

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ
УЧРЕЖДЕНИЕ ВЫСШЕГО ПРОФЕССИОНАЛЬНОГО ОБРАЗОВАНИЯ
«САМАРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Кафедра зоологии генетики и общей экологии

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

*Утверждено редакционно-издательским советом университета
в качестве методических рекомендаций*

Самара
Издательство «Самарский университет»
2015

УДК 570
ББК 28.0

Рецензент д-р биол. наук, проф. Л. М. Кавеленова

Теория эволюции : метод. рекомендации / сост. Е. С. Селезнева. – Самара: Изд-во «Самарский университет», 2015. – 52 с.

Методические рекомендации включают в себя семинарские занятия, вопросы по определенным проблемам, подробно освещена подготовка к каждому занятию, дан список изучаемой литературы. Они направлены на развитие у студентов аналитического мышления, что позволит более глубоко понять и изучить наиболее трудные вопросы теории эволюции.

Предназначены для бакалавров биологического факультета специальности «Биология» дневной формы обучения.

УДК 570
ББК 28.0

© Селезнева Е. С., составление, 2015
© ФГБОУ ВПО «Самарский государственный» университет», 2015

Пояснительная записка

Цель методических рекомендаций сформировать научные представления о развитии органического мира, способность грамотно и логично излагать современные эволюционные теории. Для того чтобы студенты свободно владели научными парадигмами необходимо изучать предмет не по учебникам, а по работам исследователей, разрабатывающих определенные проблемы эволюции органического мира.

Вопросы сформированы так, чтобы любой из студентов был в состоянии глубоко изучить точку зрения, выбранного им для анализа эволюциониста.

Существует несколько условий, при соблюдении которых, возможно получения максимального количества баллов:

- 1) необходимо отвечать только на поставленный вопрос;
- 2) ответ должен быть полным, но лаконичным;
- 3) необходимо использовать примеры, которые использовал сам автор, чью точку зрения излагает студент;
- 4) ответ должен быть логичным и грамотным;
- 5) во время ответа студент должен проявить не только способности аналитического мышления, но и синтетического. Если в работе анализируемого автора нет прямого ответа на заданный вопрос, то необходимо проанализировать всю монографию и выбрать такой аспект, анализ которого позволил бы получить информацию, отсутствующую у других авторов и ответить на поставленный вопрос;
- б) студент должен проявит способность отстаивать собственную точку зрения, особенно в тех случаях, когда проблема спорная и далека от завершения.

На семинарских занятиях можно использовать не только рекомендуемую литературу, но и работы других авторов, изучение которых позволяет более глубоко и осмысленно ответить на какой-нибудь вопрос.

Можно использовать любые типы наглядности: таблицы, открытки, схемы, графики, карты. При подготовке к семинарскому занятию по определенной схеме необходимо обратить внимание на рекомендации, стоящие в конце плана каждого семинара

Ответ оценивается по десятибалльной системе : **10** баллов – это **5+**, **9 – 5**, **8 – 5-**, **7 – 4+**, **6 – 4**, **5 – 4-**, **4 – 3+**, **3 – 3**, **2 – 3-**, **1 -2**.

Тема 1. ПОНЯТИЕ И ПРОБЛЕМЫ ИЗМЕНЧИВОСТИ В ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

*по работам: Ж.-Б.Ламарка, Ч. Дарвина, С. Оно, Э. Майра, Г. Рэффа и А. Кофмана,
М. Кимуры, Л. де Фариа, С. Шварц.*



ВОПРОСЫ

1. Изменчивость как материал для эволюции. Классификация типов изменчивости. Примеры (Майр, Дарвин, Ламарк, Оно, Л. де Фариа).
2. Классификация мутаций (Оно, Кимура, Рэфф и Кофман, Айала).
3. Теория генетического груза, его типы (Кимура).
4. Полиморфизм как особый тип изменчивости. Типы полиморфизма (Айала, Шварц, Майр, Рэфф и Кофман).



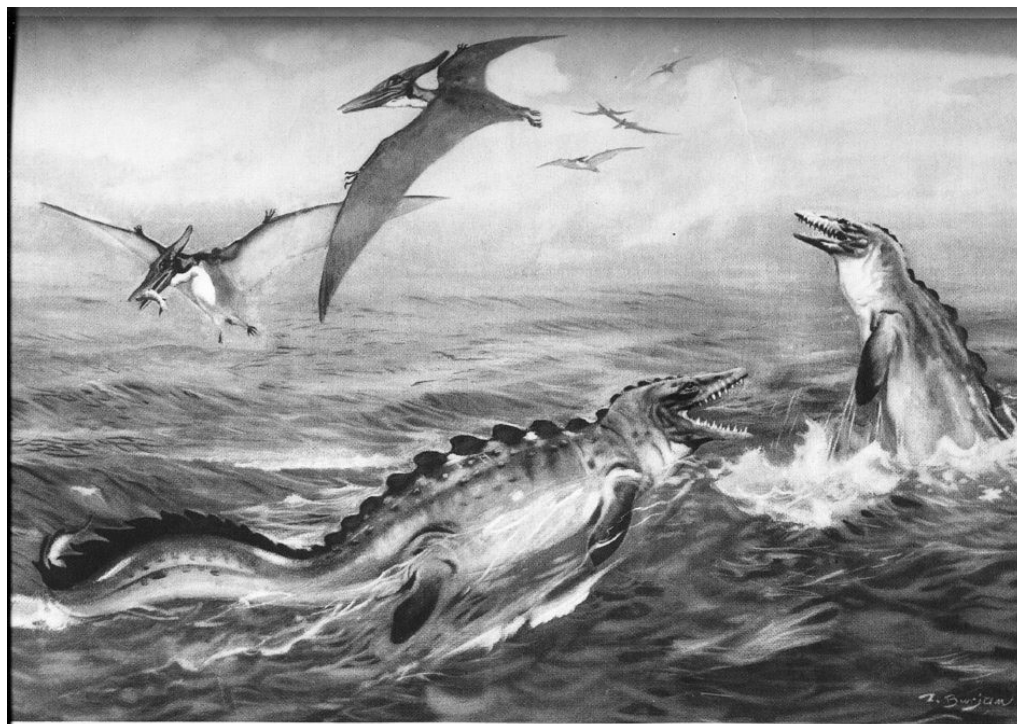
РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ПОДГОТОВКЕ

Семинар посвящен изучению феномена изменчивости, как материала для эволюционного процесса, именно в этом аспекте и рассматриваются все вопросы. Несмотря на то, что ответ должен быть очень кратким необходимы примеры, использованные авторами в своих работах.



Тема 2. ФАКТОРЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

*по работам: Ф. Айалы, Э. Майра, Ч. Дарвина, И. Шмальгаузена, Ж.-Б. Ламарка,
Л. Берга, Л. де Фариа, С. Шварца*



ВОПРОСЫ

1. Мутагенез как фактор эволюции. Изменчивость и эволюционный процесс (Айала, Майр, Берг, Л. де Фариа, Четвериков, Рэфф и Кофман Ламарк, Дарвин).
2. Характеристика генетического дрейфа (Айала, Майр, Шварц).
3. Изоляция как элементарный эволюционный фактор (Айала, Майр Берг, Дарвин, Л. де Фариа, Шварц).
4. Естественный отбор. Формы отбора (Дарвин, Шмальгаузен, Шварц, Айала, Берг, Л. де Фариа).
5. Факторы, ускоряющие и ограничивающие эволюционный процесс (Дарвин, Майр, Айала, Берг, Рэфф и Кофман, Ламарк, Л. де Фариа).



РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ПОДГОТОВКЕ

Нельзя повторяться – это уменьшает число баллов. Только в случае, когда предыдущий выступающий допустил ошибки, или не привёл убедительные примеры, можно продолжить анализ работы того же автора.



Тема 3. ВИДООБРАЗОВАНИЕ И АДАПТАЦИОГЕНЕЗ

*по работам: Ф. Айалы, Э. Майра, Ч. Дарвина, Ж.-Б. Ламарка, Л. Берга,
Л. де Фариа, С. Шварца*



ВОПРОСЫ

1. Проблема случайности и детерминизма в адаптациогенезе (Ламарк, Берг, Л. Де Фариа, Дарвин, Оно, Кимура, Шварц).
2. Абиотическая среда как фактор адаптациогенеза и видообразования (Ламарк, Дарвин, Берг, Л. де Фариа, Шварц, Майр).
3. Биотическая среда и ее влияние на адаптациогенез и видообразование (Ламарк, Л. де Фариа, Берг, Дарвин, Майр, Фоули).
4. Адаптации к паразитизму (Дарвин, Берг, Майр, Ройтман).
5. Адаптации разных полов одного вида (Левонтин, Дарвин, Майр)
6. Роль генома в процессах адаптациогенеза и видообразования (Оно, Рэфф и Кофман, Л. де Фариа, Майр).
7. Феномен видообразования как отражение адаптациогенеза. Типы адаптаций (Л. де Фариа, Майр, Шварц).
8. Взаимосвязь поведения и видообразования (Ламарк, Дарвин, Т. де Шарден, Майр, Фоули, Фабри, Сеченов).



РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ПОДГОТОВКЕ

Процесс адаптациогенеза определяется не только средой обитания, но и предшествующей эволюцией вида. В связи с выше сказанным необходимо рассматривать видообразование не только как стохастический процесс, но и как детерминированный процесс и показать, как возникает детерминизм и какова его природа.

Естественно, что студенты могут для подготовки к семинару использовать монографии других авторов, которые посвящены исследованию данной проблемы, например работы Пригожина, Родина и т.д. Ниже приводится список работ, и сайтов на которых можно найти проблемные статьи по проблемам видообразования:

Пригожин И. Философия нестабильности // Вопросы философии. 1991, № 6, с. 46-52.;

Родин К.Е. Идея коэволюции, Новосибирск, 1991

<http://www.sevin.ru/fundecology/speciation/> Benkman - 2003- (16).

Marta Barluenga, Kai N. Stolting, Walter Salzburger, Moritz Muschick & Axel Meyer. Sympatric speciation in Nicaraguan crater lake cichlid fish // Nature. Vol. 439. 9 February 2006.

Vincent Savolainen, Marie-Charlotte Anstett, Christian Lexer, Ian Hutton, James J. Clarkson, Maria V. Norup, Martyn P. Powell, David Springate, Nicolas Salamin and William J. Baker. Sympatric speciation in palms on an oceanic island // Nature advance online publication; published online 8 February 2006.

Хазен А.М. Разум природы и разум человека. М.: НТЦ Университетский. 2000.

Alon Keinan, Andrew G. Clark. Excess of Rare Genetic Variants Recent Explosive // Science. 2012. V. 336. P. 740–743.

Ройтман В. А., Беэр С. А. Паразитизм как форма симбиотических отношений - М.: Товарищество науч. изд. КМК, 2008. — 309 с.

Краснощеков Г.П. Паразитарные системы: среда обитания и особенности адаптации паразитов / Г.П. Краснощеков. – Тольятти: Изд-во ИЭВБ РАН, 1996. – 50 с

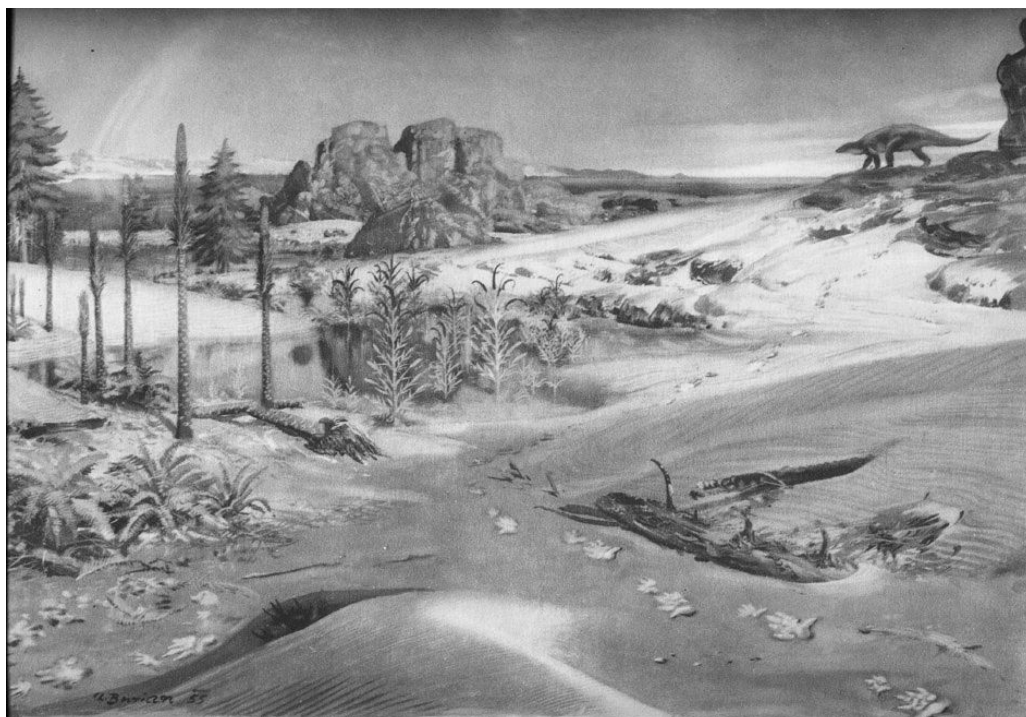
Яфаев Р.Х. Некоторые нерешенные аспекты проблемы паразитизма / Р.Х.Яфаев // Журнал микробиологии, эпидемиологии и иммунобиологии. – 2003. - №5. - 101 с.

Левонтин Р.К. Адаптация. – В сб.: Эволюция. М., 1981.



Тема 4. ПРОБЛЕМЫ МАКРОЭВОЛЮЦИИ

*по работам: М. Кимуры, С. Оно, Г. Рэффа и А. Кофман,, Фоули, Грант, Ч.Дарвин,
Ж.-Б.Ламарк, Л.С. Берг, Т.де Шарден, Л. де Фариа.*



ВОПРОСЫ

1. Геологическая история Земли.
2. Молекулярная эволюция и морфологическая эволюция - парадокс или закономерность (Кимура, Оно, Рэфф и Кофман).
3. Онтогенез как результат и предпосылка филогенеза (Грант, Фоули, Рэфф и Кофман).
 - а) Теория рекапитуляции и происхождение многоклеточных организмов.
 - б) Механизм возникновения новых признаков и свойств. Эволюция формы. Эволюция путем гетерохронии (как гомеология повторяет филогению).
 - в) Гетеротопии и становления пространственной организации.
 - д) Эволюция процесса онтогенеза. Эмбриоадаптации.
4. Роль полового размножения и его эволюция.
5. Вымирание – это условие возникновения и вымирания новых групп (Грант, Фоули)?
6. Коэволюция и прогресс (Оно, Рэфф и Кофман, Майр, Т. де Шарден, Л. де Фариа).
5. Случайность, детерминизм и направление эволюционного процесса (Л. де Фариа, Т. де Шарден, Берг, Дарвин, Ламарк, Грант, Оно).



РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ПОДГОТОВКЕ

Семинарское занятие по данной теме охватывает небольшой круг проблем, существующих в теории макроэволюционного процесса. Все предложенные вопросы очень обширны, многие из вопросов состоят из ряда более мелких вопросов, которые необходимо осветить. Поэтому для того чтобы полно ответить на каждый вопрос необходимо прочесть более одной монографии. Ниже приводится список современных работ посвящённых проблемам макроэволюции

Короновский Н.В., Хаин В.Е., Ясаманов Н.А. Историческая геология: Учебник. - М.: Академия, 2006.

Сорохтин О.Г., Ушаков С.А. Развитие Земли. - М.: Изд-во МГУ, 2002. - 506 с

Ушаков С.А., Ясаманов Н.А. Дрейф материков и климаты Земли. - М.: Мысль, 1984.

Марков А. В. 2000. Возвращение Чёрной Королевы, или закон роста средней продолжительности существования родов в процессе эволюции // Журнал общей биологии 61/4: 357—370.

Бискэ Ю. С., Прозоровский В. А. Общая стратиграфическая шкала фанерозоя. Венд, палеозой и мезозой: Учебное пособие. — СПб: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2001. - 248 с.

А.В. Марков, Е.Б. Наймарк. Количественные закономерности макроэволюции. Опыт применения системного подхода к анализу развития надвидовых таксонов. М.: Геос, 1998. 318 с.

Назаров В. И. Эволюция не по Дарвину / Назаров В. И. - М.: КомКнига, 2005. - 520 с.

Попов И. Ю. Ортогенез против дарвинизма / Попов И. Ю. - СПб: Изд-во СПбГУ, 2005. — 203 с.

