

ПОЛОВОЙ ДИМОРФИЗМ

В. А. ГЕОДАКЯН

Институт биологии развития им. П. К. Колыцова АН СССР, Москва

Аннотация — Рассмотрение мужского пола как эволюционного «авангарда» популяции и полового диморфизма как эволюционной «дистанции» между полами позволяет объяснить с единых позиций многие непонятные явления, предсказать и вскрыть ранее неизвестные закономерности, связывающие половой диморфизм по признаку с другими явлениями: эволюцией этого признака; возрастной динамикой признака; доминированием признака; гетерозисом, полигамией и др. Дальнейшее обобщение с системных позиций позволяет рассматривать эти связи, биогенетический закон Геккеля, а также связи между филогенезом, мутированием, доминированием и гетерозисом как частные проявления более общей закономерности, устанавливающей взаимосвязи между эволюционными явлениями, такими как филогенез, онтогенез и др.

Անոտացիա — Արական սեռը որպես արագույնացիայի ժափանդարդի և սեռական դիմորֆիզմը որպես սեռերի մեջ էվոլյուցիոն «դիստանցիայի» տեսանկյունից դիտելը թույլ էն տալիս բացատրելու շատ անհասկանալի երևույթներ, կանխագուշակել և բացատրել դեռևս անհայտ օրինաչափություններ, որոնք հասկանալորեն կապում են սեռական դիմորֆիզմը այլ երևույթների հետ՝ տվյալ հատկանիշի էվոլյուցիան, հատկանիշի աստիճային դինամիկան, դոմինանտությունը, հետերոզիսը, պոլիգամիան և այլն: Միտամայիկ մատեցումը թույլ է տալիս այդ կապերը, չէկելի կենսաբանական օրենքը, ինչպես նաև ֆրոնդենզի, ժուտացիաների, հետերոզիսի և դոմինանտության միջև կապերը դիտել որպես ավելի բնօրինակ օրինաչափությունների մասնավոր արտահայտություն: Այդ բնօրինակ օրինաչափությունները փոխադարձ կապեր են ստեղծում այնպիսի էվոլյուցիոն երևույթների միջև, ինչպիսիք են ֆրոնդենզը, ժուտոցումը, սեռական դիմորֆիզմը, հետերոզիսը և այլն:

Abstract — Consideration of males as an evolutionary "vanguard" of population and of sexual dimorphism as an evolutionary "distance" between sexes allows explanation from a single standpoint of many unclear phenomena, prediction and discovery of earlier unknown regularities relating sexual dimorphism for a character with the following phenomena: evolution of the character ("phylogenetic rule of sexual dimorphism"); age dynamics of the character ("ontogenetic rule of sexual dimorphism"); dominance of the character in reciprocal hybrids ("paternal effect"); heterosis, polygamy; etc.

Further generalization from a systemic standpoint permits interpretation of the above relationships, Haeckel's biogenetic law, as well as relations between phylogenesis, mutability, dominance and heterosis as partial manifestations of a more general regularity establishing interrelationships between all the evolutionary phenomena, such as phylogenesis, ontogenesis, sexual dimorphism, mutability, dominance, heterosis and reciprocal effects ("generalized rule of correspondence").

Одна из основных задач теории—вскрытие существующих связей между явлениями и установление закономерностей. В настоящей статье обсуждаются закономерности, связывающие явление полового диморфизма с другими явлениями и филогенезе и онтогенезе.

