ДВА ПОЛА.

Зачем и почему?

Эволюционная теория пола

Два пола. Зачем и почему?

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ ПОЛА

Москва 2012

Два пола. Зачем и почему? Эволюционная теория пола — Москва, 2012.

Для чего возникли и существуют два пола? Каков эволюционный смысл этого явления? Какова природа различий между полами? Что такое половой диморфизм, что он дает и о чем говорит? Связан ли он с другими явлениями жизни и как? Ответ на эти и многие другие вопросы содержится в эволюционной теории дифференциации полов, предложенной доктором биологических наук Вигеном Артаваздовичем Геодакяном. В ней дается научное обоснование существования мужчин и женщин, и тех эволюционных ролей, которые они выполняют в семье и обществе.

Страниц: x + 234. Ил. 49, табл. 33, библиогр. 693 назв.

Первое электронное издание: Ноябрь 2012

ISBN 978-0-9856620-0-4

Составитель и редактор: С. В. Геодакян.

Материалы, изложенные в книге, представлены выборочно, и если в них содержатся какие-либо упущения, то ответственность за них несет составитель этой работы. В случае вопросов и неясностей читателям следует обращаться к оригинальным работам, перечень которых можно найти в списке литературы.

© 2012 С. В. Геодакян

Адрес электронной почты: sgeod@yahoo.com

ПРЕДИСЛОВИЕ

Первые публикации Вигена Артаваздовича Геодакяна, посвященные проблеме пола, появились в 1965 году в сборниках по проблемам кибернетики. Тогда же вышла статья в научно-популярном журнале “Наука и Жизнь”. Благодаря миллионному тиражу эта статья получила широкую известность и до сих пор многие ученые помнят именно её и только один аспект теории—как можно повлиять на пол потомства. Однако, за 45 лет существования, теория значительно расширилась. С тех пор вышло в свет более 150 работ, посвященных эволюционной теории пола и смежным вопросам—длительности жизни, дифференциации мозга и рук, половым хромосомам, механизмам регуляции у растений и животных, порокам сердца и другим болезням, и даже культуре. О теории неоднократно писали на страницах периодической печати. В. А. Геодакян выступал с сообщениями на многих отечественных и международных конгрессах, конференциях и симпозиумах, им прочитаны сотни лекций. Две конференции были посвящены исключительно теории (Санкт-Петербург, Россия, 1990, 1992). Теория уже вошла в учебники (Г. С. Васильченко, 1977, 1986, 2005; А. А. Ткаченко и др. 2001; Е. А. Тюгашев, 2002; С. К. Нартова-Бочавер, 2003; Е. П. Ильин, 2003; Д. А. Жуков, 2007; А. А. Палій, 2010) и включена в программы преподавания ряда Российских (Физтех, МИФИ, РГГУ) и зарубежных (Тель-Авивский университет) университетов и институтов.

Широта теории, её объяснительный и предсказательный потенциал позволяют ей занять место многих частных и несовершенных теорий в области пола, в частности теории полового отбора Ч. Дарвина. Взгляд на раздельнополость как на эффективный способ эволюции, а мужской пол—как эволюционный “авангард” популяции, позволяет объяснить с единой точки зрения многие загадки связанные с полом. Основная идея асинхронной эволюции подсистем привела к созданию двух новых теорий—асимметрии мозга и латеральности (в 1993 г.) и эволюционной роли половых хромосом (в 1996 г.), а также к оригинальным трактовкам гормонального пола, гомосексуализма, рака, культуры и даже терроризма и преступности.

Несмотря на большое количество публикаций, наиболее полным изложением теории по прежнему остается докторская диссертация, защищенная В. А. Геодакяном в 1987 г. в институте Биологии Развития им. Н.К. Кольцова. В этой книге сделана попытка изложить современное состояние эволюционной теории пола с учетом новых разработок и накопленных к настоящему времени данных.

Книга в общих чертах повторяет структуру диссертации. В первых четырех главах изложено состояние проблемы пола, непонятные явления и загадки, существующие теории и их критика. Главы 5 и 6 посвящены классификации и анализу способов размножения, глава 7—роли полов в передаче информации потомкам, глава 8—соотношению полов. Главы 9–12 посвящены обсуждению полового диморфизма—механизмам его возникновения, формам и правилам. В гл. 13 рассмотрен половой диморфизм в патологии.

В гл. 14 рассмотрены механизмы реализации вскрытых закономерностей, в главе 15—предсказания. Заключение содержит краткое изложение положений теории и общую схему эволюции признаков в онтогенезе и филогенезе. Основной задачей книги было последовательно изложить теорию пола максимально сохранив при этом стиль статей В. А. Геодакяна. Книга не претендует на полноту изложения современного состояния исследований в области пола, которые можно найти в ряде монографий. Затронуты, в основном, области, где теория пола уже нашла применение.

Книга предназначена ученым, преподавателям, студентам и другим специалистам, работающим в области биологии, медицины, психологии, социологии, антропологии и многих других смежных областях. Поскольку вопросы пола интересуют практически каждого, ознакомиться с популярным изложением теории можно по многочисленным публикациям в газетах и журналах, которые можно найти на официальном сайте теории (*www.geodakian.com*).

Оглавление

Введение IX

ГЛАВА 1
АНАЛИЗ ОСНОВНЫХ СПОСОБОВ РАЗМНОЖЕНИЯ 1
Сравнение половых способов размножения с бесполыми 1
Гипотезы и теории 4
Гипотезы “дисперсии и отбора 5
Гипотезы “немедленного преимущества” 6
Сравнение раздельнополых способов с гермафродитными 6
Теории дифференциации 9

ГЛАВА 2
ЗАГАДКИ РАЗДЕЛЬНОПОЛОСТИ: СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ 11
Повышенное первичное и вторичное соотношение полов 11
Влияние генетических факторов на первичное и вторичное соотношение полов 12
Влияние факторов среды на первичное и вторичное соотношение полов 13
"Феномен военных лет" 14
Гипотезы и теории, объясняющие *“феномен военных лет”* 14
Загадки связанные с длительностью жизни 16
Понижение третичного соотношения полов в онтогенезе 16
“Чемпионы”-долгожители—мужчины 19
Раннее прекращение плодовитости у женщин 19
Теории повышенной смертности мужского пола 20
Эволюционные механизмы, регулирующие соотношение полов в популяции 21

ГЛАВА 3
ЗАГАДКИ РАЗДЕЛЬНОПОЛОСТИ: ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ 25
Половые различия у человека 27
Анатомия 27
Физиология 28
Осязание 28
Обоняние 29
Зрение 29
Слух и голос 30
Психологический половой диморфизм 31
Роли в обществе 32
Работа 32
Наука и изобретательство 33
Культура 34
Спорт 34
Религия 35
Агрессия, войны, рискованное и криминальное поведение 35
Теории Полового Диморфизма 36
Теория полового отбора Дарвина 36

Экологическая дифференциация полов *39*
Другие теории *39*
Формы раздельнополости и гомосексуальность 40
Гомосексуальность норма или патология? *40*
Теории гомосексуальности *41*

ГЛАВА 4
ЗАГАДКИ РАЗДЕЛЬНОПОЛОСТИ: ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ В ПАТОЛОГИИ 43
Инфекционные и паразитарные болезни 43
Аутоиммунные болезни 44
Алкоголизм 45
Этнические и культурные различия в употреблении алкоголя *45*
Динамика потребления алкоголя *45*
Половой диморфизм по потреблению алкоголя *46*
Зависимость потребления алкоголя от возраста *47*
Генетическая предрасположенность *47*
Половой диморфизм в онкологии 47
Врожденные аномалии (пороки) развития 51
Врожденные пороки сердца и крупных сосудов *51*

ЭВОЛЮЦИОННАЯ ТЕОРИЯ ПОЛА

ГЛАВА 5
КЛАССИФИКАЦИЯ СПОСОБОВ РАЗМНОЖЕНИЯ 55
Три основных схемы размножения 56
Чередование поколений и эволюция размножения 58
Эволюция определения пола 59
Тип гаметности и пол 60
Гормональный пол 61
Гормональный пол и гомосексуальность *63*

ГЛАВА 6
КОЛИЧЕСТВО, КАЧЕСТВО И АССОРТИМЕНТ ПОТОМСТВА 65
Бесполые и гермафродитные способы размножения 65
Раздельнополые способы размножения 65

ГЛАВА 7
ДВА ПОЛА—ДВА ПОТОКА ИНФОРМАЦИИ 69
“Сечение” канала передачи информации потомству 69
Принцип Бейтмана *70*
"Эффект Кулиджа" *71*
Дисперсия полов 71
Повышенный уровень мутаций у мужских особей *75*
Наследование родительских признаков *75*
Более широкая норма реакции женского пола *75*
Глина и мрамор 78

ГЛАВА 8
СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ 79
Связь соотношения полов с условиями среды 79
Связь между вторичным и третичным соотношением полов 80
Экологическое правило дифференциации полов 80
Повышенная смертность мужского пола 81

ГЛАВА 9
ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ И ЭВОЛЮЦИЯ ПРИЗНАКОВ 83
Эволюция у нераздельнополых форм 83
Дихронная эволюция 84
Половой диморфизм в филогенезе 87
Формы полового диморфизма 88
Половой диморфизм и система спаривания 90
Реверсия полового диморфизма при полиандрии 90

ГЛАВА 10
ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ—ПРАВИЛА 91
Филогенетическое правило полового диморфизма 91
Половой диморфизм по размеру тела 92
Дивергентная и конвергентная эволюция 93
Онтогенетическое правило полового диморфизма 94
Динамика полового диморфизма в онтогенезе 95
Тератологическое правило полового диморфизма 97

ГЛАВА 11
РОДИТЕЛЬСКИЕ ЭФФЕКТЫ 99
Геномный импринтинг 99
Плацента—“мужской” орган? 99
Пузырный занос 99
Теории геномного импринтинга 100
"Отцовский" эффект 100

ГЛАВА 12
ПРИМЕНЕНИЕ ТЕОРИИ 105
Проблемы эволюции и видообразования 105
Эволюция низших ракообразных 105
Отбор сперматозоидов (мошонка—“холодильник” или ещё и “термометр”?) 106
Трехполая раздельнополость 107
Эволюция стадий онтогенеза 107
Эволюция зубочелюстной системы человека 111
“Правило соответствия” 111
Прошлые и будущие формы признаков в филогенезе и онтогенезе 111
Мутации, доминантность и половой диморфизм 112
Половой диморфизм в анатомии и физиологии 114
Зрение 115
Обоняние 116
Слух и голос 116
Половой диморфизм в психологии 118
Половой диморфизм в этологии 119
Половой диморфизм в антропологии 121
Сексуализация в культуре человека 122
Ускорение отбора. 123

ГЛАВА 13
ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ В ПАТОЛОГИИ 125
Эпидемиологическое правило соотношения полов 127
Болезни иммунной системы 127
Проблема алкоголизма 128
Энергетические расчеты. 128
Почему люди пьют? 129
Эволюционная роль рака 129
Связь рака с возрастом. 130
Рак у детей 130

Репродуктивный возраст ... 130
Пострепродуктивный возраст ... 130
Половой диморфизм и рак. ... *130*
Оппозиционные (зеркальные) виды рака. ... *131*
Гормональное лечение рака. ... *131*
Врожденные пороки сердца и крупных сосудов ... 132

ГЛАВА 14
МЕХАНИЗМЫ РЕГУЛЯЦИИ ... 135
Получение экологической информации от среды ... 135
Стресс у растений. ... *135*
Количество пыльцы как передатчик экологической информации у растений ... *135*
Стресс как передатчик экологической информации у животных. ... *139*
Половые гормоны ... *140*
Регуляция дисперсии ... 140
Регуляция соотношения полов. ... 141
Организменные механизмы регуляции соотношения полов. ... *142*
Отрицательная обратная связь у растений ... 144
Отрицательная обратная связь у насекомых ... 145
Соотношение полов и половая активность ... 145
Популяционные механизмы регуляции соотношения полов ... *146*
Регуляция полового диморфизма. ... 148

ГЛАВА 15
ПРЕДСКАЗАНИЯ ... 149

ЗАКЛЮЧЕНИЕ ... 153

ПРИЛОЖЕНИЕ А: ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ И ОПРЕДЕЛЕНИЯ ... 161
Система—среда ... *161*
Ген—Признак ... *163*
Генотип—Фенотип ... *163*
Норма реакции ... *163*
Пол ... *164*
Определение пола ... *164*
Характеристики популяции ... *166*

ПРИЛОЖЕНИЕ Б: ПРИНЦИП СОПРЯЖЕННЫХ ПОДСИСТЕМ ... 169
Структура самовоспроизводящихся живых систем ... 170
Взаимоотношения системы со средой ... 172
Отставание консервативной подсистемы от оперативной ... 172
Примеры бинарно-сопряженных подсистем ... 173

ПРИЛОЖЕНИЕ В: РИСУНКИ И ТАБЛИЦЫ ... 175

ТЕРМИНОЛОГИЯ ... 199
Список сокращений ... 199
Словарь ... 199

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ ... 203
ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ ... 203
БИБЛИОГРАФИЯ ... 207
УЧЕБНИКИ, УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ ... 225
НАУЧНО-ПОПУЛЯРНЫЕ ИЗДАНИЯ И ГАЗЕТЫ ... 226
ИНФОРМАЦИЯ В ИНТЕРНЕТЕ ... 228

ПРЕДМЕТНЫЙ ИНДЕКС ... 229

ИНДЕКС ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ... 234

Введение

"Одной из основных задач теоретического исследования в любой области знания является установление такой точки зрения, с которой объект исследования проявляется с максимальной простотой."

У. Гиббс (Франкфурт, Френк, 1964)

Самовоспроизведение является главной особенностью, отличающей живые системы от неживых. Оно характерно для всех уровней организации жизни: от молекул до популяций и сообществ организмов. Его можно рассматривать как "основную сущность жизни".

Особое богатство форм являет самовоспроизведение на уровне организмов—*размножение*; от простого *деления* клеток у бактерий и других одноклеточных, до чрезвычайно разнообразных и сложных форм *полового размножения* у высших растений и животных. Важное место среди них занимает *раздельнополый* способ, которым размножаются все эволюционно прогрессивные формы животных и растений. Известно, что в процессе эволюции раздельнополый способ размножения возникал независимо и неоднократно у очень далеких друг от друга видов. Это позволяет думать, что в основе раздельнополого способа размножения лежит некая фундаментальная, общебиологическая, эволюционная "логика".

Существующие представления однако не в состоянии объяснить ни эволюционного происхождения раздельнополого способа размножения, ни его преимуществ перед другими способами, например перед *гермафродитным*.

На протяжении полутора веков пол остается центральной проблемой эволюционной биологии. Ею занимались крупнейшие биологи XIX–XX вв.—Дарвин, Уоллес, Вейсман, Гольдшмидт, Фишер, Мюллер. За последнюю четверть века проблема пола переживает очередной ренессанс. Несмотря на это современные авторитеты продолжают писать в связи с полом о "кризисе" в эволюционной биологии. Появились книги, в заглавии которых фигурируют два слова: "Пол" и "Эволюция" (Williams, 1975; Maynard Smith, 1978; Bell, 1982; Bull, 1983; Karlin, Lessard, 1986; Hoekstra, 1987; Michod, Levin, 1988; Dawley, Bogart, 1989; Harvey et al., 1991; Mooney, 1992). Книга Вильямса (Williams, 1975) начинается с фразы: "Преобладание полового размножения у высших растений и животных несовместимо с современной эволюционной теорией". У Мэйнарда Смита (Maynard Smith, 1978) читаем: "Мы не имеем удовлетворительного объяснения тому, как возник и как сохраняется пол." В монографии, посвященной эволюции и генетике пола, Г. Белл (Bell, 1982) пишет: "Пол—главный вызов современной теории эволюции... Царица проблем... Интуиции Дарвина и Менделя, осветившие так много загадок, не смогли справиться с центральной загадкой полового размножения." Еще один авторитет по проблеме пола пишет: "Довольно поразительно, но ученые не могут убедительно сказать, зачем существует пол?" (Crews, 1994). На эту тему появляется много статьей и обзоров. В последние годы по крайней мере два ведущих генетических журнала посвятили этой проблеме специальные выпуски. Все это свидетельствует о том, что центральная проблема эволюционной биологии и генетики—проблема пола—за рубежом остается все еще нерешенной. На главный вопрос: **для чего пол**, какое имеет адаптивное значение—**ответа пока нет** (см. Crow, 1994).

Книга М. Ридли (Ridley, 2001) “Кооперативный ген”: “Пол это загадка, которая до сих пор не решена, никто не знает почему он существует”. Более того, в книге К. Зиммера (Zimmer, 2001) “Эволюция: Триумф идеи” даже утверждается, что: “Пол не только не нужен, но и является рецептом для эволюционной катастрофы. Это неэффективный способ размножения... В любой группе животных бесполые формы должны иметь конкурентные преимущества перед возникшими половыми формами. Почему пол имеет успех несмотря на все эти слабости?”

Многие теории, отвечая на вопрос, “Зачем пол?” пробуют объяснить преимущества половых способов размножения (гермафродитных и раздельнополых) по сравнению с бесполыми. Они рассматривают эффекты наличия двух полов и *скрещивания* на уровне индивидуальных организмов. Переход от гермафродитного размножения к раздельнополому и эффекты связанные с дифференциацией полов, требующие анализа на уровне популяции, остаются без внимания. Наиболее очевидный, хотя и неполный ответ—пол нужен для воспроизводства. Однако, бесполые и гермафродитные формы производят потомство более эффективно. В нераздельнополых популяциях производить потомство могут все особи, а бесполым организмам ещё и не нужно тратить время на поиски партнера.

Непонимание эволюционной роли разделения полов создает множество проблем. Так проблема пола проходит красной нитью через многие, очень важные области человеческих интересов: это демография и медицина, психология и педагогика, право и мораль. Это проблемы алкоголизма, наркомании и преступности. Наконец это сельскохозяйственные проблемы: генетики и селекции в растениеводстве и животноводстве, следовательно,—проблемы экономики и многие другие. Правильная социальная концепция пола нужна для решения проблем рождаемости и смертности, семьи и воспитания, обучения и выбора профессии.

Такая концепция должна строиться на биологической основе, поскольку без понимания биологических, эволюционных ролей мужского и женского пола, нельзя правильно определить их социальные роли. Очень часто совершенно справедливая идея равноправия мужчин и женщин трактуется как “одинаковость” и “взаимозаменяемость” во всех областях человеческой деятельности. “Бесполые” психология, педагогика и социология создают слишком много тупиков, из которых трудно найти выход. Например в Америке женщины имеют массу возможностей активно бороться за равные права с мужчинами в стремлении быть военными или пожарниками. Не отстают от них и мужчины, желающие быть воспитателями детских садов и нянями. С целью увеличить конкурентоспособность Американской науки, финансируются программы, призванные увеличить число женщин в науке, технологии, инженерных областях и математике (STEM), что скорее всего приведет к прямо противоположному результату. Стремление насаждать социальные концепции такого равенства и проводить решения, не имеющие научной биологической основы, всегда дорого обходилось обществу. Сюда можно отнести борьбу с алкоголизмом и наркоманией, пересадки органов, лечение наследственных дефектов и пороков и охрану (или уничтожение) существующих видов животных и растений.

Другие проблемы связанные с полом (гомосексуализм, проституция и др.) решаются не с учетом их биологической основы, а исходя из особенностей культуры, политики и истории. Например, для гомосексуализма в разные периоды времени и в различных странах можно найти полный спектр решений—от смертной казни и тюремного заключения вплоть до открытого одобрения, возможности регистрировать официальные браки и проповедовать в церкви.

Эволюционная теория пола позволяет по новому взглянуть на различия полов и дает научную основу для замены идеи социальной одинаковости и взаимозаменяемости полов на идею их принципиально различных социальных и биологических ролей и взаимодополняемости.

Глава 1

Анализ основных способов размножения

“Основной вопрос—зачем пол?”

Белл (1982)

“После более чем столетних дебатов, основные факторы в эволюции [полового] размножения до сих пор не ясны.”

Kondrashov, (1993)

Проблема пола имеет множество аспектов. Мы рассмотрим сначала общие теории, объясняющие эволюционный смысл и сравнительные преимущества главных способов размножения—*бесполых* и *половых*. Далее ограничим рассмотрение половыми формами и обсудим теории, сравнивающие две основные схемы полового размножения: *гермафродитизм* и *раздельнополость*.

Сравнение половых способов размножения с бесполыми

Самая ранняя жизнь на Земле приблизительно 3.8 миллиарда лет назад, воспроизводила себя путем копирования. Многие примитивные организмы—вирусы, бактерии, одноклеточные водоросли и некоторые животные—все еще размножаются тем же способом: амебы, губки и морские анемоны (актинии) делятся, гидра размножается почкованием. Многие растения, включая высшие, размножаются исключительно или частично бесполым способом с помощью вегетативных органов (листостебельные побеги и корни).

Позже, примерно 1.5 миллиарда лет назад, возникла альтернативная форма воспроизводства, которая позволяла некоторый обмен генетическим материалом между двумя особями. Они временно объединялись и обменивались генетическим материалом перед воспроизводством. Это было прообразом полового размножения.

Первоначально, в половом процессе участвовали особи одного размера. Это были маленькие организмы состоящие из одной клетки. Со временем возникло разделение по размеру на уровне клеток и по ряду других признаков на уровне организмов. С возникновением полового размножения бесполый способ становится относительно редким среди эукариот. Выше уровня рода есть только три более высоких таксона животных, которые состоят исключительно из клонов размножающихся бесполым путем. Строго бесполое размножение распространено у некоторых групп грибов. Из 250,000 видов растений бесполые формы составляют меньше 1 % (Asker, Jerling, 1992; Whitton et. al., 2008). Среди известных видов животных только ~0.1 % всех видов исключительно бесполы (Vrijenhoek, 1998). В целом бесполых организмов очень мало (примерно 1 % всех видов), да и те, как правило, представляют собой эволюционный тупик (Maynard Smith, 1978).

Половое размножение в настоящее время является почти универсальным способом размножения эукариот. Каждый случай бесполого размножения, обнаруживаемый у животных и растений, возникал вторично у отдельного вида или отдельного рода, но бесполые клоны, как правило, вымирали через некоторое время. Существует очень немного случаев когда целое семейство животных размножается партеногенетически.

За наличие пола приходится платить высокую цену. Прежде всего есть генетические затраты.. Каждый родитель размножающийся половым путем передает потомству только половину своих генов. Другую половину генов потомок получает от второго родителя. Бесполый родитель передает потомству все свои гены.

Половое размножение также требует затрат энергии, времени и средств, чтобы найти подходящего партнера. Это важно не только для раздельнополых популяций, но также и для гермафродитов, у которых самооплодотворение обычно ограничено. У многих организмов спаривание требует близкого контакта между родителями, что приводит к распространению паразитов, вирусов и бактерий.

Общее определение пола было предложено Боннером (1968): “Пол—это адаптация родителей к возможной встрече потомства с измененными или необычными условиями”. Для разных видов, размножающихся как бесполым, так и половым способом, можно показать, что они обычно бесполы, но переходят к половому размножению только в определенных условиях. Тогда можно сказать, что пол есть адаптация к этим условиям. Это вполне обоснованный вывод, даже, если мы не знаем, почему это адаптивно для данных условий.

Следует отметить некоторые закономерности перехода от бесполого размножения к половому. Например, если жизненный цикл включает несколько бесполых и одну половую генерацию, то последняя происходит, когда экологические различия для двух последующих поколений наибольшие. Когда бесполое и половое размножение происходят одновременно, то бесполое потомство должно развиваться немедленно и около родителей, а имеющие латентный период или развивающиеся далеко от родителей потомки должны быть получены половым способом.

Боннер приводит много примеров, подтверждающих эту картину. Многие высшие растения вегетативно производят генетически идентичных родительской особи потомков, которые развиваются рядом и в то же время половым способом производят семена, которые распространяются на дальние расстояния и имеют долгий латентный период. Многие паразиты размножаются бесполым способом на(в) одном хозяине, но половым способом, когда молодые особи распространяются на различных хозяевах. Свободноживущие низшие растения, животные и микроорганизмы, которые регулярно размножаются бесполым способом и только иногда—половым, всегда переходят к половому размножению в ответ на изменения условий среды, или в ответ на стимулы, предвещающие эти изменения.

Согласно Беллу (Bell, 1982) пол возникает в популяциях с высокой плотностью. В таких популяциях легче найти партнера и соответственно меньше затраты на спаривание.

Фишер (Fisher, 1930) первый предположил, что половое размножение возникло в результате группового отбора. Он же считал, что процесс рекомбинации можно объяснить без группового отбора. Проблема факторов отбора, ответственных за возникновение и поддержание полового размножения, продолжает оставаться в центре внимания многих исследователей. Вильямс (Williams, 1975) считал, что самое существенное различие бесполого и полового потомства заключается в том, что бесполое потомство стандартизовано (получается в результате митоза), в то время как половое—разнообразно (за счет мейоза). Он отмечал также и другие особенности, которые наблюдаются у видов, размножающихся обоими способами (**Табл**. 1.1).

Табл. 1.1 **Особенности бесполого и полового потомства** (Williams, 1975)

Потомство	
Бесполое	Половое
Большие начальные размеры	Малые начальные размеры
Производится непрерывно	Имеет сезонные ограничения
Развивается рядом с родителями	Расселяется широко
Развивается немедленно	Имеет латентный период
Развивается прямо во взрослую стадию	Имеет серию эмбриональных и личиночных стадий
Зная родителей можно предсказать среду и оптимальный генотип	Среда и генотип непредсказуемы
Низкая смертность	Высокая смертность
Естественный отбор слабый	Отбор интенсивный

Половое размножение ограничено той частью года, когда условия наименее предсказуемы. Локализация бесполых потомков около родителей связана с их более крупными размерами и малой подвижностью. У растений семена относительно малы, имеют специальные приспособления для широкого распространения. Одно растение может дать семена с разными латентными временами от месяца до многих лет, и такие семена отличаются на вид. Высокая смертность связана, видимо, как с размерами (крупные семена лучше обеспечены ресурсами), так и латентным периодом и пространственно широким распределением.

Мэйнард Смит считал, что главная проблема состоит в том, что неизвестно, какие факторы отбора поддерживают в природе половое размножение. При объяснении механизма поддержания полового размножения с помощью группового отбора, он принимал, что бесполое размножение (партеногенез) обладает быстро реализующимся (short-term) преимуществом, и утверждал, что это сиюминутное преимущество с избытком компенсирует медленно реализуемое (long-term) преимущество, которое дает половое размножение. Под быстро реализующимся преимуществом партеногенеза подразумевается двойная эффективность размножения, связанная с отсутствием в потомстве мужских особей. Двукратное увеличение скорости размножения при партеногенезе может дать преимущества в условиях экспансии популяции, при освоении новых экологических ниш. Она также дает преимущества и в условиях “отступления” популяции, когда она вынуждена “уступить” экологическую нишу, и подвергается сильному отбору. В то же время, рассматривая эти преимущества партеногенеза Мэйнард Смит считал, что необходимо объяснить “почему партеногенетические разновидности не вытесняют виды, размножающиеся половым путем?”

Большинство авторов однако продолжало ставить вопрос в форме: “почему некоторые партеногенетические разновидности способны существовать продолжительное время?” Последняя точка зрения основывается на том, что преимущества половых форм в дисперсии потомства при непредсказуемых условиях среды настолько превышают преимущества партеногенеза в численности потомства, что проблема состоит в том, чтобы объяснить, почему партеногенез вообще существует, а не в том, чтобы объяснить, почему он не является повсеместно распространенным явлением.

Такая постановка вопроса—почему одна форма размножения не вытесняет другую—представляется бесплодной и неправомерной. Ведь мы не ставим вопрос: почему эволюционно прогрессивные формы не вытесняют примитивные формы? Мы понимаем, что они занимают разные экологические ниши. Те же самые соображения дают ответ на все вопросы, связанные с сосуществованием разных форм размножения.

Близкие рассуждения приводит Вильямс, рассматривая “сбалансированное” сосуществование полового и партеногенетического способов размножения у популяций с факультативным партеногенезом, при котором особи могут размножаться как половым путем, так и бесполым. Поскольку половое размножение продолжает существовать наряду с партеногенетическим, приходится делать вывод, что оно тоже обладает какими-то быстро реализующимися преимуществами (Williams, 1975).

Преимущества бесполого размножения связаны, прежде всего с его простотой (не требуется находить партнера) и высокой эффективностью (потомство может оставить любая, отдельно взятая особь в любом месте). Ещё одно преимущество связано с тем, что ценные сочетания генов, появившись в результате мутаций, не рассеиваются, а передаются из поколения в поколение в неизмененном виде.

Недостаток бесполого размножения в том, что источником необходимого для естественного отбора разнообразия (изменчивости) являются только мутации. Поэтому, если две благоприятные мутации а → А и в → В, возникают у разных особей бесполой популяции, то способа, посредством которого обе эти мутации могли бы оказаться в генотипе одного из потомков этих особей не существует. Особь с генотипом АВ может появиться лишь в том случае, если вторая мутация В произойдет у одного из потомков исходного мутанта А, или наоборот, если мутация А возникнет у потомка мутанта В (Fisher, 1930; Muller, 1932).

Ещё одним недостатком бесполого размножения является отсутствие механизма, препятствующего накоплению вредных мутаций. Бесполая популяция непрерывно ухудшается и не имеет никакого способа возвратиться к начальному состоянию без мутаций, подобно трещотке, которая может вращаться только в одном направлении (“**Храповик Мёллера”** (Muller's ratchet)). Увеличение размера генома приводит к возрастанию количества мутаций, поэтому у бесполых организмов геном не может расти выше определенного предела. Половая рекомбинация может устранять мутации, за счет перекреста между хромосомами (кроссинговера) и таким образом снимает ограничение на рост величины генома. “Храповик Мёллера” может объяснить, почему бесполые популяции вымирают чаще чем половые, однако она не объясняет, почему бесполые особи периодически не возникают и не распространяются в половых популяциях. Этот механизм также не может быть распространен на организмы, которые хоть и размножаются бесполым способом, но в то же время имеют другие формы рекомбинации генетического материала.

Гипотезы и теории

Проблему пола биологи пытаются понять уже более столетия. Роль полового размножения в процессах эволюции пытались оценить многие талантливые теоретики—Вейсман (1889), Гольдшмидт (Goldschmidt, 1927), Фишер (Fisher, 1930), Мёллер (Muller, 1932), Крю и Кимура (Crow, Kimura, 1965, 1970), Бодмер (Bodmer, 1970), Эшель и Фельдман (Eshel, Feldman, 1970).

В течение последних 25-30 лет появилось так много новых гипотез, что потребовалась их систематизация. Фельзенштейн (Felsenstein, 1988) и позднее А. С. Кондрашов (Kondrashov, 1993) предложили делить их на две основные группы: гипотез “немедленного преимущества” (*immediate benefit*) и “дисперсии и отбора” (*variation and selection*). Подробное обсуждение этих гипотез приведено во многих монографиях и обзорах (Кондрашов, 1993; Michod R., Levin, 1987; Ridley, 1994), мы приведем только некоторые примеры.

ГИПОТЕЗЫ “ДИСПЕРСИИ И ОТБОРА”

Гипотезы “дисперсии и отбора” обсуждают результаты рекомбинации, которые при скрещивании гетерозиготных родителей приводят к увеличению дисперсии потомства.

Принцип лотереи. Был предложен Вильямсом (Williams, 1975) по аналогии с лотереей и использует изменчивость, возникающую в результате полового процесса. По одной стратегии можно купить большое количество билетов с одним и тем же номером, по другой—небольшое количество билетов, но с разными номерами. Бесполые формы используют первую стратегию, половые—вторую. Из гипотезы Вильямса должно следовать, что пол будет иметь преимущество в изменяющихся условиях. Однако половые формы широко распространены в стабильных средах (тропики) и, наоборот, бесполые формы—в изменчивых (высокогорье и небольшие водоемы).

Теория Фишера-Мёллера. Согласно этой теории пол ускоряет эволюцию комбинируя выгодные мутации (Fisher, 1930; Muller, 1932). В бесполых популяциях выгодные мутации конкурируют друг с другом, и только одна из них побеждает. Вероятность, что две выгодных мутации появятся у одного и того же бесполого организма очень мала. В половых популяциях, однако, две выгодных мутации могут объединиться в одно и то же время если два организма противоположного пола с мутациями А и В дадут потомство (АВ). Однако, если обе мутации редки, это спаривание также маловероятно. Кроме того, наличие пола может уничтожить созданную выгодную комбинацию в следующем поколении, произведя потомство, которое имеет всего одну или не имеет благоприятных мутаций вообще. В случае бесполого размножения, достигнутая выгодная комбинация сохраняется и передается потомству без изменения. То есть, не ясно, является ли пол действительно более эффективным способом объединения и удержания выгодных мутаций вместе, и ускоряет ли он эволюцию.

В маленьких популяциях выгодные мутации вряд ли появятся в одно и то же время. По этой причине половое размножение мало влияет на скорость эволюции в маленьких популяциях и не имеет особых преимуществ перед бесполым. Наоборот, в больших популяциях, различные выгодные мутации, вероятно, будут присутствовать в существенных количествах, и некоторые из них, могут быть сведены вместе путем скрещивания. Поэтому, согласно теории, преимущество пола должно сказываться именно в больших популяциях. Теория также предполагает групповой отбор между половыми и бесполыми популяциями, хотя известно, что такой отбор наиболее эффективен в маленьких популяциях, а для того чтобы теория работала нужно как раз обратное. Это внутреннее противоречие указывает, что теория имеет серьезные проблемы.

Гипотеза “Красной Королевы”. Ряд ученых сегодня убеждены, что пол, по сути, предназначен природой для того, чтобы животные могли защищаться от паразитов. Вредители атакуют, как правило, наиболее распространенный генотип, и постоянное появление новых комбинаций генов “сбивает их с толку”. Этот принцип называется гипотезой Красной Королевы—героиня “Алисы в Зазеркалье” Л. Кэрролла советует девочке, что для того, чтобы оставаться на месте (выжить в процессе эволюции), ей нужно бежать изо всех сил. Однако, когда ученые из Университета Британской Колумбии (Канада) Сара Отто и Скотт Нюсмер (Otto, Nuismer, 2004) проверили гипотезу Красной Королевы на математической модели, оказалось, что привести к преобладанию такого способа воспроизводства могло только огромное количество паразитов—во много раз больше, чем их есть на самом деле.

ГИПОТЕЗЫ “НЕМЕДЛЕННОГО ПРЕИМУЩЕСТВА”

Гипотезы “немедленного преимущества” приводят следующие три типа преимуществ, которые может иметь потомство раздельнополой популяции:
1) улучшение выживания потомства не связанное с изменением их генотипа, поскольку оно имеет двух родителей и коньюгация хромосом в течение мейоза позволяет репарировать повреждения ДНК
2) улучшение генотипа потомства за счет уменьшения скорости мутаций (путем заполнения пробелов при делециях, вырезания вставок или метилирования)
3) улучшение генотипов потомства за счет более эффективного отбора, поскольку отбор среди “дешевых” самцов и мужских гамет более эффективен.

Теория “Ремонта генов”. Согласно теории “Ремонта генов” главной задачей пола является компенсация повреждений ДНК и мутаций, угрожающих жизни, большинство из которых являются делециями (Michod, 1995). Этот механизм позволяет половым формам избегать эффекта “Трещотки”, ухудшающего геном бесполых организмов. Половое размножение рассматривается как взаимовыгодный для обоих партнеров процесс, а генетическое разнообразие и воспроизводство—как побочные эффекты, но не единственная его цель.

Многие из вышеупомянутых эффектов пола действительно важны. Возможно также, что применимость различных эффектов зависит от характеристик популяции (размера, типа организмов, скорости эволюции и других факторов). Кроме того многие из описанных теорий объясняют почему пол существует, но не могут объяснить его возникновение. Перечисленные преимущества (за исключением отбора самцов) одинаково применимы как к гермафродитным так и к раздельнополым популяциям. Поэтому, если мы хотим понять преимущества раздельнополости, то это можно сделать только сравнивая её с гермафродитизмом.

Сравнение раздельнополых способов с гермафродитными

“Для эволюционных биологов, существование самцов и самок во многом парадоксально. ... Вопрос дифференциации на индивидуальном уровне все еще остается. Почему большинство животных имеют самцов и самок вместо того, чтобы [совмещать мужское и женское начала в одном организме?]”
Д. Сарага (Reflex Magazine, Апрель, 2011 г.)

Становление полового процесса в ходе эволюции прошло ряд стадий, которые хорошо прослеживаются у растений. Так Р. Гольдшмидт (Goldschmidt, 1927) и В. Вендровский (1933) пришли к выводу, что низкоорганизованные формы гермафродитны, а раздельнополость филогенетически возникла позже гермафродитизма. Им удалось показать, что при эволюции от гермафродитных форм к раздельнополым виды проходят ряд этапов. На первом этапе гермафродитные формы в процессе развития формируют то женские, то мужские половые органы (последовательный гермафродитизм). На следующем этапе эволюции половые органы одного пола в онтогенезе постепенно исчезают и появляются раздельнополые формы (рудиментарный гермафродитизм). У растений такой путь эволюции от *гермафродитных* форм к *раздельнополым* признавали многие ученые (Вавилов, 1920; Розанова, 1935; Кречетович, 1952; Минина, 1952; Тахтаджян, 1964; Жуковский, 1964,1967; Джапаридзе, 1963,1965; Чайлахян, Хрянин, 1982).

Подтверждением такого хода эволюции размножения служит наличие многочисленных переходных форм от гермафродитных к раздельнополым у многих видов. В частности, в литературе описаны случаи существования в природе однополых форм клещевины (Сидоров, Соколов, 1945,1947), и подсолнечника (Купцов, 1935). Образование же гермафродитных цветков или интерсексов на однодомных растениях (Кардо-Сысоева, 1924; Гришко, 1935; Сукачев, 1936; Минина, 1965)

свидетельствует об эволюционном пути от гермафродитизма к раздельнополости. Об этом же говорят и факты, указывающие на то, что гермафродитные цветки примитивнее раздельнополых (Hutchinson, 1959; Heinz, 1927).

Эволюционные ситуации в которых может идти отбор на гермафродитизм, обсуждали Муррей (Murray, 1964), Томлинсон (Tomlinson, 1966), Гизелин (Ghiselin, 1969,1974), Мэйнард Смит (1978) и другие ученые.

Если вид часто существует в условиях низкой плотности, если особи ведут прикрепленный или малоподвижный образ жизни, если они осваивают новые, незаселенные места обитания, то у раздельнополых форм во всех этих случаях будут возникать трудности при отыскании брачного партнера. Это один из основных факторов отбора, благоприятствующий развитию гермафродитных форм по сравнению с раздельнополыми, а также благоприятствующий самооплодотворению у гермафродитов. В таких ситуациях даже неспособные к самооплодотворению гермафродиты имеют некоторые селективные преимущества перед раздельнополыми, так как для них каждая встреченная особь является потенциальным брачным партнером, тогда как для раздельнополых форм лишь половина особей (только противоположного пола). Насколько важен этот эффект—трудно оценить. Однако, гермафродитизм действительно широко распространен в условиях, когда затруднена встреча партнеров. У растений такие гермафродиты обычно неспособны к самооплодотворению. То же самое, видимо, справедливо и для животных, хотя по этому вопросу мало данных.

Обсуждается также случай чередующегося гермафродитизма, когда особь выступает сначала в роли самки, а потом—самца (*протогиния*), или наоборот, сначала в роли самца, потом—самки (*протоандрия*). Отбор, который будет способствовать такому типу гермафродитизма можно себе представить, если для выполнения функции самца или самки выгоднее иметь разные размеры. Например, если самцы борются между собой из-за самок, или если для кладки большого количества яиц, выгоднее крупные размеры самки. В первом случае предпочтительнее протогиния, во втором—протоандрия.

Гизелин (Ghiselin, 1969), обсуждает два следствия, к которым может привести гермафродитизм для генетической структуры популяции. Первое—факультативный гермафродитизм может привести к снижению уровня инбридинга у животных и самоопыления у растений. Второе—гермафродитизм может увеличить эффективную численность популяции (Murray, 1964), по сравнению с раздельнополой популяцией, у которой соотношение полов отклоняется от пропорции 1 : 1. Оба следствия представляются малозначимыми, второе к тому же не верно, так как отклонение от пропорции 1 : 1 в сторону избытка женского пола увеличит численность популяции.

Для многих высших растений гермафродитизм является исходным эволюционным состоянием, а однодомные и двудомные разновидности во многих случаях возникают от гермафродитных предшественников независимо. Раздельнополыми являются 6% из 240 000 видов цветковых растений и 7% из 13 000 родов включают раздельнополые виды (Renner, Ricklefs, 1995).

Основным селективным фактором, действующим в пользу двудомности и однодомности, по всей видимости, выступает предотвращение инбридинга. Мэйнард Смит (1978) считает, что от способного к самооплодотворению гермафродитизма эволюционно проще перейти к однодомности или двудомности, чем выработать эффективный механизм самостерильности. Свою точку зрения он подкрепляет двумя группами фактов. Во-первых, двудомность обычно обнаруживается в семействах, в которых самостерильность эволюционно не возникла. Например семейство *Cariophyllaceae*, в котором самостерильность не встречается ни разу, тогда как двудомность эволюционно возникла, по крайней мере в трех случаях (Baker, 1959). Во-вторых, однодомные растения почти никогда не бывают самостерильными (Godley, 1955).

Таким образом, как считает Мэйнард Смит, для высших растений обычно характерна следующая картина. Гермафродитизм является типичным способом размножения, поскольку он обеспечивает “оптимальное распределение ресурсов”. Двудомность и однодомность в конечном счете менее эффективны в отношении перекрестного опыления, чем самостерильность при гермафродитизме, но они легче достигаются. В качестве иллюстрации приводится картина островной и лесной флоры. Например, на Гавайских островах 27.5% видов двудомны, тогда как для континентальной флоры типичное значение этой величины составляет менее 5% (Carlquist, 1965,1966). Бейкер (Baker, 1967) считает, что первоначально заселившие Гавайи растения были действительно самооплодотворяющиеся гермафродиты, а двудомность возникла вторично в процессе эволюции на острове. В соответствии с этой точкой зрения высокая частота двудомности на островах обусловлена тем, что ни один из исходных первопоселенцев не обладал барьерами против самоопыления, и в ответ на отбор против инбридинга эти виды пошли по относительно более легкому эволюционному пути— приобретения двудомности.

Еще Дарвину было известно, что частота двудомности среди деревьев намного больше, чем среди кустарников, а среди кустарников много больше, чем среди трав (**Табл**. 1.1). В тропических лесах Коста-Рики двудомными являются 22% из всех видов деревьев и 11% кустарников, тогда как среди 300 видов трав двудомным является лишь один, а среди вьющихся растений и эпифитов двудомных нет совсем (Bawa, Opler, 1975). Делается вывод, что чем больше растение, тем больше для него вероятность самоопыления и тем сильнее отбор по системе, предотвращающей самооплодотворение (Мэйнард Смит, 1978).

Табл. 1.1 **Процентное соотношение между различными лесными растениями с разным характером размножения** (**Мэйнард Смит Дж**., 1981)

Тип леса	Ярус	Герма-фродиты	Однодомные	Двудомные	Источник
Листопадные леса Великобритании (4 типа)	Деревья	50–57	14–30	20–33	Baker, 1959
	Кустарники	60–89	0–38	0–23	
	Травы	86–93	0–9		
Пять северо-американских лесов умеренного пояса	Деревья	0–27	60–83	6–17	Bawa, Opler, 1975
Семь тропических лесов	Деревья	41–68	10–22	22–40	Bawa, Opler, 1975

Двудомные растения в тропических лесах опыляются главным образом насекомыми, а двудомные деревья в лесах умеренного пояса являются, в основном, ветроопыляемыми. Возможно, это отражает относительную распространенность насекомых и характер ветров в этих двух местообитаниях. В то же самое время совершенно необъяснима очень высокая частота однодомных деревьев в лесах умеренного пояса Северной Америки. Однодомность у деревьев может быть довольно эффективным механизмом перекрестного опыления, так как мужские и женские цветки располагаются обычно на разных частях дерева. Однодомные растения опыляются, как правило, ветром или водой, в результате чего они утратили такие органы привлечения насекомых, как лепестки и нектарники. Доля двудомных растений, среди тропических очень высока (22–24%), но считается, что это отражает скорее тот факт, что это деревья, а не то, что они тропические (Мэйнард Смит, 1978).

Наиболее полный обзор гермафродитизма у животных дан в работах Гизелина (Ghiselin, 1968,1974). С гермафродитизмом связаны следующие особенности экологии и жизненного цикла животных: прикрепленный или планктонный образ жизни, паразитизм, глубоководные формы и уход за потомством. Считается, что факторами отбора здесь также выступают трудности, связанные с поиском брачного партнера и оптимальное распределение ресурсов, но в каждом отдельном случае, для приведенных выше групп, это довольно трудно показать.

Таким образом, в обсуждении сравнительных преимуществ гермафродитизма и раздельнополости создается странная ситуация, когда большинство авторов пытаются найти какие-то преимущества гермафродитизма, которые мог бы поддержать естественный отбор на фоне раздельнополости. К таким преимуществам можно отнести:

1. Половина раздельнополой популяции не производит потомство (“two-fold cost of sex”). В результате бесполые и гермафродитные популяции имеют возможность расти быстрее с каждой сменой поколений (Maynard Smith, 1978).

2. При синхронном гермафродитизме, когда одна особь способна одновременно продуцировать и мужские, и женские гаметы, так же как и при бесполом размножении, не требуется находить партнера.

3. Генетическое разнообразие, обеспечиваемое гермафродитным способом, при одинаковой численности популяции примерно в 2 раза превосходит возможности раздельнополого способа. Действительно, если сравнить комбинаторные возможности гермафродитной и раздельнополой популяции одинаковой численности *N*, то в первом случае получим:

$$N * (N - 1) / 2 \approx N^2 / 2 \quad \text{(при больших N)}, \qquad [1]$$

а во втором:

$$(N / 2) * (N / 2) = N^2 / 4 \qquad [2]$$

возможных вариантов скрещивания.

4. Легкость сочетания, или чередования, у гермафродитов полового размножения с партеногенезом позволяет им, в зависимости от условий среды, гибко использовать преимущества того и другого способа.

Теории дифференциации

Дифференциация полов предотвращает инбридинг (и инбредную депрессию). У некоторых видов растений эволюция раздельнополости не завершилась и гермафродиты существуют среди мужских и женских растений. В половых хромосомах у таких растений есть два локуса, один из которых осуществляет контроль стерильности/фертильности у мужских растений, а другой—у женских. Потомство, имеющее обе фертильные версии гена—гермафродиты способные к самооплодотворению. Растения, получившие один ген фертильности и один ген бесплодия, приобретают тот или другой пол. Однополые растения могут скрещиваться как с растениями противоположного пола, так и с гермафродитами, передавая им мутации, в результате которых получается потомство одного пола. В случае инбредной депрессии можно ожидать снижение числа гермафродитных растений. При этом меньше хромосом с обоими генами фертильности будет передаваться потомству и частотараздельнополых растений будет увеличиваться.

Теория дисруптивного отбора Паркера. В 1972 году Паркер, Бейкер и Смит предположили, что если размер зиготы является достаточно важным для её выживания (у организмов с внешним оплодотворением), то эволюционно стабильной стратегией будет анизогамия. В таких случаях популяция, состоящая из самцов (производителей мелких гамет) и самок (производителей крупных гамет) будет стабильной. Теория дисруптивного отбора позволяет объяснить возникновение и поддержание раздельнополости у многих растений и некоторых животных с внешним оплодотворением (Parker et al., 1972).

* * *

Сравнение трех основных форм размножения показывает, что формы бесполого размножения, как справедливо указывали многие авторы, дают двукратный перевес по количеству потомства по сравнению с половыми формами. В свою очередь, как мы уже говорили, внутри половых форм гермафродиты имеют двукратный ассортативный (комбинаторный) перевес по сравнению с раздельнополыми формами. В то же время известно, что прогрессивная эволюция и у животных и у растений сопровождалась, как правило, общей тенденцией перехода от бесполых форм к гермафродитным и от гермафродитных к раздельнополым. Первая часть этого перехода в основном понятна, вторая—нет.

Следовательно, главная задача заключается не в том, чтобы доказать преимущества половых форм размножения перед бесполыми, а в том, чтобы показать внутри половых способов размножения преимущества раздельнополых форм перед гермафродитными. То есть вопрос, в чем биологический смысл разделения на два пола, до сих пор не имеет удовлетворительного ответа.

* * *

Все приводимые в научной литературе преимущества полового размножения: возможность избежать инбридинг, обеспечение генетического разнообразия и замещение вредных мутаций (Kalmus, Smith, 1960), сводятся только к комбинаторике, поэтому целиком относятся к процессу *скрещивания*, но не *дифференциации*. Получается, что существующие теории и представления могут объяснить преимущества *половых* способов размножения перед *беспольми*, но не в состоянии объяснить преимуществ *раздельнополого* способа перед *гермафродитным*.

Более того, если придерживаться существующей трактовки, учитывающей только преимущества, связанные со скрещиванием, то придется признать гермафродитный способ размножения эволюционно более выгодным, чем раздельнополый, так как генетическое разнообразие, обеспечиваемое им, в два раза превосходит возможности раздельнополого способа. Однако известно, что большинство высокоорганизованных в эволюционном плане форм животных (млекопитающие, птицы, насекомые и др.) размножаются раздельнополым способом.

Среди растений раздельнополые формы составляют около 2%, но здесь также прослеживается общая эволюционная тенденция—более поздние формы дифференцированы по полу на более высоком уровне организации (двудомные растения).

Глава 2

Загадки раздельнополости: соотношение полов

Основные характеристики раздельнополой популяции, отсутствующие у гермафродитов,— соотношение полов, дисперсия полов и половой диморфизм. В этой главе мы рассмотрим непонятные факты связанные с соотношением полов—повышенной рождаемости и смертности мужского пола, влияния генотипа и других характеристик родителей на соотношение полов их потомства, влияния факторов среды на вторичное соотношение полов и другие. Обсудим также теории, трактующие эволюцию соотношения полов, и более частные теории, объясняющие отдельные явления, такие как дифференциальную смертность полов и “феномен военных лет”.

Повышенное первичное и вторичное соотношение полов

В настоящее время доказано и общепринято, что у большинства видов животных и растений основным механизмом, определяющим пол, является хромосомный.

Поскольку в ходе гаметогенеза гаметы, содержащие X и Y-хромосомы, производятся в равном числе, считалось, что этот механизм обеспечивает примерно равные количества полов при зачатии. Однако, давно было замечено, что у многих видов животных вторичное соотношение полов несколько отличается от пропорции 1 : 1 в сторону избытка самцов примерно 105–106 самцов на 100 самок. Естественно, больше всего надежных данных собрано по человеку. Среднее значение вторичного соотношения полов по всем человеческим популяциям составляет 106 (Ellis, 2008).

Наблюдаемый избыток мальчиков среди новорожденных пытались объяснить более высокой смертностью эмбрионов женского пола во время утробного развития. Однако, исследования эмбриональной смертности полов показали, что это не так. Учет дифференциальной смертности полов во время эмбриональной стадии развития, не только не приблизил экстраполированное

значение первичного соотношения полов к пропорции 1 : 1, но даже ещё более удалил. Все доступные данные о половом составе выкидышей и мертворожденных у человека показывают, что мальчиков умирает во время утробной жизни больше, чем девочек (Shapiro et al., 1968; Stump, 1985).

Многолетние данные о зарегистрированных выкидышах, имеющиеся для многих городов Европы, а также собранные Бюро цензов США, сходятся в том, что на более ранних стадиях утробного развития смертность мальчиков превышает смертность девочек в 2–4 раза (Штерн, 1965). Так в первые два месяца беременности выкидышей мужского пола бывает в 7–8 раз больше, чем женского, а к трем месяцам падает до 1.7 : 1.

Однако, эти оценки не согласуются с половым составом тех выкидышей, которые входят в известную коллекцию Отдела эмбриологии Института Карнеги в Вашингтоне. Эта коллекция состоит из 6000 эмбрионов, доставленных в течение многих лет различными врачами. Соотношение полов эмбрионов этой коллекции довольно постоянно по месяцам утробной жизни и в среднем равно 107.9 мальчиков на 100 девочек.

Другие авторы получали для экстраполированного значения первичного соотношения полов цифры от 117 до 180 (Кухаренко, 1970,1971; Логинов, 1989; Moore, Persaud, 1998; Fukuda et. al., 2002)!

Не обсуждая конкретные значения первичного соотношения полов, приводимые в десятках работ, отметим лишь общую закономерность. Первичное соотношение полов у человека, по всей видимости, отклоняется от пропорции 1 : 1 в сторону избытка мужских зигот, и оно, видимо, больше, чем вторичное.

Примерно такая же картина наблюдается и у некоторых животных, по которым есть данные. Так повышенная смертность мужского пола была обнаружена в начале беременности у оленей (Robinette et al., 1957) и коров (Chapman et al., 1938). Это первая группа непонятных фактов, связанных с соотношением полов—высокие значения первичного и вторичного соотношения полов.

Влияние генетических факторов на первичное и вторичное соотношение полов

В связи с наблюдаемыми отклонениями первичного и вторичного соотношения полов человека от теоретически ожидаемой пропорции 1 : 1, возникает другой важный вопрос. Является ли определение пола и рождение ребенка того или иного пола чисто случайным событием?

Если вероятность появления мальчика— p , а девочки— q, то теоретически можно подсчитать ожидаемые вероятности появления семей с разным соотношением полов и сравнить их с наблюдаемыми частотами. Теоретически ожидаемое распределение соответствует биномиальному: $(p + q)\ n$, где n —число детей. Было установлено, что семьи, в которых превалирует один пол, появляются гораздо чаще, чем это допускает теория, в то время как семьи с равным или близким соотношением полов—гораздо реже. Отсюда был сделан вывод, что вероятность рождения мальчика или девочки варьирует у разных особей популяции (Edwards, 1958). Аналогичные исследования, проведенные позже в Англии, Франции, США и Финляндии, привели к тем же результатам.

Были исследованы вероятности рождения второго мальчика в семье после первенца-мальчика и первенца-девочки. Для населения США они оказались равны соответственно 0.5387 и 0.4988, а для Финляндии—0.5132 и 0.4955. Эти различия статистически весьма достоверны. Следовательно, было показано, что имеется слабая, но реальная тенденция в семьях производить второго ребенка того же пола, что и первый, третьих детей одинакового пола со вторыми и т. д. Анализ этих и других аналогичных данных приводит Гини к выводу, что вероятность рождения мальчика варьирует не только между разными семьями, но и внутри одной семьи. Пожилые родители имеют тенденцию

производить детей противоположного пола, чем пол детей, рожденных ими в молодые годы (Gini, 1951). Эти работы подробно разобраны в монографии К. Штерна (1965).

Была также обнаружена зависимость соотношения полов у человека от различных наследуемых признаков. Так С. Каназава (Kanazawa, 2005) нашел, что у больших и высоких родителей рождается больше мальчиков, а у маленьких и низкорослых число мальчиков было ниже ожидаемого. Он же обнаружил связь соотношения полов с физической привлекательностью (у красивых родителей рождается больше девочек) (Kanazawa, 2007), типом мозга (люди с “мужским (*S*-типом) мозга” такие как инженеры и математики имеют больше мальчиков, тогда как люди с “женским (*E*-типом) мозга” —медсестры и учителя—имеют больше девочек) (Kanazawa, Vandermassen, 2005) и агрессивностью (у агрессивных отцов рождается больше мальчиков) (Kanazawa, 2006). Каназава объясняет свои результаты в рамках обобщенной гипотезы Трайверса–Уилларда, отмечая, что высокий рост, большой вес, агрессивность и “мужской тип мозга” увеличивают репродуктивный успех мужчин, приводя к увеличению рождаемости мальчиков. Репродуктивный успех женщин увеличивают их привлекательность, низкий рост, и “женский тип мозга” приводя к увеличению рождаемости девочек. При этом даже сам автор отмечает “кажущуюся логическую абсурдность” предположения, что большинство мужчин (с нормальным для них *S*-типом мозга) должны иметь больше мальчиков, а большинство женщин (с также нормальным для них *E*-типом мозга)—больше девочек.

Влияние факторов среды на первичное и вторичное соотношение полов

Вторичное соотношение полов зависит не только от пропорции гетерогамет, но и от многих других факторов. Например от отношения скоростей старения и элиминации X и Y-несущих спермиев в организме самца, от их способности достичь яйцеклетки и оплодотворить её, от сродства яйцеклеток к X или Y-спермиям, наконец от устойчивости (жизнеспособности) мужских и женских эмбрионов на разных стадиях эмбрионального развития.

Считалось, что вторичное соотношение полов—специфическая константа, характерная для каждого вида. Обращали внимание на отклонения от пропорции 1 : 1 и, главным образом, на сдвиги вторичного соотношения полов в зависимости от тех или иных факторов (Светлов, Светлова, 1950б; Штерн, 1965): возраста, телосложения, благосостояния и даже профессии родителей (Bernstein, 1951).

Большой фактический материал по зависимости соотношения полов потомства от возраста матери проанализирован в монографии В. Н. Большакова и Б. С. Кубанцева (1984). У всех рассмотренных этими авторами видов: лисиц, норок, песцов, собак, свиней, овец, крупного рогатого скота, лошадей и человека “...у молодых матерей в потомстве, как правило, преобладают новорожденные мужского пола. У средневозрастных матерей, находящихся в расцвете своей воспроизводительной функции, возрастает относительное число потомков женского пола. У матерей старшей возрастной группы вновь увеличивается в потомстве процент особей мужского пола.”

Существуют данные, свидетельствующие о том, что величина соотношения полов потомства зависит и от возраста отца: чем старше отец, тем меньше у него шанс иметь сына. Кроме того, оказалось, что этот шанс зависит и от комплекции отца: у мужчин атлетического телосложения он почему-то меньше, чем у худощавых (Heath, 1954). Специально исследовали рождаемость в богатых и бедных семьях Америки. Процент мальчиков оказался больше в богатых семьях (Shapiro et al., 1968). С другой стороны, для целых стран, чем лучше условия жизни, благосостояние, климат, питание, тем меньше рождается мальчиков. Такую же закономерность отмечают и животноводы—чем лучше условия содержания сельскохозяйственных животных, тем больше рождается самок, даже при искусственном осеменении от одного и того же производителя (Милованов, 1962). И наоборот, ухудшение условий приводит к повышению вторичного соотношения полов. Так при уменьшении численности популяций вследствие различных причин в их составе начинает

преобладать мужской пол и увеличивается число родившихся мальчиков, о чем, в частности, сообщал ещё Ч. Дарвин (цит. по Бедный М. С., 1987).

В ряде работ изучали связь вторичного соотношения полов с профессией родителей. У российских физиков и геологов, работающих в экспедициях на высоте около 3000 м над уровнем моря (Камалян, 1958), а также у американских летчиков высотной авиации (Snyder, 1961) в потомстве превалируют девочки. У мужчин, работающих в обществе женщин, соотношение полов потомства сдвигается на 15% в сторону преобладания мальчиков, а у работающих в мужском обществе—на столько же в другую сторону (Штерн, 1965). Больше мальчиков рождается в семьях долгожителей, при этом играет роль долголетие и отца и матери (Lawrence, 1940,1941).

Вторичное соотношение полов различно в разных странах. Максимальное значение оно имеет в Корее—115 и в Греции—113, а минимальное—в Англии и Японии—104. В европейской части России рождается 108 мальчиков на 100 девочек, а в Сибири—115. В США у белого населения—105.7, а у цветного—100 (Лэк, 1957; Scheinfield, 1944; Kang, 1959). Отличается оно также и у различных расовых этнических групп внутри одной страны.

Во время больших природных или социальных сдвигов (резкие изменения климата, засуха, война, голод, переселения) наблюдается тенденция повышения вторичного соотношения полов—растет процент мальчиков (Новосельский, 1958; Штерн, 1965; Scheinfield, 1944). Та же картина наблюдается у животных при стрессе, причем адаптивное значение этого феномена неизвестно (Cameron, 2004).

"**Феномен военных лет**"

Явление повышения рождаемости мальчиков во время войн получило в демографии название *“феномена военных лет”*. Статистика рождаемости в период первой и второй мировых войн это подтверждает (Lowe, McKeown, 1951; MacMahon, Pugh, 1954; James, 1987, 2003; van der Broek, 1997; Graffelman, Hoekstra’s 2000; Ellis and Bonin, 2004). Картрайт (Cartwright, 2000) называет это явление эффектом возвращающихся солдат (‘returning soldier effect’). В годы первой мировой войны, например, в воюющих европейских странах рождалось на 1–2.5% больше мальчиков, чем в предвоенные “мирные” годы (**Рис**. 2.1). При этом максимальный прирост наблюдался в Германии, где соотношение полов новорожденных повысилось до 108.5. То же явление наблюдалось и в годы второй мировой войны в Австрии, Бельгии, Дании, Франции, Германии, Нидерландов, Англии и США, за исключением Италии и Испании. В Англии и Франции, например, к 1943 г. вторичное соотношение полов возросло на 1.5–2% по сравнению с мирным временем (Новосельский, 1958; Штерн, 1965; Scheinfield, 1944; Heath, 1954). Во время второй мировой войны в период с 1942 по 1946 г. соотношение полов среди белого населения США увеличилось с 1.0281 до 1.0296 (MacMahon, Pugh, 1954). В Англии в военное время (периоды с 1914 по 1920 и с 1939 по 1948 г.) соотношение полов возросло до 1.0273 по сравнению с 1.024 в мирное время (Graffelman, Hoekstra’s 2000).

Интересно отметить, что повышение рождаемости мальчиков не наблюдалось во время недавних войн, таких как Ирано-Иракский конфликт 1980–1988 гг. (Ansari-Lari, Saadat, 2002) войны 1991 г. в Словакии (Zorn et al., 2002). Возможно это связано с низким уровнем мобилизации, что также может объяснить отсутствие *“феномена военных лет”* в годы первой мировой войны в США (MacMahon, Pugh, 1954; Graffelman, Hoekstra, 2000).

ГИПОТЕЗЫ И ТЕОРИИ, ОБЪЯСНЯЮЩИЕ *“ФЕНОМЕН ВОЕННЫХ ЛЕТ”*

Для объяснения *“феномена военных лет”* было предложено несколько гипотез. Одна из них объясняет это явление тем, что во время или после войн вступают в брак более молодые контингенты людей, а у молодых матерей и отцов, как уже отмечалось, вторичное соотношение полов выше, чем у пожилых. Вторая теория считает, что во время войн сильно растет число первородящих матерей, у которых тоже, как мы уже говорили, чаще рождаются мальчики. Например, среди первенцев, родившихся в течение первых 18 месяцев после вступления родителей в брак, вторичное соотношение полов равнялось 124, в то время как среди детей, родившихся позже

этого срока—99 (Штерн, 1965). Согласно третьей теории, когда мужья в армии, жены “отдыхают” от беременности и этот отдых повышает их шанс родить мальчика. Четвертая теория причину повышения рождаемости мальчиков видит в изменениях диеты, в частности в уменьшении в рационе количества мяса и других белков. Ни одна из этих гипотез не собрала достаточного количества доказательств.

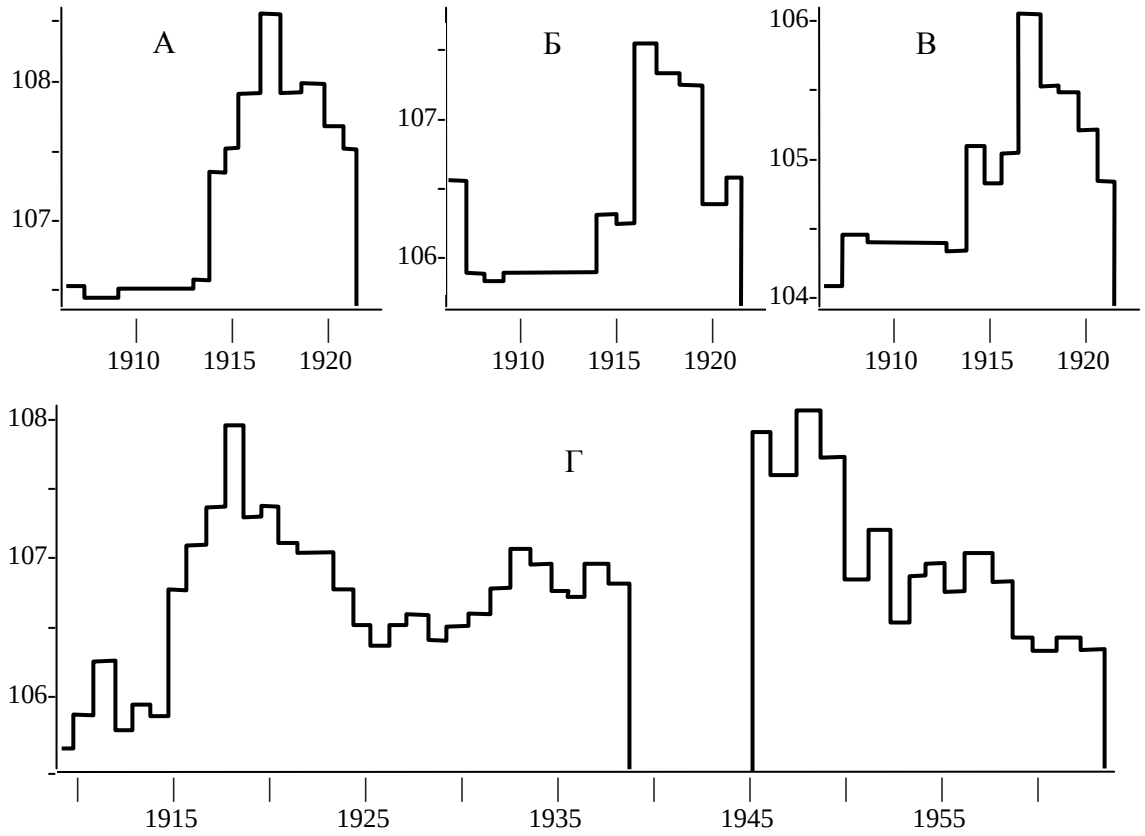


Рис. 2.1 Повышение рождаемости мальчиков во время первой и второй мировых войн.
А – Германия, Б—Франция, В—Англия, Г—ФРГ.
Ось абсцисс—годы; Ось ординат—число мальчиков на 100 девочек.

Гипотеза “материнского доминирования” Гранта. Согласно гипотезе “материнского доминирования” (Grant, 1998, 2003) мать определяет пол потомства и “мужественные” женщины, у которых высокий уровень тестостерона, рожают больше сыновей. Грант считает (Grant, 1998, pp. 156–163), что в ходе войны женщины берут на себя некоторые мужские роли, что повышает их уровень тестостерона и приводит к увеличению рождения мальчиков. Гипотеза не имеет достаточно доказательств и не может объяснить почему вторичное соотношение полов остается высоким в течение нескольких лет после окончания войны.

Гипотеза Джеймса. Джеймс (James, 2003) объясняет *“феномен военных лет”* тем, что в течение войны супруги видятся только очень короткое время когда солдат отпускают со службы в отпуск. Джеймс предполагает, что такие пары вступают в половую связь чаще чем обычно, что приводит к повышению зачатий в ранней фазе цикла. Известно, что у млекопитающих (включая человека) в этот период выше уровень эстрогена (James, 1996), что приводит к повышению рождения мальчиков. Хотя Джеймс (James, 1981, 1983) и приводит некоторые косвенные доказательства в пользу своего основного предположения, прямых убедительных данных, повышенной частоты половых связей в течение войны и нескольких лет после ее окончания нет.

Гипотеза Трайверса - Уилларда. Трайверс и Уиллард (Trivers, Willard, 1973), обратили внимание на то, что если существует бóльшая дисперсия в приспособленности у одного пола, чем у другого, если родительская забота больше для более приспособленной части потомства, то родителям, способным на большие затраты на потомство, будет выгоднее производить больше потомство того пола, у которого выше дисперсия по приспособленности, а родителям с малыми возможностями— потомство пола с малой дисперсией. Поскольку во время войн многие мужчины умирают, можно ожидать, что сыновья будут иметь больший репродуктивный успех во время и сразу после войн чем дочери. В этой ситуации гипотеза предсказывает, что родители будут иметь больше сыновей. Однако родители не могут знать сколько продлится война и не очень понятно как их ожидания могут быть связаны с полом потомства. В своей первоначальной формулировке гипотеза Трайверса – Уилларда имела дело с материальными (или для человека, с экономическими) условиями родителей, и ничего не говорила о том, какой родитель влияет на пол потомства.

Гипотеза С. Каназавы ("выживания больших и высоких солдат"). В работе 2007 г. С. Каназава (Kanazawa, 2007) пишет, что хотя нет никаких сомнений в существовании *"феномена военных лет"*., он до сих пор не имеет удовлетворительного объяснения. Обобщая гипотезу Трайверса – Уилларда, он попытался найти наследуемый признак, который бы увеличивал репродуктивный успех мужчин. Тогда родители, имеющие такой признак будут иметь больше сыновей. И наоборот, родители, имеющие признаки, увеличивающие репродуктивный успех женщин будут иметь больше дочерей. Рост по разному влияет на репродуктивный успех мужчин и женщин: высокий рост повышает успех у мужчин, но понижает его у женщин. Каназаве удалось показать, что большие и высокие солдаты имеют больше шансов выжить и вернуться домой и он считает, что преобладание сыновей в их потомстве может объяснить эффект военных лет.

Многие отмеченные факторы, а также стресс, ответственны за существование "феномена военных лет". Однако такое большое количество гипотез говорит о том, что вопрос еще далек от окончательного решения.

Загадки связанные с длительностью жизни

Понижение третичного соотношения полов в онтогенезе

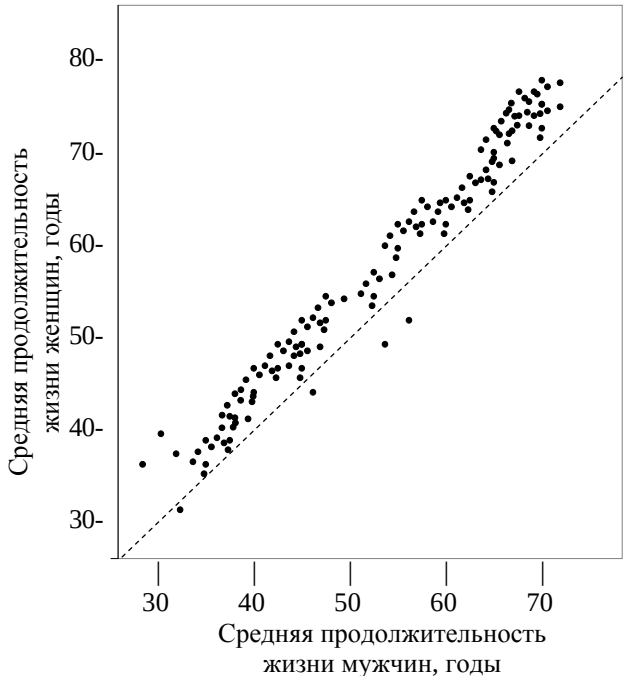
В ходе онтогенеза соотношение полов у многих видов растений, животных и человека понижается. Это связано с повышенной смертностью и повреждаемостью мужских особей по сравнению с соответствующими женскими. Эта картина наблюдается почти на всех стадиях онтогенеза и на всех уровнях организации, исследуем ли мы различные виды (человек, животные или растения), разные уровни организации (особь, орган, ткань или клетка) или устойчивость к разным вредным факторам среды (низкие и высокие температуры, голод, яды, паразиты, болезни и др.) (Левин, 1949,1951а,б; Лэк, 1957; Светлов, 1943а,б,1945,1949; Светлов, Светлова, 1950; Светлов, Чекановская, 1945).

Гамильтон (Hamilton, 1948) приводит обзор дифференциальной смертности полов для 70 видов, включая такие различные формы жизни, как нематоды, моллюски, ракообразные, насекомые, паукообразные, птицы, рептилии, рыбы, млекопитающие. Согласно этим данным, у 62 видов (89%) средняя длительность жизни самцов короче, чем у самок; у большинства остальных нет разницы, и лишь в отдельных случаях длительность жизни самцов длиннее, чем у самок.

Наиболее обширный статистический материал по смертности и заболеваемости имеется по человеку. Интегральным показателем чувствительности организма к условиям среды является общая средняя продолжительность жизни.

Рис. 2.2

Соотношение между средней продолжительностью жизни мужчин и женщин (Гаврилов, Гаврилова, 1991)
Точки соответствуют данным по той или иной стране (Брук, 1981).



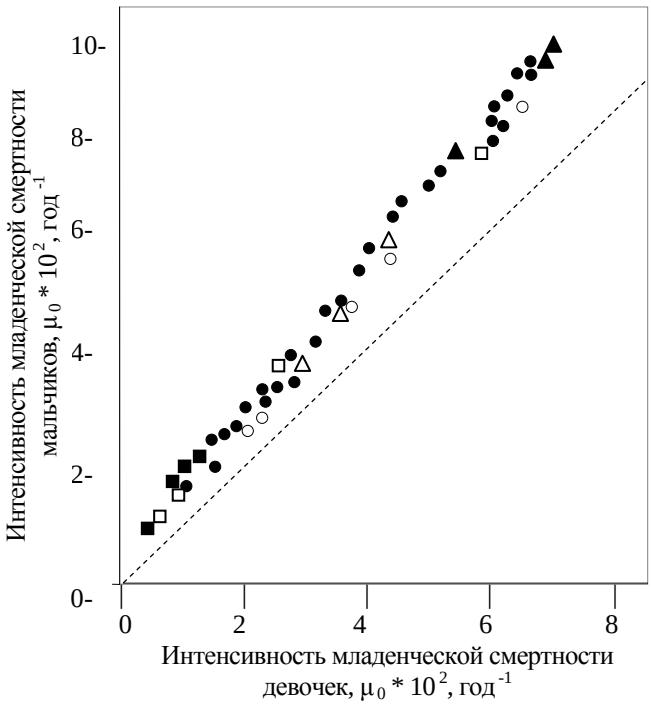
В третьей четверти XX века из 163 стран мира, по которым есть данные (Брук, 1981), в 152-х странах женщины живут в среднем дольше мужчин. В 5 странах (Бангладеш, Индия, Индонезия, Турция и Танзания)—нет разницы. И только в 6 странах живут дольше мужчины: в Пакистане на 4.9 года, в Либерии—1.8, в Верхней Вольте—1.0, в Иордании—0.6, в Нигерии—0.5, в Папуа-Новой Гвинее—0.1. По миру в целом средняя продолжительность жизни женщин (59.3) на 3.6 года больше, чем у мужчин (55.7). Эта разница особенно велика и имеет явную тенденцию к дальнейшему росту для развитых стран: в бывшем СССР—10 лет, в Финляндии—9.1, во Франции—8.0, в США—7.8, в Великобритании, Австрии, Чехословакии, Канаде—больше 7 лет.

Б. Ц. Урланис (1965) отмечал, что в СССР, как и в большинстве других стран мира, имеет место более медленное увеличение продолжительности жизни мужчин по сравнению с женщинами. Разница в продолжительности жизни в современной России с её грузом накопленных политических и экономических проблем составляет около 12 лет. Меньшая средняя продолжительность жизни мужчин хорошо видна на **Рис**. 2.2 (Гаврилов, Гаврилова, 1991). Большинство точек, каждая из которых соответствует той или иной стране в определенное время, лежат выше биссектрисы прямого угла, которая соответствует равной длительности жизни.

Проанализируем теперь картину смертности по возрастам. Эмбрионы мужского пола значительно более чувствительны к изменению внешних условий, чем женского, при стрессе их рост замедляется сильнее, смертность после рождения обычно больше у мальчиков (Stinson, 1985; Wells, 2000). Данные по интенсивности младенческой смертности (0–1 год) по многим странам представлены на (**Рис**. 2.3, Гаврилов, Гаврилова, 1991). Видно, что смертность мальчиков достоверно выше.

Рис. 2.3

Младенческая смертность мальчиков и девочек (Гаврилов, Гаврилова, 1991).
Координаты каждой точки соответствуют интенсивности смертности мальчиков (ордината) и девочек (абсцисса) в возрасте до 1 года.
Данные из таблиц продолжительности жизни следующих стран (Гаврилова и др., 1983):
● —Франция 1931–1937, 1946–1965, 1967, 1969 гг. ■ —Швеция 1956–1960, 1961–1965, 1966–1970, 1971–1975, 1975–1979 гг. ▲ —Дания 1921–1925, 1926–1930, 1936–1940 гг. **o** —США 1939–1941, 1949–1951, 1964, 1975, 1977 гг.
□ —Норвегия 1911–1920, 1946–1950, 1971–1975, 1976–1980 гг. Δ —Швейцария 1933–1937, 1941–1950, 1948–1953 гг.

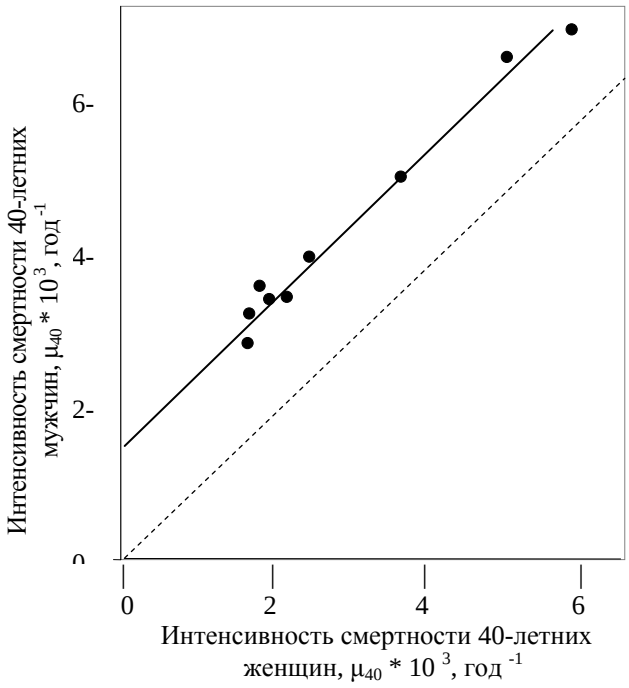


Изменение условий жизни приводит к примерно одинаковому изменению смертности мужчин и женщин среднего возраста, однако мужская смертность все время превышает женскую (**Рис**. 2.4, Гаврилов, Гаврилова, 1991).

Более высокая смертность мужчин наблюдается почти от всех болезней, за немногими исключениями (коклюш, кариес, некоторые гонококковые инфекции и др. (Штерн, 1965)) (**Табл**. 2.1 (**Приложение В**); Waldron, 1976).

Рис. 2.4

Соотношение между интенсивностью смертности мужчин и женщин (Гаврилов, Гаврилова, 1991).
Координаты точек соответствуют интенсивности смертности мужчин (ордината) и женщин (абсцисса) в возрасте 40 лет. Данные продолжительности жизни белого населения США за 1920–1929, 1929–1931, 1939–1941, 1949–1951, 1959–1961, 1964, 1970, 1975, 1977 гг. (Гаврилова и др., 1983).



Резкий половой диморфизм существует по чувствительности к различным ядам и химикатам, в том числе к лекарствам. Наблюдаются значительные различия в метаболизме, эффективности и токсичности различных лекарств у самцов и самок (Goble, 1975). Например, чтобы достичь одну и ту же степень анестезии у самцов крыс требуется в 4 раза большая доза гексобарбитала, чем у самок (Quinn et al., 1954; Streicher, Garbus, 1955).

Мужчины имеют также более высокую смертность как от преднамеренных так и от непреднамеренных повреждений в результате более рискованного поведения, агрессии и предпочтения опасных профессий (полицейские, пожарники, солдаты и др.) (**Табл**. 2.2). С конца 1980-х годов женщины начали использовать ремни безопасности чаще чем мужчины.

Табл. 2.2 **Смертность от повреждений** (WHO Annex Table 10 p. 88, 2000)

Причина	Оба пола (тыс.)	Мужчины (тыс.)	Женщины (тыс.)	Соотношение полов, % ♂♂
Все повреждения	**5012**	**3406**	**1693**	**68**
Непреднамеренные повреждения	**3529**	**2270**	**1258**	**64**
Дорожные происшествия	1203	856	347	71
Отравления	344	218	126	63
Падения	383	228	155	60
Ожоги	311	130	181	42
Утопления	409	282	128	69
Другие непреднамеренные повреждения	877	556	322	63
Преднамеренные повреждения	**1601**	**1135**	**466**	**71**
Повреждения нанесенные себе	855	526	329	61
Насилие	485	386	113	80
Война	235	212	23	90

Резюмируя, можно сказать, что повышенная смертность мужского пола—общебиологическое явление. Оно наблюдается у растений, животных и человека для всех уровней организации от всех экстремальных значений факторов среды.

“Чемпионы”-долгожители—мужчины

Несмотря на то, что средняя длительность жизни больше у женщин, “чемпионы”-долгожители—мужчины. Например, в центральной части Южного Закавказья в 40-х годах прошлого века из 15 долгожителей в возрасте 110–140 лет было 14 мужчин. В Абхазии в 20-х годах XX века все верхние ступени возрастной лестницы также занимали мужчины (Архипов, 1978). Странно также, что феномен долгожительства встречается в популяциях, живущих отнюдь не в оптимальных условиях (Комфорт, 1967; Давыдовский, 1966).

Раннее прекращение плодовитости у женщин

Максимальная длительность жизни людей близка к 100 годам, но репродуктивная функция женщин заканчивается примерно к половине этого срока, задолго до выхода из строя других систем (Hawkes, et. al., 1998). Менопауза имеет место только у человека и в выраженном виде у других современных приматов отсутствует. Размножение у человека не заканчивается раньше, чем у других обезьян, основное отличие состоит в низкой смертности среди взрослых особей, которая приводит к большей длительности жизни после менопаузы. Эта характеристика не связана напрямую с прогрессом медицины, так как наблюдается также в популяциях не имеющих доступа к лекарствам.

Обезьяны живут не больше 50 лет и все их физиологические системы, включая размножение, последовательно выходят из строя. При этом, пожилые самки все равно продолжают рожать детей несмотря на то, что выживаемость поздних детей низкая (Hawkes et. al., 1998). Этот факт противоречит предположению Вильямса (Williams, 1957), что менопауза и раннее прекращение размножения у человека эволюционировали в ответ на необходимость ухода за потомством.

Гипотеза "заботливых бабушек". Гипотеза основана на предположении, что пожилые женщины играли, и играют в настоящее время, существенную роль в выживании детей. Исследования, проведенные в современных обществах охотников-собирателей и у ранних земледельцев, подтверждают справедливость этого предположения. Действительно, бабушки со стороны матери часто обеспечивают значительную долю пропитания для внуков, принося растительную пищу и мелких беспозвоночных (аче Парагвая, хадза Танзании, бушмены Намибии). Кроме этого бабушки присматривают за старшими детьми (Hawkes, 2004).

Теории повышенной смертности мужского пола

Существующие теории не в состоянии удовлетворительно объяснить явление повышенной смертности мужского пола. Обычно на вопрос "почему самки живут дольше самцов?" биологи отвечают: "потому, что матери нужнее потомству, чем отцы". Действительно, естественный групповой отбор мог привести к удлинению жизни более заботливого родителя. Но у одних видов заботливые матери, у других—отцы, у третьих—вообще не принято заботиться о потомстве. Не говоря уже о растениях, у которых не может быть и речи о заботе о потомстве. Однако, пониженная жизнеспособность мужского пола наблюдается везде и всюду.

Часть теорий объясняет повышенную смертность особей мужского пола у животных бóльшими или, наоборот, меньшими размерами, более яркой расцветкой или "рискованным" поведением, связанным с добычей пищи, борьбой за самку, схватками с хищниками, а у человека—с опасными профессиями (моряки, военные, летчики и др.). Однако у разных видов животных половой диморфизм по этим признакам разный (например, у одних видов крупнее самцы, у других—самки) или отсутствует вовсе, в то время как повышенная смертность самцов наблюдается почти у всех видов. Непонятно также и то обстоятельство, что с возрастом эти различия (половой диморфизм), как правило, растут, а разность в смертности, наоборот, уменьшается, она максимальна для молодых и с возрастом сглаживается. Эти доводы позволяют отбросить большинство перечисленных причин в качестве главных или важных. Следовательно, данная группа теорий не может объяснить всю проблему в целом.

Теория *дисбаланса генов* (sex-linked lethal theory). *Т*еория *дисбаланса генов* (Geiser, 1924; Gunter, 1923; Huxley, 1924; Lenz, 1923; Schirmer, 1929) объясняет высокую смертность мужского пола его гетерогаметной конституцией, отсутствием второй Х-хромосомы в мужском наборе. Действительно, для того чтобы ущербный (леталь, полу-леталь) рецессивный ген проявился у мужской особи, ему достаточно его получить только от одного родителя, а для того чтобы такой ген проявился у женской особи, ей необходимо его получить от обоих родителей. Если теория хромосомного или генного дисбаланса верна, то, во-первых, дифференциальная смертность полов должна зависеть от доли гемизиготных (непарных) генов в данном геноме. Поскольку для дрозофилы эта доля относительно больше, чем для человека, так как у дрозофилы аутосом мало, а у человека много, а у гаплоидных самцов перепончатокрылых весь геном находится в гемизиготном состоянии, то, согласно теории дисбаланса генов, максимальную разность в смертности полов можно ожидать у перепончатокрылых, гораздо меньшую—у дрозофилы и еще меньшую—у человека. Однако, насколько известно, такие различия никем не отмечены. Далее, так как Х-хромосому сын получает только от матери, то должна наблюдаться более высокая корреляция в длительности жизни между сыном и матерью, чем между сыном и отцом. Но как было показано (McArthur, Baillie, 1932), такая разница в корреляции также отсутствует. И наконец, самое главное—для видов с хромосомной структурой типа *Abraxas*, у которых гомогаметны самцы, большей смертностью должны отличаться самки.

Результаты наблюдений и экспериментов по изучению относительной смертности полов у видов типа *Abraxas* (птицы, бабочки, моль, некоторые виды рыб и др.) не оставляют сомнений, что, несмотря на гетерогаметную хромосомную конституцию самок, повышенной смертностью у многих из этих видов также отличаются самцы (Latham, 1947). Это было показано для кур (Landauer, Landauer, 1931), фазана (Haig-Thomas, Huxley, 1927), для 12 видов *Lepidoptera*, яблочной моли (*Carpocapsa pomonella*) (McArthur, Baillie, 1932) и др. Например, по данным Хоува (Howe, 1977) вторичное соотношение полов в популяции вороньих дроздов (*Quiscalas quiscula*), в Мичигане в момент вылета из гнезда составляло 52♂♂ : 83♀♀. Такое различие возникает в результате большей смертности самцов, поскольку у эмбрионов соотношение полов было 1 : 1.

В своей работе, специально посвященной вопросу относительной смертности полов у видов с гаметностью типа *Abraxas*, Мак-Артур и Бейли (McArthur, Baillie, 1932) в результате анализа большого фактического материала приходят к выводу, что гетерогаметная конституция понижает жизнеспособность, но ее нельзя рассматривать как единственную или основную причину разной смертности полов. Так, у человека оценка вклада непарной X-хромосомы в повышенную внутриутробную смертность мужского пола показала, что он незначителен (Stevenson, Bobrov, 1967).

Теория повышенного метаболизма самцов. Поскольку гетерогаметные и гомогаметные самцы, как правило, обладают более высоким уровнем основного метаболизма, чем самки, было предположено, что высокая смертность самцов может объясняться высоким уровнем их основного обмена. Конечно, есть тесная связь между уровнем метаболизма и смертностью, в частности между частотой сердечных ударов и длительностью жизни (McArthur, Baillie, 1929),—это естественно и понятно. Но от замены непонятной “высокой смертности” самцов на не менее непонятный “высокий уровень метаболизма” вопрос не становится яснее. Эти теории просто устанавливают связь между разными признаками, характерными для того и другого пола: теория *хромосомного дисбаланса*—между длительностью жизни и типом *гаметности*, *метаболическая*—между длительностью жизни и уровнем метаболизма. Можно сказать, что повышенный метаболизм—это способ, средство обеспечить мужскому полу более высокую смертность (чувствительность). Но обе теории не объясняют эволюционного смысла, логики и эволюционной целесообразности этого явления. Почему, несмотря на огромное разнообразие видов, смертность (или метаболизм) выше у мужского пола? Вряд ли это случайно.

Показательны результаты экспериментов, в которых у самцов дрозофилы рентгеновским облучением повреждали Y-хромосому. Такое повреждение приводило к удлинению жизни самцов до уровня самок. Аналогичные результаты наблюдаются при кастрации котов (Hamilton et al., 1969). Создается впечатление, что повышенная смертность мужского пола специально выработанное в процессе эволюции, полезное для вида приспособление, смысл которого остается неясным.

Эволюционные механизмы, регулирующие соотношение полов в популяции

Ещё с додарвиновских времен в научной литературе часто приводились таблицы рождаемости полов (вторичного соотношения полов) у разных видов. Прежде всего эти таблицы говорят о том, что вторичное соотношение полов считали константой, характерной для данного вида. Второе обстоятельство, которое привлекает внимание в этих таблицах, это то, что для видов, в размножение которых человек не вмешивается, данные по вторичному соотношению полов у разных авторов в разные годы довольно постоянны. Для тех же видов, в размножение которых человек вмешивается, введя раздельное содержание полов, разные ограничения, кастрацию, искусственное скрещивание или оплодотворение—наблюдаются большие вариации в данных разных мест, времен и авторов.

***“Теория равных затрат”* Фишера**. Начало работам по эволюции соотношения полов было положено теорией Фишера (Fisher, 1930). Соображения, в ходе которых Фишер пришел к мысли о том, что соотношение полов популяции, равное 1 : 1, может быть эволюционно устойчиво,

заключались в следующем. Если допустить, что в популяции существуют генотипы, дающие в потомстве больше самок, и другие—дающие больше самцов, то в случае нарушения вторичного соотношения полов, оно в последующих поколениях автоматически вернется к пропорции 1 : 1. Представим себе, что в некоторый момент большинство новорожденных—дочери. Тогда у родителей, имеющих сыновей, в среднем будет больше внуков, чем у тех, у кого родились дочери. Конечно это будет так только в том случае, если популяция панмиктная или полигамная. Следовательно, в популяции с избытком самок, гены, дающие самцов и восстанавливающие соотношение полов 1 : 1, будут распространяться. То же самое можно сказать и о популяции с избытком самцов.

Чтобы объяснить наблюдаемые у многих видов отклонения вторичного соотношения полов от пропорции 1 : 1, Фишер утверждал, что равным должно быть не число рождающихся самцов и самок, а затраты родителей на производство потомства мужского или женского пола, до завершения воспитания потомства. То есть чем “дороже обходятся” родителям потомки данного пола, тем их меньше производится. Довольно скромные возможности теории Фишера объяснить существующие факты и предсказать новые, заставляли его последователей усложнять теорию с тем, чтобы объяснить те или иные явления, связанные с полом.

Например, Чарльзуорс (Charlesworth et. al., 1977) применительно к человеку, с учетом повышенной смертности мужчин, считает, что потомство, погибшее в детстве, может быть замещено с меньшими затратами, чем потомство, дожившее до конца родительской опеки, и приходит к выводу, что доля мальчиков в потомстве у женщин с возрастом должна уменьшаться.

Из *“теории равных затрат”* Фишера вытекает, в частности, что в тех случаях, когда потомки разного пола имеют разные размеры, должно наблюдаться нарушение вторичного соотношения полов. Однако, данные Хоува (Howe, 1977) по вороньим дроздам, у которых самцы тяжелее самок на 20%, и большое исследование Ньютона и Маркисса (Newton, Marquiss, 1978) по ястребу *(Accipiter nisus)*, у которого наоборот, самки в два раза массивнее самцов, не подтвердили предсказания теории Фишера. В первом случае в потомстве было 52 самца и 83 самки, соотношение полов 0.39. Такое различие наблюдалось в результате большей смертности самцов, поскольку у эмбрионов соотношение полов было 1 : 1. Во втором случае, соотношение полов было 0.51 (1102♂♂ и 1061♀♀). Для того, чтобы согласовать как-то теорию Фишера с фактами сторонники теории заявляют, что птенцы ястреба мужского пола, которые в два раза мельче своих сестер и к тому же на 3–4 дня раньше их покидают гнездо, тем самым ещё более сокращая родительские затраты на себя, “съедали одно и то же количество пищи”, что и сестры. Это звучит неубедительно. И трудно согласиться и признать логичным вывод Мэйнарда Смита (1981), который считает, что “эти результаты находятся в согласии с теорией Фишера, но не дают веских аргументов в её пользу”. Хотя дальше он и признает, что эти результаты “несмотря на всю их ясность, вызывают некоторое разочарование”.

Гамильтон первым обратил внимание на ошибочность теории Фишера, во всех случаях, когда имеет место локальная конкуренция за скрещивания (Hamilton, 1967). В предельном случае тесного инбридинга, когда все скрещивания происходят только между братьями и сестрами и когда самка откладывает определенное число яиц, а каждый самец может оплодотворить всех своих сестер, у родителя, который имеет только одного сына и много дочерей в среднем будет больше внуков, чем у родителя с одинаковым числом сыновей и дочерей. Следовательно, отбор будет поддерживать не соотношение полов 1 : 1, как того требует теория Фишера, а пропорцию, сдвинутую в сторону большого избытка самок.

Гамильтон насчитал около 25 видов клещей и насекомых из 16 разных семейств, у которых постоянный значительный инбридинг сочетается с большим избытком самок и с арренотокической системой размножения. Значение арренотокии при этом состоит в том, что в случае, когда оплодотворяются все яйца, отложенные самкой, кроме одного, в потомстве будет лишь один самец. Крайний случай представляет собой клещ *Acarophenax*, самки которого живородящи; единственный самец в помете вылупляется, скрещивается со своими 15 или около того сестрами и погибает. Здесь менее всего ясно, может ли такая же тесная связь между инбридингом и большим избытком самок

эволюционно возникнуть без арренотокии. У растений обычно тесный инбридинг связан с гермафродитизмом.

Гамильтон, применив идеи созданной фон Нейманом и Моргенштерном теории игр, пришел к выводу, что даже частичный инбридинг сильно сдвигает значение эволюционно устойчивого соотношения полов в сторону избытка самок. Такой же сдвиг происходит, если инбридинг осуществляется лишь в некоторых поколениях, чередуясь с аутбридингом (Мэйнард Смит, 1981). Подход Гамильтона позволяет интерпретировать некоторые особенности системы размножения у перепончатокрылых общественных насекомых. Ещё один интересный вывод Гамильтона касается генетической инертности Y-хромосомы у животных. Он считает, что отсутствие генов в Y-хромосоме объясняется тем, что в прошлом действовал отбор на подавление сцепленных с Y-хромосомой генов, вызывающих мейотический драйв (Hamilton, 1967).

Вызывающие мейотический драйв гены в половых хромосомах могут также приводить к эволюции механизма определения пола. Например, если в популяции получает широкое распространение Y-хромосома, вызывающая мейотический драйв, то возникает отбор в пользу переопределения пола XY особей в женский. Если гетерохромосомная дифференциация между X и Y-хромосомами не очень велика, то может случиться, что роль “половых” перейдет к другой паре хромосом, то есть к аутосомам. В этом плане очень интересна работа Вагонера, Макдональда и Чильдерса (Wagoner et al., 1974), в которой приведен пример существования двух разных механизмов определения пола у домовой мухи *Musca domestica*.

Фишер учел различие в затратах на производство мужского или женского потомства, но не принял во внимание тот факт, что в некоторых случаях выгоднее производить потомство какого-то одного пола.

По мнению Калмуса и Смита (Kalmus, Smith, 1960), значение третичного соотношения полов 1 : 1 оптимально, поскольку максимально облегчает встречу особей противоположного пола и снижает степень инбридинга. Их теория не в состоянии объяснить наблюдаемые отклонения значений вторичного соотношения полов у многих видов от 1 : 1, а также его изменения в зависимости от различных факторов.

Гипотеза Трайверса и Уилларда (sex-allocation). Трайверс и Уиллард (Trivers, Willard, 1973; West, 2009) обратили внимание на то, что если существует бóльшая дисперсия в приспособленности у одного пола, чем у другого, если родительская забота больше для более приспособленной части потомства, то родителям, способным на большие затраты на потомство, будет выгоднее производить больше потомство того пола, у которого выше дисперсия по приспособленности, а родителям с малыми возможностями—потомство пола с малой дисперсией. Как применение этой идеи, они рассмотрели полигамные виды млекопитающих, у которых дисперсия по репродуктивному успеху у самцов может быть больше, чем у самок. Они предсказали, что самки в хороших условиях размножения должны производить больше сыновей, а в менее благоприятных условиях—дочерей. В их работе рассматриваются данные, относящиеся к таким видам, как олень (Robinette et al., 1957), свинья (Maurer, Foote, 1971), овца (Rasmussen, 1941), собака (Ludwig, Boost, 1951), тюлень и человек (Shapiro et al., 1968), показывающие, что соотношение полов меняется в предсказанном теорией направлении.