Проворов Н. А. Генетико-эволюционные основы учения о симбиозе / Проворов Н. А. // Журн. общ. биологии. - 2001. - Т. 62, № 6. - С. 472–495.

Проворов Н. А. Молекулярные основы симбиогенной эволюции: от свободноживущих бактерий к органеллам // Журн. общ. биологии. — 2005. — Т. 66, № 5. — С. 371–388

Ричард Докинз Эгоистичный ген - Corpus, 2013. - 512 с.



Тема 5. ЭВОЛЮЦИЯ ЧЕЛОВЕКА И ЭВОЛЮЦИЯ БИОСФЕРЫ

по работам: К. Саган, Бунака В.В., Р. Левонтина, Н.К. Камшилова, Фоули, Гранта, Ч. Дарвина.



ВОПРОСЫ

1. *Homo sapiens* - еще один неповторимый вид. Экологическая характеристика эволюции человека:

- а) эволюция гоминид в связи с их положением в трофической цепи;
- б) виды коэволюционирующие с гоминидами;
- в) эволюция биосферы и эволюция гоминид (изменение климата, горообразование, катастрофы).

2. Современные данные о эволюции рода *Homo*

3. Морфологические и физиологические адаптации, возникшие в процессе эволюции человека:

- а) исчезновение волосяного покрова и решение проблем теплообмена;
- б) адаптации, возникшие в результате возникновения и развития бипедии;
- в) эволюция рецепторов человека;
- г) признаки, приобретенные от древесного и наземного образа жизни;
- д) расообразование, современные и древние расы человека.

4. Разум как адаптация:

- а) возникновение и примеры рассудочной деятельности у животных;
- б) появление и развитие социального поведения у животных;
- в) роль инстинктов в эволюции человека и в его современном поведении;

г) изменение орудий труда и способов изготовления орудий труда в процессе эволюции.

5. Развитие абстрактного мышления (возникновение искусства и письменности).



РЕКОМЕНДАЦИИ ПО ПОДГОТОВКЕ

Несмотря на то, что человек – единственный разумный вид на Земле, до сих пор не существует и, по видимому, не может существовать единого мнения о причинах возникновения разума, и о эволюции отдельных групп рода *Номо*.

Для биологов особый интерес всегда вызывал процесс видообразования, человек это биологический вид, и в связи с этим необходимо анализировать не только причины возникновения вида *Номо sapiens*, но и причины вымирания родственных предшествующих данному виду форм. Поэтому при подготовке к данному занятию следует обратить внимание на условия, возможно, приведшие к возникновению разума, на коэволюционирующие одновременно с человеком виды, на конкурентные взаимоотношения гоминид с другими видами, на типы питания и способы добывания пищи, на появление сложных форм поведения, на специфичность физиологических процессов, характерных только для человека.

Прежде всего хочу порекомендовать всем, кто ее еще не читал, замечательную портал <http://www.evolbiol.ru/human.htm>, а также список новых исследований в области антропологии

Michael J. O'Brien and Stephen J. Shennan (eds.). *Innovation in Cultural Systems. Contributions from Evolutionary Anthropology*. The MIT Press, 2010.

Michael L. Platt & Asif A. Ghazanfar (eds.). *Primate Neuroethology*. Oxford Univ. Press, 2010.

А.П.Назаретян. *Цивилизационные кризисы в контексте Универсальной истории*. 2004

И.А.Захаров. *Центральноазиатское происхождение предков первых американцев*. 2003

Л.А. Животовский, Э.К. Хуснутдинова. *Генетическая история человечества*. «В мире науки», 2003, №7, с. 82-91.





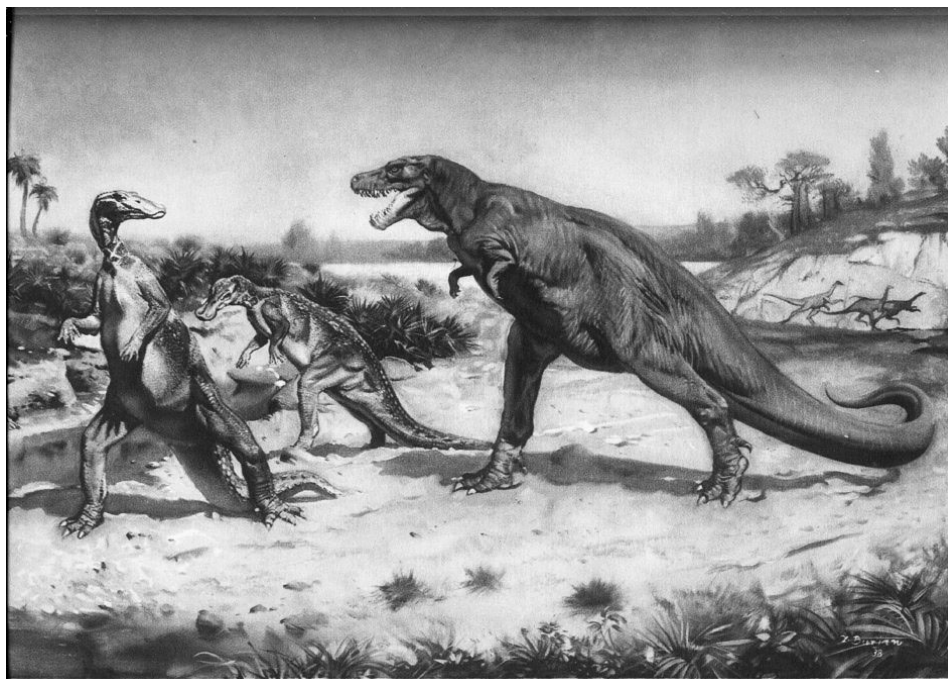
РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

К СЕМИНАРСКИМ ЗАНЯТИЯМ ПО КУРСУ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

1. Айала Ф. Введение в популяционную и эволюционную генетику. М., Мир, 1984.
2. Бунак В.В. Род Номо, его возникновение и последующая эволюция. М., Наука, 1982
3. Вернадский В.И. Химическое строение биосферы Земли и ее окружение. М., Наука, 1985.
4. Грант В. Эволюционный процесс, М., 1991.
5. Грант В. Эволюция организмов. М., Мир, 1980.
6. Дарвин Ч. Происхождение видов. М., Наука, 1987.
7. Камшилов М.М. Эволюция биосферы. М.-Л., Просвещение, 1976.
8. Кимура М. Молекулярная эволюция. Теория нейтральности. М., Мир,
9. Ламарк Ж.Б. Философия зоологии. М., Наука, 1988.
10. Левонтин Р. Генетические основы эволюции. М., Мир, 1978.
11. Левонтин Р. Человеческая индивидуальность: наследственность и среда. М., Мир, 1993.
12. Лима де Фариа. Эволюция без отбора. М., Мир, 1991.
13. Майр Э. Популяции, виды и эволюция. М., Мир, 1974.
14. РэффГ., Кофман А. Гены, эмбрионы эволюция. М., Мир, 1987.
15. Саган К. Драконы Эдема. М., 1981.
16. Селезнева Е.С. Е.С. Экогенетика человек. Самара, Универс-групп, 2005.
17. Серебрянный Л.Р. Древние оледенения и жизнь. М., Наука, 1980.
18. Т. де Шарден Феномен человека. М. Мир, 1981.
19. Фабри К.Э. Основы зоопсихологии. М., Мир, 1976.
20. Фоули Р. Еще один неповторимый вид. М.,1990.
21. Шварц С.С. Эволюционная экология животных. М., 1980.
22. Шмальгаузен И.И. Пути и закономерности эволюционного процесса. Л., 1986.



ТЕСТЫ ДЛЯ САМОКОНТРОЛЯ



1. Кто является автором первого эволюционного учения?

- а) Линней,
- б) Кювье,
- в) Дарвин,
- г) Ламарк.

2. Кто является автором нейтральности молекулярной эволюции?

- а) Кено,
- б) Оно,
- в) Берг,
- г) Кимура,

3. Какие из постулатов относятся к эволюционной теории Ламарка?

- а) эволюция на основе случайности,
- б) природа не делает скачков,
- в) стремление к самосовершенствованию,
- г) адаптивность новых признаков,
- д) упражнение не упражнение органов,
- е) борьба за существование,
- г) скачкообразное возникновение новых признаков.

4. Какие из постулатов относятся к эволюционной теории Дарвина?

- а) эволюция на основе случайности,
- б) природа не делает скачков,
- в) стремление к самосовершенствованию,
- г) эволюция на основе закономерностей,
- е) борьба за существование,
- ж) среда фактор, создающий новые формы.

5. Какие из теорий являются креационистическими в вопросе появления жизни на Земле?

- а) теория направленной панспермии,
- б) теория раннего христианства,
- в) теория педоморфоза,
- г) теория «многообещающего уroda»,
- д) теория номогенеза,
- е) синтетическая теория эволюции.

6. Какие из теорий являются теориями эволюции на основе закономерностей?

- а) теория Дарвина,
- б) теория Ламарка,
- в) синтетическая теория эволюции,
- г) теория номогенеза,
- д) теория Лима де Фария.

7. Каковы условия выполнения Закона Харди-Вайнберга?

- а) сильные колебания численности,
- б) малая численность,
- в) очень большая численность,
- г) миграции,
- д) изоляция,
- е) мутации,
- ж) отсутствует мутационный процесс,
- з) равновероятное выживание зигот,
- и) стабильность среды,
- к) исходная гомозиготность родителей.

8. Когда на Земле появилась жизнь?

- а) около 5 млрд. лет назад,
- б) около 4 млрд. лет назад,
- в) около 3 млрд. лет назад,
- г) около 2 млрд. лет назад,
- д) около 1 млрд. лет назад.

9. Какие из перечисленных направлений макроэволюционного процесса относятся к царству растений?

- а) переход от гаплоидности к диплоидности,
- б) совершенствование полового процесса,
- в) совершенствование нервной системы,
- г) совершенствование проводящей системы,
- д) защита яйцеклетки,
- е) развитие твердого скелета,
- ж) развитие поведенческой стратегии выживания,
- з) развитие стратегии выживания на месте.

10. Перечислите характеристики популяции как элементарной эволюционной единицы.

- а) территория,
- б) генетическая гетерогенность,
- в) наличие единого генофонда,
- г) колебания численности,
- д) определенная численность,
- е) изоляция,
- ж) миграции,
- з) панмиксия,
- и) ассортативные скрещивания,
- к) мутагенез,
- л) наличие возрастных групп,
- м) наличие разных полов,
- н) наличие полового процесса,
- о) система браков,
- п) смертность и рождаемость.

11. Какие из перечисленных типов изменчивости относятся к элементарному эволюционному материалу?

- а) хромосомные aberrации,
- б) тератогенез,
- в) онтогенетическая изменчивость,
- г) рекомбинативная изменчивость,
- д) полиплоидия,
- е) изменение экспрессии генов,
- ж) модификационная изменчивость,
- з) генные мутации,
- и) транспозиции,

12. Какие из перечисленных факторов являются элементарными эволюционными?

- а) мутации,
- б) территория,
- в) территориальное поведение,
- г) возраст группы,
- д) генетический дрейф,
- е) мейотический драйв,
- ж) естественный отбор,
- з) изоляция,
- и) генетическая комбинаторика,
- к) ассортативное скрещивание.

13. Выберите правильный ответ на вопрос. Кто впервые стал использовать огонь?

- а) Homo habilis;
- б) Homo erectus;
- в) Homo sapiens Neandertalensis
- г) Homo sapiens sapiens.

14. Борьба за существование это?

- а) вымирание не приспособленных,
- б) выживание наиболее приспособленных,
- в) дифференциальное размножение,

15. Выделите факторы понижающие изменчивость?

- а) отбор,
- б) рекомбинации,
- в) сцепление генов,
- г) мутации,
- д) изоляция,
- е) поток генов,
- ж) ассортативные скрещивания,
- з) панмиксия.

16. Какие факторы препятствуют видообразованию?

- а) изменение климата,
- б) иммиграция,
- в) панмиксия,
- г) дрейф генов,
- д) изоляция,
- е) мутационный процесс,
- ж) клинальная изменчивость,
- з) большая численность,
- и) широкий ареал обитания,
- к) узкий ареал обитания,
- л) узкая норма реакции,
- м) широкая норма реакции.

17. Перечислите правила эволюции филогенетических групп?

- а) правило происхождения видов от предков с широкой нормой реакции,
- б) правило необратимости эволюции,
- в) правило необратимости специализации,
- г) правило прогрессивной специализации,
- д) правило повышения уровня организации,
- е) правило интеграции биологических систем,
- ж) правило неспециализированности предковых форма,
- з) правило ограниченной специализации органов,
- и) правило подчинения энергетическим затратам.

18. Какие типы видообразования относятся к постепенному видообразованию?

- а) симпатрическое,
- б) филетическое,
- в) конвергентное,
- г) парапатрическое,
- д) хронологическое,
- е) аллопатрическое,
- ж) квантальное.

19. Укажите пути адапциогенеза.

- а) арогенез,
- б) номогенез,
- в) кладоморфоз,
- г) аллогенез,
- д) телогенез,
- е) гипергенез,
- ж) педогенез,
- з) катогенез,
- и) гипогенез,

20. Что из перечисленного относится к пути достижения биологического прогресса?

- а) ароморфоз,
- б) катоморфоз,
- в) ценогенез,
- г) морфофизиологический регресс,
- д) педоморфоз

21. Перечислите критерии биологического прогресса.

- а) появление новых адаптивных свойств,
- б) увеличение ареала,
- в) появление сложных форм поведения,
- г) увеличение численности,
- д) появление высокоспециализированных форм,
- е) увеличение числа систематических групп

21. Перечислите основные формы филогенеза.

- а) аутогенная трансформация,
- б) аллогенная трансформация,
- в) дивергенция,
- г) конвергенция,
- д) неотения,
- е) параллелизм,
- ж) филетическая эволюция

22. Архантроп - это

- а) Homo erectus,
- б) Homo habilis,
- в) Homo sapiens Neandertalensis
- г) Homo sapiens sapiens

23. Палеоантроп - это

- а) Homo erectus,
- б) Homo habilis,
- в) Homo sapiens Neandertalensis
- г) Homo sapiens sapiens

24. Выберите правильные ответы на вопрос. Кто способен эволюционировать?

- а) отдельный индивидуум;
- б) семьи людей;
- в) вид Homo sapiens;
- г) человеческое общество;
- д) популяции людей.

25. Выберите правильный ответ на вопрос. Кто впервые стал постоянно использовать орудия труда.

- а) австралопитеки;
- б) Homo habilis;
- в) Homo erectus;
- г) Homo sapiens Neandertalensis



ТЕСТОВЫЕ ВОПРОСЫ ПОВЫШЕННОЙ СЛОЖНОСТИ К КУРСУ «ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ»



1. Могут ли соматические мутации служить материалом эволюционного процесса? Обоснуйте свой ответ.
2. Приведите примеры неосознанного отбора, производимого человеком в популяциях диких животных, какие последствия он может иметь для видов прошедших через него?
3. Приведите примеры накапливающей роли искусственного отбора, почему этот феномен невозможен при естественном отборе.
4. Можно ли борьбу за существование рассматривать как прямую конкуренцию между видами по типу хищник-жертва?
5. Приведите примеры фенотипических различий особей одного вида сформированных стабилизирующим отбором и не связанных с изменением генотипа.
6. При дивергенции таксона чаще происходит дробление адаптивной зоны, а не ее качественное изменение, чем это можно объяснить?
7. Приведите примеры, подтверждающие гипотезу гласящую, что при параллельной эволюции преимущество получает медленнее эволюционирующая группа таксонов.
8. Корректно ли говорить о эволюционном преимуществе неспециализированных видов над узко специализированными? Обоснуйте свой ответ.
9. В чем заключается разница между аналогичными и гомологичными признаками? Назовите известные вам критерии гомологии.

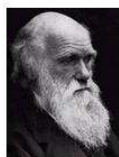
10. Можно ли использовать термин «онтогенез» для описания жизненных циклов одноклеточных эукариот?
11. Согласны ли вы с утверждением, что все стадии индивидуального развития организма эволюционируют независимо? Обоснуйте свой ответ.
12. Объясните эволюционный смысл появления имагинальных дисков у насекомых с полным превращением.
13. Объясните эволюционное значение явления неотении, приведите примеры.
14. Приведите доказательства антинаучности идей расовой неполноценности и социального дарвинизма.
15. Подвергается ли на данный момент человек естественному отбору? Приведите доказательства.



