

УДК 621.391.192

РОЛЬ ПОЛОВ В ПЕРЕДАЧЕ И ПРЕОБРАЗОВАНИИ  
ГЕНЕТИЧЕСКОЙ ИНФОРМАЦИИ

В. А. Геодакян

Рассматривается роль полов в эволюционном процессе. Предлагается новая точка зрения на дифференциацию полов, как на разделение постоянной и оперативной «памяти» вида, согласно которой самки выполняют функции постоянной «памяти» — тенденция консервативности, а самцы — оперативной — тенденция изменчивости. При этом эволюционные изменения вида прежде всего затрагивают самцов, а затем передаются самкам.

Вскрытие такой специализации позволяет объяснить повышенную смертность и избыточное зарождение мужского пола, большее разнообразие самцов и другие, связанные с половой дифференциацией явления. Новый подход связывает половой диморфизм с филогенетической тенденцией признаков и дает возможность предсказать направление изменения признака.

Плодотворность использования идей, принципов и подходов кибернетики в биологии в настоящее время не вызывает сомнений ни у кого.

Методы кибернетики с успехом применялись на молекулярном уровне организации (генетика, биохимия), на уровне клеток и на уровне организмов (физиология) [1].

Однако только популяция (организмов, клеток или молекул) является той минимальной единицей организации материи, в которой представлены все атрибуты жизни, необходимые для эволюции.

Принципиальная применимость методов кибернетики к процессам эволюционного преобразования популяций показана в ряде работ академика Шмальгаузена И. И. [2—8]. Исключительную роль в этих преобразованиях играет самовоспроизводство и, в частности, половой способ размножения как самый прогрессивный.

Считается, что половое размножение обеспечивает следующие три преимущества [9]: 1) дает возможность избежать инбридинг (то есть близкородственное скрещивание); 2) обеспечивает генетическое разнообразие; 3) обеспечивает замещение вредных мутаций.

Интересно отметить, что дифференциация на два пола примерно в два раза сокращает количество возможных вариантов по сравнению с тем, которое могло бы быть при единополом способе размножения, основанном на генетическом скрещивании между любыми двумя особями без разделения на два пола. Действительно, для популяции из  $N$ -особей число возможных вариантов скрещиваний при наличии дифференциации на два пола равно  $(N/2)^2$ , в то время как при отсутствии дифференциации  $(N-1)N/2$ . Следовательно, перечисленные преимущества связаны с процессом скрещивания (смешение генетической информации двух особей), а не с дифференциацией на два пола. Организмы, размножающиеся путем скрещивания, но не дифференцированные на два пола (однодомные растения, гермафродитные животные), лучше реализуют эти преимущества, чем раздельнополые.

Таким образом, оказывается, что преимущества, которые дает сама дифференциация, остаются пока неясными.

Можно показать, что преимущества полового размножения с дифференциацией на два пола не исчерпываются генетическим разнообразием потомства, но в процессе воспроизводства существует далеко идущая «асимметрия», приводящая к специализации полов в отношении наследственности — сохранения среднего генотипа во времени — и изменчивости — изменения среднего генотипа во времени.

В своей предыдущей работе [10] мы показали существование отрицательной обратной связи, регулирующей один из основных параметров популяции — соотношение полов. Различают первичное, вторичное и третичное соотношение полов, то есть соответственно долю мужских зачатий, мужских рождений и долю самцов в зрелой популяции.

Настоящая работа представляет собой попытку вскрыть некоторые закономерности, лежащие в основе процесса полового воспроизводства в его взаимосвязи со средой.

Процесс самовоспроизводства должен обеспечить две противоположные тенденции: наследственность, то есть консервативный фактор, который стремится сохранить неизменными все родительские признаки у потомства, и изменчивость — прогрессивный фактор, который приводит к появлению у потомства новых признаков.

Соотношение между этими двумя тенденциями определяется условиями среды.

Если условия среды остаются неизменными и благоприятными, то воспроизводство сводится в основном к увеличению числа одинаковых по качеству организмов, то есть в таких благоприятных условиях среды доминирует тенденция наследственности — постоянства, и результатом воспроизводства является приращение количества при неизменном качестве.

