во-вторых, поскольку вход в женский репродуктивный тракт расположен необычно — на кончике клитора, направленного вперед между задними ногами, — самцам чрезвычайно трудно осуществить копуляцию. В результате самка получает почти

полный контроль над тем, состоится ли спаривание и, возможно, еще важнее, с каким именно самцом.

Успешная копуляция полностью зависит от согласия самки и характера ее отношений с конкретным самцом. Поэтому самцам мало пользы от драк друг с другом за доступ к самке; действительно, агрессия между самцами гиен сравнительно редка. Вместо этого они стараются превзойти соперников в том, насколько хорошо относятся к самкам — причем не только во время эструса. Когда самка становится восприимчивой, самцы исполняют продолжительные и почти жалкие ритуалы заискивающего ухаживания: униженно жмутся, поскуливают и пытаются заслужить ее согласие на копуляцию.[30]

На другом полюсе находятся ситуации, где самка практически не контролирует спаривание и подвергается принудительному осеменению. Для многих зрителей фильм «Храброе сердце» (1995) стал первым знакомством с jus primae noctis — предполагаемым правом средневекового феодала провести брачную ночь с чужой невестой. Судя по интернет-дискуссиям после выхода фильма, историки Средневековья были возмущены — но не тем, что такое якобы происходило, а тем, насколько свободно авторы фильма обошлись с историей. Их мнение заключалось в том, что jus primae noctis — миф, не в последнюю очередь потому, что средневековый феодал и без особых юридических формальностей мог насильно овладеть практически любой женщиной, почти не опасаясь наказания. Точно так же Юлий Цезарь имел фактически «законный» доступ к любой жене в империи.

Но как бы это ни происходило, jus primae noctis было изнасилованием. Любая форма изнасилования — очевидный и ужасный контекст, в котором может возникнуть конкуренция сперматозоидов.

Для объяснения изнасилования предлагалось несколько гипотез.[31] Согласно одной, оно происходит просто ради сексуального удовлетворения самца. Согласно другой, это прежде всего форма насилия против женщин. Однако тот факт, что жертвы изнасилования в среднем значительно моложе женщин — жертв убийств, интерпретировался некоторыми исследователями как признак того, что в отдельных случаях изнасилование может иметь репродуктивную функцию, хотя это также совместимо с гипотезой сексуального удовлетворения.

Обсуждение изнасилования в эволюционном контексте не означает ни морального, ни этического одобрения и не подразумевает, что мужчины «запрограммированы» на насилие. Речь лишь о возможности того, что для некоторых мужчин это могло быть одним из путей к определенному репродуктивному успеху.

Особенно часто изнасилования происходят во время войны. Для этого существует по крайней мере две возможные эволюционные интерпретации. Первая — в такие периоды преступника гораздо реже привлекают к ответственности. Вторая — мужчины, совершающие насилие в условиях войны, могут сами иметь очень короткую ожидаемую репродуктивную жизнь. Но и вне войны изнасилование остается пугающе частым: в США ежегодно сообщается более чем о шестидесяти тысячах случаев.

В мирных условиях насильниками нередко оказываются мужчины низкого социального статуса, которые, возможно, имеют мало шансов добиться репродуктивного успеха обычными способами. На основании поведения некоторых агрессивных дописьменных обществ, например аче в Южной Америке,[32] можно предположить, что в нашем далеком прошлом изнасилование могло быть одним из важных контекстов конкуренции сперматозоидов.

Принуждение со стороны самцов встречается и у ряда животных. Принудительное спаривание подробно изучено у скорпионниц — насекомых, получивших название из-за удлиненного брюшка, загнутого вверх над спиной и отдаленно напоминающего хвост скорпиона.[33] Самцы собирают мертвых насекомых и других беспозвоночных, иногда крадут их из паутины, и предлагают самкам в качестве брачного дара. Если самка принимает подарок, самец спаривается с ней, пока она его ест. Самка получает прямую выгоду: дополнительные питательные вещества позволяют ей произвести больше яиц. Однако самцам не всегда удается найти подходящий подарок. В таком случае у них есть два варианта. Самец может предложить самке подарок из собственной слюны — хуже мертвого сверчка, но лучше, чем ничего, — или попытаться принудительно совокупиться с ней.

Неудивительно, что самки весьма разборчивы. Они предпочитают самцов, предлагающих наиболее выгодную «сделку», и явно не испытывают желания спариваться с теми, кто пытается принудить их,

стараясь убежать. Однако на спине у самца имеется особая структура — дорсальный зажим, — помогающая удерживать сопротивляющуюся самку.

Принудительная копуляция, вероятно, дорого обходится самке хотя бы потому, что без брачного дара она получает меньше питательных веществ и производит меньше яиц. На первый взгляд в этом конфликте выигрывают самцы, но и у самок остается определенный контроль. Самки после принудительного спаривания гораздо быстрее возвращаются к половой восприимчивости и готовы вновь совокупляться, чем самки, спаривавшиеся с самцом, принесшим подарок. Благодаря этому они могут снизить репродуктивную ценность осеменения принуждавшего их самца.

Другая крайность встречается у агамовой ящерицы Ctenophorus maculosus, обитающей в одном из самых негостеприимных мест на Земле — в районе озера Эйр в Южной Австралии. Ее половые нравы едва ли не самые неприятные среди животных. В жарких сухих солончаках самцы этого резко выраженного полового диморфного вида — длиной до 70 мм против примерно 64 мм у самок — способны буквально запугивать не желающих спариваться самок.

Самец бросается на самку, хватает ее челюстями за шею и пытается силой опрокинуть на бок, чтобы осеменить. Невосприимчивая самка сначала старается убежать. Если это не удается и самец ее хватает, она выгибает спину и пытается не дать ему взобраться. Последняя мера — полностью перевернуться на спину; этот прием всегда срывает попытку самца.

После этого начинается состязание в упорстве. Если самец достаточно долго ждет, самка в конце концов переворачивается обратно, и в этот момент он бросается сверху, не дает ей снова опрокинуться и осеменяет ее. Неудивительно, что чем больше самец по отношению к самке, тем выше его успех в принудительных копуляциях.

Но для самок такие спаривания потенциально опасны по двум главным причинам. Во-первых, лежа на спине на открытом месте и пытаясь переждать самца, они становятся особенно уязвимыми для хищников. Во-вторых, некоторые самцы настолько агрессивны, что могут убить самку.

В одном случае, который наблюдал Матс Олссон, относительно крупный самец ждал, пока самка снова перевернется на живот.[34] Как только она это сделала,

«он бросился сверху, изнасиловал ее, при этом очень сильно кусая за голову и шею, а затем ушел. После его ухода самка лежала неподвижно даже когда мы подошли совсем близко, и тогда мы поняли, что она действительно мертва! Увеличенные резцы самца пробили основание черепа и убили ее!»

Удивительно, но принудительные копуляции не ограничиваются случаями, когда самцы навязываются самкам. Есть несколько ситуаций, где, по-видимому, уже самки принуждают самцов к спариванию. Один пример — рак-богомол, живущий в теплых водах у побережья Флориды.

Его местное название «ломатель большого пальца» связано с необычным способом охоты: рак-богомол с огромной силой щелкает передними конечностями, оглушая добычу; удар настолько силен, что способен рассечь человеческий палец. Самки рака-богомола весьма напористы и агрессивно добиваются от самцов копуляции. Самцы, напротив, робкие, осторожные и разборчивые — и не без оснований, поскольку во время ухаживания самки иногда наносят им травмы.

Ситуация необычна по нескольким причинам. Во-первых, в отличие от некоторых других видов, например плавунчиков (см. главу 1), где инициативу в размножении тоже проявляют самки, самки рака-богомола не крупнее самцов. Кроме того, самки сохраняют сперму между последовательными нерестами, поэтому трудно предположить, что они испытывают острую нехватку сперматозоидов для оплодотворения икры. Иными словами, пока совершенно непонятно, что именно получают самки, заставляя самцов спариваться. Единственная правдоподобная выгода — получение питательных веществ из мужского эякулята, но это еще предстоит проверить.[35]

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Успех! Оплодотворение — почти то же самое, что узнать, что у вас выигрышный лотерейный билет. Почти, но не совсем. Лично для меня настоящий выигрыш — это когда деньги уже лежат в банке, а еще лучше — у вас на руках наличными, а не просто сообщили, что вы победили. Так и у животных: истинный репродуктивный успех — появление

жизнеспособного потомства, а не просто оплодотворение. Но оплодотворение — важнейший первый шаг.

С того момента, когда самка впервые «решила» спариться, все ее поведение и физиология направлены на то, чтобы к яйцеклеткам добралось не слишком много, но и не слишком мало сперматозоидов. Этот контроль продолжается до самой точки оплодотворения. Для большинства организмов проникновение в яйцеклетку более одного сперматозоида — полиспермия — приводит к гибели эмбриона.

У млекопитающих яйцеклетка выходит из яичника окруженная облаком клеток — кумулюсом, через который сперматозоиды должны пройти. Это еще одна ловушка. В кумулюсе содержатся следы фолликулярной жидкости из яичника, которая заставляет часть сперматозоидов слишком рано претерпеть акросомную реакцию. После такой преждевременной реакции они уже не способны оплодотворить яйцеклетку: так близко и все же так далеко.

Тем сперматозоидам, которые пережили это испытание, предстоит пройти еще один внутренний слой клеток — лучистый венец, corona radiata, — а затем добраться до оболочки яйцеклетки, zona pellucida. Головка сперматозоида соединяется с прозрачной оболочкой, а гиперактивно работающий жгутик проталкивает ее через эту оболочку. Кончик головки затем буквально «взрывается» — происходит акросомная реакция, — обнажая рецепторы на поверхности сперматозоида. Они позволяют головке закрепиться на внутреннем слое яйцеклетки.

Когда содержимое сперматозоида выходит наружу и смешивается с содержимым яйцеклетки, его жгутик перестает биться, отделяется и в конце концов остается снаружи. Именно в этот момент запускаются процессы, блокирующие полиспермию: химические сигналы, высвобождаемые яйцеклеткой, препятствуют проникновению дополнительных сперматозоидов.

Развитие зародыша получает стартовый импульс: сперматозоид запускает волны высвобождения кальция внутри яйцеклетки. Одновременно плотно упакованные мужские хромосомы разворачиваются и образуют мужской пронуклеус; то же происходит с хромосомами яйцеклетки, формирующими женский пронуклеус.

Примерно через двадцать четыре часа после первой встречи сперматозоида с яйцеклеткой мужской и женский пронуклеусы видны рядом внутри яйцеклетки. Многие специалисты по репродуктивной биологии именно этот момент называют оплодотворением, хотя пронуклеусы еще должны слиться, после чего начинается первое клеточное деление и образуется зигота.[36]

Потребовались десятилетия исследований, чтобы получить хотя бы базовое представление о сложном процессе оплодотворения, и многие его стороны все еще неясны. Одна из них особенно интересна в контексте конкуренции сперматозоидов и выбора спермы.

Все клетки нашего тела называют диплоидными, поскольку они содержат двойной набор хромосом. Единственное исключение — гаметы. Они образуются в результате особого клеточного деления, мейоза, и содержат лишь один набор хромосом — то есть являются гаплоидными. Логика проста: при оплодотворении гаплоидный мужской и гаплоидный женский набор объединяются, и новая зигота вновь получает полный диплоидный комплект.

Сперматозоиды становятся гаплоидными за дни или недели до оплодотворения, еще во время образования в яичках. Можно было бы ожидать, что с яйцеклетками происходит то же самое в яичнике, но это не так. Яйцеклетка выходит из яичника диплоидной и сохраняет два набора хромосом почти до самого момента оплодотворения.

Почему яйцеклетка так долго сохраняет оба набора — загадка. Клаус Ведекинд[37] из Бернского университета в Швейцарии предложил интересную гипотезу: возможно, это приспособление дает самке — точнее, самой яйцеклетке — дополнительную возможность повлиять на генетическое качество будущей зиготы. После того как сперматозоид проходит внешние оболочки яйцеклетки и его хромосомы разворачиваются, образуя мужской пронуклеус, яйцеклетка, по мысли Ведекинда, может «оценить» генетический состав сперматозоида и «выбрать», с каким из своих двух хромосомных наборов он наиболее совместим. Затем происходит окончательное деление яйцеклетки: менее подходящий набор хромосом отбрасывается, а оставшийся объединяется с мужским.

Для успешного развития эмбриона необходим еще один процесс — разрушение внутри оплодотворенной яйцеклетки митохондрий

сперматозоида. Возможно, даже за короткую жизнь сперматозоида его митохондрии успевают получить повреждения из-за интенсивного обмена веществ, и включение таких митохондрий в развивающийся эмбрион могло бы оказаться опасным.

Даже после того как два набора хромосом слились и образовали новую зиготу, у самки остается возможность изменить окончательный результат своего «выбора отца». Станет ли эта зигота эмбрионом, а затем взрослой размножающейся особью, во многом зависит от самки. Она может отторгнуть оплодотворенную яйцеклетку или выделять ей больше либо меньше питательных веществ во время развития — в зависимости, среди прочего, от ее генетического состава. Помимо того факта, что генетически несовместимые зиготы часто абортируются,[38] мы пока знаем об этом очень мало; еще предстоит выяснить, насколько широко распространена такая форма женского выбора уже после оплодотворения.

В последних трех главах я описывал анатомический аппарат размножения и процессы, в ходе которых образуются гаметы и лишь немногие из них в конце концов встречаются. Физиологи и анатомы размножения, особенно исследователи млекопитающих и птиц, накопили огромный объем этих знаний, исходя из неявного предположения, что сперматозоиды внутри женского репродуктивного тракта принадлежат одному самцу. Однако открытие того, что самки регулярно спариваются с несколькими партнерами, изменило эту картину. В следующей главе мы рассмотрим, каким образом сперматозоиды разных самцов конкурируют внутри самки и как сама самка может влиять на исход этой конкуренции.

ГЛАВА 6

МЕХАНИЗМЫ КОНКУРЕНЦИИ СПЕРМАТОЗОИДОВ И ВЫБОРА СПЕРМАТОЗОИДОВ

«И являлись к ней рыцари и знатные люди, и один из них, кого бы она ни выбрала, должен был лечь с ней прежде жениха; и если она беременела от того рыцаря, рожденный ею сын считался знатным, тогда как дети мужа были простолюдинами». К. БРИФО, «Матери» (1927)

Когда Бейтман проводил в 1940-е годы свои опыты с плодовыми мушками (см. главу 1),[1] он использовал разные мутантные линии как генетические маркеры, чтобы определить, какой самец оплодотворил яйцеклетки самки. Если бы он также записывал порядок, в котором разные самцы спаривались с каждой самкой, то обнаружил бы, что почти во всех случаях большую часть потомства давал последний самец, осеменивший самку.

Откуда возникает это преимущество спермы последнего самца? Какие механизмы делают его настолько успешным? Есть две основные возможности. Первая — между сперматозоидами двух самцов происходит непосредственное соревнование: классическая дарвиновская конкуренция между самцами, только скрытая от глаз внутри женского репродуктивного тракта. Вторая — действует выбор со стороны самки: она предпочитает последнего самца или его сперму и потому каким-либо образом перераспределяет эякуляты внутри себя так, что сперма последнего используется преимущественно. Разумеется, возможна и комбинация обоих процессов.

Выяснить, почему именно последний самец оплодотворяет большинство яйцеклеток, оказалось чрезвычайно трудно; исследования продолжаются до сих пор. Энтомологи предложили несколько возможных механизмов преимущества последнего самца. Но чтобы оценить, насколько эти идеи разумны, необходимо было знать строение

женского репродуктивного тракта и то, как самки хранят и используют сперматозоиды.

К счастью, энтомология имеет давнюю традицию подробных анатомических описаний, поэтому у многих насекомых и других беспозвоночных основное строение репродуктивной системы было известно заранее. Еще ранние анатомы насекомых понимали, что разнообразие мужских и женских репродуктивных структур поразительно. Это неудивительно: описано около 750 000 видов насекомых. Но такая структурная изменчивость означала, что универсальных правил использования спермы для всех видов, скорее всего, не существует.

Тем не менее одно общее наблюдение повторяется: у самок большинства видов имеется хранилище спермы, обычно расположенное немного в стороне от яйцевода. Оно позволяет высвобождать сперматозоиды на яйца по мере их прохождения по репродуктивному тракту. Понимание того, как самка хранит и выпускает сперму, могло дать ключ к преимуществу последнего самца.[2]

Один из самых простых возможных механизмов — «последним вошел, первым вышел». Сперматозоиды последнего самца, попадая в сперматеку, оттесняют сперму предыдущих самцов вглубь. Благодаря этому именно они оказываются ближе всего к выходу и первыми попадают к яйцеклеткам, когда наступает время оплодотворения.

Идея интуитивно убедительна, но доказать, что именно так все происходит, чрезвычайно трудно. У некоторых видов этот механизм, по-видимому, действительно действует, хотя и с дополнительной хитростью.

Самки краба-паука Inachus phalangium спариваются с несколькими самцами, и последний самец почти всегда оплодотворяет яйца. Способ, которым это достигается, наглядно показывает, насколько сильное давление конкуренция сперматозоидов оказывает на эволюцию самцов. Во время копуляции самец сначала вводит не сперматозоиды, а семенную жидкость. Эта жидкость фактически действует как эпоксидная смола: она входит в семенное хранилище самки, оттесняет ранее накопленную сперму вглубь, а затем затвердевает. Смола запечатывает сперматозоиды других самцов. Только после этого самец вводит собственную сперму. Если он остается последним, кто осеменил

самку до оплодотворения и откладки яиц, отцом всего потомства будет именно он.[3]

Без «эпоксидного» приема сперматозоиды последовательных эякулятов смешивались бы, и последний самец оплодотворял бы лишь часть яйцеклеток.

Гигантский водяной клоп, с которым мы уже встречались в главе 2 (с. 55), тоже добивается преимущества последнего самца по принципу «последним вошел — первым вышел», но без всякого клея.[4]

Другой способ получить преимущество последнего самца — физически удалить из тела самки сперматозоиды соперников. Это звучит неправдоподобно, но у одной группы насекомых является нормой. У равнокрылых стрекоз и настоящих стрекоз более 90% потомства обычно принадлежит последнему самцу, спарившемуся с самкой. Пенис этих красивых насекомых снабжен рожками и маленькими крючками, которыми самец вытаскивает сперму предыдущих партнеров.

Копуляция коротка — около девяноста секунд, — и в это время самец совершает заметные насосообразные движения. Джонатан Уэйдж разделял пары стрекоз на разных этапах копуляции, чтобы понять, что происходит. Еще до начала спаривания семенное хранилище самки было заполнено сперматозоидами предыдущих самцов. Через тридцать–сорок секунд после начала копуляции оно оказывалось пустым, а к окончанию спаривания снова становилось полным.

Уэйдж предположил, что самец сначала удаляет хранящуюся чужую сперму и только затем вводит свою. Подтверждение он получил, увидев после исчезновения сперматозоидов из хранилища самки целые массы спермы, прилипшие к крючкам на пенисе.[5]

Это и последующие исследования стрекоз стали почти символом взгляда, преобладавшего в 1970-е годы среди исследователей конкуренции сперматозоидов: самку представляли главным образом пассивным сосудом для мужской спермы. По крайней мере на примере равнокрылых стрекоз казалось, что самка почти не влияет ни на саму копуляцию, ни на ее исход.

Позже, как мы увидим далее, роль самки в определении результата конкуренции сперматозоидов стали воспринимать гораздо серьезнее.[6] Первоначальный акцент на мужской стороне, вероятно, отчасти отражал

то обстоятельство, что почти все исследователи этой области в то время были мужчинами. Сегодня это может выглядеть политически не слишком удачно, но, на мой взгляд, методологически нам даже повезло.

Если бы с самого начала мы знали, что на исход конкуренции способны одновременно влиять и мужские, и женские факторы, проблема могла бы показаться безнадежно сложной. А так исследователи сначала разобрались с мужскими механизмами и лишь затем начали всерьез учитывать роль самок; это удержало задачу в достаточно простых рамках, чтобы она казалась разрешимой.

По-настоящему необычный механизм преимущества последнего самца встречается у внешне ничем не примечательного жука-стафилинида, изученного немецким биологом Клаусом Пешке.[7] Эти жуки совокупляются «конец к концу» и остаются соединенными около сорока минут. Примерно через полчаса после начала копуляции самец передает в нижнюю часть женского репродуктивного тракта особый пакет спермы — сперматофор.

Вскоре после завершения спаривания и расхождения партнеров сперматофор словно начинает действовать самостоятельно. Из него выдвигается трубка, которая проходит вверх по женскому репродуктивному тракту и входит в сперматеку. Там кончик трубки надувается, как воздушный шар, почти полностью заполняя хранилище спермы. Расширяясь, этот «шар» выталкивает сперматозоиды предыдущих самцов обратно вниз по протоку сперматеки и убирает их с пути.

Тем временем внутри надутой части находятся собственные сперматозоиды последнего самца. Освобождает их сама самка. На внутренней поверхности ее сперматеки имеются два «зубца», которыми она прокалывает шар и выпускает сперматозоиды. Результаты Пешке особенно впечатляют потому, что благодаря сложной микроскопии он сумел непосредственно увидеть — и снять на видео — весь этот процесс.

Механизмы преимущества последнего самца у краба-паука, стрекоз и жука-стафилинида удалось выяснить отчасти потому, что исследователи смогли придумать способы непосредственно наблюдать происходящее. У других животных это невозможно, и приходится использовать косвенные методы. Хороший пример — навозная муха.

Из опытов со стерильными самцами Паркер уже знал, что последний самец оплодотворяет примерно 80% яйцеклеток самки.[8] Но проследить сперматозоиды отдельных самцов внутри женского репродуктивного тракта было невозможно, и он решил подойти к механизму иначе.

Мысля как инженер-гидравлик, Паркер придумал несколько схем, в которых две жидкости входят в систему и выходят из нее таким образом, чтобы в итоге преимущество получал последний «поток». Он построил математические модели возможных процессов входа, смешивания и вытеснения спермы, а затем поставил опыты на мухах, чтобы выяснить, какая модель лучше всего соответствует наблюдаемой картине отцовства.

Самая простая модель, названная Паркером «честной лотереей», предполагала, что сперматозоиды двух самцов попадают в хранилище самки и случайно перемешиваются. Каждый сперматозоид эквивалентен лотерейному билету, а шанс самца «выиграть», то есть оплодотворить яйцеклетку, пропорционален числу введенных им сперматозоидов. Сразу стало ясно, что у навозной мухи эта модель не работает, поскольку, как мы уже знаем, один самец обычно оплодотворяет подавляющее большинство яиц.

Вторая модель — «нечестная лотерея» — предполагала, что билеты одного самца имеют преимущество. Одно возможное преимущество заключается в том, что часть билетов предыдущего самца к моменту розыгрыша уже «просрочена». Это кажется разумным: сперматозоиды живут в организме самки ограниченное время, поэтому часть клеток от более раннего осеменения может погибнуть или потерять эффективность, что дает преимущество последнему самцу.

Однако и это не соответствовало картине у навозных мух: даже если между двумя копуляциями проходило всего несколько минут, последний самец все равно оплодотворял большинство яйцеклеток.

Третья модель предполагала, что входящая сперма сначала вытесняет из хранилища уже находящиеся там сперматозоиды, но по мере процесса начинает с ними смешиваться. Представьте бассейн с входящим и выходящим потоком. Горячая вода, поступающая с одного конца, сначала будет выталкивать более холодную воду через другой. Но через некоторое время часть молекул горячей воды перемешается с холодной и тоже начнет выходить вместе с потоком. К тому моменту,

когда большая часть воды в бассейне станет горячей, большая часть вытекающей воды тоже будет горячей. В количественном выражении относительная доля горячей воды в бассейне будет возрастать, но с экспоненциально уменьшающейся отдачей. Теперь представим, что бассейн — это семенное хранилище самки и что к нему подходит только одна трубка, служащая одновременно и входом, и выходом. Самец 1 заполняет «бассейн». Когда самец 2 осеменяет самку, нагнетая сперму в сперматеку, сперматозоиды предыдущего самца вытесняются наружу. По мере продолжения копуляции самец 2 вытесняет большую часть прежней спермы, а затем начинает выталкивать уже часть собственных сперматозоидов. Иными словами, после определенного момента становится все труднее удалить последние несколько сперматозоидов, введенных предыдущим самцом.

Хотя такая мысленная модель входящего и выходящего потока спермы у навозной мухи хорошо соответствует наблюдаемой картине преимущества последнего самца, биологически она казалась мне маловероятной. Я просто не мог представить, как две жидкости могут одновременно течь в противоположных направлениях по одной и той же трубке.

Недавно две исследовательские группы, применив совершенно разные методы, установили то, что, по-видимому, является реальным механизмом преимущества последнего самца у навозной мухи. Дэвид Хоскен и Пол Уорд из Цюрихского университета восстановили картину по подробному изучению женского репродуктивного тракта на разных стадиях копуляции. Ли Симмонс из Университета Перта и Джефф Паркер, напротив, использовали радиоактивные метки, чтобы проследить судьбу спермы каждого самца внутри самки. То, что обе команды, применяя разные методы, пришли к сходным выводам, внушает значительное доверие к результату.

Начнем с девственной самки. При первом осеменении самец помещает семя в копулятивную сумку — мешкообразную структуру, соединенную длинным узким протоком с хранилищем спермы. Вскоре после этого поршнеобразный механизм втягивает сперму вверх, в хранилище. Пока все просто: в хранилище самки теперь есть сперматозоиды.

Затем самка спаривается с другим самцом. Внутренний процесс повторяется, но теперь «поршень» сначала выдувает большую часть первого эякулята из хранилища обратно по протоку в копулятивную сумку, а затем всасывает туда семя второго самца. Важной частью успеха второго самца становится то, насколько хорошо кончик его пениса прилегает ко входу в проток между хранилищем и сумкой.

Хорошее прилегание гарантирует, что сперматозоиды предыдущего самца будут вытеснены до того, как сперма второго начнет втягиваться в хранилище.[9] Это, конечно, предельно упрощенное описание механизма конкуренции сперматозоидов у навозной мухи. Как мы увидим далее, две исследовательские группы ожесточенно спорят о деталях — особенно о том, насколько активно сама самка влияет на прием и использование спермы.

НИКОГО, КРОМЕ НАС, КУР

У птиц, как и у насекомых и некоторых других беспозвоночных, последний самец, спарившийся с самкой, обычно оплодотворяет большую часть ее яйцеклеток. Поразительно, но это было известно еще Аристотелю. Он писал: «Птица, несущая яйцо, зачатое посредством совокупления, если затем совокупится с другим самцом, выведет всех птенцов рода, подобного последнему самцу».[10] Это наблюдение одновременно фиксирует и существование конкуренции сперматозоидов у птиц, и ее обычный исход — преимущество последнего самца.

Однако биологическое значение этого явления оставалось неясным до примерно середины XX века, когда специалисты по птицеводству, стремившиеся повысить продуктивность, начали распутывать сложность размножения кур.

Отправной точкой стали два исследования. В первом, проведенном Полом Мартином и его коллегами в Иллинойсском университете,[11] самку один раз искусственно осеменяли смесью спермы двух самцов, взятой в разных пропорциях. Соотношение потомства от двух отцов почти точно соответствовало доле сперматозоидов каждого самца в смеси.

Во втором исследовании Марк Комптон и его коллеги из Университета штата Виргиния[12] дважды осеменяли самок с интервалом

в четыре часа одинаковым числом сперматозоидов двух пород кур. На этот раз сперма второго самца оплодотворяла большинство яйцеклеток — около 77% потомства.

В совокупности эти опыты наводили на мысль, что решающим фактором является временной интервал между поступлением двух порций спермы в женский репродуктивный тракт.

Если два самца давали равное количество сперматозоидов в одной смешанной инсеминации или в двух осеменениях, проведенных почти подряд, отцовство распределялось примерно поровну. Но если между двумя одинаковыми осеменениями проходило четыре часа, как в опыте Комптона, второе почти неизменно имело преимущество.

В качестве объяснения предположили следующее. Если две инсеминации происходят почти одновременно, сперматозоиды двух самцов смешиваются до того, как войдут в семенные канальцы-хранилища самки. Если же между осеменениями проходит несколько часов, сперма разных самцов остается расположенной внутри этих канальцев слоями.[13] И вновь принцип «последним вошел — первым вышел». Канальцы для хранения спермы у курицы, казалось, идеально подходят для такой схемы: они длинные и узкие, и легко представить, как сперма последовательных эякулятов укладывается внутри один слой за другим.