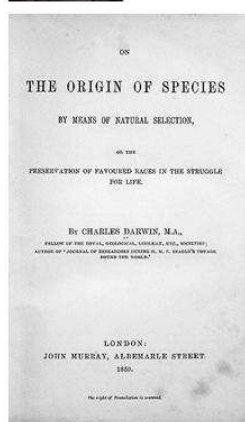
А.В. Марков

Происхождение и эволюция человека
Обзор достижений палеоантропологии, сравнительной генетики
и эволюционной психологии
Доклад, прочтенный в Институте Биологии Развития
РАН 19 марта 2009 г.

В этом году 12 февраля исполнилось 200 лет со дня рождения Дарвина, а 24 ноября будет 150-летие со дня выхода его главного труда «Происхождение видов». В этом труде Дарвин по стратегическим причинам не стал обсуждать вопрос о происхождении человека. Он лишь намекнул, что его теория «прольет свет» на эту проблему. Знаменитую дарвиновскую фразу о «пролитии света» приводят как пример одного из самых «скромных» высказываний в истории науки (или самых больших «недооценок», understatements). При этом она является и одним из самых удачных научных предсказаний. Свет действительно «был пролит», и за прошедшие 150 лет было получено огромное множество подтверждений идеи Дарвина о происхождении человека путем постепенной эволюции от общего предка с современными обезьянами.



Light will be thrown



«In the future I see open fields for far more important researches. Psychology will be securely based on the foundation already well laid by Mr. Herbert Spencer, that of the necessary acquirement of each mental power and capacity by gradation. Much light will be thrown on the origin of man and his history.»

«This is perhaps biology's greatest understatement»

Я расскажу о некоторых достижениях трех научных направлений, которые в последнее время вносят наибольший вклад в развитие представлений об антропогенезе. Это:

- 1) Палеоантропология,
- 2) Генетика (в широком смысле, включая сравнительную геномику и палеогеномику)
- 3) Эволюционная психология (тоже в широком смысле, включая этологию человека и других животных, экспериментальную психологию и т.д.).

Понятно, что в одном докладе невозможно рассмотреть подробно все факты и теории, связанные с антропогенезом. Поэтому многое придется опустить. Интересно, что сам Дарвин вообще не имел в своем распоряжении первых двух пунктов этого списка, а что касается третьего, то он фактически сам и начал закладывать его основы. Дарвин полагался на сравнительную анатомию и эмбриологию – и этого ему вполне хватило, чтобы убедительно обосновать свою теорию происхождения человека.

1. Достижения палеоантропологии

Дарвин прекрасно понимал, насколько неполна палеонтологическая летопись, и он даже не очень рассчитывал на то, что ископаемые остатки предков человека когда-нибудь будут найдены. Поэтому в своей книге «Происхождение человека и половой отбор» (изданной через 12 лет после «Происхождения видов») Дарвин ничего не говорит о палеоантропологии.

На самом деле в то время уже были найдены кости неандертальцев, но вне контекста, без других достоверных находок, их было очень трудно правильно интерпретировать. В конце концов даже Томас Гексли решил что это просто какие-то дикие, отсталые люди современного типа.

Но в 20 веке ситуация радикально изменилась. Было сделано множество великолепных находок, на основе которых сложилась сначала довольно стройная картина линейной эволюции гоминин: от австралопитеков произошел человек умелый, от него – архантропы, от них – палеоантропы, или неандертальцы, а от них – современные люди.

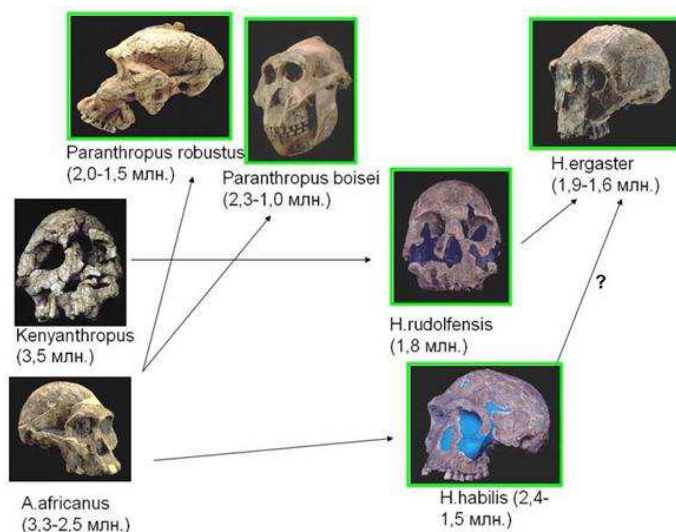


Однако в последние 15 лет произошел настоящий «прорыв» в палеоантропологии. Был открыт целый ряд новых ветвей эволюционного дерева гоминин, которое оказалось гораздо более разветвленным, чем считалось ранее. За последние 15 лет число описанных видов гоминин увеличилось вдвое. Новые данные во многих случаях заставили отказаться от прежних взглядов.

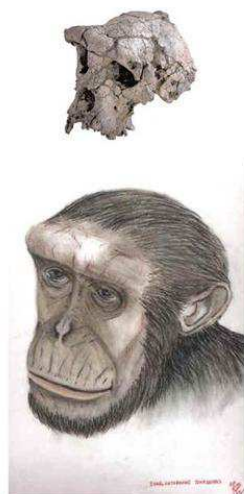
Во-первых, стало ясно, что эволюция гоминин вовсе не была линейной, она была скорее кустообразной. Во многих случаях одновременно существовало по три, четыре вида гоминин и может быть даже больше, в том числе на одной и той же территории. Нынешняя ситуация, когда существует только один вид *Homo sapiens* не является типичной. Она сложилась сравнительно недавно. Например, еще 40-50 тысяч лет назад на земле одновременно существовало, по-видимому, целых четыре вида людей: современный человек, неандерталец, реликтовые эректусы в Восточной Азии и карликовые люди с острова Флорес. Есть основания полагать, что сокращение разнообразия гоминин было связано с конкурентным вытеснением архаичных видов более продвинутыми, и в первую очередь современным человеком.

Эволюционное дерево гоминин обогатилось боковыми ветвями и разными альтернативными возможностями, как показано на этом слайде (5 из показанных видов могли жить одновременно в Африке; появился альтернативный сценарий происхождения *H. ergaster/erectus* от кениантропа и *H. rudolfensis*).

Фрагмент «древа» гоминин: тупиковые ветви и «альтернативные пути».



К числу важнейших недавно открытых форм относится: *Sahelanthropus tchadensis* (2001 год, озеро Чад, 6-7 млн лет назад). Эта форма в общем соответствует представлениям о том, как мог выглядеть общий предок человека и шимпанзе. По своему возрасту сахелантроп тоже подходит на эту роль, потому что его возраст примерно совпадает с молекулярно-генетическими данными о времени расхождения линий человека и шимпанзе.



Сахелантроп. 2001 г.
6-7 млн лет, оз. Чад

Две вещи особенно интересны у сахелантропа. Первое – это положение большого затылочного отверстия, которое сдвинуто вперед по сравнению с обезьянами, а это является признаком того, что он уже ходил на двух ногах, и поэтому позвоночник крепился к черепу не сзади а скорее снизу. Второй интересный момент состоит в том, сахелантроп жил не в открытой саванне, а в смешанном ландшафте, где открытые участки чередовались с лесными. Это отчасти противоречит старым представлениям о том, что переход к хождению на двух ногах был связан с адаптацией к жизни на открытых пространствах.

Другая важная находка - *Orrorin tugenensis* (2000 год, Кения, ок. 6 млн лет). Это тоже форма, близкая к общему предку человека и шимпанзе. Черепа нет, но по строению бедра опять-таки антропологи делают вывод о хождении на двух ногах. И орорин тоже жил не в саванне, а скорее в лесу.



Оррорин. 2000 г.
6 млн лет. Кения.

В целом на сегодняшний день стало ясно, что двуногость была свойственна гомининам изначально, то есть практически сразу после разделения линий человека и шимпанзе представители «нашей» линии, то есть трибы *Hominini*, уже ходили на двух ногах. И эта адаптация не была напрямую связана с жизнью на совершенно открытых пространствах.

Хожжение на двух ногах – исходное свойство (синопоморфия) гоминин

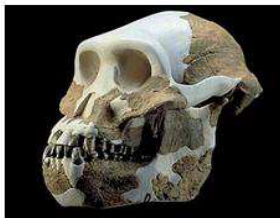


Бонобо



Существует целый ряд теорий, объясняющих происхождение двуногости, на которых я не имею возможности останавливаться. Для примера упомяну только недавнюю работу, в которой было показано, что больше всего напоминает человеческую походку манера орангутанов передвигаться по веткам на двух ногах, придерживаясь руками за другие ветки. То есть двуногое хождение, возможно, следует выводить не из манеры шимпанзе или горилл ходить, опираясь на костяшки пальцев, а из тех способов передвижения, которые сложились у наших предков еще на стадии жизни на деревьях .

Australopithecus afarensis, ок. 3-4 млн лет.



Вся ранняя эволюция гоминин происходила в Африке, здесь же появились примерно 4,2 млн лет назад первые представители рода *Australopithecus*.

Из недавних находок стоит упомянуть найденный в 2000 году в Эфиопии хорошо сохранившийся скелет юного афарского австралопитека (*Australopithecus afarensis*), скорее всего девочки трехлетнего возраста, жившей 3,3 млн лет назад.



- Находка подтвердила «функциональную дихотомию» строения афарских австралопитеков: весьма продвинутая, почти человеческая нижняя часть тела сочеталась с вполне обезьяньей верхней частью.
- Этот «обезьяний верх» одни исследователи интерпретируют просто как наследие предков, от которого австралопитеки еще не успели избавиться, другие — как свидетельство полудревесного образа жизни.

Zeresenay Alemseged, Fred Spoor, William H. Kimbel, Rene Bobe, Denis Geraads, Denne Reed, Jonathan G. Wynn. A juvenile early hominin skeleton from Dikika, Ethiopia // Nature. 2006. V. 443. P. 296-301.

Находка подтвердила «функциональную дихотомию» строения афарских австралопитеков: весьма продвинутая, почти человеческая нижняя часть тела сочеталась с вполне обезьяньей верхней частью. Этот «обезьяний верх» одни исследователи интерпретируют просто как наследие предков, от которого австралопитеки еще не успели избавиться, другие — как свидетельство полудревесного образа жизни.

Первооткрыватель австралопитеков Раймонд Дарт полагал, что это были активные охотники на павианов и других крупных животных. Новые данные показывают, что австралопитеки, конечно, вели совсем другой образ жизни и часто сами становились жертвами хищников, в том числе хищных птиц.

Австралопитеки часто становились жертвами хищников, в том числе хищных птиц

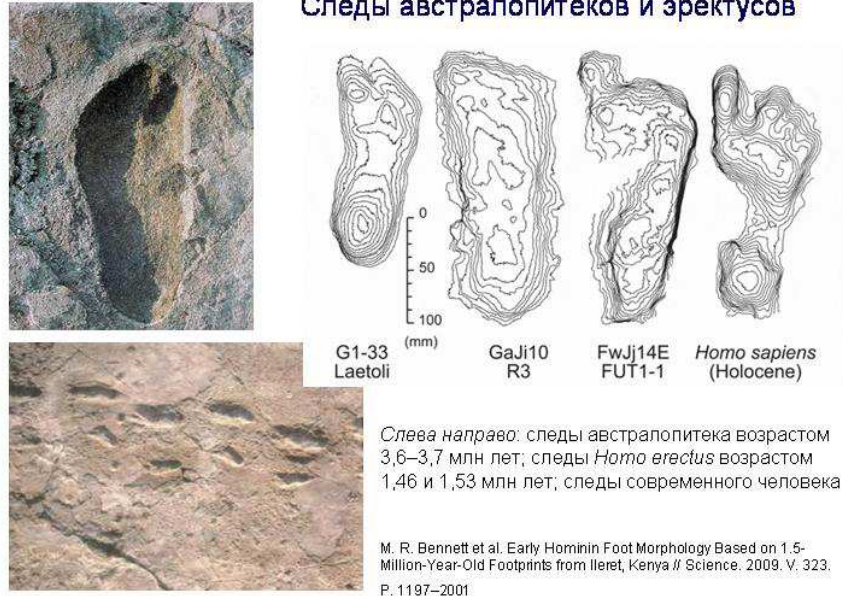


Череп мартышки, убитой венценосным орлом (слева) и череп ребенка из Таунгса со сходными повреждениями

Lee R. Berger. Predatory Bird Damage to the Taung Type-Skull of *Australopithecus africanus* Dart 1925 // American Journal of Physical Anthropology. 131: 166–168 (2006)

Походка у австралопитеков была почти такая же, как у современных людей, о чем свидетельствуют знаменитые отпечатки следов австралопитеков из Лаэтоли (сев. Танзания), возраст которых составляет около 3,6 млн лет.

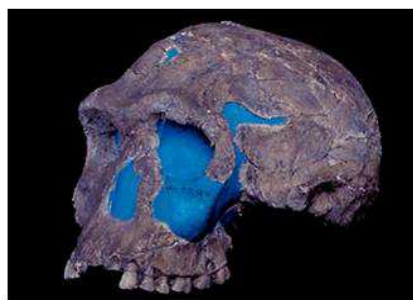
Следы австралопитеков и эректусов



В целом данные палеоантропологии показывают, что в период примерно от 6 до 1 млн назад, то есть в течение пяти миллионов лет в Африке жила и процветала довольно большая и разнообразная группа двуногих человекообразных обезьян, которые своей манерой передвижения на двух ногах сильно отличались от всех других обезьян. Однако по размеру мозга эти двуногие обезьяны не отличались от современного шимпанзе. И нет оснований предполагать, что они превосходили шимпанзе по своим интеллектуальным способностям.

Дарвин, ничего не зная об этих будущих находках, тем не менее написал в книге «Происхождение человека», что наши далекие предки скорее всего жили в Африке.

Примерно 2,4 миллиона лет назад в одной из линий этой группы двуногих обезьян наметилась новая эволюционная тенденция – а именно началось увеличение мозга. Первый представитель гоминин, у которого объем мозга превысил типичные для шимпанзе и австралопитеков 400-450 куб см., - это *Homo habilis*, который к тому же первым стал изготавливать простейшие каменные орудия.



***Homo habilis* (экз. KNM ER 1813, возраст 1.9 млн лет)**

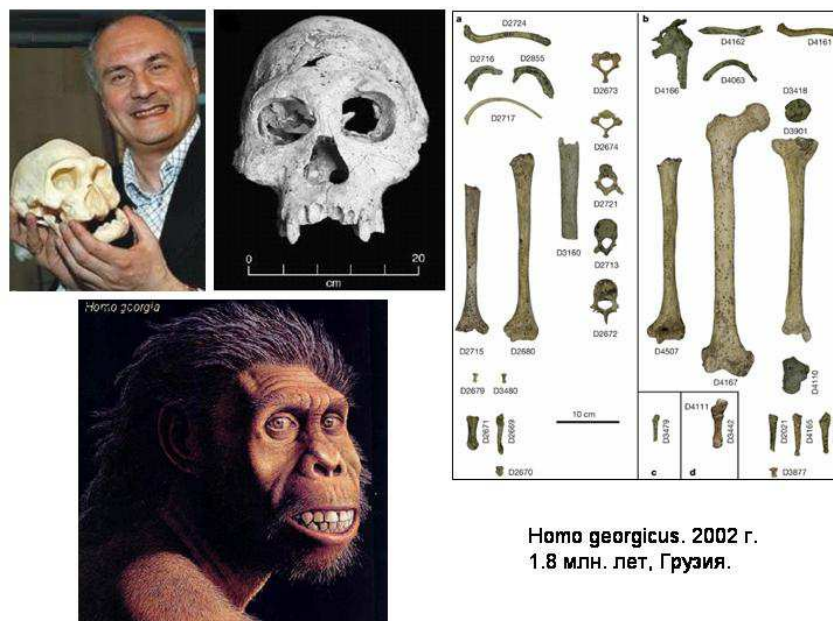


Олдувайское орудие

Современные обезьяны, между прочим, не способны изготовить такие орудия; даже самые талантливые из них, такие как знаменитый бонобо Канзи, добились лишь очень скромных успехов в этом, хотя экспериментаторы пытались их научить.

Размер головного мозга у хабилисов составлял в среднем 650 кубических сантиметров. Кроме увеличения мозга и появления каменных орудий, было еще третье изменение, которое состояло в том, что эти гоминины, по-видимому, начали включать в свой рацион мясо крупных мертвых животных, а свои каменные орудия они, возможно, использовали для раз-

делки туш или соскребания мяса с костей. Причем хабилисы не были охотниками на крупную добычу. Они были падальщиками, об этом свидетельствует, в частности, тот факт, что следы от каменных орудий на костях крупных травоядных идут поверх следов зубов крупных хищников. То есть хищники, конечно, первыми добивались до жертвы, а люди использовали остатки их трапез.



