

ОТ РЕДАКЦИИ

Эволюционная теория пола была создана В.А. Геодакяном свыше 40 лет тому назад. Еще в 70-80 годах он неоднократно выступал на семинарах академика О.С.Адрианова в московском Институте мозга. Из идеи дихронной эволюции полов, было предсказано, что при дивергентной (в многомерных, оптимальных экологических нишах тропиков и в 100% селекции) и конвергентной эволюции (в одномерных, экстримальных нишах за полярным кругом, в пустынях) должны возникать два эволюционных эффекта: отцовский и материнский. В публикуемой статье было показано, что действительно мужские гены управляют развитием всех новых признаков, в том числе и сугубо женских у дочерей, таких как инстинкт насиживания, скороспелость, яйценоскость, а женские гены – старыми (размер яиц) у кур; удой и жир в молоке коров; число позвонков, скороспелость и оплату корма у свиней (последние против попыток объяснить отцовский эффект гетерогамией птиц, WZ). Вскрытые родительские эффекты, не что иное, как открытое в 1984-1986 годах группами Сурани (англ.) и МакГрата (амер.), показавших на мышах, что развитием плаценты тоже управляют отцовские гены эмбриона.

Оно получило в середине 90-х годов название “геномный импринтинг”, но до сих пор ни сами авторы, ни другие генетики никак не могут объяснить.

Из этой статьи ясно, что суть, эволюционная логика явления известна давно, здесь никакой загадки нет, так как она вместе с разгадкой, была предсказана в 60-ых годах и открыта в 1979. Остаются только загадки механизмов, которые, зная логику, легче будет открыть.

Идеология дихронизм + дивергентная-конвергентная эволюция + многомерная-мономерная среда, помимо реципрокных эффектов, гетерозиса (гибридной силы), геномного импринтинга и других эпигенетических явлений позволяет объяснить с единой позиции и такие явления: как два мужских пола у лососей, дивергенцию речной рыбы Осман вегетарианца - в озёрные формы илоеда и хищника, с удлинением и укорочением тонкого кишечника с 8 до 12 и 5 м. на Памире; у пауков, пчел, муравьев (?), т.е. появление второй среды приводит к появлению второго экологического мужского пола. Значит геномный импринтинг – частный случай более общего явления асимметрии родительских геномов, возможных, как в форме присутствия-отсутствия генов, так и их экспрессии-репрессии.

В свое время П.В. Симонов писал: “Вся совокупность полученных в настоящее время данных позволяет утверждать, что «закон В.А. Геодакяна» о формировании в процессе эволюции новых функций первоначально в левом полушарии с последующим их перемещением в правое, справедлив не только для филогенеза, но и для процесса индивидуального обучения.

Именно учет специфики информационных (когнитивных) функций, осуществляемых левым и правым, фронтальным неокортексом, позволяет ответить на вопрос о латерализации положительных и отрицательных эмоций, о той роли, которую эти мозговые структуры играют в генезе эмоциональных состояний (2001)”.

Поэтому мы сочли целесообразным, с разрешения автора, напечатать его ранее опубликованную работу 1979 года.

В.Ф. Фокин

Доклады Академии наук СССР, 1979. Том 248, № 1, с. 230-234.

УДК575.183

ГЕНЕТИКА

В.А. ГЕОДАКЯН
О СУЩЕСТВОВАНИИ "ОТЦОВСКОГО ЭФФЕКТА"
ПРИ НАСЛЕДОВАНИИ ЭВОЛЮЦИОНИРУЮЩИХ
ПРИЗНАКОВ

(Представлено академиком Д.К. Беляевым 5 III 1979)

EXISTENCE OF THE "PATERNAL EFFECT" IN THE INHERITANCE OF EVOLVING CHARACTERS
Geodakian V.A.

Раздельнополое размножение включает два фундаментальных явления: скрещивание (слияние генетической информации двух родителей) и дифференциацию полов (разделение на мужской и женской пол). Классическая генетика рассматривает, фактически, только результаты скрещивания на уровне особи, но не рассматривает результатов дифференциации, которые появляются в основном на популяционном уровне как следствие специализации полов. Поэтому явления, связанные с дифференциацией, с типом размножения (гермафродитизм, раздельнополость), со схемой скрещивания или структурой популяции (моно- или полигамия, панмиксия и др.), не находят своей трактовки в рамках классической генетики. Представляется, что некоторые положения классической генетики нуждаются в этом смысле в существенном дополнении

© Геодакян, 2008

и развитии.

