



## Предисловие

В современном городе человека окружают толпы незнакомцев. Это люди разного возраста, пола, социального и этнического происхождения. Мы можем ошибиться в оценке возраста незнакомого человека или этнической принадлежности, но суждения, относительно его пола оказываются, как правило, точными. Почему мы с вами способны практически безошибочно вычислить в толпе незнакомцев представителей своего или противоположного пола по набору внешних признаков биологического, психологического и культурного характера? Очевидный ответ напрашивается сам собой: пол является важнейшей индивидуальной характеристикой, определяющей основные жизненные установки и ценности.

Человек — один из видов приматов, размножающихся, как и другие млекопитающие, половым путем. Понять феномен пола и сексуального поведения человека невозможно без изучения путей эволюции полового поведения в животном мире.

Но половое размножение на Земле существовало не изначально. Простейшие организмы размножались бесполом путем. По мере эволюции животного мира на нашей планете произошел переход к половому размножению. Исследования зоологов, работающих с различными таксонами беспозвоночных и позвоночных животных, однозначно говорят о том, что половое размножение возникало на Земле неоднократно, причем настойчивость воспроизведения именно такой модели репродукции говорит о ее явных преимуществах в сравнении с бесполом размножением. Справедливости ради, следует сказать, что зоологам известны случаи, когда некоторые виды

отказываются от полового размножения и начинают размножаться партеногенетическим путем. Но, происходит это лишь в специфических условиях среды, да и сам партеногенез не ведет к исчезновению полов. А количество видов, перешедших к практике «непорочного зачатия», несоизмеримо в сравнении с количеством видов, практикующих «здоровый» секс.

Мужские и женские особи у всех видов животных различаются между собой по набору характеристик. Эти специфические характеристики (морфология, поведение, социальные взаимоотношения и пр.) тесно сопряжены с базовыми различиями интересов между полами, и эти различия лежат в основе конфликта, часто именуемого в научной литературе «битвой полов». Мы рассмотрим основные механизмы детерминации пола у разных животных, начиная от генетических влияний, факторов окружающей среды (например, температура, влажность), химических, механических воздействий и заканчивая феминизирующим влиянием симбиотических микроорганизмов на организм хозяина. У большинства организмов пол определяется полностью или частично генами, расположенными в хромосомах клеточного ядра. Все хромосомы, за исключением половых, наследуются в равной степени от обоих родителей. Однако в клетках имеется и другой генетический материал, наследование которого происходит в неравной пропорции. В частности, у большинства организмов внеядерное (цитоплазматическое) наследование происходит практически целиком от матери. Не мудрено, что в этом случае внеядерное наследование порождает конфликт между материнским генетическим материалом и отцовскими хромосомами (феномен цитоплазматической несовместимости).

В книге будет показано, почему у большинства животных соотношение полов при рождении равно 1:1, и будут детально рассмотрены причины, по которым такое соотношение нарушается в природе. Основная причина нарушенного баланса полов кроется в преимущественном наследовании цитоплазматического материала со стороны родителя женского пола. В настоящее время ученые описали небольшое число видов, для которых соотношение полов сдвинуто в пользу женского

(феномен феминизации самцов, избирательная гибель мужских зародышей или личинок в пользу повышенного выживания женских особей), и несколько видов, у которых в популяциях преобладают мужские особи. Наконец, мы проанализируем феномен «непорочного зачатия» (способность самок производить на свет потомство без оплодотворения) и возможные причины эволюции данного явления.

Будут рассмотрены базовые составляющие пола у человека, показаны специфические характеристики мужского и женского мозга и, связанные с этим, возможные различия в поведении. Биологическая составляющая пола оказывает существенное влияние на психологический статус человека, определяет его роль в будущей жизни, круг друзей и выбор занятий.

С детства каждый из нас накапливает опыт идентификации представителей своего и противоположного пола, и уже к 7-летнему возрасту какие-либо ошибки в оценке половой принадлежности окружающих практически исключаются.

В настоящее время в литературе можно встретить два различных термина, связанные с феноменом пола: собственно пол и гендер. Биологический пол — это морфофункциональная характеристика организма, включающая все его специфические репродуктивные особенности и свойства, по которым можно отличить самцов от самок. Биологический пол основан на генах, определяющих половую дифференцировку организма, половых хромосомах, гонадах (половых железах), половых гормонах, внутренних и наружных половых гениталиях. К биологическим характеристикам относят также половой диморфизм нейроанатомических структур мозга. Гормональные, нейроанатомические и морфологические половые различия оказывают влияние на психологию и поведение своих носителей. По этой причине в последние годы появилось много работ, написанных в русле эволюционной антропологии, этологии человека и эволюционной психологии, предлагающих учитывать биологические различия между полами при обсуждении разных сторон поведения человека.

Гендер — это социокультурный термин, обозначающий социальные аспекты взаимоотношений между полами. В психо-

логии и сексологии под этим термином понимают психологические и поведенческие характеристики, связанные с маскулинностью и фемининностью, и отличающие мужчин от женщин. Ш. Берн (2001) и некоторые другие исследователи применяют понятие «гендер» в более узком смысле, обозначая им «социальный пол». «Социально детерминированные роли, идентичности и сферы деятельности мужчин и женщин зависят не от биологических половых различий, а от социальной организации общества» (Кон, 2003). Они означают «нормативные предписания и ожидания, которые соответствующая культура предъявляет к «правильному» мужскому или женскому поведению, и которые служат критерием оценки маскулинности или фемининности ребенка и взрослого» (там же).