За время существования гипотезы, она подверглась интенсивной проверке и значительной критике. Большинство авторов согласны только в одном, что результаты экспериментов трудно интерпретировать из-за их неоднородности (Frank, 1990; Brown, 2001). Мета-анализ, проведенный Камерон (Cameron, 2004) показал, что из 422 тестов только 34 % поддерживают гипотезу, в 5 % поддержка была незначительна, а в 8.5 % тестов показали результаты противоположные предсказанным. Поддержка гипотезы значительно улучшалась (74 % и больше) если учитывалось только состояние матери в период зачатия. Аналогичные результаты были получены Шелдоном и Вестом (Sheldon, West, 2004).

В работе Фримана и др. (Freeman et al., 1976) изучено соотношение полов в природных популяциях двудомных растений: солянки *(Distichlis spicata)*, василисника *(Thalictrum fendleri)*, ясенелистного клена *(Acer negundo)*, “мормонского чая” *(Ephedra viridus)* и кустарника *Atriplex confertifolia*. У всех пяти видов они обнаружили избыток мужских растений в более сухих и освещенных местах и избыток женских в увлажненных и затененных местообитаниях. Различия в соотношениях полов достаточно велики: для василисника, например оно варьирует от 0.80 в сухих местах до 0.19 в местах влажных и затененных. Механизм явления остается неясным. Обсуждая результаты этих авторов Мэйнард Смит (1981) считает, что трудно представить как такая система могла возникнуть эволюционно за счет разной смертности полов, так как смертность потомства определяется скорее геномом самого потомства, а не родителей; если это так, то как могут закрепиться в популяции гены, благоприятствующие гибели мужских растений в увлажненных местах, а женских—в сухих? И приходит к выводу, что более правдоподобной представляется гипотеза определения пола внешними условиями среды. Тогда возникает вопрос: почему определение пола внешними факторами не распространено шире, чем это имеет место в действительности.

И Мэйнард Смит (11978) приходит наконец к догадке, что “родителям может быть выгодно производить потомство пола, более редкого в данной местности”. И приводит в пользу такого предположения наблюдения Снайдера (Snyder, 1976) за популяциями североамериканского сурка *Marmota monax*. В природных популяциях этого зверька соотношение полов молодых половозрелых животных близко к 1 : 1. Когда Снайдер изъял из одной популяции примерно половину репродуктивных самок, то на следующий год соотношение полов среди молодых особей оказалось 40 ♂♂ : 89♀♀, то есть наблюдалась компенсация нарушения соотношения полов.

* * *

Таким образом, существующие теории эволюции соотношения полов не в состоянии объяснить ни известных фактов в этой области, ни тем более предсказать новых. Для них характерна недостаточная общность и неспособность объяснить весь комплекс проблем, связанных с соотношением полов,—наблюдаемые отклонения его значений в ту или другую сторону, а также зависимость его изменения от различных факторов, таких как возраст родителей, условия их жизни, питание, голодание, наличие войн, климатические условия.

Беспомощность существующих теорий обусловлена тем, что они не опираются на единую эволюционную логику общебиологического явления. Как правило, они исходят из ошибочных представлений о том, что для третичного соотношения полов оптимумом является всегда пропорция 1 : 1, что первичное и вторичное соотношения полов—характерные для вида константы, независимые от условий среды.

Глава 3

Загадки раздельнополости: Половой диморфизм

“Мужчины с Марса, женщины—с Венеры”
Дж. Грей (1982)

“Обратный” половой диморфизм по размеру у хищных птиц, у которых самки в некоторых случаях в два раза больше самцов, давно являлся загадкой для экологов. … В обзоре Mueller and Meyer (1985) приведено 20 гипотез!

Четко выраженный половой диморфизм наблюдается во многих группах животных и растений, на всех уровнях организации. Некоторые виды, такие как змеи, почти не имеют никакого полового диморфизма, тогда как другие доходят в этом отношении до очень эффектных крайностей.

В связи с полом признаки организмов можно разделить на три группы. Первая группа—это признаки, по которым нет никакой разницы между мужским и женским полом, поэтому половой диморфизм по этим признакам в норме отсутствует. К ним относится большинство видовых признаков (число органов, конечностей, общий план и принципиальное строение тела и многие другие).

Вторая группа—это те характерные признаки, которые присущи только одному полу, а у другого отсутствуют. Половой диморфизм такого рода можно назвать *“организменным”*, поскольку он носит абсолютный характер, и отличает любую мужскую особь от любой женской. Сюда относятся все первичные и вторичные половые признаки (внутренние и наружные половые органы, молочные железы, борода у человека, грива у льва, а также многие хозяйственно-ценные признаки: продукция яиц, молока, икры). Количественная оценка такого признака и характер его распределения в популяции имеют смысл только для одного пола.

Третья группа—это признаки, которые имеются у обоих полов, но выражены у них в разной степени или встречаются в популяции в зависимости от пола с разной частотой. Эту группу признаков по выраженности полового диморфизма можно считать промежуточной между первой и второй. Половой диморфизм по этим признакам носит не абсолютный, организменный характер, а популяционный (разное распределение признака у мужского и женского пола в популяции). *Популяционный* половой диморфизм может существовать по таким признакам, как рост, вес, размеры и пропорции, многие морфофизиологические и этолого-психологические признаки.

Половой диморфизм и генетические различия. В том случае, когда гены, контролирующие формирование того или иного признака, локализованы в аутосомах, наследование осуществляется независимо от того, кто из родителей (мать или отец) является носителем изучаемого признака. Наличие половых хромосом меняет характер наследования признаков. Гены (и связанные с ними признаки), локализованные в Y-хромосоме, передаются только по мужской линии. Гены находящиеся на негомологичном участке X-хромосомы передаются обоим полам, но у самцов будут проявляться даже в том случае, если они рецессивны. Самки наследуют две X-хромосомы и имеют возможность компенсации дефектных генов. Одна из X-хромосом подвергается инактивации (тельце Барра), считается что для компенсации дозы генов. В разных клетках организма может инактивироваться одна и та же или разные X-хромосомы, в последнем случае наблюдается мозаичное проявление признаков.

Известны несколько общих закономерностей, связаных с половым диморфизмом:

(1) Система спаривания: полигамные виды имеют более выраженный половой диморфизм чем моногамные. Самцы имеют большие размеры, потому что крупное тело помогает самцам в борьбе за самку. При моногамной системе размножения со слабой конкуренцией за самок, самцы и самки имеют близкие размеры.

(2) Половой диморфизм по размеру увеличивается с увеличением размеров тела когда самцы больше самок, и уменьшается с увеличением средних размеров тела, когда самки больше самцов (Правило Ренча) (Rensch, 1959). Правило было выведено на основе анализа 40 независимых филогенетических линий наземных животных, преимущественно позвоночных. Примеры линий, которые следуют правилу включают приматов, ластоногих и парнокопытных (Fairbairn, 1997). Причины такой картины до сих пор не ясны. Почему самцы намного больше самок у больших животных, и почему в той же филогенетической линии у видов с маленькими размерами самцы такого же размера или даже меньше самок (Rensch, 1959; Andersson, 1994; Fairbairn, 1997)?

(3) Наземные виды имеют как правило больший половой диморфизм чем древесные разновидности. Возможно конкуренция между самцами у наземных разновидностей больше зависит от размера тела.

(4) Как в пределах одного вида, так и среди родственных видов животных (как позвоночных, так и беспозвоночных) и растений, самцы часто очень сильно отличаются друг от друга, тогда как самки могут быть практически не различимы (Willson, 1991). Это заметил ещё Ч. Дарвин. Он же считал, что возникновение полового диморфизма и образование видов могут быть результатом одних и тех же процессов.

(5) Социальная структура. Половой диморфизм больше выражен в сообществах где отдельные самцы конкурируют между собой по сравнению с сообществами в которых самцы могут объединяться в группы. Интенсивность конкуренции, возможно, та же, но тип ее меняется. При одиночной конкуренции размеры тела и клыков могут быть важными в приобретении и охране гарема, при групповой конкуренции, коалиция сотрудничающих мужчин может быть важнее в нанесении поражения доминирующим особям и приобретения партнеров для спариваний. Разумность приобретает большее значение чем размер.

Обратный половой диморфизм по размеру тела. У большинства насекомых, амфибий, рыб и змей, а также у некоторых птиц, самки больше самцов. У птиц это в основном хищных птицы (*Accipitriformes* и *Falconiformes*), совы (*Strigiformes*), поморниковые (*Stercorariidae*), фрегаты (*Frigatidae*), и олуши (*Sulidae*).

Для объяснения обратного полового диморфизма приходится искать факторы полового отбора для которых предпочтительны малые размеры тела. В качестве таких факторов приводят вес у пауков, которым приходится забираться на высокие деревья (Moya-Laraño et. al., 2002) и подвижность необходимая для демонстрации искусства полета у хищных птиц (Székely et. al., 2004).

Приводят также факторы способствующие отбору бóльших размеров у самок: необходимость откладывать большие яйца, защищать гнездо и заботиться о потомстве (Andersson, 1994). Предложено более 20 гипотез и несмотря на это вопрос ещё далек от разрешения. Следует отметить, что поскольку отбор действует на оба пола в одно и тоже время нужно объяснить не только почему один из полов относительно меньше, но также и почему другой пол относительно больше (Székely et. al., 2004).

Андерсон и Валландер (Andersson, Wallander, 2004) достаточно близко подошли к формулировке "*Филогенетического правила полового диморфизма:* (Гл. 10) предположив корреляцию изменений между полами в результате действия отбора. По их мнению женский пол следует за изменениями мужского за счет генетических корреляций (genetic correlations). В результате таких изменений увеличение мужского пола и последующее увеличение женского ведет к укрупнению вида в целом и к увеличению относительной разницы между полами, и наоборот.

Растения. Многие двудомные растения имеют половой диморфизм не только по признакам, связанным с полом (структура цветков, их расположение), но и по морфологии, архитектуре, физиологии и жизненному циклу. Хотя достаточно хорошо установлено, что мужские растения более привлекательны (имеют более крупные цветки и в большем количестве), не совсем ясно как возник такой половой диморфизм. Традиционное объяснение включает отбор зависящий от опылителей.

Половые различия у человека

Анатомия

У людей, по видимому, половой диморфизм уменьшался в процессе эволюции. Так мужчины некоторых из предков человека (Australopithecus afarensis), были почти в два раза больше женщин. Такие существенные различия в размере тела между полами указывают на полигамную систему размножения (Clutton-Brock, Harvey 1976). Физическое доминирование мужчин и женское подчинение может быть древним явлением (Margulis, Sagan, 1991). В среднем, женщины меньше весят, имеют меньший размер органов, меньший кровоток и более высокую пропорцию жира по сравнению с мужчинами. Современные мужчины имеют немного больший размер черепных костей и пропорционально большую длину конечностей, что демонстрирует половой диморфизм, соответствующий их большему размеру тела. Мускулы составляют 42% от общей массы в мужском организме и только 36% в женском.

Мозг. Человеческий мозг также демонстрирует общие анатомические особенности полового диморфизма. Женский череп больше похож на череп младенца чем, мужской череп. Средний вес мозга у мужчин—1.385 г (2% от массы тела), в то время как у женщин—1.265 г (2.5% от массы тела). Промежуточная область на стороне мозга, известная как париетальная область (имеет сенсорное-моторное представление) больше у мужчин. Затылочная доля (задняя часть мозга) имеет одинаковый размер у обоих полов. Недавнее нейропатологическое исследование показало, что женщины имеют большие размеры передней и средней комиссуры (Allen, Gorski, 1991). Мозжечок у женщин значительно больше, чем у мужчин. Мозжечок является наиболее древней частью мозга.

Исследования полушарной асимметрии мозга привели к предположению, что половые различия в вербальных и пространственных способностях могут быть связаны с разным распределением этих функций между полушариями у мужчин и женщин. При повреждениях левого полушария, в результате кровоизлияния или опухоли, или при оперативном удалении части височной доли по поводу эпилепсии, нарушение вербальных функций у мужчин бывает гораздо больше, чем у женщин. Аналогичные повреждения правого полушария также приводят к большему нарушению функций невербального характера у мужчин по сравнению с женщинами (McGlone, 1978). Был сделан вывод, что у женщин языковые и пространственные способности представлены более билатерально, чем у мужчин (Спрингер, Дейч, 1984; McGlone, 1980).

У мужчин значительно чаще, чем у женщин обнаруживается также преимущество правого уха, левой руки (у правшей) при тактильном узнавании предметов (дигаптическая стимуляция) (Спрингер, Дейч, 1984). Обнаружен половой диморфизм по соотношению длин левой и правой височных плоскостей (Wada, 1975). Половые различия отмечаются в анатомических, клинических, дихотических, тахистоскопических, электрофизиологических и психологических исследованиях полушарий. Большинство авторов согласны, что латерализация полушарий четче выражена у мужчин.

Существует тесная связь асимметрии мозга с полом. Ещё в XIX веке Крайтон-Браун (Crichton-Brown, 1880) высказал гипотезу, что тенденция к асимметрии двух полушарий сильнее у мужчин. Противоположную гипотезу высказали Баффри и Грей (Buffery, Gray, 1972). В настоящее время большинство авторов поддерживает первую гипотезу.

С открытием половых различий в латерализации мозга появилась надежда понять и объяснить психологический половой диморфизм: разные способности и склонности мужчин и женщин, разную профессиональную пригодность и профессиональные предпочтения, разную обучаемость и сообразительность.

Физиология

Мужчины имеют скорость метаболизма на 5–6% выше чем у женщин, и с самого раннего возраста более активны. Жизненная емкость легких у мужчин в среднем на 25% больше, чем у женщин. Масса сердца, объем циркулирующей крови (на 5–7%), концентрация эритроцитов, гемоглобина и фибриногена в крови также выше. Мужские легкие трудятся больше на 20%, а сердце—на 15%, мужские почки работают быстрее.Эти особенности связаны с меньшим потреблением кислорода жировой тканью, метаболизм которой менее интенсивен, чем в других тканях (Ткаченко, 2001).

Женщины выносят все виды условий понижающих жизнеспособность лучше мужчин: голод, усталость, шок, болезни и др. Американский антрополог Дональд Грейсон в своих работах пишет, что в экстремальных ситуациях выживает больше женщин. Например, после землетрясения в Спитаке живыми из-под завалов было спасено в 1.5 раза больше женщин. Как уже отмечалось в **Гл**. 2, женский эмбрион имеет больше шансов на выживание, чем мужской, число выкидышей мужского пола—на 20% больше.

Стресс. Женщины реагируют стрессом на меньшие стимулы, но при этом легче переносят стресс: давление у них повышается не так резко, и адреналина в кровь поступает меньше, чем у мужчин. Существуют данные о большей мощности механизмов антистрессорной защиты у женщин, в частности антистрессорной активности эстрогенов (Анищенко, 1991).

Половые различия в иммунном ответе. Увеличенная продукция антител была обнаружена у девочек (Michaels, Rogers, 1971), однако у взрослых в ответ на введение вакцин таких различий не было обнаружено (Vranckx et. al., 1986). Уровни иммуноглобулина M (IgM), но не IgG в плазме были значительно выше у женщин (Lichtman, Vaughan, 1967).

ОСЯЗАНИЕ

Осязание развито у женщин гораздо сильнее: даже наименее чувствительная к прикосновениям женщина превосходит в этом плане наиболее чувствительного мужчину. На коже женщины на 15% больше нервных окончаний. Потому они обладают повышенной тактильной чувствительностью: любят, когда их поглаживают, и сами обожают прикасаться. Эту привычку провоцирует гормон окситоцин, участвующий в стимуляции работы мозга.

ОБОНЯНИЕ

С эволюционной точки зрения обоняние одно из самых древних и важнейших чувств, при помощи которого животные ориентируются в окружающей их среде. Этот анализатор является одним из главных у многих животных. “Он предшествовал всем другим чувствам, с помощью которых животное могло на расстоянии ощущать присутствие пищи, особей противоположного пола или приближение опасности” (Милн, Милн, 1966; Корытин, 2007). В отличие от других органов чувств, обоняние нельзя прямо измерить. Изучение обоняния основывается на непрямых измерениях ощущения запаха, таких как величина (“Насколько силен этот запах?”), определение порога восприятия (то есть при какой силе начинает ощущаться запах) и сравнительная оценка (“На что похож этот запах?”).

Обоняние зависит от пола и женщины обычно превосходят мужчин по чувствительности, узнаванию и различению запахов (Brand, Millot, 2001). В очень небольшом количестве работ отмечено превосходство мужского пола (Bailey, Powell, 1885; Amoore, Venstrom, 1966; Venstrom, Amoore, 1968). В среднем женщины сильнее ощущают сверхпороговые концентрации веществ (см. обзор Doty, 1986), что было показано для запахов влагалища (Doty et al., 1975), подмышек (Doty et al., 1978), и рта (Doty et al., 1982). Женщины также значительно чаще мужчин страдают от запахов обычных химических веществ и парфюмерии (какосмия). Наиболее острым обоняние делается в период незадолго до и после овуляции, например чувствительность к мужским феромонам возрастает в тысячи раз (Navarrete-Palacios et al., 2003). Обоняние также существенно усиливается во время беременности.

У новорожденных обоняние развито сильно, но за один год жизни оно теряется на 40-50%. Исследование проведенное на основе опроса 10.7 млн человек показало уменьшение чувствительности обоняния с возрастом по всем 6 исследованным запахам (Gilbert, Wysocki, 1987). Способность к различению запахов также уменьшалась. Влияние возраста было более значимо, чем влияние пола, причем женщины сохраняли обоняние до более старшего возраста чем мужчины (Doty, et al., 1978). С возрастом происходит атрофия обонятельных волокон и их количество в обонятельном нерве неуклонно уменьшается (Блинков, Глезер, 1964; Smith, 1942). В филогенезе обоняние человека ухудшается.

ЗРЕНИЕ

Глазомер у женщин развит хуже, чем у мужчин. Женщине труднее определить расстояние до какого-то предмета, особенно в сумерках. Однако, периферийное зрение у женщин развито лучше, что позволяет замечать все мелочи, даже не поворачивая головы. Они отчетливо видят сектор по меньшей мере в 45 градусов с каждой стороны головы, то есть вправо-влево, а также вверх и вниз. Эффективное периферийное зрение многих женщин достигает полных 180 градусов. Глаза мужчины больше, чем у женщины, и его мозг обеспечивает ему “туннельное” видение, что означает способность видеть четко и ясно прямо перед собой на большое расстояние, то есть его глаза можно уподобить биноклю.

Эволюция зрительной системы. Общие предки наземных и высших позвоночных (~360 млн лет назад) имели 4-х компонентное цветовое зрение, позволяющее воспринимать ближний ультрафиолет, синюю, зелёную и красную части спектра. Четыре фотопигмента сохранились до наших дней у птиц, рептилий и некоторых рыб (Yokoyama, Radlwimmer, 2001).

Предполагается, что в течение мезозойского периода ранние млекопитающие, имели мелкие размеры и сумеречный образ жизни. В таких условиях зрение для ориентации в пространстве становится второстепенным по отношению к обонянию и слуху, поэтому у большинства млекопитающих только два вида цветовых рецепторов (колбочек) и они имеют нецветовое зрение. Расширение экологической ниши млекопитающих и переход части видов к дневному образу жизни, привело к появлению третьего типа колбочек, отвечающих за восприятие средней, зеленочувствительной области спектра.

Некоторые люди могут быть носителями мутантных генов, ответственных за образование четвертого фотопигмента, которые находятся на X хромосоме. При этом, способность видеть больше цветов может развиться у женщин если один тип цветовых рецепторов будет активен на одной X хромосоме, а другой тип—на другой.

СЛУХ И ГОЛОС

Улитка внутреннего уха является очень древним образованием и служит только для восприятия слуха. Возникновение функции восприятия акустических сигналов, по-видимому, предшествовало появлению голосовой эмиссии. Голос возник из структур, функция которых изначально заключалась в обеспечении жизнедеятельности организма (дыхание и питание), и лишь вторично адаптированных в процессе эволюции для эмиссии голоса. Поэтому очень возможно, что на протяжении многих миллионов лет слух предшествовал фонации. Голосовая эмиссия эволюционировала таким образом, чтобы иметь физические характеристики, соответствующие слуховому окну. У человека это окно находится в рамках между 15 и 20000 Гц, с оптимальным восприятием звуков в зоне около 400–6000 Гц и от 0 до 130 дБ.

Эволюция слуха. Мастертон (Masterton, et al., 1969) сравнил эволюцию слуха у человека и филогенетического ряда из 4 примитивных млекопитающих: опоссума (*Didelphis virginiana*), ёжа (*Hemiechinus auritus*), тупайи (*Tupaia glis*) и галаго (*Galago senegalensis*). Были также использованы аудиограммы многих других видов. По большинству использованных параметров было показано превосходство других видов млекопитающих по сравнению с человеком. Так 35% рассмотренных видов имели большую чувствительность (нижний порог восприятия), все виды имели большую чувствительность в области высоких частот (в среднем на 1.5 октавы выше) и 25% видов имели большую площадь слухового восприятия. Так например, собачьи уши воспринимают звук в ультразвуковой области, имеющий частоту до 50–100 кГц.

Чувствительность в области высоких частот (выше 32 кГц) была характерна для предков млекопитающих и для примитивных млекопитающих живущих в настоящее время. Это было связано с их небольшими размерами тела и соответственно, с маленьким расстоянием между ушами (характерно для всех млекопитающих Мелового периода). Для определения направления звука они полагаются на разницу в его частоте, так как даже небольшое расстояние между ушами позволяет зарегистрировать разницу в частоте при высоких частотах. В эволюции человека увеличение расстояния между ушами привело к появлению другого механизма определения направления звука—по разнице во времени его регистрации правым и левым ухом. Этот механизм устранил необходимость слышать высокие частоты, что привело к снижению верхнего порога до уровня немлекопитающих позвоночных.

В процессе эволюции, слух человека в области низких частот заметно улучшился. Чувствительность в области низких частот, достигнутая на ранних стадиях развития человека, в дальнейшем практически не менялась оставаясь на уровне достигнутом в Эоцене. В то же время происходило ухудшение чувствительности в области высоких частот. Диапазон слухового восприятия, достигнув максимума в Эоцене за счет распространения в область низких частот, уменьшается и продолжает уменьшаться до настоящего времени за счет потери чувствительности в области высоких частот.

Корсо (Corso, 1959) показал, что в среднем женщины слышат лучше мужчин. Они также хорошо различают звуки в области высоких частот. У женщин лучше развит музыкальный слух: 6 из 10 женщин и только 1 из 10 мужчин могут правильно повторить мелодию.

Во время внутриутробной жизни младенец лучше приспособлен слышать высокочастотные звуки голоса матери, чем низкочастотные звуки голоса отца. С возрастом слуховая чувствительность уменьшается распространяясь с высоких частот на низкие. Так ребенок слышит звук с частотой до 30 кГц, у подростка (до двадцати лет) восприимчивость снижается до 20 кГц, а к шестидесяти годам—до 12 кГц. У мужчин по сравнению женщинами снижение слуха происходит в более раннем возрасте и в большей степени (Fozard, 1990).

Голос. Развитие голоса с возрастом характеризуется изменениями высоты (основной частоты), громкости и тембра. Основную частоту можно использовать как показатель зрелости голоса. У многих видов голос позволяет судить о репродуктивном состоянии особи.

У человека высота голоса связана с привлекательностью как мужчин, так и женщин (Collins, 2000; Collins, Missing, 2003). Мужчин привлекают женщины с более высокими голосами, что возможно ассоциируется с молодостью и плодовитостью. Женщины напротив находят мужчин с низкими голосами более привлекательными и сексуальными. В моменты наибольшей фертильности в течение овуляторного цикла предпочтение женщинами мужчин с низкими голосами увеличивалось (Putz, 2005). Такие мужчины имели больший репродуктивный успех (больше детей) (Apicella, 2007).

Как одно из последних эволюционных приобретений, голос у человека имеет максимально выраженный половой, возрастной и латеральный диморфизм. Диапазон голосов у женщин (~180 *гц*) шире, чем у мужчин (~120 *гц*) и сдвинут в сторону высоких частот—от сопрано (340 *гц*) до контральто (160 *гц*) у женщин и от тенора (200 *гц*) до баса (80 *гц*) у мужчин.

Психологический половой диморфизм

Психологический половой диморфизм проявляется во многих сферах: разные способности и склонности мужчин и женщин, разная профессиональная пригодность и профессиональные предпочтения, разная обучаемость и сообразительность. Обследование детей разного возраста показало, что на ранних этапах онтогенеза (примерно до 7 лет) девочки в своем интеллектуальном развитии опережают мальчиков. Девушки раннего и среднего подросткового возраста значительно превосходят мальчиков по вербальным (языковым) способностям, и в частности, более чем в два раза по величине словарного запаса (Hyde, Linn, 1988; Cohn, 1991). В дальнейшем эти различия сглаживаются, и взрослые мужчины и женщины по усредненным показателям интеллектуального развития отличаются мало. Однако, число мужчин на обоих концах нормального распределения, построенного по результатам измерения коэффициентов интеллектуальности (IQ), заметно превосходит число женщин. На основе подобных исследований было сделано заключение, что диапазон умственных способностей мужчин значительно шире (Lehrke, 1978; Benbow, Stanley, 1980; Mosiey, Slan, 1984; Rothman, 1988).

Мужчины и женщины отличаются не только диапазоном разброса умственных способностей, но и качественно. Например, по вербальным способностям во всех возрастных группах более высокий уровень наблюдается у женщин. По данным МакКоби и Жаклин (MacCoby, Jakline, 1972), в раннем детстве речевые навыки у девочек развиваются быстрее, чем у мальчиков. Девочки начинают говорить на 2–6 нед раньше мальчиков и все предшкольные годы сохраняют первенство по артикуляции, понятности, вразумительности речи, которая у них по своему звучанию и модальности стоит ближе к речи взрослых (Wellman, 1931; Goodenough, 1957; Darbey, 1961). У девочек по сравнению с мальчиками более выражена беглость речи, им лучше даются письменные и устные языки (Hall, 1985; Kelly, Britton, 1996). Девочки обладают более развитыми эстетическими вкусами, у них лучше развита речь и более тонкая координация (McNemar, 1942; Maccoby, Jakline, 1974; Watson, 1991).

Мировой рекорд по скорости речи принадлежит женщине из Нью-Йорка—603 **слова в минуту**.

Мужчины в среднем могут произнести 225 **слов в минуту**.

Преимущества женщин установлены по разным показателям: речи в целом, беглости речи, правописанию, навыкам чтения и др. (Блинков, Глезер, 1964; Harris, 1978; McGlone, 1978,1980; Levy, 1978; Maccoby, Jaklin, 1974; Cole, 1997). Результаты женщин выше по кратковременной памяти. Отмечается также более высокая степень конформности мышления у женщин (McGlone, 1980).

С другой стороны, мальчикам лучше даются математика и счет и у них лучше развиты механические и пространственно-зрительные способности. В детстве у мальчиков и девочек наблюдаются примерно одинаковые способности (Maccoby, Jaklin, 1972), однако в школьные годы мальчики начинают проявлять более выраженную склонность к решению зрительных и пространственных задач и продолжают более успешно заниматься этой деятельностью, будучи взрослыми (Levine et al., 1999). Различные типы пространственных заданий включали мысленное вращение объектов, мысленное составление фигур из элементов, восприятие горизонтальности, распознавание форм, включенных в другие формы и оценка скорости движения объектов. Мальчики значительно лучше девочек понимают геометрические задачи. Мужчины лучше читают географические карты, ориентируются в визуальных и тактильных лабиринтах и на местности, легче определяют левое—правое. Наибольшие различия отмечены при мысленном вращении объектов, а также по трехмерным задачам по сравнению с двумерными (Halpern, 1992; Phillips, Silvermam, 1993). По многим тестам только 20–25% женщин имели результаты, превышающие среднее значение для мужчин.

У мужчин выше показатели в тестах на способность к пространственной ориентации (Harnqvist, 1997). Мужчины также чаще используют понятия сторон света и оценки расстояния до объектов, тогда как женщины используют относительные направления (такие как направо и налево) и ключевые точки на местности (Ward et al., 1986; Bever, 1992; Galea, Kimura, 1993).

Роли в обществе

Приходится признать, что мужчины преобладают во многих областях социальной жизни. Даже большой защитник женщин—А. Монтаг (Montagu, 1968) пишет: “Факт состоит в том, что намного большее число гениев, живописцев, поэтов, философов, ученых, и так далее, были мужчинами. Женщины, по сравнению с ними, представлены очень бедно. Где Леонардо [ДаВинчи], Микельанджело, Шекспиры, Галилеи, Бахи и Канты женского мира?... Сколько из них [женщин] были большими композиторами ...? Из композиторов—ни одного из первого разряда.”

Исключительная одаренность чаще встречается среди мальчиков; мальчики же преобладают среди победителей различных олимпиад (Lehrke, 1978). Обследование подростков обнаружило выраженные половые различия в математической одаренности в пользу мальчиков, причем эти различия возрастали с увеличением порогового результата. Так соотношение полов среди испытуемых, набравших 500 баллов было 2 : 1, 600 баллов,— 4 : 1, а 700 и более,— 13 : 1 (Benbow, Stanley, 1980). Мужчины превосходят женщин в игре в шахматы, в музыкальной композиции, изобретательстве и другой творческой деятельности (Harris, 1978; McGlone, 1980). Мало женщин среди сатириков, юмористов, комиков и клоунов.

Среди асоциальных личностей также больше мужчин. Они больше подвержены всем социальным порокам—азартным играм, пьянству, курению и наркомании. Больше мужчин среди хулиганов, преступников и террористов. Подмечено, что мальчиков подвергают более интенсивной социализации, чем девочек и тратят больше усилий на их воспитание (Maccoby, Jacklin 1974).

Работа

Распределение по полу для различных профессий зависит от многих факторов, включая: количество и типы образования, личное предпочтение, социальное представление о половых ролях; и в некоторых случаях дискриминацию. Доступные данные (см. например Wootton, 1997), за два прошлых десятилетия ясно указывают на два главных пункта. Во-первых, для многих профессий распределение по полу существенно сдвинулось. Во вторых, несмотря на эти сдвиги, женщины и

мужчины все еще по разному представлены в разных профессиональных областях: например очень много женщин работает в оффисах и сфере обслуживания, в то время как мужчины занимают непропорционально много позиций на производстве.

В настоящее время женщины и мужчины наиболее равномерно представлены среди менеджеров и профессионалов. Занятость лаборантов и продавцов также была примерно одинаковой. Различия по полу однако все еще сохраняются среди рабочих других главных профессиональных групп. Мужчины, намного чаще женщин (9 из 10 таких рабочих мест) были заняты в точном производстве, ремеслах и ремонте. Мужчины также были значительно больше заняты в охране (84%), сельском хозяйстве, лесоводстве и рыболовстве (80%), техническом обслуживании и на производстве. Только 1% автомехаников и плотников, а также 3% пожарных были женщинами. Профессии каменщика, электрика и сантехника на 98% заняты мужчинами. Инженеры и аналитики компьютерных систем в основном мужские профессии (90 и 70% соответственно).

И наоборот, в области административной поддержки женщины занимали 4 из 5 рабочих мест. Они также существенно представлены в сфере обслуживания, особенно в частной работе по дому. Женщины доминируют в медицине: 93% медсестер, 94% логопедов, однако только 30% врачей. В области медицины женщины предпочитают такие профессии как педиатрия, психиатрия, акушерство и анестезиологию. Мужчины с другой стороны предпочитают хирургию, ортопедию, урологию, и отоларингологию. “Врачи-женщины более счастливы не только когда они могут применить свои знания и навыки, но так же и когда они могут оказать психо-эмоциональную поддержку своим пациентам. Техническое выполнение лечения или хирургической процедуры не составляет их самую большую награду, как, это кажется, имеет место у мужчин. Мужчины больше заинтересованы исполнением работы и решением проблемы. (Montagu, 1968).”

Женщины преобладают в системе образования—они составляют 98% воспитателей детских садов, 83% преподавателей начальной и 60% учителей средней и высшей школы. Библиотекари, работники социальной сферы и психологи составляли соответственно 80, 75 и 65%.

Профессиональные различия были слабо выражены среди подростков в возрасте от 16 до 19 лет и в возрастой группе старше 65 лет. Наибольшее различие среди подростков в распределении по полу в 1995 году было по профессиям, не требующим высшего образования. Женщины в возрасте от 16 до 19 лет имеют высокую долю занятости среди продавцов, кассиров, секретарей, регистраторов, клерков, официанток и рабочих детской сферы обслуживания. Мужчины в возрасте 16–19 лет, имели большую пропорцию среди поваров, швейцаров и уборщиков, водителей грузовиков, рабочих сельского хозяйства и разнорабочих.

Распределение мужчин и женщин среди определенных профессий все ещё очень отличается друг друга, хотя и стало намного меньше чем 20 лет назад. Некоторые изменения произошли в течение Первой Мировой войны, когда женщины были вынуждены заменять мужчин в профессиях, которые традиционно считались чисто мужскими. Они работали водителями автобусов, проводниками, фабричными рабочими, чернорабочими, менеджерами и директорами. Многие из этих профессий традиционно считались чисто мужскими.

В некоторых областях, особенно где требуется тонкая аккуратная работа, женщины доказали своё превосходство над мужчинами. Как правило, женщины больше заинтересованы искать себя и применять свои способности в области человеческих отношений.

Наука и изобретательство

Изобретения сделанные женщинами никогда не превышали 2% от общего количества заявок, принятых американским Патентным бюро (Montagu, 1968). Единственное объяснение, которое автор может предложить относится только к области домашнего хозяйства (где женщины предполагается, должны быть экспертами): “... кроме других дел, женщины были настолько заняты использованием устройств, изобретенных мужчинами, что они не имели никакого времени в запасе, чтобы изобрести что-нибудь. ... мужчины часто имеют хорошие идеи о работе по дому в основном

потому что они не любят её делать. ... самый ленивый человек (мужчина) ... Он—тот кто выбирает кратчайшие пути и придумывает наиболее рациональные способы достижения цели.”

Изобретения, сделанные женщинами никогда не превышали 2% от общего количества заявок, принятых американским Патентным бюро

Женщин с кандидатской степенью, не говоря уже о докторах, гораздо меньше, чем мужчин. И совсем мала их доля в Российской академии наук. “Из восемнадцати отделений Российской Академии наук (444 академика и 667 членов-корреспондентов—по восемнадцати отделениям) только в семи есть академики и в одиннадцати—члены-корреспонденты, относящиеся к прекрасной половине человечества. По четырем же отделениям—общей физики и астрономии; ядерной физики; информатики, вычислительной техники и автоматизации; международных отношений—дамы среди действительных членов не “присутствуют” вообще” (О. Ушакова, 2000).

Среди нобелевских лауреатов также очень мало женщин и это видимо не случайно. По всем 6 категориям процент женщин не превышает 11% (см. **Табл**. 3.1 The Nobel Prize Internet Archive).

Table 3.1 **Нобелевские лауреаты**

Категория	Мужчин	Женщин	% Женщин
Физика (1901-2004)	170	2	1.2
Химия (1901-2004)	143	3	2.0
Физиология и медицина (1901-2004)	175	7	3.8
Экономика (1969-2004)	53	0	0
Мир (1901-2004)	93	12	11.4
Литература (1901-2004)	91	10	9.9

Среди биографий 280 ученых взятых из “Биографического словаря ученых” (Porter, 1994) было 273 (97.5%) мужских и только 7 (2.5%) женских, что свидетельствует о глубоких различиях в интеллектуальной сфере деятельности (Kanazawa, 2000).

Культура

По данным Миллера (Miller, 1999) мужчины производят в 20 раз больше джазовых альбомов (1800 альбомов выпущенных 685 мужчинами и 92 альбома—34-мя женщинами), в 8 раз больше картин (2979 картин выпущенных 644 мужчинами и 395 картин—95-ю женщинами) и в 3 раза больше книг чем женщины.

Спорт

Спорт—хороший индикатор экстремальных способностей человеческого тела. Исторически спорт был главным образом занятием мужчин и был вероятно первоначально связан с военным обучением. На Олимпийских Играх сначала не было никаких женских состязаний и, более того, женщинам запрещалось посещать игры под страхом смертной казни. До сих пор есть еще исключительно мужские виды спорта—бокс, автогонки, восточные единоборства, гольф, хоккей с шайбой, водное поло, тяжелая атлетика, борьба и парусный спорт. В некоторых из них женщины только недавно начали участвовать. Есть немного видов спорта только для женщин—аэробика, художественная гимнастика и синхронное плавание.

Проблема полового диморфизма в спорте не нова. Авторы относительно единодушно утверждают, что достаточно большая достоверная разница в пользу лиц мужского пола установлена в отношении соматических признаков, функциональных возможностей, силовых и скоростных показателей а также выносливости. Причем эти отличия, наблюдающиеся уже с ранних лет занятий спортом (8–10 лет), несколько затухают в фазе полового созревания (12–14 лет) и снова возрастают к этапу

спортивного мастерства. Преимущество мужчин по этим параметрам иногда достигает 10–20 % и более (Садовски, 1999). Наличие соревнований отдельно для мужчин и для женщин говорит о том же. Это также справедливо для некоторых видов спортивных состязаний, которые не требуют физической силы, например шахматы.

Религия

Десятилетиями исследователей озадачивала бóльшая религиозность женщин по сравнению с мужчинами. Данные по религиозности были собраны в 57 странах (см. Мировой Обзор Ценностей). Были включены основные мировые религии и такие страны как Соединенные Штаты, большинство европейских государств, Мексика, Бразилия, Аргентина, Япония, Китай, Индия, Южная Африка и Турция. Для всех 57 стран была подтверждена более высокая религиозность женщин.

Различия по полу обнаруживаются во многих культурах, и даже для преимущественно “мужских” религий, типа Ортодоксального Иудаизма. Нормы религиозности не только явление нашего времени. Это верно также как для древней Греции и Римской империи в которой первыми христианами были главным образом женщины, так и для средневековой Европы.

Эти результаты сходны для разных периодов времени, разных народов, религиозных традиций и культур, поэтому их объяснение должно быть общим, исключающим влияние большинства социальных и культурных факторов. Популярное объяснение состоит в том, что женщины более подвержены воспитанию и более покорны, и эта социализация делает для них принятие религии и моральных обязательств более вероятным. Другое объяснение, что женщины меньше работают вне дома и имеют больше свободного времени, чтобы участвовать в религиозных обрядах. Однако, множество исследований показало, что работающие женщины столь же религиозны как и те, кто сидят дома, и значительно более религиозны чем их приятели или супруги.

Недавние исследования свидетельствуют, что мужской атеизм так же как и криминальное поведение связаны с тем, что у мужчин слабее развита способность подавлять свои импульсивные желания, особенно те, которые влекут за собой немедленное вознаграждение и острые ощущения. Некоторые мужчины не думают далеко вперед и, таким образом, попасть в тюрьму или попасть в ад не имеет для них особого значения. “Не быть религиозным похоже на любое другое близорукое, опасное и импульсивное поведение, такое как нападение, грабеж, кража, убийство и насилие, которое избирают некоторые мужчины, преимущественно молодого возраста” (Stark, Miller, 2003).

Агрессия, войны, рискованное и криминальное поведение

Поведение женщин характеризуется большей осторожностью в отношениях с другими людьми, они отличаются бóльшим альтруизмом, эмпатией и коллективизмом. Мужчины значительно более агрессивны (Coie, Dodge 1997, Maccoby, Jacklin 1974), в 5 раз чаще совершают преступления и ответственны за большинство убийств (Buss 2005). Девять из десяти заключенных в тюрьмах— мужчины. Это одно из наиболее существенных различий, наблюдаемых в разных возрастных группах и во всех культурах. Мужчины чаще прибегают к физической агрессии (Bjorkqvist et al. 1994). Даже в случае самоубийства женщины прибегают к более мягким методам, таким как наркотики и снотворные, тогда как мужчины стреляются, вешаются и прыгают с высоких зданий.

Мужчины вдвое чаще женщин водят машину нетрезвыми, на 9% реже используют ремни безопасности, на 12% чаще курят, в 2 раза чаще становятся алкоголиками, в 2.5 раза чаще— наркоманами и на 70% чаще имеют оружие (Kaiser Permanente, 1995).

Агрессивное поведение коррелирует с уровнем тестостерона и у мужчин и у женщин, хотя прямой взаимосвязи не обнаружено. Так не было обнаружено существенных различий в уровнях тестостерона у агрессивных и неагрессивных людей. Агрессия также не возрастает в период полового созревания, когда уровни тестостерона повышаются (Albert et al., 1993).

Теории Полового Диморфизма

Было давно замечено, что:

(1) Полигамные виды, у которых самцы, как правило, не принимают участие в обеспечении и воспитании потомства, имеют более выраженный половой диморфизм (Darwin,1871; Fisher, 1958).

(2) В таких системах небольшое количество самцов спаривается с большинством самок (Bateman, 1948, LeBoeuf, 1972, 1974; Mackenzie et al., 1995). Многие самцы не участвуют в спаривании и поэтому их собственная выживаемость не влияет на выживаемость вида.

(3) У диморфных видов обычно можно встретить одну из двух моделей поведения: или самцы борются друг с другом и победитель "выигрывает" право спариваться с самкой, или самцы развивают признаки, привлекательные для самок.

(4) В обоих ситуациях такие признаки самцов могут снижать их возможности выживания.

Эти общие закономерности признаются большинством специалистов в области полового диморфизма.

Основной теорией, объясняющей с эволюционных позиций возникновение и развитие полового диморфизма до сих пор остается теория полового отбора Дарвина. В своей книге "Происхождение человека и половой отбор" Дарвин (Darwin, 1871) ввел концепцию полового отбора для объяснения возникновения вторичных половых признаков самцов у животных, которые могут снижать их выживаемость.

Теория полового отбора Дарвина

Дарвиновская теория полового отбора вызывала споры еще при его жизни. Неоднократно высказывалось мнение, что это самое слабое место Дарвиновского эволюционного учения. Уоллес в своей книге "Дарвинизм" (1911), оценивал теорию полового отбора как ошибочную. В последние десятилетия проблема полового отбора и полового диморфизма снова привлекает внимание исследователей и вызывает споры. При этом одни авторы считают, что "никаких особых теоретических проблем, касающихся полового отбора не существует" (Грант, 1980). Другие, наоборот, приводят много фактов, не находящих объяснения в рамках существующих теорий (Мэйнард Смит, 1981).

Половой отбор Дарвину представлялся как процесс, дополняющий более широко распространенный процесс естественного отбора. Он считал, что естественный отбор создал все адаптивные признаки вида в целом, общие для обоих полов, а также первичные половые признаки, непосредственно связанные с размножением. За рамками этой трактовки остается обширный класс специальных признаков, свойственных только одному (тому или другому) полу, то есть вторичные половые признаки. Такие признаки, зачастую не представляют собой приспособлений, благоприятных для вида в целом и не являются необходимыми для размножения. Считается, что ряд таких признаков, уменьшает приспособленность и выживание их обладателей (в основном, самцов), поэтому такие признаки должны убираться естественным отбором.

Дарвин считал, что вторичные половые признаки повышают вероятность успешного спаривания для их обладателей, то есть, теория полового отбора была введена для объяснения полового диморфизма. Он различал два явления, которые приводят к половому отбору: первое—конкуренция между самцами в борьбе за самку, и второе —выбор со стороны самки того или другого самца. [Конечно, в зависимости от условий и системы спаривания возможна и обратная ситуация—конкуренция между самками и выбор самок самцами.] Поэтому у животных теория полового отбора может объяснить существование полового диморфизма только двух категорий вторичных половых признаков: а) органов нападения у самцов, как орудий борьбы за самку, и б) признаков, привлекающих и возбуждающих особей противоположного пола. В первом случае предполагается наличие борьбы самцов за самок, причем самка достается победителю, то есть более сильному и лучше вооруженному самцу, который и передает эти свойства своему мужскому потомству. Во втором случае предполагается наличие выбора самками наиболее привлекательных самцов, которые сильнее возбуждают их звуками, яркими красками, плясками и запахами.

Ряд теорий обращают внимание на некоторые полезные качества признаков уменьшающих приспособленность. Например, большие рога, уменьшая подвижность, в то же время помогают защищаться от хищников, повышать иерархию в группе и улучшать репродуктивный успех. Возможно также, что размножение в ряде случаев важнее выживания, то есть оставить потомство и умереть лучше, чем не размножаться, но жить долго.

Выбор партнера может основываться на двух типах критериев: *генетических индикаторах* (отбор на "хорошие гены" и "здоровое потомство") и *эстетических показателях* (отбор на основе "хорошего вкуса" или с целью иметь "красивых сыновей"). К первому типу относится концепция форы (гандикапа) Захави, ко второму,—теории основанные на процессе "убегания" ("runaway").

"…**из** [**концепции форы**] **должна логически вытекать эволюция одноногих и одноглазых самцов**. "

Р. Докинз (1993).

Концепция форы (гандикапа) Захави. Была предложена А. Захави в 1975 году для объяснения полового диморфизма по признакам самцов, которые уменьшают их приспособленность. Так например, яркая окраска оперения и громкие песни самцов птиц делают их более заметными для хищников. Самец с ярко окрашенным оперением демонстрирует самке высокую приспособленность, то есть то, что он выжил, несмотря на "фору", которая была у менее заметных самцов. Другие признаки, например, голая кожа, могут демонстрировать, что данная особь не имеет паразитов или устойчива к ним.

Теория "убегания" ("runaway"). Предложена Морганом в 1903 г. и развита Фишером. В эволюции признаков, благоприятствующих половому отбору, может возникать положительная обратная связь, когда давление выбора со стороны самок двигает развитие признака до экстремальных значений, ухудшающих приспособленность самцов. Сила предпочтения самок обычно растет экспоненциально, пока не уравновесится давлением отбора и любые мутации признака в других направлениях, даже улучшающих приспособленность, не имеют шансов на успех, поскольку такие самцы будут гораздо реже выбираться как партнеры. Было показано, что такое поведение самок является эволюционно-стабильной стратегией (Fisher, 1930). Позднее, проверка теории Фишера на количественных моделях показала, что положительная обратная связь слишком слаба, чтобы вызвать наблюдаемые в природе экстремальные значения таких признаков (Ridley, 1994).

Гипотеза "красивых сыновей" ("sexy son"). Была предложена для улучшения модели порога полигинии ("polygyny-threshold"), при которой самки осуществляют выбор на основе качества территории, занимаемой самцом (Orians, 1969). Основана на предположении, что самки могут различать также индивидуальные качества самцов и выбирать "красивых" самцов с целью произвести "красивых сыновей", которые будут иметь больший репродуктивный успех (Weatherhead, Robertson, 1979).

В последующие годы работами многих исследователей признаки и механизмы полового отбора были существенно расширены, в частности за счет включения признаков не требующих внутривидовой конкуренции (см. Обзор и классификацию Мерфи (Murphy, 1998)).

Конечно выбор партнера может основываться на многих других важных параметрах: заботе о потомстве и ресурсах, плодовитости, оптимальной генетической дистанции и сходстве внешнего вида и поведения (Crawford, Krebs, 1998, p. 92). Кроме того, большинство животных имеют механизмы, обеспечивающие спаривание с партнерами своего вида, подходящего пола, возраста и в определенном месте и времени (Andersson, 1994). При этом, у самцов большее развитие получают признаки привлечения и завоевания самок, тогда как у самок больше развиваются признаки, ответственные за размножение. Результатом является появление полового диморфизма.

Критики идеи *генетических индикаторов* считают, что в ряде случаев такие гены должны очень быстро распространяться в группе (*парадокс тока*). На токах единичные самцы осуществляют большинство спариваний. При этом уже через несколько поколений все самцы должны иметь нужный признак и он должен стать безразличным для самок (Crawford, Krebs, 1998, p. 95). Однако,

исследования последних лет показали, что признаки, подвергающиеся половому отбору, имеют гораздо большую изменчивость и наследуемость, чем признаки, на которые действует естественный отбор (Pomiankowski, 1995). Чтобы быть выбранными, самцы вынуждены, по словам Миллера, “иметь окна, позволяющие самкам видеть качество их генов”. При этом самцы становятся как бы генетическим “ситом” вида, удаляющим плохие и оставляющим хорошие гены.

Теория полового отбора Дарвина имеет ряд слабых мест, которые характерны и для других теорий этой группы.

1. Половой диморфизм наблюдается часто по таким признакам, которые трудно связать с половым отбором, то есть помогать или в борьбе за самку, или выбору со стороны самки (например, форма листьев, степень облиствления и характер ветвления у растений). Следовательно, теория в лучшем случае применима только к животным и только к признакам, которые дают такие преимущества.

2. Половой отбор может способствовать крупному, сильному, лучше вооруженному или более привлекательному самцу в борьбе за самку, но не может поддерживать половой диморфизм по этим признакам, то есть непонятно, почему эти признаки передаются только мужскому потомству?

3. Для трактовки одного и того же явления приходится привлекать разную логику. Например, у одних видов птиц более крупные размеры самцов объясняются преимуществом в борьбе за самку, а более крупные размеры самок у других видов птиц—преимуществом откладывать крупные яйца. Но почему в первом случае не требуются крупные яйца, а во втором—борьба за самку, непонятно. Ещё труднее с этих позиций объяснить крупные размеры самок у некоторых млекопитающих: летучих мышей, кроликов, белок-летяг, хомяков, пятнистой гиены, карликового мангуста, некоторых китов и тюленей.

4. Другим камнем преткновения в теории полового отбора является зависимость полового диморфизма от структуры размножения популяции (моногамия, полигамия, панмиксия). В проявлении этой связи с половым диморфизмом по размерам отмечены две закономерности: а) половой диморфизм чаще наблюдается и резче выражен у полигамных видов, чем у моногамных; б) половой диморфизм увеличивается с массой тела. Удовлетворительного объяснения нет (Мэйнард Смит, 1981).

5. Трудно объяснить также существование заметного полового диморфизма у моногамов с соотношением полов 1 : 1. Дарвин считал, что самец, которого предпочитают самки, приступает к размножению раньше других, а это дает преимущества. Кроме того, самки, первыми готовые к размножению, вероятно, наилучшие брачные партнеры. Такие рассуждения неубедительны. У каждого вида существуют оптимальные сроки размножения, отклонения от которых в любую сторону невыгодны и отметаются стабилизирующим естественным отбором.

Теория всегда должна быть шире трактуемого явления (“**как одеяло—длиннее ног**”).

Слабость Дарвиновской и других теорий, объясняющих половой диморфизм как следствие полового отбора, результат методологической ошибки: широкое явление нельзя трактовать как следствие частного механизма.

Теория “саботажа самок”. Теория “саботажа самок” была предложена Джо Абрахамом, который отметил кризисную ситуацию в области пола (появление большого количества теорий). У полигамных видов значительная часть самцов может не участвовать в размножении, конкурируя в то же время с другими особями за пищу и другие ресурсы. По мнению Абрахама, самки специально выбирают самцов по признакам, которые увеличивают их смертность, поскольку смерть “лишних” (отстраненных от размножения) самцов оставляет больше ресурсов. Теория позволяет объединить признаки, помогающие в борьбе за самок и признаки, привлекающие самок, поскольку и те и другие повышают выживание самок и их потомства и освобождают их от внутривидовой конкуренции. Такое решение сводит половой отбор к естественному, позволяет

объяснить всю картину в рамках первоначальной теории эволюции и упразднить теорию полового отбора (Abraham, 1998). Теория Абрахама применима только для полигамных видов животных. Не совсем понятно также зачем самкам такой сложный и кровавый способ избавления от самцов когда гораздо дешевле это делать рожая больше дочерей.

Экологическая дифференциация полов

Дарвин предположил, что эволюция полового диморфизма может происходить не только под влиянием полового, но и естественного отбора (отметим, что некоторые авторы рассматривают половой отбор как специальную категорию естественного отбора, тогда как другие определяют его как отдельный процесс) (Darwin, 1871). Если самцы и самки занимают немного различные экологические ниши (возможно вследствие различий по размеру тела или активности, отобранных половым отбором), естественный отбор может благоприятствовать независимой адаптации каждого пола в направлении бóльших различий или большего подобия. Такая экологическая дифференциация полов, главным образом в отношении питания, может приводить например, к специализации по размерам потребляемой пищи. В любой ситуации раньше всего истощается “пища”, размеры которой типичны для данного вида, поэтому особи, питающиеся более мелкими или более крупными объектами, имеют больше шансов выжить. И если изначально существует различие полов по размерам, то экологическая пищевая дифференциация будет способствовать его усилению. Иногда половой диморфизм этого типа касается только органов питания (например, размер клюва у дятлов). Принципиальная возможность возникновения полового диморфизма в результате полоспецифической адаптации по питанию без привлечения конкуренции между самцами и самками у некоторых видов змей была показана Слаткиным и Шайном (Slatkin, 1984; Shine, 1989).

Процесс экологической дифференциации полов может объяснить увеличение или поддержание полового диморфизма, но не его возникновение. Кроме того, совершенно не ясно, почему такая дифференциация, по сути дела обычный дисруптивный отбор, должна быть связана с полом? Мелкие и крупные животные с этой точки зрения должны специализироваться независимо от пола, в зависимости только от размеров тела или клюва.

Другие Теории

Много теорий было предложено для объяснения половых различий у человека (Виноградова, Семенов, 1992). Биологическая группа теорий связывают особенности женщин с деторождением и кормлением, а мужские—с добыванием пищи и защитой. Так, по мнению Леви, то, что мужчины занимались охотой и руководили переселениями, привело к лучшему развитию у них пространственно-зрительных способностей, а вербальное превосходство женщин обусловлено тем, что они воспитывали детей, а это требует интенсивного общения (Levy, 1978). Склонность к изобретательству и увлеченность работой пытаются объяснить неспособностью мужчин зачинать и рождать детей. Мужское превосходство во многих областях деятельности, государственную и политическую власть, объясняют их физической силой и более агрессивным поведением (Montagu, 1968). Вебер (Waber, 1976) предположила, что они связаны не с полом как таковым, а с различиями в темпах развития мужчин и женщин. Такая трактовка может объяснить, в лучшем случае, половой диморфизм у детей и подростков, но не у взрослых. Понятно, что такие теории имеют ограниченную область применения и мало что могут предсказывать.

Формы раздельнополости и гомосексуальность

Еще сто лет назад немецкий психиатр О. Вейнингер (1902) в своей монографии “Пол и характер” отметил, что в природе нет ни идеального мужчины, ни идеальной женщины. Каждый человек несет в себе сочетание как женственности, так и мужественности. Совокупность этих составляющих в широком смысле формирует огромное множество переходных форм. Если мысленно взять прямую, на одном конце которой будут “идеальные” мужчины, а на другом—женщины, то в середине ее будет истинный гермафродит, наделенный признаками обоих полов. Между обозначенными точками находится целый спектр половых предпочтений.

Известные сексологи (Кон, 1988; Васильченко, 1990) и психиатры (Исаев, Каган, 1998, Bern, 1974) также подтверждают эмпирический вывод О. Вейнингера о наличии в человеческой популяции как мужеподобных женщин, так и женоподобных мужчин, а Фаусто-Стерлинг (Fausto-Sterling, 2000) предлагала выделить 5 полов.

Еще внутриутробно под воздействием половых гормонов у плода происходит *половая дифференцировка мозга* (ПДМ). Нарушение этого процесса у женских плодов вызывает *маскулинизацию*, что в тяжелых случаях ведет к изменению в дальнейшем свойственного женщине поведения. Изменяются материнский инстинкт, полоролевое поведение, сексуальная ориентация и степень двигательной активности. Выяснено, что самцы животных уже с раннего возраста более подвижны, что связано с внутриутробным воздействием половых гормонов на головной мозг. Маскулинизация мозга женских плодов может возникать под влиянием половых гормонов, некоторых лекарств и стресса.

Маскулинизация мозга может проявляться в детстве у девочек в нарушении полоролевого поведения (мальчишеские игры: машинки, пистолеты или лидерство в мальчишеской компании), в более старшем возрасте—в выборе “мужских” видов спорта (бокс, борьба, тяжелая атлетика, футбол), а в дальнейшем—и “мужских” профессий (летчик, моряк, пожарник, геолог, хирург). В половой сфере у таких женщин может снижаться либидо или изменяться половая ориентация.

Гомосексуальность норма или патология?

Явление гомосексуальности имеет многовековую историю. Выбор гомо-гетеро ориентации во многом определяется существующими в обществе взглядами и традициями. Так, древние греки, римляне, персы и мусульмане принимали и понимали гомосексуальность как неотъемлемую часть биологии и сексуального поведения человека.

Вплоть до начала 20-ого века в Европе и США превалировало мнение, о гомосексуальности как грехе или ереси. Во времена Инквизиции обвиненных в ереси часто также обвиняли в гомосексуализме и сжигали на костре. В те времена практически все психические болезни рассматривались как грех, поэтому, появление в 20-м веке медицинской модели, трактующей психические расстройства и в частности гомосексуальность, как болезнь, можно считать существенным сдвигом в понимании природы психических болезней человека.

В 60–70-х годах медицинская трактовка гомосексуальности подверглась критике как со стороны многих ученых (Szasz, 1965), так и со стороны обществ гомосексуалистов, считавших это одной из форм дискриминации. В 1973 году гомосексуальность была исключена из списка официально признаваемых Американской Психиатрической Ассоциацией психических расстройств, “мгновенно вылечив” миллионы американских геев и лесбиянок. Всемирная организация здравоохранения исключила гомосексуальность из списка психологических и поведенческих расстройств в 1993 г., Япония—в 1995 г., Китай—в 2001 г.

Правовая сторона вопроса также подверглась значительным изменениям. Многовековые законы, существовавшие в Англии, были в 1967 г. отменены Парламентом постановившим, что добровольные гомосексуальные акты между взрослыми не в публичных местах не нарушают никаких законов. В США в 1961 г. штат Иллинойс первым отменил подобные законы и многие другие штаты последовали этому примеру.

В современном обществе гомосексуалистов, в частности мужчин, ещё иногда арестовывают и помещают в тюрьму на основании обвинений в “преступлении против природы(!)” и “содомии”, наряду с различными другими формами социального неодобрения и дискриминации. Тем не менее, гомосексуалисты в остальном могут быть хорошо приспособлены к жизни в обществе, хорошо образованы и добиваться существенных успехов в различных профессиях. Многие внесли выдающийся вклад в музыку, драму и другие области. Немало известных исторических личностей—Платон, А. Македонский, Леонардо да Винчи, Микеланджело, О. Уальд, и П. И. Чайковский—считается были гомосексуалистами, а у женщин—Сафо, Г. Штейн и В. Вульф—лесбиянками. Высокую одаренность и достижения при этом нельзя считать аргументом в пользу “нормальности” гомосексуальности как таковой. Скорее это свидетельствует, что гомосексуальная ориентация может быть совместима с повышенным психо-эмоциональным и интеллектуальным уровнем (Carson et al., 1988).

Форд и Бич (Ford, Beach, 1951) обнаружили, что 2/3 из исследованных ими обществ (всего 191) были терпимы к гомосексуальности хотя бы в некоторой степени. Они же отметили, три общих правила: 1) как бы общество ни относилось к гомосексуальности, этот тип поведения всегда присутствует по крайней мере у некоторых членов; 2) гомосексуальность примерно в два раза чаще встречается среди мужчин (3–4% против 1–2% у женщин) 3) гомосексуальность не является доминирующей формой поведения. Также, в половых сношениях двух лесбиянок или двух гомосексуалистов, одно лицо всегда выполняет функции мужчины, другое—всегда женщины. Неясно растет ли процент гомосексуальных индивидуумов, или это является отражением более открытой политики общества в отношении секса.

Кинси (Kinsey et al., 1953) обнаружил, что гомо- и гетеросексуальность не являются строго разобщенными категориями. Существуют различные вариации поведения, занимающие различные положения по шкале “исключительный гетеросексуал – исключительный гомосексуал”. Некоторые люди имеют случайные гомосексуальные (или соответственно гетеросексуальные) контакты, другие имеют их в определенном возрасте. Анатомических различий между гомосексуалами и гетеросексуалами не выявлено (Perloff, 1965; Wolff, 1971). Где-то посередине находятся бисексуалы (люди имеющие контакты как со своим, так и с противоположным полом). Более того, гомосексуалы сами по себе не являются однородной категорией. Существуют различные виды (или “типы”) гомосексуального поведения (Bell, 1974).

Теории гомосексуальности

Генетические теории. В ряде исследований была обнаружена 100% конкордантность между монозиготными близнецами и только 15% между дизиготными (Kallman). Однако, другие исследователи не смогли подтвердить эти результаты. Пиллард и Вейнрих (Pillard, Weinrich) обнаружили 4-х кратное увеличение частоты гомосексуальности среди близнецов мужского пола, в то же время этот эффект не наблюдался у их сестер (см. обзор Taylor, 1992). Генетическая предрасположенность к гомосексуальности, если таковая существует, по-видимому, должна отметаться естественным отбором, хотя Киркпатрик отметил, что гомосексуальность могла эволюционировать как средство установления социальных контактов (Kirkpatrick, 2000).

Нейрогормональные теории. Известно, что разного рода пренатальные гормональные воздействия вызывают у животных некоторых видов гомосексуальное поведение мужского или женского типа. Избыток или недостаток мужских половых гормонов на ранних стадиях развития плода может приводить к изменению полового поведения (Money et al. 1984, Ehrhardt et al. 1985). Результаты по обнаружению различий в гормональных уровнях у взрослых крайне противоречивы (см. Ruse, 1988).

Психологические теории. Были инициированы работами З. Фрейда (1995). Основаные на врожденной предрасположенности всех людей к бисексуальности, эти теории рассматривают гомосексуальность как отклонение или ненормальность психосексуального развития ребенка и как следствие различных взаимоотношений ребенка с матерью или отцом (властные матери и слабовольные, пассивные отцы). Данные разных авторов противоречивы и не позволяют делать однозначных суждений (Bell et al., 1981).

Теории обучения и социологические. Эти теории объясняют возникновение гомосексуальности как следствие обучения или принятия социальной “роли”. Они исходят из положения что люди рождаются “сексуальными”, а не гомо- или гетеро- сексуальными, и основаны на наблюдениях бисексуального поведения у других видов и детей (Masters, Johnson, 1979).

Анализируя многочисленные наблюдения и исследования Хайд (Hyde, 1979) приходит к выводу, что не удается выявить ни одного фактора, который постоянно приводил бы к появлению гомосексуальности. И честно признает, что “... мы не знаем, что вызывает гомосексуальность.”

* * *

Можно заключить, что половой диморфизм—это общебиологическое явление, широко распространенное среди раздельнополых форм животных и растений и наблюдается по многим признакам. Поэтому теория, претендующая на его объяснение, должна быть общебиологической и охватывать все признаки, по которым наблюдается половой диморфизм. Существующие теории не удовлетворяют этому требованию, поэтому имеют слабую объяснительную и нулевую предсказательную способности. Они в основном пытались объяснить механизмы: как мог возникнуть и как поддерживается половой диморфизм? Но не ставили вопросов: что такое половой диморфизм? Каков его эволюционный смысл?

Глава 4

Загадки раздельнополости: Половой диморфизм в патологии

В Апреле 2001 г. отчет Института Медицины США "Изучение биологического вклада в здоровье человека" подтвердил существование различий между полами как по спектру характерных болезней, так и по тяжести течения патологических процессов.

Существует ряд заболеваний, которые преимущественно поражают людей того или другого пола. Например, диффузным токсическим зобом женщины страдают примерно в 7 раз чаще, чем мужчины, ревматическим митральным пороком сердца—в 3 раза, аппендицитом—в 2 раза. Наоборот подагра более чем в 10 раз чаще встречается у мужчин, язвенная болезнь желудка и двенадцатиперстной кишки—примерно в 3 раза, рак почек, желудка, рахит—в 2 раза. Анкилозирующие спондилиты, опухоли полости рта, языка, гортани, пищевода чаще встречаются у мужчин, а холециститы, желчнокаменная болезнь, тучность с диабетом, ревматоидные болезни—у женщин. Эти различия не ограничиваются только репродуктивным периодом. Например, расстройства органов дыхания чаще оказываются фатальными для мальчиков в возрасте до одного года, чем для девочек. По большинству причин смертности человека от болезней выявлено преобладание мужского пола (**Табл**. 2.1 **Приложение В**; Waldron, 1976).

Среди детей заикающихся, косоглазых, леворуких, дислектиков, страдающих недержанием мочи и кала, на каждую девочку приходится 4-8 мальчиков. Эти явления тесно связаны с асимметрией мозга и между собой. Например, при насильственном переучивании леворуких детей письму правой рукой, у них часто появляются невротические расстройства, умственная отсталость, дефекты речи, заикание, косоглазие, недержание мочи и кала (Бианки, 1985; Harris, 1978; McGlone, 1980).

Инфекционные и паразитарные болезни

Заболеваемость и смертность от инфекционных болезней до 5 лет разная у мальчиков и девочек: скажем от коклюша она выше у девочек, а от менингококкового менингита—у мальчиков. Более высокая смертность мужчин наблюдается почти от всех инфекционных болезней, за немногими исключениями (коклюш, кариес, некоторые гонококковые инфекции и др.) (Штерн, 1965).

Половые различия в иммунном ответе и чувствительности к паразитам были найдены у млекопитающих, включая человека, при этом в большинстве случаев самцы отличались меньшей иммунокомпетентностью и большей чувствительностью к паразитам чем самки (Olsen, Kovacs, 1996; Poulin, 1996; Schalk, Forbes, 1997).

Аутоиммунные болезни

Женщины имеют более сильную иммунную систему, которая повышает их устойчивость ко многим инфекциям. Вилочковая железа, у них в 3 раза толще, чем у особей мужского пола. В женском организме больше иммунных антител. При пересадках органов реакция отторжения у них выражена сильнее. В то же время они более чувствительны к аутоиммунным болезням, таким как зоб Хашимото, болезнь Грейвса (диффузный токсический зоб), рассеянный склероз, склеродерма, системная красная волчанка, ревматоидный артрит и диабет первого типа. Почти 75% больных аутоиммунными болезнями—женщины (*Autoimmune diseases in women*, 2002; **Табл**. 4.1).

Небольшое число аутоиммунных болезней поражают мужчин и женщин в равной степени—диабет первого типа, гранулематоз Вегенера, болезнь Крона и псориаз и совсем мало болезней, такие как анкилозирущий спондилит, поражают чаще мужчин (Porter et al., 2006).

Табл. 4.1 **Различия по полу в чувствительности к аутоиммунным болезням**.

Болезнь	Соотношение полов, ♂♂ : ♀♀
Зоб Хашимото	0.1
Диффузный токсический зоб	0.14
Системная красная волчанка	0.17
Склеродерма	0.33
Ревматоидный артрит	0.4
Рассеянный склероз	0.5
Диабет первого типа	1.0
Анкилозирущий спондилит	3.0

Причины половых различий не совсем ясны и могут включать такие факторы как половые различия в иммунном ответе, реакции на инфекцию, эффекты половых гормонов и генетические факторы, связанные с полом.

Эстрогены по разному влияют на разные аутоиммунные болезни. Например, во время беременности, когда уровни эстрогенов повышены, состояние женщин, страдающих красной волчанкой ухудшается (Petri et al., 1994). У больных ревматоидным артритом и рассеянным склерозом отмечается улучшение (Lockshin, 1989).

Алкоголизм

Потребление алкоголя и зависимость от него определяется как генетической предрасположенностью, так и совокупностью внешних и внутренних средовых факторов.

Этнические и культурные различия в употреблении алкоголя

Существуют этнические и культурные различия в распространенности зависимости от алкоголя. Среди восточных народов чаще, чем в европейских популяциях, встречается непереносимость алкоголя, аверсивная реакция, так называемый “флашинг” феномен. Это зависит от генетической структуры популяций, а именно—от частоты изоферментов алкогольдегидрогеназы и альдегиддегидрогеназы. Генетическими особенностями обусловлена меньшая частота алкоголизма в восточных популяциях, чем в западных и европейских.

В отношении потребления алкоголя выделяют 4 формы культур (Bales, 1946):

- Абстинентные культуры. Запрет на любые формы употребления.

- Амбивалентные культуры. Конфликт между существующими ценностями и алкоголем.

- Пермиссивные культуры. Употребление алкоголя разрешается, но пьянство и асоциальное поведение, связанные с потреблением алкоголя, осуждаются.

- Пермиссивные культуры, допускающие нарушение функции (некоторые скандинавские и восточно-европейские страны). Приемлемы не только “нормальное” употребление алкоголя, но также и алкогольные эксцессы. Алкоголизм в этом типе культур наиболее распространен.

Возможно, что частота алкоголизма в популяции обратно пропорциональна длительности того исторического времени, в течение которого данному обществу были доступны алкогольные напитки. При этом предрасположение к алкоголизму зависит от частоты аутбридинга (межэтнических браков). Параллельно этому процессу в результате инбридинга могут накапливаться факторы, понижающие подверженность алкоголизму. Эта концепция подтверждается, в частности, тем, что в странах Средиземноморья, где алкогольные напитки употребляются с древнейших времен, частота алкоголизма ниже, чем в популяциях, сравнительно недавно познакомившихся с алкоголем, например, среди североамериканских индейцев и эскимосов. Высокая частота алкоголизма наблюдается также среди народов Севера, а относительно низкая—среди народов Закавказья.

Описан также такой феномен, как “тенденции века” (secular trends), что выражается в тенденции к понижению возраста, при котором может возникать алкоголизм и к увеличению риска его возникновения в течение жизни. Например, для мужчин 1938 года рождения риск определяли, как 8.9%; а для мужчин 1953 года рождения он повышается до 20.3%. Тенденции века в популяции осуществляются довольно быстро, что трудно объяснить какими-либо биологическими сдвигами. Феномен скорее является следствием изменения потребления алкоголя и терпимого отношения к тяжелому пьянству (Reich et al., 1988).

Динамика потребления алкоголя

Статистические данные о мировой динамике потребления алкоголя по разным странам в период с 1928 по 1974 г. представлены на **Рис**. 4.1 в логарифмическом масштабе (Баллюзек и др., 2009).

Прямые линии с тангенсом угла наклона tgα = -2 говорят о наличии степенного закона распределения (распределение Парето):

$$f(d) = const / d^2 \qquad [3]$$

где d – доза потребления алкоголя [г/сутки]

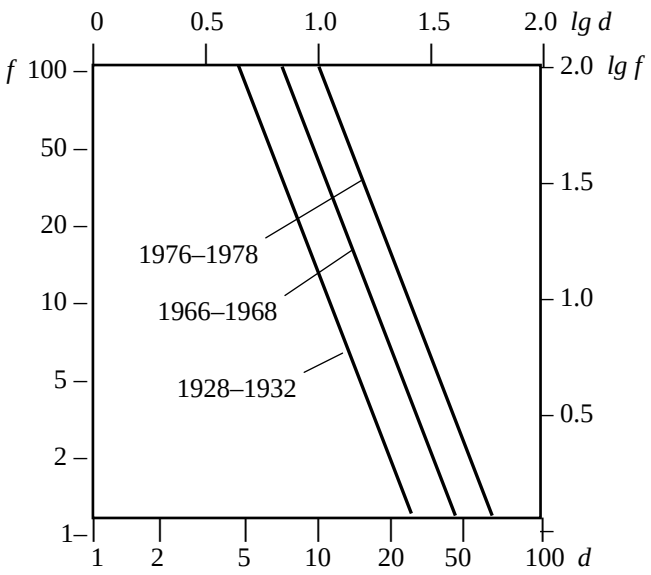


Рис. 4.1. Функция распределения *f(d)* числа государств со средней дозой потребления алкоголя *d* (г. C_2H_5OH/сутки) (Баллюзек и др., 2009).

Г. А. Скоробогатов показал, что такое распределение есть следствие положительной обратной связи по параметру *d* (Скоробогатов, 2005). Такая связь приводит к тому, что со временем во всех государствах потребление алкоголя увеличивается (прямые линии сдвигаются вправо на графике **Рис**. 4.1).

Половой диморфизм по потреблению алкоголя

Исторические, этнографические исследования и специальные опросы свидетельствуют о том, что со времен Римской Империи и до наших дней, а также в разных культурах, мужчины значительно больше вовлечены в процесс употребления алкоголя и связанные с этим проблемы (Gefou-Madianou, 1992; Park et al., 1998; Wilsnack et al., 2000; Wolcott, 1974). Особенно сильна разница по потреблению алкоголя во многих развивающихся странах с регулярным употреблением алкоголя (11.2 в Корее, 8.4 в Индии, 20.0 в Коста-Рике и 4.4 в Малайзии) (What Drives Underage Drinking? 2004). Женщины не пьют так сильно как мужчины, и по сравнению с ними редко бывают пьяными. Алкоголизм и смертельные случаи от алкоголизма чрезвычайно более часты среди мужчин чем среди женщин. Женщины в состоянии контролировать свои проблемы с пьянством более успешно чем мужчины. Больше мужчин пьет запоем и, в результате заболевает.

Отмечено, что половой диморфизм по потреблению алкоголя уменьшается. Так, в 80-е годы XX столетия в России соотношение мужчин и женщин, больных алкоголизмом, составляло 10 : 1, в 1996 году оно изменилось до 6 : 1, а в 2008 году уже составило 4.2 : 1 (Кошкина, 2009; Кузнецов, 2010).

В желудке у молодых женщин вырабатывается меньше алкогольдегидрогеназы, в результате чего после приема одного и того же количества алкоголя (даже нормированного к весу тела) уровень этанола в крови у них становится выше, чем у мужчин.

Некоторые исследователи полагают, что половые раэличия можно объяснить, мужскими и женскими ролями, которые они играют в обществе. Например, употребление алкоголя менее совместимо с женскими ролями, включая ответственность за половую сдержанность и заботу о маленьких детях. Мужчины же, как правило, работают в течение недели, и пьянство в выходные дни осуждается меньше.

Зависимость потребления алкоголя от возраста

С большой долей вероятности можно считать, что сразу после рождения потребление алкоголя близко к нулю. В школьные годы оно неуклонно растет. Например опрос учеников школ США в 1995–96 г. выявил рост употребления спиртных напитков с 30% в 6-ом классе до 75% в 12-м (Mitchell, 1998). В большинстве исследований, отмечено постоянное возрастание потребления с возрастом. Между 11 и 19 годами употреблением алкоголя существенно возрастает во всех странах (Currie et al., 2000). Согласно Линтонену (Lintonen et. al., 2000) увеличение потребления с возрастом было больше для поколения, родившегося в 1980-х годах, по сравнению с родившимися между 1962 и 1966-гг.

Существует также связь между полом и возрастом. Увеличение потребления алкоголя с возрастом было более характерно для мальчиков чем для девочек (Choquet et al., 2001).

Популяционные исследования свидетельствуют, что более молодые люди пьют больше (Treno et al., 1993). Однако, необходимо заметить, что хронические алкоголики часто не доживают до старости.

Генетическая предрасположенность

Генетические исследования проведенные на близнецах и приемных детях показывают наследуемость алкоголизма. Так 40% детей отцов-алкоголиков имели очень высокую толерантность к алкоголю по сравнению с 10% в контрольной группе, которая не имела алкоголиков в семье. Такая реакция была напрямую связана с увеличением метаболической активности в печени. Другим эффектом является приобретенная устойчивость нервной системы, что выражается в улучшении функционирования в состоянии алкогольного опьянения.

Половой диморфизм в онкологии

Много непонятных фактов, связанных с полом, содержит медицинская статистика по эпидемиологии новообразований. Усредненное для 52 стран соотношение полов смертности от всех видов злокачественных опухолей составляло в 1973 г.—1.37 (Glücksmann, 1981). Оно имеет тенденцию к росту, так как смертность мужчин от рака растет быстрее, чем смертность женщин (**Рис**. 4.2). Но такие обобщенные данные мало что могут дать без обсуждения и анализа того вклада, который вносят в них разные возрастные группы и опухоли разной локализации.

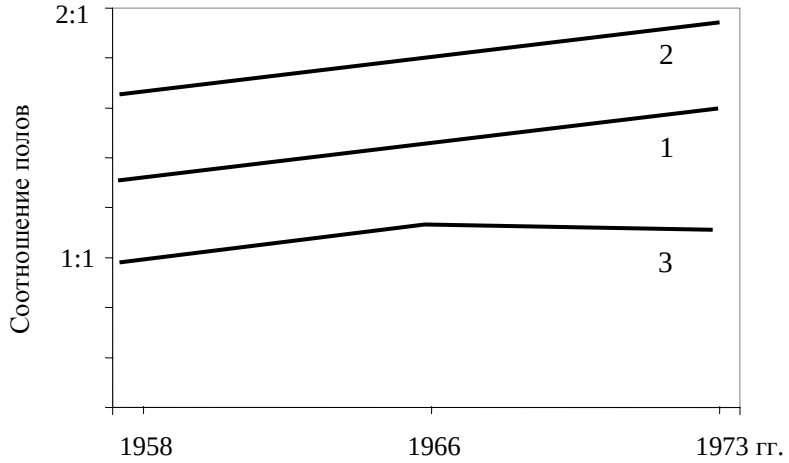
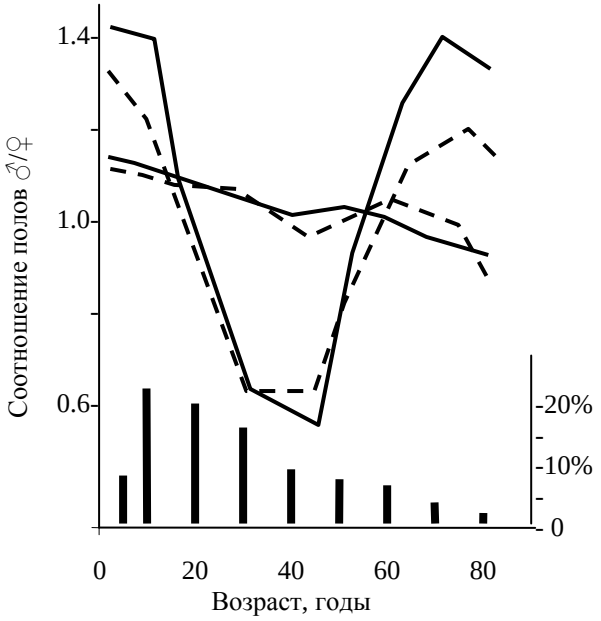


Рис. 4.2 Соотношение полов смертности от рака в 22 странах с 1958 по 1973 г. (Glücksmann, 1981).
1—среднее соотношение полов,
2—страна с наивысшим соотношением полов (Финляндия),
3—страна с низшим соотношением полов (Израиль).

Данные Clemmesen для Дании для такого анализа очень типичны, так как отражают общую, наблюдаемую во многих странах картину возрастного вклада (**Рис**. 4.3). На том же рисунке приведены возрастная динамика соотношения полов всей популяции и возрастной состав популяции (также типичные для многих популяций) (Glücksmann, 1981). Как видно из рисунка, соотношение полов смертности от новообразований сильно отклоняется от соотношения полов всей популяции в первые и последние три десятилетия в сторону высоких значений, и падает заметно от четвертого до шестого десятилетия. То есть среди умерших от рака в детском и молодом возрасте, а также в старости превалируют мужчины, в то время как в средних возрастах умирают чаще от рака груди, матки и яичников—женщины. Мужчины же в средних возрастах гибнут больше от сердечно-сосудистых болезней, несчастных случаев и профессиональных заболеваний.

Рис. 4.3

Изменения в соотношении полов смертности от рака в зависимости от возраста в Датской популяции.
- - - - 1943–1947 гг., ▬ - 1963–1967 гг.
На гистограмме показано распределение по возрастам, использованное для нормирования данных (Glücksmann, 1981).



Средние для 24 стран процентные распределения общей смертности от рака по месту локализации опухоли приведены в **Табл**. 4.2 (Glücksmann, 1981). Как видно из таблицы, опухоли тканей дыхательной системы и пищеварительного тракта составляют 2/3 от всех новообразований у мужчин и менее 1/2 у женщин. В то время как рак тканей репродуктивной системы и молочных желез формирует почти 1/3 у женщин и только 1/8—у мужчин.

Подробное рассмотрение отдельных систем выявляет внутри них большие различия между мужским и женским полом. Так, П. М. Раевский и А. Л. Шерман (1976) показали, что для филогенетически более молодых органов или систем органов характерно преобладание опухолей у мужского пола. Опухоли таких филогенетически сравнительно молодых образований, как легкие, гортань, язык и пищевод, встречаются чаще у мужчин, тогда как опухоли репродуктивной системы и щитовидных желез—чаще у женщин (**Табл**. 4.3 **Приложение В**).

Табл. 4.2 **Смертность мужчин и женщин в процентах от общей смертности от рака** (Segi, Kurixara, 1972)

Локализация	Мужчины	Женщины	Соотношение полов, ♂♂ : ♀♀
Дыхательная система	26.0	5.4	4.8
Лейкемия	3.8	3.5	1.1
Желудочно-кишечный тракт	41.2	39.8	1.04
Кожа	1.3	1.3	1.0
Половые органы	11.8	16.0	0.74
Щитовидная железа	0.3	0.8	0.37
Грудь	0.2	16.9	0.01

Высокие значения соотношения полов характерны также для органов и тканей, контактирующих с внешней средой. Например, соотношение полов смертности от рака пищеварительного тракта в целом составляет 1.03. В **Табл**. 4.4 приведены данные по отдельным участкам пищеварительного тракта, усредненные по 24 странам, а в **Табл**. 4.5 (**Приложение В**)—аналогичные более подробные данные для Японии 1950–1971 гг. (Glücksmann, 1981). Можно видеть, что соотношение полов смертности имеет максимальное значение для начала и конца пищеварительного тракта и проходит через минимум для тонкого и толстого кишечника. Для поджелудочной железы соотношение полов больше, чем для печени.

Табл. 4.4 **Соотношение полов для смертности от рака различных участков желудочно- кишечного тракта** (Segi, Kurihara, 1972).

Локализация	Соотношение полов, ♂♂ : ♀♀
Полость рта и глотка	3.6
Пищевод	3.4
Желудок	1.9
Поджелудочная железа	1.6
Печень	1.1
Тонкий и толстый кишечник	0.9
Прямая кишка	1.5

Для одной и той же локализации соотношение полов смертности меняется в разных странах в пределах 1.36–12.6 для тканей полости рта, 1.4–12.3 для пищевода, 1.51–2.33 для желудка, 0.88–1.24 для кишечника, 1.01–1.94 для прямой кишки, 0.61–1.58 для печени и 1.37–1.84 для поджелудочной железы. Эти цифры отражают очень высокую смертность мужчин по раку полости рта и пищевода в некоторых странах (например во Франции), в то время как соответствующая смертность для женщин варьирует по странам в узких пределах.

В 70-е годы смертность от рака легких в 52 странах была в среднем в 5.8 раз выше у мужского пола по сравнению с женским (Glücksmann, 1981). Для опухолей гортани характерно высокое соотношение полов и широкий разброс как у мужчин, так и у женщин. В картине смертности по новообразованиям мочевого тракта различия между полами не так резко выражены как для пищеварительной и дыхательной систем. Раздельное рассмотрение показывает для тканей мочевого пузыря (папилломы и карциномы) смертность у мужчин 16.4, у женщин—5.2 (на 10000), соотношение полов—3.15; а для почек соответственно у мужчин 7.7, у женщин—6.3 и соотношение полов—1.22 (Glücksmann, 1981).

В некоторых случаях различия по заболеваемости и смертности от разных болезней пытаются объяснить спецификой репродуктивной функции мужчин и женщин. Например, тот факт, что рак молочной железы у мужчин встречается гораздо реже, чем у женщин кажется естественным и понятным. Но для других органов, таких как сердце, почки, желудок или печень такое объяснение становится уже малоубедительным.

В других случаях половой диморфизм по заболеваемости и смертности пытаются трактовать как следствие социальных факторов: разных условий жизни и работы, употребления алкоголя и никотина, службы в армии, участия в войнах. Так преимущественное поражение мужчин раком легких естественно связывают с курением, а язвой желудка—с алкоголизмом.

Роль приводимых факторов в этиологии заболеваний и картине полового диморфизма безусловно важна, однако ими нельзя объяснить все наблюдаемые различия. Например, в **Табл**. 4.6 приведены сравнительные данные по смертности некурящих и всей популяции от сердечно-сосудистых, легочных и других заболеваний. Видно, что половой диморфизм среди некурящих несколько уменьшается, но значительные различия между мужчинами и женщинами все равно остаются.

Табл. 4.6 **Сравнение полового диморфизма по смертности для некурящих и целой популяции** (Waldron, 1976)

Причина смерти	Возраст (лет)	Соотношение полов, ♂♂ : ♀♀	
		Некурящие	Вся популяция
Сердечно-сосудистые болезни	45–54	4.5	7.5
	55–64	3.3	4.4
	65–74	2.1	2.4
Опухоли легких	45–64	1.6	7.3
	65–70	1.4	9.4
Эмфизема	45–64	4.0	11.7
	65–79	2.2	7.3
Все случаи смерти	45–54	1.3	2.2
	55–64	1.7	2.5
	65–74	1.6	2.0

Врожденные аномалии (пороки) развития

Существует категория болезней, при которых значительные различия в частоте поражения полов трудно отнести к специфике репродуктивной функции или к социальным факторам. К таким заболеваниям, можно причислить врожденные аномалии развития, поскольку можно считать, что все социальные факторы действуют на эмбрионов обоих полов одинаково.

Во многих исследованиях было установлено, что частота появления тех или иных врожденных пороков развития зависит от пола ребенка (**Табл**. 4.7 **Приложение В**) (Gittelsohn, Milham, 1964; Fernando, et al., 1978; Lubinsky, 1997; Lary, Paulozzi, 2001; Cui, et al., 2005). Например, пилоростеноз и булавовидная стопа чаще встречаются у мальчиков, тогда как врожденный вывих бедра—в 4–5 раз чаще у девочек. Среди детей с одной почкой, примерно в два раза больше мальчиков, тогда как среди детей с тремя почками примерно в 2.5 раза больше девочек. Та же картина наблюдается среди новорожденных детей со сверхнормативным числом ребер (Шея, БМЭ, 1986), позвонков, зубов и других органов, претерпевших в процессе эволюции редукцию числа, олигомеризацию,—среди них больше девочек. Среди же новорожденных с их нехваткой—наоборот, больше мальчиков. Отметим, что данные Куи (Cui, et al., 2005), полученные на близнецах разного пола, существенно исключают разницу в действии средовых факторов риска.

Анэнцефалия примерно в два раза чаще встречается у девочек (World Health Organization (reports), 1966). Число мальчиков, рожденных с 6-м пальцем в 2 раза превышает число девочек (Дарвин, 1953). Сверхнормативные мышцы в 1.5 раза чаще обнаруживаются в трупах мужчин, чем женщин.

Раевский П. М. и Шерман А. Л. (1976) проанализировали частоту появления врожденных пороков в зависимости от системы организма. Преобладание мужского пола было отмечено для пороков филогенетически более молодых органов и систем органов (**Табл**. 4.2 **Приложение В**).

В плане этиологии, половые различия можно разделить на появляющиеся до и после дифференциации мужских гонад в процессе эмбрионального развития, которая начинается с восемнадцатой недели. Уровень тестостерона у мужских эмбрионов при этом значительно повышается (Reyes et al., 1974). Последующие гормональные и физиологические различия мужских и женских эмбрионов могут объяснить некоторые половые различия в частоте врожденных пороков.

Следует отметить, что в связи с внедрением новых методов диагностики плода и их постоянным улучшением удается прервать беременность на ранних стадиях и предотвратить рождение детей с пороками развития. Поэтому в последние десятилетия, например, не удается увидеть высокую частоту рождения девочек с анэнцефалией из-за прерывания беременности и невозможности определения пола эмбрионов (0.64 ♂ : ♀ в 1983–1994 г. по сравнению с 1.19 в 1995–1996 г., 0.9 в 1997–1998 г. и 1.5 в 1999–2000 г. (Riley, Halliday, 2002)).

Врожденные пороки сердца и крупных сосудов

Частота многих врожденных пороков сердца зависит от пола новорожденного. Поскольку эта категория пороков была использована для проверки одного из положений теории пола, рассмотрим вкратце существующие теории, объясняющие их возникновение.

По Рокитанскому (Rokitansky, 1875) врожденные пороки сердца объясняются остановкой в развитии сердца на различных стадиях онтогенеза. Шпитцер (Spitzer, 1923) трактует их как возврат к одной из стадий филогенеза. Крымский (1963), синтезируя две предыдущие точки зрения, рассматривает врожденные пороки сердца как остановку развития на определенной стадии онтогенеза, соответствующей тому или другому этапу филогенеза.

В рамки этих теорий укладываются только атавистические типы пороков сердца (Жеденов, 1954; Джагарян, 1961). Ни одна из этих теорий не объясняет наблюдаемые различия в соотношении полов по порокам: почему атавистические типы пороков чаще встречаются у женского пола. Поскольку ни одному из компонентов врожденных пороков с преобладанием у мужского пола не

соответствует аналогичное образование у нормального эмбриона или у филогенетических предшественников человека, вся группа “мужских” пороков не находит объяснения.

* * *

Общей биологической трактовки приведенных фактов пока нет, хотя она помимо большого теоретического значения имела бы и практическое значение, в частности, в связи с проблемами диагностики. В то же время, анализируя вышеприведенный материал, можно сделать вывод, что повышенная смертность и повреждаемость мужского пола явление универсальное, общебиологическое.

* * *

Трудности объяснения вышеуказанных групп фактов связаны с тем, что классическая генетика, будучи фактически генетикой раздельнополых форм, рассматривает, однако, только результаты *скрещивания* особей, но не рассматривает результатов их *дифференциации*, которые появляются главным образом как следствие специализации полов на уровне популяции (панмиктной или полигамной). Следовательно, она полнее может описать *гермафродитный* способ, чем *раздельнополый*. Поэтому некоторые явления, связанные с самой дифференциацией, с типом размножения (гермафродитизм, раздельнополость), со схемой скрещивания или репродуктивной структурой популяции (моно- или полигамия, панмиксия и др.), не находят своей трактовки, хотя уже давно существуют специальные направления популяционной и эволюционной генетики. Таковы, прежде всего, дифференциальная смертность полов, разная подверженность их многим болезням, различные виды полового диморфизма по морфологическим, физиологическим, этологическим и психологическим признакам, не имеющим непосредственного отношения к репродуктивной специфике данного пола, реципрокные различия при гибридизации и многие другие.

Представляется, что некоторые положения классической генетики нуждаются в существенном дополнении и развитии, учитывающем в первую очередь разное участие полов в получении и передаче генетической и экологической информации потомству.

Эволюционная теория пола

“Самый простой ответ [что пол нужен] для размножения —удовлетворительным считаться не может.”

С. К. Нартова-Бочавер (2003)

Раздельнополость не лучший способ размножения, —это экономный способ эволюции

В. Геодакян (2000)

Классификация способов размножения

Прежде всего встает вопрос о рациональной и простой классификации различных способов размножения. В основу такой классификации должны быть положены самые существенные черты размножения.

Первая программа жизни—*репродуктивная* (REP) (**Рис**. 5.1). Она создает дискретность генетической информации во времени (поколения и другие фазы жизни) и в морфо-функциональном пространстве (гены, хромосомы, клетки, организмы, популяции и другие формы организации). Множить свою информацию “умеют” и неживые системы. Например, на матрице ромбической или моноклинической серы образуется та же форма. Но ДНК не только создает копию, но и отторгает её от матрицы, то есть **дискретизирует** информацию. В этом принципиальная разница между ними.

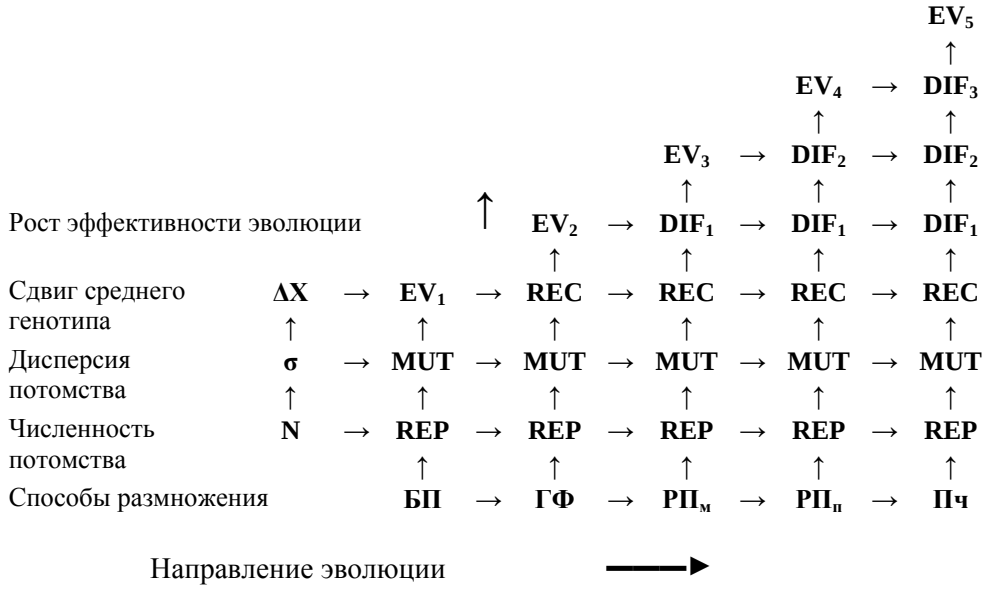


Рис. 5.1

Последовательность появления основных программ и рост эффективности эволюции при разных способах размножения (Геодакян, 2000).
БП—бесполые, ГФ—гермафродитные, РПм—раздельнополые моногамы, РПп—раздельнополые полигамы, Пч—пчелы. Программы: REP—репродукции, MUT—мутации, EV—эволюции, REC—рекомбинации, DIF—дифференциаций.

Репродуктивная программа является главным критерием жизни, определяет численность популяций и лежит в основе таких биологических явлений, как репликация, редупликация, бесполое (БП) размножение. У добиологических систем дискретность фактически отсутствовала: не было поколений и изобилия форм. Скажем, между уровнем простых молекул и ценозов не было промежуточных уровней организации. Это значит, что богатство форм и фаз живых систем—результат дивергентных процессов (дифференциаций). Ошибки репликации дали начало второй программе, источнику разнообразия—мутагенезу (MUT). Этого было достаточно для действия отбора и эволюции (EV).

Следующим важным шагом было появление программы рекомбинации (REC), которая лежит в основе таких биологических явлений, как кроссинговер, оплодотворение или сингамия. Создав новый, автономный от среды, источник разнообразия, она решила кардинальным образом эту проблему. На ее основе возник половой процесс и гермафродитный (ГФ) способ размножения.

Следующей по важности программой можно считать программу дифференциации (DIF), создавшую явления мейоза, половую и другие дифференциации. На ее основе появились раздельнополые (РП) формы, касты у общественных насекомых, карликовые самцы у некоторых рыб. В процессе эволюции эти программы и запускаемые ими биологические явления возникали именно в таком порядке, когда предшествующие, более фундаментальные, обязательны для возникновения последующих, а наличие вторых—факультативно, не обязательно для первых. Если первые две программы имели принципиальный характер новаций, последние можно считать усовершенствованиями, повышающими эффективность эволюции (**Рис**. 5.1).

Три основных схемы размножения

Первым важным событием в эволюции размножения было возникновение процесса *скрещивания* (оплодотворения)—слияния генетической информации двух родителей. С появлением скрещивания огромное многообразие форм размножения, существующее в растительном и животном мире, разделилось на два главных типа—*бесполое* (нет скрещивания) и *половое* (есть скрещивание) (**Рис**. 5.2). По нашей классификации *партеногенез* следует считать формой бесполого размножения.

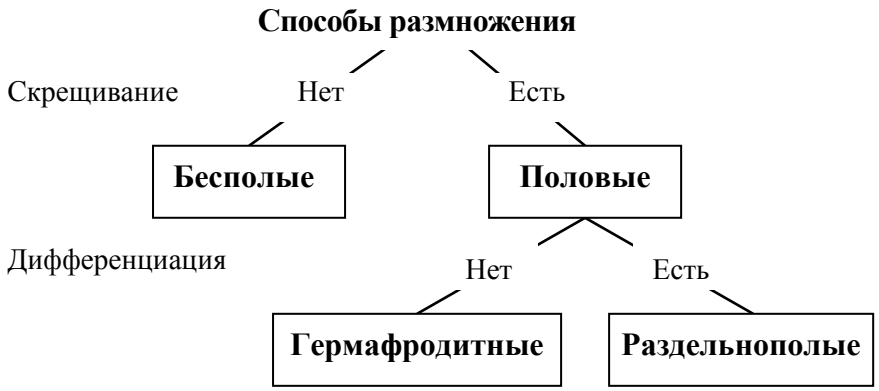


Рис. 5.2 Классификация способов размножения (Геодакян, 1983,1989).

В бесполом размножении участвует только одна родительская особь, которая производит себе подобных. В половом размножении участвуют два родителя. Принципиальное значение имеет, однако, не количественная сторона: то что в одном случае получается “из одного—два”, а в другом—“из двух—три”. Гораздо важнее качественная сторона дела, а именно то, что при бесполом варианте не возникает новых свойств, в то время как при половом каждый раз появляется иное

качество, отличное от родительского. Это очень существенно. Половое размножение обязательно предполагает скрещивание, благодаря которому возникают новые варианты. Оно необходимо для обеспечения генетического разнообразия.