Следующий (второй) период роста мозга (и размеров тела) совпадает с увеличением доли мясной пищи в рационе (у *H. ergaster*, ранних африканских архантропов, которые появляются около 1,9 млн лет назад). Почему возросла доля мясной пищи? Возможно, *H. ergaster* научился охотиться на крупную и среднюю дичь, или он оставался падальщиком, и просто научился более эффективно конкурировать с другими падальщиками.

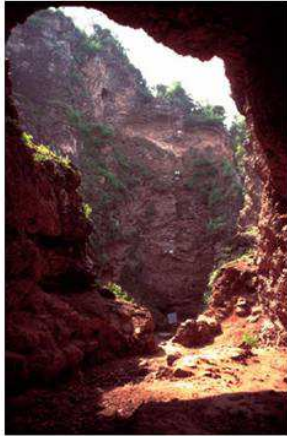
Именно в этот период люди впервые вышли за пределы родного континента. Об этом свидетельствуют недавние находки грузинских археологов. Они описали найденные в Грузии кости возрастом около 1,75 млн лет как относящиеся к отдельному виду людей *Homo georgicus*, причем этот вид по ряду признаков является промежуточным между хабилисами и эргастерами/эректусами. Впрочем, видовой статус этой формы не признается западными антропологами, которые рассматривают грузинского человека как раннего представителя эректусов или эргастеров – в зависимости от принятой классификации.

Так или иначе, начиная с 1,75 млн лет назад эректусы (в широком смысле) заселили обширные территории Евразии. Это была первая волна расселения людей за пределами Африки.

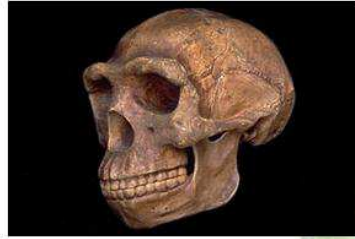
1,6 млн лет назад эректусы появляются на юго-востоке Азии, где они продержались очень долго – последние эректусы здесь доживали свой век, повидимому, всего лишь 50 тысяч лет назад.

1,3 млн лет назад эректусы объявляются в Северном Китае, в районе с гораздо более прохладным климатом, что говорит о хорошей приспособляемости. Здесь на 40 градусах северной широты местная форма эректусов, известная под названием синантропов, существовала вплоть до 400 тыс лет назад. Эти цифры я привожу в соответствии с новыми датировками, только что полученными при помощи нового радиометрического метода датирования, основанного на соотношении радиоактивных изотопов алюминия и бериллия в кристаллах кварца в пещерных отложениях (Синантроп стал древнее на 270 тысяч лет).

Синантроп



Место раскопок
в пещере Чжоукоудянь



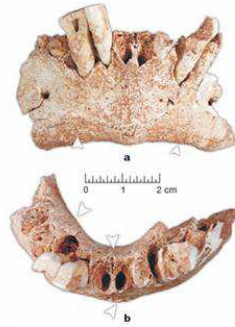
. Изоляция отдельных популяций архантропов на уединенных островах могла приводить к появлению карликовых видов людей, таких как *H. floresiensis*, остатки которого найдены в 2004 году на острове Флорес в Индонезии (Предками хоббитов могли быть люди из Дманиси).



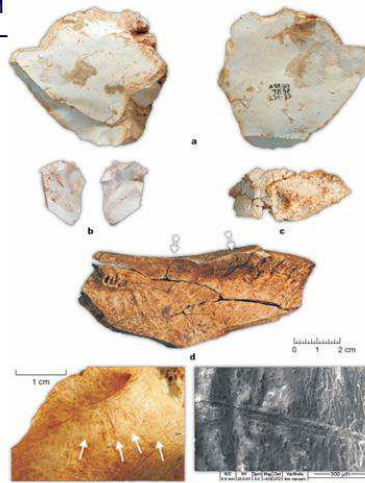
Homo floresiensis. 2004 г.
38-18 тыс. лет, о-в Флорес
(Индонезия).

Около 1,1-1,2 млн лет назад продвинутые потомки эректусов появляются и в Западной Европе. Эти люди, остатки которых найдены в Испании, описаны как особый вид *Homo antecessor*. По-видимому, они близки к общему предку неандертальцев и современных людей (см.: Люди пришли в Европу более миллиона лет назад).

Древнейшие люди в Западной Европе: *Homo antecessor*, 1.1 – 1.2 млн лет назад, Испания

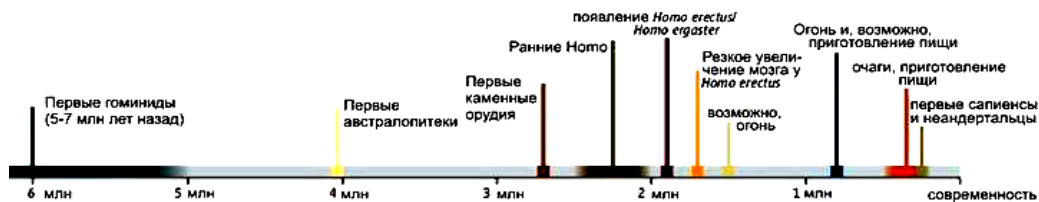


Фрагмент нижней челюсти



Каменные орудия и кости со следами обработки

Мозг и огонь

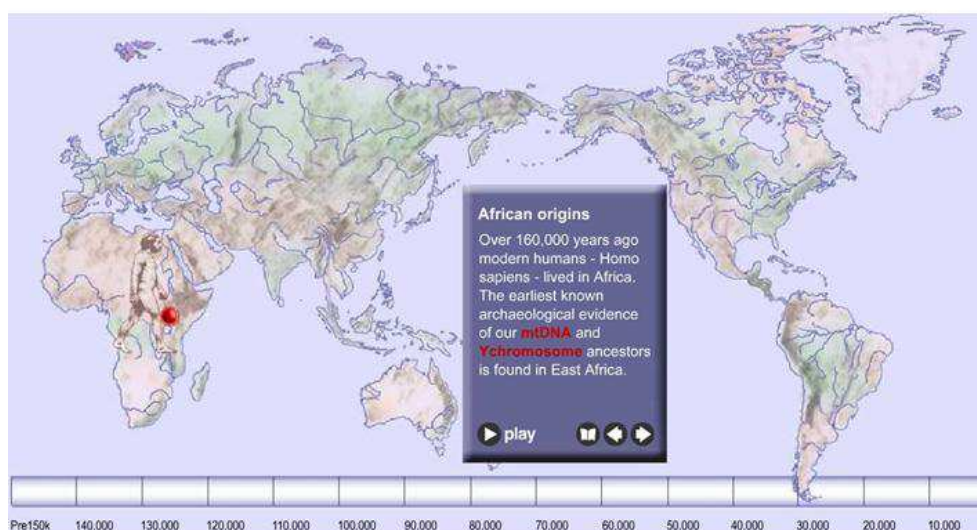


- Резкое увеличение мозга -> рост энергозатрат. Чем компенсировать?
- Ранние эректусы: рост доли мяса в рационе.
- Приготовление пищи на огне – один из способов повышения калорийности питания?
- Шимпанзе тратят на жевание в среднем 5 часов в сутки, а современные охотники-собиратели, готовящие пищу на огне, — только один час.
- Древнейшее *бесспорное* кострище обнаружено в Палестине и имеет возраст 790 тыс. лет.

Ann Gibbons. Food for thought // Science. 2007. V. 316. P. 1558–1560.

- Резкое увеличение мозга -> рост энергозатрат. На содержание мозга уходит 60% всей энергии, используемой новорожденным младенцем. У взрослых расходы снижаются до 25%, но и это непомерно много по сравнению с высшими обезьянами (8%). Чем компенсировать?
- Ранние эректусы: рост доли мяса в рационе.
- Возможно, следующим важным шагом стало приготовление пищи на огне. Это резко повышает качество и калорийность питания..
- Интересный факт: шимпанзе тратят на жевание в среднем 5 часов в сутки, а современные охотники-собиратели, готовящие пищу на огне, — только один час.
- Когда появился огонь? Древнейшее *бесспорное* кострище обнаружено в Палестине и имеет возраст 790 тыс. лет. Но есть и более древние, хотя и более спорные кострища в Африке возрастом свыше 1,5 млн лет. Эти кострища ассоциированы с костными остатками *Homo erectus*, однако не удалось пока доказать, что эректусы контролировали этот огонь, что это были не какие-то естественные пожары (см.: Хорошее питание – залог большого ума).

2. Достижения сравнительной генетики

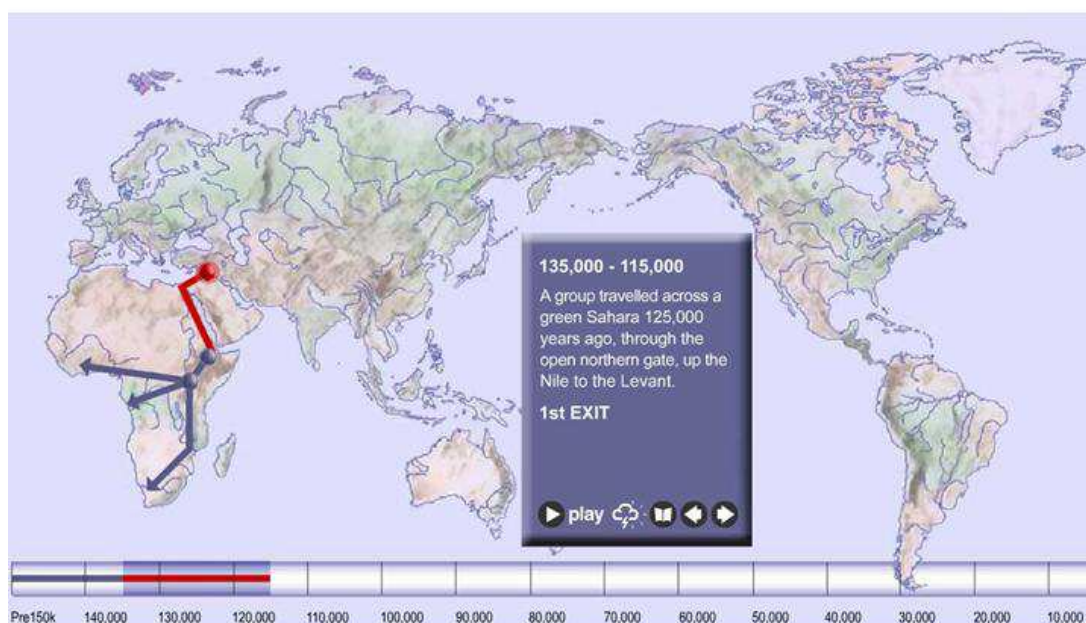


Источник: <http://www.bradshawfoundation.com/Journey/>

Сравнительный анализ митохондриальной ДНК и Y-хромосом современных людей показал, что человечество происходит от небольшой популяции, жившей в восточной Африке 160-200 тыс лет назад. Homo sapiens оказался молодым видом с очень низким уровнем генетического полиморфизма; генетические различия между расами оказались меньше, чем между разными особями шимпанзе из одной популяции (это результат «бутылочных горлышек» в ранней истории человечества).

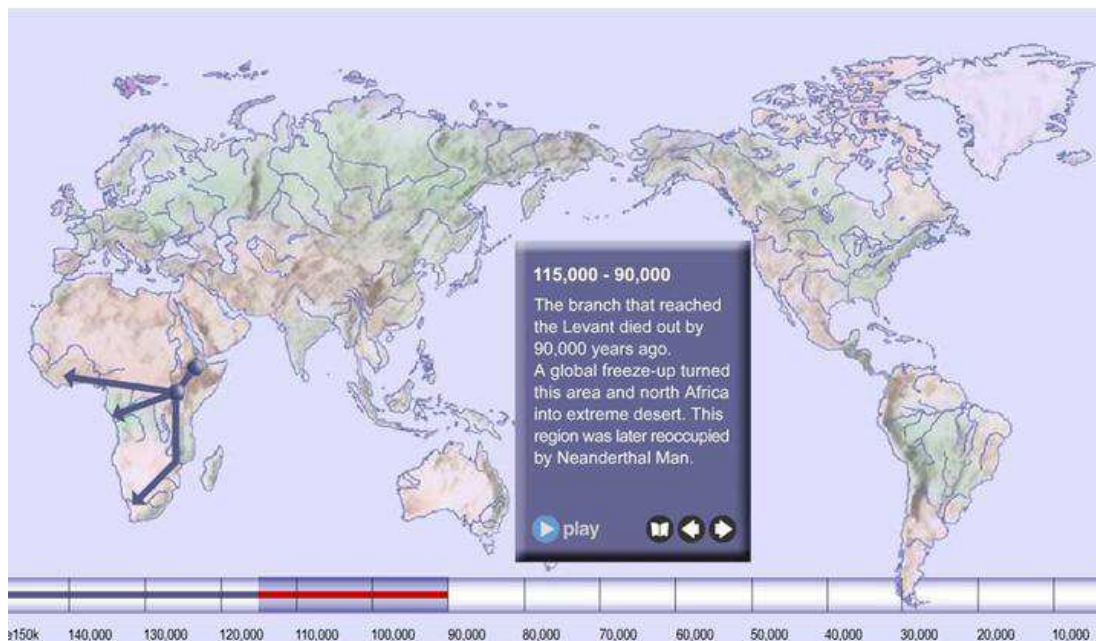
На основе генетических и археологических данных удалось восстановить пути расселения Homo sapiens и примерную хронологию событий. На этом сайте представлена очень хорошая серия карт, некоторые из которых я покажу. Предковая популяция нашего вида, судя по результатам анализа мтДНК, жила в Восточной Африке более 160 000 лет назад.

И очень интересно, что самые древние ископаемые остатки анатомически современных людей обнаружены как раз в этом районе и имеют как раз примерно такой возраст. Они были открыты в 1967 г на юге Эфиопии Ричардом Лики, однако возраст этих костей удалось точно определить лишь недавно. Оказалось, что этим черепам 195 тысяч лет

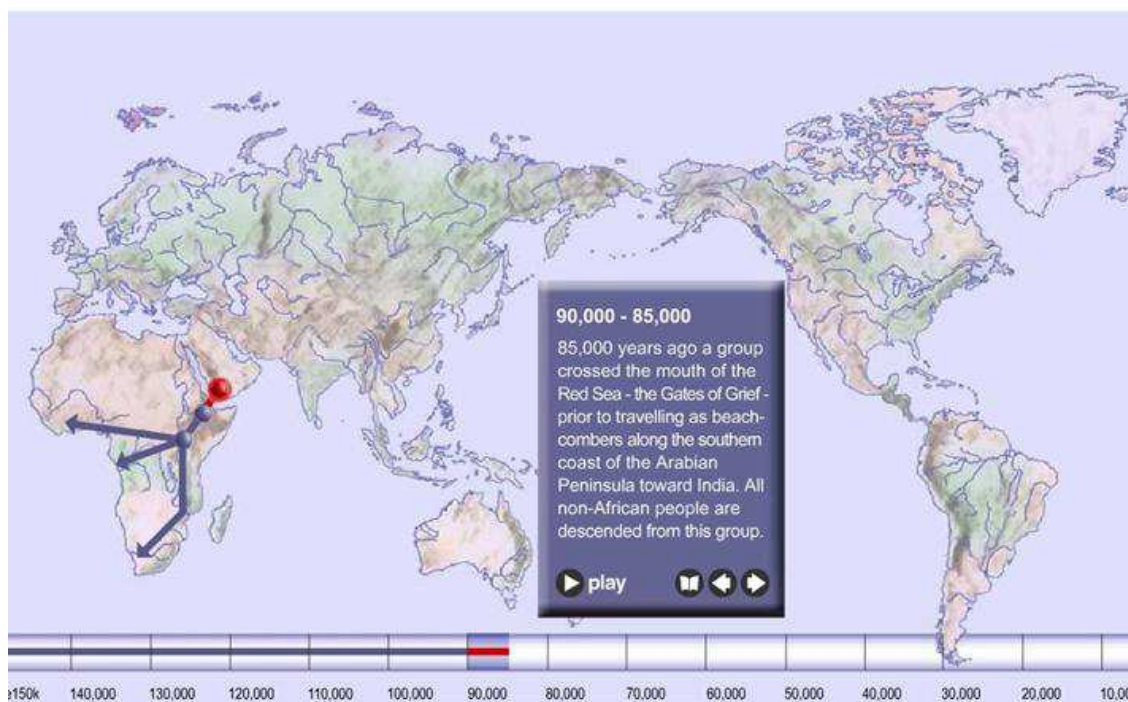


Древнейшие люди современного типа в культурном отношении ничем не превосходили современных им ранних неандертальцев из Европы. У тех и других была примерно одинаковая среднепалеолитическая каменная индустрия. Никаких характерных признаков «подлинно человеческой духовной культуры» у людей из Омо не было. Все это появилось намного позже.