Если же условия среды меняются таким образом, что виду необходимо приспособиться, то есть выработать новые качества, которые лучше соответствовали бы изменившимся условиям среды, то в такие неблагоприятные для вида периоды на первый план выступает тенденция изменчивости, дающая основу эволюционному изменению.

Эволюция осуществляется путем отбора (естественного и полового). Необходимой предпосылкой для отбора является наличие разнородности признаков — дисперсии признаков. Отбор сопровождается элиминацией части особей.

Следовательно, для изменения качества всегда требуется определенная «жертва» количества. Согласно современным представлениям пол определяется генетическим механизмом, обеспечивающим появление полов примерно в одинаковых количествах. Однако вследствие разной чувствительности полов к вредным факторам среды третичное соотношение полов может претерпевать сильные отклонения от значения 0,5 (1 : 1).

Любое изменение популяции во времени выражается в изменении количества особей, изменении качества (средних значений признаков) особей и дисперсии этих характеристик.

Прежде всего представляется интересным анализировать изменения основных сторон воспроизводства (количества и качества), связанные с отклонением третичного соотношения полов от 0,5 в ту и другую сторону.

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».

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 потомства, которому может передать информацию самка, то есть 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.*

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, или скорость изменения среднего значения признака определяют в основном самцы.

Вернемся теперь к анализу зависимости количества и качества потомства от третичного соотношения полов популяции.

Очевидно, что в «идеальной популяции» количество потомства пропорционально количеству самок. В то же время изменение качества в а будет пропорционально количеству самцов, так как с увеличением количества самцов улучшаются условия для отбора. Это обусловлено тем, что самцы представляют основной материал для отбора.

Во-первых, будучи биологически более слабым полом, самцы, как правило, являются первыми жертвами неблагоприятных факторов среды. Поэтому можно считать, что естественный отбор идет в основном за счет самцов. Действительно, в большом числе исследований было показано [11—25], что есть существенная разница в чувствительности двух полов животных и растений к вредным факторам среды (низкие и высокие температуры, голод, различные яды и пр.). При этом более высокой чувствительностью отличаются не только самцы от самок, но также различные ткани и клетки самцов от соответствующих тканей и клеток самок.

Во-вторых, половой отбор в «идеальной популяции» идет почти исключительно за счет самцов, так как избыток самок, как легко представить, не приводит к отбору. Очевидно, что при любом избытке самок они будут представлены в потомстве, в то время как избыток самцов не будет участвовать в воспроизводстве и будет отсекается половым отбором.

С другой стороны, как было показано выше, редкие варианты самцов, имеющие преимущества при данных неблагоприятных условиях среды, могут сильно повлиять на качество потомства, так как при плохих условиях среды уменьшается количество самцов, что приводит к увеличению шансов оставшихся в живых более приспособленных самцов оставить потомство.

Сопоставляя эти рассуждения, мы видим, что зависимость изменения количества и качества от третичного соотношения полов проявляет диаметрально противоположные тенденции. Поэтому можно говорить о существовании определенной «асимметрии», своего рода специализации, полов в осуществлении воспроизводства, согласно которой *количественная сторона воспроизводства связана в основном с количеством самок в популяции, а качественная сторона воспроизводства — с количеством самцов.*

Кроме того, разное сечение каналов связи с потомством проявляется в том, что каждый самец в отдельности «стремится» полнее использовать свои возможности и оставить максимальное количество потомства, в то время как каждая самка «стремится» к тому, чтобы то ограниченное количество потомства, которое она в состоянии оставить, было лучшего качества (лучше обеспечено).

Таким образом, если попытаться кратко, схематически сформулировать отношение полов к количеству и качеству потомства, можно сказать, что количество самок определяет количество потомства популяции, количество самцов определяет качество потомства популяции. Качество самки определяет в основном качество ее потомства. Качество самца определяет также количество его потомства. Эта упрощенная формула отражает также в какой-то степени тенденции различного поведения полов.