Однако у этой интерпретации была серьезная проблема. Если преимущество последнего самца действительно вызвано послойным расположением спермы, то птенцы из первых отложенных яиц должны в основном происходить от последнего самца, а птенцы из поздних яиц — от первого. Никакой такой закономерности не обнаружилось.[14]

Настоящий механизм стал понятен, когда исследователи изучили, как куры используют полученную сперму. Это выяснил шотландский специалист по птицеводству Грэм Уишарт с помощью очень остроумного метода.[15] Вспомним, что оплодотворение происходит в верхней части яйцевода — в воронке, infundibulum, — где сперматозоиды ждут возможности проникнуть в яйцеклетку (см. главу 4). Когда яйцеклетка выходит из яичника (см. рис. 2, с. 61), она покрыта тонкой оболочкой — внутренним перивителлиновым слоем. В течение нескольких минут происходит оплодотворение: сперматозоиды

пробивают эту оболочку, и один из них сливается с женским ядром внутри яйцеклетки.

Сразу после этого клетки воронки начинают выделять вокруг яйцеклетки вторую оболочку — наружный перивителлиновый слой. По мере формирования этой оболочки все сперматозоиды, оставшиеся в воронке, оказываются заперты между двумя перивителлиновыми слоями.

Уишарт разработал способ увидеть и подсчитать эти сперматозоиды. Для этого нужно взять свежеотложенное яйцо, снять слои, окружающие желток, и исследовать их под микроскопом. Хитрость заключалась в использовании флуоресцентного красителя: ДНК в ядрах сперматозоидов начинала светиться ярко-синим, и клетки выглядели как маленькие электрические сигары.

Это техническая сторона. Вторая часть метода состояла в том, чтобы получить последовательность яиц от курицы, которую осеменили только один раз. По мере того как сперматозоиды выходят из канальцев-хранилищ и поднимаются к воронке для оплодотворения очередного яйца, их количество на последовательных яйцах постепенно уменьшается. Ключевой факт — скорость выхода сперматозоидов из канальцев остается постоянной. Поэтому вначале, когда хранящейся спермы много, на перивителлиновых слоях первого яйца оказывается большое число клеток; по мере расходования запасов каждое следующее яйцо несет все меньше и меньше сперматозоидов (рис. 11).

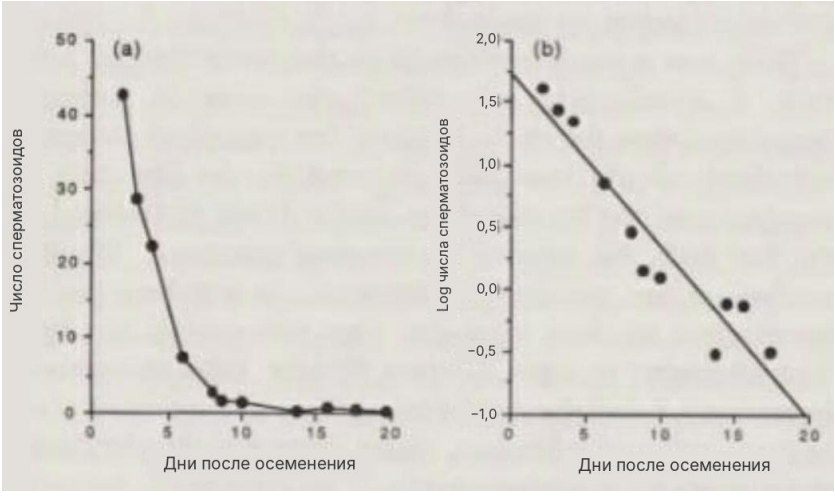


Рисунок 11. Снижение числа сперматозоидов на последовательных яйцах домашней курицы после единственного осеменения. На графике слева показано абсолютное число сперматозоидов на фиксированной площади ткани желтка; справа те же данные представлены как логарифм числа сперматозоидов. Наклон этой зависимости отражает скорость пассивной потери спермы из женского репродуктивного тракта (по Wishart, 1987).

Снижение числа сперматозоидов на последовательных яйцах дает меру того, насколько быстро сперма теряется из канальцев-хранилищ.

Такая схема использования спермы дает довольно простое объяснение преимуществу последнего самца. Представим, что самку дважды осеменили одинаковым количеством сперматозоидов. Вскоре после первого осеменения сперма начинает постепенно выходить из канальцев-хранилищ. К моменту второго осеменения значительная часть сперматозоидов первого самца уже утрачена, поэтому клетки второго самца численно преобладают (рис. 12).

Этот процесс называют пассивной потерей спермы. Я предположил: если именно он объясняет преимущество последнего самца, то чем длиннее интервал между двумя во всех остальных отношениях одинаковыми осеменениями, тем сильнее должно быть преимущество второго самца. Причина проста — чем больше времени между инсеминациями, тем больше сперматозоидов первого самца успевает исчезнуть из женского репродуктивного тракта.

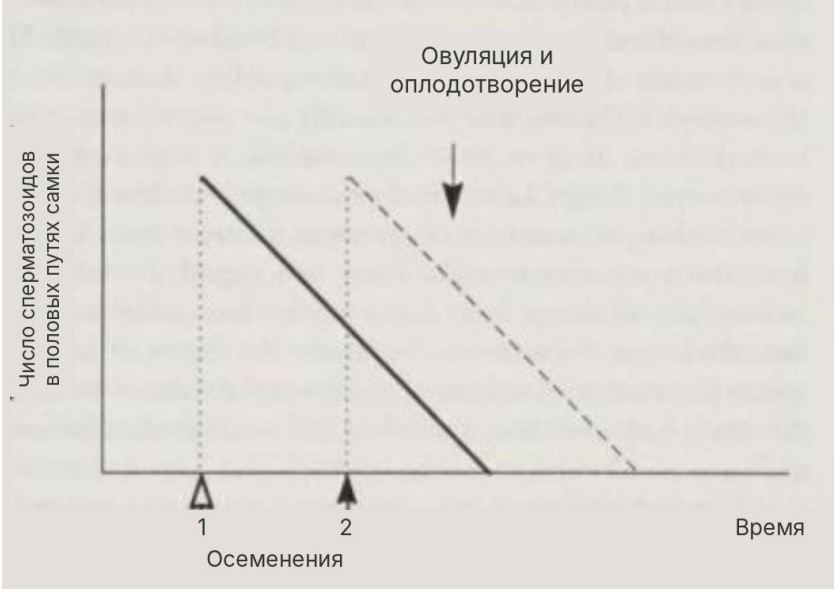


Рисунок 12. Графическое представление модели пассивной потери спермы, приводящей у птиц к преимуществу последнего самца (по Биркхед, «Sperm competition in birds», 1998). Два осеменения с одинаковым числом сперматозоидов проводятся с некоторым интервалом — стрелки 1 и 2. После осеменения сперматозоиды начинают покидать репродуктивный тракт с постоянной скоростью. К моменту овуляции и оплодотворения — нисходящая стрелка — большая часть сперматозоидов первого самца уже утрачена, поэтому сперма второго численно преобладает и оплодотворяет большинство яйцеклеток.

Оставалось лишь найти способ проверить эту идею. Я подумывал создать собственную колонию кур, но счастливая случайность избавила меня от этой необходимости. Однажды я рылся в коробке со статьями о конкуренции сперматозоидов и нашел ксерокопию докторской диссертации, которую мне прислали десять лет назад. Я вспомнил, что тогда совершенно не смог в ней разобраться. Но теперь, спустя десятилетие, перечитывая пожелтевшие страницы, понял, что наткнулся на золото.

Это была работа аспиранта Аллена Лемана из Иллинойсского университета — именно тот эксперимент, который я сам хотел бы поставить. С точки зрения экспериментального дизайна работа была образцовой. Леман дважды осеменял разные группы самок одинаковым количеством сперматозоидов, изменяя промежуток между двумя

инсеминациями от тридцати минут до восьми дней, а затем определял отцовство потомства.

Если модель пассивной потери спермы верна, то с увеличением интервала преимущество последнего самца должно возрастать. Поиск в базах научных журналов показал, что исследование никогда не было опубликовано. Я написал в Иллинойсский университет с просьбой связать меня с Леманом. Мне сообщили, что он умер вскоре после завершения диссертации в 1975 году, но его научный руководитель Филип Дзюк охотно разрешил мне заново проанализировать данные.

Я сделал это вместе со статистиком из Шеффилда Джоном Биггинсом. Наш анализ подтвердил, что пассивная потеря спермы действительно является основным механизмом: соответствие между предсказанием модели и результатами Лемана было обнадеживающе точным.[16]

ЗАМОРОЖЕННАЯ САМКА

Птиц принято делить на две крупные категории: воробьинообразные, или певчие птицы, куда входят, например, дрозды и малиновки, и неворобьинообразные, к которым относится домашняя курица и ее дикий предок — банкивская джунглевая курица.

Хотя у дикой джунглевой курицы конкуренция сперматозоидов почти наверняка существует, у большинства неворобьинообразных полиандрия и интенсивная конкуренция встречаются сравнительно редко (см. главу 2). Наиболее сильна конкуренция сперматозоидов у певчих птиц. Поэтому мне было важно проверить, действует ли механизм преимущества последнего самца, обнаруженный у кур, и у воробьинообразных.

Для этого нужен был вид, у которого внепарное отцовство встречается в природе и который легко размножается в неволе. В детстве я держал зебровых амадин и знал, что эти крошечные, плодовитые австралийские птицы подходят идеально. У них существует несколько цветовых форм, поэтому окраску оперения можно использовать как генетический маркер отцовства. Кроме того, было известно, что в природе внепарные копуляции у них часты и часть из них действительно приводит к внепарному отцовству.

Наши опыты в неволе показали, что, как и у домашних кур, последний самец, осеменивший самку, оплодотворяет большинство яйцеклеток. Но при изучении механизма возникла проблема. У кур мы использовали искусственное осеменение, что позволяло точно контролировать время инсеминации и число сперматозоидов. У зебровых амадин приходилось полагаться на естественные копуляции, а сколько сперматозоидов самец передает при одном спаривании, никто не знал. Как выяснилось, этот показатель вообще не был установлен ни для одного вида птиц.

Ответ мы получили почти случайно. Я вспомнил сообщение о самце воробья, которого видели пытающимся спариться со своей партнершей сразу после того, как ее сбила машина, и задумался: нельзя ли заставить самца зебровой амадины совокупиться с мертвой самкой? Я вскользь задал этот вопрос своей ассистентке Джейн Пеллатт. Не сказав мне, она ушла и в течение нескольких месяцев разрабатывала и совершенствовала методику.

Однажды она вошла в мой кабинет и объявила, что задача решена. Затем рассказала, что сделала, и предложила демонстрацию. Лиофилизированную самку зебровой амадины, снабженную искусственной клоакой, закрепили на жердочке и поместили в клетку к самцу.

Самец без малейшего смущения начал обычный ритуал ухаживания, взобрался на самку и оставил крошечный эякулят в искусственной клоаке.[17]

Используя новую методику, мы выяснили, какие факторы влияют на размер эякулята самца. Число передаваемых сперматозоидов различалось очень сильно — от менее одного миллиона до более десяти миллионов, — и часть этой изменчивости зависела от того, как часто самец эякулировал. Если мы использовали самца, не спаривавшегося несколько дней, он выделял гораздо больше сперматозоидов, чем самец, которого использовали накануне. В этом, конечно, не было ничего особенно удивительного.

Кроме того, мы установили, что у самки зебровой амадины сперматозоиды теряются из канальцев-хранилищ быстрее, чем у курицы. Мы также сделали видеозаписи, чтобы определить частоту копуляций. Объединив эти сведения с новыми данными о числе

сперматозоидов в одном эякуляте, мы обнаружили, что модель пассивной потери спермы вполне удовлетворительно объясняет преимущество последнего самца и у зебровой амадины.[18]

Итак, основной механизм конкуренции сперматозоидов, по-видимому, сходен у зебровой амадины и домашней курицы, а следовательно, вероятно, у большинства воробьинообразных и неворобьинообразных птиц. Наши опыты показывают, что исход конкуренции зависит не только от скорости потери сперматозоидов из женского репродуктивного тракта. Важны также число сперматозоидов, введенных каждым самцом, интервал между осеменениями и, как показали другие наши эксперименты, время осеменения относительно откладки яйца. Помимо этих мужских факторов, вполне возможно существование пока не выявленных женских особенностей, влияющих на отцовство.

МЛЕКОПИТАЮЩИЕ

Когда-то у меня была красивая сиамская кошка. Как и многие породы, полученные интенсивным селекционным разведением, моя кошка отличалась типичной для них некоторой недогадливостью. Особенно ярко недостаток поведенческой утонченности проявлялся во время течки когда я регулярно видел ее в саду в окружении пестрой компании огромных котов, каждый из которых по очереди спаривался с ней. Наблюдая за этим, я задавался вопросом: как у насекомых и птиц, определяет ли порядок копуляций, кто из этих самцов с большей вероятностью станет отцом котят? Если кот стремится максимизировать число потомков, лучше ли ему оказаться первым или последним в очереди?

Долгое время ответ зависел от того, кого именно вы спрашивали. Хотя специальных исследований конкуренции сперматозоидов у кошек не проводилось, опыты с кроликами и морскими свинками показали преимущество первого самца. У прерийных полевок, напротив, больше потомства оставлял второй из двух самцов. В других исследованиях, например на крысах, никакого преимущества первого или последнего не обнаружили.

Такие результаты указывали, что единого механизма для млекопитающих, возможно, нет и у каждого вида действует собственное

правило.[19] Очевидно, у видов, где овуляция вызывается самой копуляцией — так называемых индуцированных овуляторов, — мы ожидаем преимущества первого самца. Именно это и происходит.

Самки тринадцатиполосого суслика восприимчивы невероятно короткое время — всего один день в году, фактически один послеобеденный период. Самцы носятся в поисках еще не спаривавшихся самок, стараясь первыми занять очередь. Если самец находит самку, рядом с которой уже находится другой самец, возникает дилемма: встать ли в очередь, надеясь спариться вторым и получить хотя бы небольшой шанс на отцовство, или продолжить поиски в надежде найти одинокую девственную самку? Ответ: самцы нередко действительно становятся в очередь.[20]

У видов с самопроизвольной овуляцией — то есть не вызываемой копуляцией — ситуация иная. Основные правила удалось установить при изучении обычного домашнего любимца — хомяка. В природе хомяки живут в Восточной Европе и России и большую часть года ведут одиночный образ жизни в подземных норах. Участок самки может перекрываться с участками нескольких самцов, поэтому в природе у нее, вероятно есть возможность спариться более чем с одним самцом. Когда у самки начинается эструс, она сексуально восприимчива примерно двенадцать часов до овуляции и еще около девяти часов после нее. В неволе за один период эструса она спаривается с несколькими самцами.

Уильям Хак и его коллеги из Университета штата Сангамон в Иллинойсе[21] провели остроумно спланированный эксперимент, чтобы выяснить, какие факторы определяют успех оплодотворения у двух самцов, спаривающихся с одной самкой. Отцовство потомства определяли по окраске шерсти — альбиносной или бежевой — как по генетическому маркеру.

Оказалось, что если самка спаривалась с двумя самцами сравнительно рано в эстральном цикле, второй самец стабильно становился отцом большего числа детенышей независимо от интервала между двумя осеменениями. Но если первое осеменение происходило примерно во время овуляции, большинство потомства принадлежало первому самцу, причем его преимущество усиливалось по мере увеличения интервала между инсеминациями.

Иными словами, преимущество первого или второго самца зависело от того, когда именно осеменения происходили по отношению к овуляции. Наилучшая тактика для самца — осеменить самку в такой момент, чтобы его сперматозоиды уже были готовы и ждали в верхней части яйцевода именно тогда, когда происходит овуляция.

Предположим, сперматозоидам требуется пять минут, чтобы добраться от места осеменения до места оплодотворения. Наивно можно было бы решить, что идеальная стратегия — осеменить самку за пять минут до овуляции. Но здесь две проблемы. Во-первых, ни самец, ни самка не знают точно, когда произойдет овуляция, поэтому настолько точно рассчитать время копуляции чрезвычайно трудно.

Во-вторых, и, возможно, это еще важнее, сперматозоидам самца требуется время, чтобы подготовиться к оплодотворению. Интервал между эякуляцией и завершением капацитации сильно различается у разных видов: примерно от девяноста минут у мышей до около трех часов у человека. Следовательно, в ситуации конкуренции сперматозоидов максимальный шанс на оплодотворение получает самец, который рассчитывает осеменение так, чтобы его сперматозоиды завершили капацитацию как раз к моменту овуляции самки. У золотистого хомяка сперматозоидам требуется около трех часов для капацитации, после чего они сохраняют жизнеспособность еще в течение тринадцати часов. Яйцеклетки хомяка также могут быть оплодотворены лишь в течение ограниченного времени: через шесть часов после овуляции жизнеспособной остается только половина из них. Секрет успеха состоит в том, чтобы появление капацитированных сперматозоидов совпало по времени с наличием яйцеклеток, способных к оплодотворению.

Чтобы лучше понять значение полученных ими данных о механизмах конкуренции сперматозоидов, Уильям Хак и его коллеги изучили также поведение самцов и самок хомяков. Они создали почти естественные условия в большом вольере, что позволило наблюдать за происходящим в подземных норах. В ночь, когда у самки начиналась течка, доминирующий самец оставался в ее норе и спал между самкой и входом, получая таким образом возможность отгонять других самцов. Любопытно, что, хотя самка становилась восприимчивой сразу с началом течки, самец не торопился и приступал к спариванию лишь

позднее — примерно за шесть часов до овуляции. Затем он время от времени спаривался с самкой в течение одного-двух часов, даже после того, как запас его спермы был исчерпан. После этого еще около двух часов он следовал за самкой. Такое сочетание форм поведения сводило к минимуму вероятность того, что самка уйдет и спарится с другим самцом. Даже копуляции без выделения спермы могли выполнять определенную функцию, снижая интерес самки к дальнейшим спариваниям.

Хомяк служит общей моделью того, как, по-видимому, действует конкуренция сперматозоидов у млекопитающих со спонтанной овуляцией. Основная идея показана на рисунке 13. Ее можно свести к следующему: если с одной самкой спариваются два самца, их шансы стать отцами потомства зависят от сочетания трех факторов — очередности спариваний, интервала между двумя копуляциями и времени осеменения по отношению к моменту овуляции у самки.

Описанные мною процессы конкуренции сперматозоидов у одного вида насекомых, у птиц и у млекопитающих представляют собой основные механизмы. Однако поверх них действуют и другие, гораздо более тонкие процессы. Условно их можно разделить на две группы: процессы, связанные с самцами, и процессы, связанные с самками. Главная тонкость со стороны самцов заключается в различиях между отдельными особями по способности оплодотворять яйцеклетки.

ОВУЛЯЦИЯ

Полная капацитация

Гибель сперматозоидов

Время относительно овуляции (часы)

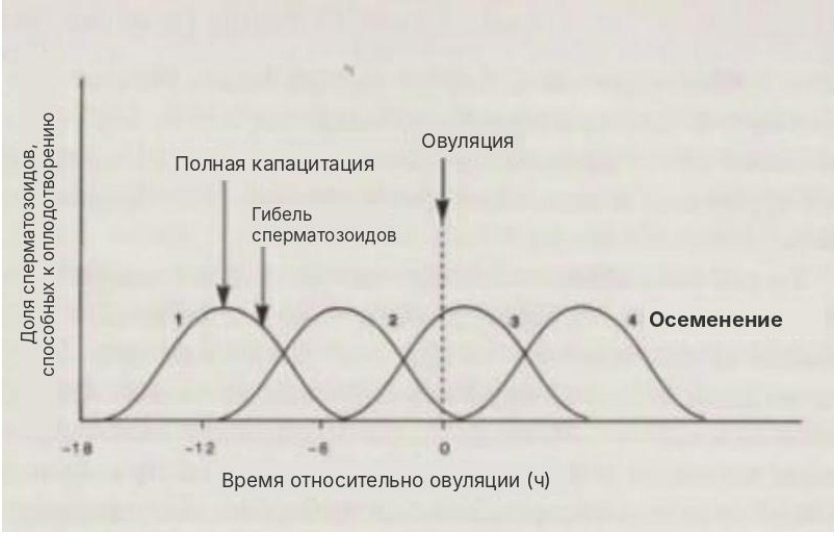


Рисунок 13. Схематическое изображение механизма конкуренции сперматозоидов у млекопитающих (по Ginsberg and Huck, 1989). Показаны четыре гипотетических осеменения (1–4). Для каждого нормальным распределением обозначена доля сперматозоидов, способных к оплодотворению: сначала она увеличивается по мере капацитации все большего числа сперматозоидов, а затем уменьшается по мере их гибели. Сперматозоиды после первых двух осеменений достигают максимума активности и погибают еще до овуляции самки (момент 0). При четвертом осеменении сперма вводится непосредственно в момент овуляции, поэтому пик ее оплодотворяющей способности наступает значительно позже. Третье осеменение происходит за шесть часов до овуляции; в результате максимум активности сперматозоидов приходится примерно на время овуляции, и именно это осеменение с наибольшей вероятностью приводит к оплодотворению.

Тонкость со стороны самки состоит в ее способности различать сперматозоиды разных самцов и неодинаково их использовать. Сначала мы рассмотрим различия между самцами по оплодотворяющей способности, а затем подробнее обратимся к спорной теме скрытого выбора самкой.

РАЗЛИЧИЯ В ОПЛОДОТВОРЯЮЩЕЙ СПОСОБНОСТИ

Животноводы весьма нетерпимы к особям, которые плохо показывают себя в размножении. Самцов отбраковывают гораздо беспощаднее, чем самок, поскольку один хороший самец способен осеменить десятки самок. Поэтому производителей регулярно проверяют, отбирая лучших и исключая остальных.

Проверка самцов на способность к оплодотворению может быть длительной: приходится учитывать процент зачатий, долю самок, принесших потомство, и величину помета. Однако в 1960-х годах стало ясно, что можно применять гораздо более строгий способ оценки: смешивать равное количество спермы разных самцов, проводить искусственное осеменение и затем определять, какой самец стал отцом большей части потомства. Первое исследование такого рода было проведено еще в 1914 году на разных линиях крыс. Оно показало, что нормально окрашенные крысы добивались оплодотворения в восемь раз чаще, чем их соперники-альбиносы. В некоторых случаях различия между линиями или отдельными самцами оказывались еще более разительными.

В одном исследовании индеек сперму пятнадцати разных индюков смешали в равных долях и осеменили ею десятки самок — и лишь один самец оплодотворил хотя бы часть яиц! Сходные, хотя и не столь крайние результаты подобных опытов были получены почти у всех одомашненных млекопитающих, включая свиней, крупный рогатый скот, овец и кроликов. Это позволило ранжировать самцов по их оплодотворяющей способности.

С практической точки зрения порядок, полученный таким способом, совпадал с результатами опытов с однократным осеменением, то есть без конкуренции сперматозоидов. Но эксперименты со смешанной спермой — так называемое гетероспермное осеменение — были более чем в сто раз чувствительнее в выявлении различий между самцами. Это явление называют дифференциальной оплодотворяющей способностью.

Одним из исследователей, сыгравших центральную роль в этих работах, был Филип Дзюк из Иллинойсского университета. Он сравнивал ранжирование самцов по успеху оплодотворения с оценкой баскетбольных команд. Число «корзин», заброшенных каждой командой на разминке, когда она играет сама с собой, может дать приблизительное представление об ее уровне, но куда более показательно посмотреть на счет, когда две команды встречаются друг с другом. Дифференциальная оплодотворяющая способность была ясно видна и в наших экспериментах по конкуренции сперматозоидов у кур,

и ее приходилось учитывать при расчете успеха оплодотворения каждого самца.

Самое примечательное в дифференциальной оплодотворяющей способности состоит в том, что, несмотря на надежно подтвержденное существование этого явления, мы очень плохо понимаем его причины. Животноводы провели десятки опытов, недвусмысленно демонстрирующих его наличие. Обычно самцы, занимающие высокие места в опытах с гетероспермным осеменением, имеют сперму лучшего качества: их сперматозоиды движутся быстрее и реже имеют дефекты. Как мы видели в главе 4, это дает им заметное преимущество в конкуренции со сперматозоидами других самцов.

Но удивительно другое: различия в оплодотворяющей способности сохраняются несмотря на многие поколения интенсивного искусственного отбора, направленного на получение лучших производителей. При столь сильном направленном отборе в пользу успешного оплодотворения вся изменчивость по этому признаку, казалось бы, давно должна была исчезнуть. Однако этого не произошло. Какие процессы поддерживают разнообразие подобных признаков, пока остается загадкой.

Животноводы, однако, почти не проводили опытов, позволяющих выяснить, отдает ли самка предпочтение сперме определенных самцов. Чтобы это установить, следовало бы в нескольких последовательных циклах размножения осеменять одних и тех же самок одной и той же смесью спермы и смотреть, проявляются ли устойчивые индивидуальные различия в отцовстве их потомства. Животноводы этого не делали, поскольку для массового производства кур, свиней или крупного рогатого скота такой вопрос не имеет практического значения. Но для эволюционного биолога крайне важно понимать, в какой степени самка способна влиять на процесс оплодотворения.

ЧЬЯ ЖЕ ЭТО СПЕРМА? СКРЫТЫЙ ВЫБОР САМКОЙ

Терри Робертс — строитель, а его увлечение — разведение птиц. И не просто любых птиц. Его цель — вывести гибрид зяблика и канарейки. В XIX веке шахтеры брали канареек под землю как живые индикаторы ядовитого газа: если птица падала с жердочки, пора было спасаться. Шахтеры привязались к своим птицам и не только разводили канареек

между собой, но и начали получать гибриды — «мулов», как их называли, — от скрещивания канареек с британскими вьюрковыми птицами, например щеглами и зеленушками.

Получать таких «мулов» всегда было труднее, чем разводить самих канареек или вьюрков, хотя одни комбинации удавались легче других. Насколько легко получить гибрид, зависит от эволюционной близости двух видов. В конце концов, канарейка сама относится к вьюрковым. Чем больше генетическое сходство видов, тем легче получить гибрид. Именно поэтому гибрид зяблика и канарейки столь редок: зяблик генетически дальше от канарейки, чем многие другие вьюрковые.

Но и этого объяснения недостаточно. Самец зяблика вполне может охотно спариться с самкой канарейки, однако нечто в яйцеводе самки распознает его эякулят как чужеродный и не позволяет сперматозоидам ни приблизиться к яйцеклетке, ни оплодотворить ее. У самки существует какой-то механизм, который как бы «сообщает» ей, что сперматозоиды зяблика не подходят, и примерно в 99 процентах случаев дальнейшее их продвижение блокируется.

Мы не знаем точно, как работает этот процесс у канарейки, но исследования кур показывают, что препятствие для чужеродных сперматозоидов находится во влагалище. Если искусственно осеменить курицу спермой индюка, лишь очень немногие сперматозоиды, если вообще хоть какие-либо, попадут в канальцы хранения спермы, и в лучшем случае оплодотворенными окажутся всего 2–3 процента яиц. Но если выполнить глубокое искусственное осеменение и ввести сперму индюка выше маточно-влагалищного соединения, оплодотворится уже 20–30 процентов яиц и из них сможет развиться жизнеспособное потомство.

Можно провести и другой опыт: поместить в питательную среду кусочки ткани курицы, содержащие канальцы хранения спермы, вместе со спермой индюка. Через несколько часов канальцы окажутся заполнены сперматозоидами. В двух последних опытах сперматозоидам индюка не пришлось проходить через влагалище, поэтому они смогли попасть в хранилища и далее к месту оплодотворения. Это указывает на то, что именно во влагалище чужеродная сперма распознается и ее продвижение блокируется.

Очень похожее происходит у плодовых мушек. Если самец одного вида осеменяет самку другого, она может вообще не отложить яиц. При вскрытии и исследовании ее половых путей под микроскопом видно, что спермы у нее достаточно, следовательно, причина не в ее нехватке.

На самом деле органы хранения спермы у такой самки обычно заполнены, но сперматозоиды словно оказываются заперты внутри и не могут выйти. Предположив, что они ждут правильного «сигнала», исследователи плодовых мушек искусственно ввели самке семенную жидкость без сперматозоидов, полученную от самца ее собственного вида. И вот результат: сперматозоиды были высвобождены из хранилища, а самка начала откладывать оплодотворенные яйца. Этот изящный опыт ясно показывает, что семенная жидкость самца другого вида просто не содержала нужных химических сигналов, запускающих всю последовательность репродуктивных событий, ведущих к оплодотворению.

Если у самок имеется физиологический механизм, позволяющий отличать сперматозоиды собственного вида от сперматозоидов другого вида, несложно предположить, что они способны различать и сперматозоиды разных самцов своего вида. И вновь доказательства дают плодовые мушки. У одного вида, личинки которого питаются соком гниющих кактусов в пустынях юга США, самки, осемененные собственным братом, не давали оплодотворенных яиц. И причина опять заключалась в том, что семенная жидкость такого самца содержала неподходящие сигналы для высвобождения сперматозоидов, запертых в сперматеке самки.