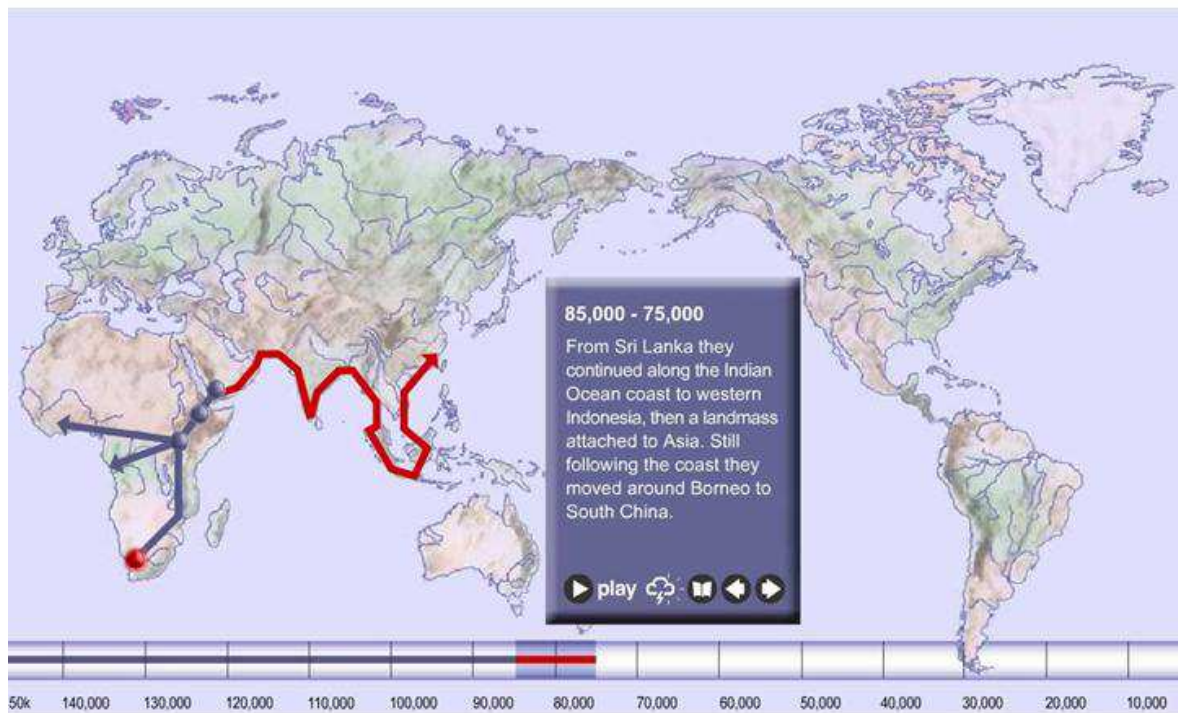
Первый выход сапиенсов из Африки – по археологическим данным – состоялся около 135-115 тыс лет назад.



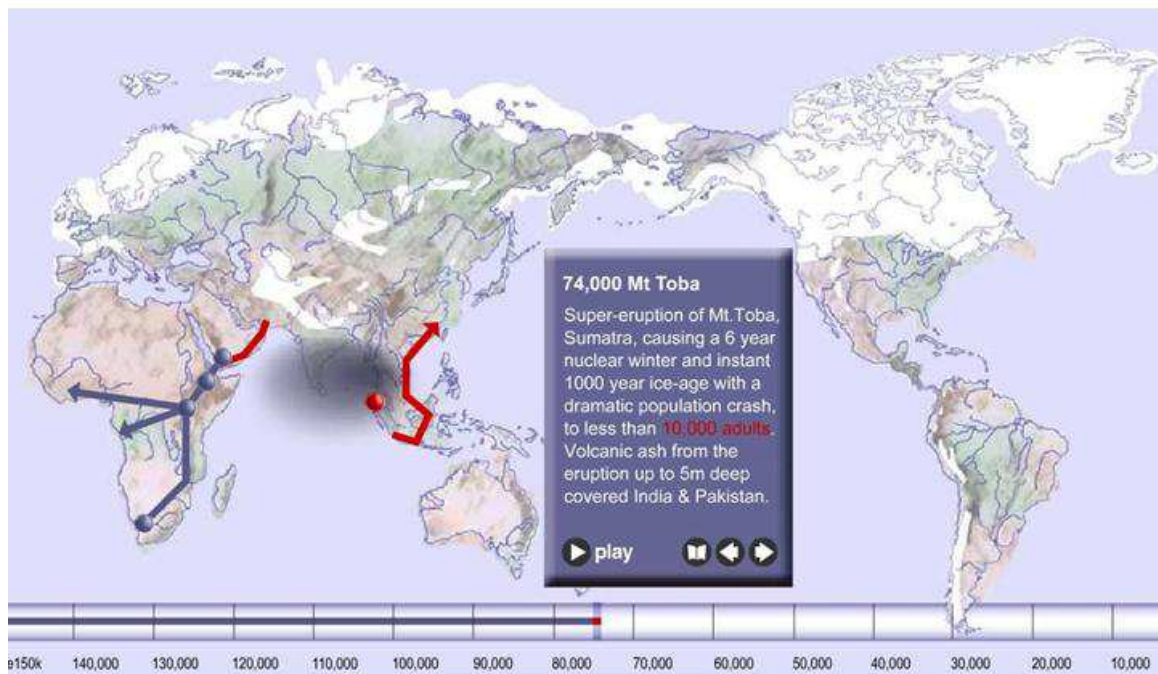
Первый выход не привел к далеко идущим последствиям, сапиенсы в Передней Азии вскоре исчезают.



90-85 тыс лет назад произошел второй выход сапиенсов из Африки. И от этой небольшой группы эмигрантов впоследствии произошло все внеафриканское человечество.



Люди расселялись сначала вдоль южного побережья Азии.



Около 74 000 лет назад произошло грандиозное извержение вулкана Тоба на Суматре, которое привело к ядерной зиме и резкому похолоданию, которое длилось несколько веков. Популяция людей резко сократилась.

Крайне интересно, что примерно в этот момент, по-видимому, произошло ключевое событие в культурной эволюции человека, в его «духовном развитии». В это время впервые в

большом количестве появляются украшения (ожерелья из продырявленных ракушек) и геометрические узоры, выцарапанные на камнях или скорлупе страусиных яиц.

Это считают признаком развития символического мышления и речи. Древние ожерелья составлялись не как попало, а из ракушек определенного размера и оттенка. Предполагают, что они играли роль символов, рассказывающих о статусе человека и его роде. Это, в свою очередь, предполагает существование довольно сложного, структурированного общества.

Украшения впервые получили широкое распространение в Южной Африке, в двух археологических культурах, возраст которых недавно удалось довольно точно определить при помощи оптико-люминисцентного датирования многочисленных проб грунта.

Выяснилось, что высокая культура впервые появилась около 72000 лет назад, просуществовала очень недолго - менее тысячелетия - и исчезла. После долгого перерыва она появилась снова около 65000 лет назад (Зарождение человеческой культуры в Африке проходило в два этапа).



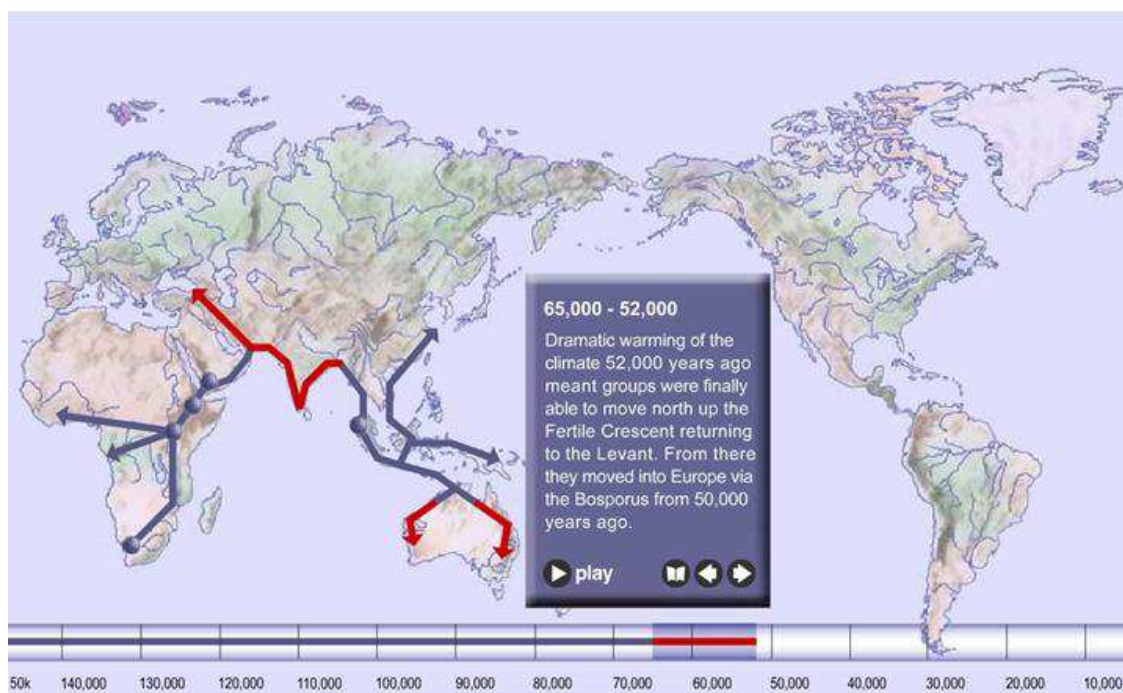
Древнейший костяной наконечник стрелы, культура Howieson's Poort, пещера Сибуду, Южная Африка, около 61 тыс. лет назад. Похожие наконечники в историческое время изготавливали бушмены.



Продырявленные ракушки, из которых делались ожерелья. Культура Still Bay, пещера Бломбос, 71 – 72 тыс. лет назад.



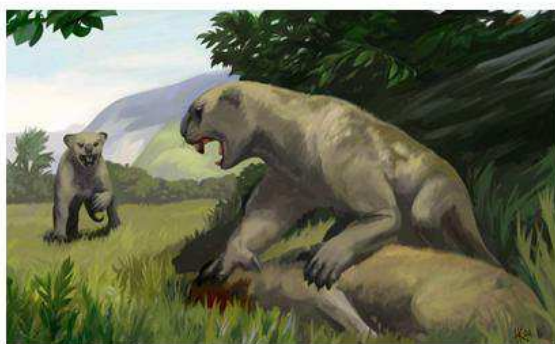
Бломбос. Геометрический узор на куске охры.



Тем временем расселение людей продолжалось. Люди проникают в Австралию. Кстати, сегодня уже практически общепризнано, что деятельность первобытных охотников в Ав-

стралии стала главной причиной массового вымирания фауны крупных сумчатых животных, которое произошло примерно 40 000 лет назад. Похоже на то, что древние австралийцы охотились путем выжигания растительности, что привело к истреблению многих животных и к опустыниванию больших территорий. До прихода человека в Австралии водилось много удивительных крупных сумчатых, таких как сумчатый лев, например. В Австралии экологическая катастрофа произошла около 40 000 лет назад.

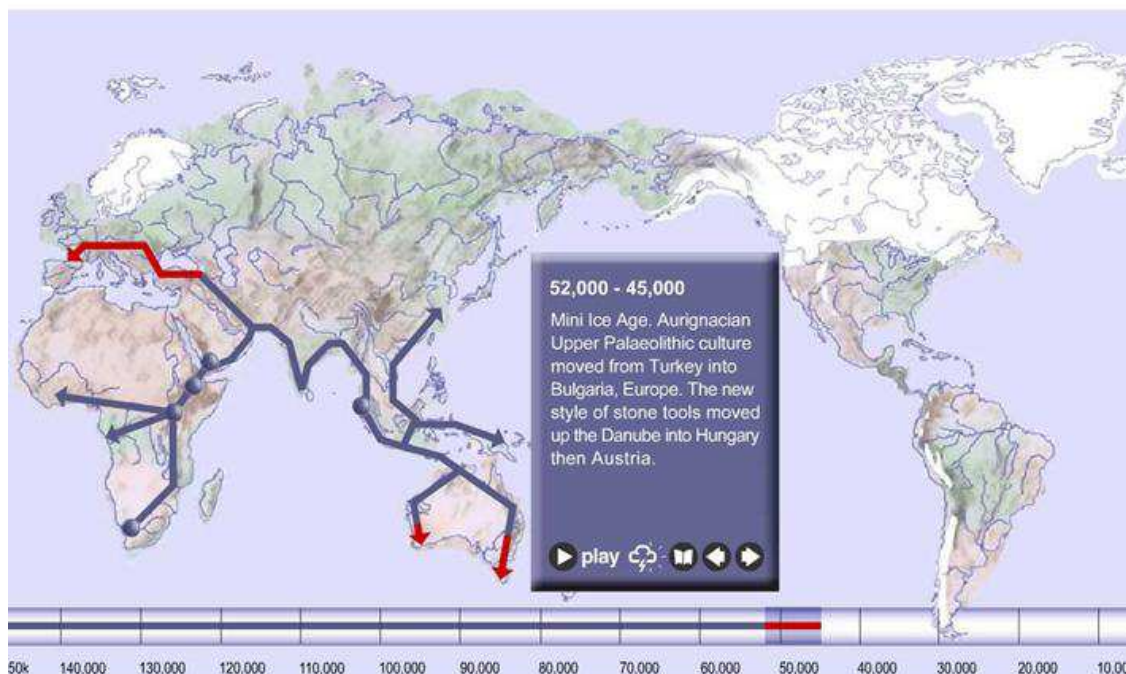
Много позже, около 12 000 лет назад, такая же катастрофа, связанная с очень быстрым истреблением почти всех крупных животных, произошла в Северной и Южной Америке – вскоре после того, как там появились люди



Один из самых ярких и необычных представителей плейстоценовой фауны Австралии — сумчатый лев *Thylacoleo*. Австралийская мегафауна истреблена первобытными охотниками около 40 000 лет назад.



Наконечники копий культуры Кловис – оружие, которым около 12 000 лет назад была истреблена мегафауна в обеих Америках.



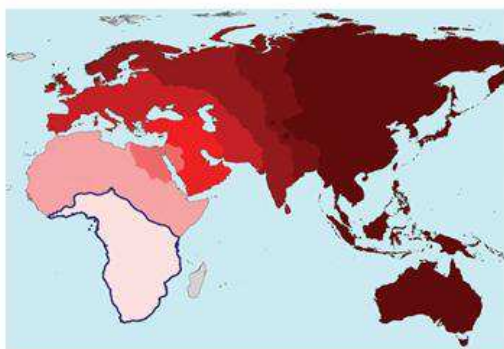
Следующее важное событие – приход сапиенсов в Европу, населенную неандертальцами. Надо сказать, что в последние годы быстро развиваются методы радиоуглеродного датирования. Это позволило уточнить датировку событий, связанных с заселением сапиенсами Европы.

Вот эти новые даты:

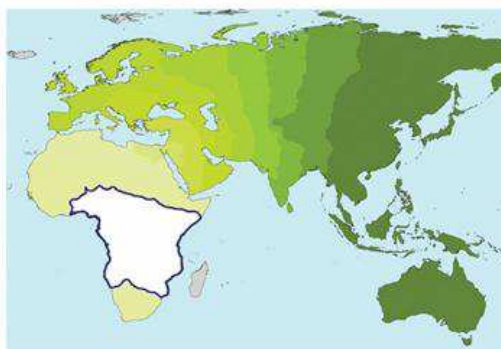
- Колонизация Центральной и Западной Европы: 46–41 тыс. лет назад

- Скорость продвижения: 400 м в год
- Двумя путями: вдоль Средиземноморского побережья и по долине Дуная
- Совместное проживание с неандертальцами в большинстве районов: не более 6000 лет, на западе Франции – 1000-2000 лет.
- Начало эпохи Ориньяк, когда появляется пещерная живопись: 41000 лет назад

Расселяясь из Африки, сапиенсы постепенно теряли разнообразие



Изменчивость размеров черепа по мере удаления от области происхождения современного человека в Африке (последняя выделена белым и околорена синей линией). Последовательно более темными контурами показана утеря первоначальной изменчивости.