В 1965 г. нами была предложена новая концепция, трактующая раздельнополость как специализацию на популяционном уровне по двум главным альтернативным аспектам эволюции: сохранения и изменения (¹).

Такая интерпретация вытекала из более общей кибернетической идеи, сформулированной позже (²). Идея заключалась в том, что разделение любой адаптивной, следящей системы, эволюционирующей в изменчивой среде, на две сопряженные подсистемы, одна из которых специализирована по консервативным, а другая по оперативным тенденциям эволюции, повышает устойчивость системы в целом. Такой подход оказался весьма плодотворным и позволил в дальнейшем вскрыть некоторые новые закономерности, связывающие эволюционные характеристики популяции и среды (³⁻⁶).

Центральным положением новой теории является вывод о большей фенотипической дисперсии (разнообразии) мужского пола по сравнению с женским. Большее разнообразие приводит к тому, что первыми жертвами любых экстремальных условий среды являются мужские особи (получение экологической информации). В то же время количество потомков, которое может оставить в панмиктной или полигамной популяции мужская особь, несравненно больше того количества, которое может оставить женская особь (передача экологической информации потомству). Значит, экологическую информацию о происшедших в среде изменениях мужской пол получает и передает потомству эффективнее, лучше, чем женский пол. С другой стороны, в панмиктной популяции участие мужских особей в воспроизводстве неравномерно: одни совсем не оставляют потомства, другие оставляют много, в то время как участие женских особей более равномерно: потомство оставляют почти все, но ограниченное число. Это значит, что картину генотипического распределения в популяции репрезентативнее, полнее передает женский пол. Следовательно, генетический поток информации (от поколения к поколению) больше реализует женский пол, а экологический (от среды) – мужской.

Большая фенотипическая дисперсия мужского пола может быть, во-первых, следствием более высокого уровня мутаций у мужских особей. Во-вторых, она может быть следствием того, что женские потомки наследуют родительские признаки более аддитивно, чем мужские (⁷). Наконец, она может быть следствием более широкой наследственной нормы реакции женских особей (⁵).

Широкая норма реакции делает женский пол более адаптивным и пластичным в онтогенезе, что придает ему большую стабильность в филогенезе. Наоборот, узкая норма реакции мужского пола делает его менее пластичным в онтогенезе, подвергает его большей элиминации и вследствие этого делает мужской пол более пластичным в филогенезе. Это приводит к тому, что эволюционные преобразования затрагивают прежде мужской пол. Значит, мужской пол можно рассматривать как эволюционный "авангард" популяции, а половой диморфизм по признаку – как вектор, показывающий направление эволюции этого признака. Он направлен от нормы женского пола

в популяции по данному признаку к норме мужского. Стало быть, признаки, чаще появляющиеся у женского пола, должны иметь "атавистическую" природу, а чаще появляющиеся у мужского – "футуристическую" (поиск) ^(3, 4). Половой диморфизм, так же как и две другие основные характеристики раздельнополой популяции – дисперсия и соотношение полов, зависит от условий среды и определяет эволюционную пластичность вида. При экстремальных условиях, когда требуется высокая эволюционная пластичность популяции, половой диморфизм становится четче ⁽⁶⁾. Следовательно, в ареалах видов половой диморфизм резче должен быть выражен на границах ареала и более слабо в его центре. Гипотеза "полового диморфизма" успешно была проверена на большой группе (173 вида) низших ракообразных ⁽³⁾, а также на обширном материале (31 тыс. верифицированных диагнозов) распределения врожденных пороков сердца и крупных сосудов у мужского и женского пола ⁽⁴⁾.

Следует отметить, что до сих пор рассматривали половой диморфизм лишь как взаимное приспособление полов, который иногда имеет значение для полового отбора, но никак не связывали его с эволюцией признака, т.е. половой диморфизм не нес никакой эволюционной смысловой нагрузки. Такая трактовка не могла объяснить многие явления: например, существование полового диморфизма у растений, у которых исключается половое предпочтение и отбор, и, наоборот, отсутствие заметного полового диморфизма у животных-моногамов, у которых половой диморфизм (скажем, яркое оперение или крупные размеры), безусловно, мог бы дать некоторые преимущества в половом отборе (по крайней мере, при дефиците самок), или наличие реципрокных эффектов у гомогаметного пола и др.