Еще более поразительный пример дают мыши. Скорость продвижения сперматозоидов по яйцеводу самки зависит от того, насколько сочетаются генотипы самца и самки. В данном случае сигнал, облегчающий движение сперматозоидов, скорее всего, находится не в семенной жидкости, а исходит от самих сперматозоидов. Это неожиданный результат, поскольку долгое время считалось, что сперматозоиды не проявляют на своей поверхности никакой информации из генетического материала, заключенного в их чрезвычайно плотном ядре. Однако все больше исследований показывает, что это не так: сперматозоиды должны каким-то образом

«сообщать» о себе. Иначе трудно объяснить, как возникают различия в их транспортировке или в слиянии мужских и женских гамет.

Для удобства этот процесс называют «выбором» спермы самкой.

Наблюдать такой «выбор» чрезвычайно трудно, поскольку он происходит на микроскопическом уровне и внутри репродуктивных путей самки. Именно поэтому его называют скрытым, или криптическим, выбором самкой.

Идея скрытого выбора самкой обрела широкую известность в 1996 году после выхода книги Билла Эберхарда Female Control («Контроль со стороны самки»), где автор собрал десятки примеров из самых разных групп животных, указывающих на то, что после копуляции самка может влиять на то, какой самец — или какие именно его сперматозоиды — оплодотворят ее яйца. Однако задолго до этого, еще в 1940–1950-е годы, некоторые — хотя и немногие — специалисты по репродукции предполагали, что половые пути самки служат не просто пассивным каналом для прохождения сперматозоидов и яйцеклеток.

Позднее, в 1980-е годы, Рэнди Торнхилл из Университета Нью-Мексико специально обратил внимание на возможность того, что самки спариваются с несколькими самцами, а уже после получения их спермы каким-то образом проводят между ними отбор. Статья Торнхилла стала важной вехой, однако массового интереса к проверке того, существует ли скрытый выбор самкой в действительности или остается красивой идеей, не последовало. Отчасти это объяснялось тем, что поведенческие экологи в то время были заняты доказательством выбора самкой до копуляции. Но имел значение и «социологический» климат науки: в исследованиях полового отбора все еще преобладал взгляд с позиции самца.

Задним числом кажется вполне логичным, что при определенных обстоятельствах самке выгодно контролировать, чьи сперматозоиды оплодотворят ее яйца. Наиболее очевидно это тогда, когда ее возможности выбирать партнера до спаривания ограничены. Во многих случаях, как мы уже видели, самка действительно может заметно влиять на то, кто ее осеменит. Но бывают ситуации, когда ее принуждают к копуляции. У многих насекомых, например у желтой навозной мухи, самку просто хватают более крупные самцы и насильно спариваются с ней. Нечто подобное наблюдается у некоторых рептилий и у нескольких

видов уток. В таких обстоятельствах самке было бы явно выгодно уметь удалять эякулят непривлекательного самца и сохранять сперму предпочтительного.

Если скрытый выбор самкой — реальность, а не фантазия, и если самка действительно способна по-разному использовать сперму разных самцов, возникает интересная эволюционная ситуация. Даже после спаривания самцы уже не могут полностью контролировать исход, и оба пола продолжают бороться за власть над оплодотворением. Иными словами, перед нами снова половой конфликт.

Билл Эберхард последовательно отстаивал взгляд с позиции самки и выделил не менее двадцати способов, которыми самка может изменить или контролировать результат спариваний с двумя и более партнерами. На поведенческом уровне она, разумеется, может решать, с кем спариваться: это выбор до копуляции. Но и после начала спаривания у нее остается целый набор возможностей для последующего выбора.

Она может допустить самца к копуляции, но, не обеспечив нужной сенсорной обратной связи, помешать ему передать сперму. Другая возможность — регулировать продолжительность копуляции. У многих насекомых перенос спермы занимает несколько минут, а иногда и часов. Меняя продолжительность спаривания, самка может влиять на количество спермы, получаемой от конкретного самца, а значит — и на вероятность того, что именно он оплодотворит ее яйца.

Если самка не способна регулировать длительность копуляции, она может преимущественно сохранять или, напротив, удалять сперму определенных самцов. Она может также не допускать транспортировки спермы некоторых самцов к органам хранения или месту оплодотворения. Еще одна возможность — избирательно овулировать или ускорять созревание яйцеклеток после осеменения определенным самцом. Даже после оплодотворения самка теоретически сохраняет некоторый контроль над репродуктивным успехом: она может избирательно прерывать развитие отдельных зигот, неодинаково вкладывать ресурсы в эмбрионы или — по крайней мере в принципе — выборочно кормить либо уничтожать новорожденных.

Один из самых необычных и убедительных примеров скрытого выбора самкой обнаружен у гребневика — животного из группы ктенофор, известного под научным названием Beroë. Я хорошо помню

законсервированных гребневиков с практических занятий в университете главным образом потому, что они совершенно не походили на рисунки в наших учебниках.

В живом виде Beroë — прекрасное колоколообразное животное, но музейный экземпляр напоминает скорее большой комок слизи. Много лет спустя у острова Кобург в Канадской Арктике я впервые увидел живого гребневика. Он был необычайно красив: размером с кулак, кроваво-красный, с рядами переливающихся ресничек, которые медленно несли его через ледяную воду.

Эмбриологи прошлого — то есть ученые, работавшие в начале XX века, — тоже любили Beroë: его крупные, около 1 мм в диаметре, исключительно прозрачные яйца буквально выставляли тайны оплодотворения напоказ. Через много лет после моей первой встречи с живым гребневиком я выступал на конгрессе по сперматологии в Кэрнсе. В аудитории сидели андрологи, анатомы и несколько специалистов по биологии развития. Эволюционный взгляд на конкуренцию сперматозоидов их заинтриговал, но к возможности скрытого выбора самкой они относились откровенно скептически.

После моего доклада ко мне подошел специалист по развитию Джерри Шаттен и рассказал о двух французских биологах, недавно описавших явление внутри яйцеклетки Beroë, которое, по его мнению, очень напоминало скрытый выбор самкой. Обычно в одну яйцеклетку проникает несколько сперматозоидов. Затем женский пронуклеус скользит через цитоплазму со скоростью около 0,2 мкм в секунду, последовательно «посещая» каждый мужской пронуклеус, после чего возвращается к одному из них и сливается именно с ним.

Сходство с выбором самкой партнера до копуляции на токовище поразительно. Здесь, уже на уровне клеточных структур, как будто действительно происходит скрытый выбор. К сожалению, больше мы почти ничего не знаем. Неизвестно даже, принадлежат ли сперматозоиды, между которыми как бы «выбирает» яйцеклетка, одному или разным самцам. Но Beroë, несомненно, предоставляет

замечательную возможность исследовать механизмы такого скрытого выбора.[4]

История скрытого выбора самкой как части полового отбора типична для многих направлений науки. Сначала появляется идея — и ее игнорируют. Потом ту же мысль выдвигают снова, иногда в несколько измененном виде, но по-прежнему ничего не происходит. А затем, спустя какое-то время и без очевидной причины, словно загорается фитиль: тема внезапно становится модной, и ею начинают заниматься все подряд (см. также главу 1, с. 21). Именно так произошло и со скрытым выбором самкой.

Что именно подожгло этот фитиль, неясно. Возможно, просто накопилось критическое количество идей. Как мы видели в главе 1, в такой момент может возникнуть волна некритического энтузиазма — и именно это случилось в исследованиях скрытого выбора. Было опубликовано несколько работ, авторы которых при малейшем намеке на подобное явление уверенно заявляли о его существовании.

Например, у многих видов — мух, данио, мышей, перепелов и человека — самки спустя некоторое время после осеменения выводят часть семенной жидкости наружу. В ряде исследований само это удаление спермы трактовалось как доказательство скрытого выбора. Разумеется, если самка избирательно удаляет сперму, то у нее действительно появляется возможность влиять после копуляции на то, кто оплодотворит ее яйца. Но само по себе выведение неопределенной массы сперматозоидов еще не доказывает, что самка осуществляет выбор.

ЗОЛОТЫЕ МУХИ

Репродуктивная система самки желтой навозной мухи включает два, а иногда три органа хранения спермы — сперматеки. Наличие нескольких физически раздельных хранилищ теоретически позволяет самке по-разному использовать сперму разных партнеров. Но пользуется ли она этой возможностью — другой вопрос.

[4] В 1 мм содержится 1000 мкм; следовательно, пронуклеусу Beroë требуется примерно 83 минуты, чтобы пройти расстояние в 1 мм.

Пол Уорд из Цюрихского университета провел серию экспериментов, результаты которых позволили ему утверждать, что самки преимущественно хранят и используют сперму более крупных самцов по сравнению с более мелкими. Уорд давал самке спариться с двумя самцами разного размера и, чтобы контролировать количество переданной спермы, стандартизировал продолжительность копуляции. После двадцати минут все спаривающиеся пары разъединяли. Затем Уорд определил отцовство появившегося потомства и обнаружил, что большинство детенышей происходило от более крупного из двух самцов. Он предположил, что самка каким-то образом преимущественно допускает к оплодотворению сперму крупного самца.

В этой идее была определенная логика. Крупные самцы обычно успешнее мелких в борьбе за самок, поэтому если самка обеспечивает оплодотворение своих яиц спермой крупного самца, она повышает вероятность рождения крупных и успешных сыновей, а следовательно — и собственный эволюционный успех. На первый взгляд все выглядело вполне убедительно. Однако Ли Симмонс и Джефф Паркер из Ливерпуля считали иначе. Паркер десятилетиями изучал навозных мух и знал, что во время копуляции крупные самцы передают сперму быстрее мелких. Поэтому стандартизация продолжительности спаривания, как это сделал Уорд, вовсе не обеспечивала одинакового количества переданной спермы. В последующем исследовании Симмонс и Паркер убедительно показали, что результаты Уорда легко объясняются именно разницей в количестве сперматозоидов. Крупные самцы становились отцами большего числа потомков не потому, что самки предпочитали их сперму, а просто потому, что крупный самец за то же время передавал больше сперматозоидов.

Эти два столь разных исследования прекрасно иллюстрируют основную трудность в доказательстве скрытого выбора самкой. После того как самку осеменили два или более самца, то, чьи сперматозоиды в итоге оплодотворят яйцеклетки, потенциально определяется двумя процессами: мужским — конкуренцией сперматозоидов — и женским — выбором спермы. Чтобы доказать существование одного процесса, необходимо исключить влияние другого. Мы располагаем огромным количеством данных, подтверждающих конкуренцию сперматозоидов, но гораздо меньше уверены в способности самки различать сперму

разных самцов. Поэтому, чтобы доказать выбор спермы самкой, нужно исключить возможность того, что наблюдаемый результат объясняется одной лишь конкуренцией сперматозоидов.

ЗМЕИ И ЯЩЕРИЦЫ

Томас Мадсен — энтузиаст-герпетолог, сумевший превратить увлечение всей жизни в научную профессию. Более того, некоторые его результаты изменили наши представления о стратегии спаривания самок. Изучая популяцию гадюк на юге Швеции, Мадсен и его коллеги обнаружили, что самки, спаривавшиеся с несколькими самцами, имели более высокий репродуктивный успех, чем самки с единственным партнером. У самок, осемененных несколькими самцами, рождалось меньше мертвых и физически деформированных детенышей и в целом больше потомства, чем у моногамных самок.

Мадсен и его коллеги опубликовали эти необычные результаты в журнале Nature и предположили, что, поскольку самки не способны отличить хорошего самца от плохого по внешнему виду или поведению, они спариваются со всеми встреченными самцами, а затем позволяют их сперматозоидам «выяснить отношения» уже внутри репродуктивных путей. Исследователи предположили, что самцы низкого качества производят и сперму низкого качества — менее конкурентоспособную и несущую худший генетический материал.

Хотя подобная связь между качеством самца и качеством его спермы предполагалась и у других видов, например у львов, многие биологи не были убеждены. Животноводы, проводившие опыты с гетероспермным осеменением, снова и снова показывали, что оплодотворяющая способность самца не связана ни с его поведением, ни с социальным статусом. Джефф Паркер также высказал теоретическое возражение против такой трактовки результатов Мадсена: генетикам известно, что сперматозоиды не «проявляют» несомые ими гены, поэтому не было понятного механизма, позволяющего самке распознавать и избирательно использовать «лучшую» сперму.

Затем пришло еще одно, более серьезное возражение. Группа итальянских биологов ответила на статью в Nature сообщением, что у изученной ими популяции гадюк ничего подобного обнаружить не

удалось: репродуктивный успех самок в Италии никак не зависел от числа половых партнеров.

Тем не менее идея Мадсена не умерла. Один из его студентов...

Матс Олссон проводил сходное исследование другого пресмыкающегося — прыткой ящерицы — также на юге Швеции. Удивительно, но результаты Олссона почти точно совпали с результатами Мадсена: чем больше партнеров было у самки, тем выше оказывался ее репродуктивный успех. Снова казалось, что самка каким-то образом выбирает лучшие сперматозоиды — то есть проявляет скрытый выбор.

Олссон пытался понять причину этого и организовал лабораторные спаривания, чтобы выяснить, от чего зависит, который из двух самцов станет отцом потомства одной самки. Отцовство определяли методом ДНК-фингерпринтинга. Обычно один самец действительно становился отцом большего числа детенышей, чем другой. В отличие от многих других видов, успех самца, по-видимому, не зависел от очередности спаривания и, вероятно, почти не зависел от количества переданной спермы.

Однако при сравнении ДНК-профилей Олссон и его коллеги заметили интересную закономерность: в каждой семье больше потомков оставлял тот самец, чей ДНК-профиль сильнее отличался от профиля самки. Это правило выполнялось во всех опытах: из двух самцов генетически более похожий на самку становился отцом меньшего числа детенышей (рисунок 14).

В свете этого результата и исследования прытких ящериц, и работы со шведскими гадюками приобрели смысл, одновременно поставив новые вопросы. Популяции змей и ящериц на юге Швеции были небольшими и изолированными, а потому включали много генетически похожих и родственных особей. Инбредная депрессия — хорошо известное явление. Дарвин, например, связывал болезненность своих детей с тем, что его жена Эмма приходилась ему кузиной.

Тот факт, что итальянская группа не смогла повторить результаты Мадсена в большой и генетически разнообразной популяции гадюк, теперь перестал быть проблемой. Итальянским гадюкам не было особой необходимости спариваться с несколькими самцами, и даже если это происходило, явной выгоды не было. А вот гадюки и прыткие ящерицы

юга Швеции могли спариваться с несколькими самцами, чтобы повысить вероятность получения генетически совместимой спермы.



Рисунок 14. Конкуренция сперматозоидов у прытких ящериц. Показана связь между долей отцовства, полученной одним из двух самцов, и степенью его генетического сходства с самкой, давшей потомство. Генетическое сходство оценивали по совпадению полос в ДНК-фингерпринтах. Чем больше самец похож на самку генетически, тем меньше потомков он оставляет (по Olsson et al., 1996).

Еще одно исследование — на гораздо менее эффектном, но не менее интересном животном, зерновке вигновой — дало результаты, согласующиеся с работами на пресмыкающихся. Нина Уилсон и ее коллеги из Сандерлендского университета организовали осеменение нескольких самок одним и тем же набором из двух самцов и в одинаковой последовательности. Половина самок не была родственна друг другу, а другая половина состояла из сестер.

У неродственных самок почти не наблюдалось постоянства в том, который из двух самцов становился отцом большинства потомков. Зато у родственных самок результаты были удивительно сходными. Это указывало на то, что генетический состав самки заметно влияет на исход конкуренции сперматозоидов.

ПРЕВОСХОДСТВО ИЛИ СОВМЕСТИМОСТЬ

Исследования Мадсена, Олссона, Уилсон и их коллег относятся к немногим работам, действительно убедительно показывающим, что самка может влиять на исход конкуренции сперматозоидов посредством выбора спермы. При этом следует помнить, что у ряда других видов проводились тщательные исследования, специально искавшие признаки скрытого выбора самкой, но никаких свидетельств найдено не было. Следовательно, это явление далеко не универсально.

Важно также подчеркнуть, что опыты с пресмыкающимися и зерновками сами по себе не доказывают существование полового отбора посредством выбора спермы. По мнению Билла Эберхарда, скрытый выбор должен приводить к тому, что самка получает «превосходную» сперму — такую, которой было бы выгодно оплодотворять яйца любой самке данной популяции. Если бы все самки были согласны в том, какая сперма является лучшей, и преимущественно использовали именно ее, возник бы сильный направленный отбор на самцов и их сперму. Самцы, не производящие высококачественных сперматозоидов, практически не оплодотворяли бы яйца и вскоре исчезали бы. Отбор в пользу «хорошей» спермы мог бы продолжаться поколение за поколением, создавая все более выраженные признаки — подобно тому, как половой отбор сформировал хвост павлина.

Однако пока не похоже, чтобы у самок существовало единое мнение о том, что такое «лучшая» сперма. Напротив, эти исследования показывают: то, что подходит одной самке, может не подходить другой. Речь идет скорее о совместимости, чем об абсолютном превосходстве.

Ботаники давно знают о явлениях совместимости и взаимной дополняемости у растений. Но лишь сравнительно недавно зоологи, изучающие конкуренцию сперматозоидов, обратились к их работам и заметили, что у животных может происходить нечто сходное. У растений совместимость особенно заметна: будучи прикрепленными к месту, они в значительной мере пассивно получают пыльцу, поэтому для них вполне естественно иметь механизм, предотвращающий оплодотворение другим видом, близким родственником или иной генетически нежелательной особью.

У большинства самок животных ситуация иная: они не являются пассивными получателями спермы. Часто они сами выбирают партнера

и только в тех случаях, когда до спаривания не могут надежно отличить одного самца от другого, им может понадобиться дополнительный, посткопуляционный «контроль качества». Интересно, что именно этого мы и ожидали бы: генетическая совместимость оказывается особенно важной у немногих неподвижных животных, например у асцидий, для которых подробно изучались закономерности оплодотворения.

Исследования скрытого выбора самкой находятся еще в начале пути, поэтому делать окончательные выводы рано. Но если окажется, что совместимость действительно играет общую роль — как у гадюк, прытких ящериц и зерновок, — то половой отбор через выбор спермы самкой будет сравнительно слабым. Причина проста: предпочтения разных самок будут плохо совпадать. То, что хорошо для одной, может быть плохо для другой. Отсутствие единого направления выбора означает, что репродуктивный успех самцов не будет резко смещен в пользу одного типа, и скрытый выбор самкой не станет сильной направленной силой полового отбора.

Идея совместимости оказалась неожиданной еще и потому, что популяционные генетики долго исходили из предположения, будто большинство естественных популяций животных настолько велики и хорошо перемешаны, что вероятность случайно выбрать родственника ничтожна. Если это действительно так, работы на гадюках, ящерицах и зерновках имели бы мало отношения к обычной природе. Однако исследования птиц ясно показали: чем сильнее совпадают ДНК-профили самца и самки, тем выше доля яиц, которые не развиваются или не вылупляются. Это говорит о том, что определенная степень близкородственного спаривания все же встречается и что избегание его благодаря генетической дополняемости может быть очень важно. Возможно, это не единственный фактор, но пренебрегать им нельзя.

Эта глава была посвящена механизмам — физиологическим процессам, включая скрытый выбор самкой, которые определяют исход конкуренции сперматозоидов. В следующей главе мы перейдем к другому уровню объяснения и рассмотрим эволюционное, или адаптивное, значение самой полиандрии.

ГЛАВА 7

ПРЕИМУЩЕСТВА ПОЛИАНДРИИ

«Клянусь честью и верой, Наши дамы издеваются
над нами и прямо говорят, Что наша доблесть
иссякла; и они отдадут Свои тела похоти
английской молодежи, Чтобы заново населить
Францию воинами-бастардами».
Уильям Шекспир, «Король Генрих V», III, 5, 27–31

Представление о том, что самка вообще может что-либо выиграть, спариваясь более чем с одним самцом, прошло трудный путь. Если смотреть назад, развитие науки о конкуренции сперматозоидов, особенно в том, что касается роли самки, кажется почти нелогичным. С самого начала феминистски настроенные исследователи полового отбора раздраженно указывали на андроцентрический уклон этой области, но до недавнего времени без особого результата. Впрочем, немногие научные направления развиваются ровной логической цепочкой.

С самого начала нас сбил с пути Дарвин, который, как мы видели в главе 1, считал самок моногамными. Но даже сто лет спустя, когда Боб Триверс придал половому отбору современный интеллектуальный облик и признал возможную важность конкуренции сперматозоидов, самкам вновь уделили слишком мало внимания. В этом есть и ирония, и закономерность. Блестящие идеи Триверса перевернули представления о половом отборе и помогли создать новую область — поведенческую экологию. Но, столь внимательно следуя по стопам Дарвина, он сохранил ориентированный на самцов взгляд — впрочем, как и почти все остальные.

Идеи Триверса оказались настолько влиятельными, что более десяти лет поддерживали мужской уклон в исследованиях полового отбора, и особенно конкуренции сперматозоидов. Как мы уже видели, одним из главных предположений на протяжении значительной части короткой истории этой науки было убеждение, что самцы многое выигрывают от спаривания со множеством партнерш тогда как самкам такое же

поведение почти ничего не дает. Это предположение возникло из трактовки Триверсом ранних экспериментов Бейтмана на плодовых мушках: неуемные самцы и уступчивые самки. Однако до недавнего времени мало кто обращал внимание на то, что часть опытов Бейтмана все же показала выгоду для самок от спаривания с несколькими самцами (рисунок 15). Более того, сам Бейтман указал, в чем состояла эта выгода: в пополнении запасов спермы.

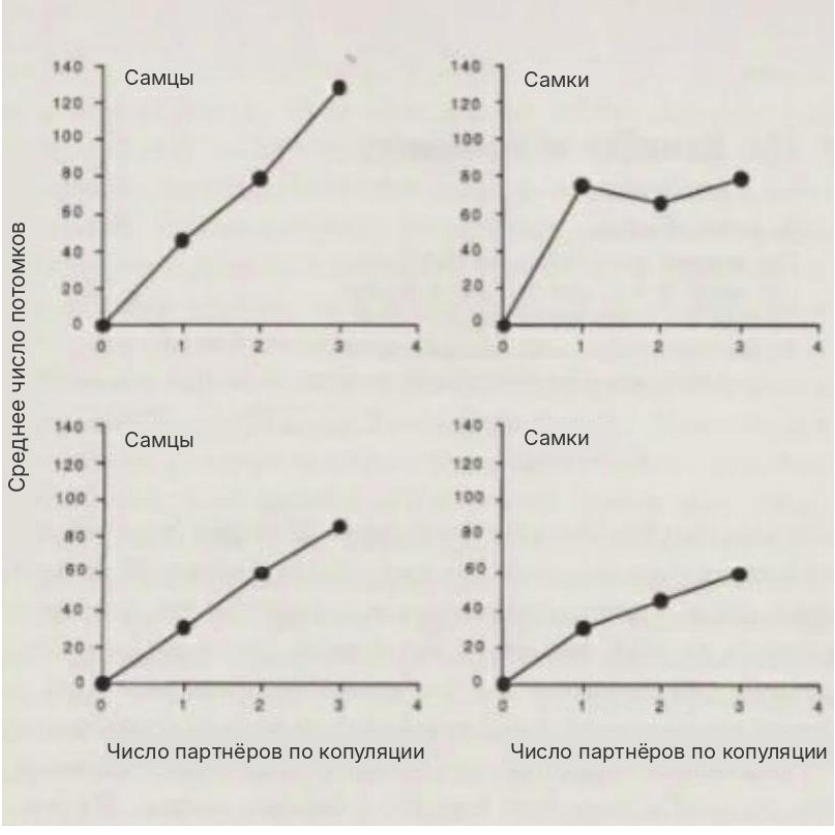


Рисунок 15. Полные результаты экспериментов Бейтмана на Drosophila. Верхняя половина рисунка соответствует рисунку 1. Нижняя показывает результаты других опытов Бейтмана (1948). Верхние графики показывают, что репродуктивный успех самцов увеличивается с числом партнеров по копуляции, тогда как у самок этого не происходит. Нижние графики получены в опытах при ограниченном количестве пищи: в этих условиях репродуктивный успех самок также возрастал с числом партнеров. Вероятно, причина состояла в том, что при нехватке пищи самцы производили меньше спермы и меньшие эякуляты, поэтому самкам приходилось

спариваться повторно, чтобы получить достаточно сперматозоидов для оплодотворения яиц (по Arnold and Duvall, 1994).

Случайно условия содержания мух в этих опытах оказались хуже — но, вероятно, и ближе к естественным, — чем в других сериях, что видно по общему снижению репродуктивного успеха. Дополнительным следствием плохих условий было то, что самцы, по-видимому, передавали меньше сперматозоидов в каждом эякуляте. Поэтому самкам приходилось повторно спариваться и пополнять запас спермы раньше обычного. Жаль, что этот эффект проявился лишь в половине опытов Бейтмана, и еще больше жаль, что Триверс сосредоточился именно на другой половине.

Два разных набора результатов объяснялись особенностями вида плодовой мушки, который использовал Бейтман, и устройством его опытов. Он работал с тем же видом, который использовало тогда большинство исследователей, — чернобрюхой дрозофилой. Самцы плодовых мушек готовы спариваться практически с любой встреченной самкой. Девственные самки тоже охотно спариваются, поскольку им необходим запас спермы, но после первого спаривания становятся гораздо менее восприимчивыми. Отчасти это происходит потому, что самцы добавляют в семенную жидкость антиафродизиак, временно снижающий половую восприимчивость самки.

В целом самка дрозофилы снова спаривается лишь тогда, когда ее запас спермы начинает истощаться. Это ключевой момент. Одного спаривания чернобрюхой дрозофиле достаточно, чтобы примерно четыре дня поддерживать высокую долю оплодотворенных яиц. После этого, поскольку самки расходуют сперматозоиды не особенно эффективно, часть отложенных яиц уже остается неоплодотворенной. Поэтому примерно через четыре дня после первого спаривания интерес к копуляции возвращается.

Эксперименты Бейтмана длились всего три-четыре дня, и большинству самок просто не успевало понадобиться повторное спаривание. За этот срок оно требовалось главным образом мухам, выращенным в плохих условиях. Поэтому Бейтман не увидел нового подъема половой активности самок, который проявился бы при более длительном эксперименте.

У некоторых видов плодовых мушек самки хранят настолько мало спермы, что для поддержания оплодотворяемости яиц им приходится спариваться намного чаще, чем раз в три-четыре дня. В крайних случаях повторная копуляция происходит уже через несколько часов. Если бы Бейтман выбрал вид, у которого самки обычно спариваются чаще одного раза за три-четыре дня, Триверсу было бы гораздо труднее игнорировать результаты, не соответствовавшие его представлению о сексуально настойчивых самцах и неохотных самках.

Однако Триверс был не одинок. Джефф Паркер, подходивший к половому отбору с другой стороны, пришел к сходному выводу: самцу большее число партнерш приносит больше потомства, тогда как максимум, на который может рассчитывать самка от дополнительных партнеров, — это более качественное потомство. В эволюционном смысле, считал Паркер, количество важнее качества.

Важным поворотным моментом, по крайней мере для биологов, изучающих конкуренцию сперматозоидов у позвоночных, стала статья Сьюзен Смит из колледжа Маунт-Холиок в Массачусетсе, опубликованная в 1988 году. За четырнадцать лет наблюдений за черношапочными гаичками Смит увидела всего тринадцать внепарных копуляций. В девяти случаях они происходили на территории внепарного самца, что почти прямо указывало: самка сама отправлялась искать связь на стороне.

Более того, во всех без исключения случаях самка спаривалась с самцом, который предыдущей зимой занимал более высокий социальный ранг, чем ее постоянный партнер. Получалось, что для внепарных связей самки как бы «повышали класс» партнера. Работа Смит впервые заставила всерьез задуматься о том, что самки могут получать выгоду от внепарной активности.

Дополнительное подтверждение пришло от группы бельгийских поведенческих экологов, изучавших другой социально моногамный вид — лазоревку. В статье в Nature они показали, что внепарные копуляции и внепарное отцовство в значительной степени инициируются самками. Ведущий автор Барт Кемпенаэрс, тогда работавший в Антверпенском университете, наблюдал за самками в период фертильности. Его наблюдения показали, что самки вовсе не были пассивными или неохотными участницами внепарных копуляций — напротив, они сами

их инициировали. Вскоре появились и другие исследования, показавшие, что самка нередко сама контролирует число половых партнеров. Миф о «неохотной самке» начал разрушаться.