Генотипическая изменчивость по мере удаления от области происхождения современного человека в Африке

Manica A., Amos W., Balloux F., Hanihara T. The effect of ancient population bottlenecks on human phenotypic variation // Nature. 2007. V. 448. P. 346–348

Теория Африканской прародины *Homo sapiens* подкрепляется данными по распределению морфологической и генетической изменчивости. Чем дальше от района происхождения, тем ниже и та, и другая изменчивость. Это было показано и на краниологическом материале – изучали изменчивость формы черепа, и на генетическом. Расселяясь из Африки, наши предки постепенно теряли и морфологическое, и генетическое разнообразие.

Ареал неандертальцев



Темно-серым показаны прежние представления о распространении неандертальцев, основанные на морфологии найденных костей; светло-серым — расширение ареала на восток, основанное на генетическом анализе костей из пещеры Окладникова. Кругами отмечены точки, где в ископаемых костях установлено присутствие мтДНК неандертальского типа (Krause et al. Neanderthals in central Asia and Siberia // Nature, 2007).



Неандертальский мальчик из грота Тешик-Таш. Реконструкция М. М. Герасимова.

Успехи палеогеномики уже позволяют делать кое-какие генетические выводы не только о сапиенсах, но и о неандертальцах. Недавно благодаря палеогеномике удалось доказать, что ареал неандертальцев простирался весьма далеко на восток. Из костей, найденных в

пещере на Алтае, была выделена мтДНК, и она оказалась явно неандертальской. Более того, это исследование показало, что неандертальцы, как и сапиенсы, тоже имели низкий уровень генетического разнообразия (Палеогенетические данные расширили ареал неандертальцев на 2000 км на восток). Это свидетельствует о том, что неандертальцы, как и сапиенсы, проходили через «бутылочные горлышки» - периоды резкого снижения численности, за которыми следовали периоды быстрой экспансии. Последний общий предок неандертальцев и современных людей, судя по генетическим данным, жил около 600-800 тысяч лет назад.

Неандертальцы были рыжими и светлокожими



У неандертальцев обнаружена мутация в гене меланокортинового рецептора (MC1R), частично выводящая рецептор из строя. У современных европейцев рыжеволосость и светлокожесть связаны с другими, хотя и аналогичными по результату, мутациями данного гена.

Многие генетические данные, в том числе новейшие данные по геному неандертальца, свидетельствуют против гипотезы о том, что вышедшие из Африки сапиенсы скрещивались с другими видами людей, населявших Европу и Азию. Однако есть и такие данные, которые указывают на возможность такой гибридизации.

Одним из сторонников этой точки зрения является Алан Темплтон из Мичиганского университета. Он справедливо полагает, что по одному-единственному участку генома (например, по мтДНК) нельзя делать окончательные выводы об эволюции и истории расселения человечества. Для таких выводов необходим комплексный анализ многих разных участков генома.

По данным Темплтона, разные участки ДНК сохранили следы разных событий в истории человечества. Общая картина хорошо совпадает с той, которая реконструируется по данным археологии. Три участка ДНК сохранили следы древнейшей волны выхода из Африки около 1,9 млн лет назад. Фактически это означает, что в наших жилах течет кровь древних азиатских архантропов! Семь участков ДНК свидетельствуют о втором исходе из Африки около 0,65 млн лет назад (ашельская экспансия). Представители этой волны — тоже наши прямые предки. Наконец, еще пять участков ДНК (в том числе мтДНК и Y-хромосома) подтверждают третий исход из Африки около 100 тыс. лет назад (Древнейшая история человечества пересмотрена).

Более того, данные Темплтона показывают, что обмен генами между евразийскими и африканскими популяциями наших предков практически никогда не прекращался, хоть и был сильно затруднен большими расстояниями. Получается, что древнее человечество вовсе не было совокупностью изолированных популяций — оно было относительно единым на протяжении двух последних миллионов лет! Надо сказать, что статьи Темплтона, конечно, очень резко контрастируют с господствующими сегодня взглядами.

Белок-кодирующие гены в эволюции гоминин изменились очень мало.

Интересные исключения:

- *FOXP2* (связан с речью)
- *ASPM*, *Microcephalin* (связаны с ростом мозга)

Сравнительный анализ генома человека и других приматов (шимпанзе, макака резуса) показал, что в ходе антропогенеза белок-кодирующие гены изменились довольно мало. Среди тех, генов, которые менялись под действием отбора, повышена доля генов, имеющих отношение к иммунитету, межклеточным взаимодействиям и передаче сигналов. По-видимому, молекулярная эволюция приматов вообще и гоминин в частности имела очень неравномерные темпы, то есть периоды быстрых изменений чередовались с периодами стабильности.

Из числа белок-кодирующих генов, которые заметно изменились в ходе эволюции гоминин, особый интерес представляет ген *FOXP2*, связанный с речью. Человеческий белок, кодируемый этим геном, отличается от шимпанзинового аналога двумя аминокислотами (что немало), и при этом известно, что мутации в гене *FOXP2* могут приводить к серьезным нарушениям речи. Это позволило предположить, что замена двух аминокислот как-то связана с развитием способности к произнесению членораздельных звуков. Крайне интересно, что у неандертальца ген *FOXP2*, как недавно выяснилось, был точно такой же, как у современного человека. Это можно рассматривать как аргумент в пользу того, что неандертальцы владели речью хотя бы в каком-то виде. Но, конечно, нужно помнить, что ген *FOXP2* – это не «ген речи», он связан по-видимому со способностью к быстрым координированным движениям определенных мышц, например, у певчих птиц этот же самый ген связан с пением: его экспрессия резко снижается во время пения в тех отделах мозга, которые отвечают за пение.

Интересны также гены *ASPM* и *microcephalin*. В них обнаружены следы действия позитивного отбора, и эти гены связаны с развитием мозга (поскольку известно, что мутации в них приводят к микроцефалии). Показано, что белок *ASPM* замедляет превращение эмбриональных стволовых нейроэпителиальных клеток в нейроны. Иными словами, клетки — предшественники нейронов в присутствии *ASPM* успевают поделиться большее число раз, прежде чем превратятся в нейроны. Таким образом, закрепление мутаций в этих генах могло быть связано с ростом мозга.

С геном микроцефалин связан еще один очень интересный факт. Было показано, что самая распространенная группа близкородственных аллелей гена *microcephalin* появилась в человеческой популяции всего 37 000 лет назад и очень быстро распространилась — очевидно, под действием отбора. По-видимому, эта группа аллелей, которую обозначают буквой D, давала какое-то важное преимущество своим носителям. Эти D-аллели происходят от одного «предкового» гена, который появился в человеческой популяции 37 000 лет назад. При этом между D-аллелями и всеми остальными аллелями обнаружилось очень глубокие различия. Получается, что общий предок всех носителей не-D-аллелей жил около миллиона лет назад, а общий предок носителей D- и не-D-аллелей — около 1,7 млн лет назад.

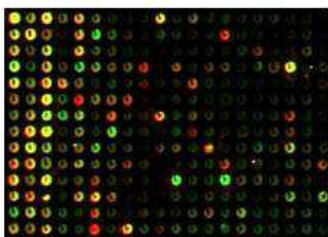
По-видимому должны были существовать две изолированные популяции. В одной из них закрепились D-аллели, в другой — не-D-аллели.

Что произошло потом с этими двумя популяциями? Может быть, они просто объединились и смешались. Но тогда в человеческом геноме должно быть множество генов с такой же генеалогией, как у гена *microcephalin*. Этого не наблюдается. Либо же сапиенсы 37 000

лет назад получили полезный аллель D в результате эпизодического скрещивания с какими-то другими людьми. Именно этот вариант авторы считают наиболее вероятным.

Кто были эти «другие люди»? Естественно предположить, что это были неандертальцы, с которыми наши предки в то время проживали на одной территории в Европе и, возможно, в западной и центральной Азии. Правда, в неандертальском геноме, который сейчас пытаются прочесть, D-аллель микроцефалинового гена не обнаружен, но это еще нельзя рассматривать как опровержение гипотезы о неандертальском происхождении D-аллелей (они могли быть заимствованы у азиатских неандертальцев, геномы которых не известны) (Получено генетическое подтверждение скрещивания наших предков с неандертальцами).

Нужно иметь в виду, что вышедшие из Африки сапиенсы были чужаками в Евразии, заселенной древними представителями человеческого рода. И эти коренные жители Евразии наверняка были в чем-то лучше приспособлены к местным условиям. И сапиенсы, если они все-таки скрещивались с аборигенами, вполне могли позаимствовать у них какие-то полезные гены.



Эволюция человека сопровождалась изменением активности генов-регуляторов

Сравнение уровня активности 907 генов в клетках печени у людей, шимпанзе, орангутанов и макаков-резусов позволило выявить ряд генов, активность которых у человека повышена.

Среди этих генов 30% составляют транскрипционные факторы. Среди генов, активность которых повышена у шимпанзе, транскрипционных факторов менее 5%..

Особенно сильные изменения уровня экспрессии генов – в клетках мозга

Yoav Gilad, Alicia Oshlack, Gordon K. Smyth, Terence P. Speed, Kevin P. White. Expression profiling in primates reveals a rapid evolution of human transcription factors // *Nature*. 2006. V. 440. P. 242-245

Но в целом, как я уже говорил, белок-кодирующие гены в ходе антропогенеза изменились мало.

Однако произошли заметные изменения в некоторых регуляторных последовательностях, а также в уровне экспрессии многих генов, особенно генов транскрипционных факторов, регулирующих экспрессию других генов.

Так, сравнение уровня активности 907 генов в клетках печени у людей, шимпанзе, орангутанов и макаков-резусов позволило выявить ряд генов, активность которых у человека резко повышена по сравнению с другими приматами. Среди этих генов 30% составляют транскрипционные факторы. Среди генов, активность которых повышена у шимпанзе, транскрипционных факторов менее 5%. Вероятно, изменение активности генов-регуляторов сыграло большую роль в эволюции именно человеческой линии

Сильно изменилась активность многих генов, экспрессирующихся в клетках мозга. В ходе антропогенеза произошла псевдогенизация (то есть необратимая «поломка») ряда генов, в том числе связанных с обонянием и работой иммунной системы.

На этом я закончу краткий обзор генетических данных и перейду к последней теме моего доклада – а именно к достижениям эволюционной психологии.

4. Достижения эволюционной психологии

Предсказания Дарвина имеют обыкновение сбываться. В полной мере это относится к высказыванию из заключительной главы «Происхождения видов»: «*В будущем, я предвижу, откроется еще новое важное поле исследования. Психология будет прочно основана (...) на необходимости приобретения каждого умственного качества и способности постепенным путем*».

Идеи Дарвина во многом опередили свое время. Из всех эволюционных идей именно идея о биологическом, эволюционном происхождении человеческой психики вызывала и продолжает вызывать самое ожесточенное сопротивление и у широкой публики, и у религиозных деятелей, и даже у многих ученых. Человеку трудно избавиться от врожденной склонности к дуализму, то есть к проведению непроходимой грани между материальной и так называемой духовной сферой.

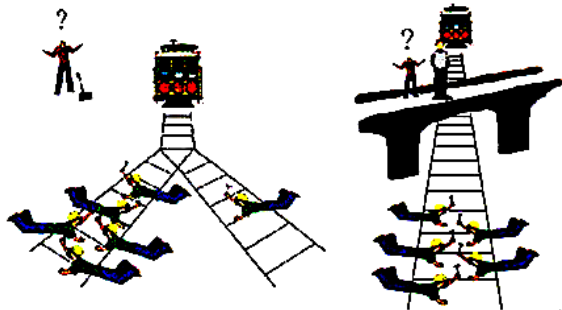
Очень трудно избавиться от чувства собственной важности и уникальности. Если уж Земля оказалась не центром Вселенной, и человек – не венец творения, то пусть он будет хотя бы существом, которое освободилось от власти слепых сил природы и приобрело свои высшие психические качества каким-то иным путем (Неприятие научного знания уходит корнями в детскую психологию).

Несмотря на это мощное сопротивление, эволюционный подход все-таки стал доминирующим в научной психологии и этологии человека. Однако ученым, работающим в этом направлении, приходится активно отстаивать свои позиции от всевозможных нападок, и отголоски этой борьбы проникают даже на страницы самых уважаемых научных журналов.

Вот, например, какое заявление недавно пришлось сделать редакции журнала Nature в ответ на антиэволюционные выступления американских политиков: «*и тело, и разум человека произошли путем эволюции от более ранних приматов. Способ человеческого мышления свидетельствует о таком происхождении столь же убедительно, как и строение и работа конечностей, иммунной системы или колбочек глаза. Это относится не только к механизму работы нейронов, но и к различным аспектам нашей морали*» (Evolution and the brain (Editorial) // Nature. 2007. V. 447. P. 753) (см.: Человек не был создан по образу Божию).

В последнее время быстро накапливаются факты, свидетельствующие о том, что даже самые «высшие» проявления нашей психики, такие как мораль, имеют вполне материальную основу; что соответствующие психологические механизмы возникли в результате биологической эволюции. Хотя никто не отрицает роль воспитания и культурного наследования.

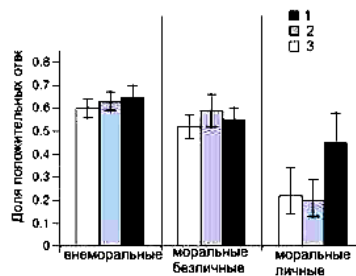
У людей с двусторонним повреждением вентромедиальной префронтальной коры (ВМПК) исчезает способность испытывать сопереживание и чувство вины, при полном сохранении интеллекта и всех остальных ментальных функций.



В ситуациях, требующих разрешения острого конфликта между разумом и эмоциями («моральные личные» ситуации), люди с двусторонним повреждением ВМПК (1) решали дилемму в пользу разума («максимальное совокупное благо»), а не эмоций (сочувствия, чувства вины) намного чаще, чем здоровые (3) и чем те, у кого повреждены другие отделы мозга (2).

Michael Koenigs, Liane Young, Ralph Adolphs, Daniel Tranel, Fery Cushman, Marc Hauser, Antonio Damasio. Damage to the prefrontal cortex increases utilitarian moral judgements // Nature, 2007.

Два примера моральной дилеммы: 1) перевести ли стрелку, чтобы спасти пятерых, пожертвовав одним? 2) Столкнуть ли человека на рельсы, чтобы спасти пятерых?



Например, выявляются конкретные области мозга, отвечающие за те или иные аспекты наших моральных суждений. В частности, обнаружилось, что у людей с двусторонним повреждением вентромедиальной префронтальной коры исчезает способность испытывать сопереживание и чувство вины, при полном сохранении интеллекта и всех остальных функций мозга. Эти люди на сознательном уровне прекрасно отличают добро от зла, но на практике отсутствие эмоциональной составляющей в механизме формирования моральных суждений приводит к характерным искажениям, отклонениям в работе этого механизма. Такие люди выносят моральные суждения только на основе холодного расчета: какой из двух вариантов в итоге даст максимум пользы и минимум вреда. Здоровые люди учитывают еще и свои эмоции (Выявлен отдел мозга, отвечающий за эмоциональную составляющую морально-этических оценок).

Подобные факты говорят о существовании материальной, нейробиологической основы у человеческой духовности. Но чтобы говорить об эволюции этих особенностей психики, нужно доказать, что они имеют хотя бы отчасти наследственную, генетическую природу, и что они подвержены изменчивости и поэтому на них может действовать отбор.

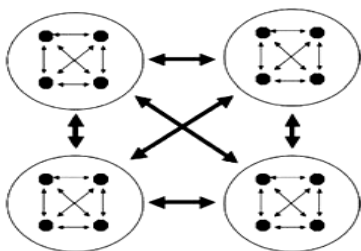
Такие исследования тоже проводятся и дают интересные результаты. Например, при помощи близнецового анализа и других методов было недавно показано, что в значительной мере от генов, а не от воспитания, зависят, например, такие наши качества, как доверчивость, благодарность (David Cesarini, Christopher T. Dawes, James H. Fowler, Magnus Johannesson, Paul Lichtenstein, Vjörn Wallace. Heritability of cooperative behavior in the trust game (весь текст в свободном доступе) // PNAS, March 11, 2008. V. 105. № 10. P. 3721–3726.), склонность к кооперации, «стремление к равенству» (эгалитаризм) (Wallace B., Cesarini D., Lichtenstein P., Johannesson M. Heritability of ultimatum game responder behavior // Proc. Natl Acad. Sci. USA. 2007. V. 104. P. 15631–15634) и даже отчасти политические взгляды (Martin et al., 1986. Transmission of social attitudes) (Доверчивость и благодарность - наследственные признаки; Политические убеждения зависят от пугливости).