Предлагаемая трактовка позволяет выявить эволюционное значение полового диморфизма. Та генетическая информация, которая в силу специализации полов на популяционном уровне уже попала в мужскую подсистему, но еще не попала в женскую, проявляется как половой диморфизм. Следовательно, половой диморфизм, прежде всего, связан со структурой популяции: у строгих моногамов он должен быть минимальным, поскольку моногамы используют специализацию полов только на уровне организма, но не используют на уровне популяции. Далее, половой диморфизм, как мы видели, тесно связан с эволюцией признака: он минимален для неизменяющихся (стабильных) признаков и максимален для появляющихся, исчезающих или меняющихся признаков. Значит, можно ожидать, что половой диморфизм должен быть четче выражен по филогенетически молодым (эволюционирующим) признакам. Стало быть, если по "старым" признакам генетический вклад отца в потомка меньше вклада матери из-за "материнского эффекта", обусловленного цитоплазматической наследственностью и утробным развитием, то по "новым" признакам вклад отца должен несколько возрастать. Это может привести к компенсации "материнского эффекта" или даже к появлению "отцовского эффекта". Иными словами, при передаче генетической информации по "новым" признакам должно существовать некоторое

доминирование отцовских признаков над материнскими. Отсюда, рассматривая явление гетерозиса как сумму эволюционных достижений, приобретенных дивергентно, можно ожидать, что вклад отца в гетерозис также должен превышать вклад матери. Появляется возможность полнее объяснить реципрокные эффекты, которые суть не что иное, как сумма "материнского" и "отцовского" эффектов. Можно объяснить и разную корреляцию потомков того и другого пола с матерью и отцом. Предсказания теории легко проверить. Для этого необходимо выбрать явно "новые" признаки и сравнить их наследуемость у реципрокных гибридов при скрещивании разных форм.

Какие признаки можно отнести к "новым", или к признакам на "эволюционном марше"? У сельскохозяйственных животных и растений таковыми, очевидно, являются все хозяйственно-ценные признаки, которые человек искусственно отбирал в нужном для себя направлении. Такими признаками у животных являются: скороспелость, продуктивность мяса, молока, яиц, шерсти и др. Следовательно, можно ожидать, что по всем хозяйственно-ценным признакам должен существовать "отцовский эффект" – некоторое доминирование признака отцовской линии или породы над материнской.

Таковы выводы, которые можно сделать из теории. Обратимся теперь к наблюдаемым фактам.

В табл. 1 приведены результаты, полученные разными авторами по наследованию "новых" признаков у кур, свиней и крупного рогатого скота.

В связи с промышленным (инкубаторным) разведением и селекцией на яйценоскость, порода белый леггорн практически полностью утратила инстинкт насиживания и приобрела большую скороспелость и яйценоскость при меньшем живом весе. У других пород инстинкт насиживания присутствует. Как видно из таблицы, по всем исследованным признакам реципрокные гибриды "расходятся" друг от друга к отцовским породам, т.е. существует четкий "отцовский эффект".

ОРИГИНАЛЬНЫЕ СТАТЬИ

Табл. 1 Наследование новых признаков реципрокными гибридами.

Признак	Исходные породы		Прямое скрещивание		Обратное скрещивание		Исходные породы		r	Авторы
	Отец-мать	Значение признака								
К у р ы										
Инстинкт насиживания, %	Л – л	~0	Л – к	37	К – л	88	К – к	~100	0.45	Roberts, Card, Morley, Smith, 1954 Saeki e.a., 1956
	Л – л	~0	Л – а	17	А – л	55	А – а	~100	0.38	
	Л – л	~0	Л – н	37	Н – л	85	Н – н	~100	0.50	
Скороспелость дочерей, дни	Л _с – л _с	—	Л – а	181	А – л	191	А _п – а _п	—		Morley, Smith, Saeki e.a., 1956 Warren, 1934
	Л _с – л _с	—	Л – н	189.5	Н – л	231.4	Н _п – н _п	—		
	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	
Яйценоскость, шт	Л – л	212	Л – р	214	Р – л	201	Р – р	172	0.32	Warren, 1942 Дубинин, 1967 Добрынина, 1958
	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	
	Л – л	167.6	Л – м	202.1	М – л	160.1	М – м	152.1	2.71	
Вес яиц, г	М – м	55.8	М – л	56.9	Л – м	57.2	Л – л	55.5	-1.0	Добрынина,
Вес в 12 мес., г	М – м	2433	М – л	2277	Л – м	2085	Л – л	1805	0.30	Добрынина,

Продолжение на следующей странице

Окончание Табл. 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		
С в и н ь и										
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
К р у п н ы й р о г а т ы й с к о т										
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—нюгемпшир, 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—голитинская, 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.