Как только было признано, что самки активно ищут спаривания более чем с одним самцом, сразу возникли два важных вопроса. Во-первых, это означало, что беспорядочные спаривания, по-видимому, действительно дают самке какую-то выгоду. Во-вторых, если полиандричные самки оставляют больше потомков, чем моногамные, то половой отбор, действующий на самок, может оказаться гораздо важнее, чем предполагалось.

Рассмотрим эти вопросы по очереди и начнем с возможных преимуществ спаривания с несколькими самцами. Идей на этот счет было предложено множество. Хотя человеческий пример подходит не во всех ситуациях, размышление о том, почему женщина может иметь нескольких половых партнеров, помогает увидеть основные варианты. Их два. Самка может обменивать секс на ресурсы — деньги, пищу, жилье, родительскую заботу или, как мы увидим, фертильность. Либо, дополнительно или вместо этого, она может вступать во внепарные связи ради повышения генетического качества потомства.

Прежде чем рассматривать эти две группы выгод, кратко остановимся на еще одной возможности — и довольно быстро ее отвергнем. Может быть, самки полиандричны просто потому, что полиандричность самцов генетически «перетекает» к ним? Подобно тому как у пав самок сохраняются следы зеленого переливающегося оперения, делающего павлина столь эффектным, самки могли бы нести часть генетического багажа самцов, управляющего частотой копуляций. Иными словами, полиандрия могла бы быть всего лишь побочным продуктом отбора самцов, склонных спариваться при любой возможности.

Но как только эта гипотеза была сформулирована, биологи указали на исследования, показывающие, что это не так. Яркий пример дали куры, подвергнутые искусственному отбору на высокую или низкую частоту копуляций.

Через двадцать поколений частота спаривания у петухов изменилась очень сильно, но склонность кур к копуляции осталась прежней. Это

ясно показало отсутствие простой корреляции между частотой спаривания у самцов и самок.

Выгоды, которые самка может получать от нескольких партнеров, удобно разделить на те, которые можно увидеть непосредственно, и те, которые проявляются только через потомство. В терминологии поведенческой экологии это соответственно прямые выгоды — то, что получает сама самка, — и косвенные, или генетические, выгоды — то, что получают ее потомки.

ПРЯМАЯ ВЫГОДА: ФЕРТИЛЬНОСТЬ

Один мой родственник — хирург. Однажды к нему пришла супружеская пара обсудить вазэктомию мужа. У них было трое детей, и теперь они хотели надежный способ контрацепции. Мужчину записали на операцию. Однако, вскрыв мошонку с одной стороны, хирург обнаружил врожденную аномалию: семявыносящий проток не соединялся с яичком. С другой стороны оказалось то же самое. Было очевидно, что этот мужчина никак не мог быть биологическим отцом своих детей и что для беременности его жена должна была спариваться с одним или несколькими другими мужчинами.

Строго говоря, это не пример конкуренции сперматозоидов, поскольку постоянный партнер женщины был азооспермичен и не производил сперматозоидов. И случай этот не уникален. Акушерки рассказывают о беременных женщинах, которые шепотом признаются в родильном отделении: «Надеюсь, ребенок не будет похож на настоящего отца».

Есть и более количественные данные. В одном исследовании наблюдали семнадцать женщин, состоявших в браке с азооспермичными мужчинами и ожидавших лечения бесплодия. Не менее четырех из них — 23 процента — забеременели еще до начала лечения и впоследствии признали внебрачные связи. Как отмечал автор исследования, такая высокая доля отчасти могла быть следствием долгих очередей в Национальной службе здравоохранения на донорское осеменение.

С другой стороны, именно такого результата и следовало бы ожидать, если самки ведут себя адаптивно.

Есть любопытная параллель. В одной из ранних попыток выяснить, имеют ли внепарные копуляции адаптивное значение у красноплечих трупиалов, исследователи вазэктомировали несколько самцов, владевших территориями. Несмотря на неспособность этих самцов производить нормальный эякулят, их партнерши без труда откладывали оплодотворенные яйца — благодаря неповрежденным соседним самцам.

Если спросить любого человека на улице, какую главную выгоду самке может давать полиандрия, большинство ответит: «фертильность». Широко распространено представление, что самка спаривается с несколькими самцами как страховка на случай бесплодия постоянного партнера. Однако как универсальное объяснение полиандрии гипотеза «страхования фертильности» получает противоречивую поддержку.

До 1960–1970-х годов многие энтомологи предполагали, что самка насекомого получает всю необходимую сперму за одну копуляцию. Было известно, что некоторые насекомые, например муравьи, спариваются всего один раз, а затем годами откладывают оплодотворенные яйца, поэтому косвенных доказательств хватало. Кроме того, под влиянием дарвиновского мифа о моногамности самок многие энтомологи считали, что самка просто «должна» спариваться один раз.

Но по мере развития исследований конкуренции сперматозоидов с 1970-х годов стало ясно, что самки многих насекомых вовсе не моногамны и регулярно спариваются с несколькими самцами в течение жизни. Марк Ридли обнаружил: чем выраженнее полиандрия, тем выше репродуктивный успех самки. Это убедительно указывало, что продуктивность самок нередко ограничивается недостатком спермы.

Если повторные спаривания служат для пополнения запаса сперматозоидов, возникают новые вопросы. Почему самцы сразу не передают достаточно спермы, чтобы полностью заполнить хранилища самки? И почему самка не сохраняет достаточное количество спермы одного самца на всю жизнь?

Возможное объяснение состоит в том, что для самца передавать слишком много сперматозоидов может быть просто невыгодно поскольку позже их может вытеснить сперма другого самца или потому, что самому самцу не хватит спермы при встрече с новой самкой.

Передавать больше, чем нужно, экономически бессмысленно. Производство спермы, вероятно, не является бесплатным (глава 3), и отбор должен быстро наказывать расточительных самцов, отдавая преимущество тем, кто расходует сперму бережно.

Оптимальная стратегия самца может заключаться в том, чтобы передать ровно столько сперматозоидов, сколько максимально повышает его шанс оплодотворить следующую партию яйцеклеток самки, но не больше. Сколько именно спермы следует передавать, зависит от вероятности того, что самка затем спарится с другим самцом, и от вероятности того, что последующее осеменение вытеснит или обесценит сперматозоиды первого.

Хотя эта притча о «бережливом самце» выглядит правдоподобно, я сомневаюсь, что она является общим объяснением: у многих видов самцы передают значительно больше сперматозоидов, чем самка вообще способна использовать. Если это действительно обычная ситуация, остается второй вопрос: почему самка не хранит больше спермы?

Один ответ состоит в том, что поддерживать сперматозоиды живыми неделями может быть энергетически дорого. Мы почти ничего не знаем об энергетике хранения спермы и не понимаем, как именно расходы распределяются между самими сперматозоидами и организмом самки. Но вполне вероятно, что содержание живой спермы внутри тела требует от самки затрат. Тогда ей выгоднее хранить только количество, необходимое в ближайшей перспективе: спариться, получить запас, израсходовать его на текущую кладку, а затем снова спариться перед следующей.

Другая возможность — большой запас спермы просто занимает место. У некоторых насекомых органы хранения довольно объемны и занимают заметную часть брюшка. Их размер зависит от количества сперматозоидов, которое самка должна хранить, а это, в свою очередь, отчасти определяется размером самих сперматозоидов. Как мы видели, виды плодовых мушек различаются по длине сперматозоидов сильнее, чем почти любые другие животные.

У видов дрозофил, производящих особенно длинные сперматозоиды, орган хранения самки — семяприемник — также сильно увеличен. Но чем длиннее сперматозоид, тем меньше их

помещается в хранилище и тем чаще самке приходится спариваться. Это хорошо видно при сравнении двух видов. У D. acanthoptera сперматозоиды имеют длину всего около 5 мм, и самка хранит примерно 1400 штук — этого хватает примерно на три недели. У D. hydei сперматозоиды достигают 23 мм, и самка способна хранить лишь около 200. Чтобы сохранять фертильность, самкам этого вида приходится спариваться пять-шесть раз в день.

Чем чаще самка спаривается повторно, тем выше вероятность конкуренции сперматозоидов — разумеется, в зависимости от того, когда происходит новое спаривание относительно того, сколько спермы еще осталось в хранилище. Если самка ждет, пока запас полностью иссякнет, конкуренции почти не будет. Но если, как это часто происходит в природе, она спаривается снова, когда хранилище опустело лишь наполовину, конкуренция становится интенсивной.

Хотя у многих насекомых полиандрия действительно помогает самкам получать достаточно спермы для оплодотворения яиц, «страхование фертильности» не является универсальным объяснением для других животных. Особенно подробно эту гипотезу проверяли у птиц.

Когда я собирал материал для книги о конкуренции сперматозоидов у птиц, я спрашивал десятки орнитологов, встречали ли они когда-нибудь доказательства бесплодия самцов. Мне сообщили лишь один случай. Самец пустельги два сезона подряд образовывал пару с одной и той же самкой; обе кладки не вылупились. Само по себе это еще не доказывало бесплодия самца — причина могла быть в самке. Но на следующий год самец сменил партнершу и снова получил две полностью невыводившиеся кладки, тогда как его прежняя самка успешно вырастила птенцов с новым самцом.

Тем не менее в ряде исследований птиц предполагалось, что страхование фертильности может быть одной из причин, по которым самки ищут внепарные копуляции. Джон Уэттон и Дэвид Паркин из Ноттингемского университета исследовали родительство у домовых воробьев и обнаружили, что выводки, содержащие внепарных птенцов, также чаще содержали хотя бы одно невылупившееся яйцо. Исследователи предположили, что связь между внепарным потомством и невылупившимися яйцами возникает потому, что постоянному

партнеру самки не хватает спермы, и она ищет другого самца, чтобы обеспечить оплодотворение.

В этом рассуждении есть определенная привлекательность, но оно не полностью объясняет результаты. Если самка действительно спаривалась с другим самцом именно для того, чтобы обеспечить оплодотворение всех яиц, оптимальной стратегией было бы сделать это достаточно рано, чтобы ни одно яйцо не осталось неоплодотворенным. Иными словами, связи между внепарным отцовством и невылупившимися яйцами вообще не должно было бы быть.

Есть и другая проблема: авторы исходили из предположения, что невылупившиеся яйца были неоплодотворенными. Это может быть неверно. Если эмбрион погибает очень рано — например в первые день-два после оплодотворения, — отсутствие заметного развития делает яйцо похожим на неоплодотворенное. Проверить это сравнительно легко. Я сделал это вместе с испанским биологом Хосе Вейгой из Зоологического музея в Мадриде, который тоже изучал домовых воробьев.

Оплодотворено яйцо или нет, можно определить просвечиванием: яркий свет, направленный через скорлупу, показывает розоватую массу развивающегося эмбриона. У большинства мелких птиц, включая воробьев, признаки развития становятся видны уже через два дня. Поэтому мы собирали яйца, которые насиживались не менее двух суток, но не обнаруживали признаков развития. Мы удаляли слой ткани, окружающий желток (см. главу 6), и с помощью флуоресцентного красителя, окрашивающего ядра сперматозоидов, искали признаки их присутствия.

К нашему удивлению, примерно в 80 процентах таких яиц сперматозоиды присутствовали. Значит, большая часть невылупившихся яиц была оплодотворена, но эмбрион погиб. Это явно не подтверждает идею, что самки домового воробья вступают во внепарные связи ради страховки фертильности. Но результат указывает на другую возможность: эмбрионы могли погибнуть, в том числе, из-за генетической несовместимости самца и самки. Такая несовместимость хорошо известна у человека, например по спонтанной гибели очень ранних эмбрионов, когда оба родителя имеют одинаковый HLA-гаплотип — то есть одинаковый вариант системы человеческих

лейкоцитарных антигенов, являющейся частью человеческого аналога главного комплекса гистосовместимости (MHC). Поэтому не исключено, что воробьи Уэттона и Паркина спаривались с дополнительными партнерами, чтобы увеличить шанс найти генетически совместимого самца.

Более убедительные данные о временном дефиците спермы у самцов получены для красноплечего трупиала — того самого вида, с которым проводили опыты с вазэктомией. У этих птиц самцу особенно легко временно исчерпать запас спермы по двум причинам. Во-первых, самцы полигинны и могут иметь в гареме до двадцати самок, несколько из которых могут нуждаться в осеменении в один и тот же день. Во-вторых, известно, что при одной копуляции самец обычно передает около 12 миллионов сперматозоидов, тогда как общий запас составляет примерно 112 миллионов, то есть его хватает примерно на десять спариваний в день.

Элизабет Грей из Вашингтонского университета обнаружила, что доля невылупившихся яиц у красноплечих трупиалов возрастает с размером гарема самца. Это действительно похоже на проблему с фертильностью. В отличие от исследования воробьев в Ноттингеме, она также обнаружила, что в выводках с внепарными птенцами невылупившихся яиц было меньше. Вместе эти два наблюдения дают одни из самых убедительных косвенных свидетельств того, что самки этого вида спариваются с другими самцами, чтобы уменьшить риск остаться с неоплодотворенными яйцами.

Самка может получить преимущество в фертильности от дополнительных партнеров двумя способами. Если невозможно заранее понять, бесплоден данный самец или нет, самка может спариться еще с кем-то просто как со страховкой от полного отсутствия спермы. В популяции, где мужское бесплодие встречается достаточно часто, отбор быстро поддержит такую случайную полиандрию. Если же самка умеет оценивать способность конкретного самца к оплодотворению, отбор будет благоприятствовать избеганию заведомо неудачных партнеров.

У социально моногамных птиц самки нередко вступают во внепарные связи с более привлекательными самцами, чем их постоянный партнер. Предполагалось, что тем самым они могут обеспечивать себе достаточный запас спермы.

Вполне логично предположить, что самец с хорошо развитыми вторичными половыми признаками должен иметь и развитые семенники, и большой запас качественной спермы. Но достаточно вспомнить случаи, когда молодого привлекательного мужчину неожиданно признают бесплодным, чтобы понять: хорошая внешность вовсе не гарантирует хорошую сперму. По крайней мере у птиц доказательств такой связи нет.

Самок зебровой амадины привлекают самцы с красным клювом и высокой частотой пения — как в качестве постоянных, так и внепарных партнеров. Однако в двух независимых исследованиях не обнаружено никаких признаков того, что привлекательные самцы имели более крупные семенники, больше сперматозоидов или сперму лучшего качества.

Один вид, у которого вторичный половой признак действительно связан с характеристиками спермы, — гуппи. Самки этих рыб выбирают самцов по окраске, предпочитая особей с оранжевыми пятнами, по размеру и по энергичности брачного поведения. Самцы, которые демонстрировали себя активнее — но, любопытно, не те, у кого было больше оранжевой окраски, — обычно имели больший запас спермы. У гуппи нет постоянных пар: единственная функция ухаживания самца — добиться копуляции, поскольку гуппи относятся к немногим рыбам с внутренним оплодотворением. Связь между интенсивностью демонстрации и запасом спермы может объясняться просто: самец активно ухаживает лишь тогда, когда располагает достаточным количеством сперматозоидов.

Есть и другое объяснение того, почему самка может иметь несколько партнеров: не столько чтобы получить достаточно спермы, сколько чтобы получить достаточно спермы хорошего качества. Хотя у многих видов самки способны долго хранить сперму (см. главу 3), сперматозоиды не живут вечно. Даже если их первоначально было достаточно, со временем их способность обеспечивать развитие жизнеспособного эмбриона может снижаться.

У птиц есть хорошие данные в пользу такого эффекта. Когда специалисты по птицеводству подробно изучили, как долго курица может продолжать откладывать оплодотворенные яйца после одного осеменения, выяснилось, что иногда это возможно в течение трех-

четырех недель. Однако чем дольше сперматозоиды хранились в половых путях самки, тем выше была вероятность того, что эмбрион погибнет до вылупления (рисунок 16). Вывод для кур прост: не следует слишком долго полагаться на старый запас спермы. Впрочем, в естественных условиях куры спариваются не реже одного раза в день, поэтому обычно такой проблемы не возникает.

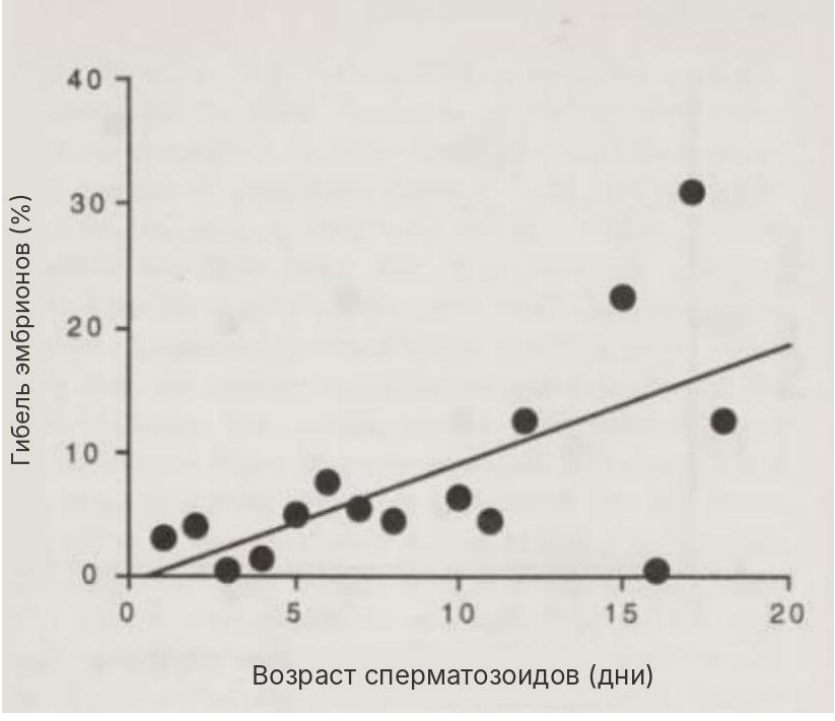


Рисунок 16. Связь между долей яиц с погибшими эмбрионами и возрастом сперматозоидов, хранящихся в репродуктивных путях домашней курицы. Чем дольше сперматозоиды хранятся до использования при оплодотворении, тем выше вероятность гибели эмбриона до вылупления (по Lodge et al., 1971).

Уже много лет Джон Хугланд из Мэрилендского университета изучает луговых собачек — чрезвычайно социальных грызунов американского Среднего Запада. У нескольких видов, включая луговую собачку Ганнисона, самка в единственный день течки обычно спаривается с несколькими самцами, а в одном помете нередко бывает несколько отцов.

Хугланд исследовал преимущества, которые самки луговой собачки Ганнисона могут получать от нескольких партнеров. Его результаты относятся к самым впечатляющим во всей этой области.

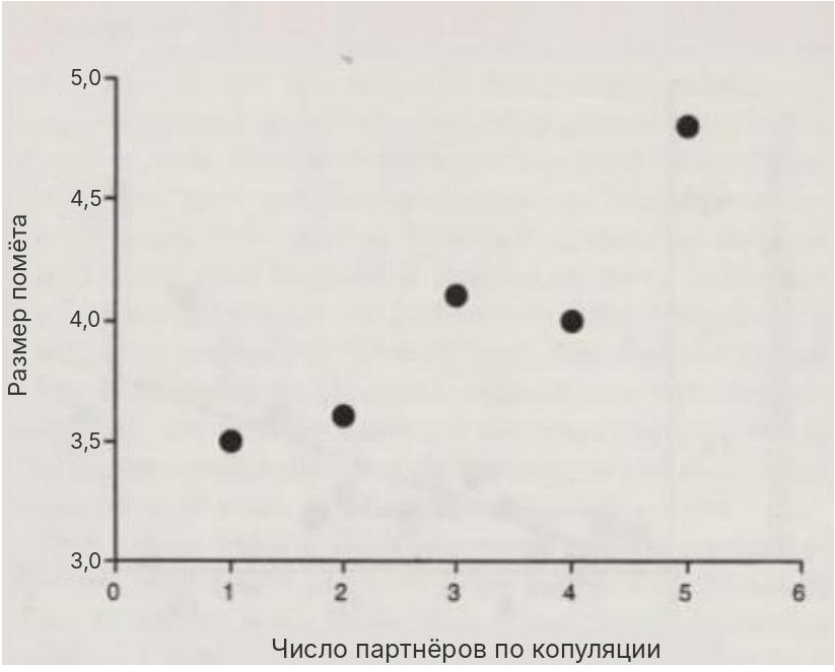


Рисунок 17. Промискуитет у самок луговой собачки Ганнисона. Чем больше партнеров у самки, тем больше детенышей она производит (по Hoogland, 1998).

У самок, спаривавшихся только с одним самцом, вероятность забеременеть и принести потомство составляла 92 процента. Среди самок, имевших нескольких партнеров, забеременели и родили все без исключения — 100 процентов. Это очень убедительно говорит о том, что несколько партнеров служат страховкой фертильности.

Еще более впечатляющим оказалось другое: самки, спаривавшиеся с несколькими самцами, приносили более крупные пометы (рисунок 17). Хугланд считает маловероятным, что у таких самок происходила овуляция большего числа яйцеклеток, следовательно, причина должна быть иной. И снова естественным объяснением становится генетическая совместимость. Как у гадюк и прытких ящериц из предыдущей главы, большее число партнеров могло повышать вероятность того, что самка

получит сперматозоиды, генетически совместимые с ее яйцеклетками, и благодаря этому выживет больше эмбрионов.

Подробное исследование североамериканской певчей птицы — темноглазого юнко — под руководством Эллен Кеттерсон из Индианского университета выявило связь между репродуктивным успехом самки и количеством ее половых партнеров. Но, несмотря на тщательные наблюдения и анализ, исследователи так и не смогли понять, почему самки с большим числом партнеров должны иметь преимущество.

Им пришлось признать, что результат может быть артефактом: возможно, более плодовитые самки просто привлекают больше самцов. Если так, число партнеров само по себе не имеет значения. Для самца же выбор особенно плодовитой самки был бы очень разумной стратегией.

В исследовании луговых собачек Хугланд сумел учесть этот «эффект лучшей самки». Биологам давно известно, что более тяжелые и старые самки луговых собачек приносят более крупные пометы. Но даже после статистического учета массы и возраста самки наличие нескольких партнеров по-прежнему было связано с большим числом потомков. Следовательно, работа Хугланда действительно указывает на выгоду для самки — либо прямую выгоду фертильности, либо преимущество генетической совместимости, либо и то и другое одновременно.

ПОДАРКИ КАК ПРЯМАЯ ВЫГОДА

Идея обмена подарков на секс хорошо знакома человеку и принимает самые разные формы — от тонких до совершенно недвусмысленных. У животных обмен секса на материальные преимущества также встречается в нескольких вариантах и в некоторых случаях может объяснять, почему самки спариваются чаще, чем требуется только для оплодотворения яиц.

Большинству самок нужна дополнительная пища, чтобы производить яйца или выращивать потомство. Большинство самцов стремится к отцовству, поэтому часто готовы обменивать пищу на секс. С точки зрения самца идеальной была бы стратегия, при которой сперма и «подарок» соединены так, что самка не может получить одно без

другого. Именно такая система возникла у ряда насекомых: питательные вещества либо растворены в семенной жидкости, либо входят в оболочку, в которой сперма передается самке.

У многих сверчков и кузнечиков копуляция заканчивается тем, что самец прикрепляет к наружным половым органам самки крупный сперматофор. Пока сперматозоиды постепенно поступают из него в хранилище, самка изгибается и съедает оболочку — богатое белком покрытие. У некоторых сверчков питательная часть сперматофора огромна и может составлять треть массы тела самца.

С помощью радиоактивных меток показано, что питательные вещества сперматофора действительно включаются в яйца самки. Выяснено также: чем чаще самка спаривается, или чем больше сперматофоров съедает, тем больше потомства она производит.

У некоторых кузнечиков ситуация особенно крайняя. Самец вкладывает в сперматофор столько питательных веществ, что на создание нового у него уходит около недели. Неудивительно, что в этом случае самцы чрезвычайно разборчивы и уделяют внимание прежде всего самым крупным и плодовитым самкам. В отличие от большинства других систем, здесь уже самки конкурируют за самцов, а не наоборот.

Иногда самка получает выгоду от нескольких спариваний, переваривая излишки спермы. Самцы обычно передают намного больше сперматозоидов, чем реально требуется для оплодотворения, и вместо того чтобы просто удалять остатки, самке может быть выгодно использовать их как источник питательных веществ.

Плоские черви мало в чем превосходят других животных, но переваривать сперму они умеют замечательно. Как многие гермафродиты, две особи при копуляции обычно взаимно обмениваются сперматозоидами. Однако, как мы уже видели, такая система легко поддается эксплуатации: одна особь может принять сперму, но не ответить тем же. Получив «дар», она вправе распорядиться им как угодно, и многие плоские черви превращают секс просто в бесплатный обед. Поскольку пища для них часто дефицитна, использование спермы партнера как еды — вполне выгодная стратегия. Но как только она появляется, отбор начинает благоприятствовать встречным уловкам.

Некоторые плоские черви отвечают тем, что передают сперму в неперевариваемом сперматофоре или добавляют в семенную жидкость вещества, нейтрализующие пищеварительные ферменты партнера.

Необычные брачные подарки широко распространены у насекомых. У ряда видов есть специальные железы, производящие питательную слюну или другие ценные вещества, которыми кормится самка. Некоторые зашли еще дальше: например, у определенных сверчков самец имеет особые мясистые задние крылья, которые самка поедает во время копуляции.

Самый крайний питательный «подарок», который самец может предложить самке, — это он сам. Половой каннибализм встречается у разных животных, но особенно известен у пауков и богомолов. Описывая европейского богомола в 1890-х годах, Ж.-А. Фабр писал: «Если беднягу любят как того, кто оживляет ее яичники, то любят и как кусок превосходной дичи».

С тех пор половой каннибализм постоянно возбуждал воображение исследователей: трудно было понять, как столь губительное для самца поведение вообще могло возникнуть в эволюции. Поэтому долго считали, что яркие описания Фабра — лишь артефакт наблюдений за богомолами в неволе. Однако взгляд с позиции «эгоистичного гена» дает гораздо более убедительное объяснение. Во-первых, неважно, полезно ли это «виду» — важен репродуктивный успех отдельной особи. Во-вторых, даже если каннибализм выгоден самке, это еще не значит, что самцы добровольно приносят себя в жертву.

Именно с этими мыслями Сьюзен Лоуренс из Шеффилдского университета отправилась в Коимбру в Португалии, став одной из первых исследовательниц, наблюдавших богомолов в естественных условиях. Она обнаружила, что примерно в трети всех копуляций самец действительно погибал и был съеден. Но выяснилось и другое: самцы вовсе не жертвовали собой — напротив, делали все возможное, чтобы не стать добычей.

Это ясно видно по поведению в природе. Через пару недель после последней линьки самка богомола становится готовой к спариванию. Она сообщает об этом феромоном. Самец, уловив запах, летит против ветра, пока не найдет ее. Но он не подлетает прямо к самке и не садится

рядом — это слишком опасно. Обычно он приземляется примерно в тридцати-сорока сантиметрах.

У обоих полов большие глаза и отличное зрение, поэтому самец ждет, пока увидит самку, а затем начинает чрезвычайно осторожно подкрадываться. Его поведение поразительно: если самка поворачивается в его сторону, он замирает; когда она отворачивается — продвигается вперед. При ветре он использует колебания растений, чтобы замаскировать собственное движение.

Подойдя на десять-двадцать сантиметров, самец снова ждет. Затем, выбрав момент, когда самка смотрит в другую сторону, одним точным прыжком оказывается у нее на спине. Если момент выбран верно, он в безопасности. Если нет — попадает прямо в ее колючие хватательные ноги.

Предположим, нашему самцу повезло. Он удерживается на спине самки, располагаясь вдоль ее тела, и подвижный конец его брюшка начинает искать ее половое отверстие. Начинается копуляция. Примерно через два часа самец с невероятной быстротой либо спрыгивает, либо слетает со спины. Здесь снова ошибка может стоить жизни. Обычно он отскакивает от самки, падает на землю и сразу же убегает. Ужинать собой он явно не намерен.

Теперь рассмотрим второй сценарий: самец неправильно рассчитывает прыжок, и самка его хватает. Она немедленно начинает есть, причем, в зависимости от захвата, может начать с головы. Если голова съедена, вместе с ней исчезает нервный центр, тормозящий копуляционное поведение. После потери этого ганглия у самца исчезают все «тормоза», и конец брюшка с удвоенной активностью ищет половое отверстие самки. Соединившись, он вполне способен передавать сперму даже без головы.