Именно в последние годы впервые удалось получить надежные статистические доказательства существования генетической основы таких вещей. Конечно, от воспитания тоже много зависит, но и генетическую составляющую самых сложных наших психических проявлений тоже нельзя уже не принимать в расчет (Гены управляют поведением, а поведение - генами).

Дарвин предполагал, что «нравственное чувство» человека основано на инстинктах, развившихся у наших предков в связи с общественным образом жизни. Эта идея сегодня подтверждается множеством фактов.

Эволюционные корни альтруизма и кооперации

- Родственный отбор (помогая родственникам, способствуешь распространению собственных генов)
- Реципрокный альтруизм (ты мне – я тебе)
- Непрямая реципрокность (совершая благородные поступки, повышаешь свою репутацию)
- Острая межгрупповая конкуренция – стимул для развития внутригрупповой кооперации



Модель «вложенного перетягивания каната». Члены группы соревнуются друг с другом за свою долю общественного пирога. Размер пирога, в свою очередь, зависит от успешности группы в соревновании с другими группами. В этой ситуации чем острее межгрупповая борьба, тем выгоднее становится кооперация и альтруизм внутри группы.

H. Kern Reeve, Bert Hölldobler. The emergence of a

Огромную роль в жизни человеческих коллективов играет кооперация и альтруизм. Эти явления очень широко распространены в природе и встречаются даже у бактерий. Разра-

ботан целый ряд теорий, объясняющих развитие альтруизма в ходе эволюции. Среди них можно упомянуть теории родственного отбора, реципрокного альтруизма, непрямой реципрокности. Кроме того, ряд моделей, основанных на теории игр, подчеркивает то обстоятельство, что внутригрупповая кооперация должна особенно сильно развиваться в условиях острой межгрупповой конкуренции. При этом, естественно, кооперация и альтруизм оказываются направленными только на «своих» то есть на членов своей группы. Обратной стороной такого внутригруппового альтруизма становится так называемый парохиализм – враждебность к чужакам.

Парохиальный альтруизм: преданность «своим» в сочетании с враждебностью к «чужим»

- Развитию внутригрупповой кооперации и альтруизма способствует острая межгрупповая конкуренция
- Межгрупповая конкуренция обостряется при резко неравномерном распределении дефицитного ресурса
- Переход гоминин от питания фруктами и насекомыми к питанию падалью в саванне – это переход к использованию ресурса, распределенного в высшей степени неравномерно. Предпосылки для резкого обострения межгрупповой конкуренции.
- Альтруизм у людей развился под влиянием частых межгрупповых конфликтов? (Choi J. K., Bowles S. The coevolution of parochial altruism and war // Science. 2007. V. 318. P. 636–640)

Многие эволюционные психологи считают, что альтруизм у людей изначально развивался в комплексе с парохиализмом. То есть самые лучшие наши качества – доброта, альтруизм, взаимопомощь – изначально были неразрывно связаны с самыми плохими нашими качествами – в том числе со склонностью к межгрупповым конфликтам, войнам, с враждебностью ко всем, кто не с нами, кто непохож на нас, по-другому себя ведет и так далее.

Возможно, ключевую роль в развитии парохиального альтруизма у ранних представителей рода Ното сыграл переход к питанию падалью в африканской саванне.

- Известно, что межгрупповая конкуренция обостряется при резко неравномерном распределении дефицитного ресурса

- Переход гоминин от питания фруктами и насекомыми к питанию падалью в саванне – это как раз и был переход к использованию ресурса, распределяющегося в пространстве и времени в высшей степени неравномерно. Это могло создать предпосылки для резкого обострения межгрупповой конкуренции между коллективами древних людей.

Гипотеза о том, что альтруизм у людей развивался в комплексе с парохиализмом (Choi J. K., Bowles S. The coevolution of parochial altruism and war // Science. 2007. V. 318. P. 636–640) косвенно подтверждается результатами психологических экспериментов, в ходе которых было показано, например, что у маленьких детей альтруизм и парохиализм развиваются практически одновременно, примерно в возрасте 5-7 лет, причем у мальчиков и парохиализм, и альтруизм по отношению к «своим» выражены сильнее чем у девочек. Это вполне понятно с эволюционной точки зрения, поскольку в первобытном обществе мужчины гораздо больше проигрывали от поражения в межгрупповых конфликтах, чем женщины, и больше выигрывали в случае победы (Ernst Fehr, Helen Bernhard, Bettina Rockenbach. Egalitarianism in young children // Nature. 2008. V. 454. P. 1079–1083). Поэтому у мужчин и внутригрупповая кооперация, и враждебность к чужакам должны были развиваться сильнее (см.: Альтруизм у детей связан со стремлением к равенству).

Еще одно исследование показало, что люди чаще избирают лидерами женщин, когда существует опасность конфликтов внутри группы. Межгрупповая конкуренция, напротив, способствует выдвижению лидеров-мужчин. Это может быть связано с врожденными различиями женской и мужской психики, которые, в свою очередь, развились из-за того, что ре-

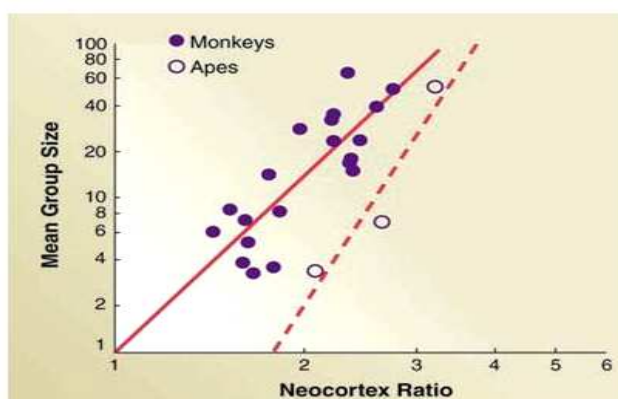
продуктивный успех мужчин в первобытных коллективах сильнее зависел от исхода межгрупповых конфликтов, а успех женщин сильнее зависел от благополучного разрешения внутригрупповых проблем. (Mark Van Vugt, Brian R. Spisak. Sex Differences in the Emergence of Leadership During Competitions Within and Between Groups // Psychological Science. 2008. V. 19. P. 854–858).

Дарвин, как известно, разработал теорию полового отбора, которая сильно опередила свое время и не была понята современниками. Только в 20 веке научное сообщество оценило всю мощь этой теории. В последние годы получены подтверждения возможной роли полового отбора в развитии многих особенностей человеческого разума и поведения (от речи до чувства юмора).

Обычно в таких исследованиях речь идет о проверке тех или иных проверяемых следствий, вытекающих из эволюционных моделей. Например, человеческие языки содержат гораздо больше слов, чем необходимо для полноценного общения. Есть гипотеза, согласно которой избыточные лингвистические способности человека развились под действием полового отбора как средство демонстрации интеллекта.

Если эта гипотеза верна, то люди, особенно мужчины, при виде привлекательных особей противоположного пола, должны чаще использовать в своей речи редкие слова. И проводятся эксперименты, чтобы выяснить, так это или не так. В данном случае эксперименты дали положительный результат (Jeremy Rosenberg, Richard J. Tunney. Human vocabulary use as display // Evolutionary Psychology. 2008. V. 6 (3). P. 538–549) (При виде красивых девушек мужчины начинают говорить умные слова). Аналогичным образом проверяются и получают подтверждение гипотезы о происхождении чувства юмора, щедрости, и так далее

Корреляция между развитием мозга (неокортекса) и размером коллектива

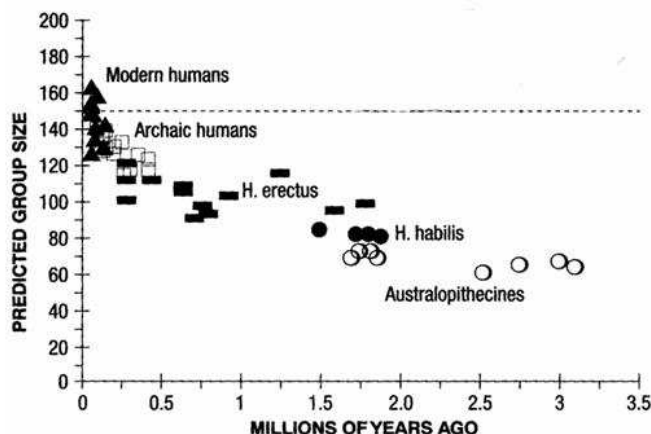


Блестяще подтвердились догадки Дарвина о важнейшей роли общественного образа жизни в развитии разума.

Развитие мозга и умственных способностей у приматов неразрывно связано с общественным образом жизни, с необходимостью предвидеть поступки соплеменников, манипулировать ими, учиться у них, а также оптимально сочетать в своем поведении альтруизм с эгоизмом. Такова точка зрения большинства антропологов на сегодняшний день. Идея о том, что разум у приматов развился для эффективного поиска фруктов или, скажем, выковыривания пищи из труднодоступных мест («гипотеза экологического интеллекта»), сейчас имеет мало сторонников. Она не может объяснить, зачем приматам такой большой мозг, если другие животные (скажем, белки) отлично справляются с похожими задачами по добыче пропитания, а мозг у них при этом остается маленьким. Напротив, «гипотеза социального интеллекта» подтверждается многими фактами. Например, антрополог Робин Данбар обнаружил у обезьян положительную корреляцию между размером мозга и размером социальной группы. Приматы, в отличие от большинства стадных животных, знают всех своих соплеменников «в

лицо» и с каждым имеют определенные взаимоотношения. А личные отношения – это самый ресурсоемкий вид интеллектуальной деятельности.

Размер коллективов у гоминин (оцененный на основе размеров мозга)



Характер этой корреляции таков, что можно рассчитать, какой максимальный размер группы мог быть у наших предков. Для современного человека получается, что максимальный размер группы – 150 человек. В такой группе мы способны поддерживать индивидуальные отношения с каждым членом группы, знать его репутацию и так далее. Для более крупных социумов необходимы какие-то дополнительные механизмы поддержания целостности.

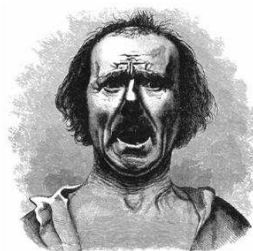
Почему же именно люди стали самыми умными из всех приматов? Согласно одной из наиболее правдоподобных гипотез, дело тут в том, что люди — животные не просто социальные, а «ультрасоциальные». Только люди способны формировать принципиально разные по своей структуре коллективы, различающиеся своими традициями, нормами поведения, способами добычи пропитания, системой внутригрупповых отношений, устройством семьи и т. д.

Чтобы эффективно функционировать в сложном социальном окружении, у людей должны были с некоторых пор развиваться интеллектуальные способности совершенно определенного плана. Речь идет о способностях к эффективной коммуникации, обучению, а главное — к пониманию не только поступков, но и мыслей и желаний своих соплеменников (такое понимание называют «теорией разума»).

Каким образом появились у людей эти способности? На этот счет предложены две альтернативные гипотезы. Либо они возникли в результате равномерного развития интеллекта в целом («гипотеза общего интеллекта»), либо это было специфическое, узконаправленное развитие именно социально-культурных способностей, а все прочие (например, способности к логическому мышлению, выявлению причинно-следственных связей в физическом мире и т. п.) развились позже, как нечто дополнительное, вторичное («гипотеза культурного интеллекта»).

Речь идет, таким образом, о магистральном направлении эволюции нашего разума. Становились ли мы «вообще умнее», или у нас совершенствовались в первую очередь строго определенные, социально-ориентированные умственные способности, а все остальные — постольку-поскольку.

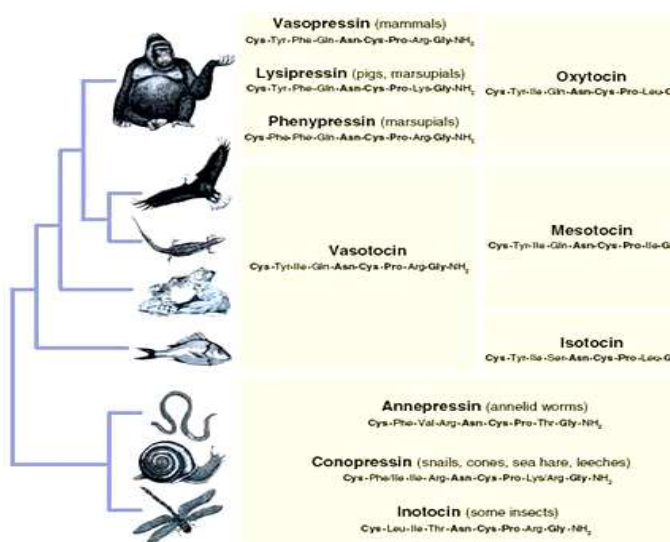
Некоторые экспериментальные данные свидетельствуют в пользу второй версии. Например, показано, что дети в возрасте двух с половиной лет справляются с задачами «социального» характера гораздо лучше обезьян, хотя в решении «физических» задач шимпанзе и орангутаны нисколько не уступают им.



Дарвин первым обратил серьезное внимание на сходство в выражении эмоций у человека и других животных. Этому посвящена его книга, вышедшая 1872 году. Сегодня мы знаем, что не только внешнее выражение эмоций, но и системы их генетической и биохимической регуляции весьма сходны у людей и других млекопитающих. Между прочим, нейробиологические исследования показывают, что при решении различных морально-этических задач у людей активизируются в первую очередь те области мозга, которые связаны с эмоциональной сферой. Например, при решении дилемм, связанных с вопросами справедливости, равенства и общего блага (Ming Hsu, Сйдрик Анен, Steven R. Quartz. *The Right and the Good: Distributive Justice and Neural Encoding of Equity and Efficiency* // *Science*. 2008. V. 320. P. 1092–1095).

Важную роль в антропогенезе сыграли изменения в некоторых генах, связанных с системой эмоциональной регуляции поведения. В 2005 году было показано, что люди отличаются от высших обезьян несколькими мутациями в регуляторной области гена, кодирующего белок продинорфин. Продинорфин является предшественником нескольких нейропептидов, связанных с регуляцией эмоционального статуса и влияющих на поведение, формирование социальных связей и на способности к обучению и запоминанию. Этот ген у предков человека находился под действием положительного отбора (Rockman MV, Hahn MW, Soranzo N, Zimprich F, Goldstein DB, et al. (2005) Ancient and Recent Positive Selection Transformed Opioid cis-Regulation in Humans. *PLoS Biol* 3(12): e387) (Эндорфины сделали нас людьми?).

Окситоцин и вазопрессин – регуляторы семейных и общественных отношений у животных, включая человека



В последние годы много внимания уделяется нейрохимическим основам социального поведения и межличностных отношений. Оказалось, что у человека и других животных работают одни и те же системы регуляции этих сложнейших форм поведения. Речь идет, в частности, о роли нейропептидов окситоцина и вазопрессина в регуляции семейных и общест-

венных отношений (Donaldson, Young, 2008). Мало того, что сами эти нейропептиды практически одинаковы у разных животных, так они еще и действуют очень похоже.

У всех изученных животных эти пептиды регулируют общественное и половое поведение, хотя конкретные механизмы их действия могут различаться у разных видов.

Окситоцин у позвоночных регулирует половое поведение самок, а также их привязанность к детям и брачному партнеру. Вазопрессин влияет больше на самцов, в том числе на их агрессивность, территориальное поведение и отношения с самками.

У моногамных полевок самки на всю жизнь привязываются к своему избраннику под действием окситоцина. У самцов того же вида супружеская верность регулируется вазопрессином и дофамином. Введение вазопрессина самцу моногамной полевки быстро превращает его в любящего мужа и заботливого отца. Однако на самцов близкого вида, для которого не характерно образование прочных семейных пар, вазопрессин такого действия не оказывает. Очевидно, нейропептиды не создают тот или иной тип поведения из ничего, а только регулируют уже имеющиеся поведенческие стереотипы.

Этого, однако, нельзя сказать про рецепторы окситоцина и вазопрессина, которые располагаются на нейронах некоторых отделов мозга. Воздействуя на эти рецепторы, удалось научить самцов немоногамного вида полевок быть верными мужьями, то есть создать поведение, не свойственное данному виду.

У человека обнаружены очень похожие вещи. Например, оказалось, что длина микросателлитов, расположенных рядом с геном вазопрессинового рецептора, коррелирует с чертами характера, связанными с общественной жизнью — в том числе с альтруизмом.

Эти микросателлиты влияют и на семейную жизнь. У мужчин – носителей одного из аллелей этого микросателлита (этот вариант называется RS3 334), возникновение романтических отношений вдвое реже приводит к браку, чем у всех прочих мужчин. Кроме того, у них вдвое больше шансов оказаться несчастными в семейной жизни. Те женщины, которым достался муж с «неправильным» вариантом микросателлита, обычно недовольны отношениями в семье.