Многие психологи и социальные антропологи уверены, что эти роли, равно как и гендерная идентичность, не зависят от биологических различий между мужчинами и женщинами. «Гендерная идентичность — это базовое, фундаментальное чувство своей принадлежности к определенному полу/гендеру, осознание себя мужчиной, женщиной или существом какого-то другого, «промежуточного» или «третьего» пола» (Кон, 2003). Гендерная идентичность не дается человеку при рождении, она «вырабатывается в результате сложного взаимодействия его природных задатков и соответствующей гендерной социализации» (там же).

Гендерная идентичность может меняться в течение жизни с мужской на женскую и наоборот, а в ряде случаев индивид вообще оказывается не в состоянии сформировать мужскую или женскую идентичность на основании своего анатомического пола, и в таких случаях говорят о расстройстве гендерной идентичности.

В каждой культуре присутствуют характерные гендерные стереотипы — привычные представления о том, как должны выглядеть и вести себя мужчины и женщины, имеется регламентированная гендерная стратификация и распределение труда, гендерные различия в отношении к власти и другим социальным институтам.

Так ли уж легко с первого взгляда определить пол человека

по его внешнему виду и поведению со стопроцентной гарантией? Накопленный в науке опыт показывает, что пол — это феномен гораздо более сложный, чем представляется в повседневной жизни. Существует целый набор критериев половой принадлежности, и далеко не все они видны невооруженным глазом. В медицинской и психиатрической практике существует достаточно примеров того, как ребенок, выглядящий внешне как девочка, в ходе дальнейшего развития превращался в мужчину, а фенотипические (то есть, морфологически выраженные) женщины, с генетической точки зрения оказывались мужчинами.

Еще сложнее с определением половой принадлежности дело обстоит, когда попадаешь в другую, сильно отличную от родной, культурную среду. Человек впитывает гендерные стереотипы с детства, и тот факт, что они могут быть другими у других народов, ему часто даже в голову не приходит. Возьмем, к примеру, прическу и одежду. В традиционном представлении каждого из нас женщина носит длинные волосы, а мужчина — короткие; женщина одевается в платье, а мужчина облачен в брюки (Рис. 0.1; 0.2).

Во всех обществах мужчины в среднем сильнее женщин, кроме того, мужчины выполняют работу, требующую силы, а женщины — готовят и ухаживают за детьми. Именно так изображали мужчину и женщину русские и калмыцкие школьники в возрасте от 6 до 12 лет, с которыми мы работали в течение ряда лет, изучая гендерные стереотипы в современном российском обществе.

Однако в Шотландии мужчины носят юбки, а в арабском мире длинные просторные сорочки до пола (галабии), и это ни у кого не вызывает удивления, хотя и в этих культурах мужчины ориентированы на работу вне дома, а женщины — на домашние заботы (Рис. 0.3). Юноши и неженатые мужчины воины у масаев носят роскошные длинные волосы, заплетенные в косички и украшенные бисерными украшениями, а женщины стригутся почти наголо (Рис. 0.4). В Европе несколько столетий в моде были парики. Хотя они различались у мужчин и женщин по внешнему виду (женские были более замысловаты-

Мужчина и женщина.



УДА  
(сильный)



ТЁТЯ  
(слабая)



Рис. 0.1. Рисунки на тему «Мужчина» и «Женщина», выполненные:  
вверху — мальчиком 9 лет; внизу — мальчиком 12 лет.

ми, выглядели наряднее и часто были украшены драгоценностями и цветами), длина волос в мужских париках была такова, что их локоны свободно ниспадали на плечи и даже закрывали последние.



Рис. 0.2. Рисунки на тему «Мужчина» и «Женщина», выполненные: сверху — девочкой 9 лет; внизу — девочкой 12 лет.

Означает ли сказанное в предыдущих абзацах, что сторонники узкой трактовки понятия «гендер» правы? По-видимому, абсолютное отделение гендера от биологической составляющей пола следует считать не меньшей крайностью, чем полное



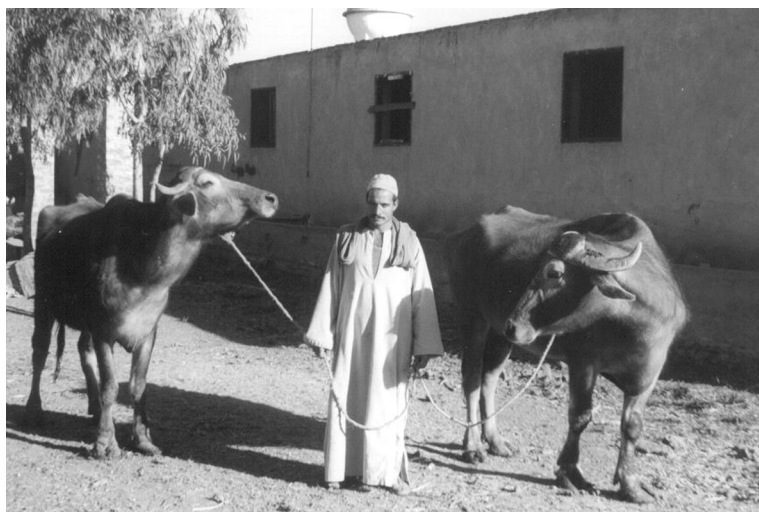


Рис. 0.3. Мужчина феллах в галабии (Египет).  
Фото Р. О. Бутовского.

игнорирование различий между полом и гендером. Эволюционные антропологи К. Хавкс, С. Хрди, Н. Шеннон, У. Айронс, Л. Кронк и этологи Р. Данбар, Ф. де Ваал, И. Айбл-Айбесфельдт, К. Граммер и эволюционные психологи Д. Бас, М. Дали, М. Вильсон и др. приводят в своих работах целую серию убедительных доказательств, что биологические составляющие пола играли существенную роль в формировании гендерных различий в процессе эволюции человека и продолжают (пусть даже в опосредованной форме) влиять на гендерные феномены в современном обществе. Эти данные достойны внимания и будут детально рассмотрены на страницах книги.