Во многих группах животных и растений существует четко выраженный половой диморфизм. В некоторых случаях половой диморфизм проявляется в развитии таких признаков, которые явно вредны для обладателей, снижают их жизнеспособность. Таковы, например, украшения и яркая окраска самцов у многих птиц, длинные хвостовые перья самца райской птицы, птицы-лиры, мешающие полету. Громкие крики и пение, резкие запахи самцов или самок также могут привлечь внимание хищников и ставят их в опасное положение. Развитие таких признаков кажется необъяснимым с позиций естественного отбора. Для их объяснения в 1871 г. Дарвином была предложена теория полового отбора [20]. Она вызывала споры еще во времена Дарвина. Неоднократно высказывалось мнение, что это самое слабое место дарвиновского учения [29]. В последнее время проблема полового отбора и полового диморфизма снова привлекает внимание исследователей. При этом одни авторы считают, что «никаких особых теоретических проблем, касающихся полового отбора, не существует» [19], другие, наоборот, приводят много фактов, не находящих трактовки в рамках существующих теорий [24].

Теория полового отбора имеет ряд слабых мест.

1. Половой диморфизм наблюдается часто по таким признакам, которые очень трудно связать с половым отбором <например, форма листьев, степень облиствления и характер ветвления у растений>. А по теории полового отбора половой диморфизм должен способствовать или борьбе за самку, или выбору со стороны самки. 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, т. е. непонятно, почему эти признаки передаются только мужскому потомству?

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

4. Другим камнем преткновения в теории полового отбора является зависимость полового диморфизма от структуры размножения популяции <моногамия, полигамия, полимексия>. В проявлении этой свя-

824

зи 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 весом тела. Удовлетворительного объяснения нет [24].

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 представляются неубедительными. Ведь у каждого вида эволюционно устанавливаются оптимальные сроки размножения, отклонения от которых как в сторону более раннего начала, так и более позднего невыгодны и отменяются стабилизирующим естественным отбором.

6. Еще одна трактовка возникновения полового диморфизма — экологическая дифференциация полов, главным образом в отношении питания, например, дифференциация по размерам потребляемой пищи. В любой ситуации раньше всего истощается «ниша», размеры которой типичны для данного вида, поэтому особи, потребляющие более мелкие или более крупные объекты, получают преимущества. И если изначально существует различие полов по размерам, то экологическая пищевая дифференциация будет способствовать его увеличению. Иногда половой диморфизм этого типа касается только органов питания (например, размеров клюва у дятлов). Такая трактовка также неудовлетворительна. Во-первых, этот процесс, в лучшем случае, может объяснить увеличение или поддержание полового диморфизма, но не возникновение его. Во-вторых, 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.

Число примеров, не укладывающихся в существующие теории, при желании можно увеличить. Но в этом, видимо, нет необходимости, так как и сказанного вполне достаточно, чтобы прийти к следующему выводу: половой диморфизм — явление общепологическое, широко распространенное среди раздельнополых форм животных и растений и наблюдается по обширному кругу признаков, поэтому и теория, претендующая на его трактовку, должна быть общепологической 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, выясняющих закономерности: что такое половой диморфизм? Каков эволюционный смысл его? Что он дает? О чем он говорит? Связан ли с другими явлениями? Как? Ответы на эти вопросы дает предложенная нами теория, трактующая дифференциацию полов как специализацию по двум главным эволюционным потокам информации: генетическо-

му—от поколения к поколению и экологическому—от среды [9]. Суть новой теории в следующем [7, 13, 14].