Такая «асимметрия» приводит к тому, что воздействие среды на самок и самцов по-разному сказывается на характеристиках потомства. Потеря самок от неблагоприятных факторов среды сильно отражается на количестве потомства, не оказывая существенного влияния на его качество, в то время как потеря самцов в неблагоприятных условиях среды не отражается на количестве потомства и способствует изменению его качества в нужном направлении.

Таким образом, можно сказать, что потеря самок от вредных условий среды приносит только вред — уменьшая популяцию, а потеря самцов приносит одновременно пользу — способствуя эволюции популяции.

Следовательно, можно считать, что при половой дифференциации осуществляется специализация, согласно которой самки в какой-то степени больше выражают тенденции наследственности в популяции, а самцы — в изменчивости.

Применяя термины кибернетики, можно говорить, что *самки олицетворяют постоянную «память» вида, в то время как самцы олицетворяют оперативную, временную «память» вида.*

Такая специализация — отделение оперативной «памяти» от постоянной, дает виду определенные и, как нам кажется, существенные преимущества. Дифференциация на два пола таким образом, что один пол определяет количественную сторону воспроизводства, а другой — качественную, создает возможность осуществлять принцип «и н е р ц и о н н о г о я д р а» и «ла б и л ь н о й о б о л о ч к и» по отношению к воздействиям среды. Любой поток информации от среды (в виде изменения условий) воспринимают сначала самцы, реагируют на него (изменяется фенотипическая дисперсия) и преобразуют его, то есть новая информация попадает сначала в оперативную «память» популяции, где подвергается проверке и отбору. Такая дифференциация на инерционное, стабильное ядро и более изменчивую, чувствительную оболочку дает возможность популяции отличить временные, короткодействующие, случайные изменения факторов среды (холодная зима, жаркое лето и пр.) от систематических изменений в одном и том же направлении (скажем, наступление ледникового периода), отличить изменения малой периодичности от изменений большой периодичности. Можно сказать, что поток информации из оперативной «памяти» в постоянную проходит через своего рода «частотный фильтр», который пропускает только малые частоты, задерживая большие. Такая инерционность постоянной «памяти» достигается задержкой новой информации в оперативной «памяти».

Из сказанного становится ясно, что третичное соотношение полов является важным параметром популяции, тесно связанным с количественным и качественным аспектами воспроизводства. Следовательно, вторичное соотношение полов как величина, связанная с третичным регуляторной обратной связью [10], также должна отражать количественную и качественную тенденции воспроизводства в разные периоды жизни вида в зависимости от условий среды.

Перейдем к рассмотрению характера дисперсии признаков.

Все признаки организма прямо или косвенно связаны с соответствующими факторами среды. Например, морозостойкость связана с низ-

кими температурами, жаростойкость с высокими, засухоустойчивость — с влажностью и т. д. Связь других признаков с условиями среды может быть менее очевидной, но не вызывает сомнения, что оптимальные средние значения признаков определяются соответствующими факторами среды, или их комплексом.

Наглядное представление о взаимоотношениях популяции со средой могут дать графики распределения устойчивости популяции к данному вредному фактору среды (рис. 1). Если по оси абсцисс откладывать интенсивность вредного фактора, а по оси ординат — количество особей.

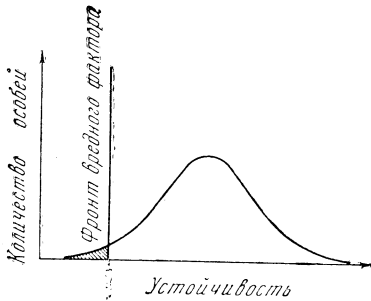


Рис. 1 Распределение устойчивости популяции и «фронт» вредного фактора среды

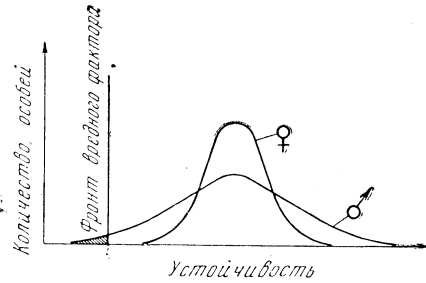


Рис. 2 Соотношение кривых устойчивости самок (♀) и самцов (♂) и «фронта» вредного фактора среды при большей дисперсии кривой самцов

погибающих при определенных значениях его, то для популяции в целом получим какое-то распределение устойчивости. При этом «фронт» вредного фактора среды можно представить в виде линии, которая отсекает, элиминирует самую чувствительную часть популяции (заштрихованная площадь). Для того чтобы популяция «чувствовала» приближение «фронта» вредного фактора, необходимо, чтобы кривая распределения все время контактировала с этим «фронтом», то есть за получаемую информацию ацию популяции приходится все время платить определенной жертвой количества.