Акцент на эволюционной составляющей полового диморфизма человека и различных аспектах его репродуктивного, сексуального и социального поведения представляется мне логичным не только в силу профессиональных интересов, но и по причине того, что современные работы о поведении человека в русле эволюционного направления остаются малоизвестными российскому читателю. Однако в сфере эволюционной антропологии и эволюционной психологии учеными был достигнут

немалый прогресс (см. об этом подробнее: Бутовская, 2004). Разумеется, авторов можно обвинять в тенденциозности или биологическом редукционизме. Но любые упреки такого рода должны содержать реальную критику, основанную на опровержении эмпирических выводов, равно как и предложение конкретной теории для более убедительного альтернативного объяснения приводимых в работах эволюционного направления научных данных.



Рис. 0.4. Молодые мужчины воины масаи.  
Фото М. Л. Бутовской.

Несмотря на фундаментальные различия в подходах специалистов естественнонаучного и гуманитарного направлений к анализу феноменов пола и гендера, диалог между ними представляется возможным. Этот диалог просто необходим, если мы действительно хотим лучше понять природу человека и адекватно оценить процессы, происходящие в современном обществе. Понять причины конфликтов, сопровождающих любые политические и экономические решения, связанные с мужской и женской занятостью, ролью мужчин и женщин в политике и управлении обществом, правами и свободами сексуальных меньшинств.

# Глава 1. Зачем нужно половое размножение

## Один пол — хорошо, а два — лучше

Человека всегда интересовал вопрос: какие факторы определяют половую принадлежность индивида? Люди гадали и предлагали различные способы, чтобы запрограммировать пол будущего потомства. Аристотель был уверен, что, соблюдая некоторые правила, можно «заказать» определенный пол ребенка во время зачатия. По его мнению, если супруги хотят произвести на свет мальчика, то брачное ложе должно быть ориентировано с севера на юг. Анаксагор полагал, что существенную роль в будущей детерминации пола играет положение партнеров при коитусе: мальчики, как ему представлялось, чаще рождаются, если акт соития происходит на боку.

Позднее, в европейских странах значительное распространение получило мнение, что мальчики рождаются тогда, когда оплодотворение происходит от спермы из правого семенника, если же при зачатии произошло поступление спермы из левого семенника — на свет появляются девочки. Некоторые французские аристократы, горящие желанием получить наследников, даже решались на хирургическую операцию по удалению левого семенника. Насколько такой шаг помог им приблизиться к цели — история умалчивает.

Бесплодные попытки многих поколений наших предшественников проникнуть в тайны пола, как явствует из сегодняшней действительности, не увенчались успехом. В настоящее время становится ясным, что детерминация пола — феномен

сложный и разноплановый. Он является собой результат комплексного взаимодействия генов, хромосом, гормонов и факторов окружающей среды.

## **Бесполое и половое размножение**

Что такое пол с биологической точки зрения? Является ли деление по половому принципу универсальным свойством всех живых существ на Земле или некоторые организмы не имеют пола? Зачем вообще нужны половые различия как таковые?

Биологи показали, что на заре эволюции, многие миллионы лет назад, когда Землю населяли лишь одноклеточные организмы, деление на мужской и женский пол отсутствовало. И в наши дни многие одноклеточные организмы не имеют пола (например, бактерии, амёбы). Они успешно размножаются путем деления родительского организма или путем почкования и успешно существуют миллионы лет, пережив многих гораздо более сложно устроенных животных. Динозавры, мамонты, да и многие виды ископаемых гоминин (австралопитеки, габилисы, еректусы, неандертальцы), размножавшиеся половым путем, вымерли, а бактерии, с их бесполом размножением процветают и по сей день.

В случае бесполого размножения потомки представляют собой абсолютные генетические копии единственного родителя. И если подобная техника воспроизводства функционирует столь успешно в течение миллионов лет, то зачем некоторым видам понадобилось формировать отличные по полу линии?

Половые различия в пределах вида — исключительно дорогое и энергозатратное удовольствие. Нужно тратить много сил и энергии на поиск партнера и его опознавание. Нужно добиться его расположения и устранить соперников. А ведь вся эта, выброшенная на ветер с точки зрения представителей бесполого вида, энергия могла быть с пользой потрачена на поиски пищи, избегание хищников, наконец, на производство дополнительного количества потомков. Представим себе, что олени размножались бы бесполом путем. Тогда не было бы

периодов гона. Не было бы дуэлей между самцами, опасных и изматывающих для каждого участника, включая победителя. Да и самцов-то, как таковых, просто не существовало бы.

Даже если отбросить все минусы, связанные с половым поведением, остается один очевидный недостаток: индивидуальные генетические потери при половом размножении — ведь каждый из родителей передает потомкам лишь половину собственных генов. А при бесполом размножении потомки представляют собой точные копии родительского организма. Получается, что для собственного полного воспроизведения каждый индивид должен оставить минимум два выживших до взрослого состояния детеныша. Даже если допустить на минутку, что энергозатраты при единичном акте клонирования у бесполого организма равны единичному акту размножения у двуполовых видов (в действительности они много выше при половом размножении), то окажется, что бесполоый организм оставит в лице своих потомков в два раза больше копий собственных генов. Чтобы воспроизвести себя в 20 копиях, амеба должна оставить 20 потомков, а левьяца или антилопа должна родить 40 детенышей.