Более широкая норма реакции женского пола, повышая его пластичность в онтогенезе <адаптивность>, позволяет покинуть зоны элиминации и дискомфорта в экологической нише и сосредоточиться в зоне комфорта вокруг нормы популяции. Это сужает фенотипическую дисперсию и снижает смертность особей женского пола, в результате чего лучше сохраняется генотипическое распределение, передаваемое следующему поколению. Наоборот, узкая норма реакции мужского пола делает его менее пластичным в онтогенезе, не позволяет покинуть «опасные» зоны и подвергает большей элиминации <естественный отбор> и репродуктивной дискриминации <половой отбор>, в результате чего в панмиктной или полигамной популяции потомство удаётся оставить только малой доле самцов [10]. Например, было показано, что уларозофил не участвуют в спаривании более 20% самцов и только 4% самок [31]. У морских слонов более двух третей самцов не осуществляют ни одного спаривания за сезон [40]. А по другим данным, 85% самок морских слонов были оплодотворены всего 4% самцов [41]. Сходные результаты были получены для домовых мышей [37, 39, 42], для пустынных тетеревов, у которых свыше 75% всех спариваний осуществляли менее одной десятой всех самцов [50], и т. д. Следовательно, генетическая информация, переданная женским полом, более репрезентативна, лучше отражает распределение генотипов в предшествующих поколениях, а переданная мужским полом—более селективна, лучше отражает требования среды. Если допустить наличие барьеров между мужским и женским полом, препятствующих полному смещению генетической информации в каждом поколении <об этом говорит существование полового диморфизма>, то можно прийти к выводу, что эволюционные преобразования должны затрагивать в первую очередь мужской пол. Отсюда, учитывая известную необратимость эволюции <закон Долло>, можно рассматривать мужской пол как эволюционный «авангард» популяции, а половой диморфизм по признаку—как «дистанцию» между полами, а следовательно, как вектор, показывающий направление эволюции этого признака. Вектор этот направлен от популяционной нормы женского пола по данному признаку к норме мужского <«филогенетическое правило полового диморфизма»>. 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 опробованного <совершенство>.

В процессе эволюции признака можно выделить три фазы. Первая—когда стабильный до того признак, по которому нет полового диморфизма, начинает меняться. Поскольку в первую очередь изменяется мужской пол, то некоторое время женский пол будет оставаться на месте, а мужской—двигаться. По признаку возникает половой диморфизм,

и он растет. Это поляризационная фаза <образно выражаясь, в этой фазе мужской пол ведет «авангардные бои» за новые эволюционные позиции>. Вторая фаза—стационарная: изменяется как мужской пол, так и женский. Половой диморфизм постоянен <мужской пол ведет «авангардные бои», женский—«арьергардные»>. Третья фаза—релаксационная: признак у мужского пола достигает нового стабильного значения, а у женского подтягивается <«арьергардные бои», сдача старых позиций>. Это значит, что половой диморфизм должен быть тесно связан с эволюцией признака: он должен отсутствовать или быть минимальным для стабильных, неэволюционирующих признаков и максимальным для признаков «на эволюционном марше», должен быть четко выражен по филогенетически молодым <эволюционирующим> признакам. Далее, половой диморфизм должен быть связан с репродуктивной структурой популяции: у строгих моногамов он должен быть минимальным, поскольку моногамы используют специализацию полов только на уровне организма, но не популяции, а у полигамных видов и полигамов, полнее использующих преимущества дифференциации, он должен возрастать с ростом степени полигамии. Половой диморфизм <как и две другие основные характеристики раздельнополой популяции—дисперсия и соотношение полов [8, 11]>, рассматривается не как константа, свойственная данному виду <как считалось раньше>, а как переменная и регулируемая величина, тесно связанная с условиями среды и определяющая, в свою очередь, эволюционную пластичность признака. Поскольку в изменчивой <экстремальной> среде требуется большая пластичность, чем в стабильной <оптимальной>, то и половой диморфизм в стабильной среде должен 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, б) механизм отрицательной обратной связи, следящий за отклонениями от оптимума и поддерживающий этот оптимум.

Для реализации отрицательной обратной связи, регулирующей половой диморфизм, потомство родителей, имеющих максимальный половой диморфизм <♀ min × ♂ max>, должно иметь половой диморфизм минимальный <♀ ♀ max, ♂ ♂ min>, и наоборот, потомство родителей, имеющих половой диморфизм минимальный <♀ ♀ min × ♂ ♂ max>, должно иметь половой диморфизм максимальный <♀ ♀ min, ♂ ♂ max>. Для этого количественные признаки сыновья должны наследовать больше от матерей, а дочери—от отцов (рис. 1). 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. Большие корреляции мать—сын, отец—дочь по сравнению с мать—дочь, отец—сын по количественным признакам описывались неоднократно [32, 34, 45], и соответствующая гипотеза обсуждалась [33]. Но однозначного ответа пока нет.