Вторым важным событием, видимо, следует считать появление половой *дифференциации*— разделения на мужской и женский пол, с наложением запрета на скрещивания между особями одинакового пола. С возникновением половой дифференциации, половые способы, в свою очередь, разделились на две формы: *гермафродитные* (нет дифференциации) и *раздельнополые* (есть дифференциация).

Таким образом, в зависимости от наличия или отсутствия двух фундаментальных признаков размножения—скрещивания и дифференциации полов, существующие способы размножения можно разделить на три основных типа: бесполый, гермафродитный и раздельнополый (**Рис**. 5.2). В **Табл**. 5.1 приведены принципиальные схемы и некоторые характеристики этих типов.

Табл. 5.1 **Основные типы размножения и некоторые их характеристики**

Тип размножения	Программа			Источник разнообразия*
	репродукции	реком-бинации	эволюции	
Бесполое	**max**	mid	min	MUT
Гермафродитное	mid	**max**	mid	MUT+REC
Раздельнополое	min	mid	**max**	MUT+REC+DIF

* MUT—мутации, REC—рекомбинация, DIF—дифференциация.

Преимущества бесполого размножения связаны, прежде всего с его простотой (не требуется находить партнера) и высокой эффективностью (потомство может оставить любая, отдельно взятая особь в любом месте). Ещё одно преимущество связано с тем, что ценные сочетания генов, появившись в результате мутаций, не рассыпаются, а передаются из поколения в поколение в неизмененном виде.

Недостаток бесполого размножения в том, что источником необходимого для естественного отбора разнообразия (изменчивости) являются только мутации. Поэтому, если две благоприятные мутации а → А и в → В, возникают у разных особей бесполой популяции, то способа, посредством которого обе эти мутации могли бы оказаться в генотипе одного из потомков этих особей не существует. Особь с генотипом АВ может появиться лишь в том случае, если вторая мутация В произойдет у одного из потомков исходного мутанта А, или наоборот, если мутация А возникнет у потомка мутанта В (Fisher, 1930; Muller, 1932).

С возникновением полового процесса—скрещивания, у половых форм преимущества бесполого способа утрачиваются, но появляется новый, фактически неисчерпаемый источник разнообразия— комбинаторный потенциал популяции. Эволюционные преимущества рекомбинации не до конца понятны, поскольку замечено, что полезные комбинации, созданные в одном поколении, могут быть разрушены в следующем (Michod, 1987). К преимуществам рекомбинации относят также возможность компенсации повреждений генов.

Половой процесс и *половая дифференциация* явления разные и, по своей сути, диаметрально противоположные. Первый создает (повышает) разнообразие генотипов, и в этом его эволюционное предназначение, вторая, наоборот, снижает его вдвое, и, в чем её эволюционная роль, никто не может объяснить.

Чередование поколений и эволюция размножения

Многие организмы могут размножаться как бесполым, так и половым путем. При этом говорят о разных поколениях данного вида. Если они закономерно сменяют друг друга, такое явление называется *чередованием поколений*.

Чередование поколений встречается как у растений так и у животных и имеет много общего. Границей, разделяющей половое и бесполое поколение в цикле развития является процесс оплодотворения (**Рис**. 5.3 **Приложение В**). При оплодотворении в результате слияния гаплоидных *гамет* появляется диплоидная *зигота* и половое поколение переходит в бесполое. И бесполое и половое поколения могут иметь как одинарный, так и двойной набор хромосом в зависимости от того, на какой стадии жизненного цикла происходит процесс мейоза. При мейозе число хромосом уменьшается вдвое и диплоидный набор переходит в гаплоидный. В процессе эволюции в цикле развития закономерно уменьшается роль (продолжительность существования и размеры) гаплоидной фазы и увеличивается роль диплоидной (**Рис**. 5.4 Вилли, Детье, 1975).

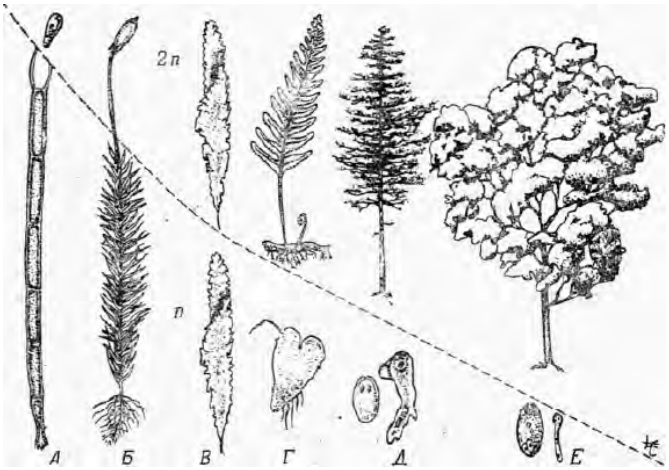


Рис. 5.4
Эволюция бесполого (2 n) и полового (n) поколений у растений (из Вилли, Детье, 1975). А. Водоросли (*Oedogonium*). Б. Мхи. В. Водоросли (*Ulva*). Г. Папоротники. Д. Голосеменные. Е. Покрытосеменные.

Чередование поколений зависит от условий среды. В благоприятных условиях размножение происходит, как правило, бесполыми способами (делением, почкованием, вегетативно, партеногенетически). При наступлении неблагоприятных условий или незадолго перед этим, происходит смена бесполого поколения на половое. Например, у многих водяных блох и тлей при благоприятных условиях (обычно летом) имеет место партеногенез. Молодь—исключительно самки—вылупляется из “летних” яиц с мягкой оболочкой. При наступлении менее подходящих условий производится несколько самцов, которые затем оплодотворяют самок обычным путем. Оплодотворенные самки откладывают “зимние” яйца с твердой оболочкой, которые могут сохраняться в течение длительных периодов неблагоприятных условий (Кэйн, 1958). Тля *Therioaphis trifolii* в Северной Америке выработала устойчивость к инсектицидам и перешла с партеногенеза на половое размножение (Blackman, 1981). Когда клетки дрожжей имеют достаточно питательных веществ, они размножаются бесполым путем, недостаток питания запускает половое размножение (Goddard M., 2005).

Другой пример—описанные М. М. Завадовским (1923) опыты Кана и Таусена которые, перемещая коловратку из прудовой воды в речную или колодезную и обратно, наблюдали на 3-й и 4-й день появление самцов, ранее отсутствовавших. При этом характерно, что направление перемещения безразлично (из прудовой воды в речную или наоборот).

Аналогичная ситуация наблюдается у различных видов и популяций низших ракообразных, у которых есть все переходы от чистого партеногенеза (без самцов) через разные ступени *сезонного партеногенеза*, когда самцы появляются при ухудшении условий обитания, и до популяций, у которых самцы присутствуют все время. Интересно при этом, что чем стабильнее условия среды, тем меньше в популяции самцов. Поэтому в мелких пересыхающих водоемах встречаются, как правило, популяции с самцами, а в крупных, характеризующихся относительной стабильностью условий обитания, превалируют партеногенетические формы (Мануйлова, 1965). Например, из 25 видов семейства *Polyphemidae*, населяющих Каспийское море, несмотря на специальные поиски, только у восьми видов обнаружены самцы (Мордухай-Болтовской, 1965а).

Эволюция размножения шла от *бесполых* форм к *половым*. Примитивные формы размножаются только бесполым путем, у более сложных бесполое размножение чередуется с половым. Наиболее прогрессивные виды размножаются только половым путем (**Рис**. 5.3Д **Приложение В**). Таким образом, *чередование поколений* можно рассматривать как переходный этап в эволюции размножения.

Эволюция определения пола

Пол в процессе эволюции, возникнув сначала, как чисто репродуктивное (рекомбинационное) явление, постепенно приобретает эволюционные функции. Одновременно и определение пола закономерно переходит от **генного** (у гермафродитов) к **хромосомному** (у раздельнополых форм начиная, видимо, с рыб) и **геномному** (у пчел). Параллельно повышается уровень дифференциации и происходит **“экспансия”** полового диморфизма: у *бесполых* форм он отсутствует, у *гермафродитов* существует половой диморфизм только на уровне первичных половых признаков (гамет, гонад), у *раздельнополых моногамов* появляется **организменный** половой диморфизм (вторичных половых признаков), у *раздельнополых полигамов*—**популяционный**, включающий половой диморфизм по численности и дисперсии полов, а у *пчел* (возможно и других общественных насекомых)—появляется половой диморфизм **генома** (гапло-диплоидия).

Эволюция механизмов определения пола у пчел. У пчел описано сосуществование двух систем определения пола: гапло-диплоидной и множественных аллелей гена пола. Предполагается, что это обстоятельство отражает эволюционные преобразования, связанные с переходом от одиночного к семейному существованию (Шаскольский, 1971). Согласно автору, можно предположить существование трех этапов в определения пола у пчел:

1) самый древний, широко распространенный у насекомых XY или XO механизм определения пола.

2) пол определяется серией множественных аллелей гена пола. В этом случае самцов в семье рождается только 2–8%, так как их появление определяется гомозиготным состоянием аллелей гена пола. На этом этапе и самки и самцы диплоидны.

   Замена первой системы на вторую связана с прекращением одиночного существования и образованием семьи, специализацией особей в ней (матка, рабочие пчелы и трутни), резким сокращением числа размножающихся самок и уменьшением потребности в самцах.

3) гапло-диплоидная система определения пола. Появление этой системы связано, по-видимому, с дальнейшим развитием семьи, увеличением численности ее особей до нескольких тысяч, при этом потребность в трутнях ограничивается только сезонным размножением.

У пчел также появляется новая консервативно-оперативная дифференциация на касты, при которой существуют две экологические подсистемы. Трутни других (богатых) семей, приносящие генетическую информацию (от ближней среды), и рабочие пчелы—от медоносов (дальней). При этом, рабочие пчелы, будучи генетическими самками, выполняют функции второго экологического (мужского) пола, а способ размножения пчел выступает, как эволюционно более продвинутый.

У некоторых лососевых рыб вторая дифференциация произошла на базе мужского генома, но также для доставки экологической информации в женский из морской и речной сред (подробнее см. **Гл**. 12).

Тип гаметности и пол

В связи с полом конфликт по консервативной и оперативной тенденциям эволюции возникал на клеточном уровне по крайней мере дважды. Первый раз, когда существовала *изогамия* на уровне клеток, возникли конфликтные требования к их размерам. В оперативную тенденцию входила задача найти другую клетку. Для этого необходимы подвижность и малые размеры. В консервативную тенденцию входили задачи сохранения образовавшейся зиготы, обеспечения ее материальными и энергетическими ресурсами и защитными оболочками, что связано с большими размерами. При изогамии, гаметы среднего *(с)* размера выполняли обе функции посредственно. Так как существует определенный разброс размеров, то **мелкие** *(м)* гаметы лучше обеспечивают **поиск**, а **крупные** *(к)* —**ресурсы.** Тогда комбинация *к–м* становится выгоднее, чем *с–с* и отбор автоматически приводит к превращению *изогамии* в *анизогамию*. В результате разрешения этого конфликта появилось разделение гамет по размеру и подвижности на *яйцеклетки* и *сперматозоиды* (Parker et al., 1972).

Вторая дилемма возникла при дифференциации по типу *гаметности*. Необходимо было иметь возможность пробовать рецессивные гены прежде, чем дать им закрепиться. Это можно было делать у аутосом в гомозиготном состоянии, а у гоносом практически только в их гемизиготном состоянии в гетерогаметном наборе хромосом (XY). Это оперативная тенденция. Гетерозиготная комбинация генов в аутосомах и в гомогаметном наборе (XX), при которой ущербный рецессивный ген не проявляется, реализует консервативную тенденцию.

Табл. 5.2 **Консервативные и оперативные подсистемы на разных уровнях организации у млекопитающих и птиц** (**Геодакян**, 1983 **б**).

Уровень организации	Гетерогаметность			
	Мужская		Женская	
Организменный				
Клеточный	Спермии	Яйцеклетки	Спермии	Яйцеклетки
Хромосомный	**XY**	**XX**	**XX**	**XY**

Понятие пола связано с первой дифференциацией по размеру, то есть **к мужскому полу мы относим особей, которые производят мелкие подвижные гаметы, а к женскому—тех, которые производят крупные.** В процессе эволюции у большинства видов обе оперативные подсистемы (малые гаметы и гетерогаметная конституция XY) оказались у мужского пола, а обе консервативные подсистемы (крупные гаметы и гомогаметная конституция XX)—у женского. Это виды с гаметностью типа *Drosophila* (**Табл**. 5.2).

Однако в эволюции некоторых видов направления этих двух дифференциаций не совпали. У женского пола оказались консервативные яйцеклетки в сочетании с оперативной гетерогаметностью, а у мужского—сочетание оперативных сперматозоидов с консервативной гомогаметностью. Это виды с гаметностью типа *Abraxas*. Следовательно, с точки зрения изложенных представлений, система гаметности типа *Drosophila* последовательна, а система типа *Abraxas*—противоречива. Этим, возможно, объясняется тот факт, что видов типа *Drosophila* несравненно больше, чем типа *Abraxas*, если считать, что выбор типа происходил чисто случайно (независимо от пола).

Гормональный пол

«Прежде всего, люди были трех полов, ... ибо существовал еще третий пол, который соединял в себе признаки этих обоих; сам он исчез, и от него сохранилось только имя,—андрогины, и из него видно, что они сочетали в себе вид и наименование обоих полов—мужского и женского.»

Платон “Пир”. М. 1970, т. 2, с. 116-117

“… существует много переходных ступеней от самок к самцам, и вдоль этого спектра можно выделить как минимум пять полов, а возможно и больше.”

А. Фаусто-Стерлинг “Пять полов”

В ходе развития организма определение пола может происходить в момент оплодотворения (генный уровень), а также контролироваться внутренними (гормоны) и/или внешними факторами. У человека и высших животных большую роль играет также воспитание и обучение. Пол зиготы определяют при зачатии половые хромосомы (**Рис**. 5.5). У млекопитающих базовый пол, гомогаметный (XX)—женский. Производный пол, гетерогаметный (XY)—мужской. Он запускается Y-хромосомой, превращающей “бесполые” зачатки гонад эмбриона в семенники, продуцирующие андрогены. При отсутствии Y-хромосомы, те же ткани превращаются в яичники, продуцирующие эстрогены.

Многие, связанные с полом признаки, взрослых особей—не только первично-половые—зависят от гормональной среды в утробе матери. У многоплодных животных: крыс, песчанки, мышей, в двурогой матке которых женские и мужские эмбрионы сидят, как горошины в стручке в случайном порядке, было показано, что самки, находящиеся между двух братьев (♂♀♂), подвергаются действию более высокой дозы андрогенов и более низкой эстрогенов, чем самки, между двух сестер (♀♀♀). После рождения у первых более маскулинная анатомия, позже наступает половая зрелость, короче длительность жизни и репродуктивного периода, меньше пометы. Они были более агрессивны к другим самкам и сексуально менее привлекательны для самцов, чем вторые.

Значит, хромосомы определяют пол зиготы только на уровне генов, её гомо- или гетерогаметность: XX или XY. А реализацию пола в онтогенезе, то есть фенотипический пол, осуществляют уже половые гормоны, получив от генов эстафету. То есть генный пол—**дискретный** (межполовой **ди**морфизм), а гормональный—**непрерывный** (меж- и внутриполовой **поли**морфизм).

Половые гормоны наряду с другими признаками изменяют тон (высоту) голоса во время полового созревания. Действие эстрогенов приводит к изменению основной частоты женского голоса на треть ниже детского. У мужчин андрогены приводят к понижению частоты голоса на октаву. Одним из эффектов тестостерона является удлинение голосовых связок. Таким образом у мужчин, голос может служить показателем уровня тестостерона и готовности к размножению.

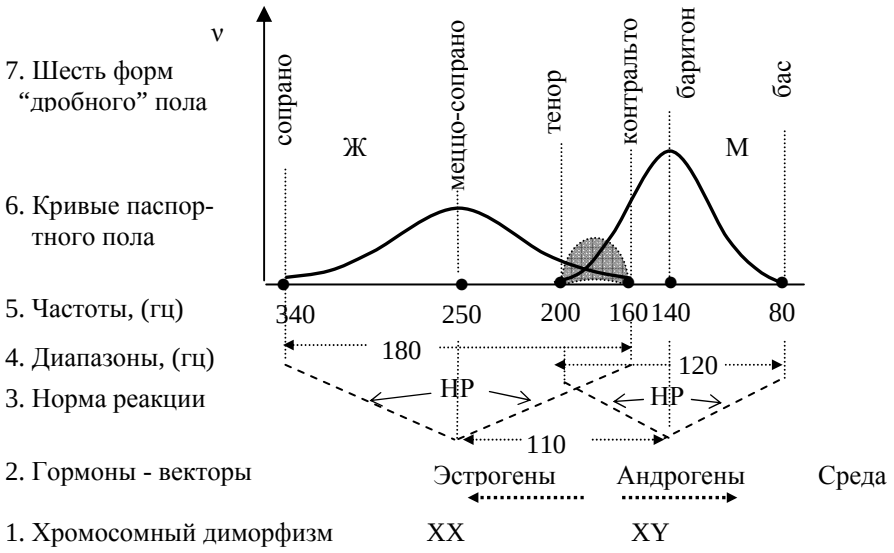


Рис. 5.5 Переход от дискретного хромосомного диморфизма (1), через гормональный гексаморфизм "дробного пола" (7), к непрерывному полиморфизму паспортного пола (6).
По оси абсцисс частоты женских и мужских голосов в герцах (5), определяемые эстрогенами (**Э**) и андрогенами (**А**).
По оси ординат частоты фенотипов в популяции (ν).
Пунктирная дуга—зона трансгрессии.

Чтобы рассмотреть различия вызываемые половыми гормонами выделим для простоты внутри мужского и женского пола по три градации "дробного пола": модальную, феминную, и маскулинную. Представим эти формы средними частотами голосов в герцах. У женщин—сопрано (340 *гц*), меццо сопрано (250 *гц*) и контральто (160 *гц*). У мужчин—тенор (200 *гц*), баритон (140 *гц*) и бас (80 *гц*).

Согласно одному из мифов Древней Греции, первые люди на Земле были двойными существами. Некоторые из них были двойными мужчинами и двойными женщинами, другие были наполовину мужчиной и наполовину женщиной. Эти существа были так могущественны, что возомнили себя равными богам и восстали. Боги победили и рассекли оставшихся пополам, чтобы уменьшить их силу. В результате в течение жизни каждый из нас старается найти свою потерянную половину. Интересно, что если предположить различие полученных половин, то схема Платона приводит к тем же шести типам выделенным нами (три мужских и три женских).

Гормональный пол и гомосексуальность

«Итак, каждый из нас половинка человека, ... и поэтому каждый ищет всегда соответствующую ему половину. Мужчины, представляющие собой одну из частей того двуполого прежде существа, которое называлось андрогином, охочи до женщин, ... а женщины такого происхождения падки до мужчин … Женщины же, представляющие собой половинку прежней женщины, к мужчинам не очень расположены, их больше привлекают женщины, и лесбиянки принадлежат именно к этой породе. Зато мужчин, представляющих собой половинку прежнего мужчины, влечет ко всему мужскому: уже в детстве, будучи дольками существа мужского пола, они любят мужчин, ...»

Платон "Пир". М. 1970, т. 2, с. 116-117

Выбор гомо-гетеро ориентации—вопрос вкуса, влечения (склонности) и традиций. Согласно эволюционной теории пола, мужской пол создает половой диморфизм, а женский пол ликвидирует его, поэтому вкусы, обеспечивающие решение этих задач будут способствовать эволюции потомства.

Известно, что половой диморфизм может определять вкусы и предпочтения самок. Половой диморфизм по росту может служить наглядным примером выбора партнера. У человека средний рост мужчин выше, чем женщин. При этом женщины предпочитают мужчин чуть выше себя, но как правило не ниже. Как говорил О. Бендер "девушки любят длинноногих". Оптимальной можно считать разницу примерно в 5-10 см. Слишком большие или обратные различия при этом выглядят неестественно.

У стебельчатоглазых мух, расстояние между глазами, расположенными на длинных стебельках, часто превышает длину тела. Стебельки у самцов в два раза длиннее, чем у самок, то есть это—прогрессивный признак. Было показано, что сексуальная привлекательность самцов для самок прямо пропорциональна длине стебельков, то есть самки отдают предпочтение "широкоглазым" самцам, перед "узкоглазыми" (Wilkinson et al., 1998).

Принимая во внимание известный факт что существуют активные и пассивные гомосексуалы, схема Платона приводит к тем же шести типам выделенным нами (три мужских и три женских). Комбинируя эти типы между собой, можно составить 15 разных пар: 9 гетеро- и 6 гомо-. Их различие определяет величину и направление сексуальных влечений и вкусов. Как уже говорилось в гл. 3, у человека высота голоса связана с привлекательностью как мужчин, так и женщин. Мужчин привлекают женщины с более высокими голосами, а женщины—напротив находят мужчин с низкими голосами более привлекательными и сексуальными.

Сопоставим разности средних голосовых частот для таких пар (**Рис**. 5.6). Видно, что по разности голосовых частот гомо- пары занимают отнюдь не последние места в общем списке. Конечно, влечение определяется не только высотой голоса, но и многими другими факторами.

Многие ученые подчеркивали, что гомосексуальность вовсе не является преступлением или психической болезнью, требующей кары или принудительного лечения, а напротив—только понимания и терпимости (Фрейд, 1995; Кон, 2003). Однако, если в плане терпимости уже достигнут определенный прогресс, мы до сих не понимаем зачем возникла и существует гомосексуальность. Поскольку гомосексуалисты не оставляют потомства, "гены" гомосексуальности (если они существуют) должны удаляться естественным отбором. Тем не менее, гомосексуальные отношения достоверно описаны, по крайней мере, у 450 видов (Bagemihl, 1998). Автор полагает, что гомосексуальность в различных формах может встречаться у 10–15% от общего числа видов.

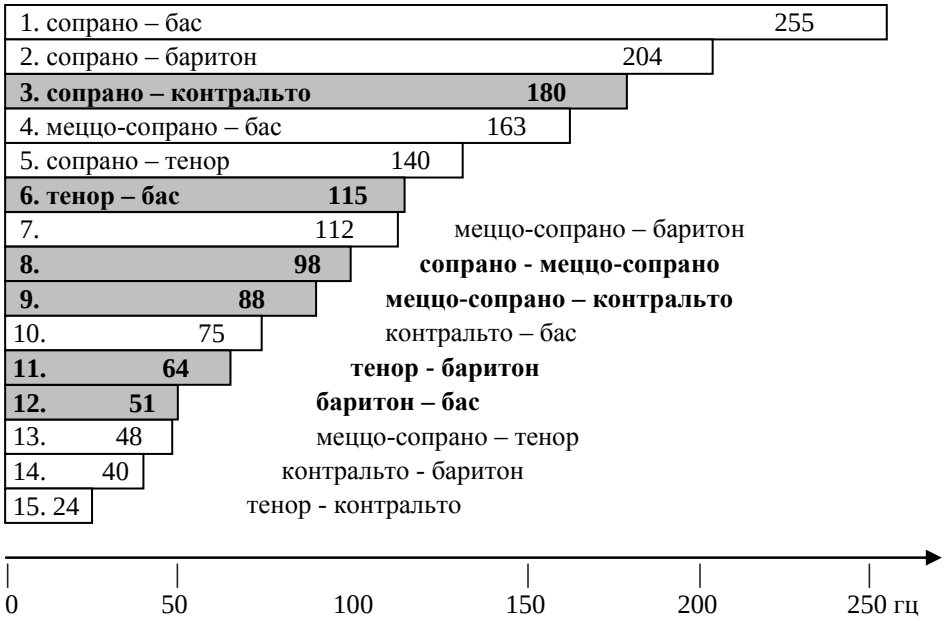


Рис. 5.6. Разности частот голосов (гц) для 9 гетеро- □ и 6 гомо-сексуальных ▩ пар гексоморфизма в герцах, как мера сексуального влечения между ними. Средняя частота голоса (гц): сопрано – 340, меццо-сопрано – 248, тенор – 200, контральто – 160, баритон – 136, бас –85.

У партеногенетических ящериц и человека было замечено, что генетические факторы, связанные с гомосексуальностью повышают плодовитость самок (Corna et al., 2004). Было показано, также, что гомосексуальные члены семьи могут повышать свой репродуктивный успех за счет повышения выживаемости своих близких родственников (кин-отбор на альтруистическое поведение). У обезьян бонобо гомосексуальные контакты способствуют налаживанию социальных связей (Kirkpatrick, 2000). У человека гомосексуализм развит в армии, тюрьмах, на кораблях, во время войн и голода. Это значит, что мы имеем дело с природным адаптивным явлением, возникающим в экстремальных условиях среды (нарушение третичного соотношения полов, скученность, стресс).

Эволюционная теория пола трактует гомосексуальность как природный, адаптивный регулятор количества-качества потомства в экстремальной среде. Это еще одна бинарно-сопряженная дифференциация у человека: гетеро- ориентация—*консервативная* подсистема, гомо- — *оперативная*. Их соотношение гомо/гетеро тесно связано с условиями среды: в оптимальной среде оно минимально, в экстремальной—растет.

Пол, возникнув вначале, как чисто *репродуктивное* явление, приобрел *эволюционные* функции, а дальше стал важным *социо-культурным* явлением, тесно связанным с творчеством. У человека это уже феномен культуры. Иначе, невозможно объяснить тесную связь с полом (М : Ж ≈ 2 : 1), леворукостью (Л : П ≈ 1.4 : 1), высшим образованием (гомо : гетеро ≈ 2 : 1), высокий процент гомосексуалов среди выдающихся деятелей культуры и искусства (“доноров” информации) и влияние половых гормонов на физические и умственные способности.

Глава 6

Количество, качество и ассортимент потомства

Продукцию любого производства можно охарактеризовать, в первом приближении, тремя основными показателями: **количеством**, **ассортиментом** и **средним качеством**. Эти же показатели могут описать и продукцию самовоспроизводства—потомство размножающейся популяции.

Бесполые и гермафродитные способы размножения

Для бесполой популяции количество потомства пропорционально количеству репродуктивных особей (N). Ассортимент потомства пропорционален дисперсии родительского поколения и скорости мутаций. Также как и для бесполой, количество потомства гермафродитной популяции прямо пропорционально количеству размножающихся особей (матерей). Ассортимент потомства кроме дисперсии родителей и скорости мутаций пропорционален произведению числа матерей и отцов ($\approx N^2/2$).

Раздельнополые способы размножения

В раздельнополой популяции из N особей количество, ассортимент и качество потомства зависит от соотношения полов. Максимальное количество потомства (близкое к N) можно получить при минимальном соотношении полов (1 самец и остальные самки), что по-видимому очень не надежно. Все потомки будут одного сорта по отцу и будут отличаться только по матери. Максимальное разнообразие можно получить при равном сочетании родителей ($N^2/4$). Однако уменьшится количество потомства, и среди них будут результаты как хороших сочетаний родителей, так и плохих.

Для улучшения качества необходим отбор, то есть часть особей не должна участвовать в размножении. А сдвиг среднего качества, или скорость изменения среднего генотипа популяции, пропорционален с одной стороны, дисперсии популяции, а с другой стороны—доле элиминированных или отстраненных от размножения особей. Чем больше особей не участвует в размножении, тем больше будет сдвиг среднего качества (**Рис**. 6.1).

Стабильная среда. В стабильной среде (S) стабилизирующий отбор, действующий на бесполую, гермафродитную или раздельнополую популяцию, меняет только численность потомства. Средний генотип ($\bar{x}$) при этом не меняется (**Рис**. 6.1).

Изменяющаяся среда. При смене стабилизирующей среды на движущую (D), отбор начинает действовать не только на численность популяции, но и на средний генотип. Для простоты рассмотрим изменение только одного признака от старого значения (0) к новому (1). У нераздельнополых форм в движущей среде чем сильнее отбор, тем больше сдвиг среднего генотипа ($\Delta\ \bar{x}$) и тем меньше численность потомства (**Рис**. 6.1**Б и В**). Поскольку скорость эволюции пропорциональна доле особей, отстраненных от размножения (экологический поток информации), а численность потомства, наоборот,—участвующих в нем (генетический поток), возникает конфликт между скоростью эволюции и численностью потомства. Нераздельнополые формы при этом вынуждены выбирать некоторые промежуточные значения этих параметров (**Рис**. 6.1**Б**).

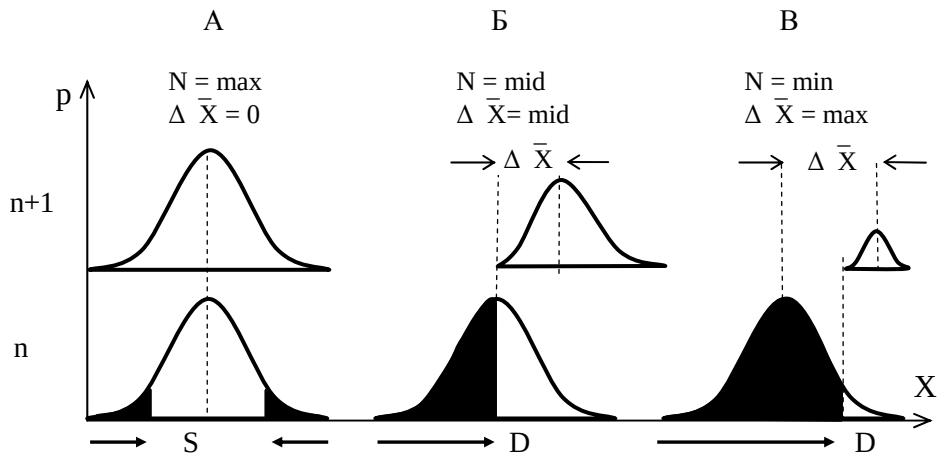


Рис. 6.1 Кривые распределения генотипов в поколении n и n + 1 (Геодакян, 1989). X—генотипы, p—их частота в популяции. В стабилизирующей среде (А), средний генотип не меняется (Δ $\bar{X}$ = 0). В движущей среде (Б, В), у нераздельнополых форм, чем сильнее элиминация (зачернено), тем больше сдвиг среднего генотипа (Δ $\bar{X}$) и тем меньше численность потомства (N).

У *моногамных* раздельнополых форм отношение мужского и женского пола к количеству, качеству и ассортименту потомства одинаково и симметрично. Асимметричное отношение появляется только в *панмиктной* или *полигамной* популяции. Для выявления роли половой дифференциации рассмотрим популяцию, в которой особи разного пола скрещиваются хаотически, то есть популяцию, в которой отсутствуют “правила запрета” в виде парного или группового брака. Такую популяцию, по аналогии с идеальным газом, можно назвать “идеальной популяцией”, к ней близко подходит понятие “панмиктной” популяции, а часто “идеальной” можно считать и “полигамную” популяцию.

Если требуется улучшить или изменить качество раздельнополой популяции, необходимо создать условия для полового отбора, то есть сделать так, чтобы часть особей не участвовала в размножении. Для этого необходимо иметь избыток самцов. Тогда конкуренция в борьбе за самку, приведет к тому, что часть самцов не будет представлена в потомстве. При этом, чем больше избыток самцов, тем жестче будут условия отбора.

Таким образом, существует определенная специализация—своего рода “разделение труда”—в роли полов в воспроизводстве. Она выражается в их разном отношении к основным параметрам продукции—количеству и качеству потомства. Чем больше самок в популяции, тем больше количество потомства, чем больше самцов—тем лучше отбор, тем быстрее скорость изменения качества.

Такая “асимметрия” возникает только на уровне популяции. Каждому потомку отец и мать передают примерно одинаковое количество генетической информации. Если же рассматривать не семью, а популяцию в целом, появляются новые признаки, новые черты, свойственные данному, более высокому уровню организации.

Потенциальные возможности самца в передаче генетической информации несравненно больше, чем возможности самки. Ведь каждый самец в принципе может стать отцом всего потомства популяции. Поэтому в соответствующих, условиях редкие варианты самцов в отличие от редких вариантов самок могут играть существенную роль в изменении среднего генотипа, то есть качества популяции.

В последнее время этологи и антропологи пересмотрели существующие взгляды на моногамию как широко распространенное “естественное” явление. Этологи считают, что только 1-2 % всех видов моногамны (Angier, 1990). Среди обезьянообразных (*Simiiformes*) нет ни одного строго моногамного вида. Близкие к человеку шимпанзе практикуют групповой брак. Среди 849 обществ, проанализированных антропологом Мёрдоком (Murdock, 1967), большинство (83%) практиковало полигинию. Моногамия была характерна для 16 % обществ, но даже в таких обществах существует как позволенная, так и скрытая неверность.

Если попытаться кратко, схематически сформулировать отношения полов к количеству и качеству потомства, можно сказать, что количество самок определяет количество потомства популяции, а каждая самка является “борцом” за качество потомства. Количество же самцов определяет качество популяции, а каждый самец является “борцом” за количество потомства. Эта упрощенная формула отражает также в какой-то степени тенденции различного поведения полов, их “психологию”. Яркий пример такой разной “психологии” полов мы находим у Дарвина, который пишет, что “...самцы оленьих гончих собак питают склонность к чужим самкам, тогда как самки предпочитают самцов, к обществу которых они привыкли.” В биологических категориях это означает, что самки в популяции выражают в большей степени тенденцию наследственности, а самцы—изменчивости. Такая специализация дает виду существенные преимущества.

Процесс самовоспроизводства должен обеспечить две противоположные тенденции: *наследственность*, то есть консервативную, которая стремится сохранить неизменными все родительские признаки у потомства и *изменчивость*—прогрессивную, которая приводит к появлению у потомства новых признаков.

Соотношение между этими тенденциями—эволюционная пластичность—определяется условиями среды. В стабильной, неизменной (оптимальной) среде, когда не требуется изменения старого качества, на первый план выступает количественный аспект размножения, поэтому в таких условиях должно понижаться третичное соотношение полов, уменьшая эволюционную пластичность популяции. Если же условия среды меняются таким образом, что виду необходимо приспособиться, то в такие неблагоприятные для вида периоды на первый план выступает тенденция изменчивости, дающая основу эволюции.

Эволюция осуществляется путем отбора (естественного, полового или искусственного). Необходимой предпосылкой для отбора является наличие разнообразия—дисперсии признаков. Отбор сопровождается элиминацией или отстранением от размножения части особей. Следовательно, для изменения качества всегда требуется определенная “жертва” количества. Раздельнополость позволяет в экстремальных (изменчивых) условиях среды элиминировать или дискриминировать много мужских генотипов, тем самым достигая больших коэффициентов отбора и максимального сдвига качества, при этом не затрагивая ни количества потомства,

пропорционального численности самок, ни ассортимента генотипов предшествующих поколений, который сохраняет дисперсия самок.

Иными словами, для лучшего сохранения численности и уже существующего генотипического распределения необходимо свести к минимуму элиминацию, а для быстрого изменения старого распределения, наоборот, требуется бóльшая элиминация. Дифференциация полов и панмиксия снимают этот конфликт, обособляя сферу проб (а следовательно и находок и ошибок) мужским полом, а сферу отбора и закрепления—женским полом, позволяет пробовать разные решения эволюционных задач без риска закрепления неудачных решений. Именно в этом состоит быстро реализуемое преимущество раздельнополых форм перед гермафродитными, которое перекрывает двукратное превосходство гермафродитов по комбинаторике.

* * *

Двукратное превосходство в численности потомства у бесполых форм перекрывается у половых форм их комбинаторным потенциалом, который обеспечивается за счет скрещивания. А двукратное превосходство по комбинаторике у гермафродитов перед раздельнополыми перекрывает гибкость в изменении качества, которую обеспечивает дифференциация. Таким образом, раздельнополость, которую тщетно пытаются понять, как лучший способ размножения, вовсе таковым не является. Это—эффективный способ эволюции (Геодакян, 1989,1991). Можно сказать, что бесполые формы размножения делают ставку на **количество** потомства, гермафродитные—на **ассортимент**, а раздельнополые—на **качество** (**Табл**. 6.1).

Табл. 6.1 **Зависимость количества**, **качества и ассортимента потомства от типа размножения** (**Геодакян**, 2000)

Тип размножения	Эффективность		
	количество	разнообразие	качество
Бесполое	**max**	mid	min
Гермафродитное	mid	**max**	mid
Раздельнополое	min	mid	**max**

Глава 7

Два пола—два потока информации

“Каждый самец представляет собой эксперимент, в котором различный набор генов проверяется окружающей средой”

F. Hapgood “Why Males Exist” (1979)

Популяция особей, эволюционирующая в изменчивой среде, это живая система, нуждающаяся в повышенной устойчивости. Логично предположить, что эта устойчивость также обеспечивается разделением ее на две части (два пола). Иначе говоря, дифференциация полов—это ни что иное, как проявление более общего *принципа сопряженных подсистем* (см. **Приложение Б**). Это значит, что один из полов должен быть специализирован по консервативному аспекту и представлять собой “ядро” системы, а специализацией другого должен быть оперативный аспект и он становится лабильной, подвижкой “оболочкой”. Таким образом, деление на два пола оказывается выгодной для популяции формой информационного контакта со средой. Такой контакт осуществляется через два потока информации: генеративный (передача генетической информации от поколения к поколению, из прошлого в будущее) и экологический (информация от среды, из настоящего в будущее). Два пола по-разному участвуют в них. При этом специализация по генеративному потоку требует от одного из них большей устойчивости, стабильности, а специализация другого по экологическому потоку—большей чувствительности и мобильности. Возникает вопрос, какой из полов специализирован по генетическому, а какой по экологическому информационному потоку? Прежде чем ответить на этот вопрос, необходимо выяснить в чем суть половых различий.

Существуют два фундаментальных различия между мужским и женским полом: сечение информационного канала связи с потомством и норма реакции.

“Сечение” канала передачи информации потомству

Основное различие самцов и самок заключается в том, что потенциальные возможности самцов в передаче генетической информации несравненно больше, чем самок. Каждому потомку отец и мать передают примерно одинаковое количество генетической информации, но количество потомства, которому может передать генетическую информацию самец, несравненно больше количества, которому может передать информацию самка. Каждый самец в принципе может передать информацию всему потомству популяции, в то время как самки такой возможности лишены. Говоря терминами теории информации, пропускная способность—“сечение”—канала связи самца с потомством значительно больше, чем сечение канала связи самки **Рис**. 7.1.

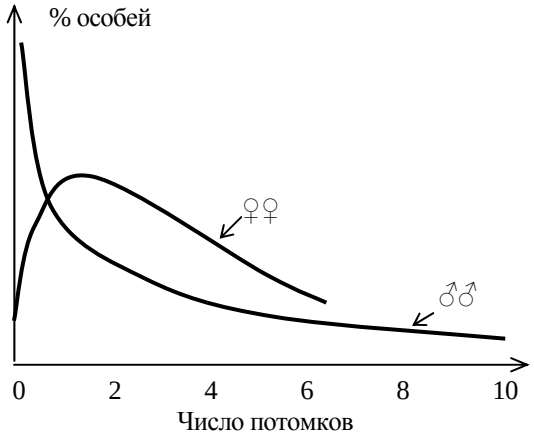


Рис. 7.1

Участие мужских и женских особей в процессе воспроизводства

У подавляющего большинства видов, крупных гамет производится гораздо меньше, чем мелких. Например, у женщины за всю её жизнь созревает около 500 яйцеклеток, в то время как у мужчины в каждом эякуляте содержится сотни миллионов спермиев, значит за всю жизнь—сотни миллиардов, то есть на каждую яйцеклетку производится примерно миллиард сперматозоидов. Или же на каждый сперматозоид, участвующий в оплодотворении, приходится более миллиарда спермиев отстраненных от него. Кроме того, каждый самец может оплодотворить много самок, а самки такой возможности лишены. Например, корова за всю свою жизнь может оставить максимум 15 телят, а бык-производитель—десятки тысяч, то есть соотношение сечений каналов связи с потомством примерно 1 : 1000. Это значит, что при примерно равном числе самцов и самок в популяции, если один самец оплодотворит 1000 самок, то неизбежно примерно столько же самцов будет отстранено от участия в воспроизводстве.

В течение жизни женщина может произвести 400-500 **яйцеклеток**. **В действительности число её детей намного меньше—два зарегистрированных рекорда** —69 **и** 32.

Султан Марокко Маули Исмаил имел больше 1000 **детей**

Книга рекордов Гиннеса, 1980, с. 29.

Принцип Бейтмана

Такой совершенно очевидный, казалось бы вывод, тем не менее был проверен экспериментально. Используя *Drosophila melanogaster* с хромосомными маркерами Бейтман (Bateman, 1948) подсчитал число спариваний в популяции, разбитой на группы из 5 самцов и 5 самок каждая. Оказалось, что в этих условиях среди самцов не участвовали в скрещиваниях 21%, тогда как среди самок—только 4%.

Бейтман показал, что существуют принципиальные различия в половых стратегиях самцов и самок, связанные с различной "стоимостью" их вклада в размножение. "Стоимость" вклада самки практически всегда намного выше, чем вклада самца (даже если родители совсем не заботятся о потомстве; ведь яйцеклетка содержит гораздо больший запас энергии, чем спермий), а следовательно, "дирижёром" репродуктивного поведения является именно она; именно она решает, кому из самцов продолжиться в потомках, а кому—нет. И все видоспецифичные особенности брачного поведения представителей конкретного вида строятся на базе этого принципа.

Мужчина может произвести миллиарды сперматозоидов и может иметь тысячи детей. **Теоретически один мужчина может стать отцом всех детей Земли**.

Существуют и другие наблюдения. Например, по оценке LeBoeuf (1974) у морских слонов более двух третей самцов популяции в данный сезон не осуществляет ни одного спаривания. Чем выше социально-иерархический ранг самца, достигнутый в драках, тем чаще он подходит

к самкам и спаривается. По данным другого исследования, 85% самок морских слонов было оплодотворено всего лишь 4% самцов (Le Boeuf, Peterson, 1969).

В лабораторных условиях сходные результаты были получены и для домовой мыши: доминантные или более агрессивные самцы были отцами большего числа потомков, чем менее агрессивные (Levine, 1958). У полынных тетеревов менее 10% самцов осуществляли свыше 70% всех спариваний (Wiley, 1973). Это значит, что редкие варианты самцов, в отличие от редких вариантов самок, могут играть основную роль в передаче управляющей информации от среды к потомству, то есть величину изменения среднего значения признака определяют в основном самцы.

Сечение канала связи с потомством зависит от системы размножения. При моногамии оно одинаково для самцов и самок. В случае полигинии уже при соотношении 1♂ : 3♀ разница в объемах передачи генетической информации увеличивается почти на порядок (самец в 3 раза больше передает информации, а самки получают одну и ту же информацию 3 раза).

"**Эффект Кулиджа**"

Эффект Кулиджа может играть роль в более равномерном распределении генетической информации потомству. Самцы многих млекопитающих стремятся разнообразить свои половые контакты. Если в лабораторных условиях подсадить самку к самцу крысы, первоначально наблюдается высокая частота спариваний, которая со временем уменьшается доходя до почти полной потери либидо. Однако, если подсадить к тому же самцу другую самку, его энтузиазм и жизненная сила немедленно восстанавливаются (Bermant, 1976).

Жена американского президента Калвина Кулиджа, посещая с мужем животноводческую ферму, спросила гида сколько раз петух исполняет свои функции. "Десятки раз в день" был ответ. "Пожалуйста скажите это президенту" - сказала первая леди. Когда президенту сообщили о способностях петуха, он подумав, спросил: было ли это с одной и той же курицей? "Конечно нет, мистер президент, каждый раз разные". "Пожалуйста скажите это миссис Кулидж " был ответ.

На фермах, бараны и быки безошибочно отказываются от повторного спаривания с одной и той же самкой (Beamer, et. al., 1969). Поэтому обычно достаточно одного самца, чтобы он оплодотворил всё стадо.

Саймонс (Symons, 1979) отметил, что неправильно применять термин "неразборчивый" к мужской сексуальности. Самцы животных не выбирают своих партнеров случайно, они узнают и отказываются спариваться с теми партнерами с которыми они уже имели секс. Баранов и быков очень трудно обмануть в этом отношении. Попытки закрыть части тела или заглушить запах самки другими запахами обычно безуспешны.

Данные подтверждающие эффект Кулиджа у человека были получены Уилсоном (Wilson, 1981). При опросе 63% женщин выбрали "больше секса с мужем или стабильным партнером" (по сравнению с 38% мужчин), тогда как только 18% женщин выбрали "больше партнеров" (по сравнению с 37% мужчин). Несомненно, что мужчин больше чем женщин интересуют разные партнеры.

Дисперсия полов

Чтобы популяция "чувствовала" приближение фронта вредного фактора среды, необходим контакт кривой смертности популяции с этим фронтом. То есть за получаемую информацию популяции приходится все время платить определенную жертву в виде элиминации самых чувствительных к данному фактору особей. При этом плата пропорциональна получаемой информации и тесно связана с *фенотипической дисперсией* популяции. Если фенотипическая дисперсия мала, то в стабильной среде нет элиминации и нет информационного контакта популяции со средой. В этом

случае очередное внезапное изменение среды может застать популяцию врасплох и погубить ее целиком. Наоборот, если фенотипическая дисперсия очень велика, то чрезмерно растет плата за новую информацию, а это расточительно. Следовательно, существует некая оптимальная для данной популяции в данной среде величина *фенотипической дисперсии*, которая обеспечивает заблаговременное получение необходимой информации при минимальной плате за нее.

Если схематично разделить популяцию на три части, как показано на **Рис**. 7.2**А**, то в привычных старых условиях среды, центральная часть популяции пребывает в комфортных условиях по данному фактору среды, а периферийные части—в условиях дискомфорта. При этом периферийные части E_1 и E_2 страдают от диаметрально противоположных (альтернативных) факторов, например, если часть E_1 страдает от холода, то часть E_2—от жары. Это означает, что даже в популяциях животных, обитающих в тропиках, обезьян к примеру, какие-то экземпляры погибают не только от жары, но и от холода, тогда как в популяциях пингвинов или белых медведей, какие-то особи погибают от тепла.

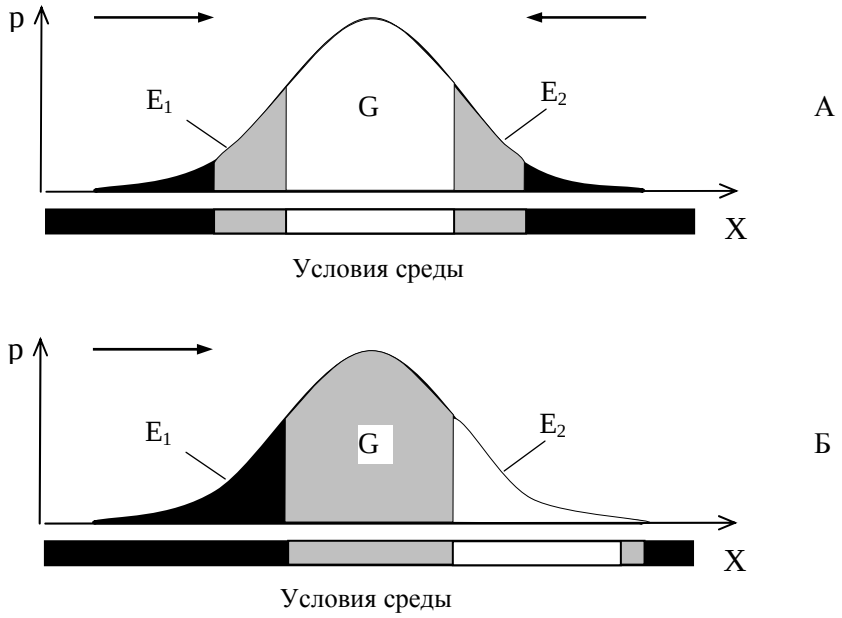


Рис. 7.2

Взаимоотношение популяции со средой в условиях стабилизирующего (А) и движущего отбора (Б). Зоны □—комфорта; ▒—дискомфорта; ■—элиминации. →—направление давления отбора; X—обобщенный признак (устойчивость к фактору среды), p—вероятность (или концентрация) его в популяции, G—генетическая часть популяции, E_1, E_2—экологические части.

При изменении условий среды, часть E_1 попадает в зону элиминации, часть G—в зону дискомфорта, а часть E_2— в зону комфорта (**Рис**. 7.2**Б**). Особи класса E_2, которые в обычных условиях страдали от дискомфорта, попав наконец, в комфортные условия, бурно размножаются и “уводят” популяцию от наступающего вредного фактора среды.

Информативность особей на концах кривой генотипического распределения (области E_1 и E_2) максимальна, так как именно они могут вызвать максимальный сдвиг генотипов в следующем поколении (**Рис**. 7.3). Чем дальше генотип от моды, чем он оригинальнее, тем выше его информативность. Однако самых оригинальных особей мало и их вклад в генофонд потомства ничтожен. Поэтому реальный вклад будет определяться произведением степени оригинальности на концентрацию особей с данным значением признака, а также на сечение их канала связи с

потомством. Поскольку сечение канала связи самцов с потомством значительно больше чем самок, их вклад также будет выше.

То есть, информационная ценность особей разных классов разная. Центральный класс, максимально приспособленный к старым условиям и поэтому ориентированный как бы на прошлое, “работает” больше на сохранение имеющейся генетической информации, реализует больше наследственную тенденцию—**сохранения**. Периферийные классы E_1 и E_2 оба плохо приспособленные к старым условиям среды, новые условия встречают по разному: особи класса E_1 гибнут, а класса E_2 становятся самыми приспособленными. Поэтому можно сказать, что классы E_1 и E_2 “работают” больше на **изменение**, реализуют больше экологическую тенденцию, связь со средой и ориентированы больше на будущее. Иными словами, в популяции существует специализация, своего рода “разделение труда” по связи со средой (*изменчивость*) и по связи с предшествующими поколениями (*наследственность*). Одинаково ли представлены мужской и женский пол в этих специализированных классах популяции (*E* и *G*) или соотношение полов в них отклоняется от пропорции 1 : 1?

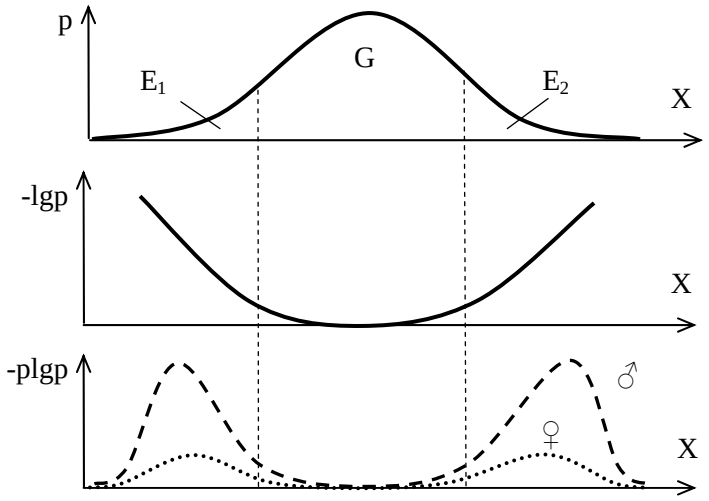


Рис. 7.3 Распределение фенотипов (p), их информативность (-lgp) и информационная эффективность (-plgp) в популяции (Геодакян, 1983б).
X—обобщенный признак (или фенотип), p—вероятность его нахождения в популяции, G—генетическая часть популяции, E_1, E_2—экологические части.
Из верхней кривой видно, что в популяции больше всего особей со средним значением признака. Кривая в центре показывает, что у самых редких вариантов информативность максимальна, а у нормы популяции—минимальна. Результирующая (нижняя) кривая учитывает как информативность фенотипов, так и их концентрацию.

Уже отмечалось, что от всех вредных факторов среды, как правило, прежде всего гибнут мужские особи. Мужской пол является биологически более слабым полом. Это значит, что если нарисовать отдельно кривые смертности для каждого пола, то с фронтом вредного фактора среды должна контактировать в основном кривая мужского пола. Следовательно, либо должен иметь место определенный сдвиг кривых таким образом, чтобы мужская кривая оказалась между фронтом вредного фактора и женской кривой, либо это может быть достигнуто за счет большей дисперсии мужской кривой по сравнению с женской. Первое решение не годится, поскольку сдвиг кривых по средним значениям признака, спасая женский пол от данного вредного фактора среды (скажем, холода), подставляет его под удар альтернативного фактора (жары). Остается второе решение—**кривая фенотипического распределения мужского пола должна иметь бóльшую дисперсию, чем женского** (**Рис**. 7.4). Это одно из основных положений новой теории.

МУЖСКОЙ ПОЛ ДОЛЖЕН ИМЕТЬ БÓЛЬШУЮ ФЕНОТИПИЧЕСКУЮ ДИСПЕРСИЮ ПРИЗНАКОВ ПО СРАВНЕНИЮ С ЖЕНСКИМ

Идея, **что мужчины более часто отклоняются в хорошую или плохую сторону** (**больше гениев и больше идиотов**), **была введена в начале** 20-**го века чтобы объяснить**, **почему мужчины превосходят женщин во многих областях деятельности несмотря на то**, **что по средним значениям психологических тестов различие между полами не очень велико**.

Shields, 1982

Ещё со времен Дарвина биологи отмечали, что по многим признакам у многих видов самцы более изменчивы (гипотеза **Большей изменчивости мужского пола**) (Edge, 2005).

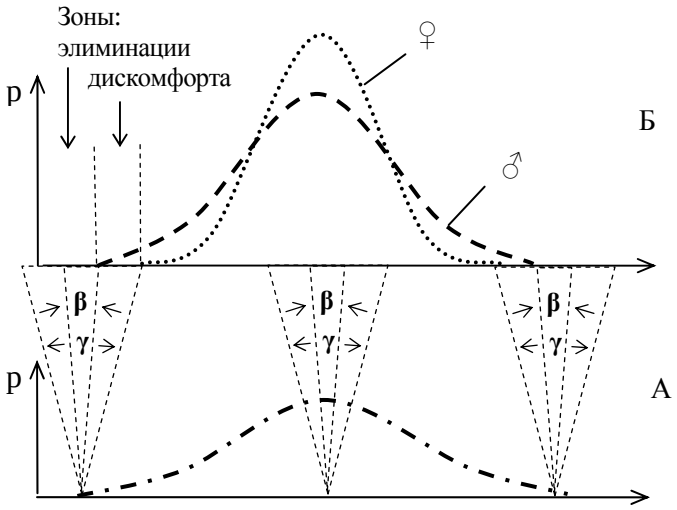


Рис. 7.4 Распределение мужских (- - -) и женских (. . .) генотипов (А) и фенотипов (Б) в популяции (Геодакян, 1983б).
β и γ—нормы реакции мужского и женского пола соответственно.
Широкая норма реакции позволяет женским особям уходить из зон элиминации и дискомфорта.

Чтобы первым получать информацию от среды, мужской пол должен иметь повышенную чувствительность (смертность) ко всем факторам среды. Это достигается за счет большей дисперсии признаков, то есть по всем признакам мужской пол должен быть разнообразнее женского. Более широкая фенотипическая дисперсия позволяет за новую информацию “платить” в первую очередь жертвой мужских особей. В то же время мужская особь может оставить несравненно большее количество потомков по сравнению с женской (передача экологической информации потомству). Значит экологическую информацию о происшедших в среде изменениях мужской пол получает и передает потомству эффективнее, чем женский. С другой стороны картину генотипического распределения в популяции полнее передает потомству женский пол.

Следовательно, генетический поток информации (от поколения к поколению) больше реализует женский пол, а экологический (от среды к потомству)—мужской. Более широкая фенотипическая дисперсия мужского пола может быть следствием широкой генотипической дисперсии. Она может быть также следствием более широкой наследственной нормы реакции женских особей, которая позволяет им покинуть зоны элиминации и дискомфорта. Более широкая генотипическая дисперсия мужского пола может быть результатом более высокого уровня мутаций у мужских особей, а также того, что женские потомки наследуют родительские признаки более аддитивно (промежуточное, средне-арифметическое наследование), чем мужские.

Повышенный уровень мутаций у мужских особей

Поскольку число клеточных делений в сперматогенезе намного больше числа делений в овогенезе и ошибки при репликации и репарации ДНК являются главным источником мутаций, был сделан вывод, что все это может привести к большей частоте мутаций в половых хромосомах по сравнению с аутосомами и было предположено, что самцы служат генератором мутаций, по крайней мере, в эволюции млекопитающих. Тот факт, что уровень, как спонтанного так и индуцированного мутагенеза, у гетерогаметных, и у гомогаметных самцов выше чем у самок для дрозофилы, шелкопряда, млекопитающих, в том числе и человека был установлен давно и неоднократно (Анисимов, Соловьев, 1999; Kerkis, 1975). Более высокий уровень точковых мутаций отмечен также у самцов мышей по сравнению с самками (Searle, 1972).

Сравнительным исследованием замещений нуклеотидной последовательности A-, X- и Y-генов человека и мыши (или крысы) было показано, что самцы являются главным источником мутаций для молекулярной эволюции. Кроме того, было установлено, что соотношение скоростей эволюции генов— Y : A : X = 2.2 : 1 : 0.6 (хорошо согласуется с теоретическим ожиданием— 2 : 1 : 2/3) (Miyata et al., 1987). В другой работе аналогичной методикой сравнивали Y/X отношения скоростей замещения нуклеотидных последовательностей в генах человека, орангутана, бабуина и беличьей обезьяны. Было показано, что Y-гены дивергируют быстрее и “дальше” друг от друга, чем X-гены, то есть и у высших приматов самцы предваряют молекулярную эволюцию (Shimmin et al., 1993).

Наследование родительских признаков

Бадр и Спикет (Badr, Spickett, 1965) обнаружили различия между самцами и самками мышей в относительной роли аддитивных и неаддитивных наследственных факторов в определении веса надпочечников. Доля аддитивного генетического разнообразия в фенотипической изменчивости веса надпочечников составляла 40% для самцов и 60% для самок.

По данным Л. Шюлера и др. (1976) у самок мышей гибридов значения относительного веса надпочечников, тимуса, половых желез и гипофиза практически совпадали с полусуммой значений этого признака у родителей. У самцов гибридов наблюдалось отклонение среднего в направлении меньшего значения для надпочечников, тимуса и половых желез, и большего—для гипофиза. У самок мышей гибридов было отмечено также более аддитивное наследование генов, ответственных за двигательную активность (Бородин и др. 1976).

Более широкая норма реакции женского пола

Мужчина женится на женщине и надеется, что она не изменится.
Женщина выходит замуж и надеется, что ее муж изменится.
И они оба неправы.

Где Марья гнется, Иван ломается.
Русская пословица

Разная фенотипическая дисперсия полов может быть связана с их разной *нормой реакции*. Норма реакции, или модификационная изменчивость, особей женского пола должна быть больше соответствующей нормы реакции особей мужского пола. Иными словами, связь фенотипа с генотипом у мужского пола должна быть более “жесткая”, чем у женского. Поэтому влияние среды в онтогенезе при реализации генотипа в фенотип больше у женского пола (**Рис**. 7.2, **Рис**. 7.5).

В “пространстве возможностей” существует некая зона “онтогенетического дискомфорта”, находясь в которой особи не гибнут, но испытывают трудности и неудобства, страдают от неприспособленности (мерзнут, голодают). Широкая норма реакции позволяет особям женского пола покинуть эту зону и выжить, в то время как мужские особи остаются в ней и гибнут. У женских особей за счет широкой нормы реакции онтогенетическое “пространство способностей” больше, чем у мужских. Поэтому половую дифференциацию можно трактовать еще как специализацию по взаимно дополнительным качествам совершенства (женский пол) и новаторства,

прогрессивности (мужской) во взаимоотношениях со средой, так как адаптация женских особей к существующим условиям среды совершеннее, чем у мужских особей. А у последних наличие разнообразных отклонений от нормы (моды) популяции (несовершенств) обеспечивает им большую прогрессивность в приспособлении к изменившимся условиям среды в будущем.

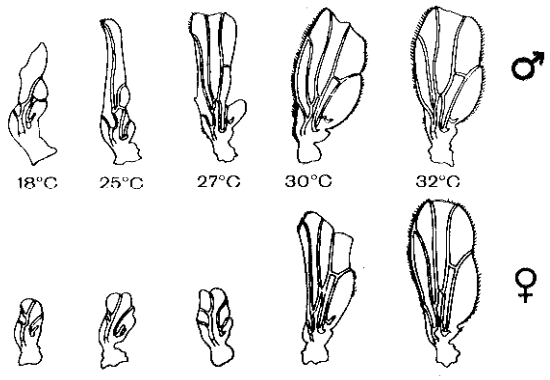


Рис. 7.5 Изменение размера и формы крыла у самцов и самок дрозофилы в зависимости от температуры среды (Шмальгаузен, 1969). В онтогенезе из-за более широкой нормы реакции влияние среды на проявление признака у самок больше, чем у самцов.

Узкая норма реакции обеспечивает широкую фенотипическую дисперсию мужского пола. Она дает возможность подвергнуть элиминации и дискриминации в основном мужской пол. При этом, бóльшее сечение канала связи мужского пола с потомством позволяет максимально тиражировать отобранные, самые подходящие, генотипы.

И наоборот, широкая норма реакции женского пола сужает его фенотипическую дисперсию и позволяет сохранить его численность и существующее распределение генотипов. На первый взгляд кажется, что чем шире норма реакции, тем шире должна быть и фенотипическая дисперсия. Однако это не так. На самом деле все наоборот: в популяции фенотипическая дисперсия мужского пола, состоящего из особей с узкой нормой реакции, будет шире, так как она сохранит генотипическую дисперсию, а фенотипическая дисперсия женского пола, состоящего из особей с широкой нормой реакции, будет уже, так как широкая норма реакции даст возможность в условиях стабилизирующего отбора, крайним генотипам “уйти” из зон “дискомфорта”, “подтянуться” к фенотипической норме (моде) популяции и таким образом сгладит генотипическую дисперсию (**Рис**. 7.2). Именно высокая онтогенетическая пластичность женского пола обеспечивает ему высокую стабильность в филогенезе. Следовательно, в филогенетическом плане более изменчив, пластичен мужской пол, а в онтогенетическом, наоборот, более пластичен и изменчив женский. Такое, на первый взгляд парадоксальное, распределение ролей в филогенезе и онтогенезе на самом деле последовательно и непротиворечиво: оно реализует единую идею специализации полов по консервативной и оперативной задачам эволюции. Несколько утрируя, можно сказать, что информационные взаимоотношения популяции со средой строятся на элиминации мужских особей и “воспитании” (онтогенетическом сдвиге) женских.

“ …**если объединить всех самцов популяции в мужскую команду**, **а всех самок—в женскую и устроить** “**личные и командные соревнования**”, **то чемпионами в** “**личном первенстве**” **по всем программам были бы самцы**, **а в** “**командном зачёте**” **победителями оказывались бы самки**”

Геодакян, 1966.

Гипотеза более широкой нормы реакции женского пола позволяет делать довольно четкие предсказания. Например, у особей мужского пола доля “наследственной компоненты” должна быть больше, а “средовой”—меньше, чем у особей женского пола. Если сравнить внутрипарную и межпарную дисперсию у однояйцевых (монозиготных) близнецов мужского и женского пола, то внутрипарная должна быть больше у женских пар, а межпарная—у мужских, то есть степень конкордантности у однояйцевых близнецов мужского пола должна быть больше, чем у таких же близнецов женского пола. Далее, фенотипическая дисперсия в чистой линии может быть относительно шире у женского пола, а в полиморфной (дикой) популяции она шире у мужского.

Ванденберг и др. (Vandenberg et al., 1962) исследовали внутрипарные различия у 23 пар мужских однояйцевых близнецов и 21 пары женских по различным измерениям: антропологическим, сердечно-сосудистым, гематологическим, биохимическим, психологическим и др. Возраст исследованных пар от 12 до 18 лет. По 185 переменным внутрипарный разброс оказался статистически значимо больше у женских пар, по 41—у мужских, а по 353 переменным не было обнаружено значимой разницы. Аналогичные результаты были получены и другими авторами (Никитюк, 1977; Chovanova, 1980).

Исследование степени разнообразия по 9 параметрам (социальные, поведенческие и умственные способности в возрасте 2, 3 и 4 года) у 2000 пар однояйцевых близнецов показало большее разнообразие в парах девочек Интересно, что в полном соответствии с представлениями теории у дизиготных близнецов наблюдалась обратная корреляция по тем же признакам. (Loat et al., 2004).

Шюлер Л. и др. (1976) обнаружили различия между самцами и самками мышей в определении веса эндокринных органов. Доля генотипической компоненты в фенотипической изменчивости у самцов по всем изученным признакам была больше, чем у самок, что также подтверждает гипотезу нормы реакции.

Более широкая фенотипическая дисперсия мужского пола выявляется в различных тестах по определению коэффициента интеллектуальности (IQ). У женщин показатели IQ группируются вокруг некоторых средних величин, а у мужчин—наблюдается значительный разброс по этому показателю (Hurt, 1978).

Психологи из Эдинбургского университета проверили способности у более чем 2500 братьев и сестер, подвергнув их тестам по информатике, математике и английскому, а также оценив их способность к выполнению механических операций. Мужчины набрали максимальное и минимальное количество очков по всем тестам, они также лучше справились с заданиями по информатике и арифметике. Женщины получили средние оценки и выглядели лучше в языковых тестах. В два раза больше мужчин чем женщин оказалось на периферии распределения—как среди двух процентов умных, так и среди двух процентов наименее интеллектуальных испытуемых (Deary et al., 2007).

“**Мужчины либо очень умны**, **либо уж очень глупы**”:
…**среди умных двух процентов населения мужчин в два раза больше**, **чем женщин**.
… **среди наименее интеллектуальных двух процентов населения мужчин в два раза больше**, **чем женщин**.
Deary et al., 2007.

Американские исследователи проверяли математические способности (SAT тест) учеников 7-го класса на крайней правой границе распределения (верхний 0.01 % популяции). В начале 80-х годов на каждую девочку приходилось 13 мальчиков. К 1991 г. разница уменьшилась до 4 : 1 и оставалась на этом же уровне в последующие годы. По тесту на математическое и научное рассуждение (ACT тест) соотношение было 3 : 1, при этом из 19 учеников, набравших наилучший результат, было 18 мальчиков (Wai et al., 2010).

Гипотеза широкой нормы реакции женского пола распространяет эволюционную концепцию дифференциации полов на онтогенез, связывая в единое целое филогенетические и онтогенетические закономерности раздельнополости и взаимоотношения популяции со средой. Она позволяет объяснить феномен дифференциальной смертности полов, и многие другие непонятные онтогенетические явления, затрагивающие в разной степени мужской и женский пол, например полимерию, пенетрантность, экспрессивность, а также психологические особенности полов.

Приведенные рассуждения позволяют построить логическую цепочку явлений, приводящих от разной нормы реакции полов к популяционному половому диморфизму: чем шире норма реакции, тем больше онтогенетическая пластичность, тем меньше фенотипическая дисперсия и меньше смертность; чем меньше смертность, тем лучше сохраняется генотипическая дисперсия и тем меньше филогенетическая пластичность, что и приводит к возникновению полового диморфизма.

Глина и мрамор

Эволюция идет методом “проб и ошибок”. Чтобы локализовать их выгоднее пробовать не на целой системе, а только на её части. Для этого достаточно разделить систему на две подсистемы и обеспечить их дихронную эволюцию так, чтобы одна из них, пробная, начинала и кончала эволюцию раньше, чем основная (более ценная).

Разделение популяции на два пола и “специализация” полов, при которой один из них **“**отвечает” за качество, а другой—за количество потомства, приводит к тому, что любой поток информации об изменении среды воспринимают сначала самцы, реагируют на него и преобразуют его. Такое разделение на инерционное, стабильное ядро и более изменчивую, чувствительную оболочку позволяет популяции отличить временные, коротко действующие и случайные изменения факторов среды, например необычно холодную зиму или особенно жаркое лето, от систематических изменений в одном и том же направлении, скажем, наступлении ледникового периода.

Можно представить самцов как передовой отряд популяции, продвинутый далеко вперёд, навстречу вредным факторам среды. Между этим авангардом и “ядром”, “золотым фондом” популяции—самками—выдерживается определенная дистанция, необходимая для проверки и отбора. Эволюционная инертность, отставание самок—это плата за их совершенство. И, наоборот, прогрессивность самцов—проявление их несовершенства. Таким образом, на вопрос, нужны ли самцы, можно ответить утвердительно. Они необходимы в основном для приспособления к изменившимся условиям среды.

Дифференциации на женский-мужской пол, основаны на одном и том же, главном для эволюционирующих систем, принципе специализации: по **сохранению** (С) и **изменению** (И) системы. Во-первых, консервативный и оперативный аспекты эволюции—два **главных** ее непременных условия. Если одно из них отсутствует, то нет эволюции: система либо исчезает, либо стабильна. Во-вторых, их отношение, И/С, характеризует **эволюционную пластичность** системы. В-третьих, эти условия **альтернативны**: чем больше И, тем меньше С, и наоборот, так как они дополняют друг друга до единицы: С + И = 1. Поэтому без специализации подсистем системе приходится выбирать некий компромисный оптимум И/С, в то время, как при их специализации можно максимизировать одновременно и то и другое. В этом эволюционное преимущество всех сопряженных дифференциаций.

* * *

Как уже говорилось, вопрос “что дает пол?” включает в себя два самостоятельных вопроса: 1) “что дает скрещивание?” и 2) “что дает дифференциация полов?” Ответ новой теории: скрещивание обеспечивает комбинаторный потенциал, ассортимент генотипов, то есть выполняет, можно сказать генетическую функцию. А дифференциация полов обеспечивает эффективный информационный контакт со средой, изменение среднего генотипа, то есть выполняет как бы экологическую функцию.

Раздельнополое размножение выполняет две функции: генетическую—создание разнообразия генотипов путем скрещивания, и экологическую—обеспечение выгодной формы информационного контакта со средой через дифференциацию полов. Первая функция обеспечивает эволюционные преимущества *половых* форм размножения (гермафродитных и раздельнополых) перед *беспольми*, а вторая—преимущества *раздельнополых* форм перед *гермафродитными*. Поэтому теорию можно назвать **“эволюционной или генетико-экологической теорией пола**”. А учитывая специализацию полов по двум главным эволюционным потокам информации: генетическому (от поколения к поколению) и экологическому (от среды), можно условно назвать женский пол “генетическим” полом, а мужской—“экологическим”.

Глава 8

Соотношение полов

Третичное соотношение полов устанавливает отношение между тенденциями наследственности и изменчивости, то есть определяет *эволюционную пластичность* вида. Поскольку на разных этапах эволюции, а также в различных условиях среды требуется разная эволюционная пластичность популяции, то для каждого из них существует свое определенное оптимальное значение третичного соотношения полов, не обязательно равное 1 : 1.

Связь соотношения полов с условиями среды

В стабильных условиях среды требуется малая эволюционная пластичность, а в сильно изменчивых—большая, поэтому чем стабильнее среда, тем ниже должен быть оптимум третичного соотношения полов, и, наоборот, чем изменчивее среда, тем выше. Следовательно, третичное соотношение полов является важным параметром раздельнополой популяции, определяющим ее эволюционную пластичность и тесно связанным с условиями среды. С другой стороны, среда влияет на третичное соотношение полов через дифференциальную смертность полов. Причем именно в изменчивых условиях среды повышается смертность мужского пола и падает третичное соотношение полов популяции. Следовательно, мы опять имеем дело с конфликтной ситуацией: чем изменчивее среда, тем меньше остается в популяции мужских особей, и одновременно, тем больше их требуется для приспособления, то есть в изменчивых условиях популяция может вообще утратить мужской пол.

Единственная возможность избежать потери мужских особей—наличие механизма, позволяющего сохранять или даже повышать третичное соотношение полов в экстремальных условиях. Этого можно добиться только путем повышения вторичного соотношения полов в таких условиях. Следовательно, во всех экстремальных условиях среды, когда понижается третичное соотношение полов, одновременно должно повышаться вторичное, и наоборот, в оптимальных условиях, когда повышается третичное соотношение полов, должно понижаться вторичное. Иными словами, в экстремальных условиях среды, будет одновременно повышаться и смертность и рождаемость мужских особей, то есть будет расти их “оборачиваемость”. Следовательно, вопреки существующему взгляду на вторичное соотношение полов как на константу, характерную для данного вида, которая обеспечивает оптимум третичного соотношения полов 1 : 1, согласно новой концепции, вторичное соотношение полов является переменной величиной, тесно связанной с условиями среды. В стабильных, оптимальных условиях, когда не требуется много мужских особей, вторичное соотношение полов должно понижаться. В изменчивых, экстремальных условиях, когда требуется много мужских особей, наоборот, оно должно повышаться (Геодакян, 1978).

Связь между вторичным и третичным соотношением полов

В 1965 г. была высказана гипотеза, что для поддержания оптимального значения третичного соотношения полов у многих видов наряду с прямой связью между вторичным и третичным соотношением полов существует также и регуляторная **отрицательная обратная связь** (**Рис**. 8.1). Иначе говоря, “любое нарушение оптимального соотношения полов взрослых особей вызывает такое изменение в соотношении полов их потомства, которое приводит к восстановлению оптимального соотношения полов в популяции в целом” (Геодакян, 1965 б).

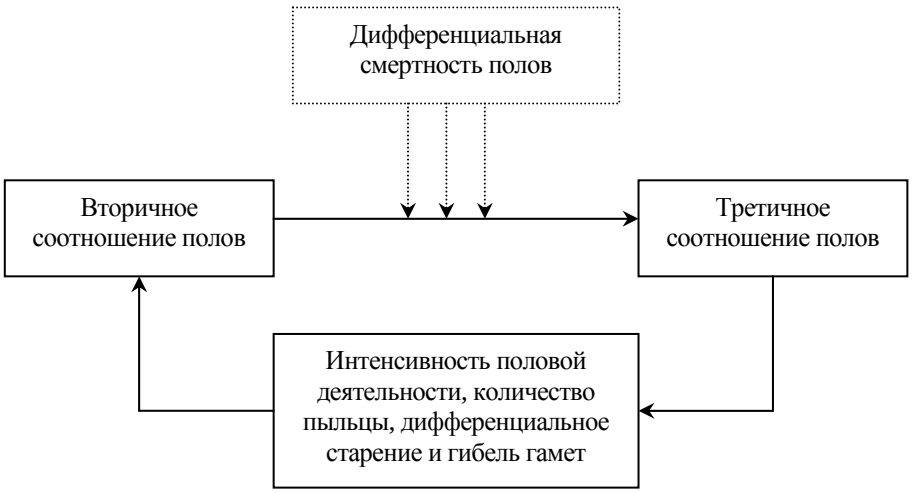


Рис. 8.1 Схема отрицательной обратной связи, регулирующей соотношение полов популяции (Геодакян, 1965 б).

Было предложено несколько механизмов реализации отрицательной обратной связи, которые подробно рассмотрены в **главе** 14.

Экологическое правило дифференциации полов

Любая раздельнополая популяция характеризуется тремя основными параметрами: соотношением полов (отношением числа мужских особей к числу женских), дисперсией полов (отношением значений дисперсии признака, или его разнообразия, у мужских и женских особей), половым диморфизмом (отношением средних значений признака для мужского и женского полов). Приписывая женскому полу консервативную миссию, а мужскому—оперативную, теория связывает эти параметры популяции с условиями среды и эволюционной пластичностью вида.

В стабильной (оптимальной) среде, когда нет необходимости ничего менять, сильны консервативные тенденции и эволюционная пластичность минимальна. В движущей (экстремальной) среде, когда требуется повысить пластичность, усиливаются оперативные тенденции. У одних видов, скажем низших ракообразных, эти переходы осуществляются переключением с одного типа размножения на другой (например, в оптимальных условиях—партеногенетический, в экстремальных—раздельнополый). У большинства же раздельнополых видов эта регуляция плавная: в оптимальных условиях основные характеристики понижаются (падает рождаемость мужских особей, сужается их дисперсия, уменьшается половой диморфизм), а в экстремальных—растут (это *экологическое правило дифференциации полов*).

ЭКОЛОГИЧЕСКОЕ ПРАВИЛО ДИФФЕРЕНЦИАЦИИ ПОЛОВ

ОСНОВНЫЕ ХАРАКТЕРИСТИКИ РАЗДЕЛЬНОПОЛОЙ ПОПУЛЯЦИИ—*СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ, ДИСПЕРСИЯ ПОЛОВ И ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ*—ПЕРЕМЕННЫЕ, РЕГУЛИРУЕМЫЕ ВЕЛИЧИНЫ, ТЕСНО СВЯЗАННЫЕ С УСЛОВИЯМИ СРЕДЫ И ЭВОЛЮЦИОННОЙ ПЛАСТИЧНОСТЬЮ ВИДА. ЧЕМ БОЛЬШЕ ЭТИ ХАРАКТЕРИСТИКИ, ТЕМ ВЫШЕ ПЛАСТИЧНОСТЬ, И НАОБОРОТ.

В СТАБИЛЬНЫХ УСЛОВИЯХ (ОПТИМАЛЬНАЯ СРЕДА) ОНИ УМЕНЬШАЮТСЯ, А В ИЗМЕНЧИВЫХ УСЛОВИЯХ (ЭКСТРЕМАЛЬНАЯ СРЕДА)—РАСТУТ

Преобладание мужских растений в сравнительно тяжелых условиях и женских в более благоприятных местах обитания было обнаружено Фрименом (Freeman et al., 1976).

Согласно экологическому правилу, основные параметры раздельнополости должны расти при любых природных или социальных катаклизмах (сильные землетрясения, войны, голод, переселения). Таким образом, эти параметры могут служить своеобразными индикаторами состояния экологической ниши. Когда экологическая ниша “уходит”, то резко и необратимо растет рождаемость мужского пола, его дисперсия и половой диморфизм. Это сигнал SOS. Если это изолированное малое племя и у него рождаются одни мальчики, то через некоторое время останутся одни мужчины. Можно сказать, что в этом случае генетическая смерть наступает раньше, чем физическая.

Пример вырождения популяции животных—особая порода буйволов, обитающая на острове Минданао (Филиппины). Это живущее обособленно стадо обречено на вырождение, так как в нем число самцов сильно превосходит число самок. В России рождаемость мальчиков в Приаралье и Каракалпакии за период 1980–1990 гг. повысилась на 5% (А. Эргашев). Это реакция популяции на экстремальные изменения условий среды в связи с гибелью Аральского моря. В день референдума (23 марта 2003 г.) в одном роддоме Чечни родились 13 мальчиков и 4 девочки (325♂ : 100♀!) (в норме 106-108♂ : 100♀). Описан также случай, когда в одном индейском племени, живущем в экстремальных условиях, так выросла численность мужского потомства, что со временем не осталось женского.

Повышенная смертность мужского пола

Эффект дифференциальной смертности полов состоит из двух компонентов (**Рис**. 8.2). Первый—это вклад типа гаметности, который хорошо объясняется теорией дисбаланса генов. Второй компонент—вклад от специализации полов на уровне популяции. При этом, мужской пол и гетерогаметная конституция (XY) выполняют оперативную задачу, а женский пол и гомогаметная конституция (XX)—консервативную. У некоторых видов направления этих двух дифференциаций не совпадают (например у птиц).

Поскольку популяционный эффект возникает только в панмиктной, свободно скрещивающейся популяции и связан, видимо, со степенью полигамии, то при объяснении наблюдаемой картины различной смертности полов необходимо учесть как тип гаметности, так и моно- или полигамность вида. У моногамов популяционные эффекты сведены к минимуму (у строгих моногамов к нулю) и повышенная смертность наблюдается у гетерогаметного пола (у самцов типа *Drosophila* и самок типа *Abraxas*). Факты удовлетворительно объясняются теорией дисбаланса генов. У полигамных видов типа *Drosophila* на эффект от гаметности накладывается еще и популяционный эффект, усиливая его; этим объясняется отмеченная максимальная разница у таких видов (McArthur, Baillie, 1932). Для полигамных видов типа *Abraxas* популяционный эффект направлен против эффекта

гаметности: гетерогаметность приводит к сокращению длительности жизни самок, а популяционный механизм—самцов. Поэтому можно ожидать, что разница в смертности у них будет менее выраженной, чем для полигамов типа *Drosophila*, при одинаковой степени полигамии. Из сказанного следует, что у моногамных видов типа *Abraxas* смертность должна быть выше у самок, что в действительности и наблюдается (Лэк, 1957).

Таким образом, новый подход хорошо объясняет наблюдаемую картину смертности полов. Даже те немногие отклонения, которые, казалось бы, не укладываются в общую схему, при детальном рассмотрении возможно объяснить. Например, для голубей (Cole, Kirkpatrick, 1915), хотя суммарная смертность несколько выше у самок, но среди погибших в течение первых четырех недель больше самцов. А для реализации популяционных механизмов специализации полов этого вполне достаточно, чтобы новая информация от среды попала в мужскую подсистему. Строго говоря, важно, чтобы смертность мужского пола "опережала" смертность женского. Более интенсивная ранняя смертность мужского пола показана, например у человека (**Рис**. 2.3 Гл. 2, Гаврилов, Гаврилова, 1991). Во взрослых возрастах также мужская смертность превышает женскую (**Рис**. 2.4 Гл. 2). Отчасти это может быть связано с тем, что все "новые" болезни, болезни "века" или "цивилизации" (инфаркт, атеросклероз, гипертония, шизофрения и др.), как правило, болезни мужского пола.

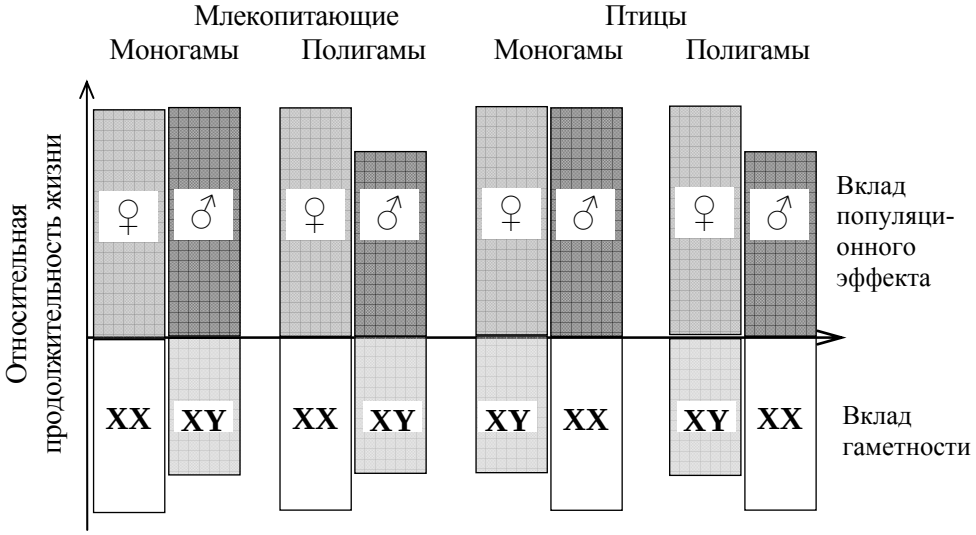


Рис. 8.2 Вклад специализации полов на уровне популяции (верхняя часть рисунка) и типа гаметности (нижняя часть рисунка) в дифференциальную смертность полов. Популяционный эффект возникает только в свободно скрещивающейся (полигамной) популяции, а у моногамов он практически не проявляется. Для полигамов характерна повышенная смертность мужских особей (Геодакян, 1983б).

Существующие теории—*хромосомного дисбаланса* и *метаболическая*—рассматривают дифференциальную смертность полов как пассивное следствие хромосомной конституции или уровня метаболизма. Они объясняют механизм явления и подменяют эволюционную задачу генетической (теория дисбаланса) или физиологической (метаболическая). Новая теория рассматривает повышенную смертность мужского пола как активное средство, повышающее эволюционную устойчивость популяции. Новый подход вскрывает эволюционный смысл, логику явления дифференциальной смертности полов, связывая его с разной *нормой реакции* полов.

Глава 9

Половой диморфизм и эволюция признаков

В этой главе мы рассмотрим эволюцию бесполых, гермафродитных и раздельнополых популяций, обсудим, как возникает половой диморфизм и как он регулируется.

Эволюция у нераздельнополых форм

Стабильная среда. Стабилизирующий отбор действующий на бесполую или гермафродитную популяцию в стабильной среде (S) меняет только численность потомства (N). Средний генотип ($\bar{x}$) при этом не меняется (**Рис**. 6.1).

Изменяющаяся среда. При смене стабилизирующей среды на движущую (D), отбор начинает действовать не только на численность популяции, но и на средний генотип (**Рис**. 6.1**Б и В**). Для простоты рассмотрим изменение только одного признака от старого значения (0) к новому (1).

На изменение условий среды, популяция нераздельнополых организмов реагирует увеличением дисперсии признаков и скорости мутаций. Начинается эволюция признака—новые мутации появляются случайно и распространяются в популяции (**Рис**. 9.1 фаза E_1). После того как все особи приобрели признак и его эволюции завершилась, наступает стабильная стадия (s_2).

Спустя много поколений, если среда меняется опять и признак становится ненужным, происходит его утрата (фаза E_2). В этой фазе опять происходит увеличение дисперсии признаков. После исчезновения признака наступает стабильная послеэволюционная стадия (s_3) и дисперсия признаков уменьшается за счет стабилизирующего отбора.

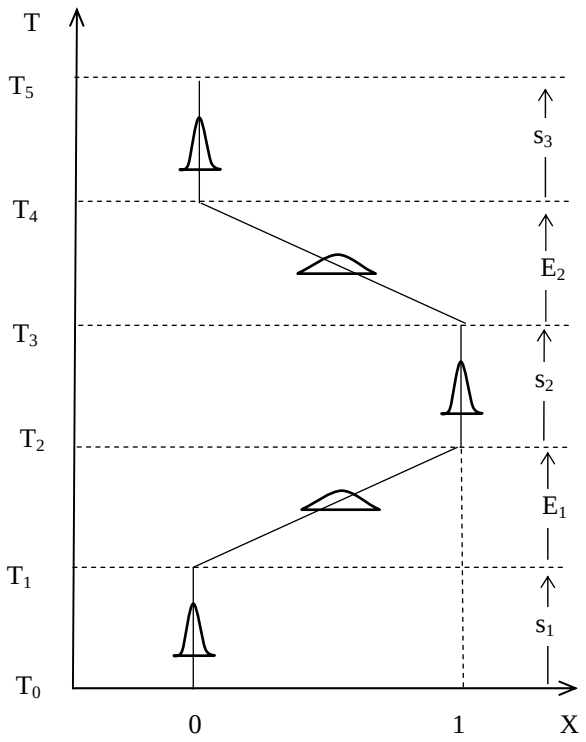


Рис. 9.1 Эволюция появления (0→1) и исчезновения (1→0) признака у нераздельнополых организмов (Геодакян, 2000).

По оси абсцисс: средний генотип $\bar{X}$ признака: 0 —отсутствие. 1 —наличие.
По оси ординат: Т—время в филогенетическом масштабе.
Появление признака: $T_1 – T_2$ —начало и конец эволюционной фазы (E_1).
Исчезновение признака: $T_3 – T_4$ —начало и конец эволюционной фазы (E_2).
s_1 , s_2 и s_3 —стабильные фазы. Кривые распределения показывают генотипическую дисперсию в различных фазах.

Дихронная эволюция

Дифференциация полов устраняет конфликт между сдвигом среднего генотипа ($\Delta \bar{x}$) и **численностью потомства**. В её основе лежат два принципиальных различия полов: более широкое *"сечение канала"* связи мужских особей с потомством и более широкая *норма реакции* женских особей.

Стабильная среда. Разная норма реакции мужского и женского пола позволяет реализовать одинаковые их генотипы в разные, максимально соответствующие среде фенотипы (**Рис**. 9.2 **f**). Фенотипическое распределение мужского пола до действия отбора из-за узкой нормы реакции примерно повторяет исходное генотипическое распределение (**Рис**. 9.2 g). Распределение женского пола из-за широкой нормы реакции более податливо давлению среды и может сильнее отклоняться модификационно от генотипического. В стабилизирующей среде это приводит к сужению фенотипической дисперсии женского пола. Высокая онтогенетическая пластичность дает возможность женскому полу покинуть зоны отбора и дискомфорта, попасть в зону комфорта и полнее сохранить спектр прошлых генотипов. Мужской пол остается в опасных зонах и подвергается действию отбора. Воздействие среды проявляется либо в элиминации или отстранении от размножения, либо в модификации с сохранением участия в нем. Из-за разной нормы реакции элиминация и отстранение затрагивают в основном мужской пол, а модификации—женский.

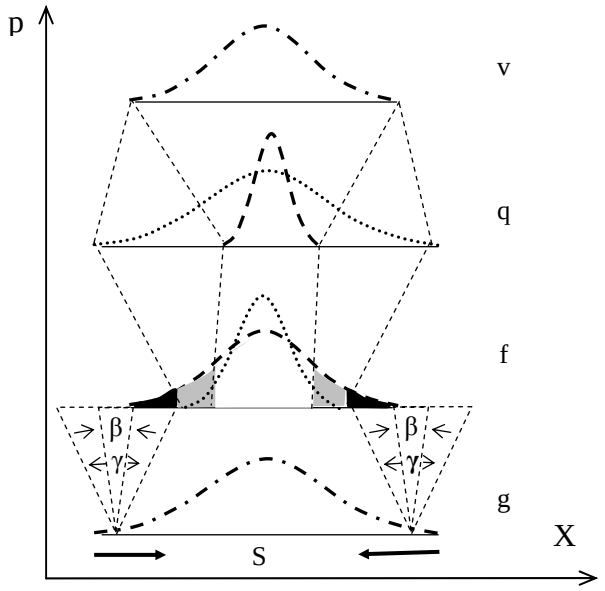


Рис. 9.2 Преобразование генетической информации в одном поколении (n) в стабилизирующей (S) среде (Геодакян, 1989,1991).

X—генотипы или фенотипы, p—их частота в популяции. Штриховые линии—мужской пол, норма реакции—β; точечные—женский, норма реакции—γ. ▉—элиминированные естественным отбором (в основном мужской пол). ▒—отстраненные половым отбором (только мужской пол). Распределения: g—генотипов, полученных от поколения n-1 (зигот); f—фенотипов, реализованных из g (до и после отбора); q—генотипов, переданных поколению n+1; v—генотипов, полученных от поколения n (зигот).

В стабилизирующей среде *(S)* все преобразования генетической информации затрагивают дисперсии полов, но не затрагивают модальных значений признаков (**Рис**. 9.2). Поэтому при стабилизирующем отборе мужской пол передает следующему поколению модальную (среднюю) часть спектра, и половой диморфизм отсутствует. Возникает только разница в дисперсии, которая при переходе к следующему поколению исчезает.

Изменяющаяся среда. В движущей среде, когда экологическая ниша “уходит” в сторону, фенотипическое распределение мужского пола до действия отбора примерно повторяет исходное генотипическое распределение (**Рис**. 9.3g). Широкая норма реакции женского пола приводит к сдвигу распределения фенотипов и к появлению временного, *фенотипического полового диморфизма* (**Рис**. 9.3 f). Женский пол покидает зоны отбора и дискомфорта, и сохраняет спектр прошлых генотипов. Мужской пол остается в опасных зонах и подвергается действию отбора. После действия отбора уменьшается доля мужских особей и сужается их генотипическая дисперсия (**Рис**. 9.3**q**). В движущей среде *(D)* преобразования затрагивают и дисперсии полов и модальные значения признака: норма реакции создает временный, фенотипический половой диморфизм, отбор—генотипический (**Рис**. 9.3 f,q). Мужской пол получает новую экологическую информацию. Существенно, сохраняется ли хоть частично в следующем поколении возникшая разница между мужскими и женскими гаметами, или она полностью нивелируется при оплодотворении? В пользу того, что часть генетической информации остается в мужской подсистеме и не попадает в женскую, свидетельствует существование Y хромосомы, которая никогда не попадает от отца к дочери и *реципрокных эффектов*, то что при гибридизации не безразлично—из какой породы отец, из какой мать.

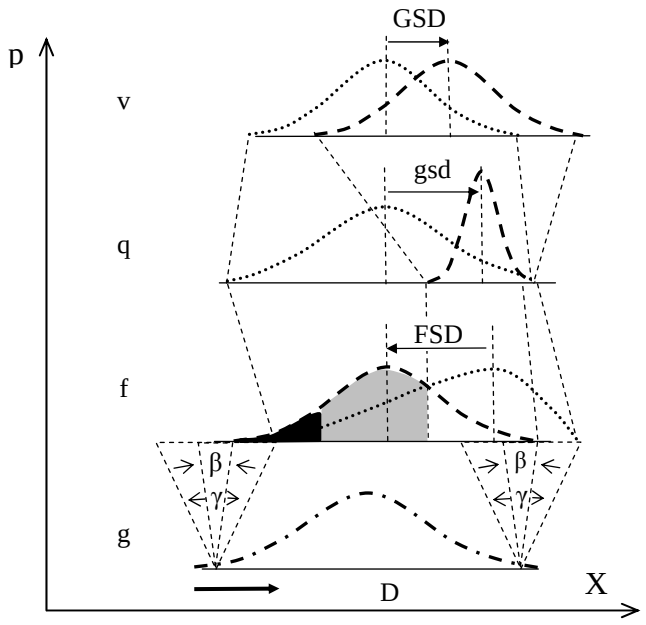


Рис. 9.3 Преобразование генетической информации в одном поколении (n) в движущей (D) среде (Геодакян, 1989,1991).

X—генотипы или фенотипы, p—их частота в популяции. Штриховые линии—мужской пол, норма реакции—β; точечные—женский, норма реакции—γ. ▉—элиминированные естественным отбором (в основном мужской пол). ▒—отстраненные половым отбором (только мужской пол).
Распределения: g—генотипов, полученных от поколения n-1 (зигот); f—фенотипов, реализованных из g (до и после отбора); q—генотипов, переданных поколению n+1; v—генотипов, полученных от поколения n (зигот). PSD—фенотипический половой диморфизм (временный), GSD—генотипический зигот (истинный), gsd—генотипический гамет (временный).

Из-за действия отбора число матерей в популяции, как правило, всегда больше, чем число отцов. Но широкий канал связи позволяет самцам оплодотворить много самок и обеспечить численность потомства. Количества наследственной информации, переданные следующему поколению женским и мужским полом примерно равны, поскольку у каждого потомка одна мать и один отец. Но качественно они отличаются. Женский пол передает потомству широкий спектр, более репрезентативной информации о прошлом (о разнообразии генотипов в предшествующих поколениях—постоянная, филогенетическая память вида). Мужской пол—узкий спектр более селективной (но тиражированной, размноженной) экологической информации о настоящем (временная, онтогенетическая память вида). При стабилизирующем отборе, как уже говорилось, это будет модальная часть спектра, при движущем—одно крыло, при дизруптивном—два крыла.

Итак, разные сечение канала и норма реакции мужского и женского пола в движущей среде неизбежно приводят уже в одном поколении к возникновению *генотипического полового диморфизма* (**Рис**. 9.3 **v**). В последующих поколениях, в движущей среде, он может накапливаться и расти.

Половой диморфизм в филогенезе

Появление нового признака. В филогенетическом масштабе времени у раздельнополых форм при смене стабилизирующей среды на движущую расширение дисперсии признака и его эволюция начинаются только у мужского пола (**Рис**. 9.4). Траектория эволюции раздваивается на мужскую и женскую ветви, происходит “расхождение” признака у двух полов—появление и рост генотипического полового диморфизма. Это *дивергентная фаза*—в которой дисперсия и скорость эволюции больше у мужского пола. Длительность дивергентной фазы, или *половой дихронизм* (ПДХ), равна отставанию женского пола, или опережению—мужского (**Рис**. 9.4). Эта временна́я “дистанция” необходима для проверки новых признаков у мужского пола. Но дивергенция полов не может продолжаться бесконечно, иначе наступит репродуктивная изоляция. Включается механизм *релаксации*—отток информации от мужского пола к женскому, то есть начинается эволюция женского пола.

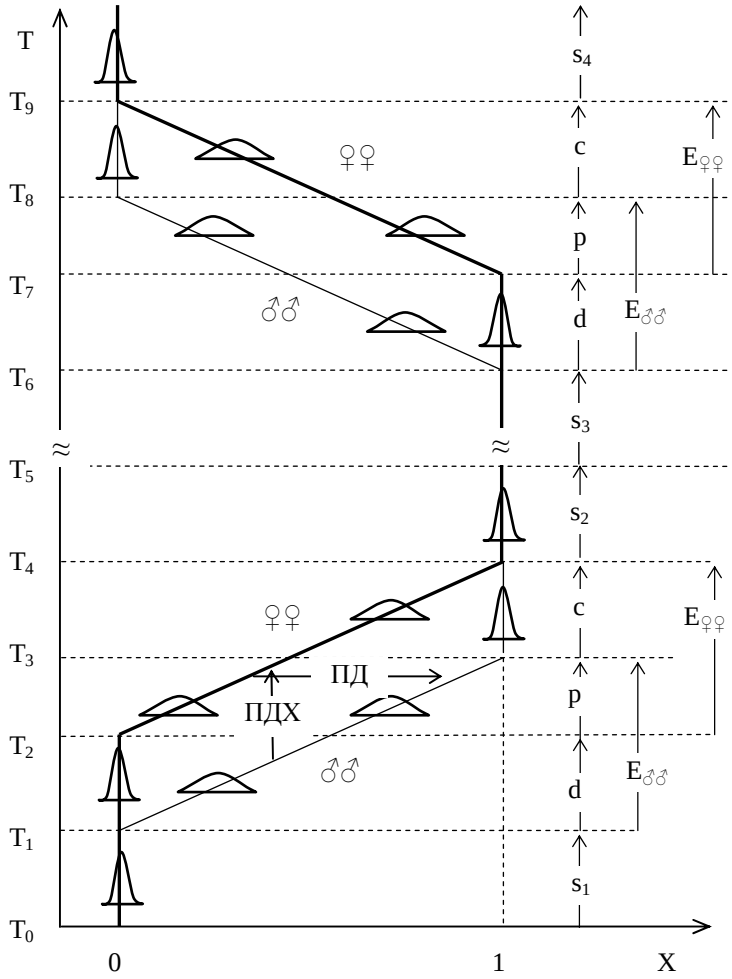


Рис. 9.4. Асинхронная эволюция появления (0→1) и исчезновения (1→0) признака у самцов (♂♂) и самок (♀♀) (Геодакян, 2000).