Подобные исследования начали проводить недавно, но общая картина начинает прорисовываться. Похоже, что по характеру влияния окситоциновой и вазопрессиновой систем на отношения между особями люди не очень отличаются от полевок (Гены управляют поведением, а поведение — генами).



Интересный вопрос – есть ли у человека такие эмоции, которых нет или почти нет у животных? Мы знаем, что даже такие чувства, как сильная привязанность к сексуальному партнеру, у животных есть, и даже регулируются они теми же нейропептидами и медиаторами, что и у человека. Однако у человека есть одна эмоция, почти не свойственная животным. Это отвращение. И есть основания полагать, что развитие чувства отвращения было тесно связано с парохизмом, с враждебностью к чужакам, о которой мы говорили. Например,

было показано, что приверженность «своей» социальной группе (в частности, патриотизм) — коррелирует с развитостью чувства отвращения (Navarrete & Fessler, 2006. Disease avoidance and ethnocentrism: the effects of disease vulnerability and disgust sensitivity on intergroup attitudes); показано также, что боязнь инфекции, страх заболеть коррелирует с ксенофобией, негативным отношением к иностранцам (Jason Faulkner et al. 2004. Evolved Disease-Avoidance Mechanisms and Contemporary Xenophobic Attitudes). Может быть, в этом состоит одно из важных отличий человека от других животных в области эмоциональной регуляции поведения. Может быть, острая межгрупповая конкуренция у наших предков привела к комплексному развитию альтруизма и парохиализма, как мы уже говорили, причем это было связано с определенными изменениями эмоциональной сферы, в частности, развитие парохиализма могло быть связано с развитием чувства отвращения.

Изначально отвращение могло выполнять функции гигиенического характера, но в ходе антропогенеза это чувство, по-видимому, было «рекрутировано» для выполнения совсем иных, чисто социальных задач. Объект, вызывающий отвращение, должен быть отброшен, изолирован или уничтожен, от него необходимо дистанцироваться. Это делает отвращение идеальным «сырым материалом» для развития механизмов поддержания целостности группы. В результате наши предки научились испытывать отвращение к чужакам, «не нашим», «не таким, как мы». Для подчеркивания межгрупповых различий люди и сегодня сплошь и рядом привлекают морально-нравственные оценки, в том числе основанные на чувстве отвращения (Марк Хаузер; Dan Jones. Moral psychology: The depths of disgust // Nature. 2007. V. 447. P. 768–771) (см.: Отвращение — основа нравственности?)

Дарвин в своих трудах иногда настолько опережал свое время, что просто диву даешься. Например, в книге «Происхождение человека и половой отбор» он прямо пишет о том, что различия между мышлением человека и животных имеют не столько качественный, сколько количественный характер. Мысль крамольная даже по нынешним временам, а тем более в 19 веке.



Бонобо охотится на насекомых, используя острую палочку как копьё



Горилла использует палку для определения глубины водоема

Однако эта мысль убедительно подтверждается данными этологии. Это одна из тем, о которых я не имею возможности говорить подробно и вынужден ограничиться краткими констатациями. Так вот, экспериментально показано наличие у животных многих аспектов мышления и поведения, ранее считавшихся чисто человеческими. Это зачатки логики, в т.ч. т.н. транзитивной логики; способность выполнять простейшие арифметические действия; зачатки «теории разума», способность понимать мотивы чужих поступков, т.н. «макиавеллианский интеллект», интриги и внутригрупповые альянсы, настоящие межплеменные войны у

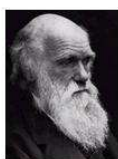
обезьян, зачатки бескорыстной взаимопомощи и эмпатии, то есть сочувствия, и многое другое (Животные способны логически мыслить; Мартышки произносят фразы из двух слов; Обезьяны думают о будущем; Мыши чувствуют чужую боль; Шимпанзе способны к бескорыстной взаимопомощи, Война — естественное проявление коллективизма?).

«Культурное наследование» у животных



Умение колоть орехи в некоторых популяциях шимпанзе тысячелетиями передается из поколения в поколение

Есть у животных и культурное наследование – например, умение колоть орехи камнями передается из поколения в поколение в некоторых популяциях шимпанзе, причем в разных популяциях существуют разные традиционные методы колки орехов. И эти традиции передаются и сохраняются в популяциях шимпанзе тысячелетиями. И колка орехов – это не врожденное поведение, ему обучаются в первые годы жизни, причем обучаются долго и с большим трудом (Чтобы стать людьми, обезьянам не хватает рабочей памяти).



Дарвин о «вредных суевериях»:



«Эти печальные и косвенные результаты наших высших способностей можно сравнить с побочными и случайными ошибками инстинктов низших животных»

Дарвин размышлял и о возможности эволюционного объяснения происхождения религий. Вот фраза из книги «Происхождение человека и половой отбор», в которой Дарвин ближе всего подошел к идее об инстинктивных корнях религии, и о том, что религия может быть «побочным эффектом» других свойств человеческой психики.

Сегодня «эволюционное религиоведение» стало признанным научным направлением, которое быстро развивается (Hauser, 2006; Boyer, 2008). В рамках этой дисциплины можно выделить два основных направления:

- 1) Религия — «случайный» побочный продукт (не обязательно полезный) эволюционного развития каких-то других свойств психики.
- 2) Склонность человеческого мозга к генерации и восприятию религиозных идей – полезная адаптация, развившаяся в ходе эволюции наряду с другими адаптивными свойствами мышления.

Эти два подхода не являются взаимоисключающими. Ведь нередко побочный продукт какого-либо эволюционного изменения одновременно оказывается (или впоследствии становится) полезной адаптацией (Религия: полезная адаптация, побочный продукт эволюции или «вирус мозга»?).

В рамках первой идеи – «религия как побочный продукт каких-то адаптивных свойств психики» – получены интересные экспериментальные данные, которые говорят о том, что важной предпосылкой распространения религий могли стать адаптивные особенности детской психики, направленные на быстрое восприятие знаний от взрослых (Torbl et al., 2008); побочным эффектом этих адаптаций могла стать повышенная склонность к индоктринации (Dawkins, 2006).

Годовалые дети регулярно совершают одну и ту же ошибку. Если несколько раз подряд положить игрушку в один из двух контейнеров (например, в правый), а потом на глазах у малыша спрятать игрушку в левый контейнер, ребенок всё равно продолжает искать желанный предмет в правом контейнере. Это объясняли просто неразвитостью интеллекта. Однако эксперименты показали, что дети совершают эту ошибку только в том случае, когда игрушку прячет взрослый человек, поддерживающий с ребенком визуальный контакт. Если же взрослый не смотрит при этом на ребенка, или вообще предметы перемещаются как бы сами (то есть экспериментатор управляет ими из-за ширмы, так что ребенок его не видит), то дети гораздо реже совершают эту ошибку. По-видимому, дети воспринимают действия экспериментатора как сеанс обучения. Человек несколько раз прячет игрушку в правый контейнер, а ребенок при этом думает, что ему тем самым объясняют: смотри, игрушка всегда находится под правым контейнером. И ребенок быстро усваивает этот урок. В дальнейшем, когда игрушку кладут под другой контейнер, ребенок просто не верит своим глазам и продолжает искать там, где взрослые его научили искать. Если же игрушка как бы сама помещается много раз подряд под правый контейнер, ребенок не делает из этого таких далеко идущих выводов (Детские ошибки помогают понять эволюцию разума).

Сознание малыша настроено на то, чтобы извлекать общую информацию об устройстве мира не столько из наблюдений за этим миром, сколько из общения со взрослыми. Дети постоянно ждут от взрослых, что те поделятся с ними своей мудростью. Когда взрослый передает ребенку какую-то информацию — ребенок пытается найти в ней некий общий смысл, объяснение правил, порядков и законов окружающего мира. Дети склонны обобщать информацию, но не любую, а прежде всего ту, которая получена от взрослого человека при прямом контакте с ним.

Адаптивная роль такой особенности детской психики совершенно очевидна. Но при этом оказывается, что дети с большей готовностью верят тому, что сообщают им взрослые, чем своим собственным глазам. Совершенно ясно, что неизбежным побочным продуктом этого становится склонность к индоктринации. Фактически дети готовы безоговорочно принять любую информацию об устройстве мира, которую им передают взрослые. То есть возникает идеальная питательная среда для появления и распространения всевозможных эгоистических фрагментов информации, своего рода «информационных вирусов», в том числе нелепых суеверий, бессмысленных ритуалов и так далее.

Рассматривается и еще целый ряд свойств психики, побочным продуктом которых могли бы стать религиозные верования.

Например, такая черта нашей психики, как умение мысленно вступать в «социальные отношения» с лицами, в данный момент отсутствующими. Без этого не смогли бы существовать большие организованные коллективы. Какой может быть порядок в племени, если люди выполняют свои обязанности только в присутствии вождя или родителя? Способность поддерживать отношения с «идеальным образом» отсутствующего человека — полезнейшая адаптация, но у нее есть неизбежные побочные следствия. Среди них — такие распространенные явления, как реалистичные и эмоционально насыщенные «взаимоотношения» людей (особенно детей) с вымышленными персонажами, героями, умершими родственниками, воображаемыми друзьями. Отсюда до религиозных верований — один шаг.

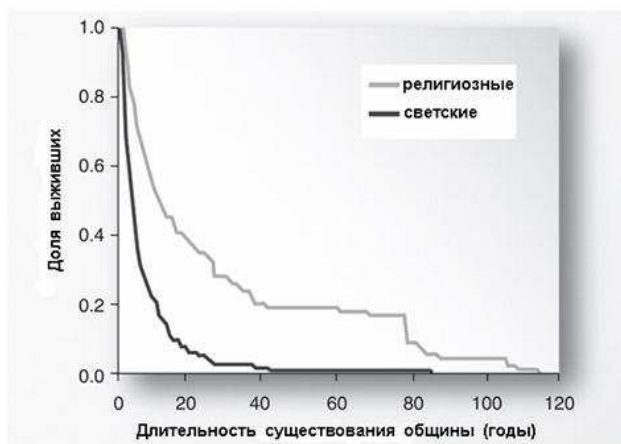
Люди отличаются от других приматов способностью образовывать очень большие коллективы неродственных индивидуумов. Это чрезвычайно «ресурсоемкое» в интеллектуальном плане поведение. Мы говорили, что у обезьян имеется положительная корреляция между размером мозга и максимальным размером социальной группы. Но мозг человека не мог увеличиваться до бесконечности, поэтому пришлось вырабатывать специальные адаптации, чтобы сделать возможным функционирование больших коллективов, в которых не все знают друг друга лично. Одной из таких адаптаций стала способность подавать, распознавать и высоко ценить сложные, дорогостоящие и трудно подделываемые сигналы, смысл которых — «я свой», «я один из вас», «мне можно доверять».

Религии могли использовать это свойство психики для своего распространения. Не случайно во многих религиях придается большое значение самым «дорогостоящим», изнурительным ритуалам, а также верованиям, которые кажутся чуждыми и нелепыми представителям всех прочих религиозных групп. Часто считается доблестью верить во что-то особенно нелепое как раз потому, что в это так трудно поверить. Люди, таким образом доказывают другим членам группы собственную лояльность и готовность следовать групповым нормам невзирая ни на что.

Тут мы уже близко подходим к другой идее, о которой я упоминал – о том, что определенные аспекты религиозного мышления могли сложиться в качестве полезных адаптаций. Прежде всего – как средство повышения сплоченности коллективов, как средство укрепления парохияльного альтруизма.

Интересные результаты дал сравнительный анализ разнообразных замкнутых общин, которых очень много возникло в США в XIX веке.

Религия – полезная адаптация?



Выживаемость 200 замкнутых общин, возникших в Америке в XIX веке.

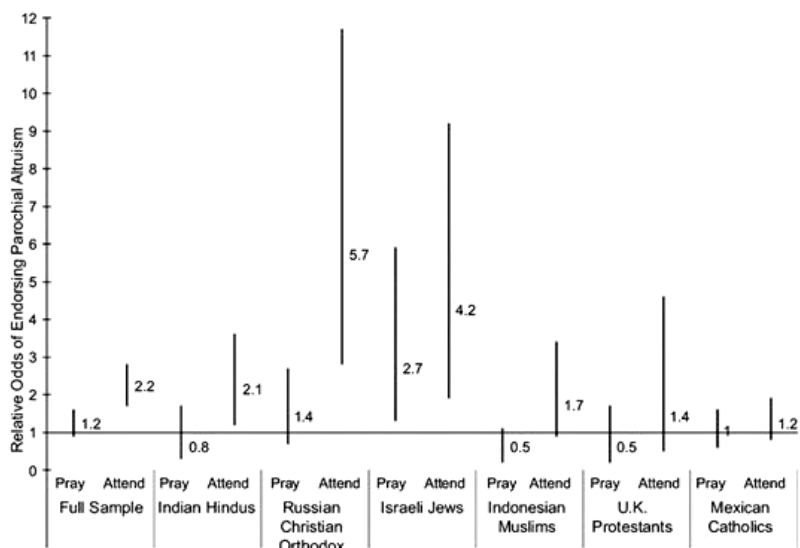
Ara Norenzayan, Azim F. Shariff. The Origin and Evolution of Religious Prosociality // Science. 2008. V. 322. P. 58–62.

Среди них были как религиозные, так и светские (например, основанные на идеях коммунизма). Оказалось, что религиозные общины в среднем просуществовали гораздо дольше, чем светские. Это хорошо согласуется с идеей о том, что религия способствует социальному поведению (верности общине, готовности жертвовать личными интересами ради общества). Более детальный анализ показал, что выживаемость религиозных общин напрямую зависит от строгости устава. Чем больше ограничений накладывала община на своих членов, чем более «дорогостоящие» ритуалы им приходилось выполнять, тем дольше просуществовала община. Это означает, что именно ритуалы и ограничения, а не какие-то другие аспекты религии, играют главную роль в обеспечении устойчивости общины. Это исследование, как и ряд других, указывает на то, что изнурительные обряды, посты и тому подоб-

ное, во-первых, являются эффективными средствами убеждения окружающих в собственной лояльности (и поэтому община со строгим уставом надежно защищена от притворщиков и нахлебников)

Во-вторых, ритуалы, особенно коллективные ритуалы, являются мощным спланивающим фактором и способствуют укреплению парохияльного альтруизма

Об этом, в частности, свидетельствуют результаты четырех исследований, проведенных недавно среди представителей шести религиозных конфессий. Эти исследования показали, что люди, регулярно посещающие богослужения, в большей степени склонны к проявлениям религиозного фанатизма и ненависти к иноверцам, вплоть до одобрения террористов-самоубийц. Частота молитв, однако, не имеет такого эффекта.



Степень поддержки парохияльного альтруизма в зависимости от частоты молитв (Pray) и посещения богослужений (Attend) во всей выборке (Full Sample), а также по отдельности в шести группах верующих. Числа показывают, во сколько раз чаще люди, регулярно молящиеся или посещающие богослужения, обнаруживали склонность к ПА по сравнению с людьми, которые молятся или посещают богослужения нерегулярно.

Jeremy Ginges, Ian Hansen, Ara Norenzayan. Religion and Support for Suicide Attacks // Psychological Science, 2009.

Этот график показывает, во сколько раз чаще люди, которые регулярно посещают храмы или регулярно молятся, поддерживали парохияльный альтруизм по сравнению с людьми, которые посещают храмы или молятся НЕрегулярно. Эти результаты подтверждают идею о том, что совместные религиозные действия — но не религиозные верования как таковые — являются мощным фактором укрепления «парохияльного альтруизма», то есть преданности «своим» в сочетании с ненавистью к «чужакам».

На этом я заканчиваю свое затянувшееся выступление. Надеюсь, что этот беглый обзор достаточно наглядно показывает, что идеи Дарвина не только «пролили свет» на происхождение и эволюцию человека, но и стали главной путеводной нитью для исследователей, занимающихся этой проблемой. И я уверен, что движение в этом направлении будет продолжаться.

Учебное издание

ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Методические рекомендации

Составитель Е. С. Селезнева

Публикуется в авторской редакции
Титульное редактирование *Т. И. Кузнецовой*
Компьютерная верстка, макет *Н. П. Бариновой*

Подписано в печать 08.04.15. Формат 60x84/16. Бумага офсетная. Печать оперативная.

Усл. -печ. л. 3,0; уч.-изд. л. 3,25. Гарнитура Times.

Тираж 100 экз. Заказ № 2613.

Издательство «Самарский университет», 443011, г. Самара, ул. Акад. Павлова, 1.

Тел. 8 (846) 334-54-23.

Отпечатано на УОП СамГУ.