В природе должен был бы идти мощный отбор в пользу бесполого размножения. В реальности дело обстоит с точностью

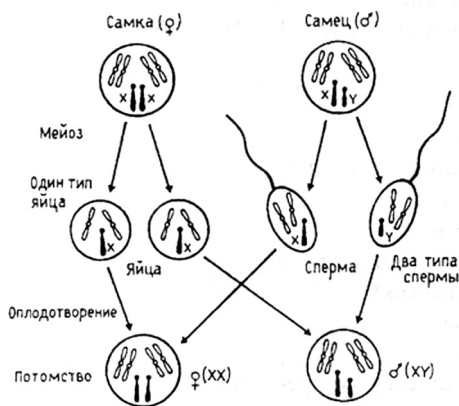


Рис. 1.1. Детерминация пола половыми хромосомами.  
(Дано по Л. И. Корочкину, 2002).

до наоборот: эволюция совершенно явно «потворствует» странной, малоэкономичной и генетически непродуктивной прихоти — размножению половым путем. Причем потворствует настолько, что возникает новый механизм деления клеток — мейоз. Мейоз происходит в процессе созревания половых клеток, и его сущность состоит в уменьшении числа хромосом вдвое. Когда происходит слияние мужских и женских половых клеток в зиготу — двойное число хромосом восстанавливается, однако, от каждого родителя новый организм получает только один набор, в том числе и только одну половую хромосому (Рис. 1.1). При бесполом же размножении клетки делятся путем митоза: в процессе митоза происходит удвоение числа хромосом в родительской клетке и их равномерное распределение между двумя дочерними. Поэтому родительский организм полностью воспроизводит себя в дочернем организме.

### **Эффект Красной Королевы и тайны полового отбора**

Очевидно, что если половое размножение получило столь широкое распространение в животном мире, то оно дает видам какие-то существенные преимущества, выгода от которых с лихвой перекрывает только что рассмотренные недостатки. Главная выгода полового размножения (и, следовательно, самой сущности феномена пола) состоит в том, что оно обеспечивает оптимальные условия для создания генетического разнообразия и рекомбинации генетического материала в пределах вида. Новые генетические комбинации тестируются отбором и дают возможность виду выжить в случае резко меняющихся условий окружающей среды. Бесполое размножение, успешно существующие в стабильных условиях, оказываются в этом случае неконкурентоспособными, потому что новые генетические комбинации возникают у них только в результате мутаций, а скорость мутаций низкая. К тому же, у бесполок любые негативные мутации приводят к гибели целой линии организмов с одинаковым генотипом, тогда как у видов с половым размножением рецессивные (возможно летальные при данных условиях среды) мутации сохраняются и передаются

потомкам. При резкой смене климата или каких-либо существенных катаклизмах в окружающей среде именно такие мутации могут сохранить жизнь своим носителям и обеспечить выживаемость вида.

В «Алисе в Зазеркалье» Красная Королева поясняет Алисе, что необходимо все время быстро бежать, чтобы оставаться на месте, а чтобы попасть куда-либо в другое место нужно бежать, по крайней мере, в два раза быстрее. Эта, казалось бы, откровенная несуразица, как нельзя лучше иллюстрирует сущностную сторону преимуществ полового размножения. Дж. Гамильтон и другие эволюционные биологи первыми обратили внимание на важнейшее преимущество полового размножения: обеспечение интенсивной рекомбинации признаков у потомков в условиях действия быстро меняющего свое направление отбора.

Селективное давление на представителей конкретного вида могут оказывать хищники или объекты охоты (это происходит, например, в паре кошка и мышка), другие виды, конкурирующие за те же ресурсы (конкуренция между зебрами и антилопами, питающимися одними и теми же травянистыми растениями в условиях засухи). В наиболее выраженной форме взаимное селективное давление и, соответственно, коэволюция, наблюдается между видом паразитом и видом хозяином. Паразиты, как известно, имеют существенно меньшие размеры, чем хозяин, меньшую продолжительность жизни и большую скорость смены поколений. Если бы паразиты и хозяева размножались бесполом путем, то паразиты эволюционировали бы гораздо быстрее хозяев, и «эволюционная гонка вооружений» была бы последними бесповоротно выиграна.

В реальной жизни развитие событий идет по другому сценарию, который именуется эффектом Красной Королевы: благодаря половому размножению хозяева способны противостоять экспансии со стороны паразитов. Если бы хозяин и паразит размножались бесполом путем, то со временем, количество устойчивых к паразитам линий хозяина уменьшалось, тогда как у вида хозяина, практикующего половое размножение, в каждом поколении возникают индивиды, устойчивые к паразиту.

## Механизмы возникновения полового размножения

У животных, размножающихся половым путем, в половых органах вырабатывается только два типа гамет — мужские (маленькие и подвижные) и женские (крупные и неподвижные). Ни при каких обстоятельствах половые клетки не бывают промежуточными по типу, совмещающими в себе свойства мужских и женских гамет.

Почему в процессе эволюции сформировалось два пола — мужской и женский? Почему не три, не четыре и более? И почему, собственно, половые клетки не могут быть промежуточного размера? Л. Миле, Р. Трайверс и др., дают следующее объяснение. Дело в том, что половое размножение сформировалось под действием особой формы естественного отбора (половой отбор) при котором из исходной популяции последовательно устранялись особи, производящие половые клетки промежуточного размера (Рис. 1.2). Происходило это потому,

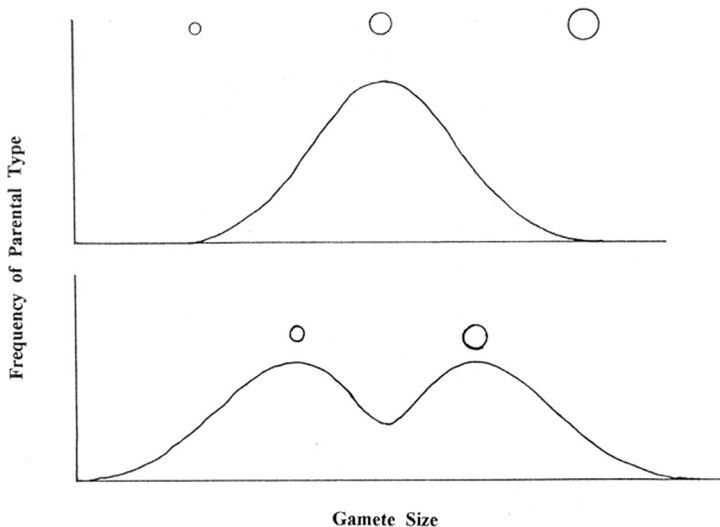


Рис. 1.2. Эволюция анизогамии путем дизруптивного отбора на размеры гамет. По оси абсцисс даны размеры гамет, по оси ординат частота встречаемости родительского типа гамет.