Итак, самцы не хотят быть съеденными, хотя иногда это происходит. Если это случилось, задняя часть их репродуктивной системы еще способна функционировать достаточно хорошо, чтобы самка была осеменена. Самки же почти всегда заинтересованы в том, чтобы съесть партнера: это хороший обед, позволяющий произвести больше яиц.

Даже если самец съеден, у него остается неплохой шанс оплодотворить яйца, при условии что самка больше ни с кем не

спарится. Но самки способны и действительно спариваются с несколькими самцами, поэтому гарантий отцовства нет.

Совершенно иная форма полового каннибализма наблюдается у австралийского красноспинного паука. Здесь поедание самца самкой во время копуляции — обычное явление. Но, в отличие от богомола, явного полового конфликта нет: самец как будто сам стремится погибнуть, причем весьма необычным способом.

Через несколько секунд после начала осеменения самец делает кувырок и приземляется прямо у ротовых частей самки. Даже Алиса в Стране чудес вряд ли придумала бы более ясный сигнал «Съешь меня», и в большинстве случаев именно это и происходит.

Что получает самец? Возможны два объяснения. Его тело может, как у богомола, улучшать качество или увеличивать количество будущего потомства. Либо участие в собственном поедании повышает уверенность в отцовстве — а это важно, поскольку самки красноспинного паука часто спариваются более чем с одним самцом.

Работая в Австралии, Мэйдианн Андраде из Университета Торонто показала, что самопожертвование самца вряд ли существенно улучшает качество или число потомков. Как у многих пауков, самец красноспинного паука очень мал: его масса составляет лишь около 1 процента массы самки и примерно 2,5 процента массы яиц, которые она впоследствии произведет. Поэтому как источник пищи он дает немного.

Зато с точки зрения отцовства поедание приносит две выгоды. Во-первых, копуляции с каннибализмом продолжаются почти вдвое дольше — около 25 минут против 11, — а чем дольше спаривание, тем выше вероятность, что самка использует сперму именно этого самца. Во-вторых, после такой копуляции самка гораздо менее охотно спаривается с другими самцами, что снижает вероятность конкуренции сперматозоидов. В данном случае быть съеденным действительно может быть адаптивно.

Самцы многих птиц — например крачек и орлов приносят пищу своим партнершам в дни перед откладкой яиц. В зависимости от вида самец может обеспечивать почти все пищевые потребности самки, и иногда передача корма сопровождается копуляцией.

Казалось бы, самка могла бы получать еще больше пищи, принимая подарки от других самцов в обмен на спаривание. Удивительно, но

птицы делают это редко. Иногда так ведет себя красноклювая чайка из Новой Зеландии и некоторые хищные птицы — это почти все известные случаи. Причем у таких сделок есть скрытый смысл: пищу от посторонних самцов чаще принимают самки, чей собственный партнер плохо обеспечивает семью.

Плохой кормилец для самки — серьезная проблема. Она произведет меньше яиц или яйца худшего качества, а вылупившимся птенцам будет не хватать пищи. В такой ситуации лучшая стратегия — найти более подходящего партнера, и у этих видов внепарная копуляция может быть первым шагом к смене постоянного самца.

Бонобо необычны среди приматов по многим причинам, в том числе потому, что, как мы уже видели, часто заменяют агрессию сексом. Самки восприимчивы почти на протяжении всего цикла, а сексуальные контакты между членами группы — независимо от пола и возраста — чрезвычайно часты. В обществе бонобо разные формы сексуального поведения служат для снятия напряжения, особенно во время конкуренции за пищу. Часть увеличения половой активности в таких ситуациях объясняется тем, что некоторые самки время от времени предлагают самцам спаривание в обмен на еду.

Наконец, у птиц есть один пример, когда самка как будто обменивает секс на важный ресурс, не связанный с пищей. Как и большинство долгоживущих птиц, пингвины Адели социально моногамны. Они строят приподнятые гнезда из крупных камешков, чтобы защитить яйца от талой воды и грязи, скапливающейся в колониях морских птиц. Камней не хватает: почти все подходящие уже включены в чьи-то гнезда. Пока хозяев нет, и самцы, и самки крадут камни у соседей. Но если у гнезда остается один самец, самка из другой пары может получить камень в обмен на копуляцию с хозяином.

Это удивительное поведение обнаружила Фиона Хантер, тогда работавшая в Кембриджском университете, во время исследований в Антарктике. Когда об этом узнали журналисты, появились заголовки «Пингвины-проститутки». Однако даже короткое размышление показывает, что поведение самок пингвина Адели существенно отличается от человеческой проституции. У людей обычно мужчина ищет женщину, а не наоборот. Кроме того, мужчина пользуется

услугами проститутки ради сексуального удовлетворения, а не ради повышения вероятности собственного отцовства.

То, насколько легко самки Адели вступают в копуляцию с посторонними самцами, само по себе удивительно и допускает несколько объяснений. Возможно, им безразлично, кто станет отцом потомства. Возможно, они исключительно хорошо контролируют судьбу спермы и способны удалить ее после осеменения. А возможно, они весьма тщательно выбирают внепарных партнеров и получают сразу два преимущества: и камни, и хорошую сперму.

ПРЯМАЯ ВЫГОДА РОДИТЕЛЬСКОЙ ЗАБОТЫ

Третье популярное объяснение полиандрии состоит в обмене секса на родительскую заботу. Если самец готов заботиться о потомстве самки, с которой спаривался, то наличие нескольких партнеров способно дать самке явное преимущество. Потомство, о котором заботится более одного самца, может иметь более высокие шансы на выживание, а значит, повышается и репродуктивный успех самки.

Родительская забота особенно распространена у птиц и млекопитающих и принимает разные формы. Самая очевидная — кормление, но самцы могут также защищать потомство от хищников.

Полиандрические браки у людей чрезвычайно редки и встречаются главным образом в культурах, где ресурсы по экологическим или социальным причинам крайне ограничены. Чаще всего несколько братьев имеют одну общую жену. С точки зрения мужчины такая система кажется невыгодной: разделяя жену, он неизбежно ограничивает собственный репродуктивный успех.

Вероятно, именно такой мужской, несколько шовинистический взгляд заставил Джозефа Хукера уничижительно сравнивать полиандрические народы Бутана с примитивными животными. Ранние антропологи продолжали ту же традицию, называя такие общества пережитками более примитивной эпохи.

Жаль, что Хукер — ближайший союзник и доверенное лицо Дарвина — не увидел, что полиандрический брак может иметь адаптивное объяснение даже с точки зрения мужчин. Для женщины же преимущества нескольких мужей — их забота, внимание и поддержка — очевидны. Это подтверждается данными из Ладакха: женщины в

полиандрических браках имели в среднем 5,2 ребенка, тогда как женщины в моногамных — лишь 3,1.

Социальное и эволюционное преимущество для мужчин заключается в том, что в условиях крайней нехватки ресурсов — как в бедных долинах Гималаев при феодальной системе — два или несколько мужчин вместе способны содержать семью там, где один мужчина не справился бы. При тяжелых экологических условиях полиандрический брак оказывается способом извлечь максимум из плохой ситуации.

Кроме того, если мужчина вынужден делить отцовство с другим, с эволюционной точки зрения лучше делить его с близким родственником, чем с чужим. Генетическая цена такого разделения значительно снижается, если совладельцы брака родственны. Братья имеют в среднем половину общих генов, поэтому, помогая выращивать детей брата, мужчина тем самым способствует распространению части собственных генов.

Тем не менее любой мужчина в принципе выиграл бы больше, оставаясь единственным мужем, поэтому конфликты между мужчинами в полиандрических браках могут быть сильными. Это хорошо показывает естественный эксперимент на Шри-Ланке, где совладельцами брака могут быть как братья, так и неродственные мужчины. Браки с братьями оказываются заметно стабильнее и долговечнее.

В большинстве полиандрических браков старший брат обычно на несколько лет младше жены. Поэтому жена еще старше по отношению к его младшим братьям — своим другим мужьям. Следствием этой возрастной разницы становится очень неодинаковый репродуктивный успех мужчин.

У ньинба — тибетской группы, живущей на северо-западе Непала, где мужья являются братьями и женщины придают большое значение знанию отцовства, старшие братья имеют более высокий репродуктивный успех, чем вторые и третьи. Неудивительно, что, как только материальное положение позволяет, младшие братья уходят и создают отдельное хозяйство.

Конкуренция за сексуальный доступ к жене и, следовательно, конкуренция сперматозоидов в полиандрическом браке кажутся почти

неизбежными. Однако в некоторых обществах, например у ладакхских буддистов, которых изучал Джон Крук, конфликт уменьшается благодаря продуманному культурному механизму. Наиболее вероятными соперниками за отцовство являются старший муж и следующий за ним брат. Чтобы снизить возможность конфликта, вторых сыновей почетно избирают монахами. Стать монахом считается настолько высокой честью, что вторые сыновья обычно соглашаются добровольно, хотя их собственный репродуктивный успех при этом будет равен нулю.

Поэтому, несмотря на внешнее сходство между полиандрическим браком у людей и полиандрическими системами спаривания у птиц, возможности для конкуренции сперматозоидов у человека, вероятно, довольно ограничены.

Еще одна, более специализированная форма полиандрического брака — обмен супругами, или совместный брак. В ранний период исследования Арктики инуиты получили известность тем, что позволяли южным охотникам за пушниной, китобоям и торговцам вступать в половые отношения со своими женами. Предоставление жены гостю считалось формой гостеприимства, особенно если посетитель был богат — как часто казалось людям Севера.

Ранние исследователи воспринимали это просто как распущенность нравов — и, находясь далеко от собственных жен и подруг, некоторые, подобно Петеру Фрейхену и Кнуду Расмуссену, были этому только рады. Но обмен супругами был не просто «аморальным» обычаем. Он являлся важной частью инуитской культуры и имел вполне понятную адаптивную ценность. В большинстве случаев это были долговременные совместные браки — устойчивые кооперативные и иногда сексуальные отношения между двумя супружескими парами, своеобразная форма взаимопомощи на расстоянии с огромной ценностью для выживания. Такой союз мгновенно расширял круг родственников каждого участника, а вместе с ним — и шансы на выживание. Арктические условия суровы, успех охоты непредсказуем, голод был хорошо знаком. Поскольку родственники были морально обязаны заботиться друг о друге, наличие дополнительных людей, на которых можно рассчитывать, вероятно, с избытком компенсировало возможную потерю части отцовства.

Но если дополнительные родственники были так важны, почему инуиты не обменивались супругами еще шире? Почему особое значение имели именно две взаимно связанные пары? Ответ пришел не из антропологии, а из исследований кооперативной полиандрии у птиц.

Во время своего короткого, но исторически важного посещения Галапагосских островов Дарвина поразила доверчивость местных птиц. В письме домой он рассказывал, как столкнул ястреба с ветки дулом ружья. Дарвин не знал, что у галапагосского ястреба существует система спаривания, в которой самка фактически обменивает секс на отцовскую заботу.

Эта система крайне необычна и называется кооперативной полиандрией. Одна самка образует группу с двумя или тремя самцами. Все они спариваются с ней, часто один за другим, а затем совместно выращивают потомство. Анализ отцовства, проведенный в начале 1990-х годов, показал, что каждый самец группы имеет примерно одинаковую вероятность быть отцом. Именно поэтому каждому из них выгодно участвовать в выращивании птенцов.

Сходная система существует у завирушки. Николас Дэвис изящно показал, какие преимущества получает самка, имея двух партнеров. Добиваясь того, чтобы оба самца спаривались с ней, она как бы обменивает секс на отцовскую заботу, производит больше выжившего потомства и повышает собственный репродуктивный успех.

На первый взгляд кажется: чем больше мужей, тем лучше. Но когда Дэвис и Иэн Хартли искусно создали условия, при которых самка завирушки могла принять третьего самца, она отказалась. Причина в том, что самцы регулируют усилия по кормлению птенцов в зависимости от своей предполагаемой доли отцовства. В группе из трех самцов доля каждого была бы слишком мала и поэтому каждый уменьшил бы усилия по кормлению птенцов. В итоге общий объем мужской заботы снизился бы. Для самки два мужа оказываются лучше одного и значительно лучше трех.

Когда Хартли и Дэвис рассмотрели другие виды птиц с кооперативной полиандрией, они обнаружили ту же закономерность. Почти всегда с одной самкой связано не более двух самцов. При большем числе участников вероятность отцовства каждого самца

становится настолько низкой, что ему уже невыгодно вкладываться в выращивание потомства.

Точно такое же объяснение подходит и к совместным бракам у инуитов. Поскольку связанные совместным браком семьи обычно живут в разных поселениях, отцы в основном заботятся о детях своей основной жены. С точки зрения главного мужа, вероятность того, что выращиваемые им дети действительно его, остается сравнительно высокой. Но если бы обмен супругами охватывал более двух пар, уверенность каждого мужчины в отцовстве резко снизилась бы, а вместе с ней уменьшилась бы и ценность его родительской заботы.

Теперь можно спросить, объясняет ли помощь внепарных самцов высокую частоту внепарного отцовства у социально моногамных птиц. В некоторых обстоятельствах — возможно. В исследовании красноплечих трупиалов Элизабет Грей обнаружила, что самки, имевшие внепарные копуляции с соседними самцами, реже теряли птенцов из-за хищников. Более того, когда рядом с гнездом с птенцами помещали чучело сороки — потенциального хищника, — нападать на него прилетали не только постоянный партнер самки, но и те самцы соседних территорий, с которыми она спаривалась.

Это очень похоже на обмен части отцовства на защиту потомства. Однако вряд ли это универсальное объяснение внепарных связей у социально моногамных птиц. В другом исследовании того же вида самки с внепарными птенцами имели не повышенный, а сниженный репродуктивный успех, а у многих других птиц вообще нет данных о какой-либо заботе со стороны внепарных самцов.

Несколько своеобразная форма отцовской заботы — просто не быть агрессивным по отношению к собственным детенышам. Самцы приматов и львы печально известны нападениями на детенышей, но главным образом на тех, которых не считают своими.

Один способ избежать такой угрозы — спариваться с несколькими самцами и тем самым убедить каждого, что именно он может быть отцом. Тогда повреждать детенышей становится невыгодно. Полиандрия, таким образом, может приносить пользу благодаря неопределенности отцовства: она одновременно повышает вероятность заботы со стороны нескольких самцов и снижает риск насилия или инфантицида.

Формально эта гипотеза еще почти не проверялась, но ряд наблюдений ей соответствует. Чаще всего детенышей убивают самцы, недавно присоединившиеся к группе или пытающиеся ее захватить, то есть посторонние самцы. Самки, похоже, особенно охотно инициируют копуляции именно с ними. У лангуров захваты групп новыми самцами и последующий инфантицид происходят регулярно; самки вступают в копуляции с пришлыми самцами даже во время самого захвата. Еще поразительнее то, что после смены самцов самки могут активно приглашать новых самцов к спариванию, даже уже будучи беременными.

Одни из самых ярких свидетельств того, что уверенность в отцовстве влияет на отношение самца к молодняку, дает наш собственный вид. Если женщина воспитывает детей как от прежнего, так и от нынешнего партнера, конфликт между отчимом и пасынками или падчерицами значительно сильнее, чем между биологическим отцом и его детьми.

В 1980-х годах Мартин Дейли и Марго Уилсон показали, что приемные дети намного чаще подвергаются насилию, чем дети, живущие с обоими биологическими родителями. Они предположили, что жестокое обращение с детьми — побочный эффект психологических механизмов, регулирующих то, как мужчины распределяют заботу между потомками.

Можно подумать, что в современном западном обществе женщины вряд ли обменивают секс на отцовскую заботу, хотя отдельные примеры, вероятно, каждому приходят на ум. Но у аче — группы индейцев Южной Америки с традиционным образом жизни — подобный эффект прослеживается очень ясно.

Первый постоянный контакт аче с белыми антропологами произошел лишь в 1972 году — с обычным для таких контактов катастрофическим последствием: около 40 процентов народа погибло от занесенных европейцами болезней. Восстанавливая картину жизни аче до этого времени, антропологи Ким Хилл и Магдалена Уртадо из Университета Нью-Мексико описали чрезвычайно жесткое общество, где господствовала мужская агрессия. Драки мужчин с дубинками были обычным делом, и дети нередко оставались без отцов. Иногда мужчины

и сами бросали партнершу и детей, вероятно в поисках лучших возможностей для размножения.

Шансы ребенка выжить без отца едва превышали 50 процентов, тогда как при наличии отца достигали 86 процентов. В суровом обществе охотников-собирателей прагматизм часто перевешивал сострадание, и брошенных детей обычно закапывали живьем — если только у них не было «второго отца».

Формального брака у аче нет, а женщины обычно полиандричны и имеют по крайней мере двух партнеров: главного — наиболее вероятного отца конкретного ребенка — и второго, у которого вероятность отцовства ниже, но не нулевая. Система нескольких половых партнеров создавала неопределенность отцовства и обеспечивала страховку: если главный отец погибал, оставался другой мужчина, готовый заботиться о ребенке и кормить его. Это наглядный человеческий пример обмена секса на отцовский вклад.

ПРЯМАЯ ВЫГОДА: ИЗБЕЖАНИЕ ЦЕНЫ ОТКАЗА

На окраинах Шеффилда, где я живу, много прудов и небольших запруд, когда-то снабжавших энергией раннюю сталелитейную промышленность. Сейчас там множество крякв, и каждую весну приходится наблюдать, как самцы насильно подчиняют самок.

Принудительная копуляция — обычная часть размножения крякв. Убегающую самку преследует ее постоянный партнер и один или несколько других самцов. В конце концов изнуренная самка вынуждена опуститься — иногда посреди школьной площадки, иногда обратно на пруд. Затем посторонний самец насильно спаривается с ней, пока ее партнер отчаянно пытается его прогнать.

Это грубое и чрезвычайно опасное поведение: каждый год некоторые самки погибают. Но, судя по молекулярным данным, для самцов кряквы принудительные внепарные копуляции действительно могут быть успешной стратегией.

В таких обстоятельствах самка могла бы просто уступить самцу и позволить ему спариться, чтобы тот оставил ее в покое. Но такое объяснение предполагает, что сама копуляция ничего ей не стоит. Это маловероятно: к принуждению часто прибегают самцы с какими-либо

недостатками — низкого статуса, плохого качества или больные, которые не способны получить партнершу обычным путем.

Если это так, пассивно уступать ради экономии времени и сил — не лучшая стратегия. В эволюционном смысле такая стратегия неустойчива. Если бы каждая самка уступала любому назойливому самцу, система быстро превратилась бы в хаос, поскольку принуждение стало бы выгодно всем самцам.

Когда копуляция несет самке издержки, ей обычно выгодно сопротивляться. Но отсюда следует и обратное: отбор будет благоприятствовать самцам, которые становятся все более настойчивыми. Продолжая сопротивляться, самка может делать эту настойчивость непропорционально дорогой по времени и энергии. Если наблюдать ранней весной за кряквами, которых один за другим преследуют самцы, такая эволюционная игра в кошки-мышки выглядит вполне правдоподобно.

Самым эффективным решением для самки было бы допустить копуляцию, но затем удалить сперму. Если бы это удавалось, часть издержек исчезла бы, а самец не получал бы никакой выгоды в виде отцовства, и отбор перестал бы поддерживать принуждение. Тот факт, что принудительное поведение широко распространено и у крякв достаточно часто приводит к отцовству, говорит о том, что самки не полностью контролируют судьбу введенной спермы.

КОСВЕННЫЕ ВЫГОДЫ

Если самка не получает очевидной прямой выгоды от нескольких партнеров, остается возможность косвенных преимуществ — генетических выгод для потомства. На первый взгляд эта идея кажется совершенно правдоподобной, но и теоретически, и эмпирически она чрезвычайно сложна.

Можно выделить четыре типа генетических выгод.

1. Имея нескольких половых партнеров, самка может увеличить генетическое разнообразие потомства. В быстро меняющемся мире это могло бы повысить вероятность того, что хотя бы часть потомков окажется хорошо приспособлена к текущим условиям и доживет до размножения. Идея выглядит разумно, но популяционные генетики

считают, что дополнительное разнообразие, получаемое от нескольких отцов, сравнительно невелико.

Проще всего увидеть это на человеческом примере. У нас 23 пары хромосом, и благодаря мейозу и рекомбинации один мужчина потенциально способен производить астрономическое число различных генетических вариантов сперматозоидов. Поэтому принято считать, что несколько партнеров лишь незначительно увеличат генетическое разнообразие потомства самки. По этой причине данная гипотеза получила мало экспериментального внимания.

2. Как предположил Триверс в 1972 году, самка может выбирать партнера по генетической комплементарности — по тому, насколько его генотип подходит к ее собственному. Сначала эту идею почти никто не развивал, поскольку было непонятно, как по внешности самца самка может оценить совместимость генотипов. Лишь позже, когда стало ясно, что самки регулярно спариваются с несколькими самцами и по крайней мере некоторые способны различать их сперматозоиды после осеменения, идея выбора по совместимости стала выглядеть вполне осуществимой.

Джин Зе из Университета Райса в Техасе и ее муж Дэвид Зе, ныне работающий в Университете Рино, активно развивали гипотезу о том, что самки спариваются с разными самцами, чтобы уменьшить вероятность оплодотворения генетически несовместимым партнером. Они подчеркивают, что свидетельств генетической несовместимости множество — самый очевидный пример дает инбредная депрессия.

Кроме того, они обращают внимание на сравнительно недавно признанную причину несовместимости — генетические конфликты внутри генома, в том числе между ядром и цитоплазмой. Из-за таких внутригеномных конфликтов геномы являются динамичными, постоянно меняющимися системами. Это, разумеется, повышает вероятность того, что ваши гены окажутся не вполне совместимыми с генами партнера.

Теперь перейдем к двум генетическим преимуществам, которые в последние двадцать лет привлекали больше всего внимания теоретиков и экспериментаторов и одновременно вызывали больше всего споров.

3. Первую идею предложил генетик и статистик Р. А. Фишер в 1930-х годах. Она касается генов привлекательности. Фишер предположил,

что самки выбирают привлекательных самцов не потому, что те объективно «лучше», а просто потому, что они привлекательны. Если гены, отвечающие у самки за предпочтение определенных признаков, генетически связаны с самими привлекательными признаками у самцов, может начаться самоускоряющийся процесс.

Самки снова и снова выбирают самых привлекательных самцов и рождают привлекательных сыновей. В последующих поколениях возникает очень сильный направленный отбор, который в крайних случаях способен привести к поразительному половому диморфизму, как у райских птиц. Спариваясь с привлекательным самцом, самка получает сыновей, которые сами будут привлекательны и, следовательно, успешны в размножении.

4. Последний тип генетической выгоды — жизнеспособность. Здесь предполагается, что вторичные половые признаки самца — блестящее оперение, яркий клюв, сложная песня — не случайны, а отражают его внутреннее качество. В таком случае привлекательный самец одновременно является и особенно жизнеспособным. Оплодотворяя яйца его спермой, самка приобретает для потомства гены жизнеспособности — гены, повышающие вероятность того, что дети доживут до собственного размножения.

Эти две последние группы преимуществ оказались в центре так называемого «парадокса тока». У многих рыб, лягушек, птиц и млекопитающих самцы собираются на токовище, куда самки приходят почти исключительно ради спаривания. Парадокс состоит в том, что непонятно, что именно получает самка.

У большинства токующих видов подавляющая часть самок спаривается лишь с небольшим числом самцов, и распределение копуляций между самцами крайне неравномерно. После осеменения самка покидает ток и выращивает потомство одна. Считается, что прямых материальных преимуществ от выбора конкретного партнера она не получает, поэтому предполагается косвенная генетическая выгода — либо гены привлекательности, либо гены жизнеспособности.

Но здесь возникает серьезная проблема. Если все самки согласны в том, какого самца предпочитают, и всегда выбирают один и тот же тип, это создает невероятно сильный отбор. Любой самец, не

соответствующий идеалу, фактически генетически «мертв»: его не выбирают, он не спаривается и не передает гены дальше.

Проблема направленного отбора состоит в том, что он очень быстро исчерпывает генетическую изменчивость привлекательности. Животноводы давно увидели это на практике: при сильном искусственном отборе коров на удой или кур на яйценоскость уже через несколько поколений особи становятся очень похожими, и дальнейший прогресс замедляется именно потому, что исходная генетическая изменчивость почти исчерпана.

Если бы то же самое происходило при половом отборе в природе, самкам вскоре стало бы просто не из чего выбирать. Однако выбор у самок явно сохраняется.

Одно решение этой загадки предложили Билл Гамильтон и Марлен Зук. Они представили систему, в которой направление отбора постоянно меняется. Паразиты непрерывно эволюционируют, причем обычно быстрее своих хозяев, и тем самым могут создавать именно такую ситуацию.

Гамильтон и Зук предположили, что зараженные паразитами самцы не способны развивать вторичные половые признаки так же полно, как здоровые. Выбирая самцов с наиболее выраженными признаками, самка получает для потомства гены жизнеспособности, а точнее — устойчивости к болезням.

Изящность гипотезы заключается в том, что возбудители заболеваний постоянно меняются. Поэтому отбор на устойчивость через выбор самкой не успевает достаточно долго идти в одном направлении, чтобы полностью исчерпать генетическую изменчивость.

Проверить эти идеи оказалось чрезвычайно трудно. Само существование косвенной выгоды доказать сложно, а отличить гены привлекательности от генов жизнеспособности — почти невозможно. Есть две главные трудности. Во-первых, прежде чем говорить о генах привлекательности, исследователь должен исключить возможность получения генов жизнеспособности, и наоборот. Во-вторых, у диких животных — особенно токующих — крайне трудно поставить эксперимент, действительно проверяющий косвенную выгоду.

В идеале надо было бы сравнить, что происходит, когда самка может выбирать и когда выбора у нее нет. Но самки на токах выбирают всегда,

а заставить их спариться с назначенным экспериментатором самцом почти невозможно. Лабораторные исследования более удобных видов, например дрозофил, показывают, что когда самка сама выбирает партнера, ее репродуктивный успех выше, чем при случайно назначенном партнере. Но шалфейный тетерев или угандийский коб едва ли подходят для подобной манипуляции, поэтому «парадокс тока» может еще долго оставаться нерешенным.

Есть, однако, более осуществимая альтернатива. Она связана не с токующими видами, а с другой ситуацией, где самка может получать косвенную генетическую выгоду от конкретного самца.

Представим самку ласточки, возвращающуюся из Африки в Европу. Она летит к тому же хозяйству, где размножалась годом раньше, но на этот раз задержалась из-за песчаной бури над Сахарой. Когда она прибывает, почти все другие самки уже образовали пары — и лучшие самцы заняты. Ей приходится довольствоваться «господином Средним». Они образуют пару и строят гнездо.

Но в середине своего фертильного периода самка ускользает от партнера, находит одного из действительно привлекательных самцов и спаривается с ним. Затем спокойно возвращается в гнездо, будто ничего не произошло. Пара с «господином Средним» дала ей прямую выгоду — возможность вообще размножаться. А тайная копуляция в оптимальное для оплодотворения время с «господином Намного-лучше-среднего» дает неплохую вероятность того, что хотя бы часть птенцов будет от привлекательного самца.

В итоге одна самка производит два типа потомства: «законное» от социального партнера, которого она оценивает невысоко, и «незаконное» от специально выбранного внепарного партнера. Получается ситуация конкуренции сперматозоидов, в которой можно непосредственно проверить, дает ли конкретный внепарный самец генетическую выгоду.

Из этого сценария следуют предсказания. Если внепарный партнер передает гены жизнеспособности, его потомство должно выживать лучше, чем потомство постоянного партнера. Если различий в выживании нет, эту гипотезу можно отложить и проверить гены привлекательности. Тогда предсказание таково: повзрослев, внепарные потомки должны сами быть привлекательнее для самок.

Какие именно гены могли бы давать преимущество в жизнеспособности? По крайней мере у некоторых видов ответ связан с защитой от патогенов. Одни из наиболее убедительных результатов получены в исследованиях главного комплекса гистосовместимости — MHC — у домовых мышей. MHC представляет собой тесно связанную группу генов позвоночных, связанную с иммунной системой и устойчивостью к болезням.

Уэйн Поттс из Университета Флориды и его коллеги обнаружили, что самки мышей, живущие на территории самца с MHC, похожим на их собственный, чаще вступают в копуляции с другими самцами, особенно с теми, чей MHC отличается. Правдоподобное объяснение состоит в том, что потомство от самца с отличающимся MHC получает более разнообразный набор иммунных генов и поэтому лучше защищено от патогенов.

Мыши способны различать разные варианты MHC по запаху мочи, поэтому самка, вероятно, может «понять», когда ей стоит искать внепарную связь, просто по запаху постоянного партнера. В этой системе еще предстоит прямо показать, что потомство генетически совместимых пар жизнеспособнее, однако это очень ясный пример того, как самка потенциально может оценить генетическую совместимость по одному лишь запаху.