Появление признака: T_1 и T_3 —начало и конец эволюции у самцов ($E_{♂♂}$); T_2 и T_4 —у самок ($E_{♀♀}$);
Исчезновение признака: T_6 и T_8 —начало и конец эволюции у самцов ($E_{♂♂}$); T_7 и T_9 —у самок ($E_{♀♀}$);
Стабильные фазы: s_1 —доэволюционная, s_2 , s_4 —послеэволюционные, s_3 —межэволюционная.
Фазы эволюции: d—дивергентная, p—параллельная, c—конвергентная.
ПД —половой диморфизм, ПДХ —половой дихронизм. Остальные обозначения как на **Рис**. 9.2.

Это вторая, *параллельная* фаза эволюции признака—когда эволюционируют с одинаковой скоростью оба пола. Устанавливается стационарный режим для *генотипического полового диморфизма*, который остается постоянным до конца фазы.

Третья фаза эволюции—*конвергентная*. В ней эволюционирует только женский пол. Начинается она, когда на мужской пол перестает действовать отбор, а на женский пол продолжает действовать *генотипический половой диморфизм*. *Генотипический половой диморфизм* со временем уменьшается и исчезает, то есть диморфный в процессе эволюции признак становится снова мономорфным и стабильным. На этом эволюция признака завершается. Стало быть, фазы эволюции признака у мужского и женского пола сдвинуты во времени: у мужского пола они начинаются и кончаются раньше, чем у женского.

Так как эволюция признака всегда начинается с расширения его генотипической дисперсии и кончается ее сужением, то в дивергентной фазе дисперсия больше у мужского пола, в конвергентной—у женского, а в параллельной фазе дисперсии полов равны. Значит, по половому диморфизму можно судить о направлении, а по дисперсии полов—о фазе эволюции признака.

Итак, половой диморфизм по любому признаку связан с его эволюцией: появляется с началом эволюции признака, сохраняется пока она идет, и исчезает как только эволюция признака кончается. Он связан с асинхронной (дихронной) эволюцией мужского и женского пола, с образованием “дистанции” между ними по хронологической и морфологической осям.

Теория предсказывает существование явления “полового дихронизма”. Оно и половой диморфизм составляют два измерения более общего явления—“дихрономорфизма”. Явление полового дихронизма можно попытаться обнаружить непосредственно в палеонтологическом материале в виде “стратиграфического полового диморфизма”—разной глубины залегания слоев, в которых признак появляется у мужского и женского пола: “мужские” слои должны залегать глубже, чем “женские”.

В мономорфных стадиях можно выделить три фазы: доэволюционную (s_1), послеэволюционную (s_2) и межэволюционную (s_3). Первая из них будет принадлежать стабильной стадии, предшествующей эволюции, а две другие—последующей. При этом, вторая следует непосредственно за конвергентной фазой, а третья представляет для конвергентной фазы далекое будущее (см. **Рис**. 9.4).

Исчезновение признака. Когда признак больше не нужен происходит его утрата сначала у самцов, а затем у самок (**Рис**. 9.4 $T_6 – T_9$).

Формы полового диморфизма

С появлением *дифференциации* полов появляется половой диморфизм по различным признакам, в котором теория выделяет несколько форм (**Табл**. 9.1 **Приложение В**). Теория рассматривает половой диморфизм не как мономорфное явление, а состоящее из основного *репродуктивного* полового диморфизма (РПД) и, предсказанного теорией, ранее неизвестного, *эволюционного* полового диморфизма (ЭПД), возникающего сначала как следствие *модификационных* изменений женского пола (МПД), которые дальше заменяют *селекционные* (СПД)—мужского.

Репродуктивный половой диморфизм (РПД)—это постоянный, конститутивный, базовый диморфизм по первичным и вторичным половым признакам, разным у мужского и женского пола, имеющим прямое отношение к размножению (гаметы, гонады, гениталии, андрогенно-эстрогенное соотношение и все определяемые им признаки: *норма реакции*, молочные железы, борода человека, грива льва, шпоры петуха и др.). Это фундаментальные, видовые признаки, гены которых, согласно теории, должны находиться в аутосомах, и быть общими для двух полов. Репродуктивный половой диморфизм—гормональный, то есть **фенотипический**. Он возникает в эмбриогенезе и остается **постоянным** в онтогенезе и филогенезе. Его назначение—задать программы двух полов.

Модификационный половой диморфизм (МПД) это факультативный, временный (в пределах онтогенеза) диморфизм, который возникает в результате изменения **женского** пола, имеющего более широкую норму реакции и повышенную **фенотипическую** пластичность. Он предшествует эволюции любого адаптивного признака и чем шире норма реакции признака, тем больше может быть половой диморфизм по нему. Назначение модификационного полового диморфизма—защита женского пола от отбора пока не появятся новые гены, проверенные в мужском геноме. Пример такого диморфизма—адаптации женщин арктических популяций: толстый жировой слой, короткие ноги, высокая минерализация скелета, не только по сравнению со "своими" мужчинами, но и с женщинами контрольной группы (Алексеева, 1975).

У популяции, долго живущей в стабильной среде, есть только репродуктивный половой диморфизм. Эволюционный половой диморфизм равен нулю, а модификационный половой диморфизм только за счет фенотипической дисперсии, которая в стабилизирующей среде больше у мужского пола.

Когда стабилизирующая среда меняется на движущую, отбор начинает действовать преимущественно на мужской пол. Из-за ограниченной пропускной способности канала передачи информации, связывающего мужскую и женскую подсистемы вида друг с другом, а также определенной избирательности этого канала *("вентильного эффекта")*, препятствующей смешению всей генетической информации подсистем, неизбежно возникает некоторая инерционность (сдвиг), стабильность или отставание женского пола, что обнаруживается в более позднем появлении или проявлении признаков в филогенезе, а следовательно и в онтогенезе. Разная инерционность мужского и женского полов приводит к появлению *генотипического полового диморфизма* (ГПД), который растет из поколения в поколение.

Эволюционный половой диморфизм возникает при эволюции любого признака, как "дистанция" между полами при любом отборе: естественном, половом, искусственном, в результате опережающего изменения мужского генома. Поэтому он—*генотипический*. Цель эволюционного полового диморфизма—создание дихронизма для эффективной эволюции. Вектор диморфизма (от женской формы признака к мужской) совпадает с направлением эволюции признака. При этом женская форма признака показывает прошлое состояние, а мужская—будущее.

Половой диморфизм тесно связан с эволюцией признака: он отсутствует или минимален для стабильных, неэволюционирующих признаков и максимален для признаков "на эволюционном марше", гены которых (сугубо мужские или сугубо женские) находятся в половых хромосомах. Он должен быть четче выражен по филогенетически молодым (эволюционирующим) признакам.

Если **новая** информация *($I_н$)* уже попала к мужскому полу, но еще не попала к женскому, или **старая** информация *($I_с$)* уже утрачена мужским полом, но еще сохраняется у женского, их **сумма** и есть *эволюционный половой диморфизм*. Следовательно информация, содержащаяся в мужском геноме: $I_м = I_о + I_н$, а в женском: $I_ж = I_о + I_с$, где: $I_о$—**общая** информация. При смешении двух популяций (рас, этносов), общая информация перемешивается при первом же скрещивании, а новая и старая информации—остаются обособленными на протяжении полового дихронизма.

Такое представление легко объясняет, в частности, различия межвидовых, межрасовых или межнациональных реципрокных гибридов, связанные с направлением скрещивания, так как у реципрокных гибридов одинакова только $I_о$, а $I_н$ и $I_с$ они получают от разных форм (например, мул и лошак). Если бы от отца и матери потомки получали одинаковую генетическую информацию, то не должно было быть никаких **реципрокных эффектов**. Такая ситуация создается если раздельнополая популяция очень долго живёт в стабильной среде. У неё не должно быть также и половых хромосом—одни аутосомы. Как уже было сказано, репродуктивный половой диморфизм, определяет гормональный статус и половой диморфизм по **норме реакции**. Но почему именно у мужского пола узкая норма реакции и оперативная специализация, а не у женского и бывает ли наоборот?

Половой диморфизм и система спаривания

Половой диморфизм должен быть связан с репродуктивной структурой популяции: у строгих *моногамов* он минимален, поскольку моногамы используют специализацию полов только на уровне организма, но не популяции, а у *панмиктных* видов и *полигамов*, полнее использующих преимущества дифференциции, он возрастает с ростом степени полигамии.

Реверсия полового диморфизма при полиандрии

Полиандрия, при которой самка спаривается с несколькими самцами, то есть имеет более высокий репродуктивный индекс (число реализованных гамет) чем самец, встречается у беспозвоночных, рыб, птиц, млекопитающих. При этом часто наблюдается **реверсия** полового диморфизма (самки крупнее самцов и ярче окрашены, самцы строят гнездо, насиживают яйца и заботятся о выводке, отсутствует борьба за самку). При *полигинии*—картина обратная. Это значит, что направление полового диморфизма, а стало быть и асинхронии и соотношение скоростей эволюции полов зависят от направления полигамии, или соотношения репродуктивных индексов полов. У *моногамов* число отцов и матерей одинаково, то есть индексы самцов и самок равны.

С другой стороны, для того, чтобы половой диморфизм по норме реакции предшествовал эволюции любого признака необходимо, чтобы ширина нормы реакции определялась половыми гормонами (ведь согласно теории половые гормоны—вещества, регулирующие “расстояние” системы от среды: андрогены—приближающие, эстрогены—удаляющие). Кроме того, известно, что Y-хромосома запускает синтез тестостерона, концентрация которого определяет половой диморфизм.

Все это позволяет высказать гипотезу о том, что норма реакции определяется половыми гормонами, а ее величина обратно пропорциональна концентрации тестостерона в организме. Тогда, объединив эти индуктивные и дедуктивные выводы, можно построить причинно-следственную зависимость и связать направление *эволюционного полового диморфизма*, то есть соотношение скоростей эволюции мужского и женского пола $(Э_м/Э_ж)$ с соотношением их репродуктивных индексов:

$$(P_м/P_ж).\ P_м/P_ж \sim N_{матерей}/N_{отцов} \sim T_м/T_ж \sim H_ж/H_м \sim s_м/s_ж \sim Э_м/Э_ж \sim ЭПД \qquad [4]$$

где: N—численность, $T_м$, $T_ж$—концентрации тестостерона, $H_м$, $H_ж$—нормы реакций, $s_м$, $s_ж$—коэффициенты отбора, ~—знак пропорциональности.

Следовательно, роль эволюционного **“авангарда”** всегда получает более **полигамный** пол, а **“арьергарда”—моногамный**. И чем выше индекс полигамии, тем больше может быть *эволюционный половой диморфизм* (у строгих моногамов *ЭПД = 0*, поэтому минимальный половой диморфизм).

В *панмиктной* популяции, могут быть все три формы брачных отношений: моногамия—рождаются полные сибсы *(ПС)*, полигиния—отцовские полусибсы *(OnC)* и полиандрия—материнские полусибсы *(MnC)*. Их концентрации в популяции связаны между собой подвижным равновесием: *[OnC]* ↔ *[ПС]* ↔ *[MnC]* и регулируются условиями среды: в оптимальных оно сдвигается вправо, повышая эволюционную стабильность популяции, а в экстремальных—влево, повышая её эволюционную пластичность.

Полигиния широко распространена в природе, а полиандрия встречается редко. Это связано с потенциально бóльшими репродуктивными возможностями мужского пола (в конечном счете бóльшим числом гамет). Практически, **поли**андрии, как таковой, не существует. Строго говоря это только **олиго**андрия, так как репродуктивные возможности женского пола ограничены.

Глава 10

Половой диморфизм—правила

Многие теории рассматривают половой диморфизм в тесной связи с полом. Например, Дарвин считал его следствием полового отбора. Поэтому эти теории не могли объяснить существование полового диморфизма по признакам не связанным с половым отбором, половой диморфизм у растений или половой диморфизм по врожденным порокам развития.

Эволюционная теория пола связывает половой диморфизм с эволюцией признаков. Поэтому он возникает в результате любого отбора как следствие асинхронной эволюции полов. В этой главе рассмотрены различные формы полового диморфизма и правила, которые можно сформулировать на основе нового подхода.

Филогенетическое правило полового диморфизма

Учитывая известную необратимость эволюции (*закон Долло*), можно рассматривать мужской пол как эволюционный “авангард” популяции, а половой диморфизм по признаку как “дистанцию” между полами, и следовательно как вектор, показывающий направление эволюции этого признака. Вектор этот направлен от популяционной нормы женского пола по данному признаку к норме мужского. Стало быть, признаки, чаще появляющиеся или/и четче выраженные у женского пола должны иметь “атавистическую” природу, а чаще появляющиеся у мужского пола—“футуристическую” (поиск). Иными словами, мужской пол осуществляет эволюционный поиск и пробы, поэтому включает и находки (новаторство, прогрессивность) и ошибки (несовершенство), а женский пол осуществляет отбор и закрепление уже опробированного (совершенство).

Если по признакам, встречающимся у обоих полов, существует *популяционный половой диморфизм*, его можно связать с эволюционной тенденцией изменения этого признака и сформулировать *“Филогенетическое правило полового диморфизма”:* если по какому-либо признаку имеется генотипический популяционный половой диморфизм, то есть имеются две формы этого признака женская и мужская (по степени выраженности (экспрессивности) или по частоте встречаемости (пенетрантности)), то этот признак эволюционирует от женской формы к мужской.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ПРАВИЛО ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА

ЕСЛИ ПО КАКОМУ-ЛИБО ПРИЗНАКУ СУЩЕСТВУЕТ ГЕНОТИПИЧЕСКИЙ ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ, ТО ЭТОТ ПРИЗНАК ЭВОЛЮЦИОНИРУЕТ ОТ ЖЕНСКОЙ ФОРМЫ К МУЖСКОЙ

Генотипический популяционный половой диморфизм может служить “компасом”, показывающим направление эволюции признака. При этом если дисперсия признака больше у мужского пола—фаза дивергентная, дисперсии равны—параллельная, дисперсия больше у женского пола—фаза конвергентная *(“Филогенетическое правило дисперсии полов”).*

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ПРАВИЛО ДИСПЕРСИИ ПОЛОВ

ЕСЛИ ДИСПЕРСИЯ ПРИЗНАКА БОЛЬШЕ У МУЖСКОГО ПОЛА—ФАЗА ЭВОЛЮЦИИ ПРИЗНАКА ДИВЕРГЕНТНАЯ, ДИСПЕРСИИ РАВНЫ—ПАРАЛЛЕЛЬНАЯ, ДИСПЕРСИЯ БОЛЬШЕ У ЖЕНСКОГО ПОЛА—ФАЗА КОНВЕРГЕНТНАЯ

Филогенетическое правило полового диморфизма было подтверждено при исследовании эволюции низших ракообразных семейства *Chidoridae* (173 вида) (Геодакян, Смирнов, 1968) (**см**. **Гл**. 12).

Половой диморфизм по размеру тела

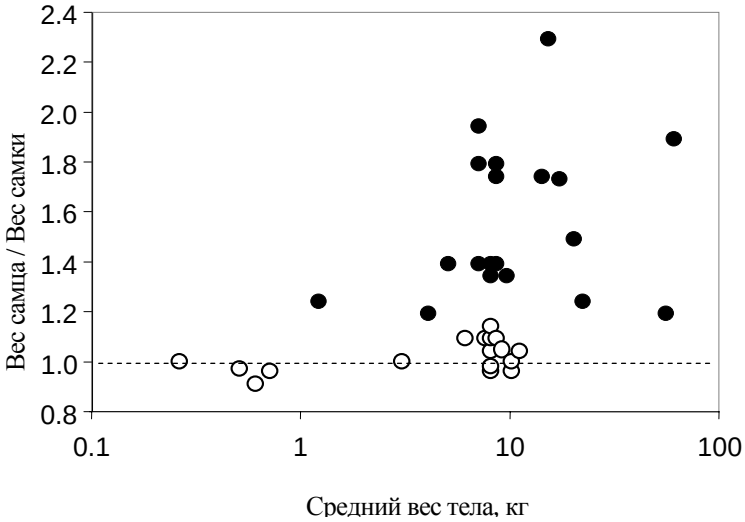
Эволюция большинства групп позвоночных сопровождалась, как правило, укрупнением размеров, а многие группы насекомых и паукообразных, наоборот—мельчали. *Филогенетическое правило полового диморфизма* позволяет предсказывать превалирующее направление полового диморфизма в этих группах: более крупные, по сравнению с самками, самцы должны встречаться у крупных позвоночных, а более мелкие—у мелких форм насекомых и паукообразных.

Размах крыльев у древней стрекозы меганевры (290 **млн**. **лет назад**) **достигал** 75 **см**, **у современных стрекоз**—1–11 **см**.

Те же тенденции должны наблюдаться и внутри более мелких таксонов, скажем в классе млекопитающих: у крупных форм чаще крупнее самцы, а у мелких—самки. Например, самцы африканского саванного слона весят до 6.5 т, в то время как самки весят только до 3.5 т. У мелких форм—некоторых летучих мышей, белок-летяг, карликового мангуста, кролика и других самцы чаще бывают мельче самок. Та же закономерность прослеживается и внутри одного отряда. Данные по приматам (**Рис**. 10.1) полностью подтверждают предсказанные теорией зависимости полового диморфизма по размерам от массы животных и моногамной или полигамной структуры популяции.

Рис. 10.1

Зависимость полового диморфизма у приматов от размеров тела (Clutton-Brock, Harvey, 1977)
○—моногамные виды,
●—полигамные.



Околоводные виды грызунов, берущие свое начало, видимо от “сухопутных”, в процессе адаптации к полуводному образу жизни должны были увеличить размеры тела. У четырех изученных видов самцы крупнее самок (Пантелеев, 2003, Corbet, 1977), а в отношении ондатры (*Ondatra zibethicus*) и водяной полевки (*Arvicola amphibius*) имеются палеонтологические сведения об их происхождении от более мелких предковых форм (Агаджанян, 1993, 2001). Напротив, у древесно-лазающих видов—белки (*Sciurus vulgaris*) и азиатского бурундука (*Tamias sibiricus*) самцы меньше самок (Пантелеев, 2003; Degn, 1973; Vericad-Corominas, 1970).

Дивергентная и конвергентная эволюция

При любой дивергенции или дизруптивном отборе, дивергенция мужского пола также должна опережать дивергенцию женского. Поэтому появление бимодального распределения самцов при мономодальном распределении самок (Алтухов, Варнавская, 1983) говорит о начавшемся дизруптивном отборе. По этой же причине экологические правила Брегмана и Аллена четче должны выполняться для мужского пола. Можно предположить, что длина выступающих частей: конечностей, ушей и хвостов у самцов арктических популяций должна быть относительно короче, чем у самок тех же видов, в то время как у самцов тропических популяций, наоборот, относительно длиннее, чем у самок.

Интересная адаптация к жаркому климату пустынь выработалась у рябков—транспортировка воды для птенцов в смоченных перьях. Видоизменившиеся брюшные перья позволяют им удерживать в 3–4 раза больше воды, чем другие птицы. При этом оперение самцов удерживает в 1.5 раза больше воды, чем оперение самок.

Процессы, приводящие к возникновению полового диморфизма могут также участвовать в видообразовании и морфологических различиях родственных видов, как изначально предполагал Ч. Дарвин. При этом, у раздельнополых организмов с хорошо выраженным половым диморфизмом самцы родственных видов животных (как позвоночных, так и беспозвоночных), часто очень сильно отличаются друг от друга, тогда как самки могут быть практически не различимы. Сходная картина биоразнообразия наблюдается и у растений: часто диверсифицированы мужские растения (у двудомных таксонов) или мужские части цветка (у обоеполых цветков) (Willson, 1991).

Филогенетическое правило полового диморфизма можно проверить на видах, эволюция которых хорошо известна (слон, лошадь, верблюд). Так у слонов имели место укрупнение размеров, развитие хобота, оригинальная специализация зубной системы, переход от бугорчатых зубов к складчатым и образование бивней. Значит можно предсказать наличие полового диморфизма по всем этим признакам. И оно во многом подтверждается.

Лошадь и осёл, возникли дивергентно ~4-8 тыс лет назад от общего предка тарпана. После дивергенции лошадь стала длиннее, выше, быстрее, хвост из длинных волос. У осла удлинились уши, укрупнилась голова, сузились копыта, утончился хвост с кистью из волос. Оба их гибрида: мул (отец осёл), и лошак (отец лошадь) похожи на отцов.

Правило справедливо также для растений. Например, существует половой диморфизм по форме листьев. У тополя женские экземпляры имеют более продолговатые листья, мужские—более округлые. У дерева гинкго листья женских особей имеют ровные края и мельче, а мужские—изрезанные и крупнее. Как известно, филогенетические предшественники тополя имели узкие (как у ив) листья, а гинкго—неизрезанные.

В процессе эволюции у покрытосеменных растений происходила редукция гаметофита (**Рис**. 6.4). При этом, в полном соответствии с теорией, редукция мужского гаметофита зашла дальше, чем женского: мужской гаметофит состоит уже из трех клеток, в то время как женский—ещё из восьми (Вилли, Детье, 1975).

Поскольку искусственная эволюция (селекция) домашних животных направлялась человеком, можно предположить, что хозяйственно-ценные признаки должны быть более развиты у самцов. Действительно, во всех случаях, когда признак присутствует в фенотипе обоих полов, у мужского пола он более продвинут. При мясном направлении селекции в животноводстве, как правило, самцы дают намного больше мяса (особенно при их кастрации), лучшего качества, с более высокой оплатой корма и динамикой привеса, чем самки. В тонкорунном овцеводстве более продуктивны бараны и валухи (кастраты). От них получают иногда в 1.5–2 раза больший настриг высококачественной шерсти, чем от ярок. В коневодстве также более ценным является мужской пол, так как он выгодно отличается от женского при использовании в качестве как спортивных, так и рабочих животных. То же самое можно сказать о верблюдах и оленях. В пушном звероводстве самцы дают шкурки лучшего качества. В шелководстве продуктивность самцов выше на 20–25%, чем у самок. У растений, мужские экземпляры конопли дают в полтора раза больше волокон, чем женские.

У кур была сделана попытка вывести породы с высокой и низкой частотой копуляции. После 20 поколений у самцов наблюдалось существенное изменение частоты копуляций, в то время как у самок не было никаких изменений (Halliday, Arnold, 1987; Cheng, Siegel, 1990).

Таким образом, *филогенетическое правило полового диморфизма* полностью подтверждается на группе хозяйственно-полезных признаков, проявляющихся у обоих полов.

Филогенетическое правило полового диморфизма позволяет предсказать связь между половым диморфизмом и явлением *гетерозиса*. Рассматривая гетерозис как суммацию новых эволюционных достижений, приобретенных дивергентно, можно предположить, что, с одной стороны, вклад отца в гетерозис должен превышать вклад матери, с другой стороны, эффект гетерозиса четче должен проявляться у сыновей, чем у дочерей. Это предсказание теории также подтверждается (Levine, Cormody, 1967).

При *конвергентной эволюции*, наоборот самцы должны быть уже одинаковы по признаку, а самки ещё—разные. Такая картина бывает в одномерных нишах, где доминирует один фактор среды: холод за полярным кругом, или жара в пустыне.

Паразитические формы. Известно, что эволюция многих паразитических форм шла как бы в двух направлениях. С одной стороны такие виды выработали целый комплекс признаков, обеспечивающих поиск особей вида(ов)-хозяина и совместное существование. С другой стороны многие признаки, органы и даже системы органов подвергались редукции (Zimmer, 2001). Правило предсказывает, что как в случае развития новых признаков, так и редукции уже имеющихся, самцы должны опережать самок, поэтому по исчезающим признакам самцы должны быть более примитивны. Например, самка морского червя бонелия (*Bonellia viridis*) сохранила все функции, а самец, утратив их, стал мелким (1-3 мм) паразитом, живущим на её теле или в её половых путях.

Онтогенетическое правило полового диморфизма

Рассмотрим три явления—*филогенез*, *онтогенез* и *половой диморфизм*. Уже давно ученые заметили существование связи между явлениями филогенеза и онтогенеза. Согласно *биогенетическому закону Геккеля-Мюллера* (*закон рекапитуляции*), каждый организм в своем индивидуальном развитии повторяет **взрослые** формы своих предков. По мнению К. Бэра (1828 г.) “Эмбрионы последовательно переходят в своем развитии от общих признаков типа ко все более специальным признакам. Позднее всего развиваются признаки, указывающие на принадлежность эмбриона к определенному роду, виду, и, наконец, развитие завершается появлением характерных особенностей данной особи” (*закон зародышевого сходства*). Хотя точка зрения Э. Геккеля не признается современной биологической наукой, связь между филогенезом и онтогенезом невозможно отрицать (Gould, 1977).

Филогенетическое правило полового диморфизма связывает явления филогенеза и полового диморфизма. Таким образом, мы имеем три явления—филогенез, онтогенез и половой диморфизм,—которые связаны между собой двумя закономерностями. (*законом Геккеля-Мюллера* и *филогенетическим правилом полового диморфизма*). Можно предсказать, существование третьей закономерности—непосредственной связи между явлениями полового диморфизма и онтогенеза (**Рис**. 10.2).

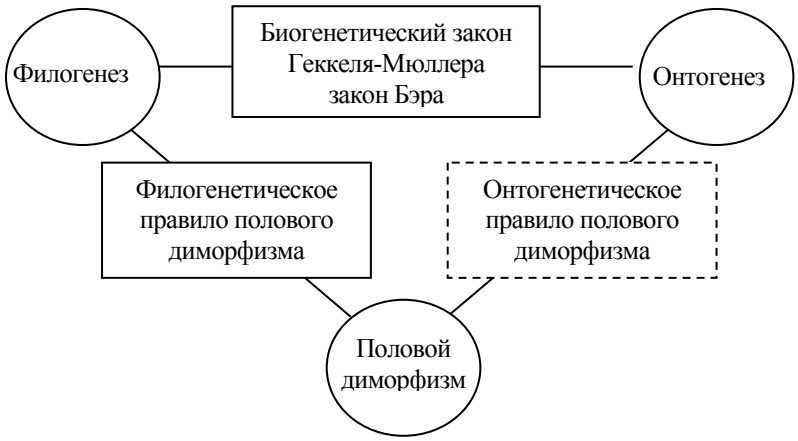


Рис. 10.2

Закономерности, связывающие явления филогенеза, онтогенеза и полового диморфизма (Геодакян, 1983а).

Новую закономерность можно назвать *"Онтогенетическим правилом полового диморфизма"*. Если по какому-либо признаку существует генотипический популяционный половой диморфизм, то в онтогенезе (с возрастом) этот признак меняется, как правило, от женской формы к мужской, то есть для начальной, ювенильной стадии онтогенеза (стадии детства, роста и становления) более характерна женская форма признака, а для дефинитивной (зрелой, взрослой)—мужская. Иными словами, женские формы признаков с возрастом должны, как правило, ослабевать, а мужские—усиливаться.

ОНТОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ПРАВИЛО ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА

ЕСЛИ ПО КАКОМУ-ЛИБО ПРИЗНАКУ СУЩЕСТВУЕТ ПОПУЛЯЦИОННЫЙ ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ, ТО В ОНТОГЕНЕЗЕ ЭТОТ ПРИЗНАК МЕНЯЕТСЯ, КАК ПРАВИЛО, ОТ ЖЕНСКОЙ ФОРМЫ К МУЖСКОЙ

Динамика полового диморфизма в онтогенезе

Каждую из филогенетических фаз, рассмотренных в **Гл**. 9 (**Рис**. 9.5), можно спроецировать на онтогенез и получить соответствующие им 6 типов динамики полового диморфизма в индивидуальном развитии (**Рис**. 10.3) (Геодакян, 1994). Дихронизм проявится в онтогенезе как возрастное запаздывание в развитии признака у женского пола, то есть доминирование женской формы диморфного признака в начале онтогенеза и мужской в конце.

Такая трактовка возрастной динамики полового диморфизма подтверждается, например, хорошо известной картиной появления рогов у самцов и самок оленей и антилоп в онтогенезе и филогенезе. Можно проследить четкую связь между степенью рогатости вида, с одной стороны, и возрастом появления рогов у самцов и самок—с другой. Чем сильнее выражены рога у вида, тем в более раннем возрасте они появляются сначала у самцов, а затем у самок. Это возрастное запаздывание развития признака у самок есть не что иное как онтогенетическая проекция предсказанного теорией филогенетического полового дихронизма.

На более тесную связь женского пола с начальной фазой онтогенеза обратил внимание ещё Дарвин. Он писал: “Во всем животном царстве, если мужской и женский пол отличаются друг от друга по внешнему виду, видоизменяется, за редкими исключениями, самец, а не самка, потому что последняя обыкновенно остается схожей с молодыми животными своего вида и с прочими членами всей группы” (Дарвин, 1953). Антропологи также отмечали близость женского типа с детским (более грацильные кости, слабовыраженные надбровные дуги, меньшее обволошение тела и др.) (Гинзбург, 1963; Рогинский, Левин, 1955; Аксянова, 2011).

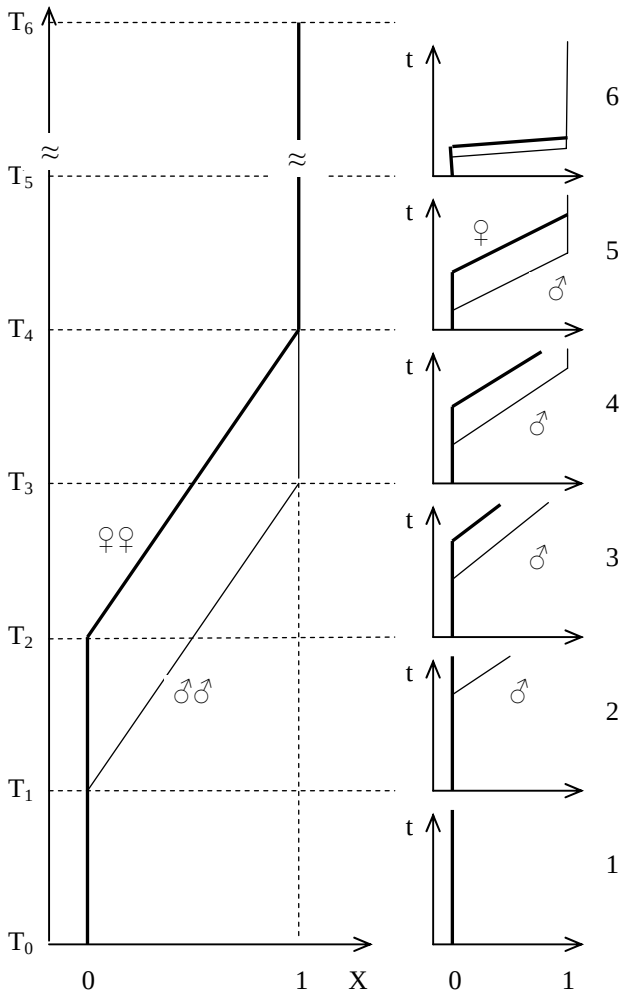


Рис. 10.3 Фазы эволюции признака (0→1) в филогенезе и соответствующие им 6 последовательных типов динамики полового диморфизма в онтогенезе (Геодакян, 1991).
По осям: X - среднепопуляционный генотип. T - время в филогенетическом масштабе.
t - время в онтогенетическом масштабе
1 — Онтогенез доэволюционной фазы. Признак одинаков у мужского и женского пола и постоянен. Половой диморфизм отсутствует.
2 — Онтогенез дивергентной фазы. Признак постояннен у женского пола, у мужского пола он меняется в конце. Половой диморфизм появляется в позднем возрасте и только растет.
3 — Онтогенез параллельной фазы. Признак меняется и у мужского пола и позже у женского. Половой диморфизм возникает в более раннем возрасте (чем в 2), сначала растет, потом постоянен.
4 — Онтогенез конвергентной фазы. Половой диморфизм возникает в более раннем возрасте (чем в 3). В отличие от 3 половой диморфизм после возраста роста и постоянства в конце уменьшается, но не исчезает.
5 — Онтогенез послеэволюционной фазы. Вся картина сдвинута к началу онтогенеза и в конце онтогенеза половой диморфизм исчезает.
6 — Онтогенез межэволюционной фазы. "Петля" полового дихронизма спрессована в эмбриогенез. А в постнатальном онтогенезе половой диморфизм отсутствует.

Для проверки новой закономерности необходимо сопоставить направление полового диморфизма по разным признакам с динамикой этих признаков в онтогенезе. Например, существует половой диморфизм по горбинке носа: она чаще встречается и сильнее бывает выражена у мужского пола (Рогинский, Левин, 1955). Значит, женская форма признака—вогнутая спинка носа, мужская—выпуклая. В онтогенезе спинка носа должна меняться от вогнутой к выпуклой. Как известно, это так и есть. В **Табл**. 10.1 (**Приложение В**) приведены данные для некоторых антропологических признаков (относительная длина ног, предплечья, 4-го и 2-го пальцев, головной индекс, окружность зубной дуги, эпикантус, горбинка спинки носа, обволошение тела, лица и головы, концентрация эритроцитов в крови, частота пульса, скорость опорожнения желчного пузыря, асимметрия мозга, время реакции, ощущение горького вкуса фенилтиомочевины и обоняние). Видно, что предсказанная теорией закономерность действительно существует.

Тератологическое правило полового диморфизма

По видовым (и выше рангов общности) признакам (многоклеточность, теплокровность, число органов, план и принципиальное строение тела) половой диморфизм в норме отсутствует. Он наблюдается только в области патологии и выражается в разной частоте появления тех или иных врожденных пороков развития у мужского и женского пола.

Идея классификации врожденных аномалий на “атавистические” (возвраты или остановки развития) и “футуристические” (поиск новых путей) позволяет в некоторых случаях проследить в половом диморфизме такого рода предсказанные теорией общие тенденции. Например, среди около 2000 новорожденных детей, появившихся на свет с одной почкой, было примерно в два раза больше мальчиков, в то время как среди 4000 детей с тремя почками примерно в 2.5 раза больше девочек. Случайно ли это? Или в этом факте можно усмотреть известную эволюционную тенденцию олигомеризации множественных органов? Напомним, что у ланцетников и морских червей (далеких предшественников млекопитающих) в каждом сегменте тела имеется по паре специализированных выделительных органов—метанефридиев. Следовательно, появление трех почек можно, в определенном смысле, рассматривать как “атавистическую” тенденцию, а одной почки—как “футуристическую”. Эта же картина наблюдается среди новорожденных детей со сверхнормативным числом ребер, позвонков, зубов и других органов, претерпевших в процессе эволюции редукцию числа, олигомеризацию,—среди них больше девочек. Среди же новорожденных с их нехваткой—наоборот, больше мальчиков.

Другая патология—врожденный вывих бедра встречается у девочек в 4–5 раз чаще, чем у мальчиков. Отметим, что дети с этим дефектом лучше, чем нормальные, бегают на четвереньках и лазят по деревьям. Анэнцефалия в два раза чаще встречается у девочек (WHO reports, 1966). Можно привести также встречающиеся еще у Дарвина ссылки на сверхнормативные мышцы, которые в 1.5 раза чаще обнаруживаются в трупах мужчин, чем женщин, или же данные о частоте появления новорожденных с 6-м пальцем. Здесь также число мальчиков в 2 раза превышает число девочек (Дарвин, 1953).

Применительно к аномалиям развития можно сформулировать “*тератологическое правило полового диморфизма*”: если по какому-либо признаку на данной стадии эволюции половой диморфизм в норме отсутствует, но когда-то, на более ранних этапах эволюции он существовал, то его можно обнаружить в виде “реликта” в “асимметричном” соотношении полов в патологии. При этом отклонения от нормы в “атавистическом” направлении чаще будут появляться у женского пола, а в “футуристическом”— у мужского.

ТЕРАТОЛОГИЧЕСКОЕ ПРАВИЛО ПОЛОВОГО ДИМОРФИЗМА

АНОМАЛИИ РАЗВИТИЯ, ИМЕЮЩИЕ “АТАВИСТИЧЕСКУЮ” ПРИРОДУ ЧАЩЕ ДОЛЖНЫ ПОЯВЛЯТЬСЯ У ЖЕНСКОГО ПОЛА, А ИМЕЮЩИЕ “ФУТУРИСТИЧЕСКУЮ” ПРИРОДУ (ПОИСК) — У МУЖСКОГО.

Правило можно проверить, сопоставляя соотношение полов лиц с врожденными аномалиями с различными стадиями фило- и онтогенетического развития. Многие врожденные пороки сердца имеют ярко выраженный половой диморфизм. Применение к ним *тератологического правила полового диморфизма* позволило объяснить весь спектр врожденных аномалий развития сердца, наблюдаемый у детей разного пола (**см**. **Гл**. 13).

Глава 11

Родительские эффекты

В ряде случаев фенотип потомства зависит от генетического вклада отца или матери (так называемые родительские эффекты (“parent-of-origin effect”)). Допустим, что существуют два варианта организма—А и В. Классическая генетика предполагает, что фенотип гибрида АВ будет одним и тем же независимо от того скрещивается ли самка типа А с самцом типа В или наоборот. Напротив, когда ♀А х ♂В ≠ ♀В х ♂А, мы имеем дело с родительскими эффектами (Gray, 1972). Так например, скрещивание самки тигра (Panthera tigris) с самцом льва (Panthera leo) дает гибрид под названием лигр. Лигры больше каждого из родителей и часто достигают 3 м в длину и весят больше 350 кг (Morison et. al., 2001). Потомство, получаемое от обратного скрещивания (самки льва с самцом тигра) обычно меньше каждого из родителей.

Геномный импринтинг

Плацента—“мужской” орган?

Главная идея дихронизма, что от матерей мы получаем старую генетическую информацию (о прошлом), а от отцов “последние новости” эволюции (о настоящем) позволяет объяснить загадочное открытие двух групп английских ученых (Surani et al., 1984, McGrath et al., 1984). Они хотели, объединив в одной зиготе гены двух яйцеклеток или двух спермиев получить мышат от одного родителя. Извлекали оплодотворенные яйцеклетки до слияния генов матери и отца, перемещением ядрышек, создавали три типа зигот: ♀+♂, ♀+♀, ♂+♂, и внедряли их в матку приёмных матерей. Нормально развивался только эмбрион, имевший гены и матери и отца, однополые эмбрионы гибли. Оказалось, что в случае ♀+♀ эмбрион сначала развивался нормально, но не образовывал плаценту, оболочки плода и погибал. В случае ♂+♂, наоборот, плацента была больше нормы, были оболочки, но в них вместо эмбриона, аморфный комок. Значит, развитие внезародышевых оболочек и плаценты определяют мужские гены (а не женские), а “общего” эмбриона—женские гены (а не мужские и женские)! Ведь у эмбриона генов отца и матери поровну, а “среда” материнская. Механизм явления, получившего название “*геномный импринтинг*”, связывают с разной экспрессией отцовских и материнских аутосомных генов, однако биологический смысл его до сих пор до конца не ясен.

Эволюционная теория пола объясняет это явление тем, что эмбрион—эволюционно старая система, а оболочки и плацента—новые: они появились у высших млекопитающих. Старую информацию эмбрион получает от матери, а новую (о развитии плаценты)—от отца. При этом возможно, что гены плаценты или еще не попали в женский геном, или уже попали, но еще не достаточно проверены и не могут работать.

Пузырный занос

Пузырный занос—относительно часто встречающаяся аномалия, для которой характерно разрастание трофобласта (плаценты) и отсутствие плода. Пузырный занос возникает в случае оплодотворения дефектной яйцеклетки, не имеющей хромосом (отсутствие материнского генома) или в связи с оплодотворением яйцеклетки двумя сперматозоидами (соотношение отцовского и материнского геномов 2 : 1).

Сходное явление было открыто у цветковых растений. Второе отдельное оплодотворение приводит к образованию эндосперма, экстраэмбрионной структуры, которая питает семя подобно плаценте млекопитающих. Эндосперм часто содержит две копии материнского генома и одну отцовского, что приводит к триплоидному геному (2 ♀ : 1 ♂). Избыток материнских генов (соотношение больше чем 2 ♀ : 1 ♂) приводит к угнетению развития эндосперма, тогда как избыток отцовских генов как правило коррелирует с избыточным ростом (Haig, Westoby, 1991).

Теории геномного импринтинга

Предотвращение партеногенеза. Одним из следствий геномного импринтинга является предотвращение партеногенеза. Тогда можно ожидать, что он не должен встречаться в группах размножающихся партеногенезом.

Теория родительского конфликта (The parental conflict hypothesis). Гипотеза Хейга (Haig, Westoby, 1989) объясняет *геномный импринтинг* конфликтом интересов между матерью и отцом за количество ресурсов, передаваемых от матери к плоду. Для растений это выражается в том, что эндосперм (ткань отвечающая за накопление ресурсов) является возможным местом проявления геномного импринтинга. У животных плацента также выступает как основное “поле битвы”, при этом отцовские гены должны увеличивать экстракцию питательных веществ во время беременности, тогда как материнский геном должен её ограничивать.

"Отцовский" эффект

“—Неужели не узнаете? А между тем многие находят,
что я поразительно похож на своего отца.
—Я тоже похож на своего отца,—нетерпеливо сказал председатель.
—Вам чего, товарищ?”
“Золотой теленок” (И. Ильф, Е. Петров, 1993)

Поскольку предлагаемая концепция рассматривает половой диморфизм как следствие гетерохронной эволюции признаков у мужского и женского пола, как эволюционную “дистанцию” между полами, то естественно ожидать максимальных проявлений полового диморфизма по эволюционирующим (новым) признакам. У человека к таковым, видимо, можно отнести в первую очередь всё, что связано с корой головного мозга, а у сельскохозяйственных животных и растений—все хозяйственно-ценные признаки. Поэтому они рассмотрены более детально.

Как уже говорилось в гл. 3, в связи с полом можно выделить три группы признаков: признаки по которым половой диморфизм в норме отсутствует, признаки, характерные только для одного пола, и признаки, выраженые в разной степени у обоих полов.

О генотипическом половом диморфизме по признакам, присущим только одному полу можно судить по реципрокным эффектам. Если по “старым” (стабильным) признакам генетический вклад отца в потомка в среднем несколько меньше вклада матери из-за материнского эффекта, обусловленного цитоплазматической наследственностью, гомогаметной конституцией и утробным развитием у млекопитающих, то по “новым” признакам, согласно эволюционной теории пола, вклад отца должен быть больше. Это может привести к компенсации материнского эффекта по таким признакам и даже к появлению противоположного ему “отцовского” эффекта. Иными словами, при передаче генетической информации по “новым” признакам должно существовать некоторое доминирование отцовских признаков над материнскими.

При дивергентной эволюции всегда бывает стадия, когда мужской пол, как авангард, уже бимодален, а женский—арьергард, еще мономодален, тогда оба гибрида, двух разных самцов с общей самкой, при аддитивном наследовании, (♀+♂)/2, попадают в вид отца. А при конвергентной эволюции двух видов, самцы по новому признаку уже одинаковы, а самки ещё разные и оба гибрида попадают в вид матери. Поскольку эволюция в многомерных нишах (тропики) и вся

селекция дивергентна, отцовский эффект наблюдается намного чаще, материнского. А конвергентная эволюция бывает в одномерных нишах, где доминирует один фактор среды: мороз за полярным кругом, или жара в пустыне.

ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКОЕ ПРАВИЛО РЕЦИПРОКНЫХ ЭФФЕКТОВ

У РЕЦИПРОКНЫХ ГИБРИДОВ ПО ДИВЕРГИРУЮЩИМ ПРИЗНАКАМ РОДИТЕЛЕЙ ДОЛЖНА ДОМИНИРОВАТЬ ОТЦОВСКАЯ ФОРМА (ПОРОДА), А ПО КОНВЕРГИРУЮЩИМ—МАТЕРИНСКАЯ.

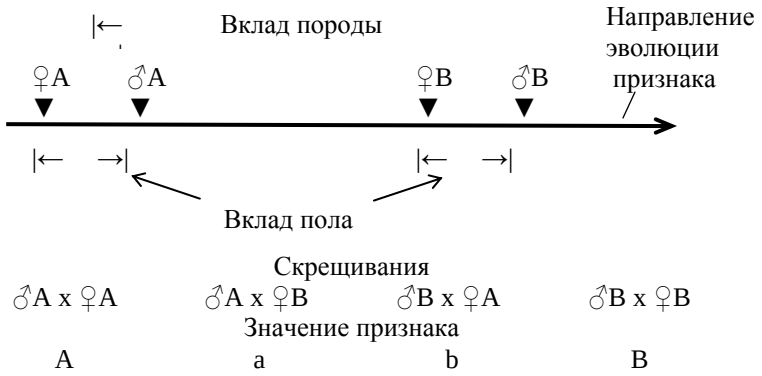
Реципрокный “отцовский” эффект позволяет отличить эволюционирующий признак от стабильного. Но он ничего не говорит о направлении эволюции признака, о котором можно судить по *генотипическому половому диморфизму* и *гетерозису*. Рассматривая явление гетерозиса как суммацию новых эволюционных достижений, приобретенных дивергентно, можно предположить, что вклад отца в гетерозис также должен превышать вклад матери. В свете новых представлений становится понятным почему при гетерозисе, как правило, усиливаются признаки полезные для человека, а не для самих претерпевших гетерозис видов, независимо от того, у кого наблюдается гетерозис: у кукурузы, томатов или кур. Самим этим видам гетерозис мало что дает, а может быть и вреден. Однако, поскольку селекцию можно рассматривать как навязанную человеком культурным видам искусственную эволюцию, то и вектор этой эволюции и вектор гетерозиса совпадают с утилитарными интересами человека, а не с эволюционными интересами этих видов.

Далее, рассматривая эволюционное преобразование признака в филогенезе как некоторое абстрактное “движение”, можно говорить о “расстоянии” между мужским и женским полом по этому признаку.

Если исходная форма в филогенезе дивергировала на две отличающиеся по данному признаку формы (породы, линии, расы) А и В, то согласно *филогенетическому правилу полового диморфизма*, можно ожидать, что в каждой из появившихся форм (А и В) мужской пол должен опережать женский пол по изменению этого признака. Значит, можно говорить о “расстоянии” между породами по этому признаку (насколько они удалились друг от друга) и о “расстоянии” между мужским и женским полом (**Рис**. 11.1). Следовательно, при гибридизации, в принципе, можно выделить “вклад” породы и “вклад” пола. О “расстоянии” между породами или о вкладе пород можно судить по явлению гетерозиса, а о “расстоянии” или вкладе полов—по половому диморфизму. А по направлению реципрокного эффекта (материнский или отцовский эффект) и его величине можно судить о дивергентном или конвергентном характере эволюции признака. Таким образом, появляется возможность полнее объяснить реципрокные эффекты, которые есть не что иное, как векторная сумма материнского и отцовского эффектов.

Рис. 11.1

Оценка реципрокных эффектов



Для измерения реципрокных эффектов (*r*) можно использовать выражение:

$$r = (b - a) / (B - A) \qquad [5]$$

где A и B —значения признака для исходных скрещиваемых форм; a —то же самое для гибрида ♂A x ♀B; b —для реципрокного гибрида ♂B x ♀A. Тогда положительное значение r ($r > 0$) будет означать “отцовский” эффект, отрицательное ($r < 0$)—материнский, а абсолютная величина r ($|r|$) даст относительную оценку этих эффектов в единицах, равных разности значения признака для исходных форм (B - A).

Вектор “отцовского” эффекта по тому или иному признаку, так же как и вектор полового диморфизма, может служить “компасом”, показывающим направление эволюции этого признака. Но в отличие от полового диморфизма, который применим только для количественных признаков, присущих обоим полам по которым имеется половой диморфизм, “отцовский” эффект может показывать направление эволюции также и тех признаков, которые присущи только одному полу, в том числе и направление эволюции первичных половых признаков. Иными словами, реципрокный эффект дает принципиальную возможность выявить как бы генотипический половой диморфизм.

У сельскохозяйственных животных и растений “эволюционно новыми”, очевидно являются все хозяйственно-ценные признаки. В **Табл**. 11.1 (**Приложение В**) приведены результаты разных авторов по наследованию признаков реципрокными гибридами кур, свиней и крупного рогатого скота. Робертс и Кард (Roberts, Card, 1933) изучали наследование инстинкта насиживания у реципрокных гибридов кур породы леггорн и бойцовых корнишей. У леггорнов в связи с промышленным (инкубаторным) разведением этот инстинкт практически утрачен. Среди бойцовых корнишей почти все куры клохчут. Признак клохтанья имеет существенное хозяйственное значение, так как куры, обладающие этим признаком, отличаются, как правило, меньшей яичной продуктивностью. Частота и степень проявления клохтанья была выше тогда, когда отцовской породой выступали бойцовые корниши.

Аналогичные результаты получили Морли и Смит (Morley, Smith, 1954), исследовавшие тот же признак у реципрокных гибридов пород леггорн и австралорп (у кур породы австралорп инстинкт насиживания присутствует), а также Саеки с соавт. (Saeki et al., 1956) на реципрокных гибридах местной породы нагойя (клохчут почти все куры) с леггорнами. Видно, что при наследовании инстинкта насиживания у кур наблюдается четкий отцовский эффект ($r = 0.45$; 0.38 и 0.50 соответственно). По другому признаку—половой скороспелости кур (возраст снесения первого яйца)—исследовались межлинейные гибриды породы род-айленд, имеющей скороспелые и позднеспелые линии (Warren, 1934). По скороспелости наблюдается отцовский эффект $r = 0.59$. Сходные результаты были получены на межпородных гибридах австралийскими и японскими учеными (Morley, Smith, 1954; Saeki et al., 1956) при скрещивании местных пород австралорп и нагойя (позднеспелые породы) с более скороспелой породой леггорн.

При наследовании еще одного хозяйственно-ценного признака—яйценоскости, по данным Уоррена (Warren, 1942) из пяти серий скрещиваний в четырех проявляется четкий “отцовский” эффект. Аналогичные исследования Нокса при скрещиваниях инбредных чистопородных леггорнов и род-айлендов с 1946 по 1956 г., также подтверждают существование “отцовского” эффекта (цит. по Дубинин, Глембоцкий, 1967) ($r = 1.14$).

На Братцевской птицефабрике проводились опыты по определению яйценоскости, живого веса и веса яиц для пород московская и леггорн и их реципрокных гибридов. По яйценоскости и живому весу наблюдается совершенно отчетливый “отцовский” эффект, а по весу яиц—материнский, то есть, как и следовало ожидать, яйценоскость выше у дочерей отца-леггорна, а живой вес, наоборот,—у дочерей отца московской породы (Добрынина, 1958).

Большее влияние отца на яйценоскость дочерей объясняли тем, что у птиц гетерогаметным полом является самка, а гомогаметным—самец. Поскольку свою единственную Х-хромосому курица получает от отца, и если яйценоскость определяется ею, то тогда все понятно (Дубинин, Глембоцкий, 1967). Придерживаясь такой трактовки, следует ожидать, что у млекопитающих, у которых гетерогаметны самцы, все должно быть наоборот; независимо от того, наследуется "старый" или "новый" признак, должно наблюдаться большее влияние матери, чем отца, в то время как по эволюционной теории пола независимо от гаметности во всех случаях по эволюционирующим признакам должен наблюдаться "отцовский" эффект.

М. Асланян (1962) изучал наследование числа позвонков и некоторых характеристик пищеварительной системы у двух пород свиней и их реципрокных гибридов—шведский ландрас и крупная белая. Шведский ландрас—порода мясо-беконного направления. Она отличается от крупной белой—породы универсального мясо-сального направления более длинным туловищем и лучшим использованием корма, так как более полвека селекция велась на длинное туловище и более эффективную оплату корма. В 1909 г. количество кормовых единиц на 1 кг привеса у свиней породы ландрас составляло 4.5 кг, а в 1951 г.—3.7 кг. За то же время туловище у них удлинилось в среднем на 14 см. Это удлинение происходило как за счет увеличения числа предкрестцовых позвонков (которых в среднем у ландрасов на 1.2 позвонка больше, чем у крупной белой породы), так и за счет удлинения самих позвонков. Кишечник лучше развит у ландрасов, главным образом за счет тонких кишок (Асланян, 1962).

Позже изучение наследования количества позвонков у поросят (по рентгеновским снимкам) было проведено Б. В. Александровым (1966) на большем материале. Видно, что по наследованию числа позвонков у реципрокных гибридов свиней также наблюдается четкий "отцовский" эффект. Наследование различных характеристик пищеварительной системы выявляет "отцовский" эффект только по средней длине тонкого кишечника и пищевода на фоне материнского эффекта по другим признакам (среднему весу эмбрионов, пищеварительной системы и различных ее частей, длине толстого кишечника). "Отцовский" эффект наблюдается также и по динамике роста реципрокных гибридов (r = 1.8). Таким образом, "отцовский" эффект обнаруживается именно по тем признакам, по которым шла селекция ландрасов: числу позвонков (отбор на длинное туловище), длине тонкого кишечника (отбор на лучшую оплату корма) и динамике роста (отбор на скороспелость). Следует отметить, что по весу новорожденных поросят наблюдается материнский эффект.

У трех пород крупного рогатого скота и их реципрокных гибридов по удою молока и продукции молочного жира также наблюдается предсказанный теорией "отцовский" эффект, хотя и не такой четкий, как в случаях, описанных выше (Fohrman et al., 1954).

Обратим внимание на наличие материнского эффекта по размеру яиц у кур и по проценту жира в молоке у коров. Оба признака являются хозяйственно-ценными, очевидно отбирались человеком в процессе доместикации и окультуривания и, казалось бы должны показать "отцовский" эффект. Если мы сравним размеры и число яиц у культурных пород кур и их диких предков, которые в природных условиях размножались сезонно и поэтому производили сравнительно малое количество яиц, но видимо, почти такого же размера, то увидим, что в результате окультуривания сильно увеличилось в первую очередь число яиц. Размеры яиц изменились, видимо, мало.

Современные куры несут по 126–200 **яиц в год** (**рекорд**—1515 **яиц за** 8 **лет**).

Продуктивность диких предков кур—5–14 **яиц в год**.

И. Акимушкин Мир животных. М., Молодая Гвардия, 1973, с. 207.

Также, если сопоставим аналогичным образом процент жира в молоке и количество молока у культурных пород коров и их диких предков, которые производили мало молока, но с высоким содержанием жира, то увидим, что в результате селекции возросло количество молока, а процент жира даже снизился.

Наличие “отцовского” эффекта у млекопитающих позволяет считать существующую трактовку этого явления у кур (как следствие гетерогаметной конституции самок) по крайней мере недостаточной. Эта трактовка может объяснить хромосомный механизм явления у птиц, но для млекопитающих уже неприменима. Явление гораздо шире, оно связано не только с феноменом *гетерогаметности*, а и с феноменом *пола* и с эволюционными преобразованиями популяций. У млекопитающих оно реализуется, по всей видимости, другими, отличными от гетерогаметности механизмами.

“Отцовский” эффект позволяет объяснить эпохальную загадку “асимметрии” родителей при реципрокных скрещиваниях, которую не может объяснить классическая генетика. Реципрокные гибриды лошади с ослом, появились ~8-10 тыс. лет назад, но до сих пор не понятно, почему и мул и лошак похожи на своих отцов (**Рис**. 11.2).

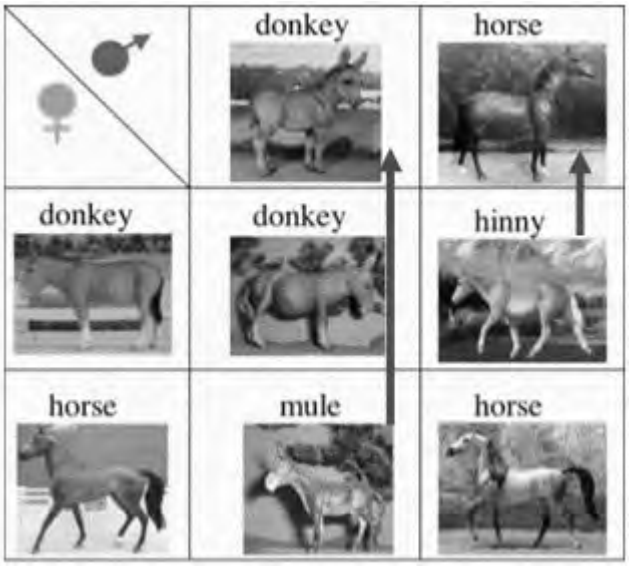


Рис. 11.2 Мул и лошак похожи на своих отцов

Лошадь и осёл возникли дивергентно от общего предка тарпана (или лошади Пржевальского). Более далекие предки были величиной с кошку. После дивергенции лошадь стала длиннее, выше, быстрее, хвост из длинных волос. У осла удлинились уши, укрупнилась голова, сузились копыта, утончился хвост с кистью из волос. Гены этих признаков, как новые, должны быть вначале только у самцов.

Таким образом приведенный материал позволяет считать, что вклад отца в гетерозис больше вклада матери и закономерность доминирования отцовских форм по эволюционирующим или селекционным у сельскохозяйственных животных признакам действительно имеет место. Генетическая информация по вторичным половым признакам (видимо, также и по первичным) присутствует и у мужского и у женского пола. “Отцовский” эффект наряду с генотипическим половым диморфизмом может служить свидетельством эволюции признака. Он позволяет качественно предсказывать результаты гибридизации и осуществлять правильный подбор родительских пар при скрещиваниях.

Геномный импринтинг является частным случаем более общего явления асимметрии родительских геномов, которая может проявляться как в форме присутствия – отсутствия генов, так и их экспрессии – репрессии.

Глава 12

Применение теории

В данной главе приведены лишь некоторые примеры, которые показывают, как “работает” эволюционная теория пола. Применение теории в патологии изложено в **Главе** 13, а к селекции растений—в **Главе** 14.

Проблемы эволюции и видообразования

Эволюция низших ракообразных

Филогенетическое правило полового диморфизма было применено для исследования эволюции низших ракообразных семейства *Chidoridae* (173 вида) (Геодакян, Смирнов, 1968). У ветвистоусых ракообразных самцы во всех без исключения случаях меньше самок. Следовательно, на основании правила полового диморфизма можно предположить, что они на данном этапе эволюции проявляют общую тенденцию к уменьшению размеров. Действительно, хорошо известно, что морфологически более примитивные формы низших ракообразных отличаются крупными размерами. В пределах группы истинно листоногих и ветвистоусых ракообразных прослеживаются ряды форм с последовательным уменьшением размера, числа конечностей и специализацией в соответствии с филогенетической преемственностью и меньшим размером самцов.

По ряду признаков самцы из морфологически более примитивных секций предваряют те черты, которые появляются в последующих секциях (морфологически более развитых). Можно сделать вывод, что эволюционная тенденция признаков, определяемая, с одной стороны, по морфологическим критериям, а с другой стороны, на основании правила полового диморфизма, совпадает. Такой вывод дает основание применять новое правило для дальнейших исследований. Можно высказать некоторые предположения о биологическом смысле происходящих изменений. При уменьшении размера возрастает относительная поверхность, что способствует газообмену и увеличивает плавучесть. С. С. Четвериков (1915) предположил, что эволюция беспозвоночных с внешним скелетом в сторону уменьшения размеров связана с механическими свойствами внешнего хитинового скелета.

Филогенетическое правило было использовано для решения некоторых задач эволюции *Chydoridae*. В результате анализа по трем признакам, по которым у них существует четкий половой диморфизм (длина тела, число анальных зубцов и базальных шипов коготка), было предложено новое место для группы *Leydigia* в таксономической системе (Геодакян, Смирнов, 1968).

Отбор сперматозоидов (**мошонка**—“**холодильник**” **или ещё и** “**термометр**”?)

“Причины эволюции мошонки до сих пор обсуждаются репродуктивными биологами и всё ещё не имеют —общепризнанного ответа... Левое яичко обычно подвешено ниже правого, чтобы они не сжимали друг друга между бедрами”
Saladin (2004).

Яички многих видов, в частности слонов, ежей, птиц, а также китов и тюленей находятся в брюшной полости. У человека и многих млекопитающих яички находятся вне тела в мошонке. Яички закладываются в брюшной полости и в первые годы жизни опускаются наружу. Долгое время биологи пытались понять для чего нужен такой уязвимый дизайн. Считается , что цель выноса—понижение температуры при которой происходит сперматогенез (температура крови достигающей яичек на 1.5–2.5^{o}C меньше температуры тела (Saladin, 2004). Однако, очевидно, что сперма может производиться внутренними яичками при температуре тела (Freeman, 1990). Вынос яичек также должен происходить прежде всего у птиц, так как их температура тела на несколько градусов выше чем у млекопитающих.

С развитием внутреннего оплодотворения исчезает необходимость в большом числе гамет. Однако подверглась редукции только женская линия—от миллионов яйцеклеток у рыб до небольшого количества у млекопитающих. Число сперматозоидов осталось на уровне сотен миллионов. Поддержание “популяционной” системы в сперматогенезе и экологическая специализация мужского пола позволяют предположить существование естественного отбора сперматозоидов (Geodakyan, 1978). Для животных с малым количеством потомства и редкой сменой поколений это может быть полезным.

Для реализации такого отбора необходимо, чтобы отбираемые гены были представлены в фенотипе сперматозоидов. Можно предположить, что это должны быть гены стабильности к наиболее общим факторам среды, например температуре. Если это так, то Менделевское распределение фенотипов должно нарушаться при скрещивании гетерозиготного самца с гомозиготной самкой. Такие нарушения были обнаружены у мышей при передаче гена бесхвостости от гетерозиготного самца к его потомству. В реципрокном скрещивании эффект отсутствовал. Длина хвоста связана с температурой среды. Согласно *правилу Аллена* чем дальше на Север находится популяция животных, тем короче у них хвосты. У грызунов, содержавшихся при экстремальных температурах длина хвоста изменялась соответственно.

Второе условие необходимое для отбора сперматозоидов—их контакт со средой. При наружном оплодотворении сперматозоиды имели температурный и химический контакт со средой. После перехода к внутреннему оплодотворению этот контакт был утрачен. У теплокровных животных только поверхность тела имеет температурный контакт со средой. Возможно это привело к выносу яичек из брюшной полости, в то время как яичники остались внутри.

У очень больших и водных животных не подверженных заметным колебаниям температуры, а также у птиц, имеющих гомогаметных самцов, яички находятся в брюшной полости. Это позволяет заключить, что отбор сперматозоидов возможен только у гетерогаметного пола и реализуется только у сперматозоидов несущих Y–хромосому. Во-первых Y–хромосома “экологическая” и реализует контакт со средой. Во-вторых, появление самца с необходимым генотипом более эффективно для адаптации популяции, так как самец производит больше потомства. Известно, что у самцов с редкими генотипами повышается половая активность и она регулируется Y–хромосомой.

Гипотеза тренировки спермы. Сходную гипотезу выдвинули Захави и Фримэн в 1990 г. (Freeman, 1990). Они предположили, что сперма вне полости тела подвергается действию среды и “тренируется” чтобы приспособиться к суровым условиям во влагалище.

Трехполая раздельнополость

Большинство раздельнополых видов имеют два пола. Среди позвоночных только у некоторых рыб можно встретить два вида самцов. Ни у кого из позвоночных не встречается два вида самок. Считается, что два вида самцов возникают в результате отбора по различным стратегиям спаривания.

Интересную загадку представляет трехполая система раздельнополости у лососевых рыб. Тихоокеанские лососи уникальная группа моноцикличных видов рыб. Они размножаются только один раз и гибнут после нереста, так что возраст первой репродукции равен возрасту наступления половой зрелости и продолжительности жизни. Например, нерестовая популяция нерки, состоит из рыб в возрасте от 3 до 7 лет. В ней можно видеть три легко различимые по размерам группы: самки и два вида самцов (крупных, долгоживущих, более гомозиготных чем самки и мелких, короткоживущих, более гетерозиготных чем самки).

Мелкие самцы—молодые рыбы. В интактных стадах их они составляют доли процента Они быстро растут и рано созревают, обычно за 3 года. Крупные самцы, медленно растущие, поздно созревающие, старые, 5–7 летние рыбы. У самок промежуточные размеры и возраст 4–5 лет. Степень гетерозиготности по генам кодирующим синтез изоферментов максимальна у мелких самцов, минимальна у крупных и промежуточна у самок (Алтухов, 1983, 1994; Варнавска, 1983).

Наблюдаемая картина объясняется образом жизни лососей. Лососевые размножаются в реках, потом скатываются в море (океан), там растут, развиваются и, достигнув половой зрелости, возвращаются нереститься в реки. Поэтому им необходима экологическая информация от двух разных сред—“морской” и “речной”, которую обеспечивают два вида самцов (экологический пол). Согласно эволюционной теории пола, мужской пол является эволюционным авангардом, поэтому один вид самок и два вида самцов говорит о том, что идет дизруптивный отбор и дизруптивная дихронная эволюция, которая рано или поздно приведет к распаду на два вида. То есть это начальная стадия видообразования, когда самцы уже бимодальны, а самки еще мономодальны.

Эволюция стадий онтогенеза

“Женщины живут дольше мужчин, особенно вдовы.”
Жорж Клемансо.

Суммарная наследственная информация популяции, передаваемая из поколения в поколение $(\sum)$, складывается из **генетической** части (G), **передаваемой** через **гаметы** и зиготы и **культурной** (C), передаваемой через **внезиготный “шунт”:**

$$\sum = G + C \qquad [6]$$

У примитивных форм **зиготный** канал связи поколений—единственный ($C = 0$). Например, бабочка откладывает яйца и умирая ничего кроме генов не передает своим потомкам. Поэтому информацию о целесообразном поведении потомки получают генетически в виде врожденных инстинктов. Такой способ передачи программ поведения—“на все случаи жизни”, конечно, негибкий. Иногда родители могут передавать внезиготную информацию потомкам, даже не встречаясь с ними—заочно. Например, осы-наездники, обеспечивают своих будущих личинок питанием за счет того, что откладывают яйца в парализованное тело жертвы. Блест (Blest, 1959) обнаружил, что у бабочек, имеющих предостерегающую окраску и горький вкус, пострепродуктивный период заметно длиннее, чем у бабочек с защитной окраской. Это говорит о том, что длительность пострепродуктивного периода онтогенеза имеет адаптивное значение и регулируется групповым отбором. Популяции выгодно, когда взрослые, уже неспособные

размножаться особи, попадаются хищникам, и приучают их с наименьшими потерями для вида не трогать плодовитых особей.

Более гибкий и эффективный способ—обучать потомство в онтогенезе. Для этого необходимо перекрывание поколений. Оно возникает и растет у более продвинутых форм, то есть появляется возможность передачи онтогенетической информации (опыта и “знаний”) потомкам не генетически, а обучением. Так как обучение требует времени, то с ростом объема культурной информации растет перекрывание поколений, появляется длительная “старость” (обычно доноры информации), удлиняется “детство” (акцепторы информации) и онтогенез в целом. Так, у людей одновременно могут жить до 4–5 поколений! При переходе к антропосфере организация усложняется еще больше: расы, нации, языки, социальная иерархия, специализации. А с появлением культуры усложнение носит лавинообразный характер: религии, храмы, профессии, библиотеки, науки, искусства. Для возросших объемов культурной информации становится недостаточным “шунт” личного общения между смежными поколениями, возникает письменность, книгопечатание и другие каналы внезиготной передачи информации, пригодные для связи и с несмежными поколениями.

В онтогенезе млекопитающих можно выделить 5 важных моментов: зачатие, рождение, появление репродуктивной функции, её утрата, смерть. Они делят онтогенез на 4 стадии: *внутриутробного развития*, *роста*, *репродуктивную и пострепродуктивную*. Сумма последних трех стадий составляет длительность жизни (**Табл**. 12.1). Продолжительность жизни и разных ее стадий—видовые признаки, выработанные в процессе филогенеза. Они имеют важное адаптивное значение и регулируются групповым естественным отбором.

Табл. 12.1 **Длительность жизни и период внутриутробного развития, роста и развития у некоторых приматов** (**Бунак и др**., 1941)

Виды	Периоды			
	внутриутробный, недели	роста, годы	репродуктивный, годы	жизни, годы
Лемуры	до 20	2–3	10–15	15–20
Обезьяны Старого Света	до 24	7	11–20	20–30
Человекообразные	33–39	8–12	20–30	30–40
Человек	40	20	45–60	70–80

Стадии онтогенеза по разному участвуют в получении, реализации и передаче генетической и онтогенетической информации. Генетическая компонента передается в репродуктивной стадии, воспринимается в момент зачатия и реализуется в течение всего онтогенеза. Онтогенетическая компонента связана с жизнью после рождения. С возрастом доля получаемой информации падает, а отдаваемой—растет. Поскольку получение, реализация и передача информации требуют времени (скажем, для реализации зиготы в новорожденную мышь требуется 20 дней, а в слона—660), то увеличение объема этой информации в филогенезе сопровождается удлинением соответствующих стадий онтогенеза (**Табл**. 12.1). В частности, этим объясняются известные корреляции продолжительности жизни: а) с массой животного—крупные формы обычно живут дольше мелких; б) с *показателем цефализации* (отношение массы мозга к массе тела)—чем больше этот показатель, тем продолжительнее жизнь; в) с длительностью утробного развития, периода роста и репродуктивного периода—чем продолжительнее жизнь, тем длиннее эти периоды (Малиновский, 1962; Комфорт, 1967; Корчагин и др., 1973).

Эти корреляции позволяют судить об эволюции длительности онтогенеза и его стадий. Например, то, что у человека максимальная среди млекопитающих длительность жизни, периодов роста и репродукции и максимальная среди млекопитающих сравнимой массы длительность внутриутробной жизни, дает основание думать, что у человека как продолжительность онтогенеза в целом, так и всех его стадий эволюционно удлинялись.

Если сопоставить эволюционную тенденцию к удлинению онтогенеза и всех его стадий у человека с "*филогенетическим правилом полового диморфизма*", то можно прийти к выводу, что онтогенез в целом, и все его стадии должны иметь бóльшую продолжительность для мужского пола, чем для женского.

Средняя длительность внутриутробной жизни мальчиков больше, чем девочек примерно на неделю (Харрисон и др., 1968). Несмотря на это девочки рождаются более зрелыми, чем мальчики, поскольку растут быстрее (Lampl, Jeanty, 2003). Как показывают рентгенографические исследования костного возраста они по этому критерию опережают мальчиков на 3–4 недели (Колесов, Сельверова, 1978). Следовательно, можно считать, что половой диморфизм по степени развития к моменту рождения составляет примерно месяц. После рождения это опережение девочек в развитии прогрессирует: они в среднем на 2–3 месяца раньше мальчиков начинают ходить, на 4–6 месяцев раньше говорить (Колесов, Сельверова, 1978). И к моменту достижения половой зрелости эта разница составляет уже примерно 2 года, а к моменту остановки роста—даже 3 года (Харрисон и др., 1968). Следующая стадия онтогенеза—репродуктивная—у женщин длится 35–45 лет (от 13 до 45–55 лет), а у мужчин— 45–55 лет (от 15 до 60–70 лет), то есть половой диморфизм составляет уже минимум 10 лет (Давыдовский, 1966).

Итак, первые три стадии онтогенеза подтверждают вывод теории—они длиннее у мужского пола. Что же касается средней длительности жизни, то она, вопреки теории, длиннее у женского пола. Создается странная картина, когда развиваются, зреют и стареют раньше женщины, а умирают—мужчины. В чем же дело?

"…**в возрасте от 30 до 60 лет на одного мужчину, не состоящего в браке, приходится от двух до шести незамужних женщин**."

Козлов Н.И., 1999, с. 191.

Длительность жизни, как и любой признак, определяется генотипом и средой. Представим следующие идеализированные ситуации. Поместим мысленно клон генотипически идентичных особей популяции в оптимальную среду. Тогда длительность жизни всех особей будет одинакова и кривая смертности будет иметь прямоугольную форму (дисперсия $\sigma_{ген} = 0$, $\sigma_{ср} = 0$ **Рис**. 12.1**А**). Теперь вместо клона возьмем гетерогенную популяцию в оптимальной среде, позволяющей реализоваться полностью всем генотипам—появится некий разброс в длительности жизни, обусловленный генотипическим разнообразием (дисперсия $\sigma_{ген} \neq 0$, $\sigma_{ср} = 0$ **Рис**. 12.1**Б**). Вновь вернемся к клону, но поместим его в реальную среду. Появится некий разброс длительности жизни, обусловленный только средой (дисперсия $\sigma_{ген} = 0$, $\sigma_{ср} \neq 0$ **Рис**. 12.1**В**). Поместим генотипически гетерогенную популяцию в реальную среду. Тогда суммарная дисперсия будет включать как генотипическую, так и средовую компоненты ($\sigma = \sigma_{ген} + \sigma_{ср}$ **Рис**. 12.1**Г**). Наконец представим себе ситуацию, когда смертность определяется чисто стохастически, только случаем (то есть средой). Тогда генотип не будет играть никакой роли в определении длительности жизни и последняя не будет зависеть ни от возраста, ни от здоровья. В этом случае кривая смертности будет иметь экспоненциальную форму (**Рис**. 12.1**Д**).

Кривые Б, В и Г как и все реальные случаи, встречающиеся в жизни, представляют собой промежуточные переходы между крайними типами А (смертность определяется полностью генотипом) и Д (смертность зависит только от среды). Следовательно, по мере "эмансипации" популяции от среды картина ее смертности будет приближаться к прямоугольному типу А и удаляться от экспоненциального типа Д. Значит, чем оптимальнее среда, тем картина смертности популяции ближе к типу А, чем экстремальнее—тем ближе к типу Д.

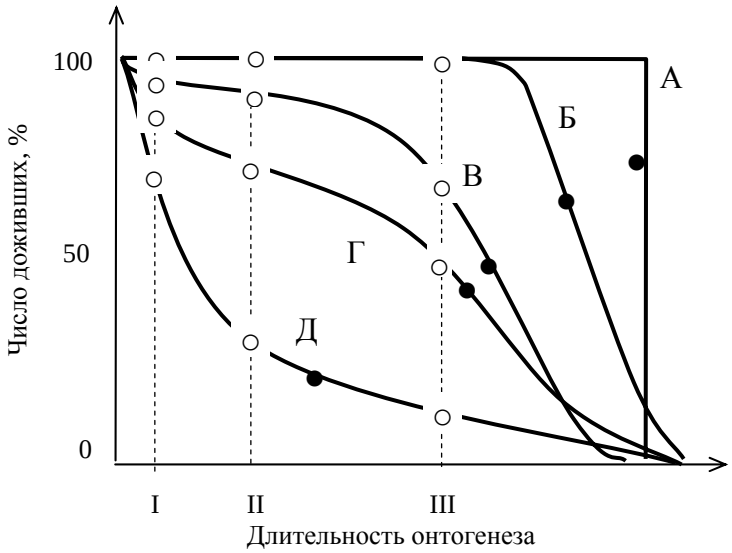


Рис. 12.1 Зависимость смертности популяции от генотипа и среды (Геодакян, 1982,1983). А—для клона в идеальной среде; Б—для гетерогенной популяции в идеальной среде; В—для клона в реальной среде; Г—для гетерогенной популяции в реальной среде; Д—смертность определяется чисто стохастически. ○ —длительности стадий онтогенеза. I—длительность утробной жизни; возраст появления (II) и утраты (III) репродуктивной функции, ● —средняя продолжительность жизни.

При переходе популяции из оптимальной среды в экстремальную, можно видеть, что смертность сильно влияет на среднюю продолжительность жизни и пострепродуктивного периода и фактически не сказывается на средней длительности периодов утробного развития, роста и репродукции (**Рис**. 12.1). Это значит, что в экстремальных условиях среды уменьшение средней продолжительности жизни идет за счет средовой компоненты смертности, а не генотипической. Таким образом, применение правила полового диморфизма дает основание предположить, что генотипическая средняя длительность жизни мужчин должна быть больше, чем женщин. И если можно было бы полностью устранить влияние среды то мужчины жили бы дольше женщин. Таковы выводы, которые можно сделать из теории. Рассмотрим известные факты.

Если сравнить друг с другом в разной степени “эмансипированные” от среды группы (Комфорт, 1967), то увидим, что характер кривой смертности закономерно меняется в указанном теорией направлении (**Рис**. 12.2**А**). Чем более “эмансипирована” группа от среды, тем ближе ее кривая смертности к “прямоугольному” типу, и наоборот. Бóльшая “эмансипация” женского пола по сравнению с мужским обусловлена его более широкой нормой реакции; белого населения США по сравнению с неграми, а также современной популяции по сравнению с популяциями прошлых лет обусловлена социально-экономическими причинами (питание, медицинское обслуживание) (**Рис**. 12.2**Б**).

Напомним, что в экстремальных условиях среды, по новым представлениям, растет генотипическая дисперсия признаков в популяции. Это относится также к длительности онтогенеза и его стадий. Появляются одновременно и короткоживущие и долгоживущие генотипы в основном мужского пола. Первые повышают тут же детскую или раннюю смертность, а вторые проявляют себя спустя 100 лет как долгожители. Такая интерпретация позволяет понять такой казалось бы парадоксальный факт, что феномен долгожительства встречается в популяциях, живущих не в оптимальных условиях (Комфорт, 1967; Давыдовский, 1966).

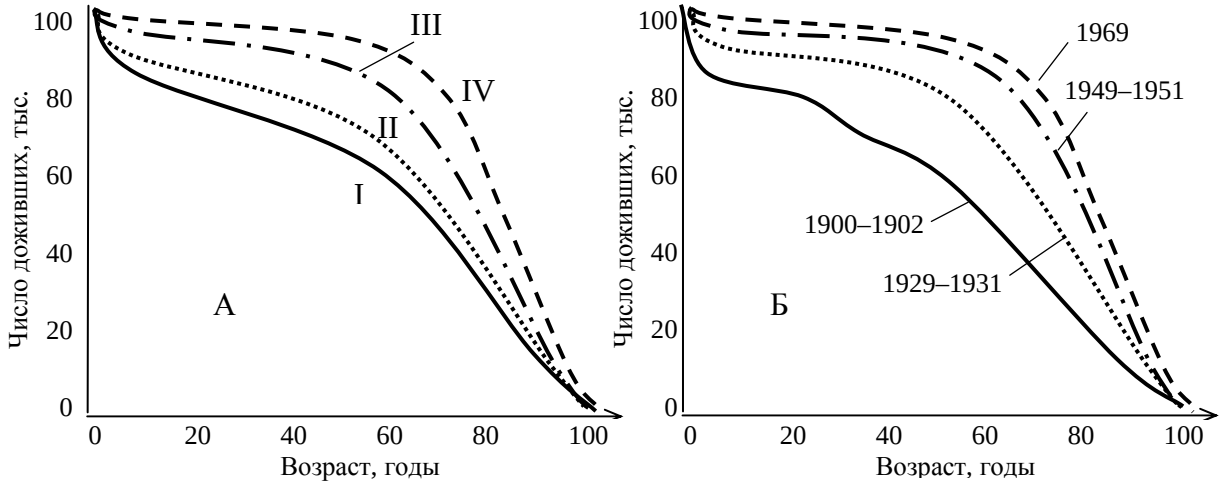


Рис. 12.2. Кривые продолжительности жизни для населения США (Комфорт, 1967). А: Число выживших на 100 000 рожденных (США, 1939–1941 гг.): I—негры мужчины; II—негры женщины; III—белые мужчины; IV—белые женщины. Б: продолжительность жизни населения США в разные годы.

Если феномен долгожительства действительно обусловлен повышением дисперсии длительности жизни в экстремальных условиях среды, тогда он должен быть тесно связан со стрессом как передатчиком экологической информации у животных, должен сопровождаться повышенной смертностью (в первую очередь детской), повышенной дисперсией других признаков, повышенным вторичным соотношением полов и ростом полового диморфизма. Тогда становится понятно, почему несмотря на то, что средняя длительность жизни больше у женщин, “чемпионы”-долгожители—мужчины.

Популяции, в которых встречается феномен долголетия, должны иметь более близкую к экспоненциальному типу кривую смертности, характерную для экстремальных условий среды, в то время как кривая смертности популяции в оптимальной среде должна быть ближе к прямоугольному типу, при котором феномен долголетия не наблюдается. О. М. Павловский (1985) показал, что описанные тенденции действительно наблюдаются в реальных условиях.

Эволюция зубочелюстной системы человека

Теория пола была применена для анализа эволюции зубочелюстной системы человека. Выдвинута гипотеза, что многокорневые зубы образовались в процессе эволюции путем слияния простых конических зубов с объединением частей таких морфологических образований, как коронка, корень и полость зуба (Манашев, 2005).

“Правило соответствия”

Прошлые и будущие формы признаков в филогенезе и онтогенезе

Вернемся к изображенным на **Рис**. 10.2 трем явлениям (филогенез, онтогенез и половой диморфизм), которые связаны между собой тремя закономерностями (закон Геккеля-Мюллера, филогенетическое и онтогенетическое правила полового диморфизма). Можно попытаться объединить все три частные закономерности в одну более общую. Для этого введем понятия двух форм признака, связанных с вектором времени, в каждом из трех явлений: в филогенезе признака—“атавистическую” и “футуристическую” формы, в онтогенезе признака—“ювенильную” (молодую) и “дефинитивную” (взрослую) формы, а в популяционном половом диморфизме—“женскую” и

“мужскую” формы. Тогда обобщенную закономерность, связывающую явления филогенеза, онтогенеза и полового диморфизма, можно сформулировать как “правило соответствия” между атавистической, ювенильной и женской формами признака, с одной стороны, и между футуристической, дефинитивной и мужской формами—с другой.

Мутации, доминантность и половой диморфизм

“Правило соответствия” можно распространить и на другие системно связанные с филогенезом и онтогенезом (эволюцией) явления, в которых можно выделить прошлую и будущую формы. Например, явление мутирования (филогенетический процесс возникновения генов), явление доминирования (онтогенетический процесс проявления генов), явление гетерозиса, реципрокных эффектов—все они позволяют выделить две формы признака: прошлую и будущую. На связь между явлениями филогенеза, онтогенеза, мутирования, доминирования и полового диморфизма указывали такие известные факты, как более высокая степень спонтанных мутаций у мужского пола (Searle, 1972); более аддитивное наследование родительских признаков потомками женского пола, а значит более доминантное наследование потомками мужского пола (Бородин и др., 1976; Щюлер и др., 1976); известные аутосомные гены, проявляющие себя в женском геноме как рецессивные признаки, а мужском—как доминантные и усиливающиеся в онтогенезе, например ген рогатости—комолости у овец или ген вызывающий облысение у человека; доминирование отцовской формы над материнской по эволюционирующим (новым) признакам (“отцовский” эффект) и др.

В 1930 г. Р. Фишер показал, что рецессивных мутаций гораздо больше, чем доминантных, что они, как правило, понижают приспособленность организма, и выдвинул гипотезу, что из двух аллелей одного гена, более благоприятный для изменения вида, эволюционирует в сторону доминантности (Fisher, 1931). Дж. Холдейн (1935) поддержал гипотезу об эволюции доминантности.

В конце 30-х гг. Д. Д. Ромашовым и А. С. Серебровским была высказана мысль о доминантности более поздних признаков, приобретенных в филогенезе, по сравнению с приобретенными ранее (Малиновский, 1970). Такая связь, а также связи между явлениями фило-онтогенеза, мутирования и доминирования были вскрыты в экспериментах В. С. Андреева с соавторами на растениях (маке снотворном, душистом горошке и чернушке дамасской). Трактуя рецессивные мутации (в гомозиготе) как остановки развития признака на той или иной стадии его формирования, тем самым выявляющие результаты действия предшествующих, более ранних генов, а значительно более редкие, доминантные мутации—как добавление к существующей цепи развития нового звена, они показали, что в онтогенезе доминируют всегда признаки, развитие которых дошло до более поздних стадий филогенеза, то есть более молодые признаки (Аркатов и др., 1976; Ратькин и др., 1977,1980). При этом, если носителя рецессивной мутации скрестить с её более ранней формой, она проявится как доминантный признак. Поскольку мутации могут быть и у гаплоидных форм, а явление доминантности—рецессивности связано с диплоидностью, логичнее называть рецессивные мутации “ретроспективными”, а доминантные мутации, соответственно “перспективными”.

Это можно понять из более общих соображений. В процессе прогрессивной эволюции объем генетической информации неуклонно возрастал. Если при оплодотворении, образовании гибридной молекулы *ДНК*, от отца и матери участвуют молекулы разной длины, то для новой молекулы возможны два варианта: либо она будет иметь длину более короткой цепочки (то есть непарные звенья не достраиваются), либо—более длинной (достраиваются). Очевидно, что в первом случае полезные эволюционные приобретения не имеют шансов выжить. Второй вариант, наоборот, способствует прогрессу, так как доминирует эволюционно более продвинутая форма.

Этот вывод справедлив только для *прогрессивной* эволюции, когда появляется новый признак (более длинная молекула), а для *регрессивной*, при утрате признака, длиннее будет молекула старой формы. Это значит, что доминантность определяется, прежде всего, количеством информации, и всегда доминирует форма, обладающая большей информацией. Ведь отсутствующая информация не может доминировать над присутствующей.

На связи между *гетерозисом* и *доминированием* указывали неоднократно: гипотеза свехдоминирования Шелла-Иста (объяснение гетерозиса суммацией эффектов доминантных генов гибридных форм), гипотеза благоприятных доминантных факторов и др. На связь между *гетерозисом* и *филогенезом* обратили внимание Д. Д. Ромашов и А. С. Серебровский (Малиновский, 1970), а на связь между *гетерозисом* и *половым диморфизмом*—В. А. Геодакян (1981).

Следовательно, разные исследователи и уже давно, обращали внимание на связи между явлениями филогенеза, онтогенеза, пола, мутирования, доминирования, гетерозиса и др. Рассматривая перечисленные выше явления как единую систему, выделим опять две формы признаков, связанных с вектором времени, в каждом явлении: **прошлую** и **будущую** (**Табл**. 12.2). Тогда расширенное и обобщенное *правило соответствия* можно сформулировать следующим образом: если имеется система взаимосвязанных явлений, в которых можно выделить ориентированные во времени формы (прошлую и будущую), то существует определенное соответствие (более тесная связь) между всеми прошлыми формами, с одной стороны, и между будущими—с другой.

ПРАВИЛО СООТВЕТСТВИЯ

ЕСЛИ ИМЕЕТСЯ СИСТЕМА ВЗАИМОСВЯЗАННЫХ ЯВЛЕНИЙ, В КОТОРЫХ МОЖНО ВЫДЕЛИТЬ ОРИЕНТИРОВАННЫЕ ВО ВРЕМЕНИ ФОРМЫ (ПРОШЛУЮ И БУДУЩУЮ), ТО СУЩЕСТВУЕТ ОПРЕДЕЛЕННОЕ СООТВЕТСТВИЕ (БОЛЕЕ ТЕСНАЯ СВЯЗЬ) МЕЖДУ ВСЕМИ ПРОШЛЫМИ ФОРМАМИ, С ОДНОЙ СТОРОНЫ, И МЕЖДУ БУДУЩИМИ—С ДРУГОЙ.

Табл. 12.2 **Прошлые и будущие формы признаков в разных явлениях** (**Геодакян**, 1983,1984).

Явления	Форма признака	
	Прошлая	Будущая
Филогенез	Атавистическая	Футуристическая
Онтогенез	Ювенильная	Дефинитивная
Половой диморфизм	Женская	Мужская
Доминирование	Рецессивная	Доминантная
Мутирование	Ретроспективная	Перспективная
Гетерозис	Родительская	Гибридная
Реципрокные различия	Материнский эффект	Отцовский эффект

Интересно отметить, что любое из перечисленных в **Табл**. 12.2 явлений может служить “компасом”, показывающим направление эволюции данного признака (Геодакян, 1965а,1981; Малиновский, 1970; Ратькин и др., 1980).

Половой диморфизм в анатомии и физиологии

Рассмотрим признаки, которые встречаются и у мужского, и у женского пола, но распределены в популяции с разной частотой и степенью выраженности. Это количественные признаки: рост, вес, размеры и пропорции, многие морфофизиологические и этолого-психологические признаки. Половой диморфизм по ним проявляется как отношение их средних значений. Именно этот популяционный половой диморфизм служит “компасом” эволюции признака.

Филогенетическое и онтогенетическое правила полового диморфизма можно использовать как инструмент для исследования: если известен половой диморфизм, то можно предсказать филогенез и онтогенез признака, или, наоборот, зная последние, можно предсказать наличие и направление полового диморфизма.

В процессе эволюции у человека происходило увеличение роста и развитие прямохождения. Кожа теряет волосяной покров и приобретает способность к усиленному потоотделению. Предполагают, что потеря волос связана с избавлением от кожных паразитов, а потоотделение улучшило терморегуляцию. Можно предположить, что по всем этим признакам мужчины должны быть более продвинуты. Действительно, мужчины в среднем выше женщин, их кости толще и тверже, мышечная система развита сильнее. У женщин чаще встречается врожденный вывих бедра (в 4–5 раз), варикозное расширение вен, остеопороз и переломы костей. Некоторые из этих эффектов связывают с действием гормонов, деторождением и кормлением.

Мужчины быстрее женщин отдают тепло через потовые железы (Wade et al., 2007). Дети имеют пониженную способность потеть (в расчете на одну железу (Bar-Or, 1980; Falk et al., 1992) и на кв. м. кожи (Araki et al., 1979; Falk et al., 1992)) и в результате быстрее перегреваются. Переход на взрослую картину потоотделения происходит в период полового созревания.

Мужчины имеют гораздо больше волос по сравнению с женщинами, что на первый взгляд противоречит сделанному предсказанию. Однако, у женщин общее число волосяных луковиц не только на голове, но и на теле больше, чем у мужчин. Не все волосяные луковицы активны, одни луковицы функционируют, другие как бы “дремлют”. Большее обволошение мужчин объясняется большим процентом проросших волос. У женщин волосы растут быстрее, чем у мужчин, и реже выпадают. Интенсивнее всего волосы растут у молодых людей в возрасте от 15 до 30 лет, а в 50–60 лет их рост резко замедляется. Мужчины чаще лысеют. Еще Гиппократ обратил внимание на то, что евнухи никогда не лысеют.

У человека соотношение правой височной плоскости к левой почти всегда меньше единицы, то есть длина левой плоскости больше, чем правой. Однако большинство из тех экземпляров мозга, на которых отмечено обратное соотношение, принадлежало женщинам (Спрингер, Дейч, 1983; Wada et al., 1975). На основании *“филогенетического правила полового диморфизма”* можно сказать, что эволюционно это соотношение уменьшается. А на основании *“онтогенетического правила”* можно предсказать его уменьшение с возрастом. И действительно, у младенцев оно составляет 0.61, а у взрослых— 0.55 (Wada et al., 1975).

Другой пример. Известно, что относительная величина мозолистого тела в процессе онтогенеза сильно увеличивается (Спрингер, Дейч, 1983; Trevarten, 1974.). Следовательно, согласно “*о*нтогенетическому правилу” должен существовать половой диморфизм по величине мозолистого тела: у мужчин оно должно быть больше, чем у женщин. А это значит, что в филогенезе оно увеличивается.

Зрение

Можно сделать некоторые предсказания, касающиеся пространственно-зрительных способностей. Как известно, у далеких филогенетических предшественников человека глаза были расположены латерально, их зрительные поля не перекрывались и каждый глаз был связан только с противоположным полушарием мозга—контралатерально. В процессе эволюции у некоторых позвоночных, в том числе и у предков человека, в связи с переходом на стереоскопическое зрение, глаза переместились на фронтальную сторону. Это привело к перекрытию левого и правого зрительных полей и к появлению новых ипсилатеральных связей: левый глаз—левое полушарие, правый глаз—правое.

Следовательно, применив *"Филогенетическое правило полового диморфизма"*, можно предсказать эволюционно более продвинутые ипси-связи у мужского пола по сравнению с женским. А поскольку пространственно-зрительные способности, объемное воображение тесно связаны со стереоскопией и ипси-связями, то становится понятным почему у мужчин они развиты лучше. Применив *"Онтогенетическое правило полового диморфизма"*, можно предсказать усиление зрительных (и других) ипси-связей и улучшение пространственно-зрительных способностей с возрастом.

Табл. 12.3 **Количество неперекрестных и перекрестных волокон в зрительном нерве у ряда млекопитающих** (**Блинков**, **Глезер**, 1964)

Вид животного	Отношение ипси- и контра- волокон	Автор
Овца	1 : 9	Нихтерлейн, Голдби, 1944
Лошадь	1 : 8	Декслер, 1897
Собака	1 : 4.5	Рогальский, Римашевский, 1945
Опоссум	1 : 4	Бодиан, 1937
Морская свинка	1 : 3	Гесс, 1958
Кошка	1 : 3	Чанг, Ченг, 1961
Хорёк	1 : 3	Джефферсон, 1940
Макак	1 : 1.5	Кларк, 1942
Человек	1 : 2	Кахал, 1899
	1 : 2	Рогальский, 1946
	1 : 1.5	Санта, 1942
	1 : 1	Кларк, 1943

В **Табл**. 12.3 приведены соотношения между количеством ипси- и контра-волокон в зрительном нерве у ряда млекопитающих. Видно, что по мере перехода от животных с латерально направленными зрительными осями к животным с фронтальной ориентацией зрительных осей растет доля ипси-волокон (Блинков, Глезер, 1964). Возникновение ипсилатеральных связей обеспечивает попадание зрительной информации от обоих глаз в одно полушарие для сопоставления и получения стереоскопической картины—восприятия глубины. Было показано, что самое важное требование для осуществления стереоскопического зрения—это различия в образах на сетчатке двух глаз (Bishop, 1981). Стало быть, ипсилатеральные связи эволюционно моложе (появились позже) контралатеральных. Такой вывод справедлив, видимо, не только для зрительных проводящих путей, но и для всех: моторных, сомато-сенсорных, слуховых.

Обоняние

Применив те же правила к обонятельному рецептору человека, можно прийти к другому выводу. Известно, что в филогенезе человека обоняние, в отличие от зрения ухудшается (утрачивается). Поэтому, можно предсказать существование полового диморфизма по числу обонятельных волокон: у женщин их должно быть больше, чем у мужчин. Или же степень атрофии, её скорость должны быть больше у мужчин, по сравнению с женщинами. С возрастом обоняние также должно ухудшаться.

В **Табл**. 12.4 приведена возрастная динамика атрофии обонятельного нерва у людей. Видно, что количество волокон в обонятельном нерве неуклонно уменьшается (Smith, 1942). Таким образом, предсказанные теорией тенденции действительно существуют.

Табл. 12.4 **Возрастная динамика атрофии волокон обонятельного нерва у человека** (**Блинков**, **Глезер**, 1964; Smith, 1942)

Возраст (годы)	Количество атрофированных волокон
0–15	8
16–30	20
31–45	33
46–60	57
61–75	68
76–91	73

Слух и голос

Слух. Как было сказано в гл. 3, эволюция слуха у человека шла в направлении увеличения чувствительности в области низких и ухудшения чувствительности в области высоких частот. Поэтому, применяя *“Филогенетическое правило полового диморфизма”* можно предсказать, лучшую слуховую чувствительность женщин (или худшую мужчин), в области высоких частот, а применяя *“Онтогенетическое правило полового диморфизма”*,—ухудшение слуха, и в особенности слуха в области высоких частот с возрастом.

У новорожденных девочек слух был гораздо чувствительнее, чем у мальчиков, особенно в области от 1 до 4 кгц, которая важна для распознавания речи (Cassidy, Ditty, 2001). Девочки слышат лучше мальчиков, особенно в области выше 2 кгц (Corso, 1959; Sato, 1991). С возрастом слуховая чувствительность уменьшается, распространяясь с высоких частот на низкие. Так ребенок слышит звук с частотой до 30 кГц, у подростка (до двадцати лет) восприимчивость снижается до 20 кГц, а к шестидесяти годам—до 12 кГц.

Женщины в среднем слышат лучше мужчин. Они также хорошо различают звуки в области высоких частот. У мужчин по сравнению женщинами потеря слуха происходит в более раннем возрасте и в большей степени (Corso, 1959; Karlsmose et. al, 1959). Так 15-ти летние мальчики теряют слух на 70% чаще девочек (Sorri, Rantakallio, 1985).