Все признаки организмов по степени различия между полами можно разделить на три группы. Первая—признаки, по которым нет никакой разницы между мужским и женским полом. Их распределение в популяции у того и другого пола совершенно одинаково. К ним относятся качественные признаки видового и выше рангов <число органов,



Рис. 1. Гипотетические кривые распределения количественного признака X у женского и мужского пола. По оси абсцисс—значение признака X, по оси ординат—вероятности <частоты> особей с данным значением признака X. Потомство родителей, имеющих максимальный половой диморфизм <♀ min—♂ max> должно иметь минимальный половой диморфизм <♀ max—♂ min>, а потомство родителей, имеющих минимальный половой диморфизм <♀ max—♂ min> должно иметь максимальный

план и принципиальное строение тела и многие другие>. Половой диморфизм по этим признакам 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 дождевых и морских червей 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». Другой пример,—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. Третий пример—анэнцефалия, тоже в два раза чаще встречается у девочек [36]. В специальном исследовании, посвященном врожденным порокам сердца и магистральных сосудов [17], было показано, что аномалии развития, чаще встречающиеся у женских особей, включают больше «атавистических» элементов, характерных для сердца эмбриона и филогенетических предшественников человека <открытое овальное отверстие в межпредсердной

перегородке, ботталов проток», в то время как пороки, чаще поражающие мужские особи, включают большие «футуристические» элементы <стенозы, коарктации, транспозиции крупных сосудов>. Таким образом, по группе видовых признаков предсказанную теорией тенденцию полового диморфизма удастся проследить в частоте и характере патологии у мужского и женского пола.

Вторая группа — признаки, которые встречаются у мужского и женского пола данной популяции с разной частотой и разной степенью выраженности. Это количественные, модификационные характеристики популяционного и ниже рангов: рост, вес, размеры и пропорции, многие морфофизиологические и этолого-психологические признаки. Половой диморфизм по ним носит не абсолютный, организменный характер, а популяционный — разность средних значений. Новая теория рассматривает популяционный половой диморфизм как «компас» эволюции признака. Если данный вид эволюционно укрупнялся, у него должны быть крупнее самцы, если мельчал, то, наоборот, — самки. В эволюции размеров в разных ветвях животного мира имела место противоположная тенденция. У позвоночных чаще происходило укрупнение, а у насекомых — уменьшение размеров. Поэтому, если сопоставить половой диморфизм по размерам, то среди крупных позвоночных действительно чаще крупнее самцы, а у мелких насекомых, наоборот, — самки. Те же доводы применимы и к отдельным видам или популяциям. Например, предки собак <волк, лисица, шакал>, видимо, имели средние размеры по сравнению с крупными <дог, сен-бернар> и мелкими <той-терьеры> собаками. Первые несут до 70 кг, вторые — 400 г. Теория предсказывает более крупные размеры самцов у крупных пород и самок — у мелких. К сожалению, у нас нет данных по мелким породам. Но такие данные по приматам [35] полностью подтверждают предсказанные теорией зависимости полового диморфизма от размеров и полигамии (рис. 2).

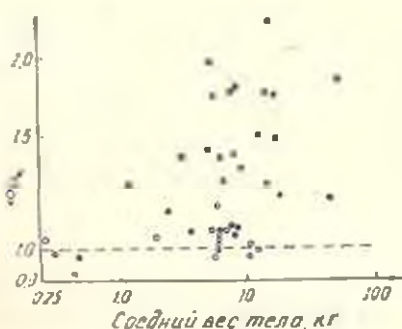


Рис. 2. Зависимость полового диморфизма у приматов от размеров тела [35]. Светлые кружки — моногамные виды, темные — полигамные.