Есть также интригующие, хотя и спорные, данные Клауса Ведекинда о том, что MHC может влиять на выбор партнера у людей, причем посредником также служит запах тела. Пока непонятно, направлен ли такой выбор лишь на избегание инбридинга или является частью полового отбора, при котором самка приобретает определенные генетические преимущества для потомства.

Птицы славятся слабым обонянием. Тем не менее несколько исследований предполагают, что самка может получать через выбор внепарного партнера гены жизнеспособности, связанные с устойчивостью к болезням.

В ставшем знаменитым исследовании деревенских ласточек Андерс Мёллер показал, что самки предпочитают образовывать пары с длиннохвостыми самцами и особенно охотно выбирают их для внепарных копуляций. Поэтому репродуктивный успех длиннохвостых

самцов намного выше: они становятся отцами потомства и в собственном гнезде, и в гнездах других самцов.

Самки тоже, по-видимому, получают косвенную выгоду. У длиннохвостых самцов лучше развита иммунная система, что позволяет предположить: их потомство выживает лучше потому, что эффективнее сопротивляется патогенам.

В другом исследовании косвенная выгода неверности, похоже, связана не с жизнеспособностью, а с генами привлекательности. В кустарниковых районах Австралии живут несколько крошечных, похожих на драгоценные камни видов малюров. Английские названия — splendid, lovely, superb — хорошо передают яркость оперения самцов.

Прекрасные расписные малюры, размножающиеся в ботаническом саду Канберры, более десяти лет подробно изучались группой под руководством Эндрю Кокберна из Австралийского национального университета. Эти птицы живут кооперативными группами: размножающейся паре помогают несколько взрослых сыновей.

Удивительно, но более двух третей всех птенцов являются потомством самцов из других групп. В сезон размножения самцы напоминают назойливых торговых агентов, которые неустанно рекламируют себя перед чужими самками. Они срывают желтый лепесток, резко контрастирующий с их переливающимся кобальтово-синим оперением, и преподносят его самке.

Такие демонстрации в конце концов приводят к внепарным копуляциям: в сумеречном свете раннего утра самки тайком покидают свою территорию и навещают выбранного самца. Никаких прямых выгод он им не дает. Но тот факт, что большинство внепарных оплодотворений обеспечивается целой «династией» самцов, происходящих от одного особенно успешного предка, сильно указывает на генетическую природу выгоды.

Кокберн и его коллеги смогли исключить идею, что речь идет о генах жизнеспособности: внепарные потомки не выживали лучше и не имели более высокого репродуктивного успеха. Оставалась гипотеза генов привлекательности.

Что же можно заключить? У тех видов и в тех ситуациях, где самка сама выбирает более одного партнера, весьма вероятно, что она получает от этого выгоду. Особенно убедительной выглядела бы

положительная связь между числом партнеров и репродуктивным успехом. Но нужно помнить: такая связь может возникнуть и без выгоды от множественных спариваний — просто потому, что самки высокого качества привлекают больше самцов.

К счастью, в некоторых случаях преимущества очевидны. Самки получают прямую выгоду — например пополнение запасов спермы у дрозофил или дополнительную родительскую заботу у завирушек.

Генетические выгоды остаются предметом споров, потому что механизмы их действия все еще плохо понятны. Тем не менее несколько исследований дают убедительные свидетельства того, что, спариваясь с несколькими разными самцами, самка производит потомство более высокого качества. Доказательств получения именно генов привлекательности меньше, но такую гипотезу и значительно труднее проверить.

Наконец, существует еще один тип генетической выгоды, не требующий сложных рассуждений о генах жизнеспособности и привлекательности. Это идея Джин и Дэвида Зе о выборе партнера — или его спермы — на основании генетической комплементарности. Ряд исследований выбора до копуляции и особенно скрытого выбора после нее дал интригующие результаты, совместимые с этой идеей.

Иногда самка может различать самцов по сигналам, указывающим на их генетический «тип»: так происходит у мышей и, возможно, у людей, где вариант MHC отражается в запахе. Если таких сигналов нет, самке может быть выгоднее спариться с несколькими самцами и предоставить собственным репродуктивным путям возможность «отсортировать» совместимую сперму от несовместимой.

Сейчас появились весьма убедительные данные в пользу генетической совместимости, причем получены они на неожиданном объекте — крошечном ложноскорпионе, живущем в гниющей древесине панамских лесов.

Это животное необычно сразу в нескольких отношениях. Во-первых, к новым гниющим пням оно добирается «автостопом», прикрепляясь под крыльями огромного жука-арлекина. Во-вторых, его способ размножения чрезвычайно удобен для исследования. Самка откладывает яйца в прозрачный наружный выводковый мешок — фактически внешнюю «матку», — благодаря чему можно наблюдать

вылупление и выживание детенышей по мере их развития. У живородящих животных это обычно невозможно.

Исследователи обнаружили, что самки, осемененные только одним самцом, теряли значительно больше развивающихся эмбрионов, чем самки, которым позволяли спариваться с несколькими партнерами. Продуманные опыты, в которых самки получали одинаковое общее число сперматозоидов от разных самцов, показали: причиной потерь была генетическая несовместимость конкретных пар.

Следовательно, полиандрия давала самке преимущество как предупредительная стратегия, уменьшающая риск подобного репродуктивного провала.

Наконец, необходимо предостережение. Не следует думать, что полиандрия приносит самкам только пользу. У сексуально моногамных видов промискуитет может вообще не давать выгоды или даже быть затратным. Даже там, где полиандрия обычна, поведение самки, вероятно, представляет собой компромисс между пользой и издержками.

Самая очевидная цена полиандрии — по крайней мере для человека — риск заболеваний, передающихся половым путем, например ВИЧ, способных снизить репродуктивный успех на протяжении всей жизни. Давление отбора, создаваемое ВИЧ, для людей слишком ново, чтобы успели возникнуть специальные адаптации. Но любопытно, что наш более промискуитетный родственник — шимпанзе — по-видимому, лучше приспособлен: шимпанзе сравнительно устойчивы к вирусам иммунодефицита, тогда как человек, заразившийся близким вирусом от шимпанзе, оказывается практически беззащитен.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В предыдущих главах я пытался разобраться в двустороннем вопросе: почему секс становится полем борьбы. Мы рассматривали его главным образом через исторические и биологические данные. Я не игнорировал политику гендерного уклона среди исследователей, но старался не увязнуть в ней полностью.

Несомненно, существовала и своего рода борьба между женщинами- и мужчинами-исследователями за то, чтобы биология всерьез учитывала точку зрения самки. Люди, интересующиеся феминизмом, могут считать, что окончательной победы еще нет, но прогресс очевиден.

Из исходно выраженно андроцентрической области недавние исследования сделали совершенно ясный вывод: самки не являются пассивными участниками полового размножения. Тем не менее приходится признать справедливость утверждения Джеффа Паркера, сделанного более двадцати лет назад: половой отбор действует на самцов интенсивнее, чем на самок.

Причина во многом определяется размером половых клеток. Когда один набор участников представлен огромным числом крошечных, быстро движущихся сперматозоидов, а другой — небольшим числом крупных неподвижных яйцеклеток, характер будущей борьбы в определенной мере предрешен. Главное следствие различия между мужскими и женскими гаметами состоит в том, что потенциальная репродуктивная производительность самцов значительно выше, чем самок. Самые успешные самцы способны произвести намного больше потомков, чем самые успешные самки.

Однако самцы не распоряжаются ситуацией единолично. По крайней мере у видов с внутренним оплодотворением эволюционное поле боя, на котором развивается половой конфликт, — репродуктивные пути самки — само сформировано отбором так, чтобы противостоять способности сперматозоидов буквально «обходить» яйцеклетки.

Возможно, важнейшее открытие последних двух десятилетий состоит именно в том, что мужские и женские репродуктивные признаки коэволюционируют. Адаптация и контрадаптация сменяют друг друга;

оба пола находятся в постоянном динамическом изменении, каждый отвечает на эволюционные новшества другого.

Там, где самцы принуждают самок к копуляции, у самок возникают тонкие поведенческие и физиологические контрстратегии. Там, где у самок эволюционируют длинные и сложные репродуктивные пути, позволяющие лучше контролировать поступление спермы, самцы отвечают увеличением длины сперматозоидов.

Идея «борьбы полов» вроде бы предполагает победителей и проигравших. Но если рассматривать сексуальные взаимодействия как часть коэволюционного процесса, вовсе не очевидно, что какой-либо пол способен окончательно победить. В определенный момент один пол может получить немного больше контроля, чем другой, но в целом борьба полов напоминает эволюционные качели — тонкие, сложные и неизбежные.

ПРИМЕЧАНИЯ

Номера примечаний соответствуют надстрочным цифрам в тексте каждой главы. Полные сведения об источниках приведены в разделе «Библиография».

Предисловие

1 Brenan (1978).
2 Clarke (1998), 240.
3 Laumann *et al.* (1994); Wellings *et al.* (1994).

Глава 1. Конкуренция, выбор и половой конфликт

1 Massa (1981).
2 Jöchle (1971).
3 Jöchle (1984).
4 P. B. Medawar and J. S. Medawar (1984).
5 Aristotle (1943).
6 Dunbar (1995).
7 C. Darwin (1871); E. Darwin (1794, 1796); Colp (1986), King-Hele (1999).
8 Ghiselin (1969).
9 Trivers (1972).
10 Bateman (1948).
11 Parker (2000); Winge (1937); Parker, ‘Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects’ (1970).
12 Williams (1966); Maynard Smith (1958); E. O. Wilson (1975); Dawkins (1976).
13 Horne (1988).
14 Parker (1984; 1998); Ruse (1999).
15 R. L. Smith, предисловие (1984); Spallazani (1769); Birkhead (1997).
16 Darwin (1851); Burkhardt and Smith (1988).
17 Darwin (1875); Secord (1981).
18 Smith (1998).
19 Krause (1879); Raverat (1952).
20 Birkhead (1997).
21 Heape (1913).
22 Parker (1984); Trivers (1972).
23 Gowaty, *Feminism and Evolutionary Biology* (1996).
24 Kuhn (1970).
25 Woodward and Goodstein (1996).
26 Barkow *et al.* (1992); Buss (1994); Wright (1994). Пример различных взглядов на один из аспектов эволюционной психологии — связь

социального статуса с репродуктивным успехом мужчин — см. в разделе «Commentary» журнала *Behavioral & Brain Sciences* (1993), 16, 305–22.

27 Morell (1995).
28 R. L. Smith (1984b).
29 Baker and Bellis (1995); Kinsey *et al.* (1948; 1953); Masters and Johnson (1966); Robinson (1976).
30 Baker (1978; 1987). Работы критиков исследований Бейкера, посвящённых навигации у человека, указаны в Baker (1987).
31 Baker and Bellis (1995).
32 Diamond (1986).
33 Cohen (1967); Baker and Bellis (1988).
34 Baker and Bellis (1995); Moore *et al.* (1999).
35 Birkhead, Moore and Bedford (1997).
36 Short (1997); Seuanez *et al.* (1977).
37 P. Robinson (1976).
38 Holland and Rice (1998).

Глава 2. Отцовство и его защита

1 D. Robinson (1985).
2 Hrdy (1981).
3 Brenan (1957).
4 Aristotle (1943).
5 Nabours (1927).
6 Omura (1939).
7 Parker, ‘Sperm competition and its evolutionary effect on copula duration …’ (1970); Boorman and Parker (1976).
8 Birdsall and Nash (1973); Nelson and Hedgecock (1977).
9 Westneat (1987).
10 Jeffreys *et al.* (1985).
11 Burke and Bruford (1987); Wetton *et al.* (1987); см. также Burke (1989).
12 Morton *et al.* (1990); Wagner *et al.* (1996).
13 Birkhead, ‘Sperm competition in birds …’ (1998).
14 Hunter *et al.* (1992).
15 Westneat and Webster (1994).
16 Møller (1994).
17 Møller (1998).
18 Møller and Birkhead (1994).
19 R. L. Smith (1998).
20 Thornhill and Alcock (1983).
21 Там же.
22 Regan (1925).

23 Pietsch (1976).
24 Kohda (1995).
25 A. G. Jones and Avise (1997); A. G. Jones *et al.* (1998).
26 Birkhead and Møller (1992).
27 Шекспир, *«Как вам это понравится»*, I.iii.73–4.
28 Ribble (1991).
29 Kummer (1995).
30 Taggart *et al.* (1998).
31 White (1789).
32 Selous (1901).
33 M. D. Beecher and I. M. Beecher (1979).
34 Westneat (1994).
35 Parker (1970c).
36 Birkhead and Pringle (1986); Jormalainen (1998).
37 Gomendio *et al.* (1998).
38 Smith (1979).
39 Birkhead and Møller (1992).

Глава 3. Половые органы

1 Trivers (1972); Parker, ‘Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects’ (1970).
2 Lind (1963).
3 Gilbert (1979).
4 T. Pissari (личное сообщение).
5 Lind (1963).
6 Van Drimmelen (1946).
7 Tauber (1875).
8 Bobr *et al.* (1964).
9 Birkhead and Møller (1992).
10 Сказка «Умный портняжка» (‘The Cunning Little Tailor’).
11 Overstreet and Mahi-Brown (1993); Birkhead, Møller and Sutherland (1993).
12 Bakst *et al.* (1994); Overstreet and Mahi-Brown (1993).
13 Cohen and Tyler (1980).
14 R. E. Jones (1997).
15 Cohen (1998).
16 Howarth (1974); Lind (1963).
17 Gomendio *et al.* (1998).
18 Birkhead and Møller, ‘Sexual selection …’ (1993); Racey (1979); Mayer (1995).
19 Birkhead and Møller, ‘Sexual selection …’ (1993).
20 Там же.

21 Schuett *et al.* (1997).
22 Pinto-Correia (1997).
23 Aristotle (1943).
24 Moore (1993); Pinto-Correia (1997).
25 R. E. Jones (1997).
26 Cohen (1999).
27 Van Voorhies (1992); но см. Gems and Riddle (1996).
28 Olsson, Madsen and Shine (1997).
29 Afzelius (1995); Short (1977; 1979).
30 Birkhead and Møller (1992).
31 Short (1979).
32 Stockley *et al.* (1997).
33 Møller and Briskie (1995).
34 Gomendio *et al.* (1998).
35 Harcourt *et al.* (1995).
36 Dixson (1998).
37 Gagneux *et al.* (1997).
38 Robbins (1999).
39 Kinsey *et al.* (1948; 1953); Baker and Bellis (1995); Wellings *et al.* (1994).
40 Dixson (1998).
41 Amann (1981); Dixson (1998); Bedford (1994).
42 Aristotle (1943); Bedford (1977); Carrick and Setchell (1977); Werdelin and Nilsonne (1998).
43 Carrick and Setchell (1977); Freeman (1990).
44 Chance (1996).
45 Freeman (1990).
46 Bedford (1977).
47 Werdelin and Nilsonne (1998).
48 Riley (1938).
49 Wolfson (1954).
50 Fatio (1864); Birkhead, Briskie and Møller (1993).
51 Mann and Lutwak-Mann (1981).
52 Dixson (1998).
53 Martan and Shepherd (1976).
54 Dickinson and Rutowski (1989).
55 R. Mason (личное сообщение).
56 Koene and Chase (1998).
57 Hanlon and Messenger (1996).
58 Winterbottom *et al.* (1999).
59 Tokarz and Slowinski (1990).

60 Baur (1998).
61 Mann and Lutwak-Mann (1981).
62 Waage (1979).
63 R. Mason (личное сообщение).
64 Eberhard (1985).
65 Dixson (1987); Verrell (1992).
66 Arnqvist (1998).

Глава 4. Сперматозоиды, эякуляты и яйцеклетки

1 Jöchle (1971).
2 Там же.
3 Lind (1963).
4 Pinto-Correia (1997).
5 J. A. Moore (1993); Pinto-Correia (1997).
6 Pinto-Correia (1997).
7 Pinto-Correia (1997).
8 Laurila and Seppa (1998).
9 Там же.
10 J. A. Moore (1993).
11 Там же.
12 Pinto-Correia (1997).
13 J. A. Moore (1993).
14 Parker *et al.* (1972); Hurst (1990).
15 R. E. Jones (1997).
16 Weir (1971).
17 Afzelius (1995).
18 Bedford *et al.* (1984).
19 Pitnick, Markow and Spicer (1995).
20 Cummins and Woodall (1985); Gage (1997).
21 Roldan *et al.* (1992).
22 Briskie *et al.* (1997); Radwan (1996); LaMunyon and Ward (1998); Dixson (1998); Sivinski (1984).
23 Karr and Pitnick (1996).
24 Birkhead, Møller and Sutherland (1993).
25 LaMunyon and Ward (1998).
26 Briskie and Montgomerie (1993).
27 Briskie *et al.* (1997).
28 Beatty (1970); Wooley (1971).
29 Snook and Karr (1998).
30 He *et al.* (1995); Cook and Wedell (1999).

31 Parker (1984).
32 Cohen (1967; 1969).
33 Wallace (1974); Manning and Chamberlain (1994).
34 Jivoff (1997).
35 Petersen *et al.* (1992); Warner *et al.* (1995).
36 Petersen and Warner (1998); Parker, ‘Sperm competition games: raffles and roles’ (1990) and ‘Sperm competition games: sneaks and extra-pair copulations’ (1990).
37 R. E. Jones (1997); Suarez (1987).
38 R. E. Jones (1997).
39 Moore and Akhnodi (1996); Holt *et al.* (1997).
40 Froman and Feltman (1998).
41 Birkhead *et al.* (1999).
42 Mann and Lutwak-Mann (1981).
43 Mann (1964); Mann and Lutwak-Mann (1981).
44 Riemann *et al.* (1967).
45 Fowler and Partridge (1989); Wolfner (1997).
46 Prout and Bundgaard (1977); Chapman *et al.* (1995); Harshman and Prout (1994); Clark *et al.* (1995).
47 Rice (1996).
48 Holland and Rice (1999).

Глава 5. Копуляция, осеменение и оплодотворение

1 Bourke and Franks (1995); Packer and Pusey (1983).
2 Levitan (1998).
3 Buchsbaum (1938); Caspers (1984).
4 Petersen *et al.* (1998).
5 Chimmo (1868).
6 Parker, ‘Sperm competition and evolutionary consequences …’ (1970); Parker (1984).
7 Eady (1995).
8 Birkhead, ‘Sperm Competition in Birds’ (1998).
9 Mann and Lutwak-Mann (1981); Overstreet and Mahi-Brown (1993).
10 Thornhill and Alcock (1983); Hinton (1964); A. Stutt (личное сообщение).
11 Thornhill and Alcock (1983); Hinton (1964).
12 Thornhill and Alcock (1983).
13 Michiels and Newman (1998).
14 Norman and Lu (1997).
15 Nakamizo (1987).
16 Castro *et al.* (1996).
17 Wilkinson and Birkhead (1995).

18 Thornhill and Alcock (1983).
19 C. Darwin (1839).
20 Wilkelski and Baurle (1996).
21 K. Wilson (личное сообщение).
22 Bourke and Franks (1995).
23 Ridley (1988).
24 Birkhead, Atkin and Møller (1987).
25 Davies (1992); см. также Emlen *et al.* (1998).
26 Birkhead and Møller, ‘Why do male birds stop copulating …?’ (1993).
27 LeBoeuf (1974).
28 Carter and Getz (1993).
29 de Waal (1995).
30 Hoffer and East (1995).
31 Thornhill and Thornhill (1983); R. L. Smith, ‘Human sperm competition’ (1984).
32 Hill and Hurtardo (1996).
33 Thornhill and Alcock (1983).
34 Olsson (1995).
35 Hatziolos and Caldwell (1983).
36 R. E. Jones (1997).
37 Wedekind (1994).
38 R. E. Jones (1997).

Глава 6. Механизмы конкуренции сперматозоидов и выбора сперматозоидов

1 Bateman (1948).
2 Simmons and Siva-Jothy (1998).
3 Diesel (1990).
4 R. L. Smith (1979).
5 Waage (1979).
6 Gowaty (1994).
7 Gack and Peschke (1994).
8 Parker, ‘Sperm competition games: raffles and roles’ (1990) and ‘Sperm competition games: sneaks and extra-pair copulations’ (1990).
9 Hosken (1999); Simmons, Parker and Stockley (1999).
10 Aristotle (1943).
11 Martin *et al.* (1974).
12 Compton *et al.* (1978).
13 Cheng *et al.* (1983).
14 Lessells and Birkhead (1990).
15 Wishart (1987).

16 Birkhead and Biggins (1998).
17 Pellatt and Birkhead (1994).
18 Birkhead, Fletcher, Pellatt and Staples (1995); Colegrave *et al.* (1995).
19 Dewsbury (1984).
20 Schwagmeyer and Foltz (1990); Schwagmeyer (1995).
21 Huck *et al.* (1989).
22 Ginsberg and Huck (1989).
23 Cole and Davies (1914).
24 Dziuk (1996).
25 Bechstein (1881).
26 Steele and Wishart (1992).
27 Markow (1997).
28 Markow (1982); подробнее о взаимодействиях самцов и самок при конкуренции сперматозоидов см. также Clark, Begun and Prout (1999).
29 Wedekind, Chapuisat, Macas and Rulicke (1995).
30 Eberhard (1996).
31 Thornhill (1983).
32 Eberhard (1996).
33 Carré and Sardet (1984); Carré *et al.* (1992).
34 Birkhead, ‘Cryptic female choice …’ (1998).
35 P. I. Ward (1993; 1997); Otronen *et al.* (1997); Simmons, Stockley, Jackson and Parker (1996).
36 Madsen *et al.* (1992).
37 Wildt *et al.* (1987).
38 Parker (1992).
39 Capula and Luiselli (1994).
40 Olsson *et al.* (1994); Olsson *et al.* (1996).
41 Desmond and Moore (1991).
42 Wilson *et al.* (1997).
43 Stockley (1997); Cunningham and Cheng (1999).
44 Keller and Reeve (1995).
45 Delph and Havens (1998); Bishop *et al.* (1996).
46 Birkhead, ‘Cryptic female choice …’ (1998).
47 Kempenaers *et al.* (1996); Hasselquist *et al.* (1996).

Глава 7. Преимущества полиандрии

1 Lumpkin (1981); Gowaty, ‘Battles of the sexes …’ (1996).
2 Trivers (1972).
3 Bateman (1948).
4 Trivers (1972); Arnold and Duvall (1994).
5 Parker (1984).

6 S. M. Smith (1988).
7 Kempenaers *et al.* (1992).
8 Halliday and Arnold (1987); Cheng and Siegel (1990).
9 Jequier (1985).
10 Bray *et al.* (1975).
11 Ridley (1988).
12 Parker (1984; 1998).
13 Pitnick and Markow (1994); Pitnick, Spicer and Markow (1995).
14 Birkhead and Møller (1992).
15 Wetton and Parkin (1991); Lifjeld (1994); Birkhead, Veiga and Fletcher (1995).
16 Wedekind (1994); Austin and Short (1982).
17 Gray, 'Female red-winged blackbirds accrue material benefits …' (1997).
18 Birkhead and Fletcher (1995).
19 Matthews *et al.* (1997).
20 Lodge *et al.* (1971).
21 Hoogland (1998).
22 Ketterson *et al.* (1997).
23 Vahed (1998).
24 Michiels and Streng (1998).
25 Fabre (1897); Gould (1984).
26 Lawrence (1992).
27 Andrade (1996).
28 Mills (1994).
29 de Waal (1995).
30 Hunter and Davis (1998).
31 Crook (1994).
32 Freuchen (1936); Burch (1975); Chance (1990).
33 Darwin (1839); Faabourg *et al.* (1995).
34 Davies (1992); Hartley and Davies (1994).
35 Gray, 'Intraspecific variation in extra-pair behaviour …' (1997).
36 Dixson (1998).
37 Daly and Wilson (1987).
38 Hill and Hurtado (1996).
39 McKinney *et al.* (1983).
40 Evarts and Williams (1987).
41 Westneat, Sherman and Morton (1990).
42 Andersson (1994).
43 Williams (1975).
44 Trivers (1972); J. A. Zeh and D. W. Zeh (1996; 1997).

45 Fisher (1930); Andersson (1994).
46 Andersson (1994).
47 Kirkpatrick and Ryan (1991).
48 Hamilton and Zuk (1982).
49 Sheldon and Ellegren (1999).
50 Potts *et al.* (1991).
51 Penn and Potts (1998); Wedekind and Furi (1997).
52 Møller (1994).
53 Cockburn (1998).
54 J. A. Zeh and D. W. Zeh (1996; 1997).
55 Newcomer *et al.* (1999).
56 Gao *et al.* (1999).
57 Parker (1998); Holland and Rice (1998).

БИБЛИОГРАФИЯ

Библиографические описания приводятся на языке оригинала, как в английском издании книги.