(Дано по Mealey, 2000).



что индивиды, производящие мелкие гаметы, отбирались только при условии, что они вступали в половые связи с индивидами, носителями крупных гамет и наоборот. Отбор на размеры гамет происходил в комплексе с отбором на избирательность полового партнера.

Допустим, существует вид животных, размножающихся половым путем, у которого одни индивиды производят крупные, богатые питательными веществами гаметы, другие — мелкие и подвижные, а третьи — гаметы промежуточного типа. Индивиды, производящие мелкие гаметы, могут произвести их в значительно большем количестве, чем индивиды, продуцирующие гаметы крупного или среднего размера. Они способны размножаться значительно чаще, чем производители крупных и средних гамет. Поэтому постепенно в популяции данного вида должно происходить увеличение доли особей, производящих мелкие, бедные питательными веществами половые клетки.

Однако у мелких гамет имеется один существенный недостаток: объединение с такими же по размеру половыми клетками практически не дает зиготе никаких шансов на выживание. Даже если такие «протосамцы» и спариваются существенно чаще «протосамок», производящих крупные гаметы, их успешность в оставлении потомства мала. В популяции, изобилующей протосамцами, любые протосамки получают существенные преимущества: ведь у них имеется вдоволь «кавалеров», а шансы на выживание их оплодотворенной крупной по размеру яйцеклетки наибольшие. В итоге, в популяции вектор отбора смещается в другом направлении — начинают отбираться особи, продуцирующие крупные гаметы. На этом фоне, гаметы среднего размера не получают никакого преимущества при любом раскладе и постепенно вымываются из популяции.

## **Половое размножение: пути эволюции**

Размножение половым путем возникло в процессе эволюции не сразу. Первые простейшие одноклеточные существа типа амёб, жгутиконосцев (эвглена зеленая), инфузорий (инфу-

зория-туфелька), радиолярий (солнечник) размножились простым делением клетки на дочерние.

В процессе эволюции часть простейших стала практиковать два типа размножения, чередуя их в зависимости от времени года и условий среды: бесполое и примитивный вариант полового. Например, в жизненном цикле фораминифер имеется два поколения. Одно из них обладает одинарным (гаплоидным) набором хромосом, второе — двойным (диплоидным). Бесполое поколение (его называют агамонтами) образуется путем множественного деления материнской клетки. Дочерние клетки, имеющие амебоидную форму, покидают материнскую раковину, растут и каждая выделяет вокруг себя собственную раковину. Они дают начало другому поколению (его называют гамонтами), размножающемуся половым путем. Гамонты делятся множество раз, в результате чего образуются мелкие клетки со жгутиками (их называют гаметам). Гаметы выходят в воду, и там происходит копуляция. У фораминифер копуляция происходит между гаметами одинаковыми по форме и размеру (изогамная копуляция). В результате слияния гамет образуется зигота, из которой формируется бесполое поколение. Подобный способ размножения представляет собой самую примитивную форму полового процесса. В этом случае нет женских и мужских гамет, а стало быть, пол как явление тоже еще отсутствует.

Некоторые простейшие, например инфузории, размножаются бесполом путем, делением клетки надвое. В этом случае ядро делится митотическим путем, как при делении любой клетки многоклеточного организма. Однако у инфузорий имеется также уникальная форма полового процесса: конъюгация. Перед конъюгацией ядро делится мейотически, образуя четыре гаплоидных ядра. Три из них рассасываются, а одно вновь делится надвое. На этот раз путем митоза. Образуются стационарное и мигрирующее ядра. В процессе конъюгации две инфузории соединяются попарно и обмениваются мигрирующими ядрами. После такого обмена в каждой инфузории происходит слияние стационарного ядра с чужим мигрирующим ядром. Затем особи расходятся. Половой процесс у

инфузорий нельзя считать формой размножения, поскольку увеличения численности особей при этом не происходит.

Важнейшим шагом на пути к формированию полов следует считать возникновение анизогамии: образование гамет, различного размера — крупных и мелких (почему это стало возможным, мы уже говорили выше). Анизогамия описана у некоторых видов жгутиконосцев (хламидомонада, вольвокс). Крупные гаметы у вольвокса лишены жгутиков и по виду напоминают яйцеклетку. Хотя жгутиконосцы и образуют в процессе полового размножения гаметы разного размера, что-либо сказать об их половой принадлежности не представляется возможным, поскольку одна особь может производить гаметы разного размера. Следовательно, само по себе производство разных по величине гамет еще не свидетельствует о формировании феномена пола.

Парадоксальным образом получается, что половое размножение возникает в эволюции раньше, чем пол. Формированию полов предшествовал длительный период эволюции, когда путем особого процесса (мейоза) уже происходило образование половых клеток с одинарным набором хромосом. Возникший у некоторых простейших (инфузории) половой процесс еще не являлся составной частью полового размножения.