Голос. Наличие полового диморфизма говорит о том, что голос у человека—эволюционирующий признак. Применяя *"Филогенетическое правило полового диморфизма"* можно предсказать, что идет уменьшение частоты голоса. Широкий диапазон (дисперсию) голосов у женщин (~180 *гц*) и узкий—у мужчин (~120 *гц*), теория пола трактует, как конвергентную фазу эволюции голоса **Рис**. 12.3. При этом, мужчин эволюция уже заканчивается, а у женщин еще продолжается, то есть бас и контральто—эволюционно молодые голоса, а сопрано и тенор—исчезающие.

Применяя *"Онтогенетическое правило полового диморфизма"* можно предположить, что частота голоса должна быть выше в детстве и уменьшаться с возрастом, причем у мужчин сильнее, чем у женщин.

Вуоренкоски (Vuorenkoski et. al, 1978) измерял изменение основной частоты голоса в зависимости от возраста у 374 испытуемых начиная с 6 лет. В период с 8 до 10 лет частота голоса снижалась с 259 до 247 гц у мальчиков, но не у девочек (253 гц). В период полового созревания наблюдалось значительно более сильное снижение частоты голоса у мальчиков (до 100 гц), по сравнению 213 гц у девочек (**Рис**. 12.4). Игучи и Хирш также обнаружили снижение основной частоты голоса в период с 3 до 7 лет для обоих полов с 298 до 262 гц и ее дальнейшее снижение после 10 лет (Eguchi, Hirch, 1969).

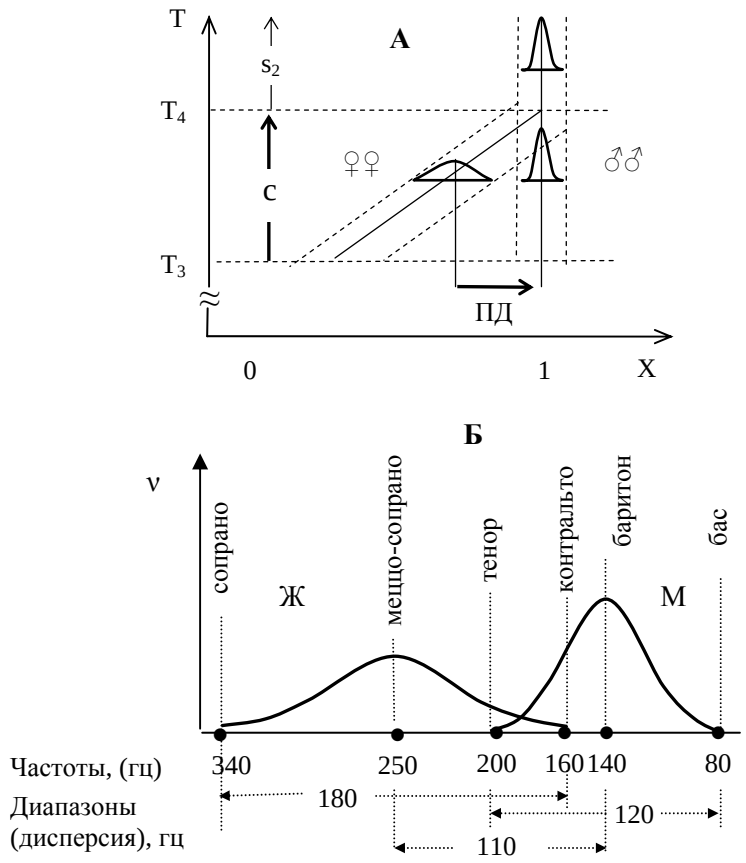


Рис. 12.3. Теоретически предсказанная картина конвергентной фазы эволюции (верхняя часть **Рис**. 9.5) (**А**) и половой диморфизм по частоте голоса в онтогенезе (**Б**). По оси абсцисс частоты женских (Ж) и мужских (М) голосов в герцах. По оси ординат частоты фенотипов в популяции (ν).

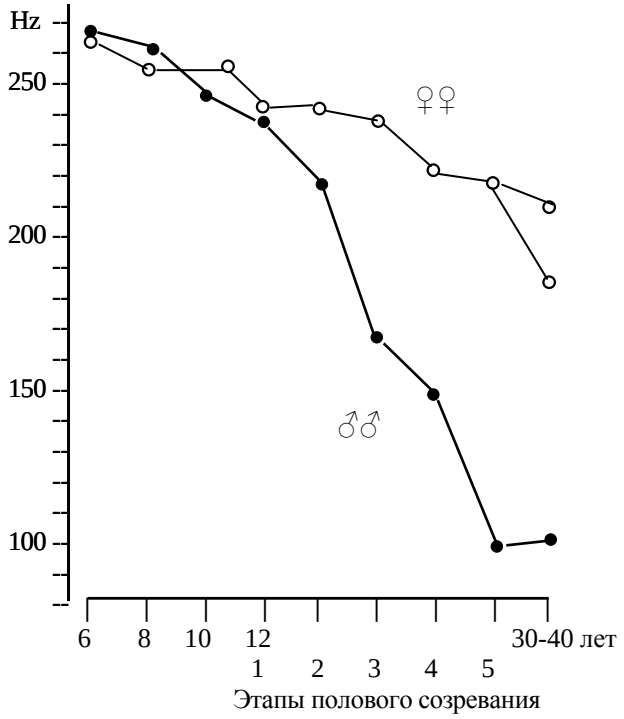


Рис. 12.4. Изменение основной частоты голоса (гц) в зависимости от возраста и этапа полового созревания (из Vuorenkoski et.al, 1978).
По оси абсцисс— возраст. По оси ординат— основная частота голоса (гц).
Для взрослых женщин величины для сопрано и альта даны отдельно.

Половой диморфизм в психологии

Эволюционный подход, согласно которому особенности социального поведения также как и особенности морфологического строения продиктованы необходимостью приспособления организма к условиям окружающей среды, находит все большее применение в социально-психологических исследованиях (Багрунов, 1981; Кочетова, 2010). На основе эволюционного подхода был проведен анализ психологических различий между полами в процессе обучения (Еремеева, Хризман, 1998), психологии творчества (Журавлева, Соболева, 2005), различии в статусных предпочтениях (Кочетова, 2010) и стремлении к власти и контролю (Trofimova, 2011). Некоторые из этих работ используют выводы эволюционной теории пола.

Дифференциация полов будучи специализацией по генетическому и экологическому потокам информации, является одновременно и специализацией по эндо- экзо-связям: женский пол специализирован по внутрипопуляционным связям, мужской пол—по средовым. Появляется возможность понять половой диморфизм по вербальным, пространственно-зрительным и другим психологическим способностям. Язык, вербальные способности—главный инструмент внутрипопуляционных, коммуникационных функций между членами популяции, поэтому лучше развит у женщин. С другой стороны, пространственно-зрительные способности, больше связанные со средой внешними связями (защита, охота, борьба с врагами), лучше развиты у мужского пола.

Другой демонстрацией такого характера психологического полового диморфизма могут служить особенности почерка у мужчин и женщин, по которым психологи и криминалисты определяют пол. Среди отличительных черт женских почерков приводятся такие как: правильный, единообразный, точный, красивый, стандартный, симметричный, а мужских—неправильный, неравномерный, размашистый, некрасивый, ошибочный, индивидуально-оригинальный, буквы t и i без черточек и точек. То есть женские почерки более совершенны, ближе к стандартам обучения—прописям (требованиям среды), чем мужские (Кирсанов, Рогозин, 1973; Young, 1931). В другом специальном исследовании одинаковое количество информации (один и тот же объем дозированного обучения) повысило *коэффициент интеллектуальности* (IQ) мальчиков на 1.5 единицы, а девочек—на 4.5 (Геодакян, 1984б).

Обратим внимание, что большинство вербальных тестов учитывают совершенство выполнения. Это беглость речи, скорость чтения, правописание и др. В то время как пространственно-зрительные тесты, наоборот, чаще требуют поиска. Это мысленные манипуляции с геометрическими формами—повороты, составление целого из частей, складывание объемной фигуры из плоской развертки и др.

Интересно было бы сравнить результаты мужского и женского пола по вербальным тестам, основанным на поиске, и пространственно-зрительным тестам, построенным на обучении. Здесь все должно быть наоборот: преимущество женщин по пространственным, а мужчин по вербальным тестам. Подтверждением сказанному можно считать способность нахождения словесных ассоциаций, которая действительно лучше у мужского пола, или решение кроссвордов, где также требуется вербальный поиск.

Половой диморфизм в этологии

В процессе эволюции в зонах дискомфорта и элиминации идет отбор в разных направлениях: у женского пола на “воспитуемость”, “адаптивность”, “обучаемость”, а у мужского пола—на “сообразительность”, “находчивость”, “изобретательность” в самом широком понимании этих слов. Например, имеющие одинаковый генотип мужские и женские особи, оказавшись в зоне температурного дискомфорта, ведут себя по-разному: женские особи адаптируются к холоду физиологически, наращивая слой подкожного жира, а мужские особи—поведенчески: или изобретут шубу, огонь, пещеру или погибнут. Стало быть разной нормы реакции вполне достаточно, чтобы возник этологический половой диморфизм.

Этологические особенности женского пола обусловлены его большим участием в генетическом потоке информации. Они способствуют стабилизирующим, центростремительным тенденциям эволюции, нацелены на сохранение старого, уже освоенного и знакомого. Их можно охарактеризовать как совершенствование решений старых задач. В основе отношений самок со средой лежит гибкая “уступчивость” (приспособиться, выжить, оставить потомство). Поэтому самки чаще отступают, “уходят” от вредных факторов среды, более податливы, больше подвержены их модифицирующему влиянию и более эффективно обучаются. Больше склоняются к моногамии, предпочитают “знакомых” самцов. Женщины более конформны (Кон, 1967) и больше подвержены групповому давлению (Ward et al., 1988).

Поведенческие особенности мужского пола обусловлены его большим участием в экологическом потоке информации. Они способствуют лабилизирующим, центробежным тенденциям эволюции, направлены на изменение старого. Они имеют характер поиска новых решений. Отношения самцов со средой “бескомпромиссны” (неподходящие генотипы гибнут, подходящие получают возможность оставить потомство). Они охотно вступают в тесный контакт с различными факторами среды в целях их ассимиляции, проявляют более рискованное, “исследовательское” поведение. Модифицирующее влияние среды на них меньше, поэтому они хуже обучаются и менее конформны. Больше тяготеют к полигамии и отдают предпочтение “незнакомым” самкам (Геодакян, 1978). Поведенческие особенности самцов можно трактовать как проявление находчивости в поиске новых путей, как новаторство первопроходцев, ориентированное на будущее.

Поэтому, несколько утрируя и схематизируя, можно сказать, что самцы предпочитают и лучше решают задачи, которые встречаются впервые, но которые можно решить кое-как (максимальные требования к новаторству и минимальные к совершенству решения), а самки, наоборот, предпочитают и лучше решают задачи, которые решаются не впервые, но надо решить в совершенстве (минимальные требования к новаторству и максимальные к совершенству решения). Хотя существует мало работ по половым различиям в бизнесе, все авторы отмечают, что женщины менее склонны к антрепренерской активности (Davidsson, 1995; Crant, 1996; Veciana et al., 2005; Routmaa et al., 2004).

В историческом (эволюционном) плане овладения любым навыком можно выделить две фазы: начальная фаза поиска, нахождения нового решения, освоения и фаза закрепления, совершенствования. В первой фазе, когда задача ещё новая, незнакомая (внешняя), преимущество должны иметь мужские особи. Во второй фазе, когда задача уже не новая (внутренняя)— преимущество должно быть на стороне женского пола. Если по оси абсцисс отложить хронологический номер повторного решения любой задачи, которое включает как поиск решения, так и обучение, как нахождение решения, так и его совершенствование, а по оси ординат— совершенство решения, скажем его скорость или качество, то кривые для мужского и женского пола будут иметь характер, представленный на **Рис**. 12.5.

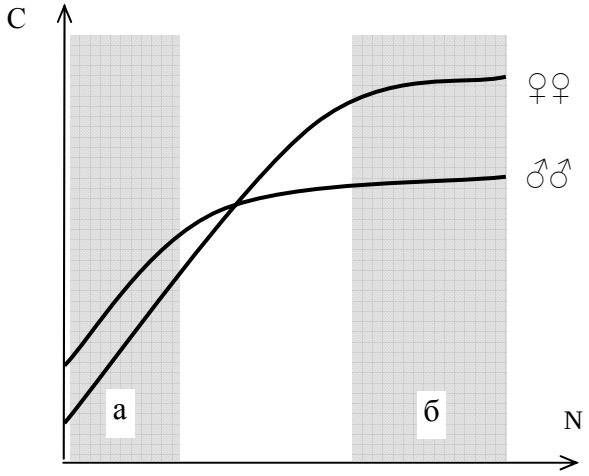


Рис. 12.5

Гипотетические кривые обучения мужского (♂♂) и женского (♀♀) пола при многократном решении задач (Геодакян, 1986в,1989). N—хронологический номер повторного решения задачи; C—совершенство (скорость или качество) решения; а—фаза поиска; б—фаза совершенства.

Вязанье изобрели мужчины в Италии в XIII **в**. **Несколько веков это было только мужским делом**, **а в настоящее время оно стало чисто женским занятием**.

В Японии в VII–**X вв**. **среди мужчин стало модным писать стихи на китайском языке**, **а женщины оставались верными традициям национальной народной поэзии и никогда не писали китайских стихов**.
Тюгашев, Попкова, 2003

Все профессии, виды спорта, игры, хобби сначала осваивали мужчины, а потом уже включались женщины. В настоящее время женщины часто участвуют в таких видах спорта, как футбол, хоккей и бокс, которые раньше считались чисто мужскими. Такая трактовка позволяет объяснить многие известные факты, например, преобладание мужчин среди композиторов, шахматистов, изобретателей. Так, в области музыки среди композиторов всегда численно доминировали мужчины, тогда как среди исполнителей начиная с середины XVIII в. до сегодняшнего дня число женщин примерно равно числу мужчин. Такая картина легко укладывается в предложенную схему: ведь в творчестве композитора основное—новаторство, а в исполнительском искусстве, видимо, главным образом совершенство.

Можно предсказать, что при многократном решении задачи, включающей как поиск, так и обучение, вначале, пока успех определяется поиском и нахождением новых решений, лучшие результаты должны быть у самцов, а в конце, когда решение уже известно и определяющим становится обучение (совершенство решения)—у самок.

В опытах австралийского ученого Ландауэра (Landauer, 1981) испытуемый держал палец на центральной кнопке и при подаче сигнала должен был нажать на одну из 8 кнопок, расположенных вокруг неё. Измерялось два отрезка времени: между подачей сигнала и снятием пальца с центральной кнопки и между снятием пальца и нажатием нужной кнопки. В такой постановке опыта выполнение первой части задания не требует никакого поиска и его можно делать автоматически, рефлекторно. Вторая часть задания требует поиска. Был обнаружен совершенно четкий половой диморфизм, совпадающий с теоретически ожидаемым: женщины быстрее выполняли первую часть задания, а мужчины—вторую. Становится понятно, почему с работой на конвейере легче справляются женщины, а мужчины не успевают, допускают больше ошибок, не выдерживают долго ритма и чаще подвергаются нервно-психическим расстройствам.

Половой диморфизм в антропологии

Палеоантропологи уже давно обратили внимание на то, что величина полового диморфизма, вероятно, отражает степень гомогенности популяции (Великанова, 1975; Юсупов, 1986). Величина полового диморфизма может использоваться как тест на нестабильность генетической структуры населения и служить мерой несоответствия между адаптивными возможностями человеческих популяций и темпами изменения окружающей среды (Соловенчук, Бондаренко, 1989). Мужская часть популяции первой реагирует на меняющиеся внешние условия. Большая физиологическая лабильность мужского пола по сравнению с женским признается многими антропологами (Eveleth, 1960; Stini, 1969).

Антропологические данные позволяют проверить некоторые положения теории. Древние люди населяли пещеры Табун и Схул (гора Кармал, Израиль) в период от 500,000 до примерно 40,000 лет назад. В музее антропологии МГУ можно увидеть 2 черепа—женский и мужской. Первый—еще с четко выраженными неандерталоидными признаками (скошенный подбородок, надбровные дуги, низкий свод черепа), а второй—уже с явно кроманьоноидными. По одной из теорий *Homo sapiens* и неандертальцы существовали совместно, по другой современные люди произошли из неандертальцев в результате непрерывной биологической эволюции.

О. М. Павловский (1980), изучая туркменскую популяцию методом обобщенного портрета, обнаружил четкую разницу по полу, женские портреты легко укладывались в один тип, а мужские только в 2 типа. Аналогичное явление наблюдал Р. М. Юсупов (1986) в краниологии башкир. Многомерные (102 параметра) измерения женских экземпляров укладывались в мономодальное распределение (1 тип), тогда как мужские—давали олигомодальное распределение (4 типа). При этом женский тип оказался близок к угро-финскому типу (в географическом плане это северо-западные соседи современных башкир), а мужские—к алтайскому, казахскому и другим (восточные и юго- восточные соседи). Такая же картина была обнаружена в удмуртской популяции: дерматоглифика у женщин соответствовала северо-западному типу, а у мужчин—восточно-сибирскому (Долинова, 1989). Л. Г. Кавгазова отметила сходство дерматоглифики болгар с турками, тогда как болгарки были ближе к литовцам (**Табл**. 12.5).

Табл. 12.5 **Фенотипический половой диморфизм в различных популяциях**.

Популяция	Тип фенотипа	
	Женщины	Мужчины
Башкиры	1 тип (угро-финский)	4 типа (алтайский, казахский и др.)
Болгары	1 тип (“Литовский”)	1 тип (“Турецкий”)
Туркмены	1 тип	2 типа
Удмурты	1 тип (“северо-западный”)	1 тип (“восточно-сибирский”)
Японцы	1 тип	1 тип

Эти, парадоксальные на первый взгляд факты, отвергаемые некоторыми антропологами и этнографами, получают в свете теории пола естественную интерпретацию. Наследственная информация от родителей потомству при оплодотворении может передаваться по каналам: мать → дочь, мать → сын, отец → дочь и отец → сын. Общая часть информации, которая одинакова у обоих полов, передается стохастически через все 4 канала. Поэтому она быстро перемешивается и распределяется равномерно у обоих полов. Часть экологической информации “новая”, которая уже попала к мужскому полу, но ещё не попала к женскому, передается только по мужской линии (отец → сын), то есть задерживается в мужской подсистеме на некоторое время. Другая часть “старая”, которая уже утрачена мужским полом, но ещё остается у женского,

передается только по женской линии (мать → дочь). Время жизни “новой” и “старой” информации равняется половому дихронизму — ΔT (ΔT —существенно больше, чем время жизни одного поколения). Какова может быть примерная величина дихронизма? Судя по тому, что у болгарок “литовская” дерматоглифика, а у болгар—“турецкая”, а турецкое иго длилось ~ 5 веков, а до того было литовское царство, то за ~ 25 поколений турецкие гены не дошли еще до генома болгарок.

В краниологическом исследовании А. А. Евтеева (2008) было показано значительное расхождение уровней полового диморфизма между близкими во всех отношениях группами на примере локальных групп карел (северо-восток Европы) и барабинских татар (Западная Сибирь). Все группы каждого из народов в целом близки между собой морфологически и обладают достаточно высокой степенью гомогенности. Автор отмечает, что “своеобразие мужчин и женщин, видимо, может сохраняться в течение многих поколений,” и поэтому “представляется вероятным существование механизмов преимущественной реализации в фенотипе потомка той части генома, которая получена от родителя того же пола.”

В зависимости от того, как происходит смешение двух этносов, должны наблюдаться разные результаты. При симметричной *гибридизации*, когда вклад мужских и женских генотипов от двух этносов в гибридное потомство одинаков, каждый из них дает все три части (общую, мужскую и женскую). Поскольку быстро перемешивается только общая часть информации, то в гибридном этносе будет по два типа мужчин и женщин. Но так как различия между исходными этносами часто носят дивергентный характер, то мужские типы будут четче выделены, чем женские. Если же смешение этносов происходит *асимметрично*, то есть с одной стороны участвуют в гибридизации два пола, а с другой—только один, то тогда в гибридном потомстве будут соответственно или 2 типа мужчин и 1 тип женщин (завоеватели-мужчины в побежденной стране), или, наоборот, 1 тип мужчин и 2 типа женщин (угнанные женщины в стране завоевателя), так как в первом случае отсутствует “старая” часть информации (сугубо женская) этноса-завоевателя, а во втором—“новая” (мужская) побежденного этноса. При этом в ареале гибридизации может наблюдаться *географический половой диморфизм*—клинальное изменение полового диморфизма, который таким образом, можно связать с историческим направлением потоков мужских или женских генотипов.

Интересно отметить, что островная популяция (японская) в полном соответствии с теорией оказывается мономодальной для обоих полов. Следовательно, популяционный половой диморфизм может служить ещё одним генетическим критерием для проверки исторических и этнографических концепций. При этом он может быть не только морфологическим (например, по дерматоглифике, эпикантусу), но также и физиологическим (скажем по спектру групп крови, ферментов, антител), этологическим или психологическим.

Кроме того, теория позволяет связать вклад популяции в гибридизацию с её *ассимиляционным потенциалом*. Чем больше популяция вкладывает мужских генотипов в гибридизацию, тем выше её ассимиляционный потенциал.

Сексуализация в культуре человека

Эволюционная теория пола трактует раздельнополость не как лучший способ размножения, а как экономный способ эволюции. Размножение, будучи в начале чисто репродуктивной программой, стало рекомбинационной, потом эволюционной, а у высших форм культурной, (REP→REC→EV→ →CULT). Так, информация о сексуальном поведении, которая у низших животных включена в поток генов (в зиготы), у высших переходит в поток культурной информации. Например, известно, что при развитии в полной изоляции щенки и котята полностью сохраняют способность размножаться, а детеныши шимпанзе—утрачивают ее: самцы становятся импотентами, самки—фригидными. Даже после искусственного оплодотворения такой самки отсутствие материнских инстинктов приводит к тому, что она откусывает пальцы, кисти или головку своих детенышей. Стало быть, сексуальное поведение у приматов и человека это уже область культуры, где необходимо видеть и учиться. Кстати, это может объяснить доминирующую роль зрительного рецептора в сексуальном поведении мужчин, роль эротики и порнографии в культуре и многое

другое. Возник даже вопрос, не этим ли обусловлен большой процент импотенции и фригидности в условиях урбанизации, по сравнению с сельской местностью, где дети имеют возможность наблюдать за животными. Были даже успешные попытки лечения этих аномалий порнографией.

Известно, что для полноценного развития ребенка необходимо присутствие обоих родителей. Например, отмечалось, что большой процент фригидных женщин росли без отцов.

В эволюции человека происходит дальнейшее отчуждение сексуальности от репродуктивной функции и превращение её в самостоятельное явление, связанное с культурой. Об этом говорит широкое распространение таких “антирепродуктивных” явлений, как противозачаточные средства, прерывание беременности, стерилизация, мастурбация, гомосексуализм, проституция и порнография. Действительно, сексуальность занимает в жизни человека гораздо больше места, чем это необходимо для размножения. Трудно объяснить громадную избыточность половых актов, приходящихся на одно зачатие, сохранение потребности в них после менопаузы, во время беременности и кормления, огромную роль сексуальности в жизни, культуре и творчестве человека. Да и предки наши от братьев меньших отличались не трудолюбием (чего можно было ожидать, согласно трудовой концепции Ф. Энгельса, что человека создала рука), а скорее, круглогодичным (всесезонным) любвеобилием. Что дает такая уникальная расточительность, пансексуализация? Ведь эволюция экономна и ничего не делает зря. Одно из возможных объяснений связано с тем, что продолжение спаривания после зачатия привязывает мужчину к женщине и заставляет его заботиться о потомстве.

Можно предложить и другое объяснение. Эмбрионам в утробе нужно знать о состоянии среды. На многоплодных животных (крысы, песчанки, мыши), в двурогой матке которых эмбрионы расположены как горошины в стручке в случайном порядке, было показано, что многие, связанные с полом признаки, взрослых особей—не только первично-половые—зависят от гормональной среды в утробе матери. Оказалось, что на развитие этих признаков влияют половые гормоны соседних эмбрионов: самки, между двух братьев (♂♀♂), подвергаются действию более высокой дозы андрогенов и более низкой эстрогенов, чем самки, между двух сестер (♀♀♀). После рождения у первых более маскулинная анатомия, позже наступает половая зрелость, короче длительность жизни и репродуктивного периода, меньше пометы. Они были более агрессивны к другим самкам и сексуально менее привлекательны для самцов, чем вторые. Эти важные регуляторные функции, утрачиваются с переходом к одноплодию. По эволюционной теории пола самцы—это экологический пол, приносящий информацию о среде. Выдвигается гипотеза, что эту роль взяли на себя андрогены спермы половых партнеров матери. Ведь у полигамов их концентрация в утробе прямо связана с третичным соотношением полов.

Ускорение отбора

“... так же как человек может изменять своих домашних птиц, выбирая наиболее красивых, так и ... предпочтение самкой более привлекательных самцов почти наверняка приведет к их изменению”
Дарвин (1871)

Если сравнить естественный, половой и искусственный отбор, то его интенсивность в этом ряду растет. Растет и скорость эволюции. Избыточность мужского пола и дефицитность женского (от гамет до популяций) у полигамных и панмиктных видов приводит к замене медленного естественного отбора половым (конкуренция за самку и выбор со стороны самки). Но самец в состоянии оплодотворить всех доступных самок, а самка вынуждена выбирать только одного. Это придает половому отбору черты искусственного, при этом самка выполняет функции “селекционера”. Поскольку самцы, согласно эволюционной теории пола, “экспериментируют” в разных направлениях, то вектор эволюции часто определяется выбором со стороны самки. Викторианские биологи во время Дарвина не могли согласиться с такой исключительно важной эволюционной ролью женского пола, поэтому возможность выбора со стороны самки почти повсеместно подвергалась отрицанию и высмеиванию (Cronin, 1991).

Может ли половой диморфизм определять вкусы и предпочтения самок? Ведь выбирая самца, обладающего максимальным половым диморфизмом, самки ускоряют эволюцию своего потомства. Такие факты известны. Исследовали три вида стебельчатоглазых мух (*Diopsidae*), обитающих в Юго-Восточной Азии. У этих насекомых расстояние между глазами, расположенными на длинных стебельках, часто превосходит длину тела. Изучением ДНК было показано, что один вид, у которого длина глазных стебельков у самцов и самок одинаковы, является предковой формой для двух других, у которых самцы имеют стебельки в два раза длиннее, чем самки. Согласно теории пола, длинные стебельки являются эволюционно прогрессивным признаком. Было установлено, что сексуальная привлекательность самцов для самок прямо пропорциональна длине их глазных стебельков, то есть самки отдают предпочтение “широкоглазым” самцам, перед “узкоглазыми” (Wilkinson et al., 1998). У некоторых насекомых описано преимущество редких вариантов самцов в спариваниях, что связано с выбором со стороны самок (Speiss, Bowbal, 1987). У человека выбор более высокого партнера также является нормой (Gillis et al., 1980).

Поскольку как на уровне генов, так и поведения мужской пол создает половой диморфизм, а женский—его ликвидирует, можно считать, что выбирая самца, обладающего максимальным половым диморфизмом, самки ускоряют эволюцию своего потомства. При этом в ускорении эволюции, особенно культурной, все большее значение приобретают поведенческие признаки и обучение.

Оставим в лесу роликовые коньки и велосипеды, а над морем повесим кольца. Придется очень долго ждать, чтобы медведи научились кататься, а дельфины—прыгать через кольцо. В цирке же они учатся гораздо быстрее, потому, что их учит дрессировщица с кнутом и пряником. Не обязан ли человек своим удивительно стремительным прогрессом тоже “дрессировщице”? Гипотеза, отводящая самкам роль “дрессировщицы”, а сексу—роль “большого пряника”, обратной связи, формирующей полезное для потомства поведение и ускоряющей обучение, имеет интересное подтверждение: опыты с двумя географическими подвидами желтушника (воловьей птицы), с разным репертуаром песен самцов. Оказывается, немая самка влияет на репертуар самца, выросшего в её клетке (King, 1983).

Роль культуры у человека пытаются объяснить в рамках естественного отбора, улучшением выживания за счет передачи технических знаний и полезных для общества традиций. Однако только с позиций выживания трудно понять все богатство культуры, многие проявления которой кажутся скорее дорогостоящей бесполезной тратой времени, чем борьбой за выживание.

Миллер (Miller, 1999), развивая взгляды Ч. Дарвина и Ф. Ницше, предположил, что культурные достижения могут помогать в конкуренции за брачных партнеров и их удержании. Специфическое поведение людей, такое как одежда, танцы, создание новой музыки и идей рассматриваются как демонстрация таких врожденных характеристик, как одаренность, изобретательность и вкус. В соответствии с предсказаниями модели во-первых должен существовать заметный половой диморфизм по производству объектов культуры, поскольку мужчины гораздо больше и чаще вовлечены в такого рода демонстрации. Во-вторых, культурная продукция должна быстро расти после полового созревания, достигать максимума у молодых людей, когда половая конкуренция максимальна, и постепенно снижаться по мере того как забота о детях приходит на смену поиску партнера. Действительно, был отмечен существенный половой диморфизм по музыкальной продукции (в 20 раз больше джазовых альбомов было выпущено мужчинами), картинам (в 8 раз) и книгам (в 3 раза). Распределение по возрасту также соответствовало предсказанному. Миллер считает, что такой картине может следовать любое поведение, которое доступно для обозрения возможных партнеров и не может быть легко воспроизведено другими конкурентами. Примеры могут включать громкую музыку в машине, создание Интернет страниц, рискованные виды спорта (сёрфинг, парашютизм, автогонки) и научные открытия. Так С. Каназава показал существование очень сильного полового диморфизма среди ученых (39 : 1). Возрастное распределение, соответствующее модели Миллера, было отмечено только у тех ученых, которые были женаты, у неженатых ученых не наблюдалось такого сильного снижения научного вклада (Kanazawa, 2000).

Глава 13

Половой диморфизм в патологии

"- Медицина особи противоположна интересам популяции. ... когда мы спасаем нынешнее поколение, мы портим здоровье будущих. "
В. А. Геодакян из интервью

Если медицина является ветвью естествознания и биологии, и если биология неотделима от концепции биологической эволюции, ... то по законам формальной логики эволюционное учение должно быть теоретическим стержнем медицины.
Разумов В. В. (2011)

Если в качестве признака рассматривать реакцию организма на вредный фактор среды, то теорию можно применить и в области патологии. Любой **губительный**, в начале, для организмов фактор среды, в результате отбора и эволюции, постепенно становится всего лишь **вредным** для них, потом **индифферентным,** или безразличным, со временем становится **полезным**, и в конце концов, **необходимым**. Такая картина наблюдается при длительном воздействии антибиотиков на бактерии, инсектицидов на насекомых, и других аналогичных ситуациях.

Согласно теории, экологический пол (мужской), будучи эволюционным авангардом популяции, должен опережать женский пол при переходе по адаптационному ряду: *губительный → вредный → индифферентный → полезный → необходимый*. То есть, возможно, что фактор, который уже стал полезным, или необходимым для мужского пола, остается ещё вредным, или губительным—для женского. Поэтому *эпидемиологическое соотношение полов (ЭСП)*—соотношение больных мужчин и женщин, в приведенном ряду изменяется закономерно. Оно максимально в начале ряда (в губительной стадии адаптации), и падает до минимума—в конце (в стадии необходимости).

Если какая-либо болезнь поражает чаще мужской пол (*ЭСП » 1*) ("*мужские*" болезни: подагра, рак гортани, языка, пищевода, легких, прямой кишки и др.), это значит, что появился новый губительный фактор среды и мужской пол ведет "авангардные бои", "разведку боем" в поиске новых путей эволюционного развития. Применяя шахматную терминологию, это дебютная фаза партии популяции со средой, которую играет (и жертвует), в основном, мужской пол. (Например, по раку гортани, или легких в некоторых странах *ЭСП = 25–30!*).

Если мужчины и женщины болеют в равной пропорции (*ЭСП ≈ 1*), это значит, что фактор среды стал для популяции безразличным, нейтральным. Популяция в целом адаптировалась. При этом, адаптация мужского пола генотипическая, он претерпел соответствующий отбор и приобрел новое распределение генотипов, в то время как адаптация женского пола фенотипическая, модификационная. Она достигается за счет более широкой, чем у мужского пола, нормы реакции.

Стало быть, по шкале адаптации: “губительный—необходимый”, между мужским и женским полом устанавливается определенная “дистанция” (скажем, если фактор среды для мужского пола уже полезный, для женского—еще вредный). Это соответствует миттельшпилю шахматной партии, которую играют оба пола, с той лишь разницей, что мужской пол за новую информацию сражается со средой, с тем, чтобы в дальнейшем передать эту информацию женскому полу, минуя отбор, бескровным (генетическим) путем.

Если же женщины болеют чаще мужчин (*ЭСП « 1*) (“*женские*” (не гинекологические!) болезни: холецистит, ожирение с диабетом, опухоли щитовидной железы и др.), это означает, что фактор среды для мужского пола стал уже полезным или необходимым, а для женского пола он еще продолжает оставаться губительным или вредным (скажем, мужская печень, приобретя соответствующие ферменты, уже “научилась” безболезненно утилизировать калории алкоголя, в то время как женская—еще не имея их, отравляется, и в 10 раз чаще поражается алкогольным циррозом печени). Это соответствует шахматному эндшпилю, который играет в основном женский пол: “арьергардные бои” при сдаче старых эволюционных позиций.

Такая трактовка легко объясняет целый ряд, до того не понятных эпидемиологических явлений и предсказывает новые закономерности. Например, связь между заболеваемостью, тяжестью болезни и *эпидемиологическим соотношением полов*. Для “мужских” болезней (рак желудка, по многим странам, рак кожи) с ростом заболеваемости оно падает, а для “женских” (эндемический, диффузный токсический зоб, холецистит) наоборот, растет.

Из этой закономерности можно сделать некоторые, очень интересные, эпидемиологические выводы. Например, разные значения ЭСП по СПИДу в разных популяциях теория позволяет связать с длительностью “знакомства” данной популяции с этой инфекцией. Если для Азии *ЭСП ≈ 15*, при минимальной численности больных, для Америки и Европы *ЭСП ≈ 10*, а для Африки *ЭСП ≈ 1*, при максимуме инфицированных, то теория позволяет считать, что африканский СПИД “старше” американского и европейского, а самый “молодой” СПИД—азиатский.

При анализе, конечно, необходимо делать поправку на способы распространения болезни и различную вероятность заражения при разных способах. Так например пока СПИД не вышел за пределы групп риска (мужчин гомосексуалов), заражение мужчин будет гораздо более вероятным, при передаче вируса через кровь (наркоманы) могут заражаться оба пола, а при гетеросексуальных контактах возможна разная степень инфицирования от женщины к мужчине и от мужчины к женщине.

Чем выше частота заболеваемости мужчин, тем более тяжелая, форма болезни наблюдается у женщин. Кроме того, высокие значения ЭСП говорят о том, что болезнь новая, причину заболевания следует искать в изменениях среды, а саму болезнь следует трактовать как “авангардные бои”. Бóльшая частота поражения женщин (*ЭСП « 1*), говорит о том, что причину нужно искать в половом диморфизме (признак, который уже есть у мужского пола, но еще нет у женского), а болезнь следует трактовать как “арьергардные бои”. И в этом случае, соответственно, более тяжелая форма болезни наблюдается у мужчин. Иными словами, максимальная заболеваемость имеет место при равном соотношении полов (*ЭСП = 1*), при этом у обоих полов минимальная тяжесть болезни. А минимальная заболеваемость наблюдается при сдвигах соотношения полов в ту или другую сторону (для *ЭСП » 1* и *ЭСП « 1*). При этом в обоих случаях у пола с более высокой заболеваемостью болезнь протекает легче, то есть для каждого пола страдать “чужой” болезнью хуже, чем “своей”.

Из приведенного анализа следует, что “новые”, сегодняшние болезни мужчин в будущем будут встречаться и у женщин. Например, ядерной формой шизофрении прежде болели только мужчины, теперь же, как свидетельствуют психиатры, она все чаще появляется у женщин. А вот некоторые виды слабоумия (например, олигофрения), характерные больше для женского пола, постепенно должны исчезать.

Если по количественному признаку в популяции нет полового диморфизма, то кривые распределения этого признака для мужского и женского и общие для популяции (без учета пола) совпадают. В этих распределениях с двух сторон нормы (в медицинском смысле) простираются две зоны патологии, в каждую из которых мужские и женские особи попадают с равной вероятностью. При наличии полового диморфизма кривые распределения признака у мужского и женского пола, оставаясь внутри общей кривой, раздвигаются на величину полового диморфизма. Поэтому одна "общепопуляционная" зона патологии обогащается мужскими особями, а противоположная—женскими. Эти рассуждения позволяют предсказать существование двух диаметрально противоположных типов патологии и даже охарактеризовать некоторые их особенности.

Эпидемиологическое правило соотношения полов

Известно, что соотношение полов болезней, неодинаково поражающих мужской и женский пол зависит от возраста. На основе *"Онтогенетического правила полового диморфизма"* можно ожидать, что среди мужских должно быть больше болезней, характерных для дефинитивной, зрелой стадии онтогенеза, а среди женских, наоборот больше болезней ювенильного возраста—*"Эпидемиологическое правило соотношения полов"*.

ЭПИДЕМИОЛОГИЧЕСКОЕ ПРАВИЛО СООТНОШЕНИЯ ПОЛОВ

ДЕТСКИМИ БОЛЕЗНЯМИ ЧАЩЕ БОЛЕЮТ ЖЕНЩИНЫ,
БОЛЕЗНЯМИ ПОЖИЛОГО ВОЗРАСТА—МУЖЧИНЫ.

Действительно, многие "детские" болезни являются одновременно и "женскими". Например, ревматические, коклюш, пиелонефрит. И наоборот, болезни пожилого возраста: опухоли, атеросклероз и др., как правило, поражают чаще мужчин. Ту же закономерность можно проследить и внутри болезней одной системы. Например, кариес—болезнь зубов ювенильной стадии онтогенеза, чаще бывает у женщин, а пародонтоз—болезнь зубов, более характерная для финальных стадий онтогенеза—чаще поражает мужчин.

Болезни иммунной системы

Из представлений теории о женском поле, реализующем эволюционные тенденции сохранения, а мужском поле—реализующем тенденции изменения, можно предсказать существование полового диморфизма по болезням аутоиммунным и иммунного дефицита. Первые чаще должны встречаться у женщин, вторые—у мужчин. Такое предсказание теории также подтверждается (Glücksmann, 1981).

Проблема алкоголизма

Анализ проблемы алкоголизма был проведен Г. А. Скоробогатовым (Баллюзек и др., 2009). Связав воедино факты увеличения потребления алкоголя с течением времени и повышенного употребления алкоголя мужчинами, и применив к ним *филогенетическое правило полового диморфизма*, он пришел к выводу, что идет процесс эволюции по освоению нового продукта питания—этанола.

На **Рис**. 13.1 приведено распределение мужчин и женщин в зависимости от количества употребляемого ими алкоголя (d), основанное на данных по развитым странам в период с 1966–1968 г. (цит. по Баллюзек и др., 2009).

Из рисунка видно, что наибольшее количество спирта выпивается мужчинами, которые в среднем ежесуточно выпивают 100–120 г. этанола (полбутылки водки или две бутылки вина), тогда как среди женщин, наибольшее количество спирта выпивается теми, кто в среднем в день выпивает 40–50 г. этанола (полстакана водки или полбутылки вина). Видно, что вектор эволюции потребления алкоголя направлен от женщин к мужчинам и в сторону увеличения потребления.

Существование четкого отцовского эффекта по алкоголизму приведено в работе Эрмана и Парсонса (1984, с. 367). Отмечено, что алкоголиков в потомстве отца-алкоголика на порядок больше (26%), чем у матери (2%) и у брата больше чем у сестры (21 и 0.9%).

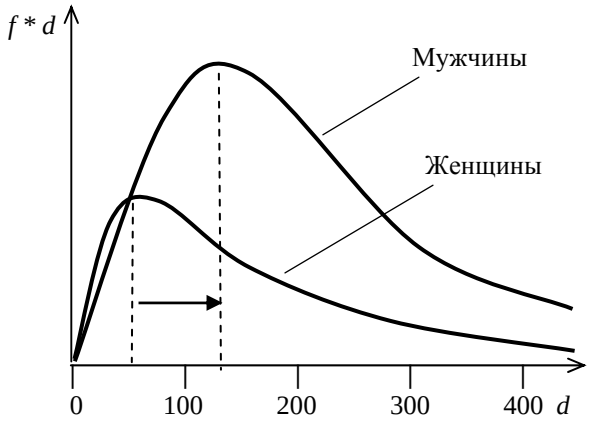


Рис. 13.1. Распределение мужчин и женщин в зависимости от количества употребляемого ими алкоголя d (г. C_2H_5OH/сутки) (Баллюзек и др., 2009). Стрелка показывает направление полового диморфизма.

Энергетические расчеты

Какие выгоды может дать освоение нового продукта питания? Ведь известно, что спирт не содержит ни витаминов, ни микроэлементов, ни жизненно необходимых аминокислот, ни клетчатки.

Г. А. Скоробогатов полагает, что такие выгоды—энергетические. Окисление алкоголя обеспечивает тепло и рабочую энергию. Скорость окисления алкоголя довольно постоянна и не зависит от энергетических потребностей организма. В среднем у каждого лица окисляется около 20 г. 40%-ого алкоголя в час. Если субъект поглощает алкоголь с такой скоростью, то алкоголь не накапливается в организме. Однако, у тех, кто потребляет бóльшие дозы, вырабатывается слишком много калорий, и у них отмечается тенденция отказываться от другой пищи и игнорировать потребности, связанные с питанием.

Для восполнения суточных энергетических потребностей человеку надо около 400 г. этанола, то есть две бутылки водки. Если непьющему человеку для выращивания продуктов будет нужно около 2 гектаров пашни, то пьющему—всего 2 сотки леса, который можно перерабатывать на гидролизный спирт.

Почему люди пьют?

Рядовой мужчина-алкоголик, конечно, не знает об эволюции и своей прогрессивной роли в ней. Почему же он употребляет продукт к которому не вполне приспособлен? У многих народов употребление спиртных напитков традиционно связано с определенными событиями: рождением ребенка, смертью близких, свадьбой, праздниками, удачным или неудачным завершением дел. Пьют “от радости”, “с горя”, “для храбрости”, то есть во всех напряженных ситуациях. Известно, что алкоголь снимает стресс, а стресс может приводить к различным нарушениям и болезням.

У мужчин, злоупотребляющих алкоголем, в 4.4 раза реже встречаются болезни эндокринной системы, в 3.6 раза реже—злокачественные опухоли, в 1.5 раза—инфаркты и другие болезни сердечно-сосудистой системы, в 1.3 раза—болезни нервной системы и органов чувств. Все эти болезни—болезни цивилизации, которые вызываются преимущественно стрессом (Лисицын, Копыт, 1978).

[Отметим, что алкоголики в 3 раза чаще погибают от травм и отравлений, и в 1.5 раза чаще болеют инфекционными и кожными болезнями].

Некоторые данные подтверждают высказанные предположения. Так несмотря на то, что среди алкоголиков в 3–4 раза больше мужчин, заболеваемость и смертность от алкогольного цирроза печени почти в 3 раза выше у женщин.

Рост алкоголизма в Томской области России за 10 лет составил у женщин 210 %, в то время как у мужчин только 130 %. Процент женщин среди лиц, состоящих на наркологическом учете увеличился с 11.2 % в 1994 году, до 17 % в 2004 году. У мужчин за тот же период произошло снижение уровня заболеваемости алкогольными психозами и алкоголизмом (Кузнецов, 2010).

Было предположено также, что алкоголь и ассоциированная с ним смертность от сердечно-сосудистых заболеваний и неестественных причин выполняют роль инструмента снятия внутрисемейной и общественной агрессии через рост смертности мужской части популяции (Акопян, 2009).

Эволюционная роль рака

Чем шире дисперсия популяции, тем безопаснее, тем раньше она узнает об изменениях среды, но тем выше коэффициент отбора и дороже плата за эволюцию. И, наоборот, чем уже дисперсия, тем экономнее эволюция, но больше риск. Следовательно, в каждой среде существует некий оптимум дисперсии при которой, и риск, и плата за эволюцию минимальны.

Энтропийные силы среды (аутбридинг, мутации, ошибки трансляции, радиация, тепло) расширяют фенотипическую дисперсию. Естественный отбор противостоит энтропии, уменьшает дисперсию, и является таким образом, регулятором её оптимума. Но он работает “топорно”. Скажем, от голода, в первую очередь гибнет самая ценная, но слабая часть популяции—дети. Чтобы не допустить этого, эволюция изобрела вместо грубого отбора тонкий “скальпель”, вырезающий с учетом разной биологической ценности, пола, возраста, информационной роли особи в популяции. Этим скальпелем является рак.

Конечно, естественный отбор использует все болезни, но рак—специально созданный для этого инструмент. Он прицельно отстраняет детей с дефектами развития, а также зрелых особей не выполняющих задачи своей возрастной группы.

Такая концепция позволяет объяснить многие особенности рака: древность, общность, фундаментальность, полиэтиологичность, панэпидемиологичность, общебиологичность, “всюдность”, тесную связь рака с полом (М > Ж), с возрастом (растет), у взрослых с более древней, эпителиальной тканью (покровов и границ) и рака детей, с более молодой, соединительной тканью (в частности, крови, костей). Тот факт, что один и тот же рак может быть следствием разных причин и, наоборот, от одной причины возникают разные формы рака.

Связь рака с возрастом

Существует тонкая регуляция возрастных групп, имеющих разную биологическую ценность: дети > репродуктивный возраст> активная старость > пассивная старость.

РАК У ДЕТЕЙ

Спектр рака у детей сильно отличается от спектра взрослых. У взрослых частота эпителиального рака ~90%, тогда как у детей 0.8–2%. Рак детей часто сочетается с генетическими дефектами, поэтому можно считать, что он не допускает к репродукции аномалии роста и развития. Так, опухоль Вильмса (почек) бывает при пороках развития моче-половой системы, лимфомы—при наследственной агаммаглобулинемии, рак костей при аномалиях остеогенеза, лейкоз при болезни Дауна. Если до пятилетнего возраста яички не опускаются из брюшной полости наступает необратимое температурное повреждение сперматогенеза и часто развивается рак яичек.

РЕПРОДУКТИВНЫЙ ВОЗРАСТ

Рак репродуктивных органов в репродуктивном возрасте поражает тех, кто не выполняет основную миссию этого возраста—передачу генетической информации потомству. Поэтому, долгие периоды воздержания должны повышать риск рака.

По новой обобщенной трактовке половых гормонов избыток своих гормонов имеет “канцерогенное” действие, а гормонов противоположного пола—“антиканцерогенное”. Именно в этом загадочный смысл наличия тестостерона (яда для сперматозоидов) в семенной жидкости. Считается, что концентрация тестостерона в крови у мужчин после секса падает примерно в 20 раз. Надо полагать, что при этом партнерша получает такое же количество тестостерона.

Использование презерватива, предохраняя от зачатия и СПИДа, повышает в то же время риск заболеть раком молочной железы примерно на порядок! Медицинская статистика прошлого века это подтверждала. В Среднеазиатских республиках СССР и Японии в 10 раз меньше болели, чем в развитых странах Европы и США.

ПОСТРЕПРОДУКТИВНЫЙ ВОЗРАСТ

Регуляция в пострепродуктивном, но еще трудоспособном возрасте миссия, которых передача культурной информации потомкам также осуществляется через рак, а не другую болезнь. Часть зараженных экспериментальным раком крыс крутила беличье колесо и осталась жива, а контроль, без физической нагрузки, погибала.

Половой диморфизм и рак

Анализ полового диморфизма по заболеваемости злокачественными опухолями, проведенный П. М. Раевским и А. Л. Шерманом (1976), показал, что для филогенетически более молодых органов или систем органов характерны более высокие величины полового диморфизма (преобладание опухолей у мужского пола). Например, наибольшие значения полового диморфизма имели такие филогенетически сравнительно молодые образования, как легкие, гортань, язык и пищевод, и наоборот, отрицательные значения полового диморфизма были характерны для репродуктивной системы и щитовидных желез (**Табл**. 4.2 **Приложение В**). Высокие значения полового диморфизма характерны также для органов и тканей, контактирующих с внешней средой. На основании филогенетического правила полового диморфизма, авторы предсказали, что заболеваемость раком легкого, будет расти, а раком желудка—уменьшаться, поскольку в первом случае половой диморфизм со временем возрастает, а во втором—падает.

Оппозиционные (зеркальные) виды рака

Давно было замечено, что при передозировке эстрогенов при лечении рака предстательной железы у мужчин он исчезает и возникает рак груди (эффект зеркальной симметрии кривой Гаусса). Это говорит о том, что нарушение соотношения гормонов в ту или другую сторону от нормы приводит к раку. Об этом говорит также и дискордантность статистики рака молочной железы и шейки матки. Статистические данные Национального ракового института США в 1937, 1947 и 1969 гг. по раку молочной железы и матки (в целом) у белых и черных женщин, полностью подтверждают предсказание: временные тенденции этих форм рака всегда дискордантны (Эпидемиология рака в СССР и США, 1979).

Другое наблюдение. В США 87 млн. женщин прошли лечение эстрогенами от остеопороза. Анализ результатов лечения показал, что у таких пациенток заболеваемость раком молочной желёзы была в 1.44 раза выше, чем в среднем по стране.

В 2002 г. исследование группы было прекращено после того как обнаружилась повышенная частота заболеваемости раком молочной железы и болезней сердца у женщин, принимавших пилюли с эстроген-прогестином.

В 2003 г. в США заболеваемость раком молочной железы упала на 7 %. В этот год миллионы женщин прекратили принимать гормоны для предотвращения эффектов менопаузы после того как было показано, что эти лекарства повышают риск опухолей (число рецептов в 2001 и 2003 гг.—22.8 и 15.2 млн. соответственно). Наиболее значительное уменьшение заболеваемости наблюдалось для эстроген зависимых опухолей.

Гормональное лечение рака

Объединяя концепцию гормонального пола с ролью гормонов в возникновении и лечении рака, можно сделать вывод, что рак молочной и предстательной желёз ($P_{мж}$, $P_{пж}$) нельзя лечить андрогенами и эстрогенами по паспортному полу, а надо по “дробному” (**Рис**. 13.2). Ведь андрогены спермы—“канцероген” для мужчин и лекарство от рака молочной железы для женщин.

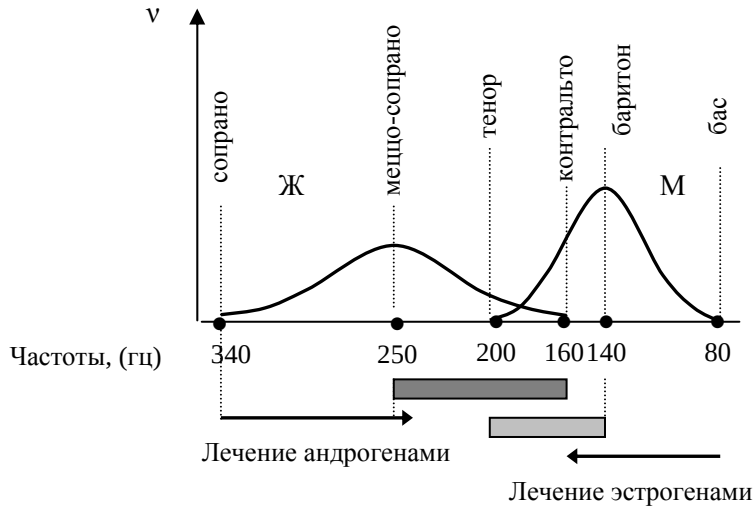


Рис. 13.2. Лечение рака молочной и предстательной желез.
По оси абсцисс частоты женских и мужских голосов в герцах.
По оси ординат частоты фенотипов в популяции (ν).
Зоны неправильного лечения рака молочной железы у женщин ▓
и предстательной железы у мужчин ▒.

Если задача гормональной терапии рака приблизить крайние группы в каждом поле к норме (середине распределения), то им надо вводить разные гормоны (одним андрогены, а другим эстрогены).

Врачи объясняют неэффективность лечения существованием устойчивых к лечению типов рака. Но это не рак “не подходит” для лечения, а пациент. О разной реакции пациентов свидетельствуют также побочные эффекты большинства противораковых препаратов: одно и то же вещество у разных пациентов вызывает разные явления. У одних—диарею, у других—запор, у одних—потерю аппетита, у других—его повышение, у одних—сонливость, у других—бессонницу.

От рака молочной и предстательной железы в 2006 г. погибло около 600 тыс. женщин и 300 тыс. мужчин. Их лечили “чужими” гормонами: женщин—мужскими, а мужчин—женскими. Часть этих больных можно было бы спасти назначая гормональную терапию с учетом гормонального статуса больного.

Врожденные пороки сердца и крупных сосудов

Среди врожденных аномалий развития человека важное место занимают врожденные пороки сердца и крупных сосудов (Йонаш, 1960; Вишневский, Галанкин, 1962; Keith et al., 1959; Kjillberg et al., 1959). Согласно сделанному предположению, женские врожденные пороки сердца и магистральных сосудов должны носить характер сохранения эмбриональных особенностей строения этих органов, свойственных последним стадиям внутриутробного развития, или же признаков, свойственных видам, стоящим на более низких ступенях эволюционной лестницы (недалекое прошлое). Анатомические признаки, определяющие мужские врожденные пороки, не должны иметь прецедентов у филогенетических предшественников человека или в процессе эмбрионального развития. В соответствии с теорией это неудачные пробы процесса эволюции. Пороки одинаково часто встречающиеся у мужчин и женщин назовем нейтральными.

Собранные в нескольких крупных кардиохирургических центрах страны, а также литературные данные о 31814 больных, страдавших врожденными пороками сердца и магистральных сосудов, представлены в **Табл**. 13.1 (**Приложение В**). Диагнозы у подавляющего большинства больных были подтверждены при операции или патологоанатомическом исследовании, у остальных—в результате проведения внутрисердечных диагностических процедур.

Наиболее четко выраженные женские врожденные пороки—открытый артериальный проток (соотношение полов 0.37); болезнь Лаутембахера (0.47); дефект межпредсердной перегородки вторичного типа (0.54); дефект межжелудочковой перегородки и открытый артериальный проток (0.66); триада Фалло, то есть сочетание дефекта межпредсердной перегородки, сужения устья легочной артерии и гипертрофии правого желудочка (0.69).

Как известно, артериальный проток составляет неотъемлемую часть кровообращения поздних стадий развития плода и в норме зарастает в течение первого года после рождения. Овальное окно, которое с некоторыми оговорками можно отождествить с дефектом межпредсердной перегородки вторичного типа, является вторым каналом, соединяющим у плода большой и малый круги кровообращения. Если закрытия артериального протока и овального окна не происходит, соответствующие образования рассматриваются как пороки. Эти образования в качестве необходимых атрибутов строения нормальной сердечно-сосудистой системы взрослых особей, находим у представителей низших (вплоть до рептилий включительно) классов позвоночных (Жеденов, 1954; Джагарян, 1961). Таким образом, эти пороки развития можно рассматривать как возврат к недалекому в онтогенетическом и филогенетическом смысле прошлому, а преобладание среди больных лиц женского пола согласуется с новой гипотезой.

Болезнь Лаутембахера включает два компонента: дефект межпредсердной перегородки (почти всегда вторичного типа) и стеноз митрального клапана. Первый из них, как было показано,—врожденный порок сердца женского типа. Стеноз митрального клапана при болезни Лаутембахера

обычно приобретенный порок, который как известно, у женщин бывает гораздо чаще, чем у мужчин (Йонаш, 1960; Бураковский, Колесникова, 1967). Следовательно, здесь имеется сочетание двух женских компонентов, поэтому болезнь Лаутембахера—типичный женский порок сердца.

Для комбинации дефекта межжелудочковой перегородки (нейтральный порок) и открытого артериального протока (женский порок), наличие нейтрального компонента выравнивает соотношение до 0.66, в то время как при одном открытом артериальном протоке оно равно 0.37. Аналогичная картина отмечается в случае триады Фалло, которая представляет собой сочетание женского порока (дефекта межпредсердной перегородки) с нейтральным пороком (стеноз легочной артерии). Третий компонент—гипертрофия правого желудочка—не самостоятельное анатомическое образование, а следствие двух первых.

Итак, все рассмотренные болезни женской группы включают атавистический компонент и с формальной точки зрения представляют собой возврат к недалекому онто- и филогенетическому прошлому, что подтверждает выдвинутое предположение.

Наиболее четко выраженные мужские врожденные пороки—врожденный аортальный стеноз (2.66), коарктация аорты (2.14), транспозиция магистральных сосудов (1.9), аномальное впадение всех легочных вен (1.39), коарктация аорты и открытый артериальный проток (1.37).

Для простых мужских пороков (аортальный стеноз и коарктация аорты) половой диморфизм больше, чем для сложных (транспозиция магистральных сосудов, аномальное впадение всех легочных вен и коарктация аорты с открытым артериальным протоком). Это можно объяснить тем, что при транспозиции магистральных сосудов всегда имеется дефект межпредсердной или межжелудочковой перегородки или открытый артериальный проток, либо сочетание этих аномалий, две из которых женские и одна нейтральная. То же самое относится и к сочетанию коарктации аорты с открытым артериальным протоком (женский порок).

Ни одному из мужских компонентов врожденных пороков сердца не соответствует аналогичное образование у нормального эмбриона или у филогенетических предшественников человека (Жеденов, 1954; Джагарян, 1961), что также согласуется с выдвинутой гипотезой.

Остальные врожденные пороки сердца относятся к нейтральному типу. Среди них также можно выделить простые (дефект аорто-легочной перегородки, дефект межпредсердной перегородки первичного типа, стеноз легочной артерии) и сложные (частичный и полный атриовентрикулярный канал, болезнь Эбштейна, атрезия трехстворчатого клапана и др). Простые пороки этой группы, как и женские пороки, относятся к атавистическим, но в отличие от женских, представляют собой возврат к далекому в онтогонетическом и филогенетическом смысле прошлому. Их можно рассматривать как следствие остановки развития сердца на ранних этапах эмбриогенеза (первые 2–3 месяца эмбриональной жизни, в течение которых происходит анатомическое формирование сердца), и на более ранних по сравнению с женскими пороками стадиях филогенеза. Не очевидно это положение, видимо, только для клапанного стеноза легочной артерии. При сложных пороках нейтральной группы соотношение полов зависит от преобладания в них женского и мужского компонентов.

Выдвинутая гипотеза представляется более общей, чем известные концепции Рокитанского, Шпитцера (Rokitansky, 1875; Spitzer 1923) и Крымского (1963), так как объясняет происхождение не только женских и нейтральных, но и мужских пороков. Предложенное подразделение врожденных пороков сердца и крупных сосудов на *мужские, женские и нейтральные* представляет не только теоретический, но и определенный практический интерес, поскольку позволяет рассматривать пол больного как диагностический симптом.

Для количественной оценки значимости симптома “пол” были использованы меры ценности диагностичекой информации (Шерман, 1970). Оказалось, что пороки мужского и женского типа имеют довольно большую величину коэфициента диагностической ценности. Например, открытый артериальный проток—1.32 (то есть учет информации о поле больного увеличивает априорную

вероятность этого порока, в среднем по исходам симптома, в 1.32 раза). Среднее значение коэфициента диагностической ценности симптома “пол” в целом для всех врожденных пороков сердца невелико—1.10. Однако, он постоянен и кроме того в определении пола больного невозможно ошибиться. Для выявления пола не требуется аппаратуры или затрат времени, определение его не приносит вреда больному. Эти свойства позволяют рекомендовать симптом “пол” для диагностики врожденных пороков сердца.

* * *

Таким образом, вкладывая определенный эволюционный смысл в половой диморфизм, вскрывая и устанавливая новые связи, теория дает возможность извлекать дополнительную ценную информацию о процессах филогенеза и онтогенеза. Она позволяет предсказывать новые явления и тем самым способствует дальнейшим исследованиям. Обсуждая проблемы философии медицины, Разумов В. В. (2011) отмечает важность трактовки медицинских проблем с позиций теории эволюции, и в частности трактовки “сущностей аномалий развития, рака, возрастной специфики нозологий и причинности половых различий в их частотах с позиций эволюционной теории пола, правил онтогенетического и филогенетического диморфизма... ”.

Глава 14

Механизмы регуляции

Для регуляции популяционных параметров, таких как плотность, темпы мутаций, соотношение полов, дисперсия и половой диморфизм, нужна экологическая информация. Особям популяции нужны какие-то датчики, реагирующие на изменение экологических факторов среды. Полученная информация потом преобразуется на организменном и хромосомном уровнях.

Получение экологической информации от среды

Поскольку факторов среды очень много (температура, давление, концентрации влаги, пищи, врагов, паразитов), естественно думать, что эволюция не могла связать непосредственно каждый фактор среды отдельным механизмом с параметрами популяции. Она должна была создать некий “обобщающий рычаг”, посредством которого любой фактор среды мог бы действовать на все параметры популяции.

Каждый фактор среды имеет определенный диапазон значений, соответствующий комфортным условиям. С двух сторон к зоне комфорта примыкают зоны дискомфорта и элиминации. Аналогичные зоны можно выделить и в ареале популяции. В стабильных условиях среды комфортные условия бывают в центре ареала, дискомфортные—на периферии, а зонам элиминации соответствуют территории за пределами ареала.

Запуск механизмов регуляции популяционных параметров осуществляется экологической информацией у организмов, находящихся в зоне дискомфорта. Именно они получают нужную информацию, так как непосредственно контактируют с фронтом вредного фактора среды. При этом конкретная природа фактора среды, по которому организм испытывает дискомфорт, для запуска этих механизмов не имеет, видимо, никакого значения, то есть безразлично, чем вызван дискомфорт—морозом, засухой, голодом или врагами. Во всех неблагоприятных условиях, при определенной интенсивности дискомфорта, развивается стрессовое состояние, то есть такая “обобщенная” экологическая информация как бы “одномерна”—только “хорошо” или “плохо” и не существенно отчего хорошо или отчего плохо.

Стресс у растений

У гермафродитных растений существует заметная тенденция увеличивать соотношение количества пыльцы к продукции семян в условиях стресса, таких как засуха (Galen, 2000), недостаток питательных веществ (Helsop-Harrison, 1957), повреждение растительноядными животными (Cobb et al., 2002) или патогенная инфекция (Lokesha, Vasudeva, 1993).

Количество пыльцы как передатчик экологической информации у растений

Отличительной чертой растительных популяций является неподвижный образ жизни и привязанность к месту обитания. Каковы же источники экологической информации у растений? Как они “узнают” об экологической ситуации?

Конечно, если стало холоднее или жарче, влажнее или суше, информацию об этом растение получает непосредственно от изменившихся факторов среды (охлаждаясь или высыхая). Но если нарушилось оптимальное соотношение полов, скажем возник дефицит мужского или женского

пола, как передается такая информация в популяции растений? Поиски механизмов передачи экологической информации у растений привели к открытию новых закономерностей, лежащих в основе взаимоотношений популяции растений со средой (Геодакян, 1977а).

Рассматривая ареал растительного вида можно считать, что в центре ареала (внутри, в глубине) существуют в среднем более оптимальные условия, в то время как на окраинах, на его периферии— более экстремальные. Само существование границы ареала означает, что в своей естественной экспансии вид наткнулся в этом месте на “стенку” экологической ниши по тому или иному фактору среды. На разных участках границы такими факторами могут быть низкие или высокие температуры или различные концентрации: влаги, питательных веществ, врагов и паразитов. Очевидно также, что в центре ареала плотность популяции максимальна, а на периферии— минимальна.

Естественно предположить, что в реализации информационной связи между растениями главную роль может играть количество пыльцы, попадающее на женский цветок. Например, у двудомных или перекрестноопыляющихся видов, при прочих равных обстоятельствах, попадание большого количества пыльцы на пестик женского растения означает, что вокруг много мужских растений. Наоборот, малое количество пыльцы—сигнал о том, что поблизости мало мужских растений. Очевидно также, что в центре ареала количество пыльцы, попадающее на рыльце женского цветка будет в среднем всегда больше, чем на периферии ареала, из-за разной плотности популяции. (Речь идет о пыльце своего вида, количество “чужой” пыльцы, очевидно будет больше, наоборот, на периферии ареала.) Далее, во всех экстремальных условиях среды в первую очередь гибнут мужские особи, что также приводит к уменьшению количества пыльцы.

Следовательно, количество пыльцы может дать информацию женскому цветку о плотности популяции, о третичном соотношении полов вокруг него, о его местонахождении в центре или на периферии ареала, и об оптимальных или экстремальных условиях среды. Получение большого количества пыльцы всегда несет информацию о благоприятных условиях среды и требует производства больше женских потомков с малой фенотипической дисперсией. Получение малого количества пыльцы, наоборот, несет информацию о неблагоприятных условиях. Это бывает либо на периферии, где сильно падает плотность популяции, либо в центре, но при наступлении там экстремальных условий, которые, как мы видели, элиминируют в первую очередь мужских особей. И то, и другое требует производства больше мужских потомков с большой фенотипической дисперсией и максимальным половым диморфизмом, чтобы форсировать поиск новых путей развития.

Таким образом, во всех оптимальных условиях среды количество пыльцы, попадающее на женский цветок, бывает в среднем всегда больше того количества, которое попадает в экстремальных условиях. Иными словами, малое количество пыльцы всегда означает “плохо”, а большое количество всегда означает “хорошо”.

По существующим в классической генетике представлениям, пыльца несет только генетическую информацию и количество пыльцы, попадающее на женский цветок, не играет никакой роли, поскольку для оплодотворения достаточно одного пыльцевого зерна. По новым представлениям пыльца несет не только генетическую информацию, но и экологическую, регуляторную, которая кодируется количеством пыльцы, попадающим на женский цветок. Описанную схему связей иллюстрирует **Табл**. 14.1.

Такова теоретически ожидаемая картина. Теперь посмотрим, насколько она соответствует действительности. Несет ли пыльца помимо генетической информации еще и экологическую, регуляторную? Существует ли на самом деле зависимость эволюционной пластичности популяции, определяемой соотношением полов, дисперсией и половым диморфизмом потомства от количества пыльцы, попадающей на рыльце женского цветка?

Табл. 14.1 **Связь основных характеристик раздельнополой популяции с условиями среды и эволюционной пластичностью вида** (**Геодакян**, 1977).

Центр	←	Место в ареале	→	Периферия
		↓		
Оптимальные	←	Условия среды	→	Экстремальные
		↓		
Max	←	Плотность популяции	→	Min
		↓		
Max	←	Пыльца своего вида	→	Min
		↓		
Min	←	Пыльца других видов	→	Max
		↓		
Min	←	**Дисперсия** **Соотношение полов** **Половой диморфизм**	→	Max
		↓		
Min	←	Эволюционная пластичность	→	Max

Влияние количества пыльцы на разнообразие фенотипов потомства было обнаружено Д. В. Тер-Аванесяном. У хлопчатника, вигны, подсолнечника и пшеницы при опылении малым количеством пыльцы, когда в процессе оплодотворения могут участвовать неконкурентоспособные гаметы, наблюдалось увеличение фенотипической дисперсии потомства (**Табл**. 14.2 **Приложение В**). Тер-Аванесян так прямо и пишет, что ограниченное опыление рылец цветка приводит к тому, что “в результате вместо выравненных сортов получаются популяции” (Тер-Аванесян, 1949; Ter-Avanesian, 1978).

Ограниченное опыление межвидового гибрида *Lycopersicon esculentum x Solanium pennellii* приводило к увеличению дисперсии по ряду количественных признаков проростков (число листьев, длина гипокотиля, масса проростков), а у гибрида *lut1C x racemigerum*—к повышению выхода рекомбинантных форм по маркерным генам (Жученко, Король, 1985, с. 318).

Эволюционная трактовка наблюдаемых явлений в этих и других работах отсутствует. Таким образом, зависимость соотношения полов и дисперсии потомства от количества пыльцы действительно существует. Что же касается полового диморфизма, то вряд ли кто-нибудь исследовал специально его зависимость от количества пыльцы. Это предсказание теории возможно проще проверить не в специальном эксперименте, а в наблюдениях в центре и на периферии ареала растительного вида. Например, как известно, у тополя листья женских деревьев имеют более продолговатую форму, а мужских—более округлую. Значит, на границах ареала тополя эти различия должны быть резче выражены, чем в глубине ареала.

Знание и учет этих зависимостей может повысить эффективность практических работ, в частности селекционных. Так, если стоит задача сохранения существующих форм, например в коллекциях генофонда растений, то при пересевах семян необходимо опылять большим количеством пыльцы и создавать растениям оптимальные условия (поливать, удобрять, защищать от холода), то есть необходимо искусственно создавать оптимальные условия центра ареала, с тем чтобы свести к минимуму изменчивость и сохранить существующий генотип. В этом случае, надо думать, так и делается.

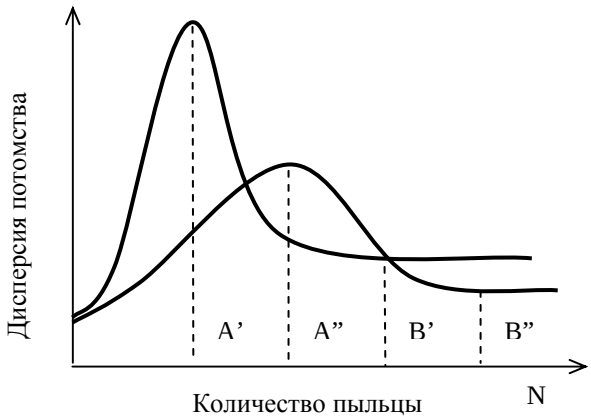
В тех же случаях, когда стоит обратная задача—селекционая, когда пытаются получить новые, до того не существовавшие формы, необходимо создавать условия “периферии” природного ареала, то есть опылять малым количеством пыльцы и создавать растениям, по возможности, экстремальные условия (не поливать, не удобрять). По всей видимости мало кто из селекционеров поступает таким образом сознательно.

Наоборот, в стремлении получить крепкое, жизнестойкое потомство, селекционер, видимо, никогда не жалеет пыльцы при скрещиваниях и все время опыляет большим её количеством. Кроме того он старается, надо полагать, создать растениям оптимальные условия. Как мы видели, и то и другое способствует появлению минимального количества мужских особей, уменьшает фенотипическое разнообразие и половой диморфизм, то есть стабилизирует популяцию. Выходит, селекционер невольно ухудшает свой шанс найти новые формы. Он работает как бы в условиях центра ареала, в то время как ему надо работать в условиях “периферии”. Как это сделать?

Сначала надо исследовать зависимость разнообразия потомства от количества пыльцы. С увеличением числа пыльцевых зёрен, попадающих на женский цветок, фенотипическая дисперсия потомства сначала может возрастать до некоторого максимума, а при дальнейшем увеличении количества пыльцы должна падать до какого-то минимума. Максимум разнообразия соответствует оптимальному значению количества пыльцы для периферии ареала данного вида, а минимум соответствует условиям глубины ареала (**Рис**. 14.1).

Рис. 14.1

Теоретические зависимости фенотипической дисперсии потомства от количества пыльцы.
A’, A”—оптимумы для периферии ареала, или для селекции
B’, B”—минимумы для глубины ареала, или для сохранения генотипа.



Очевидно, что для разных видов, в зависимости от их биологии и экологии (энтомофилы, анемофилы и др.), значение этого максимума будет разным. Например, по данным Тер-Аванесяна, он имеет значения: для хлопчатника—около сотни пыльцевых зерен, для вигны— 40–50, для пшеницы— 10–20 (Тер-Аванесян, 1949). Определив этот максимум, дальше необходимо опылять женские растения именно этим, минимальным, но достаточным количеством пыльцы, и создавать растениям по возможности экстремальные условия периферии ареала. Это повысит эффективность селекции. Ведь известно, что естественное формообразование идет интенсивно именно на границах ареалов. Следовательно, при селекции, ставящей целью искусственное формообразование, создание новых сортов, необходимо по возможности повторять условия границ ареалов (экстремальные условия, мало пыльцы своего вида и много чужой). С этих позиций становятся понятными также описанные неоднократно в научной литературе эффекты “чужой” пыльцы (гетеропыльцы, пыльцы других видов), для понимания и объяснения которых существующих представлений классической генетики было недостаточно. Здесь мы имеем яркий пример того, как теория, будучи не в состоянии объяснить наблюдаемые факты, просто игнорировала или отвергала их.

Поскольку селекцией человечество занимается многие столетия, и она фактически была и продолжает в значительной мере оставаться не столько наукой, сколько искусством, естественно предположить, что некоторым выдающимся селекционерам удавалось интуитивно уловить те закономерности, о которых идет речь. В этой связи представляется очень интересным следующее высказывание И. В. Мичурина. Говоря об условиях успеха в получении новых сортов гибридизацией, он пишет "... ни в коем случае не следует давать сеянцам тучного состава почвы, а тем более надо избегать применения каких-либо удобрений ... Необходимость такого режима воспитания гибридов настолько резко выразилась в деле, что вынудила меня в 1900 г. продать бывший под питомником черноземный участок земли и подыскать для перемещения питомника другой участок с наиболее тощей песчаной почвой. Иначе я никогда не достиг бы успеха в выведении новых сортов плодовых растений и в введении в культуру у нас новых видов растений" (Мичурин, 1950).

Новое понимание дает возможность уже целенаправленно искать конкретные механизмы реализации, осуществляющие связи количества пыльцы с дисперсией, соотношением полов и половым диморфизмом потомства, и открыть эти, неизвестные ещё науке, но безусловно существующие и имеющие большое значение для практической селекции явления.

Стресс как передатчик экологической информации у животных

"Обобщающим рычагом", неспецифическим фактором, передающим обобщенную экологическую информацию от среды к популяции у животных выступает механизм, реализуемый через *стресс*. Животные активно передвигаются и "общаются" друг с другом (дерутся, ухаживают) и таким образом получают экологическую информацию. Например, если в популяции животных возник дефицит самок, то самцам приходится чаще драться за самку или длительно испытывать половой голод.

Все неблагоприятные факторы среды, независимо от их конкретной природы, приводят к стрессу. Возникнув от дискомфортных условий, стресс у животных переводит экологическую информацию в физиологическую, которая кодируется концентрациями различных гормонов в организме. Дальнейшую регуляцию в организме ведут уже гормоны.

Следовательно, частые стрессы у животных и человека должны приводить к повышению фенотипической (и генотипической, по всей вероятности) дисперсии потомства, к увеличению доли мужских потомков и к более выраженному половому диморфизму. Есть основания также думать, что в таких ситуациях будет наблюдаться бóльшая изменчивость половых хромосом, и в первую очередь Y-хромосомы, которая является связующим звеном между средой (цитоплазмой) и аутосомами и в этом смысле может быть названа "экологической" хромосомой.

Стресс и дисперсия.Создаваемые хроническим стрессом устойчивые изменения гормонального баланса могут резко повышать темпы формообразовательного процесса как за счет модифицирующего влияния гормонов на регуляторные процессы в онтогенезе, так и возможно, в силу мутагенной роли гормонов (Салганик, 1968; Kerkis, 1975). При стрессе у мышей наблюдалось увеличение частоты доминантных летальных мутаций, а у самцов—частоты хромосомных нарушений в сперматоцитах (Бородин, Горлов, 1984). Хронический стресс во время беременности у мышей способствует более отчетливому проявлению генотипической изменчивости веса эндокринных желез (Щюлер и др., 1976). В условиях стресса возрастал диапазон изменчивости величин артериального давления у крыс (Маркель, 1984).

Стресс и соотношение полов. Сдвиг соотношения полов потомства в пользу мужских особей наблюдался у колониальных организмов, которые подвергались разнообразным стрессовым воздействиям (температурный шок, обезвоживание, голодание, механическое повреждение и т.д.) (Hughes, 2003). Обычно животные, подвергающиеся стрессу производят больше сыновей (Krackow, Hoeck, 1989; Pratt, Lisk, 1989; Pratt et al., 1989; Perret, 1990). Данные демографической статистики показывают, что во время длительных войн и других социальных (голод, переселения народов и пр.) или климатических сдвигов вторичное соотношение полов у человека действительно растет статистически значимо (Sex-ratio, 1960).

Стресс и половой диморфизм. Что касается зависимости полового диморфизма от условий среды, сошлемся на исследование у куньих. Было показано, что чем менее благоприятны условия обитания, тем обычно резче выражен половой диморфизм по весу тела, а в более оптимальных условиях различия по весу самцов и самок, как правило, уменьшаются (Шубин, Шубин, 1975). Интересно также в поисках "пика" рождаемости мальчиков исследовать вторичное соотношение полов в соответствующие годы в местах сильных и продолжительных землетрясений (Ташкент, 1966, и др.).

Половые гормоны

Как известно мужские и женские половые гормоны *андрогены* и *эстрогены*, которые являются химическими антагонистами, вырабатываются и присутствуют одновременно и в мужском и в женском организме, но в разных пропорциях. Концентрация андрогенов примерно на два порядка выше у мужчин, а эстрогенов—у женщин.

Половые гормоны формируют фенотипическую реализация пола, поэтому в онтогенезе именно они должны определять связь особи со средой. Иными словами, информационный контакт организма со средой в онтогенезе определяется и регулируется соотношением в нем мужских (андрогенов) и женских (эстрогенов) гормонов. Избыток андрогенов (мужская конституция) "приближает" (в информационном смысле) организм к среде, а избыток эстрогенов (женская конституция), наоборот, "удаляет" его от среды.

По аналогии с соотношением полов (**М/Ж**), соотношение **Ан/Эс** является регулятором "дистанции" от среды, а значит и *эволюционной пластичности*, которая в **оптимальной** среде—должна **падать**, а в **экстремальной—расти**.

Описанное выше явление повышенной смертности мужского пола представляет собой именно ту суммарную цену, которую платит мужской пол среде за новую информацию. Эта цена складывается из многих компонентов: у животных более яркая, заметная окраска и оперение, более рискованное поведение, у человека—выбор опасных профессий, бóльшая подверженность "новым" болезням (болезни "века" или "цивилизации") и социальным порокам (курение, алкоголизм, наркомания, преступность и азартные игры).

Регуляция дисперсии

Дисперсия, *соотношение полов* и *половой диморфизм* рассматриваются теорией не как константы, свойственные данному виду, а как переменные и регулируемые величины, тесно связанные с условиями среды и определяющие, в свою очередь, *эволюционную пластичность* признака. Поскольку в изменчивой (экстремальной) среде требуется бóльшая пластичность, чем в стабильной (оптимальной), то в стабильной среде они должны уменьшаться, а в изменчивой—расти. Схемы регуляторных механизмов аналогичны таковым в холодильнике или термостате. Во всех случаях существует два механизма: а) механизм, устанавливающий оптимум регулируемого параметра для данной эволюционной ситуации и б) механизм *отрицательной обратной связи*, следящий за отклонениями от оптимума и поддерживающий этот оптимум (Geodakian, 1987).

Предположим, что в полуляции существуют только два типа Х-хромосом: X_1 и X_2, тогда мы имеем два мужских генотипа — X_1Y, X_2Y и три женских: X_1X_1, X_1X_2, X_2X_2. В мужских генотипах все Х хромосомные гены находятся в гемизиготном состоянии и все рецессивные признаки проявятся, тогда как в женском генотипе признаки проявятся только в гомозиготном состоянии. Следовательно, только они будут подвергаться действию отбора. Для этой цели они должны быть локализованы на периферии фенотипического распределения признака в популяции (оперативная часть). Чтобы избежать элиминации гетерозиготные женские генотипы должны находиться в центре распределения (консервативная часть).

Из 6 возможных типов скрещивания между 2 мужскими и 3 женскими генотипами только 4 (a, b, c, d) приводят к новым комбинациям:

$$X_1Y + X_1X_2 \overset{a}{\underset{c}{<====>}} X_2Y+X_1X_1 \qquad X_1Y+X_2X_2 \overset{b}{\underset{d}{<====>}} X_2Y + X_1X_2.$$

Все эти скрещивания переводят мужские генотипы X_1Y в X_2Y, или X_2Y в X_1Y, перемещая их с одной стороны распределения на другую, так что они всегда контактируют с фронтом вредного фактора среды. Поэтому они противостоят отбору, который сужает дисперсию, не меняя соотношения между оперативной и консервативной частями популяции. Женские генотипы переходят из гетерозиготного состояния в гомозиготное (a, d) или наоборот (b, c). При этом гомозиготизация приводит к их переходу с центра на периферию и увеличивает дисперсию, тогда как гетерозиготизация приводит к обратному эффекту. Этот механизм способен регулировать дисперсию и автоматически поддерживает её оптимум. С уменьшением дисперсии пропорция женских гетерозигот возрастает, что приводит к большей гомозиготизации в следующем поколении. И наоборот, увеличение дисперсии (рост пропорции женских гомозигот) приводит к гетерозиготизации и уменьшению дисперсии (отрицательная обратная связь).

По сравнению с половым диморфизмом, дисперсия более общее явление: она важна не только для раздельнополых форм, но и для бесполых и гермафродитных. Поэтому должны существовать более общие механизмы регуляции. Все рассуждения о консервативной роли гетерозигот и оперативной роли гомозигот применимы также для аутосом, то есть для всех диплоидных форм. В простейшем случае моногибридного скрещивания: 2Aa ↔ AA + aa, рост дисперсии означает увеличение пропорции гомозигот, тогда как её уменьшение, наоборот связано с увеличением пропорции гетерозигот.

Было показано (Четвериков, 1926; Fisher, 1930; Mather, 1953), что изменение равновесия влево (гибридизация, аутбридинг) увеличивает гетерозиготность, увеличивает потенциальную изменчивость и сужает дисперсию. С другой стороны, изменение равновесия вправо (инбридинг) уменьшает гетерозиготность, увеличивает свободную изменчивость и дисперсию. Для ясности мы рассмотрели простейшие случаи: две разновидности X хромосомы и моногибридное скрещивание. Переход к более сложным полиаллельным случаям не меняет основных выводов.

Регуляция соотношения полов

Принципиально возможны два механизма отрицательной обратной связи, регулирующей соотношение полов популяции при его нарушениях (Геодакян, 1977 б):

1. Вероятность иметь потомка данного пола, определяемая генотипом, исходно одинакова у всех самцов и самок популяции, но в зависимости от условий среды (дефицит или избыток противоположного пола) может изменяться. Такой механизм можно назвать **организменным** или физиологическим. Он может регулировать соотношение полов только в полигамной или панмиктной популяции.

2. Вероятность иметь потомка данного пола различна у разных особей и определяется их генотипом. В этом случае регуляция может осуществляться на популяционном уровне, бóльшим или меньшим участием в размножении особей, дающих в потомстве избыток самцов или самок. Такой механизм можно назвать **популяционным**. Популяционный механизм, в отличие от организменного, может регулировать соотношение полов не только в полигамной или панмиктной популяции, но и в строго моногамной. Рассмотрим моногамную популяцию, состоящую из пар и холостяков избыточного пола. Поскольку число пар равняется числу дефицитного пола, а число холостяков—избытку противоположного пола и брачные партнеры

достаются в первую очередь животным высокого репродуктивного ранга, то только отрицательная обратная связь может минимизировать число холостяков, тогда как положительная обратная связь максимизирует это число и приводит к гибели популяции. Для образования отрицательной обратной связи необходимо, чтобы у α-самцов рождалось больше дочерей, а у ω-самцов—больше сыновей. Необходимо отметить, что у самцов социальный и репродуктивный ранг совпадают, а у самок они противоположны, то есть социальные α-самки имеют репродуктивный ω-ранг, поскольку социальный ранг определяется и у самцов и у самок андрогенами, а репродуктивный ранг у самцов андрогенами, а у самок—эстрогенами.

Для доказательства существования отрицательной обратной связи мы рассматривали результаты как прямых экспериментов, в которых было показано влияние третичного соотношения полов на вторичное, так и непрямых опытов, в которых изучалось влияние на вторичное соотношение полов различных факторов, зависящих от третичного соотношения полов.

Организменные механизмы регуляции соотношения полов

Для организменного типа регуляции к таким факторам можно отнести:

1) количество пыльцы, попадающее на женский цветок у перекрестноопыляющихся растений, поскольку очевидно, что при прочих равных условиях оно прямо пропорционально числу мужских цветков вокруг женского, то есть третичному соотношению полов;

2) старение и дифференциальную гибель гамет.

А. старение пыльцы и задержка опыления у растений, так как чем больше мужских растений окружает женское, тем в среднем меньше времени требуется на опыление и наоборот;

Б. старение и элиминацию гамет в организме самца или самки (задержка оплодотворения), так как вероятность старения собственных гамет в организме избыточного пола всегда больше, чем в организме дефицитного, то есть существует тесная связь между старением гамет и третичным соотношением полов.

3) интенсивность половой активности у полигамных или панмиктных животных, поскольку она прямо пропорциональна числу особей противоположного пола и обратно пропорциональна числу особей своего пола, то есть также зависит от третичного соотношения полов.

Результаты прямых экспериментов, в которых изучали влияние третичного соотношения полов на величину вторичного у восьми видов растений и животных, представлены в **Табл**. 14.3 (**Приложение В**). У двудомных растений такие эксперименты были проведены Мулькэйхи (Mulcahy, 1967) на дрёме *(Melandrium album)*. Автор обнаружил существование отрицательной обратной связи в искусственно сформированных популяциях дрёмы со значениями третичного соотношения полов 4, 28, 52, 60 и 90% ♂♂.

В экспериментах В. А. Геодакяна с соавторами (1967) была установлена отрицательная обратная связь у гуппи *(Lebistes reticulatus)*. Исходные соотношения полов родителей были 1 : 10, 1 : 1 и 10 : 1. Наблюдаемый эффект был наибольшим в первом помете и уменьшался в последующих. Эффект был асимметричен—сдвиг вторичного соотношения полов заметно больше в сторону избытка самок в потомстве. Дальнейшее изучение природы отрицательной обратной связи, участвующей в регуляции соотношения полов потомства у гуппи, показало, что в ее реализации участвует зрительный канал связи (Геодакян, Кособутский, 1969).

Филиппони с соавторами (Filipponi et al., 1972; Filipponi, Petrelli, 1967,1975) изучали соотношение полов у клещей рода *Macrocheles*. Было показано, что при любом начальном соотношении полов в популяции клещей оно через некоторое время устанавливается на определенном оптимальном уровне, вокруг которого происходят колебания. Соотношение полов в потомстве отрицательно коррелирует с соотношением полов родителей в популяции у всех трех изученных видов клещей—*M. glaber*, *M. scutatus* и *M. preglaber*. Коэффициенты отрицательной регрессии между вторичным и третичным соотношением полов для этих видов равны -0.0141; -0.0236 и -0.0362 соответственно.

Терман и Бирк (Terman, Birk, 1965) проводили опыты на дрозофиле *(Drosophila melanogaster)* при третичном соотношении полов 4 : 1 и 1 : 4. Когда родителей оставляли в культурах, наблюдалось значительное нарушение соотношения полов в потомстве в сторону компенсации изменений третичного соотношения полов. Однако отмеченные сдвиги не наблюдались, когда родителей удаляли из культуры при первом окукливании.

Е. М. Лучниковой и В. В. Петровой (1972) были поставлены специальные эксперименты на дрозофиле с целью проверки гипотезы отрицательной обратной связи. Были взяты два значения третичного соотношения полов—1 : 1 и 1♂ : 4♀. Результаты трех экспериментов представлены в **Табл**. 14.3 (**Приложение В**). Авторы считают, что их результаты подтверждают гипотезу.

Однако В. А. Геодакяну и др. (1967), а также Койну и Гранту (Coyne, Grant, 1971) не удалось обнаружить значимых изменений вторичного соотношения полов при сдвигах третичного у дрозофилы. По-видимому, это можно объяснить малым эффектом обратной связи, а также влиянием различных факторов (условия питания, содержание мух) на вторичное соотношение полов, которое может маскировать проявление эффекта.

У ящериц результаты были противоречивы: в двух исследованиях были обнаружены сдвиги вторичного соотношения полов в направлении противоположном третичному (Olsson, Shine 2001; Robert et al. 2003), тогда как двух других эффекта не было (Le Galliard et al. 2005; Allsop et al. 2006), а в третьем было отмечено производство избыточного пола, по крайней мере в первом помете (Warner, Shine, 2007).

Уменьшение вторичного соотношения полов при увеличении третичного было отмечено Парксом (Parkes, 1925,1926) у мышей и В. А. Геодакяном и Б. М. Касаткиным у крыс линии *Wistar*. Для природной популяции крыс Снайдер (Snyder, 1976) приводит также наблюдения Уайта (White, 1914) во время эпидемии чумы в Индии, при которой наблюдалась преимущественная гибель взрослых самок. Уайт пишет: “Для компенсации почти полного исчезновения взрослых самок рождались только самки”.

В природных популяциях североамериканского сурка *Marmota monax* для молодых половозрелых особей третичное соотношение полов составляет 51% самцов (211♂ : 204♀). Снайдер удалил из одной популяции примерно половину размножающихся самок (третичное соотношение полов стало 67% самцов). На следующий год соотношение полов среди молодых особей было 40♂ : 89♀ (Snyder, 1976).

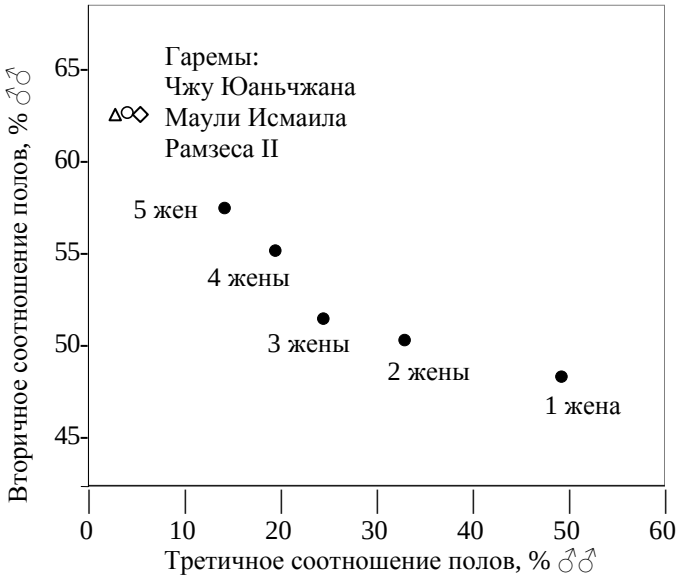
Люди не являются строго моногамными, поэтому у тех народов, у которых распространено многоженство, возникают различные отклонения вторичного соотношения полов от пропорции 1 : 1. Для нигерийцев Томас (Thomas, 1913) приводит величины вторичного соотношения полов в зависимости от числа жен (**Табл**. 14.3 и **Рис**. 14.2). Видно, что между вторичным и третичным соотношением полов наблюдается обратная зависимость. Изучение рождаемости в доиндустриальной Финляндии (1775–1850 гг.) обнаружило, что в периоды когда в популяции уменьшается число взрослых мужчин, увеличивается рождаемость мальчиков (Lummaa et al., 1998).

Увеличение вторичного соотношения полов при наличии отрицательной обратной связи должно наблюдаться также в гаремах. В **Табл**. 14.3 и на **Рис**. 14.2 приведены данные по количеству детей того и другого пола в пяти трех гаремах. Приведенные цифры трудно объяснить, исходя из чисто стохастического определения пола. Суммарная по всем гаремам вероятность такого избытка мальчиков при случайном отклонении от соотношения 1 : 1 равна 10^{-15}. К сожалению, малое количество отцов не позволяет сделать в данном случае однозначный вывод, хотя по числу матерей и детей эффект статистически достоверен. Если отнестись с доверием к историческим источникам о соотношении полов в гаремах, то этот материал также можно учитывать при решении вопроса о существовании обратной связи.

Значительный дефицит мужского пола появляется во время и после войн. В этот период в воюющих странах наблюдается увеличение мужских рождений примерно на 1–2% (см. **Рис. 2.1** Глава 2). Это явление, установленное на очень большом статистическом материале, получило в демографии название “феномена военных лет”, поскольку соотношение полов у человека в мирные годы довольно стабильно.

Рис. 14.2

Вторичное соотношение полов в гаремах.



Помимо гаремов и войн в современном человеческом обществе можно встретить и другие случаи искусственных нарушений третичного соотношения полов, которые могут отразиться на значении вторичного, например в городах с текстильной промышленностью, где избыток женского населения, в различных экспедициях с избытком мужчин, в командах судов и геологических партиях.

У разных классов организмов возможны различные конкретные механизмы реализации отрицательной обратной связи.

ОТРИЦАТЕЛЬНАЯ ОБРАТНАЯ СВЯЗЬ У РАСТЕНИЙ

Количество пыльцы и вторичное соотношение полов. Количество пыльцы может регулировать не только фенотипическую дисперсию, но и другие параметры популяции растений, в частности соотношение полов (Геодакян и др., 1967; Геодакян, 1977а, 1978). Чем больше мужских растений окружает женское растение, тем большее количество пыльцы попадает на него и тем меньше должно получиться мужских потомков. Влияние количества пыльцы на вторичное соотношение полов у шести видов двудомных растений, принадлежащих к четырем семействам, видно из **Табл**. 14.4 (**Приложение В**). Предсказанная закономерность подтверждается у всех изученных в этом отношении видов: с увеличением количества пыльцы уменьшается число мужских растений в потомстве и наоборот. Количество пыльцы зависит от плотности посадки растений, поэтому в густых посадках должна увеличиваться доля женских растений.

Старение пыльцы. Зависимость соотношения полов от возраста пыльцы изучал Циссельский (Ciesielski, 1911). В его опытах семена, полученные от цветков, опыленных свежей пыльцой, давали до 90% мужских растений, а при опылении старой пыльцой (12 ч и более)—90–100% женских растений. Однако Лилиенфельд (Lilienfeld, 1921) и Бессе (Bessey, 1918, 1933) не подтвердили его данных.

Задержка опыления. Женские растения могут оценить плотность мужских растений вокруг по времени задержки опыления. Так Миглия и Фримэн (Miglia, Freeman, 1995) показали, что цветки шпината, опыленные сразу в день распускания давали несколько больше женских потомков. Задержка опыления на 2 недели приводила к значительному увеличению доли мужских потомков (**Табл**. 14.6 **Приложение В**). Сходные результаты были получены Фримэном на лебеде (Freeman et al., 2007). Растения опыляли с использованием вентилятора пыльцой собранной с как минимум 3-х мужских растений. Наибольший эффект был получен у растений, которые вообще специально не опыляли. Авторы считают, что такие растения были опылены естественным путем очень малым количеством пыльцы и увеличение доли мужских потомков результат совместного действия двух эффектов—скудного опыления и его задержки.

ОТРИЦАТЕЛЬНАЯ ОБРАТНАЯ СВЯЗЬ У НАСЕКОМЫХ

Своеобразный механизм обратной связи выработался у пчел и других перепончатокрылых, червецов, клещей, у которых из оплодотворенных яиц получаются самки (или самки и самцы), а из неоплодотворенных развиваются только самцы (Flanders, 1946). Понятно, что чем меньше самцов в исходной популяции, тем в среднем меньше яиц подвергается оплодотворению и тем больше самцов получается в потомстве, то есть идет процесс компенсации.

СООТНОШЕНИЕ ПОЛОВ И ПОЛОВАЯ АКТИВНОСТЬ

У животных связующим звеном может являться *половая активность* (ПА) (Геодакян, 1965б). Она, с одной стороны, зависит от третичного соотношения полов—для каждого пола она убывает с ростом количества особей своего пола и растет с увеличением количества особей противоположного пола. С другой стороны ПА непосредственно связана с физиологическими параметрами организма. Следовательно, если существует отрицательная обратная связь и она реализуется через ПА, то при высокой ПА мужского пола должно наблюдаться увеличение рождений мужских особей, а при низкой активности—наоборот, женских. Для женского пола должна наблюдаться обратная картина: при высокой ПА женских особей должна повышаться вероятность рождений женских особей, а при низкой—мужских. Стало быть, при высокой ПА у данного пола должна повышаться вероятность рождения ребенка того же пола, а при низкой—противоположного.

Низкая ПА у самцов и самок равносильна тому, что в процессе оплодотворения участвуют, как правило, более старые спермии и яйцеклетки, чем при высокой ПА. В **Табл**. 14.5 (**Приложение В**) приведены данные по влиянию ПА самцов и старения спермы в организме самцов при естественном воздержании на вторичное соотношение полов у человека, а также семи видов животных (шесть семейств). Мы не рассматриваем работы, в которых старение спермы достигалось перевязкой протоков желез у самцов, а также работы, в которых старение спермы происходило в половых путях самки или in vitro, поскольку эти условия отличаются от естественных, наблюдаемых в природе при дефиците самок. У всех приведенных в таблице видов при уменьшении ПА самцов или старении спермы наблюдается уменьшение числа рождений мужских особей, что подтверждает гипотезу о регуляции вторичного соотношения полов через ПА и свидетельствует о возможности существования обратной связи у этих видов. Для человека связь вторичного соотношения полов с ПА проанализирована очень подробно и на большом статистическом материале в работах Джеймса (James, 1971a,b,c; 1975a,b,c; 1976). Им достаточно убедительно доказано, что при повышении ПА мужчин наблюдается увеличение в их потомстве рождений мальчиков.