Afzelius, B., ‘Gustaf Retzius and spermatology’, *International Journal of Developmental Biology* (1995), 39, 675–85

Amann, R. P., ‘A critical review of methods for evaluation of spermatogenesis from seminal characteristics’, *Journal of Andrology* (1981), 2, 37–58

Andersson, M., *Sexual Selection* (Princeton: Princeton University Press, 1994)

Andrade, M. C. B., ‘Sexual selection for male sacrifice in the Australian redback spider’, *Science* (1996), 271, 70–2

Andry du Bois-Regard, N., *An Account of the Breeding of Worms in Human Bodies* (London: H. Rhodes & A. Bell, 1701)

Anon., *The Complete Masterpiece: Displaying the Secrets of Nature in the Generation of Man, Aristotle’s Works Completed*, vol. 1 (London, 1741)

Aristotle, *Generation of Animals*, trans. A. L. Peck (London: Heinemann, 1943)

Arnold, S. J., and D. Duvall, ‘Animal mating systems: a synthesis based on selection theory’, *American Naturalist* (1994), 143, 317–48

Arnqvist, G., ‘Comparative evidence for the evolution of genitalia by sexual selection’, *Nature* (1998), 393, 784–6

Austin, C. R., and R. V. Short, *Reproduction in Mammals*, vol. 4 (Cambridge: Cambridge University Press, 1982)

Baker, R. R., *The Evolutionary Ecology of Animal Migration* (London: Hodder & Stoughton, 1978)

— ‘Human navigation and magnetoreception: the Manchester experiments do replicate’, *Animal Behaviour* (1987), 35, 691–704

Baker, R. R., and M. A. Bellis, ‘“Kamikaze” sperm in mammals?’, *Animal Behaviour* (1988), 36, 936–9

— *Human Sperm Competition* (London: Chapman & Hall, 1995)

Bakst, M. R., G. J. Wishart, and J. P. Brillard, ‘Oviducal sperm selection, transport, and storage in poultry’, *Poultry Science Review* (1994), 5, 117–43

Barkow, J. H., L. Cosmides, and J. Tooby, *The Adapted Mind: Evolutionary Psychology and the Generation of Culture* (New York: Oxford University Press, 1992)

Bateman, A. J., ‘Intra-sexual selection in *Drosophila*’, *Heredity* (1948), 2, 349–68

Baur, B., ‘Sperm Competition in Molluscs’, in T. R. Birkhead and A. P. Møller (eds), *Sperm Competition and Sexual Selection* (San Diego: Academic Press, 1998), 255–305

Beatty, R. A., ‘The genetics of the mammalian gamete’, *Biological Reviews* (1980), 45, 73–119

Bechstein, J. M., *Natural History of Cage Birds* (London: Groombridge, 1881)

Bedford, J. M., ‘Evolution of the scrotum: the epididymis as the prime mover’, in J. H. Calaby and C. H. Tyndale-Biscoe (eds), *Reproduction and Evolution* (Canberra: Australian Academy of Sciences, 1977), 171–82

— ‘The status and state of the human epididymis’, *Human Reproduction Update* (1994), 9, 2187–99

Bedford, J. M., J. C. Rodger, and W. G. Breed, ‘Why so many mammalian spermatozoa – a clue from marsupials?’, *Proceedings of the Royal Society of London* (1984), B, 221, 221–33

Beecher, M. D., and I. M. Beecher, ‘Sociobiology of bank swallows: reproductive strategy of the male’, *Science* (Washington; 1979), 205, 1282–5

Birdsall, D. A., and D. Nash, ‘Occurrence of successful multiple insemination of females in natural populations of deer mice (*Peromyscus maniculatus*)’, *Evolution* (1973), 17, 106–10

Birkhead, T. R., ‘Darwin on sex’, *Biologist* (1997), 44, 397–9

— ‘Cryptic female choice: criteria for establishing female sperm choice’, *Evolution* (1998), 52, 1212–18

— ‘Sperm Competition in Birds: Mechanisms and Functions’, in T. R. Birkhead and A. P. Møller (eds), *Sperm Competition and Sexual Selection* (San Diego: Academic Press, 1998), 579–622

Birkhead, T. R., L. Atkin, and A. P. Møller, ‘Copulation behaviour of birds’, *Behaviour* (1987), 101, 101–38

Birkhead, T. R., and J. D. Biggins, ‘Sperm competition mechanisms in birds: models and data’, *Behavioural Ecology* (1998), 9, 253–60

Birkhead, T. R., J. V. Briskie, and A. P. Møller, ‘Male sperm reserves and copulation frequency in birds’, *Behavioural Ecology and Sociobiology* (1993), 32, 85–93

Birkhead, T. R., and F. Fletcher, ‘Male phenotype and ejaculate quality in the zebra finch *Taeniopygia guttata*’, *Proceedings of the Royal Society of London* (1995), B, 262, 329–34

Birkhead, T. R., F. Fletcher, E. J. Pellatt, and A. Staples, ‘Ejaculate quality and the success of extra-pair copulations in the zebra finch’, *Nature* (1995), 377, 422–3

Birkhead, T. R., J. G. Martinez, T. Burke and D. P. Froman, ‘Sperm mobility determines the outcome of sperm competition on the domestic fowl’, *Proceedings of the Royal Society of London* (1999), B, 266, 1759–64

Birkhead, T. R., and A. P. Møller, *Sperm Competition in Birds: Evolutionary Causes and Consequences* (London: Academic Press, 1992)

— ‘Sexual selection and the temporal separation of reproductive events: sperm storage data from reptiles, birds and mammals’, *Biological Journal of the Linnean Society* (1993), 50, 295–311

— ‘Why do male birds stop copulating while their partners are still fertile?’, *Animal Behaviour* (1993), 45, 105–18

Birkhead, T. R., A. P. Møller, and W. J. Sutherland, ‘Why do females make it so difficult for males to fertilize their eggs?’, *Journal of Theoretical Biology* (1993), 161, 51–60

Birkhead, T. R., H. D. M. Moore, and J. M. Bedford, ‘Sex, science and sensationalism’, *Trends in Ecology and Evolution* (1997), 12, 121–2

Birkhead, T. R., and S. Pringle, ‘Multiple mating and paternity in *Gammarus pulex*’, *Animal Behaviour* (1986), 34, 611–13

Birkhead, T. R., J. P. Veiga, and F. Fletcher, ‘Sperm competition and unhatched eggs in the house sparrow’, *Journal of Avian Biology* (1995), 26, 343–5

Bishop, J. D. D., C. S. Jones, and L. R. Noble, ‘Female control of paternity in the internally fertilizing compound ascidian *Diplosoma listerianum*. II. Investigation of male mating success using RAPD markers’, *Proceedings of the Royal Society of London* (1996), B, 263, 401–7

Bobr, L. W., F. W. Lorenz, and F. X. Ogasawara, ‘Distribution of spermatazoa in the oviduct and fertility in domestic birds. 1. Residence sites of spermatazoa in fowl oviducts’, *Journal of Reproduction and Fertility* (1964), 8, 39–47

Boorman, E., and G. A. Parker, ‘Sperm (ejaculate) competition in *Drosophila melanogaster*, and the reproductive value of females to males in relation to female age and mating status’, *Ecological Entomology* (1976), 1, 145–55

Bourke, A. F. G., and N. Franks, *Social Evolution in Ants* (Princeton: Princeton University Press, 1995)

Bray, O. E., J. K. Kennelly, and J. L. Guarino, ‘Fertility of eggs produced on territories of vasectomized red-winged blackbirds’, *Wilson Bulletin* (1975), 87, 187–95

Brenan, G., *South from Granada* (London: Hamish Hamilton, 1957)

— *Thoughts in a Dry Season* (Cambridge: Cambridge University Press, 1978)

Briffault, R., *The Mothers* (London: Allen & Unwin, 1927)

Briskie, J. V., and R. Montgomerie, ‘Patterns of sperm storage in relation to sperm competition in passerine birds’, *Condor* (1993), 95, 442–54

Briskie, J. V., R. Montgomerie, and T. R. Birkhead, ‘The evolution of sperm size in birds’, *Evolution* (1997), 51, 937–45

Buchsbaum, R., *Animals without Backbones* (Harmondsworth: Penguin, 1938)

Burch, E. S. J., *Eskimo Kinsmen: Changing Family Relationships in Northwest Alaska*, American Ethnological Society Monograph No. 59 (New York: West Publishing Company, 1975)

Burke, T., ‘DNA fingerprinting and other methods for the study of mating success’, *Trends in Ecology and Evolution* (1989), 4, 139–44

Burke, T., and M. W. Bruford, ‘DNA fingerprinting in birds’, *Nature* (1987), 327, 149–52

Burkhardt, F. H., and S. Smith, *The Correspondence of Charles Darwin, vol. 4: 1847–1850* (Cambridge: Cambridge University Press, 1988)

Buss, D. M., *The Evolution of Desire* (New York, Basic Books, 1994)

Capula, M., and L. Luiselli, ‘Can female adders multiply?’, *Nature* (1994), 369, 528

Carré, D., C. Rouvière, and C. Sardet, ‘*In vitro* fertilisation in ctenophores: sperm entry, mitosis, and the establishment of bilateral symmetry in *Beroë ovata*’, *Developmental Biology* (1991), 147, 381–91

Carré, D., and C. Sardet, ‘Fertilization and early development in *Beroë ovata*’, *Developmental Biology* (1984), 105, 188–95

Carrick, F. N., and B. P. Setchell, ‘The evolution of the scrotum’, in J. H. Calaby and C. H. Tyndale-Biscoe (eds), *Reproduction and Evolution* (Canberra: Australian Academy of Science, 1977)

Carter, C. S., and L. L. Getz, ‘Monogamy and the prairie vole’, *Scientific American* (1993), June 70–6

Caspers, H., ‘Spawning periodicity and habitat of the palolo worm *Eunice viridis* (Polychaeta: Eunicidae) in the Samoan Islands’, *Marine Biology* (1984), 79, 229–36

Castro, I., E. Minot, R. Fordham, and T. R. Birkhead, ‘Polygynandry, face-to-face copulation and sperm competition in the hihi *Notiomystis cincta* (Aves: Meliphagidae)’, *Ibis* (1996), 138, 765–71

Chance, M. R. A., ‘Reason for externalisation of the testis in mammals’, *Journal of Zoology* (London; 1996), 239, 691–5

Chance, N. A., *The Inupiat and Arctic Alaska* (Fort Worth: Holt, Reinhart & Winston, 1990)

Chapman, T., L. F. Liddle, J. M. Kalb, M. F. Wolfner, and L. Partridge, ‘Cost of mating in *Drosophila melanogaster* females is mediated by male accessory gland products’, *Nature* (1995), 373, 241–4

Cheng, K. M., J. T. Burns, and F. McKinney, ‘Forced copulation in captive mallards. III. Sperm competition’, *Auk* (1983), 100, 302–10

Cheng, K. M., and P. B. Siegel, ‘Quantitative genetics of multiple mating’, *Animal Behaviour* (1990), 40, 406–7

Chimmo, W., ‘A visit to the North-East coast of Labrador, during the Autumn of 1867, by H.M.S. *Gannet*, Commander, W. Chimmo, R.N.’, *Royal Geographical Society Journal* (1868), 38, 258–81

Clark, A. G., M. Aguade, T. Prout, L. G. Harshman, and C. H. Langley, ‘Variation in sperm displacement and its association with accessory gland protein in *Drosophila melanogaster*’, *Genetics* (1995), 139, 189–201

Clark, A. G., D. J. Begun, and T. Prout, 'Female x male interactions in Drosophila sperm competition', *Science* (1999), 283, 217–20

Clarke, A. E., *Disciplining Reproduction* (Berkeley: University of California Press, 1998)

Cockburn, A., 'The benefits of female choice …', in 7th International Behavioural Ecology Congress (Asilomar, California, 1998), Abstract 82

Cohen, J., 'Correlation between chiasma frequency and sperm redundancy', *Nature* (1967), 215, 862–3

— 'Why so many sperms? An essay on the arithmetic of reproduction', *Science Progress London* (1969), 57, 23–41

— 'Spermatozoa and antibodies', *Molecular Human Reproduction* (1998), 4, 313–17

— 'The evolution of the sexual arena', in T. D. Glover and C. Barratt (eds), *Male Fertility and Infertility* (Cambridge: Cambridge University Press, 1999)

Cohen, J., and K. R. Tyler, 'Sperm populations in the female genital tract of the rabbit', *Journal of Reproduction and Fertility* (1980), 60, 213–18

Cole, L. J., and G. L. Davies, 'The effect of alcohol on the male germ cell, studied by means of double mating', *Science* (1914), 39, 476–7

Colegrave, N., T. R. Birkhead, and C. M. Lessells, 'Sperm precedence in zebra finches does not require special mechanisms of sperm competition', *Proceedings of the Royal Society of London* (1995), B, 259, 223–8

Colp, R., 'The relationship of Charles Darwin to the ideas of his grandfather, Dr Erasmus Darwin', *Biography* (1986), 9, 1–24

Compton, M. M., H. P. Van Krey, and P. B. Siegel, 'The filling and emptying of the uterovaginal sperm-host glands in the domestic hen', *Poultry Science* (1978), 57, 1696–1700

Cook, P. A., and N. Weddell, 'Non-fertile sperm delay female remating', *Nature* (1998), 397, 486

Crook, J. H., 'Explaining Tibetan polyandry: socio-cultural, demographic, and biological perspectives', in J. H. Crook and H. A. Osmaston (eds), *Himalayan Buddhist Villages* (New Delhi: Shri Jainendra Press, 1994), 735–86

Cummins, J. M., and P. F. Woodall, 'On mammalian sperm dimensions', *Journal of Reproduction and Fertility* (1985), 75, 153–75

Cunningham, E. J. A., and K. M. Cheng, 'Biases in sperm utilisation in the mallard: no evidence for selection by females based on sperm genotype', *Proceedings of the Royal Society of London* (1999), B, 266, 905–10

Daly, M., and M. Wilson, 'Child abuse and other risks of not living with both parents', *Ethological Sociobiology* (1987), 6, 197–210

Darwin, C., *Journal of Researches into the Geology and Natural History of the various countries visited by H.M.S. Beagle (1832–1836)* (London: H. Colburn, 1839)

— *A Monograph on the sub-class Cirripedia*, 2 vols (London: Ray Society, 1851, 1854)

— *The Descent of Man, and Selection in Relation to Sex* (London: John Murray, 1871)

— *The Variation of Animals and Plants under Domestication*, 2 vols (London: John Murray, 1875)

Darwin, E., *Zoonomia, or The Laws of Organic Life*, 2 vols (London: 1794; 1976)

Davies, N. B., *Dunnock Behaviour and Social Evolution* (Oxford: Oxford University Press, 1992)

Dawkins, R., *The Selfish Gene* (Oxford: Oxford University Press, 1976)

de Waal, F. B. M., 'Bonobo sex and society', *Scientific American*, March 1995, 58–64

Delph, L. F., and K. Havens, 'Pollen competition in flowering plants', in T. R. Birkhead and A. P. Møller (eds), *Sperm Competition and Sexual Selection* (San Diego: Academic Press, 1998), 149–73

Desmond, A., and J. Moore, *Darwin* (London: Michael Joseph, 1991)

Dewsbury, D. A., 'Sperm competition in murid rodents', in R. L. Smith (ed.), *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems* (Orlando: Academic Press, 1984), 547–71

Diamond, J. M., 'Variation in human testis size', *Nature* (1986), 320, 488–9

Dickinson, J. L., and R. L. Rutowski, 'The function of the mating plug in the chalcedon checkerspot butterfly', *Animal Behaviour* (1989), 38, 154–62

Diesel, R., 'Sperm competition and reproductive success in the decapod *Inachus phalangium* (Majidae): a male ghost spider crab that seals off rivals' sperm', *Journal of Zoology* (London; 1990), 220, 213–23

Dixson, A. F., 'Observations on the evolution of the genitalia and copulatory behaviour of male primates', *Journal of Zoology* (London; 1987), 213, 423–43

— *Primate Sexuality. Comparative Studies of the Prosiminians, Monkeys, Apes and Human Beings* (Oxford: Oxford University Press, 1998)

Dunbar, R., *The Trouble with Science* (London: Faber and Faber, 1995)

Dziuk, P. J., 'Factors that influence the proportion of offspring sired by a male following heterospermic insemination', *Animal Reproduction Science* (1996), 43, 65–88

Eady, P., 'Why do male *Callosobruchus maculatus* beetles inseminate so many sperm?', *Behavioural Ecology and Sociobiology* (1995), 36, 25–32

Eberhard, W. G., *Sexual Selection and Animal Genitalia* (Cambridge, Massachusetts, and London: Harvard University Press, 1985)

— *Female Control: Sexual Selection by Cryptic Female Choice* (Princeton: Princeton University Press, 1996)

Emlen, S. T., P. H. Wrege, and M. S. Webster, 'Cuckoldry as a cost of polyandry in the sex-role-reversed wattled jacana, *Jacana jacana*', *Proceedings of the Royal Society of London* (1998), B, 265, 2359–64

Evarts, S., and C. J. Williams, 'Multiple paternity in a wild population of mallards', *Auk* (1987), 104, 597–602

Faaborg, J., P. G. Parker, L. Delay, T. J. de Vries, J. C. Bernardz, S. Maria Paz, J. Naranjo, and T. A. Waite, 'Confirmation of co-operative polyandry in the Galapagos hawk (*Buteo galapagoensis*)', *Behavioural Ecology and Sociobiology* (1995), 36, 83–90

Fabre, J. H. *Souvenirs entomologiques*, trans. A. T. de Mattos (Paris: C. Delgrave, 1897)

Fatio, M. V., 'Note sur une particularité de l'appareil reproducteur male chez *Accentor alpinus*', *Revue et Magazin de Zoologie Pure et Appliquee* (1864), 27, 65–7

Fisher, R. A., *The Genetical Theory of Natural Selection* (Oxford: Clarendon Press, 1930)

Flowerdew, J. R., *Mammals: Their Reproductive Biology and Population Ecology* (London: Edward Arnold, 1987)

Fowler, K., and L. Partridge, 'A cost of mating in female fruitflies', *Nature* (1989), 338, 760–61

Freeman, S., 'The evolution of the scrotum: a new hypothesis', *Journal of Theoretical Biology* (1990), 145, 429–45

Freuchen, P., *Arctic Adventure* (London: Heinemann, 1936)

Froman, D. P. & Feltman, A. J., 'Sperm mobility: a quantitative trait in the domestic fowl', *Biology of Reproduction* (1998), 58, 379–84

Gack, C., and K. Peschke, 'Spermathecal morphology, sperm transfer and a novel mechanism of sperm displacement in the rove beetle, *Aleochara curtula* (Coleoptera, Staphylinidae)', *Zoomorphology* (1994), 114, 227–37

Gage, M. J. G., 'Mammalian sperm morphometry', *Proceedings of the Royal Society of London* (1997), B, 265, 97–103

Gagneux, P., D. S. Woodruff, and C. Boesch, 'Furtive mating in female chimpanzees', *Nature* (1997), 387, 368–9

Gao F., E. Bailes, D. L. Robertson, Y. Chen, C. M. Rodenburg, S. F. Michael, L. B. Cummins, L. O. Arthur, M. Peeters, G. M. Shaw, P. M. Sharp and B. H. Hahn, 'Origin of HIV-1 in the chimpanzee *Pan troglodytes*', *Nature* (1999), 397, 436–441

Gems, D., and D. L. Riddle, 'Longevity in *Caenorhabditis elegans* reduced by mating but not gamete production', *Nature* (1996), 379, 723–5

Ghiselin, M. T., *The Triumph of the Darwinian Method* (Chicago: University of Chicago Press, 1969)

Gilbert, A. B., ‘Female genital organs’, in A. S. King and J. McLelland (eds), *Form and Function in Birds* (New York: Academic Press, 1979), 237–360

Ginsberg, J. R., and U. W. Huck, ‘Sperm competition in mammals’, *Trends in Ecology and Evolution* (1989), 4, 74–9

Glover, T. D., and J. B. Sale, ‘The reproductive system of the male rock hyrax (*Procavia* and *Heterohyrax*)’, *Journal of Zoology* (London; 1968), 156, 351–62

Gomendio, M., A. H. Harcourt, and E. R. S. Roldan, ‘Sperm Competition in Mammals’, in T. R. Birkhead and A. P. Møller (eds), *Sperm Competition and Sexual Selection* (San Diego: Academic Press, 1998), 667–755

Gould, S. J., ‘Only his wings remained’, *Natural History* (1984), 9, 10–18

Gowaty, P. A., ‘Architects of sperm competition’, *Trends in Ecology and Evolution* (1994), 9, 160–62

— ‘Battles of the sexes and origins of monogamy’, in J. M. Black (ed.), *Partnerships in Birds* (Oxford: Oxford University Press, 1996), 21–52

— (ed.), *Feminism and Evolutionary Biology* (New York: Chapman & Hall, 1996)

Gray, E. M. ‘Female red-winged blackbirds accrue material benefits from copulating with extra-pair males’, *Animal Behaviour* (1997), 53, 625–39

— ‘Intraspecific variation in extra-pair behavior of red-winged blackbirds (*Agelaius phoeniceus*)’, *Ornithological Monographs*, 1997, 61–80

Halliday, T., and S. J. Arnold, ‘Multiple mating by females: a perspective from quantitative genetics’, *Animal Behaviour* (1987), 35, 939–41

Hamilton, W. D., and M. Zuk, ‘Heritable true fitness and bright birds: a role for parasites?’, *Science* (1982), 218, 384–7

Hanlon, R. T., and J. B. Messenger, *Cephalopod Behaviour* (Cambridge: Cambridge University Press, 1996)

Harcourt, A. H., A. Purvis, and L. Liles, ‘Sperm competition: mating system, not breeding season, affects testes size of primates’, *Functional Ecology* (1995), 9, 468–76

Harshman, L. G., and T. Prout, ‘Sperm displacement without sperm transfer in *Drosophila melanogaster*’, *Evolution* (1994), 48, 758–66

Hartley, I. R., and N. B. Davies, ‘Limits to cooperative polyandry in birds’, *Proceedings of the Royal Society of London* (1994), B, 257, 67–73

Hasselquist, D., S. Bensch, and T. von Schantz, ‘Correlation between male song repertoire, extra-pair paternity and offspring survival in the great reed warbler’, *Nature* (1996), 381, 229–32

Hatziolos, M. E., and R. L. Caldwell, ‘Role reversal in courtship in the stomatopod *Pseudosquilla ciliata* (Crustacea)’, *Animal Behaviour* (1983), 31, 1077–87

He, Y., T. Tanaka, and T. Miyata, ‘Eupyrene and apyrene sperm and their numerical fluctuations inside the female reproductive tract of the armyworm, *Pseudaletia separata*’, *Journal of Insect Physiology* (1995), 41, 689–94

Heape, W., *Sex Antagonism* (London: Constable, 1913)

Hill, K., and A. M. Hurtado, *Ache Life History* (New York: Aldine de Gruyter, 1996)

Hinton, H. E., 'Sperm transfer and the evolution of haemocoelic insemination', in K. C. Highnam (ed.), *Insect Reproduction* (Royal Entomological Society of London Symposium 2, 1964), 95–107

Hoffer, H., and M. L. East, 'Virilized sexual genitalia as adaptations of spotted hyenas', *Revue Suisse de Zoologie* (1995), 102, 895–906.

Holland, B. and W. R. Rice, 'Chase-away sexual selection: Antagonistic seduction versus resistance', *Evolution* (1998), 52, 1–7

— 'Experimental removal of sexual selection reverses intersexual antagonistic coevolution and removes reproductive load', *Proceedings of the National Academy of Science* (USA; 1999), 96, 5083–8

Holt, C., W. V. Holt, H. D. M. Moore, H. C. B. Reed, and R. M. Curnock, 'Objectively measured boar sperm motility parameters correlate with the outcomes of on-farm inseminations. Results from two fertility trials', *Journal of Andrology* (1997), 18, 312–23

Hoogland, J., 'Why do female Gunnison prairie dogs copulate with more than one male?', *Animal Behaviour* (1998), 55, 351–9

Horne, A., *Macmillan 1894–1956* (London: Macmillan, 1988)

Hosken, D. J., 'Sperm displacement in yellow dung flies: a role for females', *Trends in Ecology and Evolution* (1999), 14, 251–2

Howarth, B., 'Sperm storage as a function of the female reproductive tract', in A. D. Johnson and C. E. Foley (eds), *The Oviduct and its Functions* (New York: Academic Press, 1974), 237–70

Hrdy, S. B., *The Woman That Never Evolved* (Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1981)

Huck, U. W., B. A. Tonias, and R. D. Lisk, 'The effectiveness of competitive male inseminations in golden hamsters, *Mesocricetus auratus*, depends on an interaction of mating order, time delay between males and the time of mating relative to ovulation', *Animal Behaviour* (1989), 37, 674–80

Hunter, F. M., T. A. Burke, and S. E. Watts, 'Frequent copulation as a method of paternity assurance in the Northern Fulmar', *Animal Behaviour* (1992), 44, 149–56

Hunter, F. M., and L. S. Davis, 'Female Adelie penguins acquire nest material from extrapair males after engaging in extrapair copulations', *Auk* (1998), 115, 526–8

Hurst, L., 'Parasite diversity and the evolution of diploidy, multicellularity and anisogamy', *Journal of Theoretical Biology* (1990), 144, 429–43

Jeffreys, A. J., V. Wilson, and S. L. Thein, 'Hypervariable "minisatellite" regions in human DNA', *Nature* (1985), 314, 67–73

Jequier, A. M., 'Non-therapy related pregnancies in the consorts of a group of men with obstructive azoospermia', *Andrologia* (1985), 17, 6–8

Jivoff, P., ‘Sexual competition among male blue crab, *Callinectes sapidus*’, *Biological Bulletin* (1997), 193, 368–80

Jöchle, W., ‘Biology and pathology of reproduction in Greek mythology’, *Contraception* (1971), 4, 1–13

— ‘Traces of embryo transfer and artificial insemination in antiquity and the medieval age’, *Theriogenology* (1984), 21, 80–3

Jones, A. G., and J. C. Avise, ‘Polygynandry in the dusky pipefish *Syngnathus floridae* revealed by microsatellite DNA marking’, *Evolution* (1997), 51, 1611–22

Jones, A. G., C. Kvarnemo, G. I. Moore, L. Simmons, and J. C. Avise, ‘Microsatellite evidence for genetic monogamy and sex-biased recombination in the Western Australian seahorse *Hippocampus angustus*’, *Molecular Ecology* (1998), 7, 1497–505

Jones, R. E., *Human Reproductive Biology*, 2nd edn (San Diego: Academic Press, 1997)

Jormalainen, V., ‘Precopulatory mate guarding in crustaceans: male competitive strategy and intersexual conflict’, *Quarterly Review of Biology* (1998), 73, 275–304

Karr, T. L., and S. Pitnick, ‘The ins and outs of fertilization’, *Nature* (1996), 379, 405–6

Keller, L., and H. K. Reeve, ‘Why do females mate with multiple males? The sexually selected sperm hypothesis’, *Advances in the Study of Behaviour* (1995), 24, 291–315

Kempenaers, B., F. Andriaesen, V. A. J. Noordwijk, and A. A. Dhondt, ‘Genetic similarity, inbreeding and hatching failure in blue tits: are unhatched eggs infertile?’, *Proceedings of the Royal Society of London* (1996), B, 263, 179–85

Kempenaers, B., G. R. Verheyen, M. T. B. Van den Broeck, C. Van Broeckhoven, and A. A. Dhondt, ‘Extra-pair paternity results from female preference for high-quality males in the blue tit’, *Nature* (1992), 357, 494–6

Ketterson, E. D., P. G. Parker, S. A. Raouf, V. Nolan, C. Ziegenfus, and R. Chandler, ‘The relative impact of extra-pair fertilizations on variation in male and female reproductive success in dark-eyed juncos (*Junco hyemalis*)’, *Ornithological Monographs*, 1997, 81–101

King-Hele, D., *Erasmus Darwin* (London: de la Mare, 1999)

Kinsey, A. C., W. B. Pomeroy, and C. E. Martin, *Sexual Behavior in the Human Male* (Philadelphia: W. B. Saunders, 1948)

— *Sexual Behavior in the Human Female* (Philadelphia: W. B. Saunders, 1953)

Kirkpatrick, M., and M. J. Ryan, ‘The evolution of mating preferences and the paradox of the lek’, *Nature* (1991), 350, 33–8

Koene, J. M., and R. Chase, ‘Changes in the reproductive system of the snail *Helix aspersa* caused by mucus from the love dart’, *Journal of Experimental Biology* (1998), 201, 2313–19

Kohda, M., M. Tanimura, M. Kikue-Nakamura, and S. Yamagishi, ‘Sperm drinking by female catfishes: a novel mode of insemination’, *Environmental Biology of Fish* (1995), 42, 1–6

Krause, E., *Erasmus Darwin … with a Preliminary Notice by Charles Darwin* (London: John Murray, 1879)

Kuhn, T. S., *The Structure of Scientific Revolutions*, 2nd edn (Chicago: University of Chicago Press, 1970)

Kummer, H., *In Quest of the Sacred Baboon* (Princeton: Princeton University Press, 1995)

LaMunyon, C. W., and S. Ward, ‘Larger sperm outcompete smaller sperm in the nematode *Caenorhabditis elegans*’, *Proceedings of the Royal Society of London* (1998), B, 265, 1997–2000

Laumann, E. P., J. H. Gagnon, R. T. Michael, and S. Michaels, *The Social Organization of Sexual Practices in the United States* (Chicago: University of Chicago Press, 1994)

Laurila, A., and P. Seppa, ‘Multiple paternity in the common frog (*Rana temporaria*): genetic evidence from tadpole kin groups’, *Biological Journal of the Linnean Society* (1998), 63, 221–32

Lawrence, S. E., ‘Sexual cannibalism in the praying mantid *Mantis religiosa*’, *Animal Behaviour* (1992), 43, 569–83

LeBoeuf, B. J., ‘Male–male competition and reproductive success in elephant seals’, *American Zoologist* (1974), 14, 163–76

Lessells, C. M., and T. R. Birkhead, ‘Mechanisms of sperm competition in birds: mathematical models’, *Behavioural Ecology and Sociobiology* (1990), 27, 325–37

Levitan, D. R., ‘Sperm limitation, gamete competition, and sexual selection in external fertilizers’, in T. R. Birkhead and A. P. Møller (eds), *Sperm Competition and Sexual Selection* (San Diego: Academic Press, 1998), 175–217

Lifjeld, J. T., ‘Do female house sparrows copulate with extra-pair mates to enhance their fertility?’, *Journal of Avian Biology* (1994), 25, 75–6

Lind, L. R., *Aldrovandi on Chickens* (Norman: University of Oklahoma Press, 1963)

Lodge, J. R., N. S. Fechheimer, and R. G. Jaap, ‘The relationship of *in vivo* sperm storage interval to fertility and embryonic survival in the chicken’, *Biology of Reproduction* (1971), 5, 252–7

Lumpkin, S., ‘Avoidance of cuckoldry in birds: the role of the female’, *Animal Behaviour* (1981), 29, 303–4

McKinney, F., S. R. Derrickson, and P. Mineau, ‘Forced copulation in waterfowl’, *Behaviour* (1983), 86, 250–94

Madsen, T., R. Shine, J. Loman, and T. Hakansson, 'Why do female adders copulate so frequently?', *Nature* (1992), 355, 440–1

Mann, T., *The Biochemistry of Semen and of the Male Reproductive Tract* (London: Methuen, 1964)

Mann, T., and C. Lutwak-Mann, *Male Reproductive Function and Semen* (Berlin: Springer, 1981)

Manning, J. T., and A. T. Chamberlain, 'Sib-competition and sperm competitiveness: an answer to "Why so many sperms?" and the recombination/sperm number correlation', *Proceedings of the Royal Society of London* (1994), B, 256, 177–82

Markow, T. A., 'Mating systems of cactophilic Drosophila', in J. S. F. Barker and W. T. Starmer (eds), *Ecological Genetics and Evolution: the Cactus–Yeast–Drosophila Model System* (New York: Academic Press, 1982), 273–87

— 'Assortative fertilization in Drosophila', *Proceedings of the National Academy of Sciences* (USA; 1997), 94, 7756–60

Martan, J., and B. A. Shepherd, 'The role of the copulatory plug in reproduction of the guinea pig', *Journal of Experimental Zoology* (1976), 196, 79–84