Жизненный цикл простейших может характеризоваться только бесполом типом размножения (от одного деления клетки до другого), или только половым (от зиготы до зиготы); может также наблюдаться и чередование полового и бесполого размножения (метагенез). Хотя в учебниках по биологии можно прочесть, что у простейших бывает как бесполое, так и половое размножение, пол у них еще отсутствует. Говоря о процессах полового размножения у простейших, правильнее говорить о наличии у них (например, у инфузории-туфельки) разных половых типов. Половой тип у этих организмов определяется исключительно генетическим материалом и никак не отражается на внешнем облике особей. К примеру, у ряда видов плесневых грибов выделяют до 13 половых типов.

Непосвященный читатель может пожать плечами и сказать: «какая, мол, разница — половые типы или пол?» Однако

разница имеется, и существенная. Сравнить половые типы у разных видов животных между собой невозможно, поскольку у них отсутствуют универсальные атрибуты пола. Напротив, пол (половая принадлежность) у двуполых видов определяется по набору фиксированных признаков и представлен двумя стандартными вариантами: мужским и женским. Женские особи всегда производят относительно крупные, богатые питательными веществами неподвижные яйцеклетки и имеют специальные половые органы для их производства. Мужские особи производят мелкие, бедные питательными веществами, и в высшей мере подвижные сперматозоиды, которые формируются в специфических мужских органах размножения.

### **Гермафродитизм и смена пола в течение жизни у животных**

Всегда ли виды, размножающиеся половым путем, представлены двумя полами — мужским и женским? Может ли в течение жизни пол конкретного живого существа меняться на противоположный?

Большинство многоклеточных организмов, размножающихся половым путем, имеют два типа половых органов: мужские и женские. Однако у одних видов мужские и женские органы расположены в теле одной и той же особи, а у других — в норме такого совмещения никогда не наблюдается. Организмы, несущие репродуктивные органы обоего пола называют гермафродитами.

Гермафродит — в греческой мифологии сын Гермеса и Афродиты, юноша необычайной красоты. Однажды в него влюбилась нимфа Салмакида, но ее мольбы о взаимности не имели успеха. По просьбе Салмакиды боги слили ее с Гермафродитом в одно двуполое существо («Мифы народов мира», 1980). Некоторые греческие скульпторы именно так и изображали Гермафродита: как сращенные половинки мужчины и женщины. Ардханарисвара, представитель индуистского пантеона — полубог, полуженщина. Его изображают с женской грудью, с одной стороны и с усами на лице с противоположной стороны тела.

Для человека гермафродитизм достаточно редкое явление, но для значительного числа видов беспозвоночных животных он является нормой и с успехом практикуется миллионы лет. В природе существует значительное количество видов растений и беспозвоночных животных, для которых гермафродитизм является видоспецифическим признаком. Из 28 крупных таксонов беспозвоночных 20 имеют в своем составе гермафродитные виды, а семь таксонов (в том числе губки, мшанки, плоские черви, гребневики) представлены только гермафродитами. Три таксона (анемоны и коралловые полипы, брюхоногие моллюски, пиявки и земляные черви) в подавляющей массе также гермафродиты. (Таксон — группа организмов, связанных той или иной степенью родства и достаточно обособленная). Помимо этого, у ряда видов беспозвоночных могут встречаться гермафродитные и однополые особи, например, у круглого червя, *Caenorhabditis elegans*. Как правило, большая часть червей данного вида — гермафродиты, но могут попадаться и самцы (такое происходит, когда по разным причинам одна из двух половых хромосом теряется).

Гермафродитизм не подразумевает самооплодотворения. Легенды о том, что гермафродитные организмы могут воспроизводиться без обмена половыми продуктами с другими представителями своего вида, абсолютно беспочвенны. Дело в том, что половые органы гермафродитных видов устроены таким образом, что семя и яйцеклетки продуцируются с разностью по времени. Например, гермафродитизм типичен для известной всем виноградной улитки. В теле улитки имеется гермафродитная железа, в которой развиваются мужские и женские половые клетки. От железы отходит особый гермафродитный проток, который образует два различных по ширине желоба. Первый, более широкий — яйцевод, второй, более узкий — семяпровод. Далее общий проток разделяется на два отдельных канала. Яйцевод переходит в матку, куда также впадают протоки специальных желез, «мешок любовных стрел», и проток семяприемника. Матка переходит во влагалище и открывается женским половым отверстием в специальное кожное впячивание — атриум. В семяпровод впадает железа, выделяющая

секреты, участвующие в формировании сперматофора. Далее, семяпровод переходит в семяизвергательный канал, расположенный в пенисе и открывающийся в половой атриум. В процессе копуляции виноградных улиток сперма поступает в семяприемники каждой из копулирующих особей. Оплодотворение яиц происходит несколько позднее. Яйца, поступающие в матку, оплодотворяются чужой спермой, которая поступает из семяприемника.

Любопытный пример гермафродитизма представляют собой дождевые черви. У этих животных в теле взрослой особи, как и у виноградной улитки, имеются половые железы обоего типа: семенники и яичники. Однако функционируют эти железы у дождевых червей — попеременно. В начальный период размножения все особи становятся сначала только самцами, поскольку в это время у них развиты только семенники. Черви объединяются попарно головными концами, и опоясываются двумя перевязями из слизистых муфт. Из мужских отверстий у обоих червей выделяется сперма, которая по особым бороздкам на брюшной стороне поступает в семяприемники другой особи. Обменявшись спермой, черви расходятся. Через некоторое время у червей созревают яичники, и теперь все особи становятся самками. Яйцеклетки из женских половых отверстий выпадают в слизистую муфту, которая, смещаясь по телу червя, проходит затем мимо семяприемника, откуда выпрыскивается «чужая» семенная жидкость. Таким образом, происходит перекрестное оплодотворение.