На том же основании при любой дивергенции или дисруптивном отборе, дивергенция мужского пола должна опережать дивергенцию женского пола. Поэтому появление бимодальных самцов при мономодальных самках [2] говорит о начавшемся дисруптивном отборе. По

этой же причине экологические правила Бергмана и Аллена четче должны выполняться для мужского пола [15].

Интересная адаптация к жаркому климату пустынь выработалась у рябков — транспортировка воды для птенцов в смоченных перьях. Видоизменившиеся брюшные перья позволяют им вобрать в себя в 3—4 раза больше воды, чем оперение самок.

Филогенетическое правило полового диморфизма легко можно проверить на видах, эволюция которых хорошо известна <слоны, лошадь, верблюд>. Например, известно, что у слонов имели место укрупнение размеров, развитие хобота, оригинальная специализация зубной системы, образование бивней, переход от бугорчатых зубов к складчатым и т. д. Значит можно предсказать наличие полового диморфизма по всем этим признакам. И оно во многом подтверждается. 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.

Третья группа — признаки, присущие только одному полу. Это первичные и вторичные половые признаки: половые органы, молочные железы, борода у человека, грива у льва, а также многие хозяйственно-ценные признаки <продукция яиц, молока, икры и т. д.>. Половой диморфизм по ним имеет абсолютный, организменный характер. Поскольку в фенотипе одного пола эти признаки отсутствуют, о генотипическом половом диморфизме по ним можно судить по реципрокным эффектам. Исходя из авангардной роли мужского пола, теория предсказывает существование реципрокного «отцовского эффекта» <доминирование отца> по всем эволюционирующим <новым> признакам. Реципрокный эффект позволяет отличить эволюционирующий признак от стабильного: если он отцовский — признак эволюционирует, если он отсутствует или материнский — признак стабильный. Но он ничего не говорит о направлении эволюции признака. О направлении можно судить по генотипическому половому диморфизму и гетерозису.

У человека к «новым», эволюционно молодым признакам, видимо, можно отнести все социальные, психологические признаки, связанные с корой больших полушарий мозга и их функциональной асимметрией <в первую очередь, речь, абстрактное мышление, пространственное воображение, юмор и другие творческие способности>. У сельскохозяйственных животных и растений таковыми, очевидно, являются все хозяйственно-ценные признаки, которые человек искусственно отбирает в нужном для себя направлении. Следовательно, по всем хозяйственно-полезным признакам должен существовать реципрокный «отцовский эффект» — доминирование признака отцовской породы или линии над материнской.

Предсказание теории полностью подтверждается. «Отцовский эффект» наблюдается у кур по таким хозяйственно-ценным признакам

как отсутствие инстинкта насиживания [44, 46, 47], яйценоскость, [21, 22, 49], скороспелость [47] и живой вес [21].

Большее влияние отца на яйценоскость дочерей пытались объяснить тем, что у кур гетерогаметным полом является самка, а гомогаметным — самец, поэтому единственную свою X-хромосому курица получает только от отца [44]. Придерживаясь такой логики, следует ожидать, что у млекопитающих все должно быть наоборот; поскольку у них гетерогаметны самцы и единственную свою X-хромосому сын получает от матери, то должен наблюдаться материнский эффект, а не отцовский, независимо от того, наследуется «старый» или «новый» признак. По нашей теории, независимо от гаметности полов, во всех случаях по эволюционирующим <селекционным> признакам должен наблюдаться «отцовский эффект».

Асланян [3] и Александров [1] изучали наследование числа позвонков и некоторых характеристик пищеварительной системы у двух контрастных пород свиней — шведский ландрас и крупная белая и их реципрокных гибридов. Шведский ландрас — порода мясо-беконного направления. За полвека селекции туловище свиней этой породы удлинилось на 14 см. Среднее число позвонков у них увеличилось на 1, 2 позвонка. Одновременно повысилась эффективность использования корма, главным образом за счет удлинения тонкого кишечника. Крупная белая — порода универсального мясо-сального направления. У реципрокных гибридов «отцовский эффект» был обнаружен по всем селекционным признакам: числу позвонков <отбор на длинное туловище>, длине тонкого кишечника <отбор на лучшую оплату корма> и динамике роста <отбор на скороспелость>.