Martin, P. A., T. J. Reimers, J. R. Lodge, and P. J. Dziuk, 'The effect of ratios and numbers of spermatozoa mixed from two males on proportions of offspring', *Journal of Reproduction and Fertility* (1974), 39, 251–8

Massa, R., 'Muore un falco: l'onore e salvo' ['The hawk dies the honour is saved'], *Airone* (1981), 7, 21–5

Masters, W. H., and V. E. Johnson, *Human Sexual Response* (London: J. & A. Churchill, 1966)

Matthews, I. M., J. P. Evans, and A. E. Magurran, 'Male display rate reveals ejaculate characteristics in the Trinidadian guppy *Poecilia reticulata*', *Proceedings of the Royal Society of London* (1997), B, 264, 695–700

Maxwell, K., *A Sexual Odyssey* (New York: Plenum, 1996)

Mayer, F., 'Multiple paternity and sperm competition in the noctule bat (*Nyctalus noctule*) revealed by DNA fingerprinting', *Bat Research News* (1995), 36, 88

Maynard Smith, J., *The Theory of Evolution* (Harmondsworth: Penguin Books, 1958)

Medawar, P. B., and J. S. Medawar, *Aristotle to Zoos: A Philosophical Dictionary of Biology* (London: Weidenfeld & Nicolson, 1984)

Michiels, N. K., and L. J. Newman, 'Sex and violence in hermaphrodites', *Nature* (1998), 391, 647

Michiels, N. K., and A. I. Streng, 'Sperm exchange in a simultaneous hermaphrodite', *Behavioural Ecology and Sociobiology* (1998), 42, 171–8

Mills, J. A., 'Extra-pair copulations in the red-billed gull: females with high quality, attentive males resist', *Behaviour* (1994), 128, 41–64

Møller, A. P., *Sexual Selection and the Barn Swallow* (Oxford: Oxford University Press, 1994)

— 'Sperm competition and sexual selection', in T. R. Birkhead and A. P. Møller (eds), *Sperm Competition and Sexual Selection* (San Diego: Academic Press, 1998), 55–90

Møller, A. P., and T. R. Birkhead, 'The evolution of plumage brightness in birds is related to extra-pair paternity', *Evolution* (1994), 48, 1089–100

Møller, A. P., and J. V. Briskie, 'Extra-pair paternity, sperm competition and the evolution of testis size in birds', *Behavioural Ecology and Sociobiology* (1995), 36, 357–65

Moore, H. D. M., and M. A. Akhondi, 'Fertilizing capacity of rat spermatozoa is correlated with decline in straight-line velocity measured by continuous computer-aided sperm analysis: epididymal rat spermatozoa from the proximal cauda have a greater fertilizing capacity *in vitro* than those from the distal cauda or vas deferens', *Journal of Andrology* (1996), 17, 50–60

Moore, H. D. M., M. Martin and T. R. Birkhead, 'No evidence for killer sperm or other selective interactions between human spermatozoa in ejaculates of different males *in vitro*', *Proceedings of the Royal Society of London* (1999), B, 266, 2343–2350

Moore, J. A., *Science as a Way of Knowing* (Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1993)

Morell, V., *Ancestral Passions* (New York: Simon & Schuster, 1995)

Morris, D., *The Naked Ape* (London: Jonathan Cape, 1967)

Morton, E. S., L. Forman, and M. Braun, 'Extrapair fertilizations and the evolution of colonial breeding in purple martins', *Auk* (1990), 107, 275–83

Nabours, R. K., 'Polyandry in the grouse locust, *Paratettix texanus* Hancock, with notes on inheritance of acquired characters and telegony', *American Naturalist* (1927), 61, 531–8

Nakamizo, M., 'Foreign body of the oral cavity and the oropharynx sperm sacs of squid', *Otolaryngology* (1987), 59, 245–8

Nelson, K., and D. Hedgecock, 'Electrophoretic evidence of multiple paternity in the lobster *Homarus americanus* (Milne-Edwards)', *American Naturalist* (1977), 111, 361–5

Newcomer, S. D., Zeh, J. A. and Zeh, D. W., 'Genetic benefits enhance the reproductive success of polyandrous females.' *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA* (1999), 96, 10236–41

Norman, M. D., and C. C. Lu, 'Sex in giant squid', *Nature* (1997), 389, 683–4

Olsson, M., 'Forced copulation and costly female resistance behavior in the Lake Eyre Dragon *Ctenophorus maculosus*', *Herpetologica* (1995), 51, 19–24

Olsson, M., A. Gullberg, H. Tegelstrom, T. Madsen, and R. Shine, 'Can female adders multiply?', *Nature* (1994), 369, 528

Olsson, M., T. Madsen, and R. Shine, 'Is sperm really so cheap? Costs of reproduction in male adders, *Vipera berus*', *Proceedings of the Royal Society of London* (1997), B, 264, 455–9

Olsson, M., R. Shine, T. Madsen, A. Gullberg, and H. Tegelstrom, 'Sperm selection by females', *Nature* (1996), 383, 585

Omura, S., 'Selective fertilisation in *Bombyx mori*', *Japanese Journal of Genetics* (1939), 15, 29–35 (English résumé)

Otronen, M., P. Reguera, and P. I. Ward, 'Sperm storage in the yellow dungfly *Scathophaga stercoraria*: identifying the sperm of competing males in separate female spermathecae', *Ethology* (1997), 103, 844–54

Overstreet, J. W., and C. A. Mahi-Brown, 'Sperm processing in the female reproductive tract', in P. D. Griffin and P. M. Johnson (eds), *Local Immunity in Reproduction Tract Tissues* (Oxford: Oxford University Press, 1993), 321–34

Packer, C., and A. E. Pusey, 'Adaptations of female lions to infanticide by incoming males', *American Naturalist* (1983), 121, 716–28

Parker, G. A., 'Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects', *Biological Reviews* (1970), 45, 525–67

— 'Sperm competition and its evolutionary effect on copula duration in the fly *Scatophaga stercoraria*', *Journal of Insect Physiology* (1970), 16, 1301–28

— 'The reproductive behaviour and the nature of sexual selection in *Scatophaga stercoraria* L. (Diptera: Scatophagidae). VII. The origin and evolution of the passive phase', *Evolution* (1970), 24, 774–88

— 'Sperm competition and the evolution of animal mating strategies', in R. L. Smith (ed.), *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems* (Orlando: Academic Press, 1984), 1–60

— 'Sperm competition games: raffles and roles', *Proceedings of the Royal Society of London* (1990), B, 242, 120–6

— 'Sperm competition games: sneaks and extra-pair copulations', *Proceedings of the Royal Society of London*, (1990b) B, 242, 127–33

— 'Snakes and female sexuality', *Nature* (1992), 355, 395–6

— 'Sperm competition and the evolution of ejaculates: towards a theory base', in T. R. Birkhead and A. P. Møller (eds), *Sperm Competition and Sexual Selection* (San Diego: Academic Press, 1998), 3–54

— 'Golden flies, sunlit meadows: a tribute to the yellow dungfly', in L. A. Dugatkin (ed.), *Model Systems in Behavioral Ecology* (Princeton: Princeton University Press, 2000)

Parker, G. A., R. R. Baker, and V. G. F. Smith, 'The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-male phenomenon', *Journal of Theoretical Biology* (1972), 36, 529–53

Pellatt, E. J., and T. R. Birkhead, ‘Ejaculate size in zebra finches *Taeniopygia guttata* and a method for obtaining ejaculates from passerine birds’, *Ibis* (1994), 136, 97–101

Penn, D., and W. K. Potts, ‘Chemical signals and parasite-mediated sexual selection’, *Trends in Ecology and Evolution* (1998), 13, 391–6

Petersen, C. W., and R. R. Warner, ‘Sperm competition in fishes’, in T. R. Birkhead and A. P. Møller (eds), *Sperm Competition and Sexual Selection* (San Diego: Academic Press, 1998), 435–63

Petersen, C. W., R. R. Warner, S. Cohen, H. C. Hess, and A. T. Sewell, ‘Variable pelagic fertilization success: implications for mate choice and spatial patterns of mating’, *Ecology* (1992), 73, 391–401

Pietsch, T. W., ‘Dimorphism, parasitism and sex: reproductive strategies among deepsea ceratioid anglerfishes’, *Coepia* (1976), 4, 781–93

Pinto-Correia, C., *The Ovary of Eve: Egg and Sperm and Preformation* (Chicago: University of Chicago Press, 1997)

Pitnick, S., and T. A. Markow, ‘Male gametic strategies: sperm size, testes size, and the allocation of ejaculate among successive mates by the sperm-limited fly *Drosophila pachea* and its relatives’, *American Naturalist* (1994), 143, 785–819

Pitnick, S., T. A. Markow, and G. S. Spicer, ‘Delayed male maturity is a cost of producing large sperm in *Drosophila*’, *Proceedings of the National Academy of Sciences* (USA; 1995), 92, 10,614–18

Pitnick, S., G. S. Spicer, and T. A. Markow, ‘How long is a giant sperm?’ *Nature* (1995), 375, 109

Potts, W. K., C. J. Manning, and E. K. Wakeland, ‘Mating patterns in semi-natural populations of mice influenced by MHC genotype’, *Nature* (1991), 352, 619–21

Prout, T., and J. Bundgaard, ‘The population genetics of sperm displacement’, *Genetics* (1977), 85, 95–121

Racey, P. A., ‘The prolonged storage and survival of spermatazoa in Chiroptera’, *Journal of Reproduction and Fertility* (1979), 56, 403–16

Radwan, J., ‘Intraspecific variation in sperm competition success in the bulb mite: a role for sperm size’, *Proceedings of the Royal Society of London* (1996), B, 263, 855–9

Raverat, G., *Period Piece: A Cambridge Childhood* (London: Faber and Faber, 1952)

Regan, T. C., ‘Dwarfed males parasitic on the females in oceanic anglerfishes (Pediculati Ceratioidra)’, *Proceedings of the Royal Society of London* (1925), B, 97, 386–400

Ribble, D. O. ‘The monogamous mating system of *Peromyscus californicus* as revealed by DNA fingerprinting’, *Behavioural Ecology and Sociobiology* (1991), 29, 161–6

Rice, W. R., ‘Sexually antagonistic male adaptation triggered by experimental arrest of female evolution’, *Nature* (1996), 381, 232–43

Ridley, M., ‘Mating frequency and fecundity in insects’, *Biological Reviews* (1988), 63, 509–49

Riemann, J. G., D. J. Moen, and B. J. Thorson, ‘Female monogamy and its control in the house fly, *Musca domestica*’, *Journal of Insect Physiology* (1967), 13, 407–18

Riley, G. M., ‘Cytological studies on spermatogenesis in the house sparrow, *Passer domesticus*’, *Cytologia* (1938), 9, 165–76

Robbins, M. M., ‘Male mating patterns in wild multimale mountain gorilla groups’, *Animal Behaviour* (1999), 57, 1013–20

Robinson, P., *The Modernization of Sex* (Ithaca, New York: Cornell University Press, 1976)

Robinson, D., *Chaplin: His Life and Art* (London: Collins, 1985)

Roldan, E. R. S., M. Gomendio, and A. D. Vitullo, ‘The evolution of eutherian spermatozoa and underlying selective forces: female selection and sperm competition’, *Biological Reviews* (1992), 67, 1–43

Ruse, M., *Mystery of Mysteries* (Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1999)

Schuett, G. W., P. J. Fernandez, W. F. Gergits, N. J. Casna, D. Chiszar, H. M. Smith, J. B. Mitton, S. P. Mackessy, R. A. Odum, and M. J. Demlong, ‘Production of offspring in the absence of males: evidence for facultative parthenogenesis in bisexual snakes’, *Herpetological Natural History* (1997), 5, 1–10

Schwagmeyer, P. L., ‘Searching today for tomorrow’s mates’, *Animal Behaviour* (1995), 50, 759–67

Schwagmeyer, P. L., and D. W. Foltz, ‘Factors affecting the outcome of sperm competition in 13-lined ground squirrels’, *Animal Behaviour* (1990), 39, 156–62

Secord, J. A., ‘Nature’s Fancy: Charles Darwin and the Breeding of Pigeons’, *Isis* (1981), 72, 163–86

Selous, E., *Bird Watching* (London: J. M. Dent, 1901)

Seuanez, H. N., A. D. Carothers, D. E. Martin, and R. V. Short, ‘Morphological abnormalities in spermatozoa of man and great apes’, *Nature* (1977), 270, 345–7

Sheldon, B. C., and H. Ellegren, ‘Sexual selection resulting from extrapair paternity in collared flycatchers’, *Animal Behaviour* (1999), 57, 285–98

Short, R. V., ‘Sexual selection and the descent of man’, in *Proceedings of the Canberra Symposium on Reproduction and Evolution. Australian Academy of Sciences* (1977), 3–19

— ‘Sexual selection and its component parts, somatic and genital selection as illustrated by man and the great apes’, *Advances in the Study of Behaviour* (1979), 9, 131–58

— review of R. R. Baker and M. A. Bellis, *Human Sperm Competition: Copulation, Masturbation and Infidelity, European Sociobiological Society* (1997), 47, 20–23

Simmons, L. W., G. A. Parker, and P. Stockley, ‘Sperm displacement in the yellow dungfly, *Scatophaga stercoraria*: an investigation of male and female processes’, *American Naturalist* (1999), 153, 302–14

Simmons, L. W., and M. T. Siva-Jothy, ‘Sperm competition in insects: mechanisms and the potential for selection’, in T. R. Birkhead and A. P. Møller (eds), *Sperm Competition and Sexual Selection* (London: Academic Press, 1998)

Simmons, L. W., P. Stockley, R. L. Jackson, and G. A. Parker, ‘Sperm competition or sperm selection: no evidence for female influence over paternity in yellow dung flies *Scatophaga stercoraria*’, *Behavioural Ecology and Sociobiology* (1996), 38, 199–206

Sivinski, J., ‘Sperm in competition’, in R. L. Smith (ed.), *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems* (Orlando: Academic Press, 1984), 223–49

Smith, R. L., ‘Repeated copulation and sperm precedence: paternity assurance for a male brooding water bug’, *Science* (1979), 205, 1029–31

— Preface to R. L. Smith (ed.) *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems* (San Diego: Academic Press, 1984)

— ‘Human sperm competition’, in R. L. Smith (ed.) *Sperm Competition and the Evolution of Animal Mating Systems* (Orlando: Academic Press, 1984), 601–59

— Foreword to T. R. Birkhead and A. P. Møller (eds), *Sperm Competition and Sexual Selection* (San Diego: Academic Press, 1998)

Smith, S. M., ‘Extra-pair copulations in black-capped chickadees: the role of the female’, *Behaviour* (1988), 107, 15–23

Snook, R. R., and T. L. Karr, ‘Only long sperm are fertilisation-competent in six sperm-heteromorphic *Drosophila* species’, *Current Biology* (1998), 8, 291–4

Spallazani, L., *An Essay on Animal Reproduction* (London, 1769)

Steele, M. G., and G. J. Wishart, ‘Evidence for a species-specific barrier to sperm transport within the vagina of the chicken-hen’, *Theriogenology* (1992), 38, 1107–14

Stevenson, I., ‘Male-biased mortality in Soay sheep’, unpublished Ph.D. thesis (1994), University of Cambridge

Stockley, P., ‘No evidence of sperm selection by female common shrews’, *Proceedings of the Royal Society of London* (1997), B, 264, 1497–500

Stockley, P., M. J. G. Gage, G. A. Parker, and A. P. Møller, 'Sperm competition in fishes: the evolution of testis size and ejaculate characteristics', *American Naturalist* (1997), 149, 933–54

Suarez, S. S., 'Sperm transport and motility in the mouse oviduct: observation in situ', *Biology of Reproduction* (1987), 36, 203–10

Taggart, D. A., W. G. Breed, P. D. Temple-Smith, A. Purvis, and G. Shimmin, 'Reproduction, mating strategies and sperm competition in marsupials and monotremes', in T. R. Birkhead and A. P. Møller (eds), *Sperm Competition and Sexual Selection* (San Diego: Academic Press, 1998), 623–66

Tauber, P., 'Om hønseæggets befrugtning i æggelederen', *Naturhistorisk Tidsskrift* (1875), 10, 63–106

Thornhill, R., 'Cryptic female choice and its implications in the scorpionfly *Harpobittacus nigriceps*', *American Naturalist* (1983), 122, 765–88

Thornhill, R., and J. Alcock, *The Evolution of Insect Mating Systems* (Cambridge, Massachusetts and London: Harvard University Press, 1983)

Thornhill, R., and N. M. Thornhill, 'Human rape: an evolutionary analysis', *Ethological Sociobiology* (1983), 4, 137–73

Tokarz, R. R., and J. B. Slowinski, 'Alternation of hemipenis use as a behavioural means of increasing sperm transfer in the lizard *Anolis sagrei*', *Animal Behaviour* (1990), 40, 374–9

Trivers, R. L., 'Parental investment and sexual selection', in B. Campbell (ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871–1971* (Chicago: Aldine-Atherton, 1972), 136–79

Vahed, K., 'The function of nuptial feeding in insects: a review of empirical studies', *Biological Reviews* (1998), 73, 43–78

Van Drimmelen, G. C., '"Sperm Nests" in the oviduct of the domestic hen', *Journal of the South African Veterinary Medical Association* (1946), 17, 42–52

Van Voorhies, W. A., 'Production of sperm reduces nematode lifespan', *Nature* (1992), 360, 456–8

Verrell, P. A., 'Primate penile morphologies and social systems: further evidence for an association', *Folia Primatologia* (1992), 59, 114–20

Waage, J. K., 'Dual function of the damselfly penis: sperm removal and transfer', *Science* (1979), 203, 916–18

Wagner, R. H., M. D. Schug, and E. S. Morton, 'Condition-dependent control of paternity by female purple martins: implications for coloniality', *Behavioural Ecology and Sociobiology* (1996), 38, 379–89

Wallace, H., 'Chiasmata have no effect on fertility', *Heredity* (1974), 33, 423–9

Ward, P. I., 'Females influence sperm storage and use in the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria* (L.)', *Behavioural Ecology and Sociobiology* (1993), 32, 313–19

— ‘A possible explanation for cryptic female choice in the yellow dung fly *Scathophaga stercoraria* (L.)’, *Ethology* (1997), 104, 97–110

Ward, S., and J. S. Carrel, ‘Fertilization and sperm competition in the nematode *Caenorhabditis elegans*’, *International Journal of Developmental Biology* (1979), 73, 304–21

Warner, R. R., D. Y. Shapiro, A. Marcanato, and C. W. Petersen, ‘Sexual conflict: males with highest mating success convey the lowest fertilization benefits to females’, *Proceedings of the Royal Society of London* (1995), B, 262, 135–9

Wedekind, C., ‘Mate choice and maternal selection for specific parasite resistances before, during and after fertilisation’, *Philosophical Transactions of the Royal Society of London* (1994), B, 346, 303–11

Wedekind, C., M. Chapuisat, E. Macas, and T. Rulicke, ‘Non-random fertilization in mice correlates with MHC and something else’, *Heredity* (1995), 77, 400–9

Wedekind, C., and S. Furi, ‘Body odour preferences in men and women: do they aim for specific MHC combinations or simply heterozygosity?’, *Proceedings of the Royal Society of London* (1997), B, 264, 1471–9

Weir, B. J., ‘The reproductive organs of the female Plains Viscacha (*Lagostomus maximus*)’, *Journal of Reproduction and Fertility* (1971), 25, 365–73

Wellings, K., J. Field, A. M. Johnson, and J. Wadsworth, *Sexual Behaviour in Britain* (Harmondsworth: Penguin Books, 1994)

Werdelin, L., and A. Nilsonne, ‘The evolution of the scrotum and testicular descent in mammals: a phylogenetic view’, *Journal of Theoretical Biology* (1998), 196, 61–72

Westneat, D. F., ‘Extra-pair fertilizations in a predominantly monogamous bird: genetic evidence’, *Animal Behaviour* (1987), 35, 877–86

— ‘To guard or go forage: conflicting demands affect the paternity of male red-winged blackbirds’, *American Naturalist* (1994), 144, 343–54

Westneat, D. F., P. W. Sherman, and M. L. Morton, ‘The ecology and evolution of extra-pair copulations in birds’, *Current Ornithology* (1990), 7, 331–69

Westneat, D. F., and M. S. Webster, ‘Molecular analysis of kinship in birds: interesting questions and useful techniques’, in B. Schierwater, B. Streit, G. P. Wagner and R. DeSalle (eds), *Molecular Ecology and Evolution: Approaches and Applications* (Basel: Birhauser Verlag, 1994), 91–126

Wetton, J. H., R. E. Carter, D. T. Parkin, and D. Walters, ‘Demographic study of a wild house sparrow population by DNA fingerprinting’, *Nature* (1987), 327, 147–9

Wetton, J. H., and D. T. Parkin, ‘An association between fertility and cuckoldry in the house sparrow *Passer domesticus*’, *Proceedings of the Royal Society of London* (1991), B, 245, 227–33

White, G., *The Natural History and Antiquities of Selborne* (London: 1789)

Wildt, D. E., M. Bush, K. L. Goodrowe, C. Packer, A. E. Pusey, J. L. Brown, P. Joslin, and S. J. O'Brian, 'Reproductive and genetic consequences of founding isolated lion populations', *Nature* (1987), 329, 328–31

Wilkelski, M., and S. Baurle, 'Pre-copulatory ejaculation solves time constraints during copulations in marine iguanas', *Proceedings of the Royal Society of London* (1996), B, 263, 439–44

Wilkinson, R., and T. R. Birkhead, 'Copulation behaviour in the vasa parrots *Coracopsis vasa* and *C. nigra*', *Ibis* (1995), 137, 117–19

Williams, G. C., *Adaptation and Natural Selection* (Princeton: Princeton University Press, 1966)

— *Sex and Evolution* (Princeton: Princeton University Press, 1975)

Wilson, E. O., *Sociobiology: The Modern Synthesis* (Cambridge, Massachusetts: Harvard University Press, 1975)

Wilson, N., S. Tubman, and P. Eady, 'Female genotype affects male success in sperm competition', *Proceedings of the Royal Society of London* (1997), B, 264, 1491–5

Winge, Ø., 'Succession of broods in *Lebistes*', *Nature* (1937), 140, 467

Winterbottom, M., T. R. Birkhead, and T. Burke, 'A phalloid organ and orgasm in a promiscuous bird', *Nature* (1999), 399, 28

Wishart, G. J., 'Regulation of the length of the fertile period in the domestic fowl by numbers of oviductal spermatozoa as reflected by those trapped in laid eggs', *Journal of Reproduction and Fertility* (1987), 80, 493–8

Wolfner, M. F., 'Tokens of love: functions and regulation of Drosophila male accessory gland products', *Insect Biochemistry and Molecular Biology* (1997), 27, 179–92

Wolfson, A., 'Sperm storage at lower-than-body temperature outside the body cavity in some passerine birds', *Science* (1954), 120, 68–71

Woodward, J., and D. Goodstein, 'Conduct, misconduct and the structure of science', *American Scientist* (1996), 84, 479–90

Wooley, D. M., 'Selection for the length of the spermatozoan midpiece in the mouse', *Genetical Research, Cambridge* (1971), 16, 261–75

Wright, R., *The Moral Animal* (London: Little, Brown, 1994)

Zeh, J. A., and D. W. Zeh, 'The evolution of polyandry I: intragenomic conflict and genetic incompatibility', *Proceedings of the Royal Society of London* (1996), B, 263, 1711–17

— 'The evolution of polyandry II: post-copulatory defences against genetic incompatibility', *Proceedings of the Royal Society of London* (1997), B, 264, 69–75

ПРИЛОЖЕНИЕ: ВИДЫ, УПОМИНАЕМЫЕ В ТЕКСТЕ

Гадюка — Vipera berus
Пингвин Адели — Pygoscelis adeliae
Альпийская завирушка — Prunella collaris
Совка (armyworm) — Pseudaletia separata
Павиан-гамадрил — Papio hamadryas
Береговая ласточка — см. Sand martin
Постельный клоп — Cimex lectularius
Гребневик — Beroë ovata
Толсторог — Ovis canadensis
Чернобрюхая дрозофила — Drosophila melanogaster
Черношапочная гаичка — Parus atricapillus
Черный дрозд — Turdus merula
Голубой краб — Callinectes sapidus
Лазоревка — Parus caeruleus
Синеголовый губан — Thalassoma bifasciatum
Бонобо — Pan paniscus
Буфаловый ткач — Bubalornis niger
Луковичный клещ — Rhizoglyphus robini
Нематода — Caenorhabditis elegans
Калифорнийская мышь — Peromyscus californicus
Мойва — Mallotus villosus
Зяблик — Fringilla coelebs
Шашечница — Euphydryas editha
Шимпанзе — Pan troglodytes
Треска — Gadus morhua
Просянка — Miliaria calandra
Сомик-коридорас — Corydoras aeneus
Зерновка вигновая — Callosobruchus maculatus
Красотка (стрекоза) — Calopteryx maculata
Домашняя курица — Gallus gallus
Плодовая мушка — Drosophila bifurca
Плодовая мушка — Drosophila melanogaster
Плодовая мушка — Drosophila pseudo-obscura
Утконос — Ornithorhynchus anatinus
Желтая навозная муха — Scatophaga stercoraria

Завирушка — Prunella modularis
Морской слон — Mirounga angustirostris
Огненный муравей — Solenopsis invicta
Плоский червь — Pseudoceros bifurcus
Мухоловка-пеструшка — Ficedula hypoleuca
Дрозофила — см. Drosophila
Глупыш — Fulmarus glacialis
Галапагосский ястреб — Buteo galapagoensis
Подвязочная змея — Thamnophis elegans
Краб-паук — Inachus phalangium
Гигантский кальмар — Architeuthis
Гигантский водяной клоп — Abedus herberti
Щегол — Carduelis carduelis
Горилла — Gorilla gorilla
Ястреб-тетеревятник — Accipiter gentilis
Большая камышовка — Acrocephalus arundinaceus
Зеленушка — Carduelis chloris
Тринадцатиполосный суслик — Spermophilus tridecemlineatus
Груньон — Leuresthes tenuis
Морская свинка — Cavia porcellus
Луговая собачка Ганнисона — Cynomys gunnisoni
Гуппи — Poecilia reticulata
Хомяк — Mesocricetus auratus
Жук-арлекин — Acrocinus longimanus
Сельдь — Clupea harengus
Хихи — Notiomystis cincta
Медоносная пчела — Apis mellifera
Осоед — Buteo apivorus
Медовый поссум — Tarsipes rostratus
Комнатная муха — Musca domestica
Домовый воробей — Passer domesticus
Даман — Procavia и Heterohyrax
Индиговый овсянковый кардинал — Passerina cyanea
Якана — Jacana spp.
Яванская бородавчатая змея — Acrochordus javanicus
Темноглазый юнко — Junco hyemalis
Пустельга — Falco tinnunculus
Киви — Apteryx spp.
Озёрный дракон Эйр — Ctenophorus maculosus
Лангур Ханумана — Presbytis entellus

Лев — Panthera leo
Австралийский рогозуб — Neoceratodus forsteri
Сорока — Pica pica
Кряква — Anas platyrhynchos
Рак-богомол — Pseudosquilla ciliata
Морская игуана — Amblyrhynchus cristatus
Рыжая вечерница — Nyctalus noctula
Опоссум — Monodelphis domestica
Виргинский опоссум — Didelphis virginiana
Орангутан — Pongo pygmaeus
Страус — Struthio camelus
Червь палоло — Eunice viridis
Бумажный наутилус — Argonauta argo
Павлин — Pavo cristatus
Свинья — Sus scrofa
Дикобраз — Hystrix africaeaustralis
Поссум — Monodelphis domestica
Прерийная полевка — Microtus ochrogaster
Европейский богомол — Mantis religiosa
Ложноскорпион — Cordylochernes scorpioides
Пурпурная ласточка — Progne subis
Красноклювая чайка — Larus novaehollandiae
Красноплечий трупиал — Agelaius phoeniceus
Камышовая овсянка — Emberiza schoeniclus
Жук-стафилин — Aleochara curtula
Прыткая ящерица — Lacerta agilis
Береговая ласточка — Riparia riparia
Скорпионница — Panorpa vulgaris
Вольфартова муха — Cochliomyia hominivorax
Тутовый шелкопряд — Bombyx mori
Жаворонок — Alauda arvensis
Сойская овца — Ovis aries
Пятнистая гиена — Crocuta crocuta
Палочник — Necroscia sparaxes
Прекрасный расписной малюр — Malurus cyaneus
Деревенская ласточка — Hirundo rustica
Индейка — Meleagris gallopavo
Попугай васа — Coracopsis vasa
Вискаша — Lagostomus maximus
Зебровая амадина — Taeniopygia guttata