Гермафродитизм известен и среди насекомых (правда, он представляет собой скорее исключение, чем правило). У одного вида американской мухи популяция полностью состоит из гермафродитных особей. На ранних стадиях своего развития, взрослые особи функционируют как самцы, а на поздних — как самки. Аналогичное явление описано у некоторых брюхоногих моллюсков. Варианты гермафродитизма известны и у позвоночных животных, в частности у рыб.

У видов, представленных в норме мужскими и женскими особями периодически могут встречаться и обоеполые индивиды. Чаще всего таких гермафродитных особей замечают в

популяциях тех видов, для которых характерен выраженный половой диморфизм по окраске или строению тела (кожные выросты, рога, гребни и пр.), потому что особи-гермафродиты совмещают во внешности мужские и женские признаки.

Среди особей, совмещающих в одном организме мужские и женские характеристики, различают истинных гермафродитов (интерсексов) и сексуальных мозаиков. В литературе термин «гермафродит» обычно применяют для описания аномальной особи, совмещающей в себе мужские и женские признаки и обладающей обоими типами половых органов. У интерсексов все клетки генетически сходны.

Мозаичные индивиды отличаются от интерсексов тем, что часть клеток их тела несет в себе мужской, а часть женский генетический набор. Особи с сексуальной мозаикой имеют порой удивительный вид: одна сторона тела несет в себе сверху донизу женские характеристики, а вторая — мужские (билатеральная мозаика). Примеры такого рода мозаичного расщепления чаще всего наблюдаются у насекомых.

## **Непорочное зачатие — реальность в мире животных**

Христианское учение во главу всех добродетелей ставит непорочность. Как известно, дева Мария зачала Христа, не вступив при этом в половую связь с мужчиной. Возможно ли непорочное зачатие в реальной жизни? Для человека оно было и остается проблематичным, а вот что касается животных, тут дело другое.

Важнейшей проблемой полового размножения была и остается потребность в поиске подходящего полового партнера. Для самцов такой поиск партнерши и контроль доступа к ней лежит в основе конкурентной борьбы за самку. У видов, ведущих одиночный образ жизни, проблема состоит в том, чтобы найти самку в нужном месте (там, где доступ к ней обеспечен) и в нужное время (когда и самец, и самка готовы к спариванию). У таких видов в процессе эволюции сформировались специальные приспособления, облегчающие поиск самки. В частности, важную роль играют половые феромоны, продуци-

руемые самкой. Чувствительность поисковой системы воистину фантастическая. У многих видов шелкопрядов самцы способны отыскать партнершу по запаху в радиусе до 10 км! Феромоны самки действуют очень эффективно. Самка императорского шелкопряда, помещенная в клетку, за 30 минут привлекла 40 готовых к спариванию самцов своего вида.

Что же происходит, если самка оказывается не в состоянии привлечь полового партнера? У млекопитающих такая особь окажется исключенной из процесса размножения и не оставит потомков. Однако некоторые беспозвоночные нашли выход из такого положения, сделав возможным развитие яиц без оплодотворения мужскими половыми продуктами. Подобный тип размножения получил название партеногенез. В силу того обстоятельства, что виды, практикующие партеногенез, произошли от предков, размножающихся половым путем, данный феномен в биологии называют вторичным бесполом размножением.

Явление «непорочного зачатия» или партеногенеза было открыто немецким зоологом К. Зибольдом в XIX в. у некоторых насекомых (в частности, у тлей). Он обнаружил, что в летнее время в популяциях тлей присутствуют только самки, они откладывают неоплодотворенные яйца, из которых также появляются самки. За лето может смениться до 10 таких однополых генераций. К концу лета, под влиянием укороченного светового дня из некоторых неоплодотворенных яиц вылупляются самцы. Таким образом, ведущим фактором, определяющим пол у тлей выступает длина светового дня! Самцы спариваются с самками и оплодотворенные яйца зимуют. Из них весной выходят одни самки. У тлей, таким образом, самцы всегда развиваются из неоплодотворенных яиц, а самки и из оплодотворенных и из неоплодотворенных.

Партеногенез описан у пчел, термитов, муравьев, некоторых клопов и жуков. У пчел, к примеру, из неоплодотворенных яиц вылупляются самцы, а из оплодотворенных — самки. Еще один поразительный вариант непорочного зачатия, когда размножение происходит на стадии неполовозрелых особей (педогенез), известен у комариков галлиц. Это происходит потому,



что развитие половых органов у них завершается на стадии личинки, когда остальные органы остаются еще неразвитыми.

В XX в. список животных, постоянно или временно практикующих партеногенез, значительно пополнился не только разными видами насекомых, червей, моллюсков, но и позвоночными животными. Партеногенетическое размножение было описано И. Даревским у одного из видов скальной ящерицы, обитающей на берегу о. Севан. В популяции этой ящерицы полностью отсутствуют самцы. Самки откладывают неоплодотворенные яйца, из которых в срок появляются новые самки. Отчего именно этот вид полностью пожертвовал самцами — и по сей день остается загадкой.

На сегодняшний день известно несколько типов партеногенеза. Первый основан на генетическом механизме, а второй — на том, что из неоплодотворенных яиц появляются особи определенного пола.