Старение сперматозоидов. Такая закономерность у человека и разных видов животных может быть обусловлена более быстрой гибелью или инактивацией Y спермиев по сравнению с X спермиями (Геодакян и др., 1967). Действительно, для человека это предположение было подтверждено экспериментально. Было обнаружено, что после длительных периодов воздержания содержание Y хроматина в сперме заметно уменьшается. При воздержании менее 2 дней процент Y хроматина составлял 43.5, при воздержании 14 дней и более—37.2%. Как указывают авторы, это не связано с уменьшением окрашивания Y хроматина при старении сперматозоидов, так как его структура в клеточных ядрах очень стабильна. Уменьшением концентрации Y сперматозоидов в

сперме с течением времени можно объяснить заниженные по сравнению с теоретически ожидаемой величиной (50%) значения Y хроматина, полученные разными авторами, а также большой разброс этих значений (Schwinger et al., 1976).

Старение яйцеклеток. Другим возможным механизмом реализации обратной связи, функционирующим уже в организме самок и связывающим их ПА с соотношением полов потомства, может являться разное сродство свежих и старых яйцеклеток к X и Y спермиям. Для осуществления обратной связи необходимо, чтобы при старении яйцеклеток (низкая ПА) их относительное сродство к X спермиям падало, а к Y спермиям—росло. Таким образом, при нехватке самцов и низкой ПА самок потомство будет рождаться, как правило, из более старых яйцеклеток, у которых вероятность оплодотворения Y спермиями выше, чем X спермиями. При этом повышается доля рождения мужских особей, компенсирующая нехватку самцов в исходной популяции.

В **Табл**. 14.6 (**Приложение В**) представлены данные о влиянии задержки оплодотворения яйцеклеток на соотношение полов потомства. Предсказанная закономерность подтверждается у всех изученных в этом отношении видов животных, как с мужской, так и с женской гетерогаметностью (22 вида, принадлежащих к 16 семействам). У оленей и баранов раннее и позднее оплодотворение также приводит к сдвигу в сторону самок и самцов соответственно (Rorie, 1999). Следует отметить, что у высших животных не наблюдается таких больших сдвигов вторичного соотношения полов, как у низших.

Мы не рассматривали работы, проведенные с использованием искусственного оплодотворения (так как при этом сперма попадает в условия, далекие от природных), а также работы, в которых условия содержания самцов или самок были далеки от естественных. Большое количество таких работ, касающихся старения как спермы, так и яйцеклеток, результаты которых противоречивы, можно найти в обзоре Ланмана (Lanman, 1968 а,б). В работе Р. Курбанова (1973) не было отмечено изменений в соотношении полов у шелкопряда при задержке оплодотворения яйцеклеток до 8 дней, хотя другие авторы получили такой эффект (см. **Табл**. 14.6). Отсутствие эффекта в работе Р. Курбанова могло быть связано с тем, что самок держали в холодильнике при 10–12°. Во многих работах не описывается, в каких условиях содержались самцы до начала эксперимента, что также существенно. Так как результат эксперимента зависит от двух эффектов—старения яйцеклеток (способствует рождению самцов) и старения сперматозоидов (способствует рождению самок), то чтобы исключить второй эффект, необходимо содержать самцов до начала эксперимента не в изоляции, а вместе с другими самками.

Популяционные механизмы регуляции соотношения полов

Для реализации популяционного механизма регуляции соотношения полов необходимо: во-первых, чтобы в популяции существовал генетически обусловленный полиморфизм по вероятности оставить потомство с определенным соотношением полов и, во-вторых, чтобы эта вероятность была в обратной корреляции с *репродуктивным рангом* данной особи: чем выше репродуктивный ранг, тем больше должно быть потомков противоположного пола. У самцов репродуктивный ранг (доступ к брачным партнерам) коррелирует, как правило, с их *социально-иерархическим рангом* (доступ к ресурсам вообще). У самок может иметь место обратная корреляция, поскольку их иерархический ранг, как и у самцов, определяется силой и агрессивностью, а репродуктивный ранг—больше привлекательностью и уступчивостью.

Специально исследовался вопрос: является ли определение пола и рождение ребенка того или другого пола у человека чисто случайным событием? На огромном статистическом материале (5 млн. рождений в Саксонии в 1876–1885 гг.) было установлено, что семьи, в которых превалирует один пол, появляются значительно чаще, а семьи, с равным или близким соотношением полов—гораздо реже по сравнению с теоретическим ожиданием (Geissler, 1889). См. также **Главу** 2. Бар-Анон и Робертсон (Bar-Anon, Robertson, 1975) проанализировали материал по 150000 потомков 107 быков-производителей. В потомстве отдельных быков наблюдали преобладание бычков (1.5%), а также корреляцию (коэффициент 0.5) между соотношением полов в потомстве производителя и его отца.

Связь *репродуктивного ранга* (“успеха”) родителей с соотношением полов их потомства исследовали Трайверс и Уиллард (Trivers, Willard, 1973). Они рассмотрели данные, относящиеся к таким видам, как олень, свинья, овца, собака, тюлень и человек. У этих видов самки, имеющие, по терминологии Трайверса и Уилларда, больший “репродуктивный успех”, рожают больше сыновей. У серого тюленя *Halichoerus grypus* соотношение полов в потомстве самок, ощеняющихся в ранний период сезона, было 58.2% ♂♂, а в конце сезона спаривания—42.5% ♂♂ (Coulson, Hickling, 1961).

Сдвиг соотношения полов в выводке водяных полевок (*Water vole*) в пользу самцов наблюдается при покрытии самок самцами субдоминантного ранга (Evsikov et al., 1995). Однако, у зяблик-зебра (*Poephila guttata)* (Burley, 1986) и желтоголового трупиала (*Xanthocephalus xanthocephalus)* было отмечено увеличение рождаемости сыновей у доминантных самцов (Patterson, Emlen, 1980). У кур (*Gallus gallus domesticus)* эффекта не было (Leonard, Weatherhead, 1996).

Неучетом роли популяционного механизма можно объяснить противоречивые результаты разных авторов, полученные на одном объекте при разных схемах эксперимента (например, возможен неучет ранга особей у дрозофил).

В естественных условиях отклонение третичного соотношения полов от оптимума всегда превращает один пол в “дефицитный”, а другой в “избыточный” с диаметрально противоположным изменением их состояния. Дефицитный пол в среднем имеет более высокую половую активность, чаще испытывает половое насыщение и в оплодотворении участвуют более свежие его гаметы. Избыточный пол, наоборот, чаще испытывает половой голод и в оплодотворении участвуют более старые его гаметы по сравнению с теми же характеристиками популяции с оптимальным соотношением полов. Отклонения от оптимума третичного соотношения полов в первую очередь и сильнее отражаются на животных низших репродуктивных рангов: в *моногамной* популяции они остаются без брачных партнеров, а в *панмиктной* падает их ПА. При таких отклонениях, независимо от того, организменный или популяционный механизм регуляции, в организме самца или самки действует механизм обратной связи, требуемая поправка всегда однозначна: должна повышаться рождаемость дефицитного пола. Наряду с этим возможны другие, искусственные ситуации, когда оба пола испытывают одинаковые изменения состояния. Например, при раздельном содержании самцов и самок и у тех и у других будут низкая половая активность и старые гаметы, то есть и те и другие оказываются в состоянии избыточного пола. Тогда в зависимости от того, в организме какого родителя действует механизм обратной связи, результат регуляции будет тот или иной (**Табл**. 14.7).

Табл. 14.7 **Теоретически ожидаемый пол потомства в зависимости от ПА при организменном или популяционном типе обратной связи, действующей в организме отца или матери, для естественных и искусственных нарушений оптимума ПА** (**Геодакян**, **Геодакян**, 1985).

Нарушение оптимума ПА	ПА		Обратная связь			
			организменная		популяционная	
			в организме:			
	отца	матери	отца	матери	отца	матери
Естественное	Высокая	Низкая	♂	♂	♀	♀
	Низкая	Высокая	♀	♀	♂	♂
Искусственное	Высокая	Высокая	♂	♀	♀	♂
	Низкая	Низкая	♀	♂	♂	♀

При этом анализ естественных отклонений может пролить свет на тип механизма обратной связи: *организменный* или *популяционный*, а анализ искусственных—на локализацию механизма обратной связи: действует в организме самца или самки.

Регуляция полового диморфизма

Если распределение количественного признака различно у мужчин и женщин, существует популяционный половой диморфизм и m- —группа особей с минимальным, m0 —средним и m+ — максимальным значением признака для каждого распределения, тогда половой диморфизм родительских пар из одинаковых классов: m- x m-, m0 x m0, m+ x m+, будет близок к оптимуму. Максимальное отклонение будет у противоположных комбинаций родителей: m- x m+ и m+ x m-. Одна из этих реципрокных комбинаций имеет максимальный половой диморфизм, другая—минимальный.

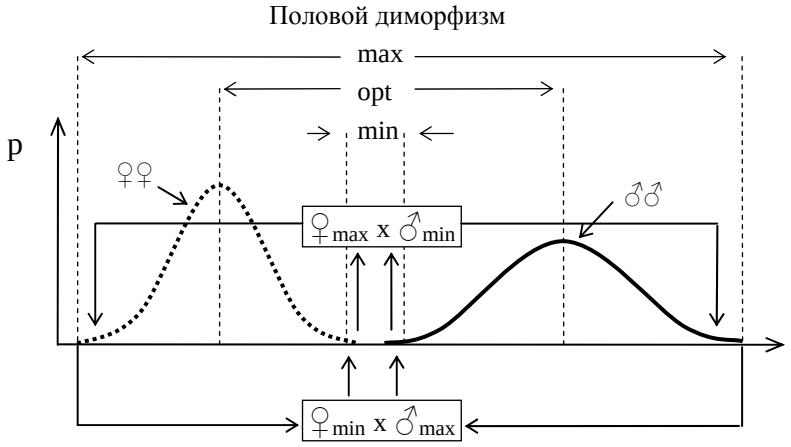


Рис. 14.3 Гипотетические кривые распределения количественного признака X у женского (. . .) и мужского (----) пола (Геодакян, 1986 б). По оси абсцисс—значение признака X, по оси ординат—вероятности (частоты) особей с данным значением признака X.

Для реализации предсказанной обратной связи, контролирующей величину полового диморфизма, необходимо, чтобы потомство родителей с оптимальным половым диморфизмом имело также оптимальный половой диморфизм. Потомство родителей с максимальным половым диморфизмом (♀$_{min}$ x ♂$_{max}$), должно иметь минимальный половой диморфизм (♀♀$_{max}$, ♂♂$_{min}$), и наоборот (**Рис**. 14.3). Для этого количественные признаки сыновья должны наследовать больше от матерей, а дочери—от отцов. Такую связь может обеспечить известный генетический механизм сцепления с полом (X-сцепление). Следовательно, мы приходим к выводу о большей регуляторной модификаторной роли X-хромосом по сравнению с аутосомами в определении нормы реакции и количественных признаков. Бóльшие корреляции “мать—сын”, “отец—дочь” по сравнению с “мать—дочь”, “отец—сын” по количественным признакам описывались и обсуждались неоднократно (Beilharz, 1961,1963; Brumby, 1960; Pahnish et al., 1961).

Глава 15

Предсказания

В этой главе собраны предсказания, которые можно сделать на основе эволюционной теории пола. Некоторые из них обсуждались более подробно в тексте книги, тогда на них приводится ссылка.

1. Соотношение полов, дисперсия полов и половой диморфизм в стабильных (оптимальных) условиях среды должны уменьшаться, а в изменчивых (экстремальных), при любых природных или социальных катаклизмах (сильные землетрясения, войны, голод, переселения)—расти (Гл. 8).
2. У особей мужского пола доля “наследственной компоненты” должна быть больше, а “средовой”—меньше, чем у особей женского пола. Если сравнить внутрипарную и межпарную дисперсию у однояйцевых (монозиготных) близнецов мужского и женского пола, то внутрипарная должна быть больше у женских пар, а межпарная—у мужских (Гл. 7).
3. Фенотипическая дисперсия в чистой линии должна быть относительно шире у женского пола, а в полиморфной (дикой) популяции—шире у мужского (Гл. 7).
4. Наряду с половым диморфизмом должен существовать также “половой дихронизм”, выражающийся в более раннем появлении в филогенезе признаков у самцов. В палеонтологии это будет проявляться в более глубоком залегании слоев, в которых признак появляется у мужского пола (Гл. 9).
5. У большинства видов позвоночных эволюция которых сопровождалась увеличением размеров, самцы чаще должны быть крупнее самок (Гл. 10).
6. У многих видов насекомых и паукообразных, эволюция которых сопровождалась уменьшением размеров, самцы должны быть мельче самок (Гл. 10).
   Подтверждено на большой группе низших ракообразных (173 вида).
7. Половой диморфизм должен чаще наблюдаться и быть резче выражен у полигамных видов, чем у моногамных. У видов, для которых характерна полиандрия, должна наблюдаться реверсия полового диморфизма (Гл. 9).
8. По всем селекционным признакам у культурных растений и животных самцы должны превосходить самок.
   Подтверждения:
   Самцы дают намного больше мяса и лучшего качества, чем самки, у них выше оплата корма и динамика роста. В тонкорунном овцеводстве, пушном звероводстве, коневодстве, оленеводстве, шелководстве, в производстве конопли мужские особи превосходят женских по всем селекционным качествам (Гл. 10).

9. Селекция собак. Собаки подвергаются интенсивной селекции в разных направлениях для выведения новых пород. При этом, у больших собак (мастифы) самцы должны быть крупнее самок, а у маленьких (Чихуахуа—масса от 500 г до 3 кг.)—наоборот.
10. У самцов бассетов и спаниелей (отбор на длину ушей), относительная длина ушей должна быть больше, чем у самок.
11. Эволюция лошадей шла в направлении увеличения размеров, и жеребцы, как правило, больше кобыл. Однако, некоторые селекционеры работают над выведением низкорослых пород (например, лошади породы Фалабелла имеют рост от 40 до 75 см и вес в пределах 20–60 кг.). Теория предсказывает, что для таких пород самцы должны быть меньше самок.
12. При редукции признаков у паразитических форм самцы должны опережать самок, поэтому по исчезающим признакам самцы должны быть более примитивны (Гл. 10).
13. Направление реципрокных эффектов по эволюционирующим признакам. У реципрокных гибридов по дивергирующим признакам родителей должна доминировать отцовская форма (порода), а по конвергирующим—материнская (Гл. 11).
14. В многомерных нишах (тропики) отцовский эффект должен наблюдаться намного чаще материнского. В маломерных нишах, где доминирует один фактор среды (мороз за полярным кругом, или жара в пустыне), наоборот, чаще должны преобладать материнские эффекты (Гл. 10, 11).
15. Вклад отца в гетерозис должен превышать вклад матери (Гл. 10).
16. Эффект гетерозиса четче должен проявляться у сыновей, чем у дочерей (Гл. 10).
17. У отцовских полусибсов (потомков одного отца и разных матерей) норма реакции должна быть шире у самок, а у материнских полусибсов, наоборот,—у самцов. Жизнеспособность, тесно связанная с нормой реакции, в первом случае должна быть выше у самок, а во втором—у самцов.
18. Чем выше репродуктивный ранг особи, тем больше у неё должно быть потомков противоположного пола (Гл. 14).
19. Предсказание пола потомства в зависимости от уровня половой активности (Гл. 14, Табл. 14.7).
20. При многократном решении задачи, включающей как поиск, так и обучение, вначале, пока успех определяется поиском и нахождением новых решений, лучшие результаты должны быть у самцов, а в конце, когда решение уже известно и определяющим становится обучение (совершенство решения)—у самок (Гл. 12).
21. Предпочтения женского пола определяются направлением полового диморфизма (Гл. 5, гл. 12).

Патология

22. Все “новые” болезни, связанные с изменением факторов среды, должны чаще встречаться у самцов.
23. Болезни, которыми чаще страдают особи мужского пола—это болезни пожилого возраста. А болезни женского пола зачастую схожи с болезнями, характерными для детей (“*Эпидемиологическое правило соотношения полов*”) (Гл. 13).
24. В послеэволюционной фазе (дисперсия признака больше у женского пола) теория предсказывает существование “реликтов” полового диморфизма и дисперсии полов в патологии. “Реликт” дисперсии проявляется как повышенная частота врожденных аномалий у самок. “Реликт” полового диморфизма проявляется в разной направленности дефектов: отклонения от нормы характерные для особей женского пола, представляют собой следствие излишнего консерватизма, поэтому они должны иметь “атавистический” характер, тогда как дефекты, чаще встречающиеся у особей мужского пола, являются

следствием чрезмерной лабильности и должны иметь характер поиска, неудачных проб (новоприобретений)—“футуристические” дефекты (*тератологическое правило полового диморфизма*) (Гл. 13).

25. Сегодняшние болезни мужского пола зачастую завтрашние болезни женского (Гл. 13).
26. Болезни, характерные больше для женского пола, постепенно должны исчезать.

Человек

27. С возрастом зрительные (и другие) ипси-связи должны усиливаться, что должно приводить к улучшению пространственно-зрительных способностей (Гл. 12).
28. Поскольку глаза в процессе эволюции постепенно передвигались с боков (как у лошадей) на лицо, у мужчин в среднем глаза немного ближе к носу, чем у женщин.
29. Периферийное зрение у женщин развито лучше, а глазомер—хуже, чем у мужчин.
30. Степень атрофии обоняния с возрастом должна быть больше у мужчин (Гл. 12).
31. Слух у женщин в области высоких частот должен быть лучше, чем у мужчин. С возрастом слух должен ухудшаться (в особенности слух в области высоких частот) причем у мужчин сильнее, чем у женщин (Гл. 12).
32. Частота голоса должна быть выше в детстве и уменьшаться с возрастом, причем у мужчин сильнее, чем у женщин (Гл. 12).
33. Относительные размеры мозолистого тела должны быть больше у мужчин и расти в филогенезе (Гл. 12).
34. Соотношение правой височной плоскости к левой должно уменьшаться с возрастом (Гл. 12).
    Подтверждение:
    У новорожденных это соотношение равно 0.65, а у взрослых— 0.55.
35. Углы отведения большого пальца от остальных и кручения вокруг своей оси должны быть больше у мужчин, чем у женщин.
36. По вербальным тестам, учитывающим совершенство выполнения, женщины превосходят мужчин, однако по вербальным тестам, основанным на поиске (нахождение словесных ассоциаций или решение кроссвордов), мужчины должны превосходить женщин (Гл. 12).
37. По пространственно-зрительным тестам, требующим поиска, мужчины превосходят женщин, однако по тем же тестам, требующим обучения, должно быть преимущество у женщин (Гл. 12).
38. По самым последним эволюционным приобретениям человека—абстрактному мышлению, творческим способностям, пространственному воображению, юмору, различия между мужчинами и женщинами должны быть максимальными. Эти признаки должны преобладать у мужчин.
    Подтверждения:
    Выдающиеся ученые, композиторы, художники, писатели, режиссеры - в основном мужчины, а среди исполнителей много женщин.
39. В “мужских” коллективах (геологические партии, морские корабли или мужские колонии) должно рождаться больше девочек, а в “женских” (текстильные города)—больше мальчиков (Гл. 14).

Половые гормоны

40. В многодетных семьях чем больше братьев, тем они женственнее, чем больше сестер, тем они мужественнее.

41. Вокруг басов и контральто должно быть много женщин (сестер, дочерей) и “любовниц” (обоих полов), вокруг теноров и сопрано, наоборот, много мужчин (братьев, сыновей) и “любовников”, а у баритонов и меццо сопрано—их должно быть примерно поровну.

42. Ранние дети (молодых родителей, или первенцы) должны быть по социальному рангу чаще α-особи, физически сильны, агрессивны, более мужественны, ỳже норма реакции, поэтому короче средняя длительность жизни, если гомосексуалы, то активные. Мужчины чаще—басы, сексуально привлекательны, половое созревание и остановка роста наступает раньше, репродуктивный период длиннее. Женщины чаще—контральто, интеллектуальны, половое созревание и остановка роста поздние, менопауза ранняя.

43. Поздние дети (пожилых родителей, или последние) должны быть по социальному рангу чаще ω-особи, более женственны, покладисты, шире норма реакции, поэтому живут дольше, если гомосексуалы, то пассивные. Мужчины чаще—теноры, интеллектуалы, половое созревание и остановка роста поздние, репродуктивный период короче. Женщины чаще—сопрано, имеют высокий репродуктивный ранг, сексуально привлекательны, плодовиты, половое созревание и остановка рост ранние, менопауза поздняя.

Патологии у человека

44. Все “новые” болезни, болезни века, цивилизации, урбанизации (атеросклероз, рак, инфаркт, гипертония, близорукость, шизофрения) чаще должны поражать мужчин.

45. Болезни, которыми чаще страдают особи мужского пола—это болезни пожилого возраста. А болезни женского пола зачастую схожи с болезнями, характерными для детей (Гл. 13).
Подтверждения:
Многие “детские” болезни (ревматические, коклюш, пиелонефрит) являются одновременно и “женскими”. Болезни пожилого возраста: опухоли, атеросклероз и др., как правило, поражают чаще мужчин. Кариес—болезнь зубов ювенильной стадии онтогенеза, чаще бывает у женщин, а пародонтоз, более характерный для поздних стадий онтогенеза, чаще поражает мужчин.

46. Сегодняшние болезни мужчин—зачастую завтрашние болезни женщин. Так, ядерной формой шизофрении прежде болели только мужчины, а теперь она все чаще должна появляться у женщин.

47. Некоторые виды слабоумия (например, олигофрения), характерные больше для женского пола, постепенно должны исчезать.

48. Заболеваемость раком легкого должна возрастать (половой диморфизм со временем возрастает), а раком желудка—уменьшаться (половой диморфизм уменьшается) (Гл. 13).

49. Аутоиммунные болезни чаще должны встречаться у женщин, а болезни иммунного дефицита—у мужчин (Гл. 13).

50. Дефекты развития, характерные для женского пола, представляют собой следствие излишнего консерватизма, поэтому они должны иметь атавистический характер, тогда как дефекты развития, чаще встречающиеся у особей мужского пола, являются следствием чрезмерной лабильности и должны иметь характер поиска, неудачных проб (новоприобретений)—футуристические дефекты.
Подтверждения:
– Среди детей, рожденных с одной почкой, примерно в 2,5 раза больше мальчиков, а среди детей с тремя почками почти в два раза больше девочек.
– Сверхнормативные мышцы в 1.5 раза чаще обнаруживаются у мужчин, чем у женщин.
– Число мальчиков рожденных с 6-м пальцем в 2 раза превышает число девочек.
– Подтверждено анализом 32000 случаев врожденных пороков сердца (Гл. 13).

Заключение

“Теорию В. Геодакяна можно свести к одной фразе:
Мужчины—подопытные кролики Природы.”

Из обсуждения на форуме

Место эволюционной теории пола в ряду других теорий. Теория описывает *популяционный* уровень—многоклеточных или одноклеточных организмов и гамет. Она анализирует явления, связанные с процессом *дифференциации* (разделения на два пола) и объясняет преимущества раздельнополости перед гермафродитизмом (**Рис**. **Зк**. 1). А. С. Кондрашов в классификации теорий пола поместил её в категорию “Гипотез немедленного преимущества” (immediate benefit) поскольку отбор среди “дешевых” самцов и мужских гамет более эффективен. Она не конкурирует, а дополняет теории рассматривающие эффекты связанные с процессом *скрещивания* большинство из которых описывает *геномный*, *клеточный* или *организменный* уровни. Поэтому понятно, что преимущества дифференциации не стоит рассматривать как единственные или “ведущие факторы” в эволюции полового размножения (Kondrashov, 1993). Важность теории состоит в том, что она позволяет объяснить эффекты раздельнополости—соотношение полов, дисперсию и половой диморфизм, чего теории “скрещивания” сделать как правило не могут.

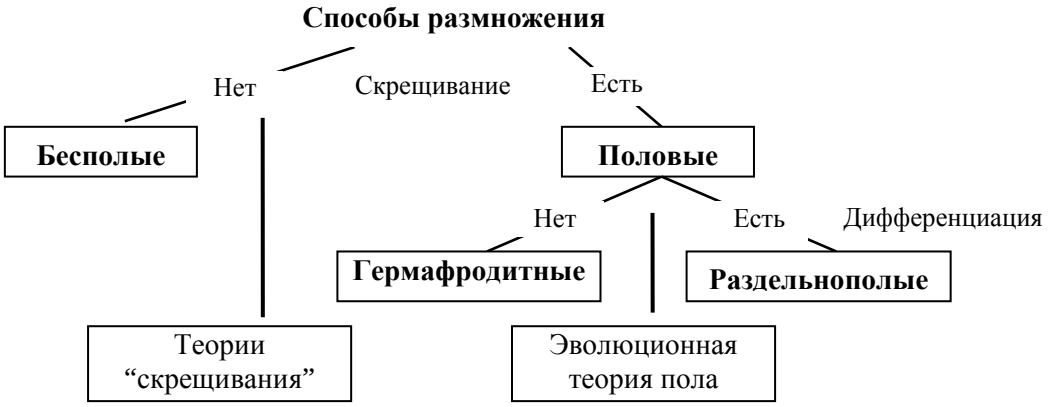


Рис. **Зк**.1 Место эволюционной теории пола в ряду других теорий.

В заключении кратко сформулируем основные положения эволюционной теории пола:

1. Поведение управляемых систем подчиняется определенной “логике”, вскрытие которой помогает понять, объяснить и предсказать это поведение. В решении таких проблем самый эффективный путь—теоретический.

2. Дифференциация адаптивных, следящих систем, эволюционирующих в изменчивой среде, на две сопряженные подсистемы с *консервативной* и *оперативной* специализацией, повышает их устойчивость. Поэтому структура многих эволюционирующих систем (биологических, социальных, технических, игровых) состоит из *“стабильного ядра”* и *“лабильной оболочки”*, обеспечивающих информационные взаимоотношения системы со средой *(Принцип сопряженных подсистем).*

3. Все виды дифференциации живых систем (генотип—фенотип, женский—мужской пол, гаметы—сома, ядро—цитоплазма, аутосомы—гоносомы, нуклеиновые кислоты—белки) можно рассматривать как специализацию по передаче информации по двум главным потокам: генетическому (от поколения к поколению) и экологическому (от среды к системе).

4. В термодинамическом плане живые системы—открытые рабочие системы, обменивающиеся со средой веществом, энергией и информацией. Существует глубокая аналогия между неживыми и живыми рабочими системами. Фактором экстенсивности (рабочей субстанцией) в последних является количество информации, а фактором интенсивности—информационный потенциал.

5. С этих позиций генотип—это “информационный заряд”, та субстанция, передача которой производит полезную работу, а фенотип—это “информационный потенциал”, та сила, которая приводит в движение заряд. Логика онтогенеза—вынос генетической информации навстречу факторам среды, то есть фенотип—это “посох слепого” для информационного контакта со средой.

6. Дифференциация самовоспроизводящихся живых систем на две сопряженные подсистемы прослеживается на всех уровнях организации: популяционном, организменном, клеточном, ядерном, хромосомном (нуклеопротеидном). Консервативные или внутренние (генетические) подсистемы, соответственно: женский пол, гаметы, ядро, аутосомы, нуклеиновые кислоты; а оперативные или внешние (экологические) подсистемы—мужской пол, соматические клетки, цитоплазма, половые хромосомы, белки. Существует глубокая аналогия между членами каждой группы, в основе которой лежит характер информационных взаимоотношений со средой.

7. Дифференциация полов—выгодная для популяции форма информационного контакта со средой—специализация по двум главным альтернативным аспектам эволюции: **сохранения** (консервативный) и **изменения** (оперативный) (**Табл**. **Зк**.1 **Приложение В и Рис**. **Зк**. 2).

8. В панмиктной или полигамной популяции, где каждый самец может оплодотворить много самок, женский пол реализует больше центростремительные тенденции стабилизирующего отбора (количественная сторона размножения, генетический поток информации), а мужской пол—центробежные тенденции движущего отбора (качественная сторона размножения, экологический поток информации).

9. Преимущества бесполого размножения—простота и количественная эффективность, гермафродитного—максимальная комбинаторика (ассортативная эффективность), раздельнополого—эволюционная гибкость и пластичность (качественная эффективность). Более тесная связь женского пола с количеством потомства, а мужского пола—с его качеством, позволяет пробовать различные решения эволюционных задач без риска закрепления неудачных решений.

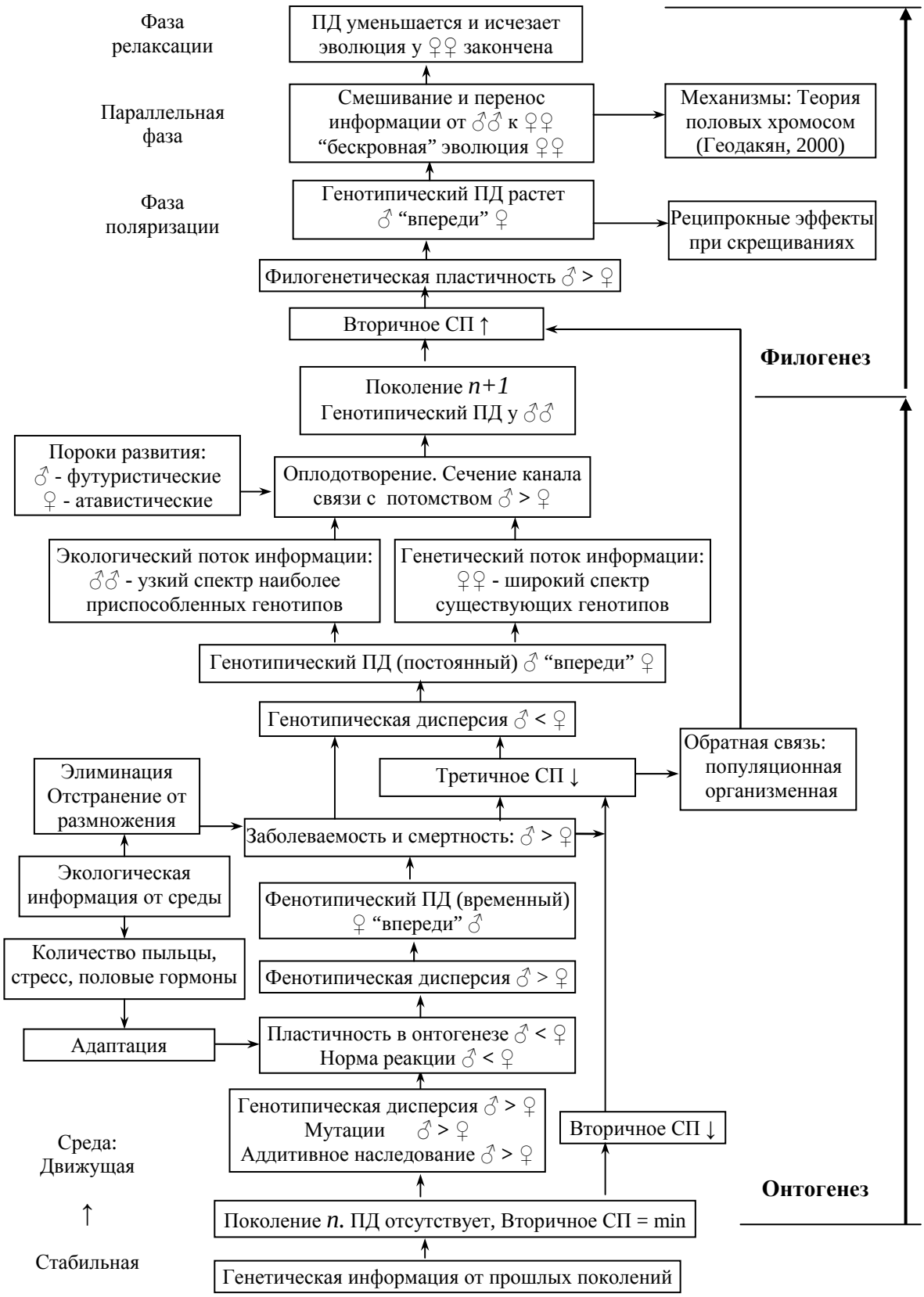


Рис. 3к. 2. Эффекты связанные с дифференциацией полов в онтогенезе и филогенезе (СП – соотношение полов. ПД - половой диморфизм).

10. Основные характеристики раздельнополой популяции—*соотношение полов, дисперсия полов и половой диморфизм*—переменные, регулируемые величины, тесно связанные с условиями среды и эволюционной пластичностью вида. Чем больше эти характеристики, тем выше пластичность, и наоборот. В разных условиях среды требуется разная эволюционная пластичность, поэтому в стабильных условиях (оптимальная среда) они уменьшаются, а в изменчивых условиях (экстремальная среда)—растут (*“Экологическое правило дифференциации полов”*).

11. Более тесную связь мужского пола со средой обеспечивает более широкая фенотипическая дисперсия. Источником разной дисперсии полов по признакам могут быть: а) разный уровень мутаций у мужских и женских особей; б) разная степень аддитивности наследования родительских признаков потомками разного пола; в) разная наследственная норма реакции у особей мужского и женского пола.

12. Наследственная норма реакции или модификационная изменчивость особей женского пола шире, чем мужского. В наследовании родительских признаков генетический компонент больше у мужского пола, средовой—у женского.

13. Широкая норма реакции женских особей обеспечивает им более высокую онтогенетическую пластичность (адаптивность), позволяет покинуть зоны элиминации и дискомфорта и группироваться вокруг нормы популяции, то есть в стабильной среде уменьшить свою фенотипическую дисперсию.

14. Повышенная смертность и повреждаемость мужского пола—общебиологическое явление—это выгодная для популяции форма информационного контакта со средой, плата за новую (экологическую) информацию.

15. Повышенная смертность мужского пола и более интенсивный половой отбор среди мужских особей, в сочетании с их потенциальной возможностью оплодотворить много женских (широкий канал связи с потомством), приводят к тому, что наследственная информация о распределении генотипов в популяции, переданная следующему поколению женским полом, более репрезентативна (лучше отражает картину распределении в предшествующем поколении), а информация, переданная мужским полом—более селективна (лучше отражает требования среды).

16. Генотипическое распределение (дисперсия) женских особей, участвующих в репродукции, шире, чем у мужских. Следовательно, в филогенезе, в отличие от онтогенеза, более пластичен (изменчив) мужской пол, то есть эволюционные преобразования популяции затрагивают его в первую очередь. Предложена новая трактовка возникновения полового диморфизма как следствие не только полового отбора (как считал Дарвин), но и естественного и искусственного отбора. Мужской пол можно рассматривать как эволюционный авангард популяции, а половой диморфизм по признаку как эволюционную “дистанцию” между полами и как “компас”, показывающий направление эволюции этого признака.

17. Такая концепция позволяет установить новые закономерности. Если по какому-либо признаку существует популяционный половой диморфизм (разная частота и/или разная выраженность признака у мужского и женского пола), то есть когда можно говорить о мужской и женской форме признака по пенетрантности или экспрессивности, то эволюция признака идет от женской формы к мужской. Иными словами, признаки, чаще встречающиеся и сильнее выраженные у женского пола должны иметь “атавистическую” природу, а чаще встречающиеся у мужского пола—“футуристическую” (поиск) *(“Филогенетическое правило полового диморфизма”).*

18. О фазе эволюции признака можно судить по его дисперсии. Если дисперсия признака больше у мужского пола—фаза дивергентная (начало эволюции, появление признака), дисперсии равны—параллельная, дисперсия больше у женского пола—фаза конвергентная (конец эволюции, исчезновение признака) *(“Филогенетическое правило дисперсии полов”).*

19. Если по какому-либо признаку существует популяционный половой диморфизм, то в онтогенезе (с возрастом) этот признак меняется, как правило, от женской формы к мужской, то есть для начальной, ювенильной стадии онтогенеза более характерна женская форма признака, а для дефинитивной (зрелой)—мужская. Другими словами, женские формы признаков с возрастом должны, как правило, ослабевать, а мужские формы—усиливаться *(“Онтогенетическое правило полового диморфизма”).*

20. У реципрокных гибридов дивергирующих форм по эволюционирующим (новым) признакам должен наблюдаться *реципрокный “отцовский эффект”* (доминирование отцовской породы, линии). По дивергирующим признакам родителей должна доминировать отцовская форма, по конвергирующим—материнская. В частности, теория успешно предсказывает существование отцовского эффекта по всем хозяйственно-ценным признакам у сельскохозяйственных животных и растений.

21. Рассматривая гетерозис как суммацию доминантных признаков (адаптаций), приобретенных родительскими формами дивергентно, и сопоставив с филогенетическим правилом полового диморфизма, можно предсказать более тесную связь мужского пола с гетерозисом, как со стороны родителей, так и гибридных потомков.

22. *Филогенетическое правило полового диморфизма* после успешной проверки на большой группе (173 вида) низших ракообразных по трем признакам, по которым у них существует четкий половой диморфизм, было использовано для решения конкретных задач эволюции *Chidoridae*. В результате предложено новое место для группы *Leidigia* в таксономической системе.

23. *Тератологическое правило полового диморфизма* объясняет весь спектр врожденных аномалий развития сердца и магистральных сосудов, наблюдаемый у детей разного пола. Элементы пороков с которыми чаще рождаются девочки, имеют “атавистическую” природу (открытое овальное отверстие в межпредсердной перегородке, Боталлов проток). Они встречаются в норме у филогенетических предшественников человека и у человеческих эмбрионов на последних стадиях развития. Элементы мужских пороков (стенозы, коарктации, транспозиции магистральных сосудов) имеют “футуристическую” природу (поиск). Использование пола больного как диагностического признака, повышает вероятность правильного диагноза в среднем по всем порокам сердца на 14%, а по некоторым врожденным дефектам—до 32%. Преимущество признака “пол”—стабильность и простота выявления.

24. Предложенная трактовка полового диморфизма как филогенетической “дистанции” между полами, как эволюционных “последних новостей”, уже попавших к мужскому полу, но ещё не дошедших до женского, применима ко всем признакам животных и растений, по которым наблюдается половой диморфизм. По видовым признакам закономерность проявляется в области патологии, по популяционным—в норме, а по половым—в виде реципрокного “*отцовского эффекта*”.

25. Передатчиком экологической информации и регулятором эволюционной пластичности у животных выступает механизм **стресса**, а у перекрестноопыляющихся растений—**количество пыльцы**, попадающее на женский цветок. Большое количество пыльцы соответствует оптимальным условиям среды (центр ареала, избыток мужских растений, благоприятные погодные условия), а малое количество—экстремальным условиям (границы ареала, дефицит мужских растений, неблагоприятные погодные условия). Количество пыльцы, попадающее на женский цветок, определяет соотношение полов, дисперсию и половой диморфизм у потомства. Большие количества приводят к уменьшению этих характеристик и стабилизации

популяции. Малые количества—к их увеличению и дестабилизации популяции. Применение этого вывода теории в селекционной практике может повысить эффективность селекции.

26. Предсказано существование двух типов механизмов регуляции соотношения полов, дисперсии и полового диморфизма: а) *вековые*—устанавливающие их оптимум в данной эволюционной ситуации и б) *отрицательной обратной связи*, поддерживающие этот оптимум.

27. Связующим звеном между третичным и вторичным соотношением полов у животных выступает *интенсивность половой активности* (возможно через дифференциальное старение гамет). Интенсивная половая деятельность данного пола приводит к появлению потомков того же пола. У перекрестноопыляющихся растений связующим звеном является количество пыльцы, попадающее на женский цветок: чем больше пыльцы, тем меньше мужских потомков, и наоборот. У животных возможны два разных механизма реализации отрицательной обратной связи, регулирующей соотношение полов популяции—*организменный* и *популяционный*.

    В первом случае, генотипическая вероятность оставить потомство того или другого пола одинакова у всех особей популяции, но в зависимости от условий среды может меняться. Во втором случае в популяции существуют генотипы, производящие больше самцов или самок и эта вероятность связана с *репродуктивным рангом* данной особи: чем выше репродуктивный ранг, тем больше потомков противоположного пола. Поскольку, у самцов репродуктивный ранг коррелирует, как правило, с их *социально-иерархическим рангом*, у доминантных самцов должно рождаться больше самок, а у субординатных—больше самцов. Популяционный механизм может регулировать соотношение полов даже у строгих моногамов.

28. Предложено различать внутри мужского и женского пола по три градации “дробного пола”: модальную, феминную, и маскулинную и представлять их средними частотами голосов в герцах. У женщин—сопрано (340 *гц*), меццо сопрано (250 *гц*) и контральто (160 *гц*). У мужчин—тенор (200 *гц*), баритон (140 *гц*) и бас (80 *гц*).

29. Гомосексуальность рассматривается как адаптация популяции к экстремальной среде, которая регулирует количество и качество потомства. Гетеро- ориентация рассматривается как консервативная подсистема, гомо- —оперативная, а их соотношение (гомо/гетеро) тесно связано с условиями среды: минимально в оптимальной среде, и растет в экстремальной. С таких позиций становится возможным объяснить тесную связь гомосексуальности с полом, леворукостью, высшим образованием и высокий процент гомосексуалов среди выдающихся деятелей культуры и искусства.

30. Антропологические данные, полученные в результате изучения современных популяций, можно интерпретировать с учетом исторических процессов смешения этносов. Задержка новой информации в мужской подсистеме приводит к олигомодальному распределению мужской части популяции. Появляется возможность связать *географический половой диморфизм* в данной области с историческим направлением потоков мужских или женских генотипов.

31. Рассматривая проблему алкоголизма как следствие процесса эволюции по освоению нового продукта питания—этанола, можно объяснить рост потребления алкоголя, существование полового диморфизма и повышенную заболевамость женщин.

32. Предлагается взгляд на рак как инструмент естественного отбора прицельно удаляющий особей популяции с дефектами развития, а также не выполняющих задачи своей возрастной группы. Такая концепция объясняет многие особенности рака (древность, общебиологичность, фундаментальность, полиэтиологичность), тесную связь рака с полом и возрастом, и позволяет предложить новые методы лечения.

* * *

Подводя итоги можно сказать, что разработана новая теория раздельнополости, позволившая с единых позиций понять и объяснить широкий круг биологических, медицинских, социальных, психологических и других проблем, связанных с полом. Открытые неизвестные ранее закономерности позволили дать практические рекомендации биологам, генетикам, селекционерам и другим специалистам. Выводы и предсказания теории подтверждаются большим фактическим материалом, собранным из научной литературы и полученным экспериментально, что позволяет считать её достоверность весьма высокой.

До сих пор считалось, что деление на два пола необходимо для самовоспроизведения, что пол является способом размножения. А оказывается, что пол—это скорее способ эволюции.

Теория эволюции стала основой мировоззрения современного человека. Но ее проблемы относятся к “черным ящикам” без входа—прямой эксперимент в них поставить невозможно. Необходимую информацию эволюционное учение получало из трех источников: палеонтологии, эмбриологии и сравнительной анатомии. Теперь к ним добавляется четвертый источник суждений—теория пола, дающая возможность извлекать ценную информацию о процессах индивидуального и исторического развития человека.

Закономерности теории пола справедливы для всего живого—человека, животных, растений. Но все же больше всего нам интересен человек, а в нем в первую очередь такие признаки, как темперамент, интеллектуальные возможности, творческие способности, юмор и другие психологические свойства. Именно их, как находящихся на “эволюционном марше” теория описывает наиболее четко. И именно она объясняет почему максимальные различия между мужским и женским полом наблюдаются по этим, самым последним эволюционным приобретениям человека, почему абстрактное мышление, пространственное воображение, юмор преобладают у мужчин.

Есть мнение, что биологическая эволюция человека завершилась 40–50 тысяч лет назад. Теория опровергает эту точку зрения, давая возможность в перечне признаков человека отличить эволюционирующие признаки от стабильных, в данный момент неизменных.

Считается также, что в процессе эволюции мужского и женского пола нет разницы, что он идет синхронно. Оказывается, что это асинхронный процесс, и в нем мужчине и женщине отведены разные роли. Неодинаковость полов можно проследить в укладе жизни, законах и общественной морали на протяжении всей истории человечества. Так, в случае опасности в первую очередь следует спасать женщин и детей. При этом мужчинам отводится роль защитников и спасателей, готовых принести себя в жертву. Во многих странах наследование собственности (титула) происходило по отцовской линии, было введено раздельное обучение мальчиков и девочек, замужних женщин строже наказывали за супружескую измену, женщины не служили в армии и т. д.

Попытки внедрения идеи равноправия зачастую основываются на представлении об **одинаковости** и **взаимозаменяемости** полов. Совместное обучение, служба женщин в армии, тестирование лекарств (до недавнего времени) только на мужчинах и предложение открыть сеть мужских консультаций—лишь немногие примеры, рациональность и нужность которых ставится под сомнение. Знание теории пола позволит нам ответственнее отнестись к определению социальных ролей мужчин и женщин. Нужно отказаться от идеи социальной одинаковости полов, и в противоположность ей развивать идею их **различия** и **взаимной дополнительности**. Не тождественность, но равноправие, не конкуренция, а коалиция и разумный выбор социальной ниши. Причем эту идеологию необходимо осуществлять на всех уровнях общественной жизни. На государственном уровне, при прогнозировании будущего нужно учитывать тот факт, что лишение мужской части общества возможности исполнять свою поисковую, новаторскую, предпринимательскую миссию обрекает его на застой. На уровне семьи правильное понимание партнерами природы различий между полами может снять многие конфликты, обеспечив нормальное развитие семейной жизни.

Незнание эволюционной роли пола затрудняет понимание многих связанных с ним объектов и явлений: мужских и женских генов, гормонов, хромосом, гамет, гонад, гениталий, признаков, функций, органов а также нескольких десятков понятий, производных от коренного понятия пола. Так например, пол считался скаляром, а половой диморфзм не имел смысла (знали, что мужчины в среднем выше женщин, но не знали, что это значит). Эволюционная теория пола, превратив пол в вектор, позволила “векторизовать” и вложить новый смысл во все производные. Тогда оказалось, что половой диморфизм—“компас” эволюции, половые хромосомы—вовсе не половые (многие виды имеют пол, без половых хромосом), а эко-эволюционные хромосомы (Геодакян, 1996,1998,2000). Половые гормоны, тоже не только половые, но и общесистемные. Эстрогены—вещества которые, расширяя норму реакции, удаляют систему от среды и замедляют эволюцию, а андрогены, наоборот,—сужая норму реакции, приближают к среде и ускоряют эволюцию (Геодакян, 2006).

Согласно Т. Куну, развитие науки проходит через последовательную смену парадигм (господствующих идей, взглядов и понятий). При этом накопление значительного числа аномалий противоречащих существующей парадигме свидетельствует о кризисе и необходимости смены парадигмы. О том же говорит и пролиферация теорий в области пола (Abraham, 1998).

Согласно эволюционной теории пола, более широкая норма реакции женского пола позволяет ему покинуть зоны отбора, превращает мономодальную популяцию в бимодальную, непосредственную “экологию” (контакт со средой),—в опосредованную: **среда → МП → ЖП** (где → поток информации) и синхронную эволюцию в **дихронную**: сначала мужской пол, потом, со сдвигом на много поколений женский пол. Это главное отличие эволюционной теории пола от всех других теорий, но настолько важное, что позволяет ставить вопрос о смене парадигм всех биологических теорий дарвинизма, менделизма и фундаментальной медицины.

Приложение А: Основные понятия и определения

Индуктивный путь развития биологии привел к тому, что в принципе одинаковые явления, в разных областях получили разные названия. Например, животные у которых самцы и самки являются отдельными, самостоятельными организмами, называются *раздельнополыми*, а аналогичные растения—*двудомными*. У животных *гермафродит*—это особь, производящая и яйцеклетки и сперматозоиды, причем яйца и спермии могут продуцироваться как одновременно, так и последовательно. Растение считается гермафродитом, если в его цветках развиваются и семяпочка и пыльца. Растение, на котором образуются и женские и мужские цветки, называется *однодомным*. Размножение без оплодотворения у животных—*партеногенез*, у растений—*апомиксис*. *Гетерохромосомы* при гетерогаметности мужского пола обозначают X, Y, а при гетерогаметности женского пола—Z и W. Такое положение усложняет понимание и сильно затрудняет поиски обобщений и создание теорий. Поэтому при обсуждении общебиологических теорий, одинаково пригодных и для растений и для животных, мы будем придерживаться, по возможности, более обобщенных понятий, терминологии и определений, которые приводятся ниже. Кроме того, некоторые понятия расшифровываются более подробно для облегчении понимания материала.

Система—среда

Система—выделенная из среды совокупность взаимодействующих элементов. Можно выделить два типа взаимодействий: между элементами системы (*внутренние*) и между элементами системы и средой (*внешние*). В зависимости от того, взаимодействия какого типа—внутренние или внешние, лежат в основе выделения системы, мы получим два диаметрально противоположных типа систем—*организменные* (эндосистемы) и *популяционные* (экзосистемы). *Популяционные* системы состоят из большого числа однотипных, взаимозаменяемых элементов, слабо связанных между собой. В систему их объединяет одинаковое отношение к среде. Поэтому между элементами таких систем господствуют больше конкурентные отношения и действует закон *отбора* (Дарвина). При элиминации слабых элементов идет отбор сильных и система выживает. *Организменные* системы состоят из относительно небольшого числа разнотипных и поэтому не взаимозаменяемых элементов, с сильными связями между ними, объединяющими их в систему. Между элементами такой системы господствуют больше коалиционные взаимоотношения (дополнительности). Организменные системы подчиняются закону *слабого звена* (Либиха)—при разрушении слабого звена выходит из строя вся система.

С выделением любой материальной системы автоматически появляется соответствующая *среда*, в которой существует эта система. Так как среда всегда больше системы, то эволюция системы диктуется изменениями среды. Среду можно описать набором факторов: температура, давление и различные концентрации (химических веществ, хищников, паразитов, жертв, особей своего и других видов). По каждому фактору есть определенный диапазон, внутри которого система может существовать. Совокупность таких диапазонов существования по разным факторам среды представляет *экологическую нишу* системы.

Экологическую нишу можно характеризовать, с одной стороны, числом факторов среды, к которым система чувствительна,—*мерность* ниши, с другой стороны, величиной диапазона существования системы по данному фактору—*ширина* ниши. Экологические ниши живых систем отличаются от экологических ниш неживых, физико-химических, прежде, всего своей многомерностью и, как правило, сравнительно малой шириной диапазонов по факторам среды. Иными словами, живые системы по сравнению с неживыми более чувствительны и требовательны к условиям среды. Но принципиальная разница между ними во взаимоотношениях со средой в том, что живая система, в отличие от неживой, взаимодействуя со средой, может изменить положение "приемлемого" диапазона в поле фактора среды, то есть адаптироваться (в широком смысле этого слова)—изменить свою экологическую нишу при изменениях среды—эволюционировать.

Поведение каждой системы необходимо рассматривать и описывать в поле соответствующего фактора среды, к которому система чувствительна. Для описания физико-химических фазовых переходов таким полем является температурное, для описания поведения ионов—электрическое. Только в соответствующем "пространстве" (координатах) у них "выразительное" поведение. Для живых систем такими координатами являются время и обобщенный фактор среды. Поэтому работу самовоспроизводящихся систем наглядно можно представить как "движение" в двумерном пространстве: время—обобщенный фактор среды. Одна составляющая движения, направленная вдоль координаты времени, представляет собой вектор передачи генетической информации от поколения к поколению. Она реализует связи между поколениями, внутренние взаимодействия системы, или тенденцию *наследственности*. Вторая составляющая движения, направленная вдоль обобщенной координаты факторов среды, представляет собой вектор экологических сдвигов. Она осуществляет связи со средой, внешние взаимодействия системы или тенденцию *изменчивости*.

На границах диапазона существования неживая система претерпевает фазовый (агрегатный) переход (кристаллизацию из жидкости в твердое тело, кипение жидкости с образованием пара). Живые системы на границах экологической ниши претерпевают аналогичный переход, только в отличие от фазовых переходов в неживой системе, которые обратимы (твердое тело ↔ жидкость ↔ пар), фазовый переход в живой системе необратим (жизнь → смерть). Следовательно можно говорить о фазе, или агрегатном состоянии жизни и смерти. Кроме того, в отличие от неживых систем, в экологической нише живых можно выделить внутри диапазона существования по данному фактору, центральную зону комфорта и периферийные, примыкающие к границам диапазона, две зоны дискомфорта, в которых организмы испытывает трудности, страдают от вредного фактора (мерзнут, голодают, болеют), в результате чего ухудшается их размножение. За зонами дискомфорта находятся зоны элиминации (граница между зонами дискомфорта и элиминации и есть граница экологической ниши системы) (**Рис**. 7.2, Глава 7).

Для обобщенного описания взаимоотношений системы со средой введем понятия *"пространство способностей"* (совокупность внутренних степеней свободы системы, или перечень внутренних потенциальных программ системы), *"пространство возможностей"* (совокупность внешних степеней свободы—характеристика среды) и *"пространство реализации"*—множество программ системы, которые реализуются в данных условиях (**Рис**. **А**.1) (Геодакян, 1970).

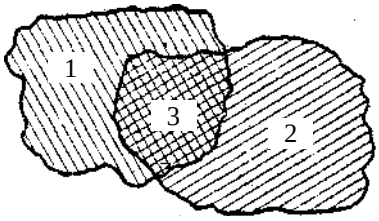


Рис. **А**.1 "Пространство способностей" (1), "пространство возможностей" (2) и "пространство реализации" (3) (Геодакян, 1970).

Ген—Признак

Признак (фен)—выделенное нами свойство или характеристика особи. Различают три типа признаков: количественные, качественные и альтернативные или булевы (“да”—“нет”). Средние популяционные значения количественных признаков можно получить, усредняя их значения у отдельных индивидуумов, для альтернативных и качественных признаков они представляют собой частоты встречаемости данного признака или градации признака в популяции.

Генотип—Фенотип

Генотип—совокупность генов данного организма, в отличие от генома, который характеризует вид, а не особь. Наряду с факторами внешней среды генотип определяет фенотип организма.

Фенотип—совокупность признаков организма, можно определить как “вынос” генетической информации навстречу факторам среды. Существенным свойством фенотипа является протяженность во времени. В первом приближении можно говорить о двух характеристиках фенотипа: а) число направлений выноса характеризует число факторов среды, к которым чувствителен фенотип,—назовем мерностью фенотипа; б) “дальность” выноса характеризует степень чувствительности фенотипа к данному фактору среды. В совокупности эти характеристики определяют богатство и развитость фенотипа. Чем многомернее фенотип и чем он чувствительнее, чем дальше фенотип от генотипа, тем он богаче. Если сравнить вирус, бактерию, аскариду, лягушку и человека, то богатство фенотипа в этом ряду растет.

Норма реакции

Норма реакции—способность генотипа формировать в онтогенезе, в зависимости от условий среды, разные фенотипы. Она характеризует долю участия среды в реализации признака. Чем шире норма реакции, тем больше влияние среды и тем меньше влияние генотипа в онтогенезе.

Один и тот же ген в разных условиях среды может реализоваться в 1, 2, несколько или целый спектр значений признака (фенов). В каждом конкретном онтогенезе, конечно, из этого спектра значений реализуется только одно. Точно так же один и тот же генотип в разных условиях среды может реализоваться в целый спектр, потенциально возможных фенотипов, но в каждом конкретном онтогенезе реализуется из этого спектра фенотипов только один. Под наследственной нормой реакции понимают максимально возможную ширину этого спектра: чем он шире, тем шире норма реакции. Фенотипическое значение любого количественного признака ($Ф$) определяется, с одной стороны, его генотипическим значением ($Г$), с другой стороны—влиянием среды $(С)$: $Ф = Г + С$. Если влияние среды выразить в виде доли (χ) от фенотипического значения, то есть $С = \chi * Ф$, то $Ф = Г / (1 - \chi)$. Если взять крайние значения фенотипа при максимальном влиянии среды, то:

$$\chi = 1 - (Г / Ф) = 1 - Н \qquad [\,10\,]$$

где $Н$—наследуемость.

Это и будет норма реакции по данному признаку. Значит норма реакции это та максимальная доля от фенотипического значения признака на которую может изменить признак среда. Это максимально возможная доля участия среды в определении признака.

Представим, что потомок получил от своих родителей генетическую информацию о росте будущего взрослого организма Г = 170 см. Это значит, что в обычных условиях среды рост взрослого организма будет Ф = 170 см. Если организм будет развиваться в крайне неблагоприятных условиях среды (будет голодать, мерзнуть и т. д.), то его рост будет меньше, скажем $Ф_{мин}$ = 160 см. Наоборот, если развитие будет происходить в максимально благоприятных условиях, то предельный рост будет $Ф_{макс}$ = 180 см. Следовательно, норма реакции по росту равна:

$$\chi = |(180 - 170) / 170| = |(160 - 170) / 170| = 1/17$$

Это значит, что признак “рост” на 15/17 определяется генотипом, а на 2/17—средой.

Если взять не рост, а группу крови или цвет глаз, то признак будет определяться полностью генотипом, а влияние среды будет ничтожно. Наоборот, если взять такие признаки как вес, поведенческие или психологические признаки, то влияние среды будет больше, а влияние генотипа, соответственно меньше, чем для роста. Например, при любых генетических задатках по лингвистическим способностям ребенок в неблагоприятной среде (отсутствие обучения) так и не научится говорить (Маугли Р. Киплинга).

Значит норма реакции по разным признакам разная и в принципе, может варьировать от 0 до 1. Чем больше число генов, определяющих признак, тем шире по нему норма реакции. В пределе норма реакции должна быть минимальна для моногенных (монолокусных) признаков и расти с ростом полигенности признака. Поскольку мы не можем измерить генотипическое значение признака, его можно заменить значением среднего фенотипа (Φ_{Aver}), то есть фенотипа организма, выращенного в обычной среде.

Норму реакции можно определить проведя следущий мысленный эксперимент. Возьмем три генетически идентичные зиготы, одну из них вырастим в обычных условиях среды, вторую—в максимально неблагоприятных условиях, а третью—в максимально благоприятных. Тогда

$$\chi = (\Phi_{Max} - \Phi_{Min}) / 2\ \Phi_{Aver} \qquad [\ 11\ ]$$

Таким образом норма реакции характеризует предел онтогенетической пластичности, максимально возможное отклонение фенотипа от генотипа. Иными словами, норма реакции это запас онтогенетической пластичности, который с возрастом организма уменьшается, независимо от того, используется он или нет.

Пол

Пол—это альтернативный признак, который отличает мужских и женских особей друг от друга, позволяет им производить разного типа гаметы и скрещиваться, то есть размножаться половым путем. К женскому полу мы относим особей, производящих крупные гаметы (*яйцеклетки*), к мужскому—мелкие гаметы (*сперматозоиды*). Аналогично любому другому признаку фенотипический пол, в принципе, определяется генотипом и средой, и можно говорить о генотипическом и фенотипическом поле, которые иногда могут не совпадать (генотипически мужская особь может иметь женский фенотип и наоборот). *Гермафродитными* мы будем считать особей, сочетающих в себе признаки обоих полов на уровне самостоятельного организма, например однодомные растения. *Гетерохромосомы* будем обозначать X и Y независимо от типа гаметности.

Определение пола

Пол может определяться внутренними (генетическими) либо внешними по отношению к развивающейся особи (средовыми) факторами. Среди внешних механизмов определения пола наиболее распространен температурный: при инкубации в одном интервале температур зиготы развиваются в самцов, при инкубации в другом—в самок. Помимо температуры, определение пола может зависеть от других внешних факторов—питания, освещения расположения в колонии и др.

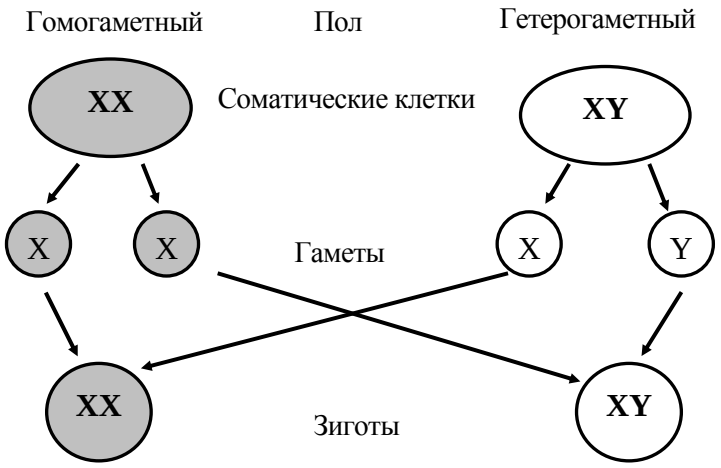
Половые хромосомы у растений и животных возникли не сразу. Первоначально, гены, определяющие пол, были локализованы в аутосомах. В процессе эволюции, накопление морфологических различий внутри такой пары аутосом привело к появлению половых хромосом. Среди многих видов двудомных растений половые хромосомы эволюционировали только у некоторых из них (Ming et al., 2007). Возможны различные способы хромосомного определения пола.

XX/XY определение пола. В настоящее время доказано и общепринято, что у животных, растений и человека хромосомный механизм является начальным механизмом, определяющим пол в момент оплодотворения (**Рис**. **П**2.).

У одного пола ядра всех соматических клеток содержат диплоидный набор аутосом 2А и две одинаковые половые хромосомы (XX). Поэтому все гаметы этого пола содержат по одной X-хромосоме. Это *гомогаметный* пол. У другого пола в каждой соматической клетке, помимо диплоидного набора аутосом 2А, содержатся две разные половые хромосомы X и Y. Поэтому у него два вида гамет: X- и Y-несущие. Это *гетерогаметный* пол.

Рис. П2.

Хромосомное определение пола



У большинства видов животных и растений гомогаметен женский пол, а гетерогаметен—мужской. Сюда относятся млекопитащие, большинство насекомых и многие рыбы. У растений—смолёвка белая (*Silene latifolia*), папайя (*Carica papaya*) и аспарагус (*Asparagus officianalis*).

Система XX/XY, также как и описанная ниже система ZZ/ZW, обеспечивает равновероятное появление особей мужского и женского пола в соотношении 1:1 при диплоидности самцов и самок.

"**Похоже**, **что основной план природы был сделать женщину**, **и что добавление** Y-**хромосомы производит вариацию**—**мужчину**."

Определение пола можно представить в виде эстафеты, которую хромосомный механизм передает недифференцированным гонадам, развивающимся в мужские или женские половые органы. При изучении роли половых хромосом в развитии гонад было показано, что определяющим у человека является наличие или отсутствие Y-хромосомы. При отсутствии Y-хромосомы происходит дифференциация гонад в яичники и развивается женщина. В присутствии Y-хромосомы развивается мужская система. Очевидно Y-хромосома производит вещество, стимулирующее дифференциацию яичек (Jost, 1970). "Похоже, что основной план природы был сделать женщину, и что добавление Y-хромосомы производит вариацию—мужчину" (Hyde, 1979).

Следующий этап эстафеты продолжают гормоны, определяющие процесс половой дифференциации плода и его анатомическое развитие. При рождении первая часть программы заканчивается. После рождения, эстафета переходит к факторам среды, которые завершают формирование пола—обычно, но не всегда в соответствии с генетическим полом.

Определение пола является сложным многостадийным процессом, который у человека зависит кроме биологических также от психосоциальных факторов. Это может приводить к возникновению гетеросексуального, бисексуального или гомосексуального поведения и образа жизни (Money, Ehrhardt, 1972).

ZZ/ZW определение пола. Система ZZ/ZW похожа на XX/XY. Отличие состоит в том, что в этой системе гомогаметен мужской пол, а гетерогаметен—женский. Такая система встречается у птиц, некоторых рептилий, рыб, бабочек и ручейников, а из растений—у земляники. Виды с мужской гетерогаметностью относят к типу *Drosophila,* а с женской—к типу *Abraxas* (см. Глава 5 **Табл**. 5.2).

X:A определение пола. В системе генного баланса пол определяется соотношением числа X-хромосом к числу аутосом. Такой тип встречается у представителей рода *Drosophila* и у некоторых растений (щавель (*Rumex*) и хмель (*Humulus*)) (Ming et al., 2007).

XX/X0 определение пола. При этом механизме определения пола один из полов (гомогаметный) обладает двумя X-хромосомами, в то время, как другой (гетерогаметный) только одной. Этот тип является разновидностью X:A механизма, так как при этом пол определяется также, как и у дрозофил: по соотношению числа X-хромосом и аутосом.

Гапло-диплоидное (геномное) определение пола. Гапло-диплоидный механизм определения пола широко распространен среди насекомых (более чем у 200 тыс. видов). При таком способе из оплодотворенных яиц получаются самки (или самки и самцы), а из неоплодотворенных развиваются только самцы. Гапло-диплоидный механизм регуляции пола позволяет регулировать время вывода самцов, а также их численность. Переход на гапло-диплоидный механизм определения пола дает огромные преимущества позволяя выявлять все вредные рецессивные гены, снижающие жизнеспособность и адаптационный потенциал вида. Их проявление приводит к гибели особей, носителей этих генов, что позволяет популяции освобождаться от “генетического груза”. Это придает геному насекомых удивительную пластичность, которая позволила им освоить почти все континенты.

Характеристики популяции

Для описания единичного объекта (элемента) необходимо привести перечень его свойств (признаков)—вес, размеры, форму, цвет. При описании множества однородных элементов появляется, прежде всего, еще одна новая характеристика—число элементов (N), а перечень признаков превращается в перечень распределений (дисперсий) по каждому признаку (σ).

Распределение признака в популяции можно описать средним значением признака (Δx) и его дисперсией, разбросом вокруг этого среднего. Следовательно, для описания *бесполой* или *гермафродитной* популяции, в первом приближении, достаточно трех величин: число особей, средние значения признаков и их дисперсии.

Если множество состоит из двух подмножеств (популяция, разделенная на два пола), то для описания его необходимо уже 6 характеристик. Однако можно рассматривать не сами характеристики подмножеств, а их комбинации попарно и свести описание двухкомпонентной системы к трем основным характеристикам: концентрации одного из элементов, отношению средних значений и дисперсий по данному признаку.

Основные характеристики *раздельнополой* популяции: соотношение полов (обычно концентрация мужских особей), дисперсия полов (отношение разнообразия у того и другого пола) и половой диморфизм (разность средних значений признака для мужского и женского пола). Эти параметры тесно связаны между собой и их можно выразить друг через друга. Например, соотношение полов можно представить как половой диморфизм по численности, а дисперсию полов—как половой диморфизм по дисперсии. Или, наоборот, половой диморфизм по признаку можно представить как соотношение полов среди особей, имеющих данное значение этого признака, а дисперсию полов—как соотношение полов особей с равным отклонением от нормы. Поэтому можно говорить о степени дифференциации полов, подразумевая под этим суммарный вклад всех трех параметров.

Соотношение полов. *Соотношение полов (СП)* обычно выражают количеством мужских особей, приходящихся на 100 женских, долей мужских особей или в процентах. Мы использовали последний способ:

$$СП = (N_M * 100\%) / (N_M + N_F) \qquad [\ 12\ ]$$

где N_M —количество мужских, NF —количество женских особей, $N_M + NF = N$ —общее количество особей.

В зависимости от стадии онтогенеза различают *первичное, вторичное и третичное* соотношение полов. Первичное—это соотношение полов в зиготах после оплодотворения; вторичное—соотношение полов при рождении и наконец, третичное—соотношение полов зрелых, способных размножаться особей популяции.

Оперативное соотношение полов (operational sex ratio) определяется отношением числа сексуально активных самцов к числу сексуально восприимчивых самок.

Половой диморфизм. Совокупность различий между мужским и женским полом. Удобно выделять половой диморфизм *(ПД)* по отдельным признакам, который можно выражать разными способами, например разностью средних значений признака у мужского *(M)* и женского пола *(F)*, нормированной к величине этого признака у женского пола, отношением значений признака или частот его встречаемости у мужского (p_M) и женского пола (pF), отношением разности значений признака (или частот) у мужского и женского пола к сумме этих значений:

$$ПД = (M - F) / F \qquad [\ 13\ ]$$

$$ПД = M / F \qquad [\ 14\ ]$$

$$ПД = p_M / p_F \qquad [\ 15\ ]$$

$$ПД = (M - F) * 100\% / (M + F) \qquad [\ 16\ ]$$

Последний вариант позволяет единым образом характеризовать половой диморфизм по всем типам признаков и дает симметричные оценки полового диморфизма по шкале -100% – +100% (-100% — признак встречается только у женского пола, 0 —нет полового диморфизма, +100% —признак чисто мужской).

Следует выделить понятия *генотипического* и *фенотипического* полового диморфизма. Организменный половой диморфизм имеет дискретный, альтернативный характер (“да”—“нет”), поскольку признак, лежащий в его основе, проявляется в фенотипе только одного пола, а в фенотипе другого пола отсутствует. Следовательно, фенотипическое распределение такого признака имеется только у одного пола. Генотипический же половой диморфизм таких признаков носит популяционный характер, поскольку генотипическое распределение их имеется, надо полагать, у обоих полов (то есть информация о яйценоскости породы есть как в генотипе курицы, так и петуха). В отличие от фенотипического полового диморфизма (который может быть организменным или популяционным), генотипический, по всей вероятности, всегда имеет популяционный характер, то есть по всем признакам, которые присущи только одному полу (в том числе, видимо, и по первичным половым признакам), генотипическая информация имеется у обоих полов. То есть можно говорить о генотипическом распределении признака яйценоскости (потенциальной) у петухов и удойности или жирномолочности у быков.

Дисперсия полов. По аналогии с соотношением полов для разных стадий онтогенеза можно выделить также вторичные и третичные половой диморфизм и дисперсии полов. Поскольку дисперсия и половой диморфизм связаны с признаками, а в зиготе большинство признаков ещё в потенции, первичные характеристики имеют смысл только для соотношения полов. В онтогенезе не все признаки проявляются с самого начала как пол, большинство проявляется с возрастом (рост, вес, интеллект). Поэтому, говоря о первичных и вторичных характеристиках или признаках надо понимать те потенции, из которых будет реализован признак во взрослой дефинитивной стадии.

Приложение Б: Принцип сопряженных подсистем

С выделением любой материальной системы автоматически появляется соответствующая среда, в которой существует эта система. Поскольку среда всегда больше системы, то эволюция системы диктуется изменениями среды.

Идея эволюции подразумевает два главных и, в известном смысле, альтернативных аспекта: **сохранения** и **изменения**. Для лучшей реализации только первого аспекта—сохранения—системе выгоднее быть устойчивой, стабильной, неизменяемой, то есть быть по возможности “дальше” (не в геометрическом смысле, а в информационном) от разрушающих факторов среды (**Рис**. **Б**.1). Однако эти же факторы одновременно несут полезную информацию о направлении изменений среды. И если системе необходимо приспособиться к ним, измениться согласно изменениям среды (второй аспект), то она должна быть чувствительной, лабильной и изменчивой, то есть быть по возможности “ближе” (в информационном смысле) к вредным факторам среды. Следовательно, имеет место конфликтная ситуация, когда системе с одной стороны надо быть “подальше” от среды, а с другой—“поближе”.

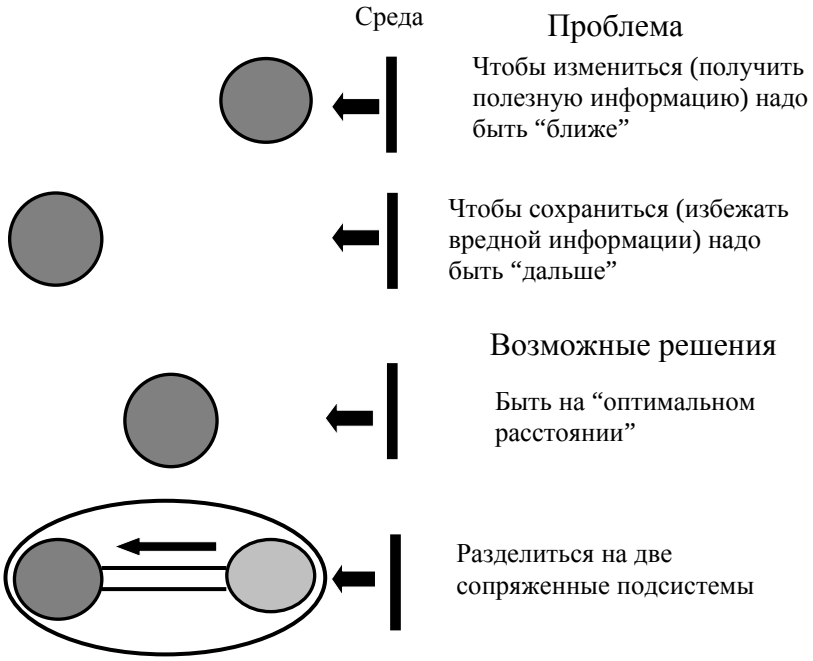


Рис. **Б**.1 Взаимоотношение системы со средой

Первое возможное решение: системе целиком быть на некотором оптимальном “расстоянии” от среды. Второе решение: дифференцироваться на две сопряженные подсистемы, одну убрать “подальше” от среды, а другую выдвинуть “поближе”. Второе решение в какой-то мере снимает конфликт и повышает устойчивость системы в целом. Поэтому, можно ожидать, что среди эволюционирующих, адаптивных систем, структуры, состоящие из двух сопряженных подсистем, должны встречаться довольно часто. Этот вывод лежит в основе новой концепции.

ПРИНЦИП СОПРЯЖЕННЫХ ПОДСИСТЕМ

ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ АДАПТИВНЫХ СИСТЕМ, ЭВОЛЮЦИОНИРУЮЩИХ В ИЗМЕНЧИВОЙ СРЕДЕ, НА ДВЕ СОПРЯЖЕННЫЕ ПОДСИСТЕМЫ С КОНСЕРВАТИВНОЙ И ОПЕРАТИВНОЙ СПЕЦИАЛИЗАЦИЕЙ, ПОВЫШАЕТ ИХ УСТОЙЧИВОСТЬ.

В таком общем виде концепция справедлива для эволюционирующих, адаптивных систем независимо от их конкретной природы—биологических, технических, игровых или социальных. Во всех случаях когда система вынуждена следить за “поведением противника” (среды) и в соответствии с этим строить свое “поведение”, дифференциация, разделение служб на консервативную и оперативную повышает устойчивость. Армия выделяет разведывательные отряды и посылает их в разные стороны навстречу противнику. Корабль имеет киль (консервативная служба) и отдельно руль (оперативная), самолет—постоянные плоскости и элероны; ракета—стабилизаторы и рули.

До появления сопряженных подсистем главный управляющий эволюцией поток информации шел непосредственно от среды к системе: **E → S**. После появления оперативных подсистем они первыми получают информацию от среды: среда → оперативная → консервативная подсистемы, **E → o → k**. Поэтому **новая подсистема всегда является оперативной и возникает между консервативной подсистемой и средой.**

Эволюционная роль всех оперативных подсистем в сопряженных дифференциациях (белков, фенотипа, мужского пола) буферная, **посредническая**—это генетическая информация, вынесенная навстречу среде (отбору) для заблаговременного получения экологической информации **главными**, **более древними** консервативными подсистемами (ДНК, генотипом, женским полом).

Структура самовоспроизводящихся живых систем

Самым фундаментальным признаком живых систем является их способность к самовоспроизведению. Поэтому самовоспроизводящиеся системы занимают центральное место среди биологических систем.

Рассмотрение структур основных самовоспроизводящихся систем: нуклеопротеида, клеточного ядра, клетки, организма и популяции показывает, что внутри каждой из этих систем можно увидеть четкую дифференциацию на две сопряженные подсистемы. В популяции это два пола, в организме два вида клеток: половые и соматические, в клетке—ядро и цитоплазма, в ядре—хромосомы двух сортов: аутосомы и половые хромосомы, в нуклеопротеиде (хромосома, ген, вирус)—два типа молекул: нуклеиновая кислота и белок.

Случайно ли это? Или в основе этой дифференциации действительно лежит принцип, о котором идет речь? Ведь существуют аналогичные системы без указанной дифференциации: популяции без половой дифференциации (бесполые, партеногенетические или гермафродитные), организмы без разделения на сому и гаметы, клетки без дифференциации ядра и цитоплазмы, ядра без половых хромосом. Однако почему-то во всех прогрессивных в эволюционном смысле, системах наблюдается дифференциация на две сопряженные подсистемы, в основе которой лежит специализация этих подсистем по *внутренним* и *внешним* взаимодействиям. Во всех парах можно выделить одну подсистему внутреннюю, специализированную по эволюционной задаче **сохранения** *(С)*, и внешнюю—специализированную по другой главной эволюционной задаче **изменения** *(И)* системы (**Табл**. **Б**.1). Во-первых, консервативный и оперативный аспекты эволюции—два главных ее непременных условия. Если одно из них отсутствует, то нет эволюции: система либо исчезает, либо стабильна. Во-вторых, отношение *И/С* характеризует эволюционную пластичность системы. В-третьих, эти условия альтернативны: чем больше *И*, тем меньше *С* и,

наоборот, так как они дополняют друг друга до единицы: $C + И = 1$. Поэтому, без специализации подсистем, системе приходится выбирать некий компромиссный оптимум *И/С*, в то время, как при их специализации можно максимизировать одновременно и то и другое.

Табл. Б.1 Некоторые информационные бинарные сопряженные подсистемы

Система	Подсистемы	
	Консервативная	Оперативная
Нуклеопротеид	ДНК (РНК)	Белок
Ген (в организме)	Доминантный (А)	Рецессивный (а)
Ген (в популяции)	Гетерозигота (Аа)	Гомозиготы (АА, аа)
Геном	Аутосомы	Гоносомы
Клетка	Ядро	Цитоплазма
Мозг (низ—верх)	Подкорка	Кора
Мозг (зад—перед)	Затылочный отдел	Лобный отдел
Мозг (правое—левое)	Правое полушарие	Левое полушарие
Организм (морфология)	Левая половина	Правая половина
Организм (генетика)	Гаметы	Сома
Организм (физиология)	Эстрогены	Андрогены
Особь	Генотип	Фенотип
Популяция	**Женский пол**	**Мужской пол**
Общество	Правши	Левши

Выделение внутренних и внешних подсистем необходимо понимать не в геометрическом (морфологическом) смысле, а в информационном, то есть потоки информации от среды о происшедших изменениях в ней попадают сначала во внешние подсистемы, а потом уже во внутренние.

В терминах кибернетики одна подсистема это “постоянная память” системы (женский пол, гаметы, ядро, аутосомы, ДНК), в то время как другая—“оперативная память” (мужской пол, соматические клетки, цитоплазма, половые хромосомы, белки) (**Рис. Б.2**).

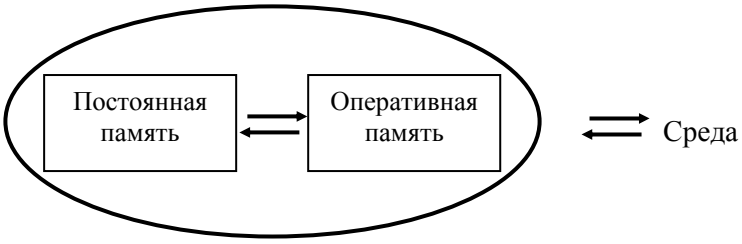


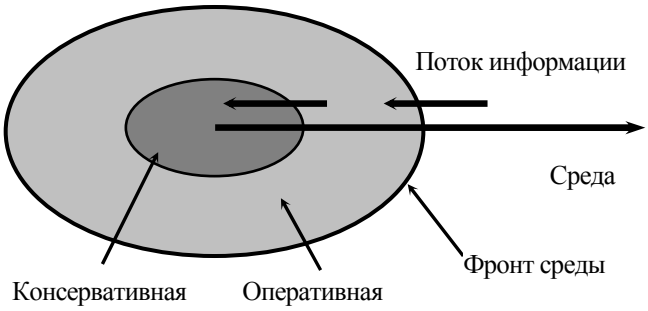
Рис. Б.2 Постоянная и оперативная “память” системы (Геодакян, 1972).

Взаимоотношения системы со средой

Дифференциация системы на постоянную и оперативную память создает структуру “стабильного ядра” и “лабильной оболочки” в информационных взаимоотношениях системы со средой (**Рис**. **Б**.3). Если рассматривать потоки, передающие генетическую информацию от поколения к поколению, то емкости постоянной памяти образуют осевую (генетическую) линию, тогда как емкости оперативной памяти составляют боковую (экологическую) линию, “вынос” части информации навстречу факторам среды.

Рис. **Б**.3

По оси “система-среда” система разделяется на “стабильное ядро” и “лабильную оболочку”



Центростремительные потоки информации, поступающие от среды, попадают сначала в оперативную память системы, преобразуются там, подвергаются отбору, и только после этого часть информации попадает в постоянную память (**Рис**. **Б**.3). Такая структура систем предполагает существование каких-то барьеров между подсистемами, препятствующих смешению всей информации. Описанный способ хранения генетической информации, в двух объемах, сообщающихся между собой каналом связи контролируемого сечения, повышает устойчивость системы.

Для обеспечения информационного контакта системы со средой в основном через оперативную память, необходимо, чтобы элементы оперативной памяти обладали большей дисперсией признаков по сравнению с элементами постоянной памяти, то есть первые должны быть разнообразнее вторых.

Осуществление преимущественного контакта среды с оперативной памятью за счет сдвига средних значений признаков, а не за счет разной дисперсии признаков не решает задачу в случае альтернативных признаков. Например, одна и та же особь может быть одновременно и жаростойкой и морозостойкой (неальтернативный признак), но не может быть одновременно и крупной и мелкой (альтернативный признак).

Отставание консервативной подсистемы от оперативной

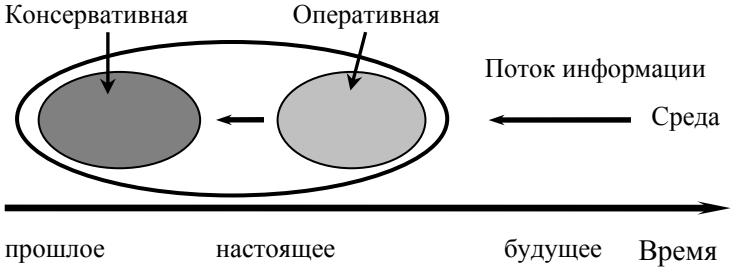
Необходимость переработки новой информации в оперативной памяти, до того как она сможет попасть в постоянную, делает постоянную память системы инерционной. Инерционность постоянной памяти, её отставание от оперативной в получении новой информации от среды придает ей и её элементам черты **совершенства**. Напротив, элементы оперативной памяти приобретают черты **прогрессивности**. Рассматривая эволюцию системы во временно́м аспекте, можно сказать, что оперативная подсистема содержит новые признаки, которые в будущем перейдут в консервативную. Поэтому оперативную подсистему можно считать эволюционным “авангардом” системы (**Рис**. **Б**.4).

Такое разделение и специализация подсистем по альтернативным задачам сохранения и изменения обеспечивает оптимальные условия для реализации основного метода эволюции живых систем— метода отбора, то есть в известном смысле метода проб и ошибок. С сосредоточением проб в

оперативной памяти там же локализуются и ошибки и находки. Это дает возможность системе **пробовать различные варианты решения эволюционных задач без риска закрепления неудачных решений**.

Рис. **Б**.4

По оси времени оперативную подсистему можно рассматривать как “авангард” по сравнению с консервативной.



Примеры бинарно-сопряженных подсистем

ДНК — белки. Рассматривая нуклеопротеид как систему, с подсистемами ДНК и белок, можно видеть, что ДНК более стабильна. О большей лабильности белков по сравнению с ДНК говорят температуры их денатурации, которые у белков значительно ниже, чем у ДНК. Смысл дифференциации—окружить более устойчивые к факторам среды молекулы ДНК менее устойчивыми белками. Например, если температура денатурации ДНК примерно 65°С, а белков—около 45°С, то вирус, представляющий собой ДНК в белковой оболочке, денатурирует при 45°С, то есть благодаря сопряженному с ней белку нечувствительная к 45°С ДНК становится чувствительной. Значит, белок является информационным посредником между ДНК и средой, способным “предупредить” заблаговременно о наступлении жары. Другие белки позволяют ДНК “ощущать” холод, третьи—“видеть”, “слышать” и таким образом “узнавать” об опасностях среды.

Морфологическое строение известных нуклеопротеидов вирусов также говорит о том, что ДНК (или РНК у некоторых вирусов) в них представляет “ядро”, а белки—“оболочку”. Поэтому со средой прежде всего взаимодействуют белки и поток информации должен быть **среда ↔ белок ↔ ДНК**. Поток информации ДНК → белок хорошо изучен, он осуществляет синтез белков и определяет поведение системы. Существование обратного потока информации: среда → белок → ДНК, и в частности звена белок → ДНК, долгое время вообще отрицалось. Однако существуют факты, которые трудно объяснить, не допустив наличия переноса информации от белков к ДНК. К ним можно отнести прежде всего явления, связанные с образованием адаптивных ферментов и антител.

Аутосомы—половые хромосомы. Дифференциация на аутосомы и половые хромосомы существует не у всех видов. Кроме того, между хромосомами нет видимых барьеров. Однако в пользу взгляда на аутосомы и половые хромосомы как на постоянную и оперативную память ядра свидетельствуют многие факты. Эволюционно половые хромосомы значительно “моложе” аутосом и произошли из них, а Y-хромосома на 20–80 тыс. лет моложе X-хромосомы. Отмечена большая лабильность и изменчивость половых хромосом по сравнению с аутосомами. Среди ядер с ненормальным числом хромосом подавляющее большинство составляют отклонения, связанные с половыми хромосомами (у человека известен даже набор XXXXY (Штерн, 1965)). При действии ультразвука прежде всего разрушаются половые хромосомы. Радиоактивные вещества метят половые хромосомы интенсивнее аутосом (в особенности Y-хромосому). По дисперсии размеров половые хромосомы (прежде всего Y-хромосома) также превосходят аутосомы. Есть указания на преимущественно периферическое расположение половых хромосом в ядре у человека (Barton et al., 1964). Подробнее смотри (Геодакян, 1996а; 1998а; 2000).

Ядро—цитоплазма. На клеточном уровне организации бросается в глаза прежде всего дифференциация на ядро и цитоплазму. Морфология клеток делает довольно очевидными соотношения между ядром, цитоплазмой и средой, как в смысле последовательности попадания

информации (среда → цитоплазма → ядро), так и в смысле большего разнообразия цитоплазм (клетки разных тканей) и однообразия ядер. Показано, что ядра в любой клетке организма (по крайней мере у определенных видов) содержат всю генетическую информацию (постоянная память), в то время как цитоплазма клетки определяет специализацию данного сорта клеток (оперативная память), определяет, какую часть генетической информации необходимо извлечь из ядра в каждом отдельном случае.

Гаметы—соматические клетки. На организменном уровне организации элементами являются клетки. Клетки организма делятся на гаплоидные (гаметы) и диплоидные (соматические). Прежде всего обращает на себя внимание большое разнообразие (морфологическое и физиологическое) соматических клеток по сравнению с однообразием гамет. Очевидна также специализация этих подсистем в осуществлении задач наследственности и изменчивости. Гаметы представляют консервативную тенденцию, а соматические клетки, наоборот, тенденцию изменчивости. Потоки информации от среды в течение всей жизни воспринимают соматические клетки (организмы растут, развиваются, стареют), и только после переработки в оперативной памяти, итоговая информация может попасть в постоянную память, в гаметы (за счет элиминации, дискриминации или предпочтения данной особи или путем передачи каких-либо мутагенных влияний).

Асимметрия мозга. Подробнее смотри (Геодакян, 1980; 1992; 1993).

Общество (правши—левши). Дифференциация общества на правшей и левшей создает два поведенческих режима (психики): консервативный режим правшества—психология сохранения (аналог женского пола), и оперативный режим левшества—реформаторская психология изменения, поиска нового, (аналог мужского пола). Первые максимально приспособлены к оптимальной (стабильной) среде, вторые—к экстремальной. Подробнее смотри (Геодакян, 2003; 2005).

* * *

Сопряженные пары подсистем не исчерпываются только приведенными структурами. Уже сейчас можно привести (или возможно, что будут открыты в будущем) и другие самовоспроизводящиеся системы, построенные аналогичным образом. Между парами бактерия—фаг, ген—признак и другими существуют, видимо, во многих отношениях такие же взаимоотношения.

Дифференциация на сопряженные подсистемы имеет место не только в самовоспроизводящихся структурах, но также во многих биологических рабочих системах и вообще во всех эволюционирующих, следящих системах. Например, такие биологические системы, как кофермент—апофермент, антиген—антитело, правое—левое полушария и подкорка—кора головного мозга, симпатическая—парасимпатическая вегетативная нервная система и другие обладают чертами, характерными для постоянной и оперативной памяти.

Принцип сопряженных подсистем лежит также в основе дифференциации некоторых социальных институтов: государственный аппарат—правительство, производство—наука, больница—поликлиника, школа—вуз. Отмечались, например, аналогичные соотношения между наукой и производством, с одной стороны, и взаимоотношениями подсистем в популяции—с другой (Гуревич, 1966). Такие черты науки, как большее разнообразие направлений, относительная лабильность, право на поиск, с вытекающими отсюда надеждой находок и риском ошибок, придают ей свойства прогрессивности (оперативная память). Напротив, меньшая дисперсия направлений, относительная стабильность и инерционность, требование рентабельности, придают производству черты совершенства (консервативная память). Можно думать, что для всех эволюционирующих систем, тесно связанных со средой, такая дифференциация повышает устойчивость и способствует их дальнейшей эволюции. Значимость принципа сопряженных подсистем признается все больше и больше (Белкин, 2000) и он начинает применяться для системного анализа проблем биологии (Алексахин, Ткаченко, 1977), социологии (Гилинский, 2007), управления (Лазуткин, 2011), и культуры (Тишкина, 2010).

Приложение В: Рисунки и Таблицы

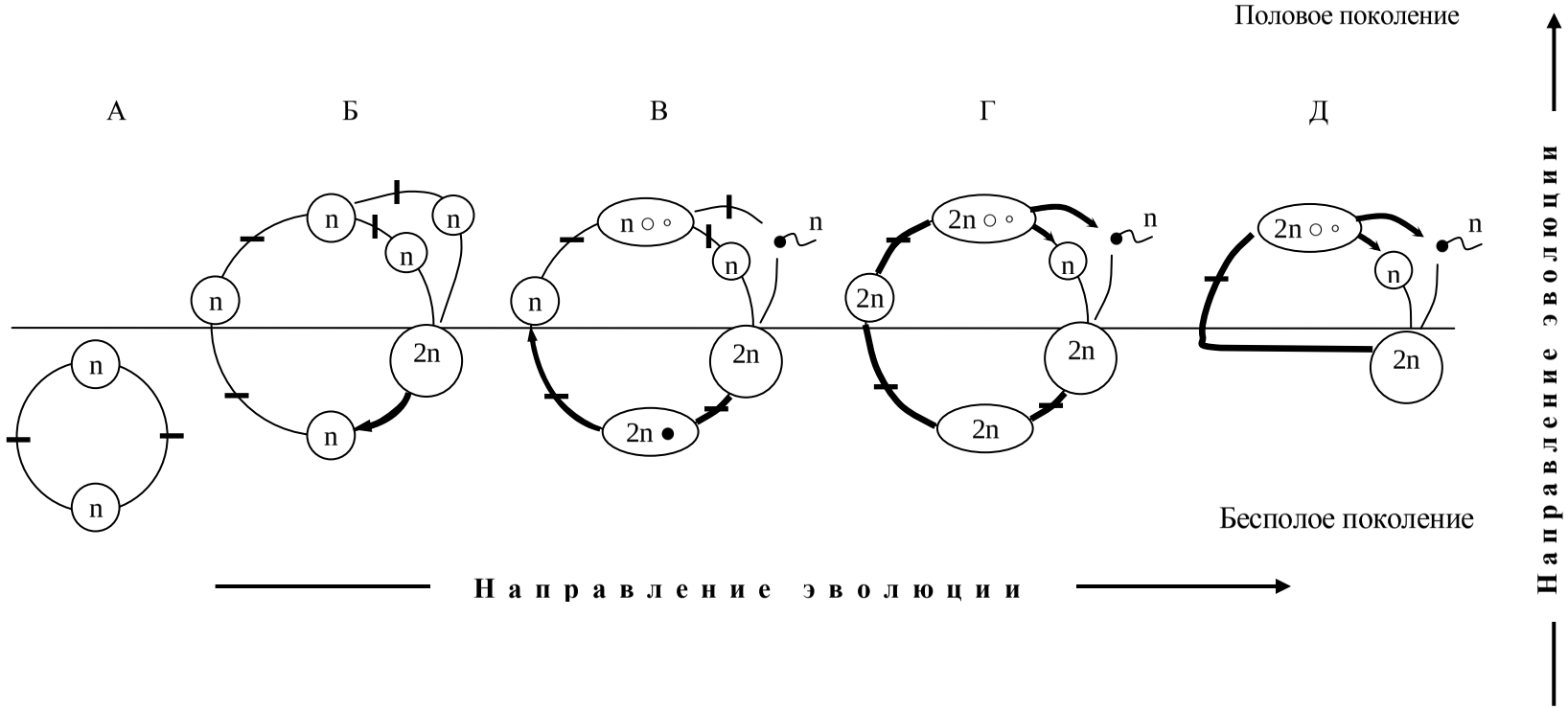


Рис. 6.3 Эволюция размножения (Геодакян, Геодакян, 1986). А—только бесполое размножение; Б, В, Г—чередование бесполого и полового поколений; Д—— только половое размножение. ▬ - 2n—Диплоидная фаза цикла, ─ - n—Гаплоидная фаза цикла, ▬▶ —Мейоз, ─┃─ —Митоз, ● —Спора,

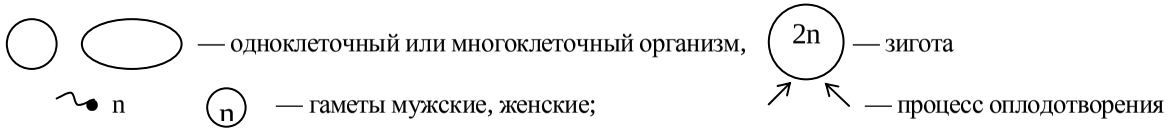


Табл. 2.1 **Половой диморфизм по основным причинам смерти** (**США**, 1967 **г**.)*

Причина смерти	Смертность на 100 000		Соотношение полов, % ♂♂
	мужчин	женщин	
Опухоли дыхательной системы	50.1	8.5	85.5
Другие болезни дыхательной системы (71% эмфизема)	24.4	5.0	83.0
Цирроз печени	18.5	9.1	67.0
Атеросклероз, включая болезни сердца	357.0	175.6	67.0
Симптомы старости и болезней	14.9	8.3	64.2
Пневмония исключая новорожденных	32.3	19.5	62.4
Другие болезни сердца	17.9	11.1	61.7
Другие болезни сосудистой системы	18.2	11.1	62.1
Опухоли органов пищеварения и брюшины	53.0	36.2	59.4
Все остальные болезни	32.4	22.4	59.1
Опухоли других и неопределенных мест	20.5	14.7	58.2
Родовые повреждения, постнатальная асфиксия и ателектаз	11.9	8.4	58.6
Некоторые болезни раннего детства	29.2	21.6	57.5
Другие болезни, особенно раннего детства и юношества	15.3	11.7	56.7
Неревматический хронический эндокардит и повреждения миокарда	26.8	20.5	56.7
Общий атеросклероз	17.2	14.8	53.8
Повреждения сосудов, влияющие на центральную нервную систему	96.3	83.3	53.6
Гипертоническая болезнь	22.3	22.2	50.1
Опухоли гениталий	17.9	20.1	47.1
Сахарный диабет	14.9	16.8	47.0
Опухоли груди	0.2	24.6	0.8
Все случаи:	**891.2**	**565.5**	**61.2**

*—Включены все причины смерти, дающие вклад более 1%.

Табл. 4.3 **Соотношение полов при злокачественных новообразованиях и врожденных пороках развития (сводные данные мировой статистики) (из Раевский, Шерман**, 1976 **с изменениями**).