У крупного рогатого скота «отцовский эффект» наблюдается по удою молока и продуктивности молочного жира [22].

Интересно отметить, что по размеру яиц у кур, весу новорожденных поросят и проценту жира в молоке у коров отмечается слабый материнский эффект, хотя эти признаки являются хозяйственно-ценными и отбирались человеком в процессе domestikации и окультуривания. Но если мы сравним число и размеры яиц у кур, процент жира и удои у коров и их диких предков, то увидим, что в результате окультуривания сильно увеличилось в первую очередь число яиц и количество молока, а не размеры яиц и жирность молока.

Наличие «отцовского эффекта» у млекопитающих позволяет считать существующую трактовку этого явления у кур (как следствие гетерогаметной конституции самок), по крайней мере, недостаточной. Она может объяснить хромосомный механизм явления у птиц, но к млекопитающим уже не применима. Явление гораздо шире, оно связано не с феноменом гетерогаметности, а с феноменом пола и тесно связано с эволюционными преобразованиями популяций. Мужской пол, будучи эволюционным «авангардом» популяции, по новым, приобретаемым признакам генотипически более продвинут, чем женский, т. е. генотипически петухи более «яйценоски», чем куры, а быки более «удойны», чем коровы той же породы!

Таким образом, предложенная нами трактовка полового диморфизма как филогенетической «дистанции» между полами, как эволюционных «последних новостей», уже попавших к мужскому полу, но еще не дошедших до женского, применима ко всем признакам животных и растений, по которым наблюдается половой диморфизм. Только по видовым признакам закономерность проявляется в области патологии, по популяционным — в норме, а по половым — в виде реципрокного «отцовского эффекта».

Совместное применение филогенетического правила полового диморфизма и биогенетического закона Геккеля позволяет вскрыть еще одну, ранее неизвестную закономерность: связь полового диморфизма по признаку с онтогенетической динамикой этого признака. Если по какому-либо признаку существует популяционный диморфизм, то в онтогенезе этот признак будет меняться, как правило, от женской формы к мужской. Иными словами, женские формы признаков с возрастом должны, как правило, ослабевать, а мужские — усиливаться <«онтогенетическое правило полового диморфизма»>. Десятка два антропологических признаков, по которым удалось найти данные как по половому диморфизму, так и по онтогенетической динамике, полностью подтверждают предсказанную теорией закономерность [16]. Эти признаки: относительная длина ног, предплечья, пальцев [30], головной индекс, зубная дуга [18, 27], эпикантус, горбинка носа [27], концентрация эритроцитов в крови [30], частота пульса [5], асимметрия мозга [28], норма [10] и время [4] реакции, обоняние, ощущение горького вкуса феинилтиомочевины [30] и др. [6].

Интересно было бы также сравнить возрастное распределение болезней, поражающих с разной частотой женщин и мужчин. Можно ожидать, что среди первых <женских> должно быть больше болезней, характерных для ювенильного <детского и молодого> возраста, а среди вторых <мужских>, наоборот, дефинитивного <зрелого> возраста.

Филогенетическое правило полового диморфизма позволяет предсказать связь между половым диморфизмом и явлением гетерозиса. Рассматривая гетерозис как сумму 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 [43].

Разные авторы обращали внимание и на другие связи: между гетерозисом и доминированием; гетерозисом и филогенезом [23]; филогенезом, онтогенезом, мутированием и доминированием [25, 26] и др.