Большее влияние отца на яйценоскость дочерей пытались объяснить тем, что у кур гетерогаметным полом является самка, а гомогаметным—самец (⁹). Придерживаясь такой логики, следует ожидать, что у млекопитающих все должно быть наоборот, поскольку у них гетерогаметны самцы, т.е. должно наблюдаться большее влияние матери, чем отца, независимо от того, наследуется "старый" или "новый" признак, в то время как по нашей теории, независимо от гаметности полов, во всех случаях, по эволюционирующим (селекционным) признакам должен существовать "отцовский эффект".

Изучали наследование числа позвонков и некоторых характеристик пищеварительной системы у двух контрастных пород свиней – шведский ландрас и крупная белая (^{14, 15}). Шведский ландрас – порода мясобеконного направления. За полвека селекции этой породы заметно удлинилось туловище, и повысилась эффективность использования корма. Крупная белая – порода общего мясо-сального направления.

В табл. 1 приведены данные по наследованию количества позвонков у поросят, определенные по рентгеновским снимкам. Как видно из таблицы, 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 (по среднему весу эмбрионов, пищеварительной системы и различных ее частей, по длине толстого кишечника). "Отцовский эффект" наблюдается также и по динамике роста реципрокных гибридов. Таким образом, "отцовский эффект" обнаруживается именно по тем признакам, по которым шла селекция ландрасов: по числу позвонков (отбор на длинное туловище), по длине тонкого кишечника (отбор на лучшую оплату корма) и по динамике роста (отбор на скороспелость); следует отметить, что по весу новорожденных поросят эффект "материнский". В таблице приведены также данные по продукции молока и молочного жира у 3 пород крупного рогатого скота и их реципрокных гибридов (¹²). Как видно, у коров, так же как и у кур и свиней, по таким хозяйственно-ценным (а, следовательно, "новым") признакам, как удой и продукция молочного жира, наблюдается предсказанный теорией "отцовский эффект".

Удивительно, что признаки, проявляющиеся только у женского пола (инстинкт насиживания, скороспелость и яйценоскость у курицы или удой молока и количество молочного жира у коровы), которые, казалось бы, должны были передаваться матерью, тем не менее, передаются больше отцом.

Вскрытая закономерность проливает свет на природу непонятных до сих пор реципрокных различий, позволяет использовать вектор "отцовского эффекта" как "компас", показывающий направление эволюции признака. При этом, в отличие от полового диморфизма, "отцовский эффект" позволяет судить об эволюции всех признаков, в том числе и таких, которые проявляются только

у одного пола, включая первичные и вторичные половые признаки. Становится понятно, почему гетерозис у сельскохозяйственных животных и растений направлен всегда в сторону усиления полезных для человека признаков. Помимо теоретического значения, эта закономерность имеет и практическое, поскольку дает возможность качественно предсказывать результаты гибридизации и осуществлять правильный подбор родительских пар при скрещиваниях.

Институт биологии развития им. Н.К. Кольцова Академии наук СССР

Поступило, 19 III 1979

Литература:

1. В.А. Геодакян, Пробл. передачи информации, т. 1, № 1, 105 (1965).
2. В.А. Геодакян, Проблемы кибернетики, М., "Наука", в. 25, 81 (1972).
3. В.А. Геодакян, Н.Н. Смирнов, Проблемы эволюции, Новосибирск, "Наука", т. 1, 1968, стр. 30.
4. В.А. Геодакян, А.Л. Шерман, Журн. общей биол., т. 32, № 4, 417 (1971).
5. В.А. Геодакян, там же, т. 35, № 3, 376 (1974).
6. В.А. Геодакян, там же, т. 39, №5, 743 (1978).
7. Л. Шюлер, П.М.Бородин, Д.К.Беляев, Генетика, т. 12, 72 (1976).
8. E. Roberts, L. Card, V Worlds Poultry Congr., v. 2, 353 (1933).
9. F. Morley, J. Smith, Agric. Gaz. N.S. Wales, v. 65, 1, 17 (1954).
10. J. Saeki, K. Kondo et al, Japan J. Breed., v. 6, № 1, 65 (1956).
11. D. Warren, Genetics, v. 19, 600 (1934).
12. Н.П. Дубинин, Я.Л. Глембоцкий. Генетика популяций и селекция, М., "Наука", 1967.
13. А.Я. Добрынина, Тр. Ин-та генетики АН СССР, № 24 (1958).
14. М.М. Асланян, Научн. докл. высш. школы, № 4, 179 (1962).
15. Б.В. Александров, Генетика, т. 2, № 7, 52 (1966) .

Информация об авторе:



Геодакян Виген Артаваздович, кандидат технических наук, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

*E-mail: geodakian@rambler.ru; www.geodakian.com
8-499-137-65-76*