Как уже говорилось, от всех вредных факторов среды, как правило, прежде всего страдают самцы. Они являются биологически более слабым полом. Это означает, что с «фронтом» вредных факторов среды должна «контактировать» в основном кривая самцов. Следовательно, либо должен наблюдаться определенный сдвиг кривых распределения устойчивости полов таким образом, чтобы самцы оказались между «фронтом» вредных факторов среды и самками, либо это может быть достигнуто за счет большей дисперсии кривой самцов. Такие соотношения устойчивости дают возможность виду за новую информацию расплачиваться в основном самцами.

Сопоставляя эти соображения с нашим выводом о том, что редкие варианты самцов имеют большее информационное значение, чем редкие варианты самок, то есть что самцы являются основными переносчиками информации от среды к популяции, мы приходим к заключению, что кривые распределения признаков самцов должны отличаться от соответствующих кривых для самок большей дисперсией (рис. 2). Это значит, что самцы по всем признакам должны обладать большим разнообразием, чем самки. Легко убедиться, что такая разность в дисперсиях дает возможность популяции полнее осуществлять принцип постоянной и оперативной «памяти».

Такое соотношение между дисперсией признаков полов и обуславливает большую чувствительность самцов к вредным воздействиям среды.

Большая подверженность самцов губительным факторам среды наблюдается повсеместно у растений [16—18], у животных [19—22] и у человека [23], почти на всех стадиях онтогенеза. Например, у человека по всем болезням (за исключением коклюша и некоторых гонкокковых инфекций, обусловленных анатомическими причинами) наблюдается повышенная смертность мужского пола [23].

Существуют две теории по этому вопросу. Согласно одной из них, смертность всегда выше у гетерогаметного пола, вследствие наличия сцепленных с полом леталей, тогда как по другой теории смертность всегда выше у самцов вследствие их более интенсивного метаболизма [24].

Против первой теории говорят результаты экспериментов по изучению смертности полов птиц, бабочек и моли, у которых гетерогаметны самки. Эти результаты не оставляют сомнений, поскольку у многих бабочек, нескольких видов птиц и яблочной моли (*Carposapsa pomonella*) смертность самцов почти всегда выше, чем смертность самок [24, 25].

Вторая теория фактически не объясняет ничего, заменяя непонятную «высокую смертность» самцов не менее непонятным «более интенсивным метаболизмом». Казалось бы, если существуют устойчивые формы самок, почему бы и самцам не обладать такой же устойчивостью. Однако, как мы видели, большая чувствительность самцов необходима виду для того, чтобы с минимальными жертвами количества осуществить обмен информацией со средой. Следовательно, меньшая устойчивость мужского пола является целесообразной для сохранения вида.

Преимущественная потеря самцов при ухудшении условий среды понижает третичное соотношение полов, что приводит, в силу существования отрицательной обратной связи [10], к повышению вторичного соотношения полов, то есть к преимущественному рождению самцов.

Увеличение вторичного соотношения полов может быть вызвано также непосредственно изменившимися условиями среды независимо от третичного соотношения полов. Например, есть основание полагать, что у позвоночных такая регуляция осуществляется стероидными гормонами коры надпочечников и ганодотропными гормонами [26]. Следовательно, тяжелые условия среды должны повышать одновременно смертность и рождаемость самцов. Иными словами, можно сформулировать правило, согласно которому *во всех неблагоприятных условиях должна увеличиваться «оборачиваемость» самцов, так как это способствует быстрейшему приспособлению.*

В биологической литературе можно найти массу фактов, подтверждающих эту закономерность. При этом виды, которые могут размножаться и делением и половым процессом (бактерии, инфузории и др.), как правило, прибегают к половому размножению при наступлении неблагоприятных условий. 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 [27].