К первому типу относятся варианты партеногенеза, основанные на гаплодиплоидии, апомиксисе, автомиксисе и эндомиксисе. При гаплодиплоидии у самок процесс мейоза проходит по обычной схеме, хромосомы удваиваются один раз, но при этом деление происходит дважды, а произведенные яйцеклетки (ооциты) несут гаплоидный набор хромосом. Ооциты, оплодотворенные спермой, развиваются по традиционной схеме, в результате чего формируются нормальные самки. А неоплодотворенные яйцеклетки остаются гаплоидными и развиваются в самцов. Гаплодиплоидия характерна для *Hymenoptera* и ряда видов артропод. При апомиксисе нарушается процесс деления при мейозе, в результате чего все потомки имеют идентичный набор генов с матерью. Эта форма партеногенеза описана у тараканов. Для автомиксиса в процессе нормального мейоза образуются гаплоидные клетки, которые затем сливаются. В результате формируются диплоидные половые клетки. В процессе автомиксиса образуются потомки генетически не идентичные матери, у них наблюдается повышение гомозиготности. Эндомитоз — процесс, при котором мейозу предшествует удвоение хромосомного набора, поэтому клетка, претерпевающая мейотическое деление является тетраплоидной. В

результате мейоза образуется четыре диплоидных клетки. Все потомки идентичны матери. Эндомитоз типичен для некоторых видов ящериц, палочников и кокцид.

Второй тип партеногенетического развития представлен тремя вариантами: аррентокией, телитокией и амфитокией. В первом случае из неоплодотворенных яиц развиваются только самцы, во втором — только самки, а в третьем могут развиваться либо самцы, либо самки.

Аналогично самому половому размножению, партеногенез возникал в животном царстве неоднократно. Причин, по которым такой тип размножения встречается достаточно редко, — две. Во-первых, партеногенетические формы эволюционируют медленнее форм с нормальным половым размножением; во-вторых, партеногенетические формы демонстрируют повышенную устойчивость к накоплению вредных мутаций. Подсчеты показывают, что шансы возникновения двух адаптивных мутаций у одного организма примерно в 250 раз выше, если он принадлежит к популяции, практикующей половое размножение. Поэтому, когда популяция вынуждена приспосабливаться к новым условиям среды, половое размножение имеет неоспоримые преимущества: половое размножение ведет к возникновению большего разнообразия в пределах популяции, и какие-то из этих вариантов могут оказаться более жизнеспособными в новых условиях.

Одно из объяснений преимущества полового размножения дает теория Г. Мюллера, известная под именем Мюллеровского механизма устранения колебаний (Muller's ratchet). Теория предполагает, что путем полового размножения можно более эффективно избавляться от вредных мутаций. При бесполом размножении негативные мутации постепенно накапливаются в пределах конкретной линии. А. С. Кондрашов дополнил модель Г. Мюллера, введя представление об эффекте накопительного усиления негативного действия вредных мутаций. Представим себе два генных локуса с нормальными аллелями  $A$  и  $B$  и вредными мутантными аллелями  $a$  и  $b$ . Генотип нормальной особи будет  $AB$ . Гетерозиготы по каждому из мутантных аллелей ( $Ab$  и  $Ba$ ) будут обладать меньшей приспособленностью, а

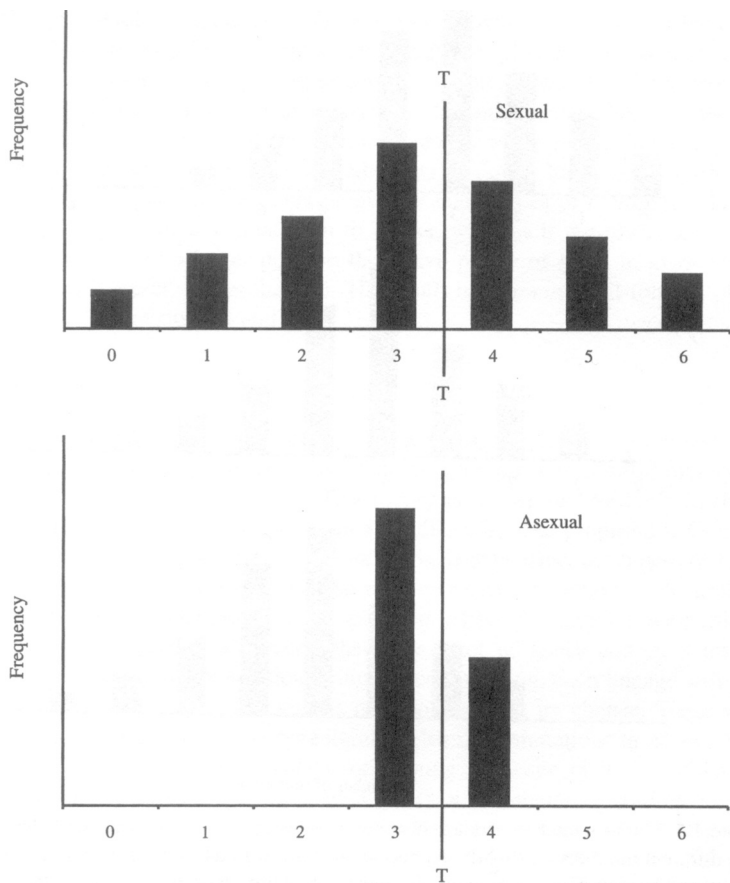


Рис 1.3. Эффект Кондрашова.

Число вредных мутаций, приходящихся на одну особь в популяции, размножающейся путем полового отбора выше, чем в популяции, практикующей бесполое размножение.

В условиях полового размножения из популяции будет вымываться больше вредных мутаций, чем при бесполом размножении путем селективной элиминации.

(Дано по Majerus, 2003).

сочетание ав окажется летальным. У популяций, практикующих бесполое размножение, генотипы *Av* или *Va* могут получить широкое распространение в популяции, но при этом летальные генотипы ав будут возникать крайне редко. В то время как в популяции, практикующей половое размножение, подобные летальные генотипы будут воспроизводиться регулярно и эффективнее отсекаются отбором (Рис. 1.3). При возникновении большого количества негативных мутаций, в условиях полового размножения отсекается существенно больше летальных комбинаций и избирательная элиминация фиксированной пропорции носителей летальных генов идет быстрее и эффективнее.