Системы и органы	Филогенетическая “новизна” органа и системы	Локализация органа в пределах системы	Соотношение полов, ♂♂ : ♀♀		Врожденный порок
			По раку	По порокам**	
Нервная система	Относительно древняя				
Головной мозг			1.21* 1.28***	0.54 0.57	Анэнцефалия Черепно-мозговые грыжи
Спинной мозг	Новый		1.27*	0.73	Спинно-мозговые грыжи
Периферические нервы	Древние		1.04*		
Система дыхания	Новая		0.68*		
Гортань	Новый	Вход системы	11.66* 9.1***		
Легкие	Новый	Внутреннее звено	6.09* 6.66***	0.73	Агенезия Аплазия Гипоплазия легкого
в том числе:					
центральный рак			11.05*		
периферический рак			7.7*		
бронхиолярный рак			0.75*		
Пищеварительная система	Древняя		1.3*	1.5	Все органы пищеварительной системы
Язык	Относительно новые	Вход системы	3.09* 2.3***		

Продолжение на следующей странице

Продолжение Табл. 4.3

Системы и органы	Филогенетическая “новизна” органа и системы	Локализация органа в пределах системы	Соотношение полов, ♂♂ : ♀♀		Врожденный порок
			По раку	По порокам**	
Пищевод			3.1* 2.8***	1.3 0.7	Атрезия пищевода Дивертикулы пищевода
Желудок	Относительно новые		1.7* 2.0***	0.7	
Тонкая кишка	Древние	Внутреннее звено	1.1*	1.03 м >> ж	Атрезия тощей кишки Меккелев дивертикул
Толстая кишка			0.8* 1.0***	1.50 м >> ж	Дивертикулы толстой кишки. Болезнь Гиршспрунга
Прямая кишка	Относительно новый	Выход	1.3* 1.5***	1.55	Атрезия
Выделительная система	Относительно древняя		1.9*		
Почки	Относительно древний	Внутреннее звено	1.5* 1.8***	2.60 2.10	Агенезия почек двусторонняя односторонняя
Лоханки	Новые	Выход системы	1.75*		
Мочевой пузырь			2.58* 3.57***	2.07	Экстрофия мочевого пузыря
Система тканей внутренней среды	Древняя	Внутреннее звено	1.34*		Синдром Марфана
Кости (остеосаркомы)			1.56* 1.52***	0.19 0.87	Врожденная дисплазия тазобедренного сустава Недоразвитие берцовой и бедренной костей

Продолжение на следующей странице

Окончание Табл. 4.3

Системы и органы	Филогенетическая “новизна” органа и системы	Анатомическая локализация органа в пределах	Соотношение полов, ♂♂ : ♀♀		Врожденный порок
			По раку	По порокам**	
Хрящ (хондросаркомы)	Относительно новый		1.45***		
Клетки крови (лейкозы)			1.45***		
Мышцы гладкие (лейомиосаркомы)	Древний		0.48*		
Поперечно-полосатые мышцы (рабдомиосаркомы)	Относительно новый		1.12*		
Синовиальная ткань (саркомы)	Относительно новый		1.24* 1.20***		
Жировая ткань	Относительно новый		1.30*		
Сосуды (ангиосаркомы)			.97*		
Соединительная ткань (фибросаркомы)	Древний		1.09*		
Эндокринная и репродуктивная системы	Относительно древняя		0.18*		
Гипофиз	Новый		1.71*		
Щитовидная железа	Относительно древний		0.41* 0.43***		Врожденный кретинизм
Кора надпочечников	Относительно новый		1.49*		
Гонады (яички / яичники)	Относительно древний		0.09*		Пороки половых органов

Авторы: *—Cancer Incidence in Finland, 1971a; Cancer Incidence in Sweden, 1971b; Doll et al., 1966, 1970; Dorn, Culter, 1955.
—Адриановский, 1969; Conway, Wagner, 1965; Hay, 1971; Kurland et al., 1973. *—Ashley, 1969.

Табл. 4.5 **Изменение в скоростях смертности от рака различной локализации, скорректированные по возрасту** (**Япония**, 1950-1971 **гг**.) (Segi, 1973).

Локализация	Средняя смертность на 100 000		Соотношение полов, % ♂♂	Изменения в скорости за (1970–1971)/(1950–1951)		Соотношение полов, % ♂♂
	Мужчины	Женщины		Мужчины	Женщины	
Гортань	1.60±0.12	0.39±0.10	4.1	0.88	0.48	1.8
Пищевод	7.1±0.039	2.2±0.1	3.2	1.18	0.88	1.3
Легкие	9.70±4.67	3.41±1.84	2.8	6.13	5.06	1.2
Ротовая полость и глотка	1.37±0.08	0.63±0.03	2.2	1.14	0.89	1.3
Мочевой пузырь	1.95±0.43	0.93±0.16	2.1	1.96	1.75	1.1
Желудок	67.97±1.91	39.6±1.4	1.7	0.96	0.93	1.0
Печень	14.03±1.14	8.6±1.2	1.6	1.0	0.78	1.3
Поджелудочная железа	3.08±1.49	1.94±0.85	1.6	5.38	4.88	1.1
Кожа	0.87±0.06	0.64±0.06	1.4	0.90	0.88	1.1
Лейкемия	3.14±0.71	2.37±0.62	1.3	2.18	2.41	0.9
Прямая кишка	4.55±0.43	3.43±0.25	1.3	1.29	1.23	1.0
Тонкий кишечник	2.97±0.63	2.98±0.5	1.0	1.69	1.42	1.2
Щитовидная железа	0.20±0.07	0.41±0.12	0.5	2.55	2.67	1.0
Все опухоли	**131.4±11.4**	**93.8±2.0**	**1.4**	**1.29**	**1.01**	**1.3**

Табл. 4.7. Соотношение полов больных с врожденными пороками

Врожденный порок	Соотношение полов, ♂♂ : ♀♀	Авторы
Пороки с преобладанием женского пола		
Врожденный вывих бедра	0.19 0.20 0.13 * 0.27 **	Раевский, Шерман, 1976. Montagu, 1968. Cui, et al. 2005. Riley, Halliday, 2002
Анэнцефалия	0.53 0.5 0.64 **	Раевский, Шерман, 1976 WHO (reports), 1966 Riley, Halliday, 2002
Черепно-мозговые грыжи	0.56	Раевский, Шерман, 1976
Аплазия легкого	0.66	
Спинно-мозговые грыжи	0.71	
Дивертикулы пищевода	0.71	
Желудок	0.71	
Нейтральные пороки		
Недоразвитие берцовой и бедренной костей	0.83	Раевский, Шерман, 1976
Спина бифида	0.91 **	Riley, Halliday, 2002
Атрезия тощей кишки	1	Раевский, Шерман, 1976
Микроцефалия	1.19 **	Riley, Halliday, 2002
Атрезия пищевода	1.3 1.5 **	Раевский, Шерман, 1976 Riley, Halliday, 2002
Гидроцефалия	1.32 **	Riley, Halliday, 2002

Продолжение на следующей странице

Окончание Табл. 4.7

Врожденный порок	Соотношение полов, ♂♂ : ♀♀	Авторы
Пороки с преобладанием мужского пола		
Дивертикулы толстой кишки	1.5	Раевский, Шерман, 1976
Атрезия прямой кишки	1.5 2.0 **	Раевский, Шерман, 1976 Riley, Halliday, 2002
Агенезия почек односторонняя	2 2.1 **	Раевский, Шерман, 1976 Riley, Halliday, 2002
Экстрофия мочевого пузыря	2	Раевский, Шерман, 1976
Заячья губа	2 1.47 **	Montagu, 1968 Riley, Halliday, 2002
Агенезия почек двусторонняя	2.6	Раевский, Шерман, 1976.
Врожденные пороки мочеполовой системы	2.7 *	Cui, et al. 2005.
Пилоростеноз	5 5.40 *	Montagu, 1968. Cui, et al., 2005.
Меккелев дивертикул	Чаще у мальчиков	Раевский, Шерман, 1976.
Врожденный мегаколон (Болезнь Гиршспрунга)	Чаще у мальчиков	Раевский, Шерман, 1976.
Все пороки развития	**1.29** *	Cui, et al., 2005.

*— данные Куи (Cui, et al., 2005) получены на разнополых близнецах. **— данные за период с 1983–1994 гг.

Табл. 9.1 **Структура полового диморфизма**, **характеристики форм** (**Геодакян**, 2000).

Характеристика	Половой диморфизм (**ПД**)		
По форме ПД	**Репродуктивный** (**РПД**)	**Эволюционный** (**ЭПД**)	
По фазе ЭПД		**Модификационный** (**МПД**)	**Селекционный** (**СПД**)
По основе (определяют)	**Фенотипический (ФПД)** (общие гены, разные гормоны)		**Генотипический** (**ГПД**) (разные гены и гормоны)
Локализация генной основы (общность)	Аутосомная (общая для мужского и женского пола)		Гоносомная (разная для мужского и женского пола)
Может быть по признакам (примеры)	половым, репродуктив-ным, стабильным (гамет, гонад, гениталий, молочных желез)	любым адаптивным (толщины жирового слоя, густоты шерсти, обучаемости и др.	любым эволюционирующим (размеров, пропорций, количественных признаков)
Результат изменения (механизм)	мужского и женского пола в эмбриогенезе (дифференциации)	женского пола в онтогенезе (модификации)	мужского пола в филогенезе (элиминации, отбора)
Ранг (отношения).	Конститутивный (первичный)	промежуточный, (вторичный).	Факультативный (третичный)
Зависимость	независимый	зависит от РПД	зависит от РПД, МПД
Время существования	постоянный в филогенезе	возникает в каждом онтогенезе	фаза эволюции признака в филогенезе
Цель, назначение, функция	создать два пола	убрать женский пол из зон отбора	обеспечить дихронную эволюцию мужского пола

Табл. 10.1 **Половой диморфизм и онтогенетическая динамика признаков человека** (**Геодакян**, 1983,1984).

Признак	Форма признака				Авторы
	Женская	Мужская	Ювенильная	Дефинитивная	
Относительная длина:					Харрисон и др., 1968
ног	Меньше	Больше	Меньше	Больше	
предплечья	«	«	«	«	
4-ого/2-ого пальцев	«	«	«	«	
Головной индекс	«	«	«	«	Гинзбург, 1963; Рогинский, Левин, 1955
Окружность зубной дуги	«	«	«	«	
Эпикантус	Четче	Сглажен	Четче	Сглажен	Рогинский, Левин, 1955
Горбатая спинка носа	Реже и слабее	Чаще и сильнее	Реже и слабее	Чаще и сильнее	
Обволошение тела и лица	Меньше	Больше	Меньше	Больше	
Обволошение головы	Больше	Меньше	Больше	Меньше	
Число эритроцитов	Меньше	Больше	Меньше	Больше	Харрисон и др., 1968
Частота пульса	Больше	Меньше	Больше	Меньше	Пульс, 1962
Скорость опорожнения желчного пузыря	Меньше	Больше	Меньше	Больше	Желчный пузырь, 1978
Асимметрия мозга	«	«	«	«	Searle, 1972
Время реакции	Больше	Меньше	Больше	Меньше	Бойко, 1964
Ощущение горького вкуса фенилтиомочевины	Чаще и сильнее	Реже и слабее	Чаще и сильнее	Реже и слабее	Харрисон и др., 1968
Обоняние	Сильнее	Слабее	Сильнее	Слабее	

Табл. 11.1 **Наследование новых признаков реципрокными гибридами** (**Геодакян**, 1979).

Признак	Исходные породы		Прямое скрещивание		Обратное скрещивание		Исходные породы		r	Авторы
	Отец-мать	Значение признака	Отец-мать	Значение признака	Отец-мать	Значение признака	Отец-мать	Значение признака		
					Куры					
Инстинкт насиживания, %	**Л – л**	**~0**	**Л – к**	**37**	К – л	88	К – к	~100	0.45	Roberts, Card, 1933
	Л – л	**~0**	**Л – а**	**17**	А – л	55	А – а	~100	0.38	Morley, Smith, 1954
	Л – л	**~0**	**Л – н**	**37**	Н – л	85	Н – н	~100	0.50	Saeki et al., 1956
Скороспелость дочерей, дни	**$Л_с$ – $л_с$**	—	**Л – а**	**181**	А – л	191	$А_п$ – $а_п$	—	—	Morley, Smith, 1954
	$Л_с$ – $л_с$	—	**Л – н**	**189.5**	Н – л	231.4	$Н_п$ – $н_п$	—	—	Saeki et al., 1956
	$Р_с$ – $р_с$	**222.7**	**$Р_с$ – $р_п$**	**217.9**	$Р_п$ – $р_с$	244.8	$Р_п$ – $р_п$	269.0	0.59	Warren, 1934
Яйценоскость, шт	**Л – л**	**212**	**Л – р**	**214**	Р – л	201	Р – р	172	0.32	Warren, 1942
	Л – л	200	**Л – р**	**230**	Р – л	202	**Р – р**	**210**	-2.8	
	Л – л	**194**	**Л – а**	**232**	А – л	187	А – а	152	1.07	
	Л – л	**170**	**Л – ю**	**173**	Ю – л	168	Ю – ю	124	0.11	
	Р – р	**178**	**Р – п**	**199**	П – р	188	П – п	154	0.46	
	Л – л	**185**	**Л – р**	**258**	Р – л	233	Р – р	163	1.14	Дубинин, 1967
	Л – л	**167.6**	**Л – м**	**202.1**	М – л	160.1	М – м	152.1	2.71	Добрынина, 1958
Вес яиц, г	**М – м**	**55.8**	М – л	56.9	**Л – м**	**57.2**	Л – л	55.5	-1.0	Добрынина, 1958

Продолжение на следующей странице

Окончание Табл. 11.1

Признак	Исходные породы		Прямое скрещивание		Обратное скрещивание		Исходные породы		r	Авторы
	Отец-мать	Значение признака	Отец-мать	Значение признака	Отец-мать	Значение признака	Отец-мать	Значение признака		
Вес в 12 мес., г	**М – м**	**2433**	**М – л**	**2277**	Л – м	2085	Л – л	1805	0.30	Добрынина, 1958
					Свиньи					
Число позвонков	**Ш – ш**	**28.35**	**Ш – б**	**28.11**	Б – ш	27.26	Б – б	27.18	0.72	Асланян, 1962
	Ш – ш	**28.93**	**Ш – б**	**28.86**	Б – ш	27.97	Б – б	27.74	0.74	Александров, 1966
					Крупный рогатый скот					
Удой молока за год, кг	**Г – г**	**6417**	**Г – д**	**5808**	Д – г	5588	Д – д	3582	0.07	Дубинин, 1967
	Г – г	**6417**	**Г – к**	**6725**	К – г	6352	К – к	5481	0.39	
	К – к	**5481**	**К – д**	**5659**	Д – к	5223	Д – д	3582	0.23	
% жира	**Д – д**	**5.55**	Д – г	4.61	**Г – д**	**4.88**	Г – г	3.50	-0.13	Дубинин, 1967
	Д – д	**5.55**	Д – к	4.78	**К – д**	**5.08**	К – к	3.94	-0.19	
	К – к	**3.94**	К – г	3.93	**Г – к**	**3.95**	Г – г	3.50	-0.05	
Количество жира за год, кг	**Г – г**	**224.6**	**Г – д**	**282.6**	Д – г	254.6	Д – д	198.8	1.08	Дубинин, 1967
	Г – г	**224.6**	**Г – к**	**264.4**	К – г	249.0	К – к	216.0	1.79	
	К – к	**216.0**	**К – д**	**271.3**	Д – к	265.4	Д – д	198.8	0.34	

Примечания. Породы кур: Л—леггорн, К—корниш, А—австралорп, Н—нагойя, М—московская, Р—род-айленд, Ю—нью-гемпшир, П—плимутрок, $Л_с$, $Р_с$—скороспелые, $А_п$, $Н_п$, $Р_п$—позднеспелые. Породы свиней: Ш—шведский ландрас, Б—крупная белая. Породы коров: Г—голштинская, Д—джерсейская, К—красная датская. Прописной буквой обозначен отец, строчной—мать. Жирным шрифтом выделена порода и гибрид с более значимым полезным признаком. — - Цифровые данные не приведены

Табл. 13.1 **Соотношение полов больных с врожденными пороками сердца и крупных сосудов** (**Геодакян**, **Шерман**, 1970,1971).

Врожденные пороки сердца и крупных сосудов	МКБ-10	Число больных			Соотношение полов, ♂♂ : ♀♀
		всего	мужчин	женщин	
Стеноз аорты	Q25.3	1729	1257	472	2.66
Коарктация аорты	Q25.1	3579	2438	1141	2.14
		444	263	181	1.45 ***
Транспозиция магистральных сосудов	Q20.3	1294	848	446	1.90
					4.58*
					1.17**
		367	241	126	1.91 ***
Аномальное впадение всех легочных вен	Q26.2	330	192	138	1.39
Коарктация аорты и открытый артериальный проток	Q25.1 + Q25.0	154	89	65	1.37
Тетрада Фалло	Q21.3	2517	1447	1070	1.35
		259	156	103	1.51 ***
Общий артериальный ствол	Q20.0	292	160	132	1.21
Атрезия трехстворчатого клапана	Q22.4	371	198	173	1.16
Стеноз легочной артерии	Q25.6	2337	1192	1145	1.04
Аномалия Эбштейна	Q22.5	416	210	206	1.02
Полный атриовентрикулярный канал	Q21.2	440	219	221	0.99
Дефекты аорто-легочной перегородки	Q21.4	139	69	70	0.99
Дефект межжелудочковой перегородки	Q21.0	3324	1644	1680	0.98
		2046	1009	1037	0.97 ***

Продолжение на следующей странице

Окончание Табл. 13.1

Врожденные пороки сердца и крупных сосудов	МКБ-10	Число больных			Соотношение полов, ♂♂ : ♀♀
		всего	мужчин	женщин	
Аномальное впадение части легочных вен	Q26.3	449	205	244	0.84
Дефект предсердной перегородки первичного типа	Q21.1	304	138	166	0.83
Частичный атриовентрикулярный канал	Q21.2	322	137	185	0.74
Комплекс Эйзенменгера	Q21.8	218	91	127	0.71
Триада Фалло		297	121	176	0.69
Дефект межжелудочковой перегородки и открытый артериальный проток	Q21.0 + Q25.0	113	45	68	0.66
Дефект предсердной перегородки вторичного типа	Q21.1	4588	1613	2975	0.54
Болезнь Лаутембахера		160	51	109	0.47
Открытый артериальный проток	Q25.0	8441	2268	6173	0.37
	Итого:	**31814**	**14632**	**17182**	**0.85**

* — белые; ** — негры Storch, Mannick (1992); *** — данные за период с 1983–1994 гг. Riley, Halliday (2002)

Табл. 14.2 **Разнообразие фенотипов потомства от количества пыльцы у растений** (**Тер-Аванесян**, 1949).

Хлопчатник						
Число пыльцевых зерен	5	20	100	300	1000	Контроль
Урожай на одно растение, г	**155.5**	115.5	85.0	57.4	62.8	71.5
Число коробочек	22.2	**37.8**	28.5	112.3	8.4	7.3
Высота растения, см	23.0	60.0	**63.0**	20.0	7.0	9.0
Вес 1000 семян, г	21.0	**34.4**	29.0	22.4	7.8	8.3

Вигна						
Число пыльцевых зерен	15	30	50	100		Контроль
Вес зеленой массы, г	508	**536**	328	134		222
Длина главного побега, см	1.45	**2.05**	1.45	0.95		0.70
Число ветвей первого порядка	**6**	4	1	1		1
Длина боба, см	1.7	**2.5**	1.0	1.0		1.4
Число семян в бобе	**1.0**	0.2	0.5	**1.0**		0.7
Вес 100 семян, мг	**3.60**	1.87	0.76	0.69		1.08

Пшеница					
Число пыльцевых зерен	1	20	100		Контроль
Урожай на одно растение, г	4.6	**4.9**	1.9		1.6
Высота соломины, см	21.0	**23.0**	7.0		9.0

Табл. 14.3 Зависимость вторичного соотношения полов от третичного у растений, животных и человека (Геодакян, Геодакян, 1985)

Вид	Соотношение полов, % самцов		Авторы
	третичное	вторичное	
Растения (дрема)	92	44.0±2.5	Mulcahy, 1967
Melandrium album	60	48.0±1.4	
	52	48.5±1.4	
	28	46.5±1.2	
	4	55.0±4.25	
Рыбы (гуппи)	91	32.7±1.8	Геодакян и др., 1967
Lebistes reticulatus	50	50.4±1.5	Геодакян, Кособутский, 1969
	9.1	60.7±1.4	
	91	51±1,8	Brown, 1982
	50	49±1.5	
	9.1	42±2.7	
Клещи: *Macrocheles glaber*	II с.п. = -0.0141 * III с.п		Filipponi et al., 1972;
M. scutatus	II с.п. = -0.0236 * III с.п		Filipponi, Petrelli, 1967,1975
M. preglaber	II с.п. = -0.0362 * III с.п		
Клопы (Southern Green Stinkbug)	Растет*	Падает*	Mclain, Marsh, 1990
Дрозофила	80	↓ Увеличение	Terman, Birk, 1965
Drosophila melanogaster	20	II с.п.*	(цит. по Coyne, 1971)
	50	47.50 48.22 48.76	Лучникова, Петрова, 1972
	20	50.89 50.82 51.67	
Ящерицы	68	46	Olsson, Shine, 2001
Niveoscincus macrolepidotus	60	54	
	54	61	
Eulamprus tympanum	Падает*	Растет*	Robert et al., 2003

Продолжение на следующей странице

Окончание Табл. 14.3

Вид	Соотношение полов, % самцов		Авторы
	третичное	вторичное	
Мыши	Растет*	Падает*	Parkes, 1925,1926
Крысы	Растет*	Падает*	White, 1914
	91 9.1	47.6±2.31 56.5±1.72	Геодакян, Геодакян, 1985
Лесной северо-американский сурок/ *Marmota monax*	67 50	31±4.1 50±2.5	Snyder, 1976
Человек	50 (1)** 33.3 (2) 25 (3) 20 (4) 16.7 (5)	49 51 52 55 57	Thomas, 1913
	Падает*	Растет*	Lummaa et al., 1998
Гаремы:			
Чжу Юаньчжан	—*	62,0±7.5	У Хань, 1980
Рамсес II	1.35 (74)**	62.0±3.6	Эберс, 1965
Мауля Исмаил	—*	61.8±1.6	Азия и Африка, 1970
Сулейман Великолепный	—*	59.5	
Фатх Али Шах	1.0 (100,158?)**	22	Ильин, 2003

*—Цифровые данные не приведены. **—В скобках—число жен.
По критерию знаков эффект отрицательной обратной связи достоверен (P = 0.01).

Табл. 14.4 **Зависимость вторичного соотношения полов от количества пыльцы у двудомных растений** (**Геодакян**, **Геодакян**, 1985).

Вид (семейство)	Характер опыления	Условия опыления	Вторичное СП, % ♂♂	Авторы
Begonia gracilis— (*Begoniaceae*)	Естественное	Много пыльцы	Уменьшается	López, Domínguez, 2003
Rumex acetosa—щавель (*Polygonaceae*)	Искусственное	Много пыльцы Мало пыльцы Очень мало пыльцы	8.92 30.87 42.1	Correns, 1922
	Искусственное	Обильное Скудное	18 45	Correns, 1922
	Естественное	1920 зёрен пыльцы /4 см^2/24 д 72 зерна/4 см^2/24 д Примерно столько же	43±5.5* 35±5.8* 43±5.8*	Rychlewski, Kazimierez, 1975
Rumex nivalis—щавель (*Polygonaceae*)	Естественное	Много пыльцы	Уменьшается	Stehlik et al., 2008
Melandrium album—дрёма (*Cariophyllaceae*)	Искусственное	Очень много пыльцы Мало пыльцы	31.65 43.78	Correns, 1928
	Искусственное	III с.п. % ♂♂ Избыточное 90 60 Среднее 52 Ограниченное 28 4	 44.0±2.5 48.0±1.4 48.5±1.4 46.5±1.2 55.0±4.2	Mulcahy, 1967
Cannabis sativa—конопля (*Cannabinaceae*)	—	Скудное	Увеличивается**	Riede, 1925
Humulus japonicus —хмель (*Cannabinaceae*)	Искусственное Естественное	Много пыльцы Нормальное количество	30.2±5.8 44.9±2.3	Kihara, Hirayoshi, 1932
Atriplex povellii —лебеда (*Chenopodiaceae*)	Естественное	Много пыльцы Очень мало п. + задержка оплод	39 50	Freeman et al., 2007

*—Кариологический метод определения. **—Цифровые данные не приведены. По критерию знаков эффект достоверен (P = 0.01)

Табл. 14.5 **Зависимость вторичного соотношения полов от половой активности** (**ПА**) **самцов у животных** (**Геодакян**, **Геодакян**, 1985).

Вид (семейство)	Низкая ПА		Высокая ПА		Авторы
	условия опыта	вторичное СП, % ♂♂		условия опыта	
Куры (*Phasianidae*)	Петухи находились отдельно от кур в течение: 7 дней	47.8±4.7	56.1±5.0	Петухи находились с курами до опыта	Мамзина, 1955
	25 дней	48.5±5.0	56.1±5.0		
	30 дней	42.1±3.3	53.7±3.5		
	60 дней	38.2±5.1	47.7±6.2		
	Петухи использовались через сутки	42.4±2.9	55.5±2.9	Петухи находились с курами постоянно	Курбатов, 1965
		45.7±4.9	56.7±4.6		
Мыши (*Muridae*)	Низкая ПА	Уменьшается*	Увеличивается*	Высокая ПА	Parkes, 1925
Кролики (*Leporidae*)	Спаривание через 5 дней	34.6±4.2	49.8±2.9	Спаривание чаще чем через 5 дней	Курбатов, 1965
	2–3 садки в день в течение 3 дней, 3 дня отдых и т.д		51.2±1.6	С 1-го по 5-й день 4–5 садок	Антонян, 1974
		47.1±1.2	54.3±2.0	С 6-го по 10-й день ежедневно	
			58.3±2.6	С 11-го по 15-й день в течение	
			53.7±1.1	С 1-го по 15-й день 15 дней	
Свиньи (*Suidae*)	Меньше 10 опоросов на хряка	48.6±1.5	51.6	10–15 опоросов на хряка	Камалян, 1962
			52.2±0.3	15–19 опоросов на хряка	
Лошади (*Equidae*)	Число случек: 20–34	49.22±0.20	49,19±0.13	Число случек: 45–49	Dűsing, 1884
	35–39	49.13±0.16	48.47±0.13	50–54	
	40–44	49.09±0.13	50.19±0.13	55–59	
			50.29±0.13	60	

Продолжение на следующей странице

Окончание Табл. 14.5

Вид (семейство)	Низкая ПА		Высокая ПА		Авторы
	условия опыта	вторичное СП, % ♂♂		условия опыта	
Бараны (*Caprinae*)	Нормальная ПА 2 садки в день в течение 3 дней, 3 дня отдых и т.д.	51.7±1.1 50.6±2.8 50.1±1.3	56.9±2.3 48.8±1.8 57.1±4.0 55.8±3.2	Повышенная ПА 2 садки в день 6 дней, отдых 1 день 4 садки в день в течение 65 дней 10 садок в день в течение 45 дней	Маркарян, 1965 Антонян, 1974
Крупный рогатый скот (*Bovidae*)	80–100 спариваний в сезон	42.6	54.2 58.3	100–120 спариваний Свыше 120 спариваний	Миллер, 1909
Человек (*Hominidae*)	Низкая ПА	Уменьшается*	Увеличивается*	Высокая ПА	James,1971a,b,c; 1975a,b,c; 1976

*—Цифровые данные не приведены. По критерию знаков эффект отрицательной обратной связи достоверен (P = 0.01).

Табл. 14.6 **Зависимость вторичного соотношения полов от задержки оплодотворения яйцеклеток и опыления у растений** (**Геодакян**, **Геодакян**, 1985).

Вид (семейство)	Задержка оплодотворения или время спаривания	Вторичное соотношение полов, % ♂♂		Авторы
		после задержки оплодотворения	до задержки оплодотворения	
Растения				
Spinaceae oleracea L. —шпинат (*Chenopodiaceae*)	2 нед	Увеличивается*	>≈50	Miglia, Freeman, 1995
Atriplex povellii —лебеда (*Chenopodiaceae*)	2 нед Задержка опылен и мало пыльцы	42 50	39	Freeman, 2007
Животные		**Старые яйцеклетки**	**Контроль**	
Taleporia tubulosa бабочка мешочница (*Psychidae*)	4 дня	59	42.5	Seiler, 1920
Rana esculenta—лягушка съедобная (*Ranidae*)	18 ч 42 ч 56 ч 64 ч 89 ч 94 ч	37.3 50 58 94 86 100 100	48.6 53±4.7	Hertwig, 1912 Кушакевич, 1910
Rana temporaria	80–100 ч	77.9±4.3	—	Witschi, 1914
Bombix mori—тутовый шелкопряд (*Bombicidae*)	— —	Увеличивается* Увеличивается*	— —	Lombardi, 1923 Golanski, 1959
Salmo iridens—радужная форель (*Salmonidae*)	4–7 дней 21 день	Немного уменьшается* 62.5	50	Mrsic, 1923,1930

Продолжение на следующей странице

Продолжение Табл. 14.6

Вид (семейство)	Задержка оплодотворения или время спаривания	Вторичное соотношение полов, % ♂♂		Авторы
		после задержки оплодотворения (старые яйцеклетки)	до задержки оплодотворения (контроль)	
Salmo trutta	21 день	Увеличивается*	—	Huxley, 1923
Tisbe dobzhanskii	5 дней	81.39	58.88	Volkman-Rocco, 1972
Tisbe clodiensis (Venice)	4–5 дней	60.92	52.71	
Tisbe clodiensis (Ponza)	4 дня	69.99	59.13	
Tisbe holothuriae	4 дня	62.57	54.86	
Pseudococcus—мучные клопы	6 нед	64.3	50.5	James, 1937
	8 нед	76.5		
	10 нед	90.8		
Drosophila melanogaster — Дрозофила (*Drosophilidae*)	7 дней	52.23	51.23	Hannach, 1955
	14 дней	52.83		
	21 день	53.23		
Мыши (*Muridae*)	От 3.25 до 4.25 дня	47.3±4.8	—	Vickers, 1969
	От 9.5 до 11.5 дня	44.4±5.2	51.5±3.5**	
	17.5 дня	54.8±3.5	44.4±3.6	
Крысы (*Muridae*)	В первые 3 ч и последние 3 ч эстрального цикла	48,43±3,38**	51.84±3.37**	Crew, 1927
	За 10 ч до овуляции—норма	—	47	Hammond, 1934
	За 5–3 ч до овуляции	50.7		
	За 2–1 ч до овуляции	57.4		
	Через 0–1 ч после овуляции***	41.2		
	Через 1–3 ч после овуляции	60.0±2.3	50.0	Hart, Moody, 1949
		62.7±5.9		

Окончание Табл. 14.6

Вид (семейство)	Задержка оплодотворения или время спаривания	Вторичное соотношение полов, % ♂♂		Авторы
		после задержки оплодотворения (старые яйцеклетки)	до задержки оплодотворения (контроль)	
	Через 3–5 ч после овуляции	65.5±3.0		
	Через 3–5 ч после овуляции	65.5±3.0		
	Через 4–6 ч после овуляции	51.2±7.8		
		71.8±4.4		
	Через 5–7 ч после овуляции****	69.7±14.5		
Хомяки (*Cricetidae*)	В конце эструса	Увеличивается*		Pratt et al., 1987
Кролики (*Leporidae*)	Через 10–12 ч после овуляции***	71±9	49±4.1	Иванова, 1953
	Через 2.5–16 ч после овуляции***	58.0±2.6	50	Szemere, 1958
		Увеличивается*		Hammond, 1934
Крупный рогатый скот (*Bovidae*)	В начале эструса	49.6±3.2		Russell, 1891
	В середине эструса	—	53.6±4.4	
	В конце эструса	60.7±4.7		
Бараны (*Caprinae*)	В конце эструса	Увеличивается*	—	Rorie, 1999
Олени (*Cervidae*)	В конце эструса	Увеличивается*	—	Rorie, 1999; Verme, Ozoga, 1981
Человек (*Hominidae*)	2–3 дня*****	54.8	48.7	Guerrero, 1970,1974
	2 дня	Увеличивается*	—	Harlap, 1979
	2 дня	Увеличивается*	—	Shettles, 1978

*—Цифровые данные не приведены. ** Различие не достоверно. *** Овуляцию вызывали спариванием с вазэктомированным самцом.
**** Группы 6 самцов и 15 самок, момент овуляции определяли по времени начала течки и времени дня. ***** Время овуляции определяли по температурному тесту. По критерию знаков эффект отрицательной обратной связи достоверен (P = 0.01)

Табл. 3к. 1. Характеристики консервативных и оперативных подсистем половой дифференциации.

Характеристика	Консервативная подсистема	Оперативная подсистема	Применимы к системам	
	Женский пол	Мужской пол		
Термодинамически более	равновесная	неравновесная	Всем	Живым
Фактор	экстенсивности	интенсивности		
Играет роль обобщенного	“заряда”	“потенциала”		
По координате времени	старая (“арьергард”)	новая (“авангард”)		
По координате “система – среда”	внутренняя (“ядро”)	внешняя (“оболочка”)		
По главным потокам информации	генетическая	экологическая		
Дисперсия внутри- и межпопуляционная	меньше	больше		
Реализует	отбор и закрепление	поиск и пробы		
Более	совершенная	прогрессивная		
Более	универсальная	специализированная		
Норма реакции	шире	уже		
Пластичность в онтогенезе	больше	меньше		
Пластичность в филогенезе	меньше	больше		
Характер аномалий	“атавистический”	“футуристический”		
Воспринимает частоты колебаний среды	малые	большие		
Мутации, аномалии, рак, инсульт	реже	чаще		

Терминология

Список сокращений

Подробное определение смотри в словаре.

I СП	Первичное соотношение полов.
II СП	Вторичное соотношение полов.
III СП	Третичное соотношение полов.
DIF	Дифференциации программа
EV	Эволюции программа.
IQ	Коэффициент интеллектуальности.
Max	Максимальный
Min	Минимальный
MUT	Мутации программа
Opt	Оптимальный
REP	Репродукции программа.
АДГ	Алкогольдегидрогеназа
АЛДГ	Альдегиддегидрогеназа
Ан	Андрогены
АЭС	Андрогенно-эстрогенное отношение
БП	Бесполое размножение.
БСД	Бинарные сопряженные дифференциации.
ГПД	Генотипический половой диморфизм.
ГФ	Гермафродитное размножение.
ДНК	Дезоксирибонуклеиновая кислота.
ДП	Дисперсия полов (σ).
Ж (F)	Женский пол.
ПА	Половая активность.
М	Мужской пол.
МПД	Модификационный половой диморфизм.
МпС	Материнские полусибсы.
НР	Норма реакции.
ОпС	Отцовские полусибсы.
ПГ	Половые гормоны.
ПД	Половой диморфизм.
ПДХ	Половой дихронизм.
ПС	Полные сибсы.
ПХ	Половые хромосомы.
РП	Раздельнополое размножение.
РПД	Репродуктивный половой диморфизм.
СПД	Селекционный половой диморфизм.
СПИД	Синдром приобретенного иммунодефицита.
ФПД	Фенотипический половой диморфизм.
Эс	Эстрогены.
ЭСП	Эпидемиологическое соотношение полов.

Словарь

Адаптация Приспособление.

Амфимиксис Жизненный цикл с чередованием *сингамии и мейоза*. Немного отличается от *полового размножения*, при котором возможно слияние *гамет* с образованием *зиготы*, но отсутствует *пол*.

Анизогамия Неодинаковые *гаметы* (маленькие, подвижные мужские и крупные, содержащие много питательных веществ и неподвижные женские).

Антропогенез (от греческих слов anthropos—человек и genesis—происхождение)—процесс происхождения и формирования человека.

Апомиксис Воспроизведение путем деления (см. *Митоз*) из одной клетки. *Партеногенез* у растений. Отличается от *бесполого размножения*, включающего *вегетативное размножение*, при котором потомство получается из многих клеток.

Аутосома Любая *хромосома* не участвующая в определении пола.

Бесполое размножение Одна родительская особь делится с образованием двух или больше дочерних особей, генетически одинаковых с материнской.

Биогенетический закон *Онтогенез*—краткое и сжатое повторение *филогенеза*. Индивидуальное развитие организма повторяет основные стадии развития предков.

Вегетативное размножение Образование новой особи из части родительской, один из способов *бесполого размножения*, свойственный многоклеточным организмам.

Вторичные половые признаки Признаки, характеризующие изменения в строении и функции различных органов, определяющих половую принадлежность и зрелость. Молочные железы, борода у человека, грива у льва.

Гаметогенез Процесс образования *гамет*.

Гаметы (от греческих слов gamete—жена, gametes—муж)—половые, или репродуктивные, клетки животных и растений, обеспечивающие при слиянии развитие новой особи и передачу наследственных признаков.

Гаплоидный Одинарный набор *хромосом*.

Гениталии Органы размножения, особенно наружные органы.

Геном Хромосомный набор гаплоидной клетки организма.

Генотип Совокупность всех генов, находящихся в хромосомах организма.

Гермафродитное размножение Каждая особь может выступать как в роли самца, так и самки, производить оба типа гамет и скрещиваться с любой другой особью популяции.

Гетерогаметный пол Пол, имеющий двойной набор *аутосом* и две разные половые хромосомы (XY).

Гетерогамия *Гаметы* разного размера.

Гетерозис (от греческого слова geteroiosis—изменение, превращение). Ускорение роста, увеличение размеров, повышение жизнеспособности и продуктивности *гибридов* первого поколения по сравнению с родительскими организмами.

Гетерохромосома 1. Хромосома, состоящая из гетерохроматина. 2. Половая хромосома.

Гибрид Потомство от скрещивания двух разных *пород животных* или сортов растений.

Гибридизация Скрещивание между разными *породами (расами, формами) животных* или сортами растений.

Гомогаметный пол Пол, имеющий двойной набор *аутосом* и две одинаковые Х-хромосомы.

Гонады Половые железы (семенники и яичники).

Двудомные растения Растения, у которых женские и мужские цветки развиваются на разных особях.

Дивергенция Расхождение (признаков).

Дизиготные (разнояйцевые) близнецы Близнецы, развившиеся из двух отдельных *яйцеклеток*, оплодотворенных разными *сперматозоидами*. Могут быть одного или противоположного пола.

Диплоидный Двойной набор *хромосом*.

Дислексия Нарушение способности к чтению.

Дисперсия (σ) Величина отклонения (разброса) от среднего значения признака.

Доминантный ген *Ген*, чьи наследственные характеристики преобладают в потомстве.

Естественный отбор Сохранение благоприятных индивидуальных различий и изменение и уничтожение вредных. Главная движущая сила *эволюции*.

Женский пол Пол, производящий крупные *гаметы* (*яйцеклетки*).

Живорождение Воспроизведение потомства, при котором зародыш развивается внутри материнского организма и на свет появляется особь уже свободная от яйцевых оболочек.

Закон Долло Необратимости эволюции. Организм не может вернуться, даже частично, к прежнему состоянию, уже осуществленному в ряду его предков.

Закон Осборна Новые формы развиваются не в одном направлении, а во многих, в соответствии тем условиям среды, в которые они попадают при расселении.

Зигота Оплодотворенная *яйцеклетка*.

Изменчивость Разнообразие признаков и свойств у особей и групп особей любой степени родства.

Изогамия Одинаковый размер мужских и женских *гамет*. Обе гаметы подвижны. Встречается у многих простейших.

Инбридинг Близкородственное скрещивание особей (брат—сестра, двоюродные братья и сестры и т.д.).

Искусственный отбор Оставление для размножения лучших особей с полезными хозяйственными качествами.

Коэффициент интеллектуальности Мера интеллектуальности выраженная числом или положением на шкале.

Кроссинговер Обмен участками между гомологичными *хромосомами*.

Мейоз Процесс клеточного деления при котором двойной (*диплоидный*) набор *хромосом* превращается в одинарный (*гаплоидный*). Происходит при образовании половых клеток (*яйцеклеток* и *сперматозоидов*).

Митоз Процесс деления клеток, при котором происходит точное копирование *хромосом*. Каждая дочерняя клетка получает то же число и состав хромосом, что и родительская клетка. Митотическое деление происходит в клетках тела (соматических).

Модификация Ненаследственные изменения организма, его *фенотипа* под воздействием условий внешней среды.

Моногамия Стабильные брачные пары.

Монозиготные близнецы См. *Однояйцевые близнецы*

Мужской пол Пол, производящий мелкие *гаметы* (*сперматозоиды*).

Мутация (от латинского слова mutatio—изменение) наследственное изменение генотипа.

Наследственность Свойство организмов обеспечивать преемственность признаков и свойств между поколениями, а также определять характер развития в специфических условиях внешней среды.

Норма реакции Способность *генотипа* формировать в *онтогенезе*, в зависимости от условий среды, разные *фенотипы*. Характеризует долю участия среды в реализации признака.

Нормальное распределение Тенденция большинства особей популяции группироваться вокруг центральной точки или среднего в отношении какого-то признака, тогда как остальные особи отклоняются в сторону бóльших или меньших значений признака.

Овогенез Процесс образования *яйцеклеток*.

Однодомные растения Женские и мужские цветки развиваются на одном растении.

Однояйцевые (монозиготные) близнецы Близнецы, развившиеся из одной оплодотворенной *яйцеклетки*. Имеют одинаковый пол.

Онтогенез (от греческих слов on, род. падеж ontos—сущее и genesis—происхождение, возникновение)—индивидуальное развитие, т.е. развитие особи от зачатия до смерти.

Оогамия Смотри *анизогамия*.

Оплодотворение Слияние мужской и женской *гамет*, в результате которого образуется первая клетка нового организма—*зигота*.

Панмиксия Беспорядочное, случайное скрещивание.

Партеногенез Вид *бесполого размножения*, при котором потомки развиваются из неоплодотворенных *яйцеклеток*.

Пенетрантность Частота фенотипического проявления *гена*.

Первичные половые признаки Внутренние и наружные половые органы (яичники и семенники).

Пол Альтернативный признак, который отличает мужских и женских особей друг от друга, позволяет им производить разного типа *гаметы* и скрещиваться, т.е. размножаться половым путем.

Полиандрия Одна самка имеет несколько самцов в качестве брачных партнеров.

Полигамия Особь одного пола имеет несколько брачных партнеров. Смотри *полиандрия* и *полигиния*.

Полигиния Один самец имеет несколько самок в качестве брачных партнеров.

Половая система Совокупность органов, обеспечивающих *половое размножение* организма.

Половое размножение Две группы особей мужские и женские, образующие только мужские или только женские *гаметы*.

Половой диморфизм Совокупность различий между мужским и женским полом.

Половые хромосомы Хромосомы, определяющие пол потомства.

Популяция (лат. *populus*—народ, население) Группы особей одного вида, длительное время населяющие какое-либо пространство в течение многих поколений.

Породы животных Новые формы животных с ценными для практики свойствами, полученные путем *селекции*.

Почкование Способ *вегетативного* размножения. Родительская особь образует почку, из которой развивается новый организм, который или отделяется (гидры) или остается прикрепленным (колониальные коралловые полипы).

Пренатальный До рождения.

Размножение Способность организмов воспроизводить себе подобных, основное свойство живых существ.

Репликация Удвоение.

Рецессивный ген *Ген*, проявляющийся только в паре с идентичным геном.

Реципрокные гибриды Прямой гибрид получается от от скрещивания самца породы А с самкой породы Б. Обратный—самец породы Б с самкой породы А.

Селекция (от латинского слова selectio—отбор, выбор)—получение новых форм растений, животных и микроорганизмов.

Синантропный Вид экологически связанный с человеком (крысы, тараканы).

Сингамия Слияние гамет при оплодотворении.

Система Выделенная из среды совокупность взаимодействующих элементов.

Соотношение полов Отношение числа мужских особей к числу женских.

Сперматогенез Процесс образования *спермиев*.

Сперматозоид Мелкие подвижные мужские *гаметы*. Состоят из головки, шейки и хвоста.

СПИД Синдром приобретенного иммунодефицита.

Среда обитания Все, что окружает живые организмы.

Стресс Внутренние процессы в организме, вызванные *стрессором*.

Стрессор Фактор, требующий приспособления от индивидуума или группы.

Тестостерон Мужской *половой гормон*. Анаболический стероид, секретирующийся яичками (и в небольших количествах в яичниках и плаценте). Необходим для развития первичных и вторичных мужских половых признаков.

Фен Признак.

Фенотип Совокупность *фенов* (признаков) организма.

Филогенез (от греческих слов phylon—племя, род и genesis—происхождение)—история происхождения вида.

Хромосомы Структурные элементы ядра клетки эукариот, содержащие ДНК, в которой заключена наследственная информация организма.

Чередование поколений Чередование бесполого и полового способов размножения.

Эволюция (от латинского слова evolutio—развертывание, развитие) в биологии—необратимое историческое развитие живой природы.

Экологическая ниша Место, которое занимает вид в сложной системе экологических взаимоотношений с другими организмами и факторами среды.

Экспрессивность Степень выраженности развития признака из данного *гена*.

Эстрадиол Эстроген; стимулирует развитие и сохранение женских половых признаков.

Яйцеклетка, яйцо Женская *гамета*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Если цитируется несколько публикаций одного автора в том же году, они различаются добавлением букв "а", "б", и т. д.

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

1. Геодакян В. А. Роль полов в передаче и преобразовании генетической информации. *Пробл. передачи информ*. 1965а, т. 1, № 1, с. 105–112.
2. Геодакян В. А. О существовании обратной связи, регулирующей соотношение полов. В кн.: *Проблемы кибернетики*. М.: Физматгиз, 1965б, вып. 13, с. 187–194.
3. Геодакян В. А. Дифференциация на постоянную и оперативную память в генетических системах. Материалы конференции «Структурные уровни биосистем». М., 1967.
4. Геодакян В. А. Организация систем живых и неживых. В сб.: *Системные исследования*, М., Наука, 1970, с. 49–62.
5. Геодакян В. А. Теория систем и специальные науки. В кн.: Материалы по истории и перспективам развития системного подхода и общей теории систем. М., Наука, 1971а, с. 17.
6. Геодакян В. А. Кибернетика и развитие. *Онтогенез*, 1971б, т. 2, № 6, с. 653–654.
7. Геодакян В. А. О дифференциации систем на две сопряженные подсистемы. В кн.: *Проблемы биокибернетики. Управление и информационные процессы в живой природе*. М., Наука, 1971в, с. 26.
8. Геодакян В. А. О структуре самовоспроизводящихся систем. В сб.: *Развитие концепции структурных уровней в биологии*. М., Наука. 1972а. с. 371–379.
9. Геодакян В. А. О структуре эволюционирующих систем. В кн.: *Проблемы кибернетики*. М., Наука, 1972б, вып. 25, с. 81–91.
10. Геодакян В. А. Дифференциальная смертность полов и норма реакции. *Биол. журн. Армении*, 1973, т. 26, № 6, с. 3–11.
11. Геодакян В. А. Дифференциальная смертность и норма реакции мужского и женского пола. *Журн. общ. биологии*, 1974, т. 35, № 3, с. 376–385.
12. Геодакян В. А. Концепция информации и живые системы. *Журн. общ. биологии*, 1975, т. 36, № 3, с. 336–347.
13. Геодакян В. А. Этологический половой диморфизм. В кн.: *Групповое поведение животных*. М., Наука, 1976, с. 64–67.
14. Геодакян В. А. Количество пыльцы как регулятор эволюционной пластичности перекрестноопыляющихся растений. *ДАН СССР*, 1977а. т. 234, № 6. с. 1460–1463.
15. Геодакян В. А. Эволюционная логика дифференциации полов. В кн.: *Математические методы в биологии*. К., 1977б, с. 84–106.
16. Геодакян В. А. Эволюционная специализация полов по тенденциям стабилизирующего и ведущего отбора. 3-й съезд Всес. общества генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова. Тез. докл., Л., 1977в, II(I), с. 46–47.
17. Геодакян В. А. Количество пыльцы как передатчик экологической информации и регулятор эволюционной пластичности растений. *Журн. общ. биологии*. 1978а, т. 39, № 5, с. 743–753.
18. Геодакян В. А. Количество пыльцы как регулятор эволюционной пластичности перекрестно-опыляющихся растений. В сб.: XIV Международный генетический конгр. Секционные заседания. Тез. докл., ч. II, М., Наука. 1978б, с. 49.
19. Геодакян В. А. Этологические особенности связанные с полом. II Съезд Всесоюзного териологического о-ва. Тез. докл., М., Наука, 1978в, с. 215–216.

20. Геодакян В. А. О возможности существования адаптивного отбора сперматозоидов. III Всесоюзная конф. по биологической и медицинской кибернетике. Тез. докл. М. - Сухуми, 1978г, с. 244–247.
21. Геодакян В. А. О существовании “отцовского эффекта” при наследовании эволюционных признаков. *Докл. АН СССР*, 1979, т. 248, № 1, с. 230–234.
22. Геодакян В. А. Асимметрия мозга и пол. В сб.: Антропогенетика, антропология и спорт, Винница, 1980, с. 331–332.
23. Геодакян В. А. Половой диморфизм и “отцовский эффект”. *Журн. общ. биологии*, 1981а, т. 42, № 5, с. 657–668.
24. Геодакян В. А. Эволюционная трактовка реципрокных эффектов. 4-й съезд Всес. общества генетиков и селекционеров им. Н. И. Вавилова. Тез. докл., Кишинёв, Штиница 1981б, ч. I, с. 57–58.
25. Геодакян В. А. Половой диморфизм и эволюция длительности онтогенеза и его стадий. *ДАН СССР*, 1982а, т. 263, № 6, с. 1475–1480.
26. Геодакян В. А. Дальнейшее развитие генетико-экологической теории дифференциации полов. В сб.: *Математические методы в биологии*, Киев, Наукова думка, 1982б, с. 46–60.
27. Геодакян В. А. Правила Бергмана и Аллена в свете новой концепции пола. Млекопитающие СССР. Тез. Ш Всес. съезда териологического общества. М., 1982в, с. 172.
28. Геодакян В. А. Онтогенетическое правило полового диморфизма. *ДАН СССР*, 1983а, т. 269, № 2, с. 477–481.
29. Геодакян В. А. Эволюционная логика дифференциации полов и долголетие. *Природа*, 1983б, № 1, с. 70–80.
30. Геодакян В. А. Половой диморфизм в картине старения и смертности человека. В кн.: *Проблемы биологии старения*, М., Наука, 1983в, с. 103–110.
31. Геодакян В. А. Системный подход и закономерности в биологии. В кн.: *Системные исследования*. М., Наука, 1984а, с. 329–338.
32. Геодакян В. А. Генетико-экологическая трактовка латерализации мозга и половых различий. В сб.: *Теория, методология и практика системных исследований (Тез. докл. Всес. конф. секция 9)*, М., 1984б, с. 21–24.
33. Геодакян В. А. О некоторых закономерностях и явлениях, связанных с полом. В сб.: *Вероятностные методы в биологии*, Киев, Ин-т математики АН УССР, 1985, с. 19–41.
34. Геодакян В. А. О теоретической биологии. В сб.: *Методологические аспекты эволюционного учения*. Киев., Наукова думка, 1986а, с. 73–86.
35. Геодакян В. А. Половой диморфизм. *Биол. журн. Армении*. 1986б, т. 39, № 10, с. 823–834.
36. Геодакян В. А. Системно-эволюционная трактовка асимметрии мозга. В кн.: *Системные исследования*. М., Наука, 1986в, с. 355–376.
37. Геодакян В. А. Дифференциация полов и экологический стресс. В кн.: *Математическое моделирование в проблемах рационального природопользования*. Ростов-Дон, 1986г, с. 88.
38. Геодакян В. А. Онтогенетическое и тератологическое правила полового диморфизма. *V Съезд ВОГИС*, Тез., т. I, М., 1987, с. 56.
39. Геодакян В. А. *Эволюционная логика дифференциации полов в филогенезе и онтогенезе*. Автореф. дис. докт. биол. наук. М., 1987.
40. Геодакян В. А. Теория дифференциации полов в проблемах человека. *Человек в системе наук*. М., Наука, 1989, с. 171–189.
41. Геодакян В. А. Пансексуализация и антропогенез. *3-я школа-семинар по генетике и селекции животных*. 1989, Новосибирск, с. 23.
42. Геодакян В. А. Эволюционная теория пола. *Природа*. 1991, № 8. с. 60–69.
43. Геодакян В. А. Эволюционная логика функциональной асимметрии моза. *Докл. АН*. 1992, т. 324, № 6, с. 1327–1331.
44. Геодакян В. А. Асинхронная асимметрия. *Журн. высш. нерв. деятельности*. 1993, т. 43, № 3, с. 543–561.
45. Геодакян В. А. Мужчина и женщина. Эволюционно-биологическое предназначение. Межд. Конф.: *Женщина и свобода. Пути выбора в мире традиций и перемен*. Москва, 1–4 июня 1994, с. 8–17.
46. Геодакян В. А. Половые хромосомы: для чего они? (Новая концепция). *Докл. АН*. 1996а, т. 346, с. 565–569.
47. Геодакян В. А. Об эволюционной близорукости экологических концепций (От экологической религии к экологической науке). *Доклад на Международной конференции: Философия экологического образования*. Москва. 16-18 января 1996б.
48. Геодакян В. А. Эволюционная роль половых хромосом (новая концепция). *Генетика*. 1998а, т. 34, № 8, с. 1171–1184.

49. Геодакян В. А. Эволюция асимметрии, сексуальности и культуры (что такое культура с точки зрения теоретической биологии). Тр. Междунар. Симп.: *Взаимодействие человека и культуры: теоретико-информационный подход. Информационное мировоззрение и эстетика.* 1998б, с. 116–143.
50. Геодакян В. А. Эволюционные хромосомы и эволюционный половой диморфизм. *Известия Академии Наук, Серия Биологическая*, 2000, № 2, с. 133–148.
51. Геодакян В. А. Homo sapiens на пути к асимметризации (Теория асинхронной эволюции полушарий и цис-транс трактовка левшества). Антропология на пороге Ш Тысячелетия. М. 2003а, т. 1, с. 170–201.
52. Геодакян В. А. Изоморфизм: асинхронный пол – асинхронная асимметрия. Материалы Международных чтений, посвященных 100-летию со дня рождения член-корр. АН СССР, акад. АН АрмССР Э. А. Асратяна. 30 мая 2003б.
53. Геодакян В. А. Конвергентная эволюция фенотипа, асимметрии и сексуальности к культуре. *Сексология и сексопатология*. 2003в, № 6, с. 2–8; № 7, с. 2–6; № 8, с. 2–7.
54. Геодакян В. А. Терроризма – проблема психологии *цис* мужчин (левшей). 3-я Российская конференция по экологической психологии. I Экопсихология: методология, теория и эксперимент. 15-17 Сентября 2003 г., с. 24–27.
55. Геодакян В. А. Эволюционная биология в «синхронном тупике». XVIII Любищевские чтения. Современные проблемы эволюции. Ульяновск, 2004.
56. Геодакян В. А. Эволюционные теории асимметризации организмов, мозга и тела. *Успехи физиологических наук*. 2005, т. 36, № 1, с. 24–53.
57. Геодакян В. А. Гормональный пол. XIX Любищевские чтения. «Современные проблемы эволюции». Ульяновск, 5-7 апреля 2005 г.
58. Геодакян В. А. Эволюционная роль рака. Негэнтропийная концепция. Материалы Международной Конференции "Генетика в России и мире" посвященной 40 летию Института общей генетики им. Н. И. Вавилова РАН 28 июня – 2 июля 2006 г. Москва Стр. 45 (242).
59. Геодакян В. А. Системные корни эволюции человека и общества: роль половых гормонов. Межд. Научная Конф. «Информационная культура общества и личности в XXI веке». Краснодар-20-23 сентября, 2006, с. 75-80.
60. Геодакян В. А. Почему ранние и поздние дети разные? Межд. конф. «Информационные и коммуникационные науки в изменяющейся России» Краснодар, 2007, с. 150-153.
61. Геодакян В.А. Бинарно-сопряженные дифференциации, информация, культура. «Информация, время, творчество» Тез. Докл. Межд. Конф. «Новые методы в исследованиях художественного творчества» и Межд. Симп. «Информационный подход к исследованию культуры и искусства» ред. В. М. Петров, А.В. Харуто, Москва, 2007, с. 195-204.
62. Геодакян В. А. Мир бинарно-сопряженных систем: их природа и эволюция “VII школьные Харитоновские чтения” (межд.) лекция. Ядерный центр РФ г. Саров (Арзамас-16). 01-05 марта. 2007."
63. Геодакян В. А. Загадка геномного импринтинга – миф и реальность. *Асимметрия*, 2008, Том 2, №4, с. 18–23.
64. Геодакян В. А. Дихронная эволюция живых систем. Геодакян В.А. Асимметрия, 2009, Том 3, №2, с. 3–31.
65. Геодакян В. А. Доминантность, пол и возраст гена в свете теории дихронизма. Съезд ВОГИС 20-27 июня 2009
66. Геодакян В. А. Загадка геномного импринтинга. *В мире науки*, 2012, № 3, с. 74–79
67. Геодакян В. А., Геодакян К. В. Новая концепция левшества. *Докл. РАН*. 1997, т. 356, № 6, с. 838–842.
68. Геодакян В. А., Геодакян С. В. Существует ли отрицательная обратная связь в определении пола? *Журнал общей биологии*, т. 46, № 2, с. 201–216.
69. Геодакян С. В., Геодакян В. А. Гаметы. с. 75; Пол. с.239–241; Половая система. с. 242–244; Размножение. с. 253–255; Чередование поколений. с. 326–327. В кн.: *Энциклопедический словарь юного биолога*. М., Педагогика, 1986, 352 с.
70. Геодакян В. А., Кособутский В. И. Регуляция соотношения полов механизмом обратной связи. *ДАН СССР*, 1967, т. 173, № 4, с. 938–941.
71. Геодакян В. А., Кособутский В. И. Природа обратной связи, регулирующей пол. *Генетика*, 1969, т.5, № 6, с. 119–126.
72. Геодакян В. А., Кособутский В. И., Билева Д. С. Регуляция ооотношения полов отрицательной обратной связью. *Генетика*, I967, № 9, с. 153–163.
73. Геодакян В. А., Смирнов Н. Н. Половой диморфизм и эволюция низших ракообразных. В сб.: *Проблемы эволюции*. (Н.Н.Воронцов ред.). Новосибирск, Наука, 1968, т. 1, с. 30–36.

74. Геодакян В. А., Шерман А. Л. Врожденные пороки сердца и пол. *Экспериментальная хирургия и анестезиология*. 1970, № 2, с. 18–23.
75. Геодакян В. А., Шерман А. Л. Связь врожденных аномалий развития с полом. *Журн. общ. биологии*, 1971, т. 32, № 4, с. 417–424.
76. Геодакян В. А. Шерман А. Л. Врожденные аномалии сердца. В кн.: Проблемы биокибернетики. Управление и информационные процессы в живой природе. М., Наука, 1971, с. 196-198.
77. Geodakjan V. A. Adam und Eva - kybernetisch betrachtet. In: I. Jefremov, ed, *17 Weltratsel die grossen fragen der Forschung*, Stuttgart, 1972, p. 136–149.
78. Geodakyan V. A. Natural selection and sex differentiation. *Proc. Symp. Natur. Select*. Liblice, CSAV, Praha, , 1978, p. 65–77.
79. Geodakyan V. A. Natural selection of spermatozoids. *Proc. Symp. Natur. Select.* Liblice, CSAV, Praha, 1978, p. 707–713.
80. Geodakyan V. A. Sexual dimorphism. In: *Evolution and morphogenesis*. (Mlikovsky J., Novak V. J. A., eds.), Academia, Praha, 1985, p. 467–477.
81. Geodakian V. A. Feedback Control of Sexual Dimorphism and Dispersion. *Towards a New Synthesis in Evolut. Biol*. Proc. Intern. Symp. Praha. 1987. Czech. Ac. Sci. p. 171–173.
82. Geodakian V. A. The Role of Sex Chromosomes in Evolution: a new Concept. *J. of Mathematical Sci*. 1999, v. 93, № 4, p. 521–530.

БИБЛИОГРАФИЯ

1. "Азия и Африка сегодня", 1970, № 5, с. 53.
2. Агаджанян А. К. Происхождение и эволюция ондатры, в кн.: *Ондатра: Морфология, систематика, экология*. М., Наука, 1993, с. 7-19.
3. Агаджанян А. К. Происхождение и эволюция, в кн.: *Водяная полевка*: Образ вида. М., Наука, 2001, с 22-54.
4. Адриановский А. Ф. *Материалы к изучению дивертикулеза пищеварительного тракта*. Канд. дисс. М., 1969.
5. Акимушкин И. *Мир животных*. М., Молодая Гвардия, 1973.
6. Акопян А. С. Теория полового дихрономорфизма - методологическая основа гендерного подхода. VII Российский научный Форум «Мужское здоровье и долголетие» г. Москва февраль, 2009.
7. Аксянова Г. А. Проявление полового диморфизма в антропологическом облике народов Северной Евразии. *Вестник археологии, антропологии и этнографии*, 2011, № 2 (15), с. 173–141.
8. Александров Б. В. Рентгенографические исследования варьирования и характера наследования числа позвонков. *Генетика*, 1966. т. 2, № 7, с. 52–60.
9. Алексахин И. В., Ткаченко А. В. Принцип двухканального управления. Системные исследования. Ежегодник. Институт истории естествознания и техники. АН СССР, М., Наука, 1977, с. 171–182.
10. Алексеева Т. Н. Проблема биологической адаптации человека. *Природа*, 1975, № 6, с. 38.
11. Алтухов Ю. П., Варнавская Н. В. Адаптивная генетическая структура и ее связь с внутрипопуляцион-ной дифференциацией по полу, возрасту и скорости роста у тихоокеанского лосося нерки *Oncorhynchus nerka* (Walb). *Генетика*, 1983, т. 19, N. 5, с. 796–807.
12. Анисимов В. Н., Соловьев М. В. *Эволюция концепций в геронтологии*. СПб., 1999.
13. Анищенко Т. Г. Половые аспекты проблемы стресса и адаптации. *Усп. совр. биологии*. 1991, вып. 3, с. 460–475.
14. Антонян А. Ш. Некоторые факторы, влияющие на изменение соотношения полов. *Биологический журнал Армении*, 1974, т. 27. № 10, с. 83–87.
15. Аркатов В. В., Андреев В. С., Ратькин А. В. Генетический контроль формирования окраски цветков у душистого горошка. *Генетика*, 1976, т. 12, № 8, с. 30–37.
16. Архипов И. - Вокруг света, 1978, № 10, с. 60-62.
17. Асланян М. М. Особенности наследования и эмбрионального развития поросят при скрещивании. *Научн. докл. высш. школы*, 1962, № 4. с. 179–184.
18. Астауров Б. Л. *Проблемы общей биологии и генетики*, М. Наука, 1979, 230 с.
19. Багрунов В. П. *Половые различия в видовой и индивидуальной изменчивости психики человека*. Автореф. дис.... канд. наук. - Л., 1981.
20. Баллюзек Ф. В., Сквирский В. Я., Скоробогатов Г. А. *Говорят ученые (на грани сенсаций): о питьевой воде и водопроводе, о лечебном серебре и алкоголе, о гиподинамии и диете, ...* Санкт-Петербург, 2009.
21. Бедный М. С. *Мальчик или девочка? (Медико-демографический анализ)*. Москва, Мысль, 1987.
22. Белкин А. И. Третий пол. Судьбы пасынков Природы. М., Олимп, 2000,.432 с.
23. Бианки В. Л. *Асимметрия мозга животных*. Л., 1985, 250 с.
24. Блинков С. М., Глезер И. И. *Мозг человека в цифрах и таблицах*. Л., 1964, 180 с.
25. Бойко Е. И. *Время реакции человека*. М., Медицина, 1964, 300 с.
26. Большаков В. Н., Кубанцев Б. С. *Половая структура популяций млекопитающих и ее динамика*. М., Наука, 1964. 233 с.
27. Боннер Дж. *Биохимия растений*. М., Мир, 1968, 624 с.
28. Бородин П. М., Горлов И. П. Влияние стресса на генетическую изменчивость. В кн.: *Микроэволюция*, М., 1984, с. 100–101.
29. Бородин П. М. Шюлер Л.. Беляев Д. К. Проблемы генетики стресса. Сообщение I. Генетический анализ поведения мышей в стрессирующей ситуации. *Генетика*, 1976, т. 12, № 12, с. 62–72.
30. Брук С. П. *Население мира: Этнодемографический справочник*. М., Наука, 1981, 880 с.
31. Бунак В. В., Нестурх М. Ф., Рогинский Я. Я. *Антропология*, М., 1941, 300 с.
32. Бураковский В. И., Колесникова С. А. *Частная хирургия болезней сердца и сосудов*. М., Медицина, 1967, 190 с.
33. Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. Докл. на Ш Всерос. селекционном съезде в Саратове 4 июня 1920 г. Саратов: Губполиграфотдел, 1920, с. 16.
34. Вейнингер О. *Пол и характер. Принципиальное исследование*. 1902.

35. Великанова М. С. *Палеоантропология Прутско-Днестровского междуречья*. М., Наука, 1975, 282 с.
36. Вендровский В. Современное состояние проблемы эволюции пола. *Успехи соврем. биологии*, 1933, т. 2, № 3, с. 12–28.
37. Вилли К., Детье В. Биология. 1975. М. «Мир».
38. Виноградова Т. В., Семенов В. В. Сравнительное исследование познавательных процессов у мужчин и женщин: роль биологических и социальных факторов. *Вопросы психологии*. 1992, с. 63–71.
39. Вишневский А. А., Галанкин Н. К. *Врожденные пороки сердца и крупных сосудов*. М., Медицина, 1962, 280 с.
40. Воронцов Н. Н., Ляпунова Е. А., Иваницкая Е. Ю. Изменчивость половых хромосом млекопитающих. *Генетика*, 1978, т. 15, с. 1432–1446.

41. Гаврилов Л. А., Гаврилова Н. С. *Биология продолжительности жизни*. М., Наука, 1991, 280 с.
42. Гаврилова Н. С., Семенова В. Г., Гаврилов Л. А. Картотека данных по продолжительности жизни людей. В кн.: *Проблемы биологии старения*. М., Наука. 1983, с. 71–76.
43. Гилинский Я. И. Девиантология: социология преступности, наркотизма, проституции, самоубийств и других «отклонений». 2-е изд., испр. и доп. СПб: Юрцд. центр Пресс, 2007.
44. Гинзбург В. В. *Элементы антропологии для медиков*. Л., Медгиз, 1963, 216 с.
45. Голубовский М. Д. Организация генотипа и формы наследственной изменчивости эукариот. В кн.: *Методологические проблемы медицины и биологии*. Новосибирск, Наука. 1985, с. 135–152.
46. Грант В. *Эволюция организмов*. М., Мир. 1980, 407 с.
47. Гришко И. Н. Проблема пола у конопли. *Тр. ВНИИ конопли*. Киев, 1935, т. 8, с. 197–241.
48. Гублер Е. В., Генкин А. А. *Применение непараметрических критериев статистики в медико-биологических исследованиях*. Л., Медицина, 1973, 141 с.
49. Гуревич Г. А. Доклад на секции организации Совета по кибернетике, 1966.

50. Давыдовский И. В. *Геронтология*. М., Медицина, 1966, 310 с.
51. Дарвин Ч. *Происхождение человека и половой отбор*. Соч. М., Изд-во АН СССР. 1953. т. 5. 1040 с.
52. Денисова З. В. *Механизмы эмоционального поведения ребенка*. Л., Наука, 1978, 143 с.
53. Джагарян А. Д. *Атлас хирургии сердца*, Ереван, Армянское Гос. изд-во. 1961, 311 с.
54. Джапаридзе Д. И. *Пол у растений*. Тбилиси, Изд-во АН ГССР, 1963, ч. 1, 307с.
55. Джапаридзе Д. И. *Пол у растений*. Тбилиси, Мецниереба, 1965. ч. 2, 302 с.
56. Добрынина А. Я. Реципрокные скрещивания московских кур и леггорнов. *Тр. Ин-та генетики АН СССР*, 1958, № 24, с. 307–320.
57. Долинова Н. А. Дерматоглифика удмуртов. Новые исследования по этногенезу удмуртов. Ижевск, *Уро АН СССР*, 1989, с. 108–122.
58. Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. *Генетика популяций и селекция*. М.: Наука, 1967. 487 с.

59. Евтеев А. А. *Проблема полового диморфизма в краниологии*. Автореф. дис. канд. биол. наук. М., МГУ, 2008.
60. Еремеева В. Д., Хризман Т. П. *Мальчики и девочки – два разных мира. Нейропсихологи – учителям, воспитателям, родителям, школьным психологам*. М., Линка-Пресс, 1998, 184 с.

61. Жеденов В. Н. *Легкие и сердце животных и человека*. М.: Медицина, 1954, 350 с.
62. Желчный пузырь. В кн.: *БМЭ*, М.: Сов. энциклопедия, 1978, т. 8, С. 184–204.
63. Жуков Д. А. "Биология поведения. Гуморальные механизмы". СПб.: Речь, 2007, 466 с.
64. Жуковский П. М. *Культурные растения и их сородичи*. Л.: Колос, 1964, 596 с.
65. Жуковский П. М. *Ботаника*, М., Высш. школа, 1967, 667 с.
66. Журавлева М. И., Соболева Т. С. О некоторых гендерных вопросах исследования психологии творчества. *МКО*, 2005, ч. 1, с. 165–171.
67. Жученко А. А., Король А. Б. *Рекомбинация в эволюции и селекции*. М., Наука, 1985, с. 317–318.
68. Жюльен Ш.-А. *История Северной Африки*. М., 1961, т. 2, с. 272.
69. Завадовский М. М. *Пол животных и его превращения*. М. - Л.,1923.

70. Иванов В. В. *Чет и нечет. Асимметрия мозга и знаковых систем*. М., 1978, 190 с.
71. Иванова П. Г. Влияние возраста половых клеток животных на качество потомства. *Учен. зап. ЛГУ, сер.биол.*, 1953, № 165, вып. 33, с. 3.
72. Исаев Д. Н., Каган В. К. *Половое воспитание детей*. М., 1998.

73. Йонаш. *Частная кардиология*. Прага, 1960, 400 с.

74. Камалян В. Ш. Влияние высоты на соотношение пола потомства. *Изв. АН АрмССР. Биолог. и с.-х. науки*, 1958, т. II, № 4, с. 97–101.

75. Камалян В. Ш. Влияние возраста родителей на соотношение пола потомства. *Журн. общ. биологии*, 1962, т.23, № 6, с. 455–459.
76. Кардо-Сысоева Е. О гинадроморфизме у Salix cinereae L. *Тр. Ленингр. о-ва естествоиспытателей*, 1924, т.54, № 3, с. 41–44.
77. Кирпичников В. С. Аутосомные гены у Lebistes Reticulatus и проблема возникновения генетического определения пола. *Биол. журн.* 1935. т. IV, № 2. с. 343–354.
78. Кирсанов З. И., Рогозин А. П. Распознавание пола и возраста исполнителя рукописи по почерку. В кн.: *Правовая кибернетика*. М., 1973, с. 161–176.
79. Колесов Д. В., Сельверова И. Б. *Физиолого-педагогические аспекты полового созревания*. М.: Педагогика, 1978, 280 с.
80. Комфорт А. *Биология старения*. М.: Мир, 1967, с. 400.
81. Кон И. О. *Социология личности.* М.: Политиздат, 1967, 383 с.
82. Кон И. О. Адам. Ева и век - искуситель. *Лит. Газета*, 1979, № 1.
83. Кон И. С. *Ребенок и общество*. М., Педагогика, 1988, 264 с.
84. Кон И. О. О нормализации гомосексуальности. *Сексология и сексопатология*, 2003, № 2, с. 2–12.
85. Корытин С. А. *Поведение и обоняние хищных млекопитающих*. Изд. 2, 2007, 224 с.
86. Кочетова Т. В. Эволюционный подход в социально-психологических исследованиях: половые различия как ведущие детерминанты статусных предпочтений. *Социальная психология и общество*, 2010, № 1, с. 78–90.
87. Кречетович Л. М. *Вопросы эволюции растительного мира*. М., МОИП, 1351 с.
88. Крымский Л. Д. Патологическая анатомия врожденных пороков сердца и осложнений после их хирургического лечения. М., Медицина, 1963.
89. Кузнецов А. В., Сигаева В. А., Кузнецова И. В., Щит И. Ю. Сперматозоиды кролика способны связывать чужеродную ДНК. *Пробл. репродукции*. 1996, № 1, с. 7–10.
90. Кузнецов В. Н. *Гендерные особенности алкоголизма в Томской области (клинические и терапевтические аспекты).* Автореф. дис. канд., 2010.
91. Купцов А. И. Однополый женский подсолнечник. *Соц. Растениеводство*, 1935, № 14, с. 149–150.
92. Курбанов Р. Соотношение полов у тутового шелкопряда. Канд. дисс. Ташкент, 1973, с. 147.
93. Курбатов А. Д. *Влияние условий развития на формирование пола и других признаков сельскохозяйственных животных*. Автореф. дис. докт., Пушкин Л-д, 1965.
94. Кухаренко В. И. О первичном соотношении полов у человека. *Генетика*, 1970, т. 6, № 5, с. 142–149.
95. Кухаренко В. И. Исследование пренатального соотношения полов у человека методом кратковременного культивирования тканей. *Генетика*, 1971. т. 7, № 8, с. 166–169.
96. Кушакевич С. *История развития половых желез у Rana Esculenta.* СПБ, 1910.
97. Кэйн А. *Вид и его эволюция*. М., Изд-во иностр. лит., 1958, 310 с.
98. Лазуткин А. П. Постгосударственная парадигма управления акционерным капиталом. Красноярск, СибГТУ, 2011, 242 с. ISBN 978-5-8173-0485-5.
99. Левин В. Л., К вопросу о различной повреждаемости тканей самцов и самок. Опыты с белыми мышами. *Докл. АН СССР*, 1949, т. 66, № 4. с. 749–751.
100. Левин В. Л. Некоторые особенности действия стрихнина на изолированные ткани и целые организмы самцов и самок грызунов. *Докл. АН СССР*, 1951а, т. 78, № 1, с. 165–168.
101. Левин В. Л. К вопросу о различной повреждаемости тканей самцов и самок. Опыты с белыми крысами. *Докл. АН СССР*, 1951б, т. 78. № 4. с. 817–819.
102. Лисицын Ю. П., Копыт Н. Я. *Алкоголизм (социально-гигиенические аспекты).* М. Медицина, 1978, 232 с.
103. Логинов А. А. Мужчина и женщина. Начало семейной жизни (Кочетов А. И.), Минск, 1989, с. 231–257.
104. Лучникова Е. М., Петрова В. В. Компенсаторное повышение доли самцов дочернего поколения под влиянием их дефицита в родительском поколении. (Опыты на модельных популяциях дрозофилы). *Вестн. Ленинградс-кого университета*, 1972, вып. 1, № 3, с. 143–150.
105. Лэк Д. *Численность животных и ее регуляция в природе*. М., Изд-во иностр. лит., 1957, 400 с.
106. Максимовский Л. Ф. Возможности направленного воздействия на формирование соотношения полов потомства млекопитающих // С.-х. биол. 1988. № 1. С. 10-19.
107. Малиновский А. А. Незавершенные идеи некоторых советских генетиков. *Природа*, 1970, № 2, с. 79–83.
108. Малиновский А. А. *О теоретической биологии.* Препринт. Методологические вопросы биофизики. I Всесоюзный биофизический съезд. Пущино, 1982.
109. Мамзина Е. А. *Влияние характера спаривания животных на соотношение полов потомства*. Дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Л., 1955.

110. Манашев Г. Г. *Закономерности формирования многокорневых зубов человека*. Автореф. Дисс. Докт. Мед. Наук, Красноярск, 2005, 244 с.
111. Мануйлова Е. Ф. Ветвистоусые рачки (Cladocera). *Определители по фауне СССР, издаваемые Зоол. ин-том АН СССР*, 88. М.-Л., 1965, с. 1–327.
112. Маркарян Р. Н. *Семяпродукция, оплодотворяемость и качество потомства в зависимости от различного режима использования баранов.* Автореф. дис. канд. Ереван, 1965.
113. Маркель А. Л. Некоторые особенности селекционного процесса в условиях стрессорной стимуляции. В сб.: *Микроэволюция*, 1984. с. 115–116.
114. Миллер Т. К вопросу об отношении полов среди рождающихся телят. *Архив ветеринарных наук*, 1909, кн. 9.
115. Милованов В. К. *Биология воспроизведения и искусственное осеменение животных*. М., Сельхозгиз, 1962, 696 с.
116. Минина Е. Г. *Смещение пола у растений воздействием факторов внешней среды*. М., Изд-во АН СССР, 1952, 199 с.
117. Минина Е. Г. Значение смещения пола у растений для селекции (о связях гетерозиса и полиплоидии с сексуализацией). *Журн. общ. биологии*, 1965, т. 26, № 4, с. 416–427.
118. Мичурин И. В. *Итоги шестидесятилетних работ*. М., Изд-во АН СССР, 1950, 550 с.
119. Мордухай-Болтовской Ф. Д. Биология и систематика полифемид понто-каспийского бассейна. “Вопр. Гидробиологии”. 1-й съезд Всес. гидробиологического об-ва. М., Наука, 1965, с. 301.
120. Мэйнард Смит Дж. *Эволюция полового размножения*. М., Мир, 1981, 271 с.
121. Наугольных В. И. О стойкости листьев двудомных растений к ядовитым веществам. *Докл. АН СССР*, 1947, т. 57, № 4, с. 403–406.
122. Никитюк Б. А. В сб.: *Эволюция темпов индивидуального развития животных*. М., Наука, 1977, с. 83–94.
123. Новосельский С. А. *Вопросы демографической и санитарной статистики*. М., Госстатиздат, 1958, с. 1–197.
124. Павловский О. М. О чем рассказывает обобщенный фотопортрет? *Наука и жизнь*, 1980, № 1, с. 84–90.
125. Павловский О. М. Биологический возраст у человека. Экологические аспекты. В сб.: *Итоги науки и техники , сер. Антропология*, Т. I, М., ВИНИТИ, 1985, с. 5–53.
126. Пантелеев П. А. О роли гопотез в зоологических исследованиях. *Вестник Зоологии*, 2003, т. 37, № 2, с. 3–8.
127. Пантелеев П. А. Родентология. М., Т-во научных изданий КМК, 2010, 221 с., с. 74.
128. Пульс. В кн.: *БМЭ*. М., Сов. энциклопедия, 1962, т.27, с. 515.
129. Раевский П. М., Шерман А. Л. Значение пола в эпидемиологии злокачественных опухолей (системно-эволюционный подход). В сб.: *Математическая обработка медико-биологической информации*. М., Наука, 1976, с. 170–181.
130. Разумов В. В. Ещё раз о философии медицины. *Фундаментальные исследования*, 2011, № 11, с. 433–439. с.438
131. Ратькин А. В., Андреев В. С., Аркатов В. В. Генетический контроль формирования окраски цветков у душистого горошка. *Генетика*, 1977, т. 13, № 9. с. 1534–1542.
132. Ратькин А. В., Запрометов М. Н., Андреев В. С., Евдокимова Л. И. Изучение биосинтеза антоцианидов и флавонодов в цветках душистого горошка. *Журн. общ. биологии*. 1980, т. 41, № 5, с. 685–699.
133. Рогинский Я. Я., Левин М. Г. *Основы антропологии*. М., Наука, 1955. 290 с.
134. Розанова М. А. Проблема пола у высших растений. В кн.: *Теоретические основы селекции растений*. М.-Л., Госиздат. с.-х. совхозной и колхозной лит., 1935, т. I, с. 145–162.
135. Ротт Н. Н. Определение пола у амфибий. *Бюллетень М. о-ва исп. Природы. отд. биологии*, 1963, т. 68, с. 118–134.
136. Садовски Е. Половой диморфизм и индивидуальные особенности развития координационных способностей высококвалифицированных спортсменов восточных единоборств. *Теория и практика физической культуры*, №8, 1999.
137. Салганик Р. И. Роль генетической индукции в нормальных и патологических процессах. *Вестн. АМН СССР*, 1968, № 8, с. 3–10.
138. Светлов П. Г. О различной выносливости к голоду и иным вредным факторам самцов и самок Drosophila Melanogaster. *Докл. АН СССР*, 1943а. т. 41, .№ 8, с. 354–357.
139. Светлов П. Г. Онтогонез полового дифференциала чувствительности у Drosophila Melanogaster. *Докл. АН СССР*, 1943б, т. 41, № 9, с. 410–412.

140. Светлов П. Г. Чувствительность кишечного эпителия у самцов и самок Drosophila Melanogaster к повреждающему действию молочной кислоты. *Докл. АН СССР*, 1945, т. 48, № 5, с. 377–379.
141. Светлов П. Г., Иванова К. В. Половые различия в выносливости к повреждающим воздействиям у Cyclopoida. *Докл. АН СССР*, 1949, т. 68, № 6, с.1143–1146.
142. Светлов П. Г., Светлова М. Г. Половые различия в стойкости к действию повреждающих агентов у двудомных растений. *Докл. АН СССР*, 1950а, т. 70, № 4, с. 741–744.
143. Светлов П. Г., Светлова М. Г. Происхождение половых различий повреждаемости в онтогенезе двудомных цветковых растений. *Докл. АН СССР*, 1950б, т. 70, № 5. с. 925–928.
144. Светлов П. Г. Чекановская О. В. О половых различиях в чувствительности к вредным факторам имагинальных дисков личинок *Drosophila melanogaster*. *Докл. АН СССР*, 1945, т. 46, № 7, с. 321–325.
145. Сидоров Б. Н., Соколов П. Н. *Чисто женские формы клещевины*. М., Изд-во АН СССР, 1945, с. 283–290.
146. Симонов П. В., Русалова М. Н., Преображенская Л. А., Ванециан Г. Л. Фактор новизны и асимметрия деятельности мозга. *Журн. высш. нерв. деятельности*. 1995, т. 45, Вып. 1, с. 13–17.
147. Скоробогатов Г. А. Математическое моделирование глобальных социально-экономических процессов. Доклады Методолог. Семинара ФИАН. М., ФИАН, 2005, Вып. 16. с. 1-62.
148. Смирнов Н. Н. Строение конечностей и его значение для экологии и систематики семейства *Chydoridae*. “*Вопр. гидробиологии*”, 1-й съезд Всес. Гидробиологического об-ва. М., Наука, 1965а, с. 385.
149. Смирнов Н. Н. Жизненный цикл некоторых *Chydoridae*. *Зоол. журн*., 1965б, т. 44, № 9, с. 1409–1411.
150. Сукачев В. Н. *Дендрология с основами лесной геоботаники*. Л., Гослестехиздат, 1938, 295 с.
151. Спрингер С., Дейч Г. *Левый мозг, правый мозг*, М., Мир, 1983, 60 с.

152. Тахтаджян А. Л. *Вопросы эволюционной морфологии растений*. Л., Изд-во ЛГУ, 1964, 214 с.
153. Тер-Аванесян Д. В. Роль количества пыльцевых зерен цветка в оплодотворении растений. *Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции*, 1949, т. 28, с. 119–133.
154. Тер-Аванесян Д. В. *Опыление и наследственная изменчивость*. М., Советская наука, 1957, 250 с.
155. Тишкина Е. И. (2010) Бинарные сопряженные дифференциации культуры: элитарность и массовость. Известия Уральского гос. ун-та., 2010, № 2 (76), с. 23–30.
156. Ткаченко Б. И., ред. *Физиологические основы здоровья человека*. СПб, Архангельск, 2001.

157. Уломский С. Н. К фауне и экологии низших ракообразных рисовых полей Сталинабада. “Сб. Работ по гидробиологии”. *Тр. Ин-та зоол. и паразитол. АН Тадж.ССР*, 1959, т. 112, с. 25–65.
158. Уоллес А. Р. *Дарвинизм*. М., 1911.
159. Урланис Б. Ц. *Социология в СССР*, т. 2, М., Мысль, 1965, с. 10–73.
160. У Хань. *Жизнеописание Чжу Юаньчжана*. М., Наука, 1980, с. 227.

161. Файнберг Л. От обезьяны к человеку. *Наука и жизнь*, 1982, № 5. с. 72–85.
162. Франкфурт У. И., Френк А. М. *Джозайя Виллард Гиббс*. М., 1964. с. 76, 280 с.
163. Фрейд З. *Введение в психоанализ: лекции*. М., 1995.

164. Харрисон Дж., Уайнер Дж., Таннер Дж., Барникот Н. *Биология человека*. М., Мир, 1968, 440 с.

165. Чайлахян М. Х., Хрянин В. Н. *Пол растений и его гормональная регуляция*. М., Наука, 1982, 173 с.
166. Четвериков С. С. Основной фактор эволюции насекомых. *Изв. Московского энтомологического об-ва*, 1915, т. 1, с. 14–24.
167. Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики. *Журн. общ. биологии*, 1926, т. 2, с. 5–54.

168. Шерман А. Л. *Некоторые вопросы обработки медицинской информации и машинная диагностика врожденных пороков сердца*. Канд. дис. М., 1970.
169. Шея. В кн.: *БМЭ*, М.: Сов. энциклопедия, 1986, т. 27, с. 406.
170. Шмальгаузен И. И. *Основы сравнительной анатомии позвоночных животных*. М., 1947.
171. Шмальгаузен И. И. Основы эволюционного процесса в свете кибернетики. В кн.: *Проблемы кибернетики*, вып. 4, М., Физматгиз, 1954, с. 121–149.
172. Шмальгаузен И. И. *Проблемы дарвинизма*. Л., Наука, 1969, 493 с.
173. Штерн К. *Основы генетики человека*. М., Медицина, 1965.
174. Шубин И. Г., Шубин Н. Г. Половой диморфизм и его особенности у куньих. *Журн. общ. биологии*, 1975, т. 36, № 2, с. 283–290.
175. Шюлер Л., Бородин П. М., Беляев Д. К. Проблемы генетики стресса. *Генетика*, 1976, т. 12, № 12, с. 72–82.

176. Эберс Г. *Уарда*. М., Наука, 1965, с. 76.
177. Эйнштейн А. *Физика и реальность*. М., 1965, с. 109, 350 с.
178. Эпидемиология рака в СССР и США. 1979. М. Медицина. 384 с.
179. Эрман Л., Парсонс П. *Генетика поведения и эволюция*. М., Мир, 1984.
180. Юсупов Р. М. О половом диморфизме и значении женских выборок черепов в антропологии. *Источники по истории и культуре Башкирии*. Уфа, 1986. С. 51–56.
181. Abraham J. N. "La Saboteuse: An Ecological Theory of Sexual Dimorphism in Animals." *Acta Biotheoretica* 1998, v. 46, p. 23-35.
182. Albert D. J., Walsh M. L., Jonik R. H. Aggression in humans: what is its biological foundation? Neurosci Biobehav Rev. 1993, v. 17, N 4, p. 405–425.
183. Allsop D. J., Warner D. A., Langkilde T., Du W., Shine R. Do operational sex ratios influence sex allocation in viviparous lizards with temperature-dependent sex determination? *J. Evol. Biol.*, 2006, v. 19, p. 1175–1182.
184. Amoore J. E., Venstrom D. Sensory analysis of odor qualities in terms of the stereochemical theory. *J. Food Sci*., 1966, v. 31, p. 118–128.
185. Andersson M. *Sexual Selection*. Princeton Univ. Press, 1994.
186. Andersson M., Wallander J. Ethology: Relative Size and Mating Behavior. Nature, 2004, v. 431, p. 139.
187. Ansari-Lari M, Saadat M. Changing sex ratio in Iran 1976–2000. *J. Epidemiol. Community Health* 2002, v. 56, p. 622–623.
188. Apicella C. L., Feinberg D. R., W. Voice pitch predicts reproductive success in male hunter-gatherers *Biol. Lett.*, 2007, v. 3, N. 6, p. 682–684.
189. Araki, T., Toda Y., Matsushita K., and Tsujino A. Age differences in sweating during muscular exercise. *Jap. J. Phys. Fitness Sports Med*. 1979, v. 28, p. 239-248.
190. Ashley B. Sex differences in the incidence of tumors at various sites. *Brit. J. of Cancer*, 1969, v. 24, 1, p. 26–30.
191. Asker S. E., Jerling L. *Apomixis in plants*. CRC, Boca Raton, Fl, 1992
192. *Autoimmune diseases in women*. Society for Women's Health Research and the National Women's Health Resource Center, Inc. Report, 2002. < www.womens-health.org >
193. Badr F. M., Spickett S. G. Genetic variation in adrenal weight relative to body weight in mice. *Acta Endocrinol*., 1965, Suppl., v. 100, p. 92–106.
194. Bagemihl B. *Biological Exuberance: Animal Homosexuality and Natural Diversity*. 1998, New York: St. Martin Press.
195. Baker H. G. Reproductive methods as factors in speciation in flowering plants. *Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol*., 1959, v. 24, p. 177–191.
196. Baker H. G. Support for Baker's law as a role. *Evolution*, 1967, v. 21, p. 853–856.
197. Banta A., Brown L. A. Rate of metabolism and sex determination in Cladocera. *Proc. Soc. Exp. Biol. and Medic*., 1924, v. 22, p. 77–79.
198. Banta A. M., Wood T. R., Brown L. A., Ingle L. Studies in the physiology, genetics and evolution of some Cladocera. Paper N 39, Dept. Of Genetics. Carnegie Inst. Of Washington, 1939, v. 39, p. 1–285.
199. Bar-Anon R., Robertson A., Variation in sex ratio between progeny groups in dairy cattle. *Theoret. Appl. Genet*., 1975, v. 46, p. 63–65.
200. Bar-Or O. Invited review climate and the exercising child. *Int. J. Sports Med.* 1980, v. 1, p. 53–65.
201. Barton D. E., David F.N., Merrington M. The positions of the sex chromosomes in the human cell in mitosis. *Ann. Hum. Genet*., Lond., 1964, v. 28, p. 123–135.
202. Bateman A. J. Interasexual selection in Drosophila. *Heredity*, 1948, v. 2, p. 349–368.
203. Bawa K. S., Opler P. A. Dioecism in tropical forest trees. *Evolution*, 1975, v. 29, p. 167–179.
204. Beamer W., Bermant G., Clegg M. T. Copulatory behaviour of the ram, *Ovis aries*. II. Factors affecting copulatory satiation. *Anim. Behav*., 1969, v. 17, p. 706–711.
205. Beatty R. A. The genetics of the mammalian gamete. *Biol. Rev*., 1970, v. 45, p. 73–ll9.
206. Beilharz R. G. Research into sex-linked control of body weight in poultry and rabbits. *Proc. Aust. Soc. Anim. Prod*., 1960, v. 3, p. 139.
207. Beilharz R. G. On the possibility that sex chromosomes have a greater effect than autosomes on inheritance. *J. Genet.*, 1963, v. 58, p. 441–449.
208. Bell G. *The Masterpiece of Nature.* Berkeley: Univ. of California Press, 1982.
209. Bell A. P., Weinberg M. S., Hammersmith S. K. *Sexual Preference: Its Development In Men and Women.* Bloomington, Indiana: Indiana Univ. Press, 1981.

210. Benbow C. P., Stanley J. C. Sex differences in mathematical ability: Fact or artefact? *Science*. Wash., 1980, v. 210, N 4475, p. 1262–1264.
211. Bermant G. Sexual behavior: Hard times with the Coolidge Effect. In *Psychological Research: The inside story*. (M. H. Siegel & H. P. Zeigler, Eds.), New York: Harper & Row, 1976, p. 76–103.
212. Bernstein M. E. Action of genes affecting the sex ratio in men. *Science*, 1951, v. 114, N 2955, p. 181–182.
213. Bernstein M. E. Studies in the human sex ratio. 5. A genetic explanation of the wartime increase in the secondary sex ratio. *Am. J. Human Genet*., 1958, v. 10, p. 68–70.
214. Bessey E. A. Effect of the age pollen upon the sex of hemp. *Amer. J. Bot*., 1918, N 5, p. 234–238.
215. Bessey E. A., 1933. Sex problem in hemp. *Quart. J. Biol*., 1933, v. 3, p. 185–190.
216. Bishop P. O. Neural mechanisms for binocular depth discrimination. In: *Advances in Physiological Sciences. Sensory Functions* (Eds. Grastian E., Molnar P.), 1981, v. 16, p. 441–449.
217. Bisioli C. Sex ratio of births conceived during wartime. *Hum. Reprod*. 2004, v. 19, p. 218–219.
218. Blackman R. L. Species, sex and parthenogenesis in aphids. *The Evolving Biosphere*. Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1981, p. 75–85.
219. Blest A. D. A study of the biology of Saturniid moths in the canal zone biological area. *Smithson. Rep*., 1959, p. 447–464.
220. Blumstein S. Goodglass H., Tartler V. The reliability of ear advantage in dichotic listening. *Brain and Language*. 1975, v. 2, p. 226–236.
221. Bodmer W. F. The evolutionary significance of recombination in prokaryotes. *Symp. Soc. gen. Microbiol*., 1970, v. 20, p. 279–294.
222. Brackett B. G., Baranska W., Savicki W., Korovski H. Uptake of Heterologous Genome by Mammalian Spermatozoa and its Transver to Ova through Fertilization. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*., 1971, v. 68, p. 353–357.
223. Brand G., Millot J-L. Sex differences in human olfaction: Between evidence and enigma. *The Quarterly J. of Exp. Psychology*, 2001, B 54, N 3, 1 August 2001, p. 259–270.
224. *Breeding Methods for Cattle, Pigs and Poultry in the U.S*. Paris: OEEG, 1957, 153 p.
225. Brown G. R. Sex-biased investment in nonhuman primates: can Trivers and Willard's theory be tested? *Anim. Behav*., 2001, v. 61, p. 683–694.
226. Brown, L. P. Can guppies adjust the sex ratio? *Am. Nat*., 1982, v. 120, p. 694–698.
227. Brumby P. J. The influence of the maternal environment on growth in mice. *Heredity*, 1960, v. 14, p. 1.
228. Buffery A., Grey J. Sex differences in the development of spatial and linguistic skills. In: *Gender differences, their ontogeny and significance* (Ounsted C., Taylor D., eds.), Edinburgh, 1972, p. 123–158.
229. Bull J. J. *Evolution of Sex Determining Mechanisms.* Menlo Park, California: WA Benjamin/Cummings. 1983.
230. Bunce M., Worthy T. H., Ford T., et al. *Nature*, 2003, v. 425, p. 172–175.
231. Burley N. Sex-ratio manipulation in color-banded populations of zebra finches. *Evolution*, 1986, v. 40, p. 1191–1206.
232. Buss D. M. *The murderer next door: Why the mind Is designed to kill*. 2005, New York: Penguin Press.
233. Cameron E. Z. Facultative adjustment of mammalian sex ratios in support of the Trivers-Willard hypothesis: evidence for a mechanism. *Proc. R. Soc. Lond.*, 2004, v. 271, p. 1723–1728.
234. Cancer incidence in Finland, Iceland, Norway and Sweden. *Acta pathol. et morfol. Scandin*. Sect. A, 1971, Suppl. N 224, Copenh., 1971a.
235. *Cancer incidence in Sweden 1959–1965*. Stockholm, 1971b.
236. Carlquist S. *Island life*. New-York, Natural History Press, 1965, 250 p.
237. Carlquist S. The biota of long distance dispersal, IV. Genetic systems in the flora of oceanic islands. *Evolution*, 1966, v. 20, p. 433–455.
238. Cartwright J. Evolution and Human Behavior: Darwinian Perspectives on Human Nature. Cambridge: MIT Press, 2000.
239. Cassidy J., Ditty K. Gender differences among newborns on a transient otoacoustic emissions test for hearing. *Journal of Music Therapy*. 2001, v. 37, p. 28–35.
240. Chan S. T. H., O, W.-S. Environmental and non-genetic mechanisms in sex determination. In: *Mechanisms of Sex differentiation in animals and man.* (C. R. Austin & R. G. Edwards, eds) Acad. Press, London, 1981, p. 55–111.
241. Chan S. T. H., Yeung, W. S. B. Sex control and sex reversal in fish under natural conditions. *Fish Phys*., 1983, v. 9, part B, p. 171–222.
242. Chapman A. B., Cassida L. E., Cote A. *Proc. Am. Soc. Anim. Prod.*, 1938, v. 30, p. 303.
243. Charlesworth L., Charlesworth B., Strobeck C. Effects of selfing on selection for recombination. *Genetics*, 1977, v. 86, p. 213–226.
244. Charnov E. L. *The theory of sex allocation*. Princeton Univ. Press, Princeton, 1982.