Другим ярким примером могут служить описанные Завадовским [28] 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 отсутствующих. При этом характерно, что безразлично направление перемещения (из прудовой в речную или наоборот).

В отличие от приведенных примеров, показывающих только повышение вторичного соотношения полов при неблагоприятных условиях среды, эксперименты Светлова [11] подтверждают одновременное увеличение и рождаемости и смертности самцов в этих условиях, то есть могут служить прямым доказательством предложенного правила увеличения «оборачиваемости» самцов в целом. Подвергая *Drosophila melanogaster* голоду, низким и высоким температурам, или отравляя эфиром, Светлов наблюдал во всех случаях, с одной стороны, большую гибель самцов, с другой стороны, — увеличение рождаемости самцов. Такое явление, когда один и тот же фактор (голод, холод, яды) вызывает одновременно и гибель самцов, причем почти на всех стадиях развития, и повышение доли самцов в потомстве, кажется автору парадоксальным и необъяснимым.

Факты, подтверждающие правило увеличения «оборачиваемости самцов» в неблагоприятных условиях среды, можно найти и у млекопитающих, в том числе и у людей. Об этом говорят данные демографической и медицинской статистики, согласно которым во время больших климатических или социальных сдвигов (резкие изменения климата, засуха, война, голод, переселение), то есть в периоды повышенной смертности, наблюдается тенденция повышения вторичного соотношения полов [23]. Ту же тенденцию отмечают и животноводы — чем лучше условия содержания сельскохозяйственных животных, тем больше самок в потомстве, даже при искусственном осеменении от одного и того же производителя [29].

Описанная специализация полов появляется только на популяционном уровне организации, она является особенностью популяции, увеличивающей ее эволюционную устойчивость.

Вскрытие характера специализации полов и развитие взгляда на дифференциацию полов, как на разделение постоянной и оперативной «памяти» вида, дает возможность, как было показано, делать некоторые выводы и предположения, которые могут быть проверены и использованы для дальнейшего понимания и исследования различных проблем эволюции.

Например, последовательное применение развитых идей приводит к гипотезе, согласно которой все новые признаки должны закрепляться в филогенезе раньше у самцов, а потом передаваться самкам, иными словами, можно сказать, что самцы являются воротами для изменчивости в наследственность. Исходя из этого, можно сформулировать правило, согласно которому, если существует разница у двух полов по какому-либо признаку, то *филогенетическая тенденция этого признака вида совпадает по направлению с изменением от самки к самцу* (например, у человека на данном этапе филогенеза можно предположить тенденцию к увеличению роста, поскольку средний рост мужчин выше, чем женщин, а у пауков, наоборот, — тенденция к уменьшению размеров, так как самцы у них мельче самок). На этом же основании можно ожидать, что вновь появляющиеся признаки чаще должны встречаться у самцов в то время, как рудименты должны быть сильнее выражены у самок.

Дальнейшие предположения связаны с ролью половых хромосом и аутосом. На основании изложенных взглядов можно прийти к заключению, что в хромосомном наборе половые хромосомы выполняют роль оперативной «памяти», а аутосомы — постоянной, поэтому *половые хромосомы* (в первую очередь, возможно, Y-хромосома) являются «воротами» для изменчивости в наследственность.

Далее представляет интерес анализ всех самовоспроизводящихся структур и поиски общих закономерностей с точки зрения хранения, преобразования и передачи ими информации.

Эти вопросы представляют предмет дальнейших наших исследований.