Дальнейшее обобщение с системных позиций позволяет рассматривать эти связи, закон Геккеля и вскрытые нами связи полового диморфизма как отдельные стороны более общей закономерности, устанавливающей зависимости между такими эволюционными явлениями, как филогенез, онтогенез, половой диморфизм, мутирование, доминирование, гетерозис и реципрокные эффекты [16]. Поскольку в основе пе-

речисленных частных явлений лежит фундаментальный феномен эволюции во времени, то в каждом из них можно выделить две формы признака, связанные с вектором времени: прошлую и будущую. В филогенезе это атавистическая и футуристическая форма, в онтогенезе — ювенильная и дефинитивная, в половом диморфизме — женская и мужская, в доминировании — рецессивная и доминантная, в мутировании — ретроспективная и перспективная, в гетерозисе — родительская и гибридная, в реципрокных различиях — материнский и отцовский эффект. Тогда можно сформулировать «обобщенное правило соответствия»: «Если имеется система взаимосвязанных явлений, в которых можно выделить ориентированные во времени, прошлую и будущую формы, то существует определенное соответствие <более тесная связь> между всеми прошлыми формами, с одной стороны, и между будущими — с другой». Интересно отметить, что все перечисленные явления могут служить «компасом», показывающим направление эволюции признака [12, 23, 25, 26].

В методологическом плане системный подход позволяет заранее знать число возможных закономерностей $\langle N_r \rangle$, связывающих данное число явлений $\langle n \rangle$ между собой:
$$N_n = \frac{n(n-1)}{2}.$$

ЛИТЕРАТУРА

1. Александров Б. В. Генетика, 2, 7, 52—60, 1966.
2. Алтухов Ю. П., Варниевская И. В. Генетика, 19, 5, 796—807, 1983.
3. Асаниян М. М. Научн. докл. высшей школы, 4, 179—184, 1962.
4. Байк Е. И. Время реакции человека, М., 1964.
5. Большая медицинская энциклопедия, 27, 515, 1962.
6. Большая медицинская энциклопедия, 8, 184, 1978.
7. Геодакян В. А. Проблемы передачи информации, 1, 1, 105—112.
8. Геодакян В. А. Проблемы кибернетики, 13, 187—194, 1965.
9. Геодакян В. А. Проблемы кибернетики, 25, 81—91, 1972.
10. Геодакян В. А. Журн. общей биологии, 35, 3, 376—385, 1971.
11. Геодакян В. А. Журн. общей биологии, 39, 5, 743—753, 1978.
12. Геодакян В. А. Журн. общей биологии, 42, 5, 657—668, 1981.
13. Геодакян В. А. Математические методы в биологии. 1, 81—106, Киев, 1977.
14. Геодакян В. А. Математические методы в биологии. 2, 46—60, Киев, 1983.
15. Геодакян В. А. Мат-лы 3-го съезда Всесоюз. терминолог. общ-ва, 172, М., 1982.
16. Геодакян В. А. Докл. АН СССР, 269, 2, 477—481, 1983.
17. Геодакян В. А., Шерняк А. Л. Журн. общей биологии, 32, 4, 117—124, 1971.
18. Гинзбург В. В. Элементы антропологии для медиков, Л., 1963.
19. Грант В. Эволюция организмов, М., 1980.
20. Дарвин Ч. Происхождение человека и половой отбор. Соч., 5, М.—Л., 1953.
21. Добрушина А. Я. Тр. Ин-та генетики АН СССР, 4, 307—320, 1958.
22. Дубинин Н. П., Глембоцкий Я. Л. Генетика популяций и селекция, М., 1967.
23. Малиновский А. А. Природа, 2, 79—83, 1970.
24. Меднирд Смиг Дж. Эволюция полового размножения, М., 1981.
25. Ратъкин А. В., Андреев В. С., Аркатов В. В. Генетика, 14, 9, 1534, 1977.
26. Ратъкин А. В., Андреев В. С., Запромзтов М. Н., Евдокимова Л. И. Журн. общей биологии, 41, 5, 685, 1980.
27. Росинский Я. Я., Левин М. Г. Антропология, М., 1963.
28. Спрингер С., Дейч Г. Левый мозг, правый мозг, М., 1983.
29. Уоллес А. Дарвинизм, М., 1911.