245. Charnov E. L., Bull J. When is sex environmentally determined? *Nature*, Lond., 1977, v. 266, p. 828–830.
246. Cheng K. M., Siegel P. B. Quantitative genetics of multiple mating. *Anim. Behav*., 1990, v. 40, p. 406–407.
247. Choquet M., Ledoux S., Hassler C. Alcohol, tabac, cannabis et autres drogues illicites parmi les élèves de collège et de lycée. ESPAD 99-France. Paris, OFDT, 2001.
248. Chovanova E., Bergman K. P., Stukovsky K. Abstracts of comunications of II Congress of European Antropological Association, Brno, 1980, p. 136.
249. Ciesielski T. Quomodo flat ut max probes masculina, mox feminina oriatur apud plantas, animalia et homines. Lwow (Lemberg), 1911, S. 1–15.
250. Cluttonbrock T. H., Iason, G. R. Sex-ratio variation in mammals. *Quart. Rev. Biol*., 1986, v. 61, p. 339–374.
251. Cohn L. D. Sex differences in the course of personality development: a meta-analysis. *Psychol Bull*. 1991, v. 109(2): p. 252–66.
252. Coie J. D., Dodge K. A. Aggression and antisocial behavior. In W. Damon & N. Eisenberg (Eds). *Handbook of Child Psychology*, 1997, Vol. 3: *Social, emotional and personality development*.
253. Cole N. S. The ETS gender study: how females and males perform in educational setting. Princeton, NJ, Educational Testing Service, 1997.
254. Cole R. I., Kirkpatrick W. F. *Rhode Island Agr. Exptl. Bull*., 1915, v. 162, p. 43–48.
255. Collins S. A. Male voices and women's choices *Anim. Behav*. 2000, v. 60, p. 773–780.
256. Collins S. A, Missing C. Vocal and visual attractiveness are related in women. *Anim. Behav.*, 2003, v. 65, p. 997–1004.
257. Coltheart M., Hull B., Slater D. Sex differences in imagery and reading. *Nature*, 1975, v. 253, p. 438–440.
258. Conway H., Wagner K. J. Congenital anomalies of the head and neck. *Plastic and Reconstr. surgery*, 1965, v. 36, N 1, p. 71–79.
259. Corbet G. B., Southern H. N. The handbook of British mammals. 2nd ed. Oxford, 1977.
260. Corbin A. *Pestdamp en bloesemgeur*. Nijmegen, Netherlands, SUN, 1986.
261. Corna F., Camperio-Ciani A., Capiluppi C. Evidence for maternally inherited factors favouring male homosexuality and promoting female fecundity. *Proceedings: Biological Sciences* 2004, v. 271, p. 2217-2221.
262. Correns C. Geschlechtsbestimmung und Zahlenverhaltnis der Geschlechter beim Sauerampfer (Rumex acetosa). *Biol. Zbl*., 1922, v. 42, p. 465–480.
263. Correns C. Bestimmung, Vererbung und Verteilung des Geschlechter bei den hoheren Pflanzen. *Handb. Vererbungswiss*., 1928, v. 2, p. 1–138.
264. Corso J. F. Age and Sex Differences in Pure-Tone Thresholds. *The J. of the Acoustical Society of America*, 1959, V. 31, Issue 4, p. 498-507.
265. Coulson J. C., Hicling, G. Variation in the secondary sex-ratio of the grey seal *Halichoerus grypus* (Fab.) during the breeding season. *Nature*, 1961, v. 190, p. 281.
266. Coyne J. A., Grant, B. J. Sex ratio compensation in *Drosophila melanogaster*. *Heredity*, 1971, v. 62, p. 205–207.
267. Crew F. A. E. Relation of sex of offspring to time of the coitus during oestrus cycle. *Brit. Med. J*., 1927, v. ii, p. 917–919.
268. Crews D. Animal Sexuality. *Sci. American*. Jan. 1994, p. 108–114.
269. Crichton-Brown J. On the weight of the brain and its component parts in the insane. *Brain*, 1880, v. 2, p. 42–67.
270. Crow J. F. Advantages of Sexual Reproduction. *Dev. Gen*., 1994, v. 15, p. 205–213.
271. Crow J. F., Kimura M. Evolution in sexual and asexual populations. *Am. Natur*., 1965, v. 99, p. 439–450.
272. Crow J. F., Kimura M. *An Introduction to population genetics theory*. N.-Y., Harper & Row, 1970, 180 p.
273. Cui W., Ma C., Tang Y., et al. (2005) Sex Differences in Birth Defects: A Study of Opposite-Sex Twins. Birth Defects Research (Part A) **73** p. 876–880.
274. Currie C., Hurrelmann K., Setterobulte e. a. (Eds.) Health and health behavior among young people. WHO Policy Series: Health policy for children and adolescents Issue 1. International Report. 2000, Copenhagen: World Health Organization.
275. Curry F. W. K. A comparison of left-handed and right-handed subjects on verbal and nonverbal dichotic listening tasks. *Cortex*, 1967, v. 3, p. 343–352.
276. Darwin C. *The descent of man and selection in relation to sex*. London, 1871.
277. Davidsson P. Determinants of entrepreneurial intentions, *RENT IX Workshop in Entrepreneurship Research*, Piacenza, Italy, 1995.
278. Dawley R. M., Bogart J. P. *Evolution and Ecology of Unisexual Vertebrates*. Albany: New York State Museum. 1989.

279. Deary I. J., e. a. Brother–sister differences in the g factor in intelligence: Analysis of full, opposite-sex siblings from the NLSY1979. *Intelligence*, 2007, v. 35 (5), p. 451-456.
280. Degn H. I. Systematic position, age criteria and reproduction of Danish red squirrels (Sciurus vulgaris L.). Dan. Rev. Game Biol., 1973, v. 8, N 2, p. 1–24.
281. Delph L. F. Sexual dimorphism in flower size. *Am.Nat*., 1996, v. 148, p. 299–320.
282. Doll R., Payne P., Waterhouse J. Cancer incidence in five continents. v. 1,2. Berl., l966, 1970.
283. Dorn H. F., Culter Sj. *Morbibidity from cancer in the United States*. Wash., 1955.
284. Doty R. L., Brugger W. E., Jurs P. C., et al. Intranasal trigeminal stimulation from odorous volatiles: psychometric responses from anosmic and normal humans. *Physiology & Behavior*, 1978, v. 20, p. 175–185.
285. Dusing C. Z. Die Regulierung des Geschlechtsverhaltnisses bei der Vermehrung der Menschen, Tiere und Pflanzen. *Naturwissenschaften*. 1884, v. 10, p. 593–640.
286. Eckhart V. M. Sexual dimorphism in flowers and inflorescences. In: *Gender and sexual dimorphism in flowering plants* (ed. M. A. Geber, T. E. Dawson, L. F. Delph), Berlin, Springer, p.123–148.
287. Edge. The science of gender and science. Pinker vs. Spelke. A debate. http://www.edge.org/3rd_culture/debate05/debate05_index.html (2005, May 16).
288. Edwards A. W. F. An analysis of Geissler's data on human sex ratio. *Ann.Human Genet*., 1958, v. 23, p. 6–15.
289. Eguchi S., Hirch I. J. Development of speech sounds in children. *Acta Otolaryngologica, Suppl*. 1969, p. 257.
290. Ehrhardt A. A., Meyer-Bahlburg H. F. L., Rosen L. E. a. Sexual Orientation after Prenatal Exposure to Exogenous Estrogens. *Arch. Sex Behav.* 1985, v. 14, p. 57–77.
291. Ehrman L. Nuclear Genes Depending Cytoplasmic Sterility in Dr. paulistorum. *Science*, 1964, v. 145, № 3628, p. 159.
292. Ellis L., Bonin S. War and the secondary sex ratio: are they related? *Soc. Sci. Inf*., 2004, v. 43, p. 119–126.
293. Ellis L. *Sex differences: summarizing more than a century of scientific research*. CRC Press, 2008, 972 pp.
294. Eshel I., Feldman M. W. On the evolutionary effect of recombination. *Theoret. Pop. Biol*., 1970, v. 1, p. 88–100.
295. Eveleth P. B. Eruption of permanent dentition and menarche of American children living in the tropics. *Hum. Biol*., 1960, vol. 39, p. 60.
296. Evsikov V. I., Nazarova G. G., Potapov M. A. Female odour choice, male social rank, and sex ratio in the water vole. Advances In the biosciences. V. 93: Chemical signals in vertebrates VII. Oxford: Pergamon, 1995, p. 303–307.
297. Fairbairn D. J. Allometry for Sexual Size Dimorphism: Pattern and Process in the Coevolution of Body Size in Males and Females. *Annu. Rev. Ecol. Syst.*, 1997, v. 28, N 1, p. 659–687.
298. Falk B., Bar-Or O., Calvert R., and MacDougall J. D. Sweat gland response to exercise in the heat among premid and late-pubertal boys. *Med. Sci. Sports Exerc.* 1992, v. 24, p. 313–319.
299. Fausto-Sterling A. *Sexing the Body: Gender Politics and the Construction of Sexuality*, 2000.
300. Felsenstein J. Sex and the evolution of recombination. In: *The evolution of sex: an examination of current ideas* (Michod R. E. and Levin B. R., eds). 1988, Sunderland, Massachusetts: Sinauer, p. 74-86.
301. Fernando J, Arena P, Smith D.W. (1978) Sex liability to single structural defects. Am. J. Dis. Child **132** p. 970 –972.
302. Filipponi A., Mosna, B. & Petrelli, G. L'Ottimo di temperatura di *Macrocheles* muscaedomesticae (Scopoli) (Acari: Mesostigmata). *Riv. Parassit*., 1972, v. 32, N 3, p. 193–218.
303. Filipponi A., Mosna, B. & Petrelli, G. Ricerhe autoecologiche di laboratori su tre specie del gruppo *Glaber* (Acarina, Mesostigmata) 3-rapporto-sessi e dinamica di popolazione. *Riv. Parassit*., 1975, v. 36, p. 295–308.
304. Filipponi A. & Petrelli, G. Autoecologia e capacita moltiplicativa di *Macrocheles muscaedomesticae* (Scopoli) (Acari: Mesostigmata). *Riv. Parassit*., 1967, v. 28, N 2, p. 129–156.
305. Fishelson L. Protogynous sex reversal in the fish Anthias squamipinnis (Teleostei, Anthiidae) regulated by the presence or absence of a male fish. *Nature* (London), 1970, v. 227, p. 90–91.
306. Fisher R. A. *The genetical theory of natural selection*. Univ. Press, Oxford, 1930.
307. Flanders S. E. Control of sex and sex-limited polymorphism in the Hymenoptera. *Quart. Rev. Biol*., 1946, v. 21, N 2, p. 135–143.
308. Fohrman M., McDowell R., Mathews C., Hilder R. A cross-breeding experiment with dairy cattle. Techn. Bull. U.S. Dep. Agr., 1954, N 1074, p. 200.
309. Ford C. S., Beach F. A. *Patterns of Sexual Behavior*. N.Y., Harper & Row, 1951, p. 136–140.
310. Fozard J. L. Vision and hearing in aiging. J. E. Birren, K. W. Schaie (eds.). *Handbook of the psychology of aging*. N-Y., Academic Press, 1990.

311. Frank S. A. Sex allocation theory for birds and mammals. A. *Rev. Ecol. Syst*., 1990, v. 21, p. 13–55.
312. Freeman D. C., Klikoff L. G., Harper K. T. Differential resource utilization by the sexes of dioecious plants. *Science*, l976, v. 193, p. 587–599.
313. Freeman D. C., McArthur E. D., Miglia K. J., et al. Sex and the lonely Atriplex. *Western North American Naturalist*, 2007, v. 67, N 1, p. 137–141.
314. Freeman S. The evolution of the scrotum: a new hypothesis. *J.Theor. Biol.*, 1990, v. 145, p. 429–445.
315. Frey D. G. The taxonomic and phylogenetic significance of the head pores of the *Chydoridae (Cladocera). Internation. Revue der gesamten Hydrobiologie*, 1959, Bd. 44, Heft 1, p. 27–50.
316. Fukuda M., Fukuda K., Shimizu T., et al. Parental periconceptional smoking and male: female ratio of newborn infants. *Lancet*, 2002, v. 359, p. 1407–1408.

317. Gefou-Madianou D. (ed.) *Alcohol, gender and culture*, Routledge, London and New York, 1992.
318. Geiser S. W. The differential death rate of the sexes among animals. Wash. Univ. Studies, 1924–1925, N 12, p. 13–15.
319. Geissler A. Beiträge zur Frage des Geschlechtsverhältnisses der Geborenen. *Zeitschr. K. Sächs. Statist. Bureaus*, 1889, v. 35, p. 1–24.
320. Ghiselin M. T. The evolution of hermaphroditism among animals. *Q. Rev. Bio1*., 1969, v. 44, p. 189–208.
321. Ghiselin M. T. *The economy of nature and the evolution of sex.* Univ. of California Press, 1974.
322. Gillis J. S., Walter E. Avis W. E. The Male-Taller Norm in Mate Selection. *Personality and Social Psychology Bulletin*, 1980, v. 6, No. 3, p. 396–401.
323. Gini C. Combinations and sequences of sexes in human families and mammal litters. *Acta Genet. et Stat. Med*., 1951, v. 2, p. 220–244.
324. Gittelsohn A, Milham S. (1964) Statistical study of twins—methods. Am. J. Public Health Nations Health **54** p. 286–294.
325. Glücksmann A. *Sexual Dimorphism in Human and Mammalian Biology and Pathology*. Lond., N.Y., Toronto, Sydney, San Francisco, Acad. Press, 1981, part 1–2, 356 p.
326. Goble F. C. Sex as a factor in metabolism, toxicity, and efficacy of pharmacodynamic and chemotherapeutic agents. *Adv. Pharmacol. Chemother*., 1975, v. 13, p. 173–252.
327. Goddard M. Nature, 2005
328. Godley E. J. Monoecy and incompatibility. *Nature*, Lond., 1955, v. 176, p. 1176–1177.
329. Golanski K. Rev. Ver. Soie, 1959, v. 11, Jan.-März (цит. по Курбатову А. Д., 1965).
330. Goldschmidt R. Physiologische Theorie der Vererbung. B., 1927, p. 48.
331. Gould S. J. *Ontogeny and Phylogeny*. The Belknap Press, Cambridge, 1977, 501 p.
332. Graffelman J., Hoekstra R. F. A statistical analysis of the effect of warfare on the human secondary sex ratio. *Hum. Biol*., 2000, v. 72, p. 433–445.
333. Grant S., Houben A., Vyskot B., Siroky J., Wei-Hua P., Macas J. Genetics of Sex Determination in Flowering Plants. *Dev. Genet*. 1994, v. 15, p. 214–230.
334. Grant V. J. Maternal Personality, Evolution, and the Sex Ratio: Do Mothers Control the Sex of the Infant? London: Routledge, 1998.
335. Grant V. J. The maternal dominance hypothesis: questioning Trivers and Willard. *Evol. Psychol*. 2003, v. 1, p. 96–107.
336. Gray A. P. *Mammalian Hybrids*. A Check-list with Bibliography. 1972, 2nd edition.
337. Guerrero R. Sex ratio: a statistical association with the type and time of insemination in the menstrual cycle. *Intern. J. Fertility*, 1970, v. 15, N 4, p. 221–225.
338. Guerrero R. Association of the type and time of insemination within the menstrual cycle with the human sex ratio at birth. *New Engl. J. Med*., 1974, v. 291, p. 1056–1059.
339. Gunter H. *Naturwiss. Korresp*., 1923, v. 1, p. 19.

340. Haig D., Westoby M. Parent-specific gene expression and the triploid endosperm. *Am. Nat*., 1989, v. 134, p. 147–155.
341. Haig D., Westoby M. Genomic imprinting in endosperm: Its effect on seed development in crosses between species, and between different ploidies of the same species, and its implications for the evolution of apomixis. *Philos. Trans. R. Soc. Lond*., 1991, B333, p. 1–13.
342. Haig-Thomas R., Huxley L. S. Sex ratio in pheasant Species crosser. *J. Genet*., 1927, v. 18, p. 223–246.
343. Halliday T., Arnold S. J. Multiple mating by females: a perspective from quantitative genetics. *Anim. Behav*., 1987, v. 35, p. 939–941.
344. Hamilton J. B. The role of testicular secretions as indicated by the effects of castration in man and by studies of pathological conditions and the short life span associated with maleness. *Recent Progress in Hormone Research*, v. 3, N.Y., Acad. Press, 1948, p. 257–322.

345. Hamilton J. B., Hamilton R. S., Mestler G. E. Duration of life and causes of death in domestic cats. Influence of sex, gonadectomy, and inbreeding. *J. Gerontol*., 1969, v. 24, N 4, p. 427–437.
346. Hamilton W. D. Extraordinary sex ratios. *Science*, 1967, v. 156, p. 477–488.
347. Hammond J. J. The fertilization of rabbit ova in relation to time. *J. Exp. Biol*., 1934, v. 11, p. 140–161.
348. Hannach A. Z. The effect of aging the maternal parent upon the sex ratio in *Drosophila melanogaster*. *Ord. Abstammungs und Vererbungslehre*, 1955, v. 86, p. 574–599.
349. Harlap S. Gender of infants conceived on different days of the menstrual cycle. *New Engl. J. Med*. 1979, v. 300, p. 1445–1448.
350. Harper E. B., Howing W. K., Dubanovsky L. Young children's yielding to false adult judgment. *Child. Development.* 1965, v. 36, p. 175–183.
351. Harris L. J. Sex differences in spatial ability. In: *Asymmetry of the function of the brain* (Kempbel L., ed.), Cambridge, 1978, p. 405–522.
352. Hart D., Moody, J. D. Sex ratio: experimental studies demonstrating controlled variations. *Ann. Surgery*, 1949, v. 129, p. 550–571.
353. Harvey P. H., Partridg L., Southwood T. R. E. (eds). *The Evolution of Reproductive Strategies.* London: The Royal Society. 1991.
354. Hawkes K. The Grandmother Effect. *Nature*, 2004, v. 428, p. 128-129.
355. Hawkes K., O'Connell J. F., Blurton Jones N. G., Alvarez H., and Charnov E. L. Grandmothering, menopause, and the evolution of human life histories. *Proc. of the Nat. Acad. of Sci*., 1998, v. 95, p. 1336-1339.
356. Hay S. Sex differences in the incidence of certain congenital malformations. *Teratology*, 1971, v. 4, N 3, p. 277–280.
357. Heath C. W. Physique, temperament and sex ratio. *Hum. Biol*., 1954, v. 26, N 4, p. 337–342.
358. Heinz A. Cormofyternas Fylogenis. *Lund*, 1927, p. 105.
359. Hertwig R. Uber den derzeitigen Stand des Sexualitätsproblems. *Biol. Zentralblatt*., 1912, Bd. 32.
360. Hoekstra R. F. The Evolution of Sexes. *The Evolution of Sex and its Concequences* (Ed. Stearns S. C.) Basel, Birkhauser Verlag, 1987.
361. Howe H. F. Sex ratio adjustment in the common grakle. *Science*, 1977, v. 198, p. 744–746.
362. Hutchinson J. *The families of flowering plants*. L., 1926–1934, vol.1–2, 2nd ed., 1959.
363. Huxley J. S. Late fertilization and sex ratio in trout. *Science*, 1923, v. 58, p. 291–292.
364. Huxley S. S. Sex determination and related problems. *Med. Sci. Abstr. and Rev*., 1924, v. 10, p. 11–15.
365. Hyde J. S. Understanding Human Sexuality. New York, McGraw-Hill, 1979, 565 p.
366. Hyde J. S., Linn M. C. Gender differences in verbal ability: A meta-analysis. Psychological Bulletin. 1988, v. 104, p. 53–69.
367. James H. C. *Proc. Roy. Entomol. Soc.* London, 1937, Ser. A, v. 12, p. 92–98 (cit.: Werren J. H. & Charnov E. L., 1978. *Nature*, v. 272, p. 349–350).
368. James W. H. Cycle day of insemination, coital rate and sex ratio. *Lancet*, 1971a, v. i, p. 112–114.
369. James W. H. Coital rate, sex ratio and parental age. *Lancet*, 1971b, v. i, p. 1294–1296.
370. James W. H. Coital rate, sex ratio and season of birth. *Lancet*, 1971c, v. ii, p. 159–162.
371. James W. H. Distributions of the combinations of the sexes in mammalian litters. *Genet. Res*.,1975a, v. 26, p. 45–53.
372. James W. H. Sex ratio and the sex composition of the existing sibs. *Ann. Hum. Genet.*, 1975b, v. 138, p. 371–378.
373. James W. H. Sex ratios in large sibships, in the pesence of twins and in Jewish sibships. *J. Biosoc. Sci.* 1975c, v. 7, p. 165–169.
374. James W. H. Timing of fertilization and sex ratio of offspring. A review. *Ann. Hum. Biol*., 1976, v. 3, N 6, p. 549–556.
375. James W. H. The honeymoon effect on marital coitus. J. Sex Res., 1981, v. 17, p. 114–123.
376. James W. H. Decline in coital rate with spouses' age and duration of marriage. J. Biosoc. Sci., 1983, v. 15, p. 83–87.
377. James W. H. The human sex ratio. Part I: A review of the literature. Hum Biol. 1987, v. 59, p. 721–752.
378. James W. H. Sex ratios of births conceived during wartime. *Hum Reprod*, 2003, v. 18, p. 1133–1134.
379. Jerison H. The Evolution of Biological Intelligence. In: *Handbook of Human Intelligence*. (Sternberd R. J., ed.), Cambridge, Cambridge Univ. Press, 1982.
380. Jost A. Hormonal factors in the sex differentiation in the mammalian foetus. Philosophical transactions of the Society of London, 1970, Ser. B, v. 259, p. 119–131.
381. Kaiser Permanente: Healthwise. South California, 1995
382. Kalmus H., Smith A. B. Evolutionary origin of sexual differentiation and the sex-ratio. *Nature*, 1960, v. 186, N 4730, p. 1004–1006.

383. Kanazawa S. Scientific discoveries as cultural displays: A further test of Miller's courtship model. *Evol. And Hum. Behav.*, 2000, v. 21, p. 317–321.
384. Kanazawa S. Big and tall parents have more sons: further generalizations of the Trivers-Willard hypothesis. *J. Theor. Biol.*, 2005, v. 235, p. 583–590.
385. Kanazawa S. Violent men have more sons: further evidence for the generalized Trivers–Willard hypothesis (gTWH). *J. Theor. Biol.*, 2006, v. 239, p. 450–459.
386. Kanazawa S. Beautiful parents have more daughters: a further implication of the generalized Trivers-Willard hypothesis (gTWH). *J. Theor. Biol.*, 2007, v. 244, p. 133–140.
387. Kanazawa S. Big and tall soldiers are more likely to survive battle: a possible explanation for the 'returning soldier effect' on the secondary sex ratio. *Hum. Reprod.*, 2007, v. 22, N 11, p. 3002-3008.
388. Kanazawa S., Vandermassen G. Engineers have more sons, nurses have more daughters: an evolutionary psychological extension of Baron-Cohen's extreme male brain theory of autism and its empirical implications. *J. Theor. Biol*., 2005, v. 233, p. 589–599.
389. Kang S., Cho W. The sex ratio at birth of the Korean population. *Eugenics quart*., 1959, N 6, p. 187–190.
390. Karlin S., Lessard S. *Sex Ratio Evolution*. New Jersey: Princeton Univ. Press. 1986.
391. Karlsmose B. et. al, Prevalence of hearing impairment and subjective hearing problems in a rural Danish population aged 31-50 years. *British Journal of Audiology*, 1999, v. 33, p. 395-402.
392. Katsenelinboĭgen A. *Evolutionary Change; Toward a Systemic Theory of Development and Maldevelopment*. Newark: Gordon & Breach Publishing Group, 1997, pp. 1-217.
393. Keith L. D., Rowe R. D., Ulad P. *Heart disease in infansy and children*. N.Y., 1959.
394. Kerkis J. Some Problems of Spontaneous and Induced Mutagenesis in Mammals and Man. *Mutation Res*. 1975, v. 29, p. 271–280.
395. Kihara H., Hirayoshi J. Die Geschlechtschromosomen von *Humulus japonicus*. Sieb. et Zuce. Proc. 8th Congr. Jap. Ass. Adv. Sci., 1932, p. 363–367 (cit.: Plant Breeding Abstr. 1934, v. 5, N 3, p. 248, ref. N 768).
396. Kimura D., Durnford M. *Hemisphere function of the human brain*, 1974, p. 25.
397. King A. P., West M. J. *Nature*. 1983, v. 305, №5936, p.704-706.
398. Kinsey A., Pomeroy W. Sexual Behavior in the Human Female, 1953.
399. Kirkpatrick R. C. The evolution of human homosexual behavior. *Current Anthropololgy* 2000, v. 39, N 1, p. 385-413.
400. Kjellberg S., Mannheimer B., Rudhe V., Johnsson D. *Diagnosis congenital heart disease*. Chicago, 1959.
401. Kondrashov A. S. Classification of Hypotheses on the Advantage of Amphimixis. *J. of Heredity*, 1993, v. 84, p. 372-387.
402. Krackow S., Hoeck H. N. Sex ratio manipulation, maternal investment and behaviour during concurrent pregnancy and lactation in house mice. *Anim. Behav*., 1989, v. 37, p. 177–186.
403. Kurland L. T., Kurtzke L. H., Goldberg I. D. *Epidemiology of neitrologic and sense organ disorders*. Cambridge, 1973, 1310 p.
404. Lampl M., Jeanty P. Timing is everything: A reconsideration of fetal growth patterns identifies the importance of individual and sex differences. Am. J. Hum. Biol., 2003, v. 15, p. 667–680.
405. Landauer A. B. Rate of motor reaction in man and women. *Perception and Motor Skills*, 1981, v. 52, p. 90–97.
406. Landauer W., Landauer A. B. Chick mortality and sex ratio in the domestic fowl. *Amer. Naturalist*, 1931, v. 65, p. 492–501.
407. Lanman J. T. Delays during reproduction and their effects on the embryo and fetus. 1. Aging of sperm. *New Engl. J. Med*., 1968a, v. 278, N 18, p. 993–999.
408. Lanman J. T. Delays during reproduction and their effects on the embryo and fetus. 1. Aging of eggs. *New Engl. J. Med*., 19688b, v. 278, N 19, p. 1047–1054.
409. Lary J. M, Paulozzi L. J. (2001) Sex differences in the prevalence of human birth defects: a population-based study. Teratology **64** p. 237–251.
410. Latham R. M. Differential Ability of Male and Female Game Birds to Withstand Starvation and Climatic Extremes. *J. Wildlife Manag*., 1947, v. 11, p. 139–149.
411. Lawrence P. S. Ancestral 1ongevity and sex ratio of the descendantes. *Human Biol*., 1940, N 12, p. 93–101.
412. Lawrence P. S. The sex ratio, fertility and ancestral longevity. *Quart. Rev. Biol*., 1941, N 16(1), p. 35–79.
413. Le Galliard J.-F., Fitze P. S., Cote J., Massot M., Clobert J. Female common lizards (*Lacerta vivipara*) do not adjust their sex-biased investment in relation to the adult sex ratio. *J. Evol. Biol.*, 2005, v. 18, p. 1455–1463.
414. LeBoeuf B. J. Male-male competition and reproductive success in elephant seals. *American Zoologist*, 1974, v. 14, p. 163–176.

415. LeBoeuf B. J., Peterson P. S. Social status and mating activity in elephant seals. *Science*, 1969, v. 163, p. 91–93.
416. Lehrke R. S. Sex linkage: A biological basis for greater male variability in intelligence. *Human variation: The biopsychology of age, race and sex*. (Osborne R. T. et al., eds.) N. Y., etc., 1978, p. 171–198.
417. Lem F. *Arciv. Hyg*., 1923, v. 93, p. 27.
418. Lenneberg E. H. *Biological Foundations of Language*. N. Y., Wiley, 1967.
419. Lenz F. Die Uebersterblickeit der Knaben im Lichte der Erblickeitsiehve. *Arch. Hyg*., 1923, v. 93, p. 126–150.
420. Leonard M. L., Weatherhead P. J. Dominance rank and offspring sex ratios in domestic fowl. *Anim. Behav*., 1996, v. 51, p. 725–731.
421. Levine L. Studies on sexual selection in mice: I. Reproductive competition between albino and black-aqouti males. *American Naturalist*, 1958, v. 92, p. 21–26.
422. Levine L., Cormody G. R. *American Naturalist*, 1967, v. 101, p. 189–191.
423. Levy J. Lateral differences in the human brain in cognition and behavioural control. In: *Cerebral correlates of conscious experience*. (Buser P., Rongeul-Buser A. eds.) New York, 1978, No. 1.
424. Lichtman M., Vaughan J., Hames C. *Arthritis Rheum*. 1967, v. 10, p. 204.
425. Lilienfeld H. Die resultate einiger Bestäubungen mit verschiedenaltrigen Pollen bei Cannabis sativae. *Biol. Zentralblatt*., 1921, v. 41, p. 296–303.
426. Lintonen T., Rimpelä, M., Ahlström, S., e. a. Trends in drinking habits among Finnish adolescents from 1977 to 1999. *Addiction*, 2000, v. 95, N 8, p. 1255–1263.
427. Lloyd D. G., Webb C. J. Secondary sex characteristics in plants. *Bot. Rev.*, 1977, v. 43, p. 177–216.
428. Loat C. S., Asbury K., Galsworthy M. J., et al. X Inactivation as a Source of Behavioural Differences in Monozygotic Female Twins. *Twin Research*, 2004, v. 7, N 1, p. 54–61(8).
429. Lockshin M. *Arthritis Rheum.* 1989, v. 63, p. 665.
430. Lombardi L. Sulla determinizione del sesso nel *Bombix mori*. *Asistencia publica*, 1923, v. 2, p. 1.
431. López S., Domínguez C. A. Sex choice in plants: facultative adjustment of the sex ratio in the perennial herb *Begonia gracilis*. *J. Evol. Biol.*, 2003, v. 16(6), p. 1177–85.
432. Lowe C. R., McKeown T. A note on secular changes in the human sex ratio at birth. *Br. J. Soc*., 1951, v. 5, p. 91–96.
433. Lubinsky M. S. (1997) Classifying sex biased congenital anomalies. Am. J. Med. Genet. **69** p. 225–228.
434. Ludwig W., Boost C. *Induct. Abstamm. Verebungsl*., 1951, v. 83, p. 383.
435. Lummaa V., Merila J., Krause A. Adaptive sex ratio variation in preindustrial human (*Homo sapiens*) populations? *Proc. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.*, 1998, v. 7, p. 563–568.
436. Maccoby E., Jacklin C. The psychology of sex differences. Stanford, 1974, 360 p.
437. Masters W. H., Johnson V. E. *Homosexuality in Perspective*. Toronto; New York: Bantam Books, 1979.
438. Masterton B., Heffner H., Ravizza R. The Evolution of Human Hearing. *The J. of the Acoustical Society of America*, 1969, v. 45, N 4, p. 966-985.
439. Maurer R. R., Foote R. H. *J. Reprod. Fert*., 1971, v. 25, p. 329.
440. Maynard Smith J. *The evolution of sex*. Cambridge Univ. Press, Cambridge, 1978.
441. Maynard Smith J. In: *The Evolution of sex: an Examination of Current Ideas*. (Michod R. E., Levin B. R., eds.), Sinauer, Sunderland, 1988, p. 106–125.
442. McArthur J. W., Baillie W. H. T. Metabolic activity and duration of life. I, II. *J. Exptl. Zool*, 1929, v. 53, p. 221–268.
443. McArthur J. W., Baillie W. H. T. Sex differences in mortality in *Abraxas* type species. *Quart. Rev. Biol*., 1932, v. 7, N 3, p. 20–25.
444. McClung C. E. Notes on the Accessory Chromosome. *Anat. Anz*., 1901, v. 20, p. 220–226.
445. Mccoby E. E. *The development of sex differences* (McCoby E. E., ed.). Stranford (Cal.), Stranford Univ.Press, 1966, p. 216–261.
446. Maccoby E. E., Jacklin C. N. *The psychology of sex differences.* 1974, Stanford: Stanford University Press.
447. McGlone J. Sex difference in functional brain asymmetry. *Cortex*, 1978, v. 14, p. 122–128.
448. McGlone J. Sex differences in the human brain asymmetry. A critical survey. *The Behav. and Brain Sci*., 1980, v. 3, No. 2, p. 215–263.
449. McGrath J., Solter D. 1984. Completion of mouse embryogenesis requires both the maternal and paternal genomes. *Cell*., 1984, v. 37, p. 179–183.

450. Mclain D. K., Marsh N. B. Individual Sex Ratio Adjustment in Response to the Operational Sex Ratio in the Southern Green Stinkbug. *Evolution*, 1990, v. 44, No. 4, p. 1018–1025.
451. MacMahon B., Pugh T. F. Sex ratio of white births in the United States during the Second World War. *Am. J. Hum. Genet.*, 1954, v. 6, p. 284–292.
452. Michaels R., Rogers K. *Pediatrics*, 1971, v. 47, p. 120.
453. Michod R. E. *Eros and evolution: a natural philosophy of sex*. Addison-Wesley Pub. Co., 1995.
454. Michod R., Levin B. R., Eds. *The Evolution of Sex: A Critical Review of Current Ideas*. 1987. Sinauer Associates: Sunderland, MA.
455. Miglia K. J., Freeman D. C. The effect of delayed pollination on stigma length, sex expression, and progeny sex ratio in spinach, *Spinacia oleracea* (Chenopodiaceae). *American J. of Botany*, 1995, v. 83, p. 326–332.
456. Miller G. F. Sexual selection for cultural displays. In *The Evolution of culture* (Dunbar R., et al., eds), New Brunswick, Rutgers Univ. Press, 1999, p. 71–79.
457. Ming R., Wang J., Moore P. H., and Paterson A. H. Sex chromosomes in flowering plants. *American Journal of Botany*. 2007, v. 94, p. 141-150.
458. Mitchell H.R. Teen Alcoholism, Lucent Books, 1998, 96 p.
459. Miyata T., Hayashida H., Kuma K., Mitsuyasu K., Yasunaga T. Male-driven Molecular Evolution: A Model and Nucleotide Sequence Analysis. In: Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology. 1987, v. LII, p. 863–867.
460. Money J., Ehrhardt A. A. *Man & woman, boy & girl: Differentiation and dimorphism of gender identity*. Baltimore, Johns Hopkins Univ. Press, 1972.
461. Montagu A. (1968) Natural Superiority of Women, The, Altamira Press, 1999.
462. Mooney S. M. *The Evolution of Sex: A Historical and Philosophical Analysis* Ph. D. thesis. Boston: Boston Univ. 1992.
463. Money J., Schwartz M., Lewis V. G. Adult Erotosexual Status and Fetal Hormonal Masculinization and Demasculinization. *Psychoneuroendocrinology*, 1984, v. 9, p. 405–414.
464. Moore K. L., Persaud T. V. N. *The Developing Human: Clinically Oriented Embryology*. 6th ed., Philadelphia: W.B. Saunders Co., 1998.
465. Moorley F., Smith I. A comparison between reciprocal crosses of Australorps and White Leghorns. Agr. Gaz. N. S. Wales, 1954, v. 65, N 1, p. 17.
466. Morduhai-Boltovskoi F. D. Polyphemidae of the Pontocaspian basin. Hydrobiologia, 1965, v. 25, Fasc. 1–2, p. 212–220.
467. Morison I. M., Paton C. J., Cleverley S. D. The imprinted gene and parent-of-origin effect database. Nucleic Acids Res., 2001, v. 29, p. 275–276.
468. Mosiey I. L., Slan E. A. Human sexual dimorphism: Its cost and benefit. *Advances in child development and behavior* (Reese H. W., ed.). N. Y., 1984, v. 18, p. 147–185.
469. Moya-Laraño J, Halaj J., Wisea D. H. Climbing to reach females: Romeo should be small. *Evolution*, 2002, v. 56, No. 2, p. 420–425.
470. Mršic W. Die spätbefruchtung und deren Einfluss auf Entwicklung und Geschlechtsbildung. Arch. Micr. Anat., 1923, v. 98, p. 129–209.
471. Mršic W. Über die Eireifung bei der Forelle und deren Bedeutung für die übliche Methode der künstlichen Laichgewinnung. *Arch. Hidrobiol*., 1930, v. 21, p. 649–678.
472. Mueller H. C., Meyer K. Evolution of reversed sexual dimorphism in Falconiforms. *Curr. Ornithol*. 1985, v. 2, p. 65-101.
473. Mulcahy D. L. Optimal sex ratio in Silene alba. *Heredity*, 1967, v. 22, N 3, p. 411–423.
474. Muller H. J. Some genetic aspects of sex. *Amer. Natur*., 1932, v. 66, p. 118–138.
475. Murphy C. G. Interaction-independent sexual selection and the mechanisms of sexual selection. *Evolution*, 1998, v. 52, p. 8–18.
476. Murray J. Multiple mating and effective population size in Cepaea nemoralis. *Evolution*, 1964, v. 18, p. 283–291.
477. Navarrete-Palacios E., Hudson R., Reyes-Guerrero G., Guevara-Guzman R. Lower olfactory threshold during the ovulatory phase of the menstrual cycle. *Biol. Psychol*., 2003, Jul 63, N 3, p. 269–79.
478. Newton J., Marquiss M. Sex ratio among nestlings of the European sparrowhawk. *Am. Nat*., 1978 (cit.: Maynard Smith J., 1978).
479. Olsen N. J., Kovacs W. J. Gonadal Steroids and Immunity. *Endocrine Reviews*, 1996, v. 17, N 4, p. 369-384.

480. Olsson M., Shine R. Facultative sex allocation in snow skink lizards (*Niveoscincus microlepidotus*). *J. of Evolutionary Biology*, 2001, v. 14, p. 120–128.
481. Orians G. H. On the evolution of mating systems in birds and mammals. *Am. Nat.*, 1969, v. 103, p. 589–603.
482. Pahnish O. F., Stanley E. B., Bogart R., et al. *Animal Sci*., 1961, v. 20, p. 454.
483. Parker G. A., Baker, R. R., Smith, V. G. F. The origin and evolution of gamete dimorphism and the male-female phenomenon. *J. Theor. Biol*., 1972, v. 36, p. 529.
484. Parkes A. S. Studies on the sex-ratio and related phenomena 6. The effect of polygyny. *Ann. Appl. Biol*., 1925, v. 12, p. 3–13.
485. Parkes A. S. The mammalian sex-ratio. *Biol. Rev*., 1926, v. 2, p. 1–44.
486. Patterson C. B., Emlen J. M. Variation in nestling sex ratios in the yellow-headed blackbird. *Am. Nat*., 1980, v. 115, p. 743–747.
487. Perret M. Influence of social factors on sex ratio at birth, maternal investment and young survival in a prosimian primate. *Behav. Ecol. Sociobiol*., 1990, v. 27, p. 447–454.
488. Petri M., Howard D., Repke J. *Rheum. Dis. Clin. North Am.* 1994, v. 20, p. 87.
489. Phillips S., Birkenmeier E., Callahan R., Eicher E. Male and Female Mouse DNAs can be Discriminated using Retroviral Probes. *Nature*, 1982, v. 297, N 5863. p. 241–243.
490. Pillard R. C., Weinrich J. D**.** Evidence of familial nature of male homosexuality. *Archives of General Psychiatry*. 1986, v. 43, p. 808–812.
491. Porter R., Beers M. H., Berkow R. *The Merck manual of diagnosis and therapy*. Rahway, NJ: Merck Research Laboratories, 2006, 290 pp.
492. Pratt N. C., Lisk R. D. Effects of social stress during early pregnancy on litter size and sex ratio in the golden hamster (*Mesocricetus auratus*). *J. Reprod. Fertil*. 1989, v. 87, p. 763–769.
493. Pratt N. C., Huck U. W., Lisk R. D. Offspring sex ratio in hamsters is correlated with vaginal pH at certain times of mating. *Behav. Neural. Biol.*, 1987, v. 48, p. 310–316.
494. Pratt N. C., Huck U. W., Lisk R. D. Do pregnant hamsters react to stress by producing fewer males? *Anim. Behav*., 1989, v. 37, p. 155–157.
495. Puts D. A. Mating context and menstrual phase affect women's preferences for male voice pitch *Evol. Hum. Behav*., 2005, v. 26, p. 388–397.
496. Quinn G. B., Axelrod J., Brodie B. B. Species and sex differences in metabolism and duration of action of hexobarbital (Evipal). *Fed.Proc*., 1954, v. 13, p. 395–396.
497. Rasmussen K. *Sci. Agr*., 1941, v. 21, p. 759.
498. Reich T., Cloninger C. R., Van Eerdewegh P. et al. Secular Trends in the Familial Transmission of Alcoholism. *Alcoholism: Clinical and Experimental Research*, 1988, v. 12, 4, p. 458–464.
499. Rensch B. *Evolution Above the Species Level*. Columbia Univ. Press, New York, 1959.
500. Renner S. S., Ricklefs R. E. *Am. J. Bot*., 1995, v. 82, p. 596-606.
501. Reyes F. I., Boroditsky R. S., Winter J. S., et al. Studies on human sexual development. II. Fetal and maternal serum gonadotropin and sex steroid concentrations. *J. Clin. Endocrinol. Metab*., 1974, v. 38 p. 612–617.
502. Rice W. R. Degeneration of a Nonrecombining Chromosome. *Science*. 14 Jan. 1994, v. 263, p. 230–232.
503. Ridley M. *The Cooperative Gene*, The Free Press, New York, pp. 108,111, 2001.
504. Ridley M. *The Red Queen: Sex and the Evolution of Human Nature*. Macmillan Pablishing Co., 1994, 405 p.
505. Riede W. Beitrage zum Geschlechts- und Anpassungs-problem. *Flora*, 1925, v. 18/19, p. 421–452.
506. Riley M., Halliday J. *Birth Defects in Victoria 1999-2000*, Melbourne, 2002.
507. Robert K. A, Thompson M. B, Seebacher F. Facultative sex allocation in the viviparous lizard *Eulamprus tympanum*, a species with temperature-dependent sex determination. *Aust. J. Zool.* 2003, v. 51, p. 367–370.
508. Roberts E., Card L. *The influence of broodiness in domestic fowl*. Proc.5-th Worlds Poultry Congr., 1933, v. 2, p. 353.
509. Robinette W. L., Geshwiler J. S., Low J. B. et al. *J. Wildl. Manage.*, 1957, v. 21, p. 1.
510. Rokitansky K. E. Die defecte der Scheidewande des Herzens. Wien, 1875.
511. Rorie R. W. Effect of timing of artificial insemination on sex ratio. *Theriogenology.* 1999, v. 52(8), p. 1273-80.
512. Rothman P. Genius, gender and culture: Women mathematicians of the nineteenth century. *Interdisciplinary Science Rev. L.*, 1988, v. 13, N 1, p. 64–72.

513. Ruse M. *Homosexuality*. 1988, Oxford: Basil Blackwell.
514. Russell *Breeding statistics*. Maine agric. exp. stat. Ann. Rep., 1891
515. Rychlewski J., Kazimierez Z. Sex ratio in seeds of Rumex acetosa L. as a result of sparse or abundant pollination. *Acta Biol*. Cracov, Ser. Bot., 1975, v. 18, p. 101–114.
516. Saeki I., Kondo K., Himeno K. et al. Evidence of heterosis on sexual maturity and egg production in reciprocal crosses of Japanese Nagoyas and White Leghorns. *Jap. J. Breed*., 1956, v. 6, N 1, p. 65.
517. Saladin K. S. *Anatomy and physiology*. Third Ed. McGraw Hill, 2004, p. 1024–1027.
518. Sato H. Sexual dimorphism and development of the human cochlea. *Acta Otolaryngologica*, 1991, v. 111, p. 1037–1040.
519. Scheinfield A. *Women and men*. New York, 1944, 405 p.
520. Schirmer W. Über den Einflussgceschlectsgebundner Erhaulagen and die Sanglingsterblichkeit. *Arch. Rass. und Ges. Biol*., 1929, v. 21, N 18, p. 353–393.
521. Schalk G., Forbes M. R., Male biases in parasitism of mammals: effect of study type, host age and parasyte taxon. *Oicos*, 1997, v. 78 p. 67-74.
522. Schwinger E., Ites J., Korte B. Studies on frequency of Y-chromatin in human sperm. *Hum. Genet*., 1976, v. 34, N 3, p. 265–270.
523. Searle A. G. Spontaneous frequencies of point mutations in mice. *Humangenetik*, 1972, Bd. 16, N 1/2, p. 33–38.
524. Seiler J. Geschlechtschromosomenuntersuchungen an Psychiden. I. Experimentelle Beeinflussung der geschlechtsbestimmenden Reifeteilung bei Talaeporia tubulosa Retz. *Arch. Zellforsch*., 1920, v. 15, p. 249–268.
525. Selander R.K. *Sexual selection and dimorphism in birds, sexual selection and the descent of man.* (B.Campbel, ed.). Chicago, Aldine, 1972, p. 180–230.
526. Sex-ratio. *Encyclopaedia Britannica*, v. 20. London, 1960.
527. Shapiro S., Schlesinger E. R., Nesbitt R. E. *Infant, Perinatal, Maternal, and Childhood Mortality in the United States*. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass, 1968.
528. Sheldon B. C., West S. A. Maternal dominance, maternal condition, and offspring sex ratio in ungulate mammals. *Am. Nat.*, 2004, v. 163, p. 40–54.
529. Shettles L. B. Sex preselection. *Infertility*, 1978, v. 1, p. 127–135.
530. Shields S. The variability hypothesis: The history of a biological model of sex differences in intelligence. *SIGNS: J. of Women in Culture & Society*, 1982, v. 7(4), p. 769–797.
531. Shimmin L. S., Chang B. H-J, Li W-H. Male-driven Evolution of DNA Sequences. *Nature*, 22 April 1993, v. 362, p. 745–747.
532. Shine R. Ecological causes for the evolution of sexual dimorphism: A review of the evidence, *Quart. Rev. Biol.*, 1989, v. 64, p. 419-464.
533. Slatkin M. Ecological causes of sexual dimorphism, *Evolution*, 1984, v. 38, p. 622-630.
534. Smirnov N. N. The taxonomic significance of the trunk limbs of the *Chydoridae*. *Hydrobiologia*, 1966, v. 27, N 3–4, p. 337–347.
535. Smith C. G. Age incidence of atrophy of olfactory nerves in man. *J. Comp. Neurol*., 1942, v. 77, N 3, p. 589–596.
536. Snyder R. G. The sex ratio of offspring of pilots of high performance military aircraft. *Hum. Biol*., 1961, v. 33, N 1, p. 1–10.
537. Snyder R. L. *The biology of population growth.* Croom Helm, London, 1976.
538. Sorri M., Rantakallio P. Prevalence of hearing loss at the age of 15 in a birth cohort of 12,000 children from northern Finland. *Scandinavian Audiology*, 1985, v. 14, p. 203-207.
539. Spiess E. B., Bowbal D. A. Minority mating advantage of certain eye color mutants of Drosophila melanogaster. IV. Female discrimination among three genotypes. *Behav. Genet.*, 1987, v. 17, p. 291–306.
540. Spitzer A. *Arch. Pathol. Anat*., 1923, v. 243, p. 81–272.
541. Stehlik I., Friedman J., Barrett S. C. Environmental influence on primary sex ratio in a dioecious plant. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2008 Aug 5; v. 105(31) p. 10847-52.
542. Stern C. *Principles of human genetics.* Freeman, W.H. & Co, San Francisco & London, 1960.
543. Stevenson A. C., Bobrov M. *J. Med. Genet*., 1967, v. 4, p. 190.
544. Stini W. A. Nutritional stress and growth: sex differences in adaptive response. *Amer. Journ. Phys. Anthropol.*, 1969, vol. 31, No 3, p. 417–426.
545. Stinson S. Sex differences in environmental sensitivity during growth and development. *Yearbook Phys. Anthropol.*, 1985, v. 28, p. 123-147.
546. Streicher E., Garbus B. A. The effect of age and sex on the duration of hexobarbital anesthesia in rats. *J.Geront*., 1955, v. 10, N 4, p. 441–444.

547. Stump J. B. *What's the Difference? How Men and Women Compare*. N.Y., William Morrow & Co., Inc., 1985.
548. Surani M.A.H., Barton S.C., Norris M.L. Development of reconstituted mouse eggs suggest imprinting of the genome during gametogenesis. *Nature*, 1984, v. 308, p. 548–550.
549. Symons D. *The Evolution of Human Sexuality*. New York: Oxford University Press, 1979.
550. Szasz T. S. *Psychiatric Justice.* New York, Macmillan, 1965, 283 pp.
551. Székely T, Freckleton R. P., Reynolds J. D. Sexual selection explains Rensch's rule of size dimorphism in shorebirds. *PNAS*, 2004, v. 101, N. 33, p. 12224-12227.
552. Szemere G. Adatok a nemek öröklödésének kerdeseher. *Biol. Közlemenyck* 1958, v. 6, N 2, p. 115–120.
553. Taylor T. J. *Twin Studies of Homosexuality, Part II Experimental Psychology Dissertation (unpublished)*, 1992, Univ. of Cambridge, UK. < http://www.tim-taylor.com/papers/twin_studies/index.html >
554. Terman C. R., Birk A. Compensation by *Drosophila* populations to differential sex mortality. *Bull. Ecol. Soc. Amer*., 1965, v. 56, p. 130–131.
555. Thomas C. *Report on the Ibo-speaking peoples of Nigeria*, Pt. 1, London, 1913.
556. Thury. Memoire sur la loi de la production des sexes. (Cit. by Parkes A.S., 1926).
557. Tomlinson J. The advantage of hermaphroditism and parthenogenesis. *J.Theoret. Biol*., 1966, v. 11, p. 54–58.
558. Trevarten C. Cerebral embryology and the split brain. In: *Hemispheric disconnection and Cerebral function*. (Kinsbourne M., Smith W. L., eds.), Springfield, 1974.
559. Trivers R. L. *Social Evolution*. Benjamin Cummings, Menlo Park, 1985.
560. Trivers R. L., Willard D. E. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science*, 1973, v. 179, N 4068, p. 90–92.
561. Trofimova I. N. Are men evolutionary wired to love the "Easy" buttons? *Nature Proceedings*, 2011, hdl:10101/npre.2011.5562.1, p. 1–16.
562. Tubaro P. L., Bertelli S. *Biol. J. Linn. Soc.*, 2003, v. 80, p. 519–527.
563. Vandenberg S. G., McKusick V. A., McKusick A. B. Twin data in support of the Lyon hypothesis. *Nature*, 1962, v. 194, N 4827, p. 505–506.
564. Van der Broek J. M. Change in male proportion among newborn infants. *Lancet* 1997, v. 349, p. 805.
565. Venstrom D. Amoore J. E. Olfactory threshold in relation to age, sex or smoking. *J. Food Sci*., 1968, v. 33, p. 264–265.
566. Vericad-Corominas J. R. Estudio faunistico y biologico de los mamiferos montaraces del Pirineo. *Publ. Centro Pirenaico Biol. exp. Jaca*., 1970, v. 4, p. 7–231.
567. Verme L., Ozoga J. Sex ratio of white-tailed deer and the estrus cycle. *J. Wildlife Management*, 1981, v. 45, p. 710–715.
568. Veciana J. M., Aponte M., Urbano D. University students' attitudes towards entrepreneurship: A two countries comparison. *International Entrepreneurship and Management Journal*, 2005, 1, p. 165–182.
569. Vickers A. D. Delayed fertilization and the prenatal sex ratio of the mouse. *J. Reprod. Fertility*, 1969, v. 20, p. 63–76.
570. Volkman-Rocco B. The effect of delayed fertilization in some species of the genus *Tisbe (Copepoda, Harpacticoida). Biol. Bull*., 1972, v. 142, p. 520–529.
571. Vorontsov N. N. *The Evolution of the Sex Chromosomes. Cyto-taxonomy and Vertebrate Evolution* (Chiarelli A. B. ed.), 1973, p. 619–657.
572. Vranckx R., Muylle L., Cole J., Moldenhaser R., Peetermans M. *Vox Sang.* 1986, v. 50, p. 220.
573. Vrijenhoek R. C. Animal clones and diversity. *Bioscience*, 1998, v. 48, p. 617–628.
574. Vuorenkoski V., Lenko H. L., Tjernlund P., et al. Fundamental voice frequence during normal and abnormal growth, and after androgen treatment. *Arch Dis Child*. 1978, v. 53, N 3, p. 201–209.
575. Waber D. Sex differences in cognition: a function of maturation rate? *Science*, 1976, v. 192, p. 572–573.
576. Wada J. A., Clark R., Hamm A. Cerebral Hemisphere Asymmetry in Humans. *Arch. Neurol*., 1975, v. 32, p. 239–246.
577. Wagoner D. E., McDonald I. C., Childress D. The present status of genetic control mechanisms in the house fly, *Musca domestica L*. In: *The use of Genetics in Insect Control* (Pal R., Whitten M. J., eds.), Amsterdam, Elsevier, 1974, p. 183–197.
578. Wai J., Cacchio M., Putallaz M., et al. Sex differences in the right tail of cognitive abilities: A 30 year examination. Intelligence (2010), doi:10.1016/j.intell.2010.04.006.
579. Waldron I. Why do women live longer than man? *Soc. Sci. & Med*., 1976, v. 10, p. 349–362.
580. Walker S. F. Lateralization of function in the vertebrate brain. *British J. of Psychology*, 1980, v. 71, p. 329–367.
581. Ward D. A., Seccombe K., and Bendel R. B. 1988. Influenceability sex differences under conditions of risk-taking. *Journal of General Psychology*. 1988, v. 115, p. 247-255.

582. Warner D. A., Shine R. Reproducing lizards modify sex allocation in response to operational sex ratios. *Biol Lett*., 2007, v. 3(1), p. 47–50.
583. Warren D. Inheritance of age at sexual maturity in the domestic fowl. *Genetics*, 1934, v. 19, p. 600.
584. Warren D. The crossbreeding of poultry. *Kansas Agric. Exptl. Sta. Techn. Bull*., 1942, N 52.
585. Weatherhead P. J., Robertson R. J. Offspring quality and the polygyny threshold: “the sexy son hypothesis.” American Naturalist, 1979, v. 113, p. 201–208.
586. Webb T. J., Freckleton R. P. Only Half Right: Species with Female-Biased Sexual Size Dimorphism Consistently Break Rensch's Rule. PLoS ONE, 2007, v. 2, N 9, e897. doi:10.1371/journal.pone.0000897
587. Wells J. C. K. Natural selection and sex differences in morbidity and mortality in early life. *J. Theor. Biol*., 2000, v. 202, p. 65-76.
588. Werren J. H., Charnov E. L. Facultative sex-ratios and population dynamics. *Nature*, 1978, v. 272, N 5651, p. 349–350.
589. West S. A. *Sex Allocation*. Princeton University Press, Princeton, NJ. 2009.
590. White F. N. Variation in the sex ratio of *Mus rattus* associated with an unusual mortality of adult females. *Proc. Roy. Soc. London*, 1914, v. 87, p. 335–344.
591. Wiley R. H. Animal Behaviour Monographs, 1973, v. 6, p. 85–169.
592. Wilkinson G. S., Presgraves D. C., Crymes L. Male eye span in stalk-eyed flies indicates genetic quality by meiotic drive suppresion. *Nature*, 1998, v. 391, N 6664, p. 276-279.
593. Williams G. Evolution, 1957, v. 11, p. 398-411.
594. Williams G. C. *Sex and Evolution.* Princeton, New Jersey, Princ. Univ. Press, 1975.
595. Wilsnack R. W., Vogeltanz N. D., Wilsnack S. C., et al. Gender differences in alcohol consumption and adverse drinking consequences: Cross–cultural patterns. *Addiction*, 2000, v. 95, p. 251–265.
596. Willson M. Sexual selection, sexual dimorphism and plant phylogeny, *Evolutionary Ecology*, 1991, v. 5, N 1, p. 69-87.
597. Wilson G. D. *Love and Instinct*, London, Temple Smith, 1981.
598. Wilson G. D. *The Great Sex Divide*, pp. 41-45. Peter Owen (London) 1989; Scott-Townsend (Washington D.C.) 1992.
599. Winge O. The Location of Eighteen Genes in *Lebistes Reticulatus*. *J. Genetics*, 1927, v. 18, p. 1–43.
600. Witelson S. F. Sex and the single hemisphere. *Science*, 1976, v. 193, N 4251, p. 425–427.
601. Witschi E. Die Keimdrüsen von *Rana temporaria*. *Arch. microsc. Anat*. 1914, v. 86, N 1–2, p. 9–113 (цит. по Ротт, 1963).
602. What Drives Underage Drinking? An International Analysis Commissioned by the International Center for Alcohol Policies, 2004.
603. White F. N. Variation in the sex ratio of Mus rattus associated with an unusual mortality of adult females. *Proc. Roy.Soc.London*, 1914, v. 87, p. 335–344.
604. Whitton J., Sears C. J., Baack E. J. et. al. The dynamic nature of apomixis in the angiosperms. *Intern. J. of Plant Sci*., 2008, v. 169, p. 169–182.
605. Wolff C. *Love between women*. London, Duckworth & Co., 1971, pp. 230.
606. *World Health Organization (reports). “Congenital malformations”*, Geneve, 1966, p. 128.
607. Yokoyama S., Radlwimmer B. F. The molecular genetics and evolution of red and green color vision in vertebrates. *Genetics Society of America*. 2001. v. 158, p. 1697-1710.
608. Young P. T. Sex differences in handwriting. *J. Appl. Psychol*., 1931, v. 15, N 5, p. 71–78.
609. Zimmer, C. *Evolution: The Triumph of an Idea*. HarperCollins, New York, pp. 230, 231, 2001.
610. Zorn B., Sucur V., Stare J., Meden-Vrtovec H. Decline in sex ratio at birth after 10-day war in Slovenia. *Hum. Reprod*. 2002, v. 17: p. 3173–3177.

УЧЕБНИКИ, УЧЕБНЫЕ ПОСОБИЯ

1. Васильченко Г. С. *Общая сексопатология*. М., Медицина. 1977, 488 с.
2. Васильченко Г. С. (Ed.) *Общая сексопатология. Руководство для врачей*. М., Медицина. 2005, 512 с. ISBN 5-225-04820-X
3. Соколова Е. И. *Два пола: зачем и почему?* Всероссийский институт повышения квалификации инженерно-педагогических работников и специалистов профтехобразования. С.-Петербург, 1992, 41 с.
4. Боринская С. А. *Эволюционная теория пола*. "Биология в школе", 1995, № 6, стр. 12-18.
5. Ткаченко А.А., Введенский Г. Е., Дворянчиков Н. В. *Судебная сексология. Руководство для врачей.* М., Медицина. 2001.
6. Тюгашев Е. А. *Экономика семьи и домашнего хозяйства.* Учебное пособие. Новосибирск, СибУПК, 2002, с. 33-38.
7. Ильин Е. П. *Дифференциальная психофизиология мужчины и женщины*. 2003
8. Тюгашев Е. А., Попкова Т. В. *Семьеведение.* Учебное пособие. Новосибирск, СибУПК, 2003, 180 с., с. 38.
9. Тюгашев Е. А. *Семьеведение.* Учебное пособие. Новосибирск, СибУПК, 2006, 194 с.
10. Нартова-Бочавер С. К. *Дифференциальная психология: Учебное пособие*. - М.: Флинта, Московский психолого-социальный институт, 2003, с. 158-179.
11. Жуков Д. А. "*Биология поведения. Гуморальные механизмы*". СПб.: Речь, 2007, 466 с.
12. Дикевич Л. Л. *Гендерная психология*. Учебно-методическое пособие(для студентов заочной формы обучения, обучающихся по специальности 030301.65 (020400)-«Психология»), Смоленский Гуманитарный Университет, Смоленск, 2008, 18 с., с. 2.
13. Подколзин М. М. *Экология человека*. Учебно-методический комплекс по специальности 020800.62 - "Экология и природопользование", Волгоградский государственный университет, Волгоград, 2009, 46 с., Семинар №4.
14. Палій А. А. *Диференціальна психологія. Навчальний посібник*. К. Академія Рік видання, 2010, 432 с.

НАУЧНО-ПОПУЛЯРНЫЕ ИЗДАНИЯ И ГАЗЕТЫ

1. Мальчик или девочка. Соотношение полов—величина, регулируемая природой? (В. А. Геодакян). *Наука и Жизнь*, 1965, № 1, с. 55–58.
2. Два пола. Зачем и почему? (В. А. Геодакян). *Наука и Жизнь*, 1966, № 3, с. 99–105.
3. Два пола. Зачем и почему? (В. А. Геодакян). *Медицинская газета*, 25 Марта, 1966 г., с. 4.
4. Adam und Eva—kybernetisch betrachtet. (Geodakjan V.A.) In: *17 Weltratsel die grossen fragen der Forschung.* (Jefremov I., ed.), Stuttgart, 1972, pp. 136–149
5. Она и Он. *Химия и жизнь*, № 3, 1980, с. 12–20.
6. Женщины живут дольше? (А. Петров). *Труд*, 2 Августа 1983 г., с. 3.
7. *Бросая вызов*. (Ю. И. Медведев). Советская Россия, 1982, 336 с.
8. Мужчина и женщина. (Л. Ляшенко). Газета *Поиск*, № 42 (77), 19–25 Октября 1990 г.
9. “Компас Эволюции” (И. Зотова, Т. Яновская). Ж-л *Зеленый Крест*, Январь–Март 1992, № 1, с. 14–15.
10. Мужчины: погибнем или изобретем шубу? (Е. Кокурина).
11. Может ли мужчина стать отцом всех детей Земли? (С. Кузина). *Комсомольская правда*, 20 Мая 1994, с. 26.
12. Он и Она Зачем? (А. Валентинов). *Российская газета*. 18 Февраля 1995 г.
13. Сначала Бог создал Еву. (А. Валентинов). *Российская газета*, 7 Марта 1996 г., с. 30.
14. Рецепт выживания: и все-таки сильнейший. (А. Валентинов). *Российская газета*, 24 Мая 1996 г., с. 28.
15. Этюды по теории и практике эволюции. 1. (А.А.Травин) *Химия и жизнь*, № 1, 1997.
16. Этюды по теории и практике эволюции. 2. Мужчин беречь можно, но не нужно. (А.А.Травин) *Химия и жизнь*, № 2, 1997.
17. Этюды по теории и практике эволюции. 3. Ну почему мы не гермафродиты? (АС. Афонькин) *Химия и жизнь*, № 3, 1997.
18. От дурака до гения рукой подать (А. Валентинов). *Российская газета*. 13 Февраля 1998 г. № 28, (1888).
19. Для чего господь Бог создал Адама и Еву? (Л. Рахлис). *Русский Дом* (г. Атланта, Джорджия, США), Сентябрь 1998, № 9 (68), с. 4.
20. Дополняя друг друга. (Л. Рахлис). *Русский Дом* (г. Атланта, Джорджия, США), Февраль 1999 г., № 2 (73), с. 5.
21. Ева овдовела первой? (О. Парфенова). *Труд-7*, 29 Марта 2001 г., с. 22.
22. Зачем Бог создал Адама? (С. Лесков). Известия, 7 Апреля 2001 г., с. 5.
23. Королева и камикадзе. (С. Чечилова) Журнал "Здоровье". Июль 2001 С. 7-9.
24. Мужчина и женщина (К. Ефремов, Н. Ефремова) Знание–сила 12/01 2001
25. Почему мужчины умирают раньше женщин? (Е. Задохина, Ю. Смирнова) *Комсомольская правда* 10.04.2001
26. Трудно быть мужчиной. (В. Черникова) (материалы пресс-конф. в Центральном доме журналиста, *"Химия и жизнь"* N4, 2001).
27. Дочери лейтенанта Шмидта и сыновья Дон Жуана. (С. Чечилова). *Здоровье детей*, 2001, № 17.
28. Экспериментальный пол. Природа несправедлива по отношению к мужчинам (А. Литвиненко). "Общая газета" Номер 23 от 07.06 2001, с. 8.
29. Левши – правши (Д.Аксенов) *Журнал "Огонёк"*. 2002. № 3. С. 26-27.
30. Эволюционная теория пола. (А. Гордон). Программа «00:30» НТВ, 06.03.2002
31. Эволюционная теория пола-2. (А. Гордон). Программа «00:30» НТВ, 15.04.2002
32. Теория асимметрии мозга. (А. Гордон). Программа «00:30» НТВ, 09.12.2003
33. "Я не ем - я закусываю" (С. Чечилова). *"Здоровье"* Сентябрь 2002
34. Мальчикам помогают шутки, а девочкам - физические упражнения (И. Бордакова) Информационный сайт "Учительской газеты" #49, 2002
35. Руки не оттуда (Д. Аксенов) *Советская Белоруссия*, №63 (21438), Пятница 1 марта 2002 г.
36. Руки не оттуда, а левая ноздря нюхает лучше правой (Д. Аксенов) *"Огонек"* № 3 2002 г.
37. Каково это, быть мужчиной? (А. Градова) *Московская правда*, 6 Августа, 2002 г.
38. Наши гены (Л. Московкин) 02.03.2003
39. Природа тренируется на мужчинах. (С. Чечилова). *Газета "Время МН"*. 19 марта 2003. С. 9.
40. Война полов (Д. Писаренко). *Аргументы и факты*, выпуск 49 (1206) от 3 декабря 2003 г.
41. Катастрофическая половая пропорция (В. ИСКРИН) *Наука и жизнь*, №11, 2003
42. Кто лучше - мужчины или женщины? (Ф. Дозорец) *Альманах Порт-Фолио*. Выпуск 38 (23 февраля 2003 года)

43. Два разных мозга и два разных мира (П. Орлов) *Версия* №2 2004
44. Чем хуже мужчине, тем лучше женщине (С. Чечилова). *Фельдпочта*, № 20 - 8 марта 2004 г.
45. Секс сделал свое дело (Г. Тарасевич) 22 мая 2004, 13:23
46. Мужчина и женщина — зачем? (А. Светланов) *"Родная газета"* № 38(73), 01 октября 2004 г., пол. 13.
47. Теплица для самых сильных (Татьяна АГУШИНА) *Газета "Первое сентября"* №31 (1377), 30.4.2005
48. Она и Он. (Ю. И. Медведев). *"Дуэль"*, N 17 (466) 25 АПРЕЛЯ 2006.
49. Без нас и Мичурина генетика не выберется из тупика (Н.П. Хворостенко). *"Дуэль"*, N 25 (473) 20 ИЮНЯ 2006.
50. Про это ... Удачный выбор, № 42 от 01.03.2006
51. Асимметричная эволюция. Правши не подозревают, что они левши. Кто прав - тот и лев. (П. Орлова) *Известия*, 24 сентября 2007. С. 8-9 Наука.
52. Не всякий Дарвин боится женщин (А. Нимус) 08.03.2007 *Телеграф «Вокруг Света»*
53. Ты − женщина, а значит, ты... (М. Мифтахова) *«Новое время»* № 9 (837), 09.03.2007 г. С. 6.
54. От анатомии до социологии или по следам гендера (Ирина Рогова) *Журнал ИМХО* № 24 Ноябрь 2007.
55. Секс обеспечил прогресс. (А. Недолужко) *«Московский Комсомолец»* 16.10.2007.
56. Жизнь без Адама (С. Слонн) Северная неделя. «Город и горожане». 22 февраля 2007.
57. “В последнее время экология у всех на устах” Экоинформ Агентство экологической информации «ИНЭКО» 15.08.2007.
58. “Мужчина и женщина” Канал ОРТ прогр. Академия “человека” июль 2007.
59. 6 способов «запрограммировать» мальчика (М. Матвеева) *Здоровье*, Март 2008.
60. Благородная миссия (С. Чечилова). Itogi.ru N. 52, Наука, 29 января 2008.
61. Мужской путь (С. Сенина) *АиФ Здоровье* №44 от 30 октября 2008 г. с. 20.
62. Эволюция пола... (Л. Коломиец) “Медичні аспекти здоров’я жінки” (“Медицинские аспекты здоровья женщины”), № 5(14) 2008 г.
63. Обманути природу (О. Вайсерман) «Український тиждень» № 8 (17) 19 лютого, 2008 г.
64. Виген Геодакян: «Половые гормоны – вовсе не половые, а общевойсковые» (М. Матвеева) *АиФ Здоровье* №5 от 29 января 2009.
65. «Женщины – более ценный пол» (А. Колесниченко) *Новые Известия*, 24 Апреля 2009 г.
66. Почему женщина не мужчина (В. Чумаков) «Идея Икс» Июль-август 2009.
67. Доктор биологических наук Виген Геодакян: "Мужчины и женщины подразделяются еще на несколько "дробных" полов" (Е. Пряхина) *Известия Неделя Online*, 04 декабря 2009 г.
68. Руки не оттуда (Д. Аксенов) *Русский Дом* (г. Атланта, Джорджия, США), 15-31 декабря 2009 г. № 24 (284), с. 14–15.
69. Почему российские мужчины умирают так рано? (Д. Лисицин) *Журнал "Коммерсантъ Секрет Фирмы"*, №4 (285), 06.04.2009.

ИНФОРМАЦИЯ В ИНТЕРНЕТЕ

< http://www.geodakian.com > Сайт теории

<http://www.nsu.ru/materials/ssl/text/metodics/geodakyan.html> На русском языке.
<http://okno.km.ru/ofir/text/geodakan.html> На русском языке.
<http://www.geocities.com/athens/troy/1813/> На русском и английском языке.
< http://www.rususa.com/news/print.asp-id-3572 > Когда рождаются девочки, а когда мальчики? 1/24/2004
< http://www.polit.ru/publicism/culture/2004/05/22/sex.html > Секс сделал свое дело (Г. Тарасевич) 22 мая 2004, 13:23
< http://www.vybor.gorod.dn.ua/smi/view_article.cgi?sid=12&nid=2068&aid=24126 >
Про это ... Удачный выбор, № 42 от 01.03.2006
< http://www.komi.com/Baby/Psychologist/Literature/Sirotuk/01.htm > Обучение детей. Сиротюк
< http://www.obekti.bg/arhiv/844-polovete-bili-shest-ne-samo-dva > Половете били шест, не само два. (П. Кънев) Брой 6 за 2010 г. 15 юни 2010 г.На болгарском языке.
< http://www.blitz.bg/article/26174 > Д-р Виген Геодакян: Ракът може да бъде излекуван със.... секс!? 4 август 2011, 18:21 Едно интервю на Июрина Мелникова. На болгарском языке.

Предметный индекс

А

Агрессия, 35
Адаптация, 2, 75, 93, 125, 158
Аддитивное наследование, 75, 100
Азартные игры, 32
Алкоголизм, 45, 50, 140
Алкоголь
  динамика потребления, 45
  зависимость, 45
  непереносимость, 45
Алкогольдегидрогеназа, 45, 46
Альдегиддегидрогеназа, 45
Андрогены, 61, 123, 140
Анестезия, 19
Анизогамия, 9
Анкилозирующий спондилит, 43
Аномалии развития, 51
  анэнцефалия, 51, 97, 177, 181
  атавистические, 51, 97
  одна почка, 51, 97, 152
  три почки, 51, 97, 152
  футуристические, 97, 150, 152
  шесть пальцев, 51, 97, 152
Антибиотики, 125
Антиген, 174
Антитело, 28, 44, 122, 173
Аорта, 133, 187
  коарктация, 133
Апомиксис, 161
Аппендицит, 43
Асимметрия, 27, 28, 67, 97, 104
Атеросклероз, 82, 127, 152, 176
Аутосомы, 89, 154, 170, 171, 173

Б

Бабочка мешочница, 195
Бабочки, 21
Бактерии, 1, 125
Бараны, 71, 94
Бас, 31
Белка, 38, 92
Белки, 93, 154, 171, 173
Беременность, 12, 14, 29, 44, 51, 100, 122, 139
Биогенетический закон, 111
Близнецы
  однояйцовые, 76, 77
Болезни, 16, 28, 43, 44, 50, 82, 125, 126, 127, 129, 130, 132, 133, 140, 150, 152, 176
  аутоиммунные, 44, 127
  иммунного дефицита, 127, 152
  инфекционные, 43
  паразитарные, 43
  психические, 40
Болезнь
  Грейвса, 44
  Крона, 44
  Лаутембахера, 132, 133
  Эбштейна, 133
Булавовидная стопа, 51
Быки, 71

В

Вакцина, 28
Василистник, 23
Верблюд, 94
Вигна, 137, 138
Видообразование, 105, 107
Вирус, 163, 170, 173
Война, 14, 15, 33, 35, 81, 149
Волосы, 114
  Волосяные луковицы, 114
Вороньи дрозды, 21, 22
Врожденный вывих бедра, 51, 97, 114
Вторичные половые признаки, 25, 36, 59
Выкидыш, 12

Г

Гаметность
  гетерогаметность, 61, 82
  тип Abraxas, 20, 21, 61, 81
  тип Drosophila, 61, 81
Гаметофит
  мужской, 93
Гаметы, 9, 11, 60, 61, 88, 107, 137, 147, 154, 164, 165, 170, 171, 174, 175
  старение, 158
Гаплоидный, 58
Гаремы, 143, 144
Ген, 9, 20, 60, 112, 137, 163, 170, 174
  бесхвостости, 106
  облысения, 112
Генетические
  индикаторы, 37
  корреляции, 27
Гении, 32, 74
Геном, 4, 6, 20, 99, 100
Геномный импринтинг, 99, 104
  теории
    родительского конфликта, 100
Генотип, 3, 5, 66, 72, 83, 84, 96, 109, 119, 137, 154, 163
Гермафродитизм, 1, 6, 7, 52
Гетерозис, 94, 101, 112, 113, 150
Гибрид, 99, 186
Гиена пятнистая, 38
Гинкго, 93
Гипертония, 82, 152, 176
Гипотеза
  большей изменчивости мужского пола, 74
  Джеймса, 15
  заботливых бабушек, 20
  Каназавы, 16
  материнского доминирования, 15
  свехдоминирования Шелла-Иста, 113
  Трайверса и Уилларда, 23
Гипофиз, 75
Глазомер, 29
Голод, 14, 16, 28, 81, 139, 147, 149
Голос, 30, 31, 62, 116, 117
  альт, 154, 172
  баритон, 62, 64, 158
  бас, 62, 64, 117, 158
  контральто, 31, 62, 64, 117, 151, 152, 158
  меццо сопрано, 62, 151, 158
  привлекательность, 13, 31, 63, 146
  сопрано, 31, 62, 64, 117, 118, 151, 152, 158
  тенор, 62, 64, 117, 158
  частота, 30, 31, 62, 116, 117
  эволюция, 117
Голуби, 82
Гомосексуальность, 40, 158
  теории, 40, 158
    генетические, 40, 158
    нейрогормональные, 41
    обучения и социологические, 42
    психологические, 42
Гонады, 51, 59, 61, 88, 160, 165, 183
Гонококковые инфекции, 18, 43
Гормоны, 61, 62, 131, 132, 139, 140, 151, 160, 165, 183
Горошек, 112
Гуппи, 142, 190

Д

Дезоксирибонуклеиновая кислота (ДНК), 6, 55, 75, 112, 123, 170, 171, 173
Депрессия, 9
Дерматоглифика, 121
Дети, 12, 14, 20, 31, 39, 42, 43, 47, 51, 70, 97, 98, 129, 130, 143, 150, 152, 157, 159, 224
  леворукие, 43
Диабет, 44, 176
Дигаптическая стимуляция, 28
Диплоидный, 58, 165, 166
Дислексия, 43
Дисперсия
  генотипическая, 74, 77, 85, 110
  полов, 11, 81, 149, 156, 166
  фенотипическая, 71, 74, 75, 76, 77, 138, 156
Диффузный токсический зоб, 43
Долгожители, 14, 19
Домовая муха, 23
Дрёма, 192
Дрозофила, 20, 21, 75, 76, 143
Душистый горошек, 112
Дятел, 39

Ж

Желтушник (воловья птица), 124
Желчнокаменная болезнь, 43
Женский пол, 27, 57, 63, 73, 74, 75, 77, 78, 81, 88, 91, 96, 101, 118, 125, 126, 127, 154, 160, 165, 171, 183
Животные, 1, 2, 5, 16, 29, 39, 139, 161
  ластоногие, 26
  млекопитающие, 10, 15, 16, 23, 29, 30, 38, 43, 60, 61, 71, 75, 90, 92, 97, 99, 100, 103, 104, 106, 108, 109, 115
  многоплодные, 61, 123
  наземные, 26
  парнокопытные, 26
  приматы, 19, 26, 75, 92, 108, 122

З

Заикание, 43
Закономерность, 95, 159
Зачатие, 108, 122
Землетрясение, 140
Зигота, 58, 175
Змеи, 26, 39
Зоб Хашимото, 44
Зрение, 29, 115, 151
  нецветовое, 29
  периферийное, 29
  у женщин, 29
  у мужчин, 29
  цветовое, 29
  эволюция, 29

И

Ива, 93
Изменчивость, 5, 38, 67, 73, 75, 137, 139, 141, 156, 173
Изобретательство, 33
Изогамия, 60
Изоферменты, 45, 107
Иммунный ответ, 28, 43, 44
Импотенция, 122
Инбридинг, 10, 22, 23, 141
Инфаркт, 82, 152
Инфекционные болезни, 43
Информационный
  заряд, 154
  потенциал, 154
Информация, 69, 82, 89, 104, 107, 112, 121, 122, 135, 136, 156, 167, 174
  генетическая, 170
  экологическая, 52, 60, 74, 86, 111, 121, 135, 136, 139, 157, 170

К

Карликовая мангуста, 38, 92
Карцинома, 50
Кастрация, 21, 94
Киты, 38, 106
Клетка, 2, 60, 93, 165, 170, 174
Клещевина, 6
Клещи, 22
Коклюш, 18, 43, 127, 152
Коловратки, 59
Конопля, 192
Контральто, 31, 62, 64, 117, 151, 152, 158
Косоглазие, 43
Кошка, 21
Коэффициент интеллекта, 31, 77, 118
Коэффициент цефализации, 108
Кролики, 38, 92, 153
Кроссинговер, 56
Крупный рогатый скот, 13, 102, 103
Крысы, 19, 61, 71, 75, 123, 130, 139, 143
  линии Вистар, 143
Культура, 122
Курение, 32, 50, 140
Куры, 21, 94, 101, 102, 103, 104, 147, 186, 193

Л

Ланцетник, 97
Лебеда, 192, 195
Лемур, 108
Леса
  листопадные, 8
  североамериканские, 8
  тропические, 8
Лесной североамериканский сурок, 24, 143, 191
Летучая мышь, 38, 92
Лисица, 13
Лосось, 107
Лошадь, 13, 93, 104, 150, 151
  Пржевальского, 104
Лошак, 89, 93, 104

М

Мак снотворный, 112
Масса, 137, 150
Мастурбация, 122
Мейотический драйв, 23
Менопауза, 19, 20, 122, 131, 152
Метанефридии, 97
Микроорганизмы, 2
Многоклеточность, 97
Мозг, 27, 29, 40, 177
  асимметрия, 27, 28, 97
  вес, 27
  кора, 174
  маскулинизация, 40
  подкорка, 174
  полушарие, 115
    левое, 171
    правое, 171
Моллюски, 16
Молочные железы, 25, 88
Моль, 21
Моногамия, 38, 90
Мормонский чай, 23
Мошонка, 106
  эволюция, 106
Мужской пол, 13, 63, 74, 76, 78, 79, 81, 84, 85, 86, 88, 89, 91, 94, 100, 101, 107, 118, 124, 125, 126, 140, 154, 156, 160, 166, 171
  оборачиваемость, 79
Мул, 89, 93, 104
Мутагенез, 56
Мутации, 4, 5, 6, 9, 10, 37, 55, 57, 65, 74, 75, 83, 112, 129, 135, 139, 156
  доминантные, 112
  рецессивные, 112
Мучные клопы, 196
Мыши, 71, 75, 123
Мышление, 159
  конформность, 32

Н

Надпочечники, 75, 179
Наркомания, 32, 140
Насекомые, 8, 10, 16, 22, 23, 26, 56, 59, 92, 123, 125, 145, 149, 165, 166
Наследственность, 67, 73
Негры, 111, 188
Нематоды, 16
Нобелевские лауреаты, 34
Норка, 13
Норма реакции, 69, 74, 75, 76, 77, 84, 85, 86, 88, 89, 90, 152, 156, 160, 163, 164
Нуклеопротеид, 173

О

Обезьяны, 19, 64, 72, 75
Облысение, 114
  евнухи, 114
Обоняние, 29, 97, 116
Обонятельный нерв
  атрофия, 29, 116
Оборачиваемость самцов, 79
Обучение, 61, 108, 120, 124, 151, 159
Овца, 13, 23, 112, 147
Одаренность, 32, 41, 124
Одноклеточные, 1
Ожирение, 126
Олень, 94
Олуши, 26
Онтогенез, 77, 94, 95, 108, 109, 111, 114
  стадии, 51, 95, 109, 127, 152, 157, 167
Оплодотворение, 21, 56, 100, 146
Опыление, 137, 142
  перекрестное, 8
Опылители, 27
Осёл, 93, 104
Осязание, 28
Отбор
  групповой, 3
  дисруптивный, 39
  естественный, 9, 36, 38, 39, 129
  искусственный, 123
  половой, 36, 38, 39, 156
  стабилизирующий, 66
Отцовский эффект См. Эффект отцовский, 101, 102, 150, 157

П

Память
  консервативная, 174
  кратковременная, 32
  оперативная, 171, 174
Панмиксия, 38, 52, 68
Папиллома, 50
Парадокс тока, 37
Паразиты, 2, 16
Пародонтоз, 127, 152
Партеногенез, 3, 4, 56, 58, 161
  сезонный, 59
Паукообразные, 16, 92, 149
Первичные половые признаки, 36, 59, 102
Перекрывание поколений, 108
Перепончатокрылые, 20, 23, 145
Песец, 13
Песчанка, 61, 123
Печень, 50, 126
Пилорический стеноз, 51
Платон, 62, 63
Плацента, 99
Поведение, 35, 37, 40, 41, 45, 64, 119, 122, 124, 140, 154, 162, 170, 173
Подагра, 43, 125
Подсистема
  консервативная, 64, 158
  оперативная, 172
    авангард, 78, 107, 125, 172
Подсолнечник, 6, 137
Позвоночные, 26, 29, 30, 92, 93, 107, 115, 132, 149
Поколение, 4, 57, 58, 89, 107, 125
Пол
  гетерогаметный, 165
  гомогаметный, 165
  гормональный, 61, 63
  дифференциация, 39, 69, 78
  дробный, 62, 158
  женский, 27, 57, 63, 73, 74, 75, 77, 78, 81, 88, 91, 96, 101, 118, 125, 126, 127, 154, 160, 165, 171, 183
  мужской, 13, 63, 74, 76, 78, 79, 81, 84, 85, 86, 88, 89, 91, 94, 100, 101, 107, 118, 124, 125, 126, 140, 154, 156, 160, 166, 171
  определение, 2, 12, 24, 59, 61, 146, 164, 165, 166
    XX/X0, 166
    ZZ/ZW, 166
    балансом генов, 166
    гапло-диплоидное, 166
    хромосомное, 104, 164, 165
  теории
    дисперсии и отбора, 5
    Красной Королевы, 5
    немедленного преимущества, 6
    Ремонта генов, 6
    трещотки, 4
    Фишера-Мюллера, 5
  экологический, 78
Полиандрия, 90, 149
Полигамия, 23, 26, 38, 52, 92
Полигиния, 90
Половая активность, 106, 145, 146, 147, 193, 194
Половое созревание, 34, 35, 62, 114, 117, 118, 124
Половой диморфизм
  в антропологии, 121
  в патологии, 43
  в психологии, 118
  в спорте, 34
  в этологии, 119
  генотипический, 88, 102
  модификационный, 89
  правило
    онтогенетическое, 94, 115, 116, 117, 157
    тератологическое, 97, 157
    филогенетическое, 91, 92, 93, 94, 95, 105, 115, 116, 117, 156, 157
  психологический, 28
  репродуктивный, 89
  теории
    гандикапа Захави, 37
    полового отбора Дарвина, 36
    саботажа самок, 38
    убегания Фишера, 37
    экологической дифференциации, 39
  фенотипический, 85
  эволюционный, 89, 90
  этологический, 119
Половые гормоны, 61, 90, 123, 140
Половые хромосомы, 61, 154, 160, 164, 165, 170, 171, 173
Поморниковые, 26
Популяция, 4, 9, 22, 50, 71, 79, 80, 83, 89, 106, 107, 122, 166
  арктическая, 89, 93
  Башкир, 121
  Болгар, 121
  Индейцев, 45
  моногамная, 26, 92, 141, 147
  нерки, 107
  панмиктная, 22, 90, 141
  полигамная, 52, 66, 82, 92, 141, 154
  тропическая, 93
  Удмуртов, 121
  Эскимосов, 45
  Японцев, 121
Порнография, 122
Породы
  коров
    голштинская, 186
    джерсейская, 186
    красная датская, 186
  кур
    австралорп, 102, 186
    корниш, 186
    леггорн, 102, 186
    московская, 102, 186
    нагойя, 102, 186
    позднеспелые, 102, 186
    род-айленд, 102, 186
    скороспелые, 102, 186
  свиней
    крупная белая, 103, 186
    шведский ландрас, 103, 186
Потовые железы, 114
Потомство, 3, 9, 99, 148
  ассортимент, 65
  бесполой популяции, 2, 3
  качество, 65, 67, 158
  количество, 65, 67, 68, 69, 78
  раздельнополой популяции, 3
Потоотделение, 114
Почки, 28, 50, 97
Правило соответствия, 111, 112
Правши, 174
Преступность, 140
Признак
  альтернативный, 163, 164, 172
  качественный, 163
  количественный, 163
  неальтернативный, 172
  пенетрантность, 91, 156
  экспрессивность, 91, 156
Приматы, 19, 26, 75, 92, 108, 122
Принцип
  Бейтмана, 70
  лотереи, 5

сопряженных подсистем, 154, 169, 170
Программы жизни
дифференциации, 56
мутации, 56
рекомбинации, 56
репродукции, 19, 55, 87, 109, 179
эволюции, 56
Продолжительность жизни, 17, 18, 107, 108, 110, 111
Проституция, 122
Пространственная ориентация, 32
Пространство, 75, 162
возможностей, 75, 162
реализации, 162
способностей, 75, 162
Противозачаточные средства, 122
Протоандрия, 7
Протогиния, 7
Прямохождение, 114
Псориаз, 44
Птицы, 10, 16, 21, 25, 26, 29, 37, 38, 60, 81, 90, 93, 103, 104, 106, 123, 124, 166
Пузырный занос, 99
Пыльца, 136, 161
возраст, 144
количество, 136, 142, 144, 157, 158

Р

Размножение, 2, 3, 6, 20, 21, 37, 56, 58, 70, 78, 162
бесполое, 2, 3, 59, 175
гермафродитное, 6, 9, 10
половое, 1, 2, 3, 4, 5, 9, 10, 58, 153, 175
раздельнополое, 1, 6, 10, 52, 57, 68, 80, 107, 122
Рак, 43, 47, 48, 50, 125, 126, 129, 130, 131, 132, 152, 158, 177, 198
гортани, 50, 125
груди, 131
желудка, 126
кожи, 126
легких, 50
матки, 48
молочной железы, 48, 130, 131
пищевода, 50
полости рта, 43, 50
простаты, 131
языка, 43, 125
яичников, 48
Ракообразные, 16, 59, 80, 92, 105, 149, 157
Ранг
иерархический, 70, 146
репродуктивный, 142, 146, 150, 152, 158
Рассеянный склероз, 44
Растения, 1, 8, 9, 16, 27, 93, 136, 138, 145, 161, 189
высшие, 2
вьющиеся, 8
двудомные, 8, 10, 23, 27, 142, 144, 164
деревья, 8, 137
кустарники, 8
низшие, 2
однодомные, 7, 164
травы, 8
цветковые, 7, 100
Рахит, 43
Ревматоидные болезни, 43
Ревматоидный артрит, 44
Религиозность, 35
Репликация, 56
Репродуктивный успех, 13, 16, 31, 37, 64, 147
Рептилии, 16, 29, 132, 166
Речь, 20, 31, 32, 118
беглость, 32
дефекты, 43
распознавание, 116
Рога, 37, 95
Рождаемость, 13, 79, 80, 81, 143, 147
Рост, 4, 13, 16, 17, 25, 47, 55, 63, 87, 114, 129, 141, 150, 152, 158, 163, 164, 168
Рыбы, 16, 21, 26, 29, 56, 59, 60, 90, 106, 107, 165, 166

С

Самооплодотворение, 7, 9
Самоопыление, 7, 8
Самостерильность, 7, 8
Сверхнормативные мышцы, 97
Свиньи, 13, 23, 102, 103, 147, 186
Связи
ипсилатеральные, 115
контралатеральные, 115
отрицательные обратные, 80, 140, 141, 142, 143, 144, 145, 158, 191, 194, 197
прямые, 80
Селекция, 101
Семена, 2, 3, 144
Сердца пороки, 51, 98, 132, 133, 187, 188
атавистические, 133, 150, 152, 198
женские, 133
мужские, 133, 157
нейтральные, 133
ревматические, 43
теории
Крымского, 51
Рокитанского, 51
Шпитцера, 51
футуристические, 97, 150, 152
Сингамия, 56
Система, 24, 49, 59, 61, 69, 78, 90, 99, 107, 113, 161, 162, 165, 166, 169, 170, 172, 174, 198
биологическая, 174
выделительная, 178
дыхания, 177
живая, 56, 154, 162, 170, 172
механическая, 32
мышечная, 114
неживая, 162
нервная, 177
пищеварительная, 177
поведение, 173
репродуктивная, 179
самовоспроизводящаяся, 170, 174
социальная, 170
физическая, 30, 64
эндокринная, 179
Системная красная волчанка, 44
Склеродерма, 44
Скрещивание, 21, 56, 57, 78, 99, 141, 185, 186
Слон, 70, 93, 106
африканский, 92
Слух, 30, 116, 151
музыкальный, 30
потеря, 116
у детей, 31, 116
у женщин, 30
у млекопитающих, 30
у мужчин, 27
у человека, 30
эволюция, 30
галаго, 30
тупайя, 30
Смертность, 3, 11, 12, 17, 18, 19, 20, 21, 24, 38, 43, 47, 50, 52, 74, 77, 79, 81, 82, 109, 110, 129, 156, 180
младенческая, 17
среди некурящих, 50
теории
дисбаланса генов, 20, 81
метаболическая, 21, 82
Собака, 13, 23, 67, 147, 150
Совы, 26
Солянка, 23
Соотношение полов, 7, 11, 12, 14, 16, 21, 22, 23, 24, 32, 47, 48, 49, 50, 73, 79, 81, 98, 127, 132, 133, 135, 139, 140, 141, 142, 143, 144, 145, 146, 147, 153, 155, 156, 157, 158, 166, 167
вторичное, 11, 12, 13, 14, 15, 21, 22, 23, 79, 139, 140, 142, 143, 144, 145, 146, 190, 192, 193, 195, 196, 197
зависимость от
возраста матери, 13
возраста отца, 13
числа жен, 143
у летчиков, 14
первичное, 12
регуляция
организменная, 141
популяционная, 141
теории
равных затрат Фишера, 22, 37
Трайверса-Уилларда, 147
третичное, 67, 79, 143, 167
эпидемиологическое, 125

Сперма, 13, 106, 146
Сперматогенез, 106
Сперматозоиды, 70
старение, 145, 146
СПИД, 126
Спорт, 34
женские виды, 34
мужские виды, 34
Способности
вербальные, 27, 31, 118, 119, 151
механические, 32
пространственно-зрительные, 27, 32, 115, 118
Среда
факторы
вредные, 125, 126
губительные, 125, 126
индифферентные, 125
необходимые, 125
полезные, 125
температура, 106
Старение, 13, 142, 145, 146
Стресс, 14, 17, 28, 135, 139, 140
у растений, 135

Т

Теория
дисруптивного отбора Паркера, 9
Калмуса и Смита, 23
предотвращения инбридинга, 9
репродуктивного успеха, 13, 16, 23, 31, 37, 64, 147
Теплокровность, 97
Тестостерон, 15, 35, 51, 62, 90, 130
Тетрада Фалло, 187
Тимус, 75
Токсический зоб, 44, 126
Традиции, 35, 63, 124
Триада Фалло, 188
Туркмены, 121
Тюлень, 23, 38, 106, 147

Ф

Фаг, 174
Фазан, 21
Фазы эволюции, 88, 117
дивергентная, 87
параллельная, 88
Факторы среды См. Среда
факторы, 94, 101, 125, 126, 135, 150, 162
Феномен военных лет, 14, 16, 144
теории
высоких солдат, 16
Джеймса, 15
материнского доминирования, 15
Трайверса - Уилларда, 16
Фенотип, 73, 75, 99, 154, 163, 164
Филогенез, 94, 95, 111, 114
Филогенетическое правило полового диморфизма, 91, 92, 93, 94, 95, 105, 115, 116, 117, 156, 157
Форель радужная, 195
Фрегаты, 26
Фригидность, 122

Х

Хмель, 166, 192
Холецистит, 43, 126
Хомяк, 38
Хромосомы, 11, 20, 23, 26, 55, 61, 85, 90, 139, 141, 160, 164, 165, 170, 173
X-Хромосома, 23, 140
Y-Хромосома, 23, 61, 90, 165, 173
половые, 61, 154, 160, 164, 165, 170, 171, 173

Ц

Цветки, 6, 8, 27, 93, 142, 144, 145, 161
гермафродитные, 7
Цирроз печени, 126
Цитоплазма, 154, 170, 171, 174

Ч

Человек, 12, 13, 15, 16, 19, 20, 21, 23, 25, 27, 29, 30, 31, 34, 36, 39, 40, 43, 52, 61, 63, 64, 71, 75, 82, 88, 100, 101, 106, 109, 112, 114, 115, 116, 117, 122, 123, 124, 132, 133, 139, 140, 144, 145, 146, 147, 151, 152, 157, 159, 163, 164, 165, 173, 184, 190
Чередование поколений, 59
Чернушка дамасская, 112

Ш

Шизофрения, 82, 152
Шимпанзе, 67, 122
Шпинат, 195

Щ

Щавель, 166, 192

Э

Эволюционная пластичность, 67, 79, 80, 156
Эволюция, 9, 10, 37, 39, 58, 83, 84, 87, 88, 93, 94, 100, 105, 107, 116, 117, 123, 129, 135, 149, 156, 159, 161, 169
дивергентная, 100
конвергентная, 94, 100
молекулярная, 75
Экологическая ниша, 81, 85
многомерная, 100, 150
одномерная, 94, 101
Экологическое правило дифференциации полов, 80, 81
Эмбрион, 11, 12, 13, 21, 22, 28, 51, 61, 99, 103, 123, 157
Эмфизема, 176
Эндокардит, 176
Эпидемиологическое правило соотношения полов, 127, 150
Эпикантус, 122
Эпифиты, 8
Эстетические показатели, 37
Эстрогены, 61, 90, 132, 140
Эффект
Кулиджа, 71
материнский, 100, 103
отцовский, 101, 102, 150, 157
реципрокный, 101

Ю

Юмор, 159

Я

Яблочная моль, 21
Явление, 94, 95, 112, 113
Ядро, 145
Яды, 16, 19
Язва
двенадцатиперстной кишки, 43
желудка, 43, 50
Яйцеклетки, 70
сродство к X- и Y-спермиям, 13, 146
старение, 146
Ясенелистный клен, 23
Ястреб, 22

Индекс латинских названий

A

Abraxas, тип, 20, 21, 61, 81
Acarophenax, 22
Accipiter nisus См. также Ястреб, 22
Accipitriformes См. также Хищные птицы, 26
Acer negundo См. также Ясенелистный клен, 23
Atriplex confertifolia, 23
Atriplex povellii См. также лебеда, 192, 195
Australopithecus afarensis См. также Австралопитек, 27

B

Begonia gracilis, 192
Begoniaceae, 192
Bombicidae, 195
Bombix mori См. также Тутовый шелкопряд, 195
Bovidae См. также Крупный рогатый скот, 194, 197

C

Cannabinaceae, 192
Cannabis sativa См. также Конопля, 192
Caprinae, 194, 197
Cariophyllaceae, 7, 192
Carpocapsa pomonella, 21
Cervidae, 197
Chenopodiaceae, 192, 195
Chidoridae, 92, 105, 157
Cricetidae См. также Хомяки, 197

D

Didelphis virginiana См. также Опоссум, 30
Diopsidae, 123
Distichlis spicata См. также Солянка, 23
Drosophila melanogaster См. также Дрозофила, 70, 143, 190, 196
Drosophila См. также Дрозофила, тип, 61, 81
Drosophilidae, 196

E

Ephedra viridus См. также, 23
Equidae См. также Лошади, 193
Eulamprus tympanum, 190

F

Falconiformes См. также Фальконы, 26
Frigatidae См. также Фрегаты, 26

G

Galago senegalensis См. также Галаго, 30
Gallus gallus domesticus, 147

H

Halichoerus grypus См. также Тюлень, 147
Hemiechinus auritus См. также Ёж, 30
Hominidae См. также Человек, 194, 197
Humulus japonicus См. также Хмель, 192

L

Leidigia, 157
Lepidoptera, 21
Leporidae См. также Кролики, 193, 197
Lycopersicon esculentum, 137

M

Macrocheles, 142, 190
  glaber, 142, 190
  preglaber, 142, 190
  scutatus, 142, 190
Marmota monax См. также Лесной североамериканский сурок, 24, 143, 191
Melandrium album См. также Дрёма, 190, 192
Muridae См. также Мыши, Крысы, 193, 196

N

Niveoscincus macrolepidotus См. также Ящерицы, 190

P

Phasianidae См. также Куры, 193
Poephila guttata, 147
Polygonaceae, 192
Polyphemidae, 59
Pseudococcus См. также Мучные клопы, 196
Psychidae, 195

Q

Quiscalas quiscula, 21

R

Rana
  esculenta См. также Лягушка съедобная, 195
  temporaria, 195
Ranidae, 195
Rumex
  acetosa См. также Щавель, 192
  nivalis, 192

S

Salmo
  iridens См. также Форель радужная, 195
  trutta, 196
Salmonidae, 195
Solanium pennellii, 137
Spinaceae oleracea L. См. также Шпинат, 195
Stercorariidae См. также Поморниковые, 26
Strigiformes См. также Совы, 26
Suidae См. также Свиньи, 193
Sulidae См. также Олуши, 26

T

Taleporia tubulosa См. также Бабочка мешочница, 195
Thalictrum fendleri См. также Василисник, 23
Tisbe
  clodiensis (Ponza) См. также Клещи, 196
  clodiensis (Venice), 196
  dobzhanskii, 196
  holothuriae, 196
Tupaia glis См. также Тупайя, 30

W

Wistar См. также Крысы линии Wistar, 143

X

Xanthocephalus xanthocephalus, 147