#### ЛИТЕРАТУРА

1. Биологические аспекты кибернетики, М., Изд. АН СССР, 1962.
2. Шмалъгаузен И. И. Естественный отбор и информация. Изв. АН СССР, сер. биологич., 1960, 1, 19—38.
3. Шмалъгаузен И. И. Количество фенотипической информации о строении популяции и скорость естественного отбора. Применение математических методов в биологии, сб., Л., Изд. ЛГУ, 1960, 95—109.
4. Шмалъгаузен И. И. Перспективы применения точных методов для изучения факторов эволюции. Вестник ЛГУ, сер. биологич., 1959, 2, 9, 109—119.
5. Шмалъгаузен И. И. Контроль и регуляция в эволюции. Бюллетень МОИП, отд. биологич., 1958, 63, 5, 93—121.
6. Шмалъгаузен И. И. Регулирующие механизмы эволюции. Зоологич. журн., 1958, 37, 9, 1291—1307.
7. Шмалъгаузен И. И. Наследственная информация и ее преобразования. Докл. АН СССР, 1958, 120, 1, 187—190.
8. Шмалъгаузен И. И. Основы эволюционного процесса в свете кибернетики. Проблемы кибернетики, вып. 4, М., Физматгиз, 1954, 121—149.
9. K a l m u s H., S m i t h C. A. B. Evolutionary Origin of Sexual Differentiation and the Sex — Ratio. Nature, 1960, 186, 4730, 1004—1006.
10. Геодакян В. А. О существовании обратной связи, регулирующей соотношение полов. Проблемы кибернетики, вып. 13, М., Физматгиз, 1965, 187—195.
11. Светлов П. Г. Влияние внешних условий на определение пола у *Drosophila melanogaster*. Цитология, 1962, 4, 4, 391—402.
12. Светлов П. Г. О различной выносливости к голоду и иным вредным факторам самцов и самок *Drosophila melanogaster*. Докл. АН СССР, 1943, 41, 8, 354—357.
13. Светлов П. Г. Онтогенез полового дифференциала чувствительности у *Drosophila melanogaster*. Докл. АН СССР, 1943, 41, 9, 410—412.
14. Светлов П. Г., Чекановская О. В. О половых различиях в чувствительности к вредным факторам имагинальных дисков личинок *Drosophila melanogaster*. Докл. АН СССР, 1945, 46, 7, 321—325.
15. Светлов П. Г. Чувствительность кишечного эпителия у самцов и самок *Drosophila melanogaster* к повреждающему действию молочной кислоты. Докл. АН СССР, 1945, 48, 5, 377—379.
16. Светлов П. Г., Светлова М. Г. Половые различия в стойкости к действию повреждающих агентов у двудомных растений. Докл. АН СССР, 1950, 70, 4, 741—744.
17. Светлов П. Г., Светлова М. Г. Происхождение половых различий повреждаемости в онтогенезе двудомных цветковых растений. Докл. АН СССР, 1950, 70, 5, 925—928.
18. Наугольных В. Н. О стойкости листьев двудомных растений к ядовитым веществам. Докл. АН СССР, 1947, 57, 4, 403—406.
19. Леви В. Л. К вопросу о различной повреждаемости тканей самцов и самок. Опыты с белыми мышами. Докл. АН СССР, 1949, 66, 4, 749—751.
20. Светлов П. Г., Иванова М. В. Половые различия в выносливости к повреждающим воздействиям у *Cyclopoidea*. Докл. АН СССР, 1949, 68, 6, 1143—1146.
21. Леви В. Л. К вопросу о различной повреждаемости тканей самцов и самок. Опыты с белыми крысами. Докл. АН СССР, 1951, 78, 4, 817—819.
22. Леви В. Л. Некоторые особенности действия стрихнина на изолированные ткани и целые организмы самцов и самок грызунов. Докл. АН СССР, 1951, 78, 1, 165—168.
23. Stern C. Principles of Human Genetics, San Francisco, London, Freeman, 1960.
24. Лэк Д. Численность животных и ее регуляция в природе, М., Изд. иностр. лит., 1957.
25. L a t h a m R. M. Differential Ability of Male and Female Game Birds to Withstand Starvation and Climatic Extremes. J. Wildlife Manag., 1947, 11, 139—149.
26. C h r i s t i a n J. J. Phenomena Associated with Population Density. Proc. N. A. USA, 1961, 47, 4, 428—449.
27. Кэйн А. Вид и его эволюция, М., Изд. иностр. лит., 1958.
28. Завадовский И. М. Пол животных и его преобразования, М.—Л., 1923.
29. Милованов В. К. Биология воспроизведения и искусственное осеменение животных, М., 1962.

Поступила в редакцию  
12 ноября 1964 г.