30. Харрисон Дж., Уайнер Дж., Таннер Дж., Барникот Н. Биология человека, М., 1967.
31. Bateman A. J. Heredity, 2, 349—368, 1948.
32. Beilhard R. G. Proc. Aust. Soc. Anim. Prod., 3, 139, 1961.
33. Beilhard R. G. J. Genet., 58, 441—449, 1963.
34. Brumby P. J. Heredity, 14, 1, 1960.
35. Clutton-Brock T. H., Harvey P. H. J. Zool., 183, 1—39, 1977.
36. Congenital malformations, Geneva: World Health Organization, 128, 1965.
37. De Fries J. C., Mc Clearn G. E. Amer. Naturalist, 104, 408—411, 1970.
38. Gluksmann A. Sexual Dimorphism in Human and Mammalian Biology and Pathology, Acad. Press, London, 1981.
39. Hoin J. M. Behavior Genetics, 4, 373—381, 1974.
40. Le Boeuf B. J. American Zoologist, 11, 163—176, 1974.
41. Le Boeuf B. J., Peterson R. S. Science, 163, 91—93, 1969.
42. Levine L. American Naturalist, 92, 21—26, 1958.
43. Levine L., Gentry G. R. American Naturalist, 101, 189—191, 1957.
44. Morley F. N., Smith J. A. Agric. Gaz., N. S. Wales, 65, 1, 17, 1951.
45. Pohnish O. F., Stanley E. B., Bogart R., Rubisch C. B. J. Animal Sci., 20, 454, 1961.
46. Roberts E., Card L. Proc. 5-th Worlds Poultry Congr., 2, 353, 1933.
47. Saki L., Kondo K. Japan J. Breed., 6, 1, 65, 1956.
48. Warren D. Genetics, 19, 600, 1934.
49. Warren D. Kansas Agric. Exptl. Sta. Techn. Bull., 52, 1912.
50. Wiley R. H. Animal Behaviour Monographs, 6, 85—169, 1973.

Поступило 11.XI 1984 г

Биолог. ж. Армения, т. 39, № 10, с. 834—847, 1986.

ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ КЛЕТОЧНОЙ БИОТЕХНОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

О. С. МЕЛНИК-САРКИСОВ

Всероссийский научно-исследовательский институт прикладной
молекулярной биологии и генетики, Москва

Аннотация. Методы культуры клеток, тканей и органов растений используются в практической селекции и растениеводстве как эффективное средство по расширению генетического разнообразия культур, получению гаплоидов, отбору форм, устойчивых к экстремальным температурам, насекомым, патогенам и т. д. Эти методы могут значительно сократить продолжительность селекционного процесса, ускорить размножение, а доступность методов культуры тканей позволяет применить их уже сейчас в сельскохозяйственном производстве.

Անոտացիա. Կարգավիճակ սկզբնական բույսերի բջջային, հյուսվածքային և օրգանների կուլտուրաները պատրաստվում են որպես արդյունավետ միջոց բույսերի գենետիկական բազմազանության մեծացնելու, հազարյակներ ստանալու, էկստրեմալ պայմաններին, միջատներին, հիվանդություններին, ֆիտոպատոգեններին կայուն անսպասելիորեն հակադրվելու և այլ նպատակներով: Այդ մեթոդները կարող են զգալիորեն կրճատել սկզբնական որոնչելի տեղափոխումներ, արագացնել բույսերի բազմացումը, հյուսվածքների կուլտուրայի մեթոդների մատչելիությունը հնարավորություն է տալիս կիրառել այն արդեն գյուղատնտեսության պրակտիկայում մեղ:

Abstract. The analysis of progress and prospects for the use of plant cells, tissues and organs in the works on the